

УДК 575:582.475 (476:.474)

Степень подразделенности, генный поток и эффективная численность в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) Беларуси и сопредельных государств

Е. М. СТЕПАНОВА, Г. Г. ГОНЧАРЕНКО

Введение

В связи с угрозой утраты генетического разнообразия природных популяций разных видов в настоящее время уделяется большое внимание всестороннему изучению генетических ресурсов популяций и разработке методов их сохранения и воспроизведения. На постсоветском пространстве, где в течение последних десятилетий функционировала исторически сложившаяся единая система лесного хозяйства, одним из главных лесобразующих компонентов является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Однако, несмотря на важную экологическую и экономическую роль сосновых насаждений до настоящего времени отсутствуют точные данные, отражающие интенсивность генетических процессов, включающих показатели степени подразделенности, генного потока и эффективной популяционной численности в насаждениях сосен Восточноевропейского региона.

Целью нашей работы было провести оценку степени подразделенности, интенсивности генного потока и эффективной численности в популяциях сосны обыкновенной Белоруссии и сопредельных государств на основе данных, полученных методом электрофоретического анализа изоферментов.

Объект и методы исследования

Определение степени подразделенности, величины генного потока и эффективной численности проводилось на основании генетического анализа деревьев *Pinus sylvestris* из шести природных популяций Беларуси (Альбертин, Марковичи, Подсвилье, Беловежская пуца-1, Беловежская пуца-2, Беловежская пуца-3), четырех популяций России (Успенск, Курск, Архангельск, Пяозеро), одной популяции Латвии (Тукумус) и одной украинской популяции (Полесье). Каждое дерево *P. sylvestris* было проанализировано по 21 гену посредством метода электрофоретического анализа изоферментов в крахмальном геле, все этапы которого подробно описаны ранее [1, 2, 3, 4, 5, 6].

Величина генного потока ($N_e m$) рассчитывалась двумя методами. В одном случае количество мигрантов на поколение определялось из соотношения $N_e m = (1 - F_{ST}) / 4F_{ST}$ [7], где F_{ST} – коэффициент подразделенности популяций [8]. В другом случае генный поток вычислялся исходя из частот уникальных аллелей по формуле $\log_{10} N_e m = (\log_{10} \bar{p}(1) - b) / a$, где $\bar{p}(1)$ – средняя условная частота уникального аллеля, а и b – коэффициенты, зависящие от выборки деревьев [9, 10].

Показатели эффективной численности популяции (N_e) также рассчитывались двумя способами. Первый способ основывается на вероятности успешного сохранения всех аллельных вариантов генов, и показатель N_e рассчитывается на основании функции распределения Хастингса и Пиккока [11]:

$$F(n, k) = [1 - (1 - p)^n]^k,$$

где $F(n, k)$ – вероятность успешного сохранения аллельных вариантов генов, p – частота встречаемости самого редкого аллельного варианта, n – эффективная популяционная численность, k – количество редких аллельных вариантов генов в генофонде вида.

Во втором случае вычисление N_e проводится с учетом параметров гетерозиготности из соотношения:

$$H_e = 4N\mu / (1+4N\mu),$$

где H_e – величина параметра ожидаемой гетерозиготности, N – эффективная популяционная численность, μ – мутационная скорость [12, 13].

При проведении расчетов в нашей работе частота мутаций принималась за $0,5 \times 10^{-5}$. Такая величина μ была выявлена при изучении естественного мутагенеза у хвойных пород в генетических исследованиях, проведенных на незагрязненных радионуклидами территориях Белоруссии и Латвии [14, 15].

Результаты и обсуждение

Для оценки степени подразделенности и интенсивности генного потока были рассчитаны частоты встречаемости аллелей в каждой из 12 исследованных популяций и у *P. sylvestris* в целом. Аллельные частоты по 21 проанализированному гену представлены в табл. 1.

На основе данных, приведенных в табл. 1, были определены показатели подразделенности (F_{ST}), значения которых представлены в табл. 2, а также частоты уникальных аллелей (табл. 3) в белорусских популяциях и объединенном белорусско-пригранично-российском массиве, включающем все 12 исследованных популяций сосны обыкновенной.

Таблица 1 – Аллельные частоты по 21 локусам у сосны обыкновенной в сосновых насаждениях Беларуси и сопредельных территорий

Локус Аллели	Популяции												
	Подсв	Марк	Альб	Бл1	Бл2	Бл3	Усп	Тук	Пол	Пяоз	Арх	Курс	<i>P. syl</i>
Aat-1													
n	57	37	43	30	30	17	35	45	30	30	25	12	356
0	0.000	0.000	0.000	0.017	0.017	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003
0.85	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
1.00	0.982	0.986	0.977	0.950	0.966	1.000	0.980	0.989	0.983	0.967	1.000	1.000	0.980
1.20	0.018	0.014	0.023	0.033	0.000	0.000	0.015	0.011	0.017	0.033	0.000	0.000	0.015
h-e	0.035	0.028	0.045	0.096	0.066	0.000	0.039	0.022	0.033	0.064	0.000	0.000	0.039
Aat-2													
n	57	36	38	30	30	17	34	45	23	29	24	12	341
0	0.000	0.000	0.000	0.017	0.017	0.000	0.009	0.011	0.000	0.052	0.000	0.000	0.009
1.00	0.570	0.583	0.487	0.650	0.567	0.706	0.579	0.567	0.500	0.690	0.521	0.625	0.579
1.10	0.377	0.278	0.368	0.283	0.333	0.235	0.330	0.344	0.478	0.207	0.333	0.333	0.330
1.25	0.053	0.139	0.145	0.050	0.083	0.059	0.082	0.077	0.022	0.052	0.146	0.042	0.082
h-e	0.530	0.564	0.606	0.495	0.560	0.443	0.549	0.554	0.521	0.476	0.596	0.497	0.549
Aat-3													
n	57	38	46	30	30	17	35	45	30	30	24	12	359
1.00	0.684	0.579	0.576	0.683	0.617	0.735	0.650	0.644	0.600	0.683	0.812	0.625	0.650
1.90	0.009	0.132	0.098	0.017	0.000	0.000	0.032	0.011	0.000	0.017	0.000	0.000	0.032
3.00	0.307	0.289	0.326	0.300	0.350	0.265	0.315	0.344	0.400	0.300	0.188	0.375	0.315
5.50	0.000	0.000	0.000	0.000	0.033	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003
h-e	0.438	0.564	0.552	0.443	0.496	0.390	0.477	0.467	0.480	0.443	0.305	0.469	0.477
Adh-1													
n	57	44	61	30	30	17	33	45	30	30	24	12	380
0.80	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
1.00	0.605	0.568	0.516	0.667	0.650	0.647	0.601	0.589	0.700	0.600	0.583	0.625	0.601
1.10	0.395	0.432	0.484	0.333	0.350	0.324	0.396	0.400	0.300	0.400	0.417	0.375	0.396
1.20	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
h-e	0.478	0.491	0.499	0.444	0.455	0.476	0.482	0.493	0.420	0.480	0.486	0.469	0.482
Adh-2													
n	57	41	54	30	30	17	33	45	30	30	24	12	370
0	0.009	0.024	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	0.011	0.050	0.000	0.000	0.083	0.012
0.30	0.255	0.256	0.176	0.167	0.150	0.324	0.200	0.200	0.283	0.033	0.146	0.208	0.200
1.00	0.675	0.659	0.676	0.733	0.833	0.676	0.717	0.689	0.617	0.933	0.833	0.625	0.717
1.60	0.061	0.061	0.148	0.100	0.017	0.000	0.070	0.100	0.050	0.033	0.021	0.083	0.070
h-e	0.476	0.496	0.490	0.425	0.283	0.438	0.440	0.475	0.534	0.127	0.284	0.552	0.440
Gdh													
n	57	41	54	30	30	17	34	45	30	30	24	12	370
0.70	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.001
1.00	0.561	0.707	0.685	0.767	0.650	0.676	0.646	0.567	0.583	0.750	0.625	0.542	0.646
1.30	0.439	0.293	0.315	0.233	0.350	0.324	0.351	0.433	0.400	0.233	0.375	0.458	0.351
1.40	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.001
h-e	0.493	0.414	0.432	0.357	0.455	0.438	0.459	0.491	0.500	0.383	0.469	0.496	0.459
Gpi													
n	57	43	45	30	30	17	35	45	30	30	25	12	364
0.95	0.018	0.035	0.056	0.017	0.000	0.029	0.026	0.044	0.033	0.000	0.000	0.042	0.026
1.00	0.982	0.884	0.844	0.983	0.983	0.971	0.941	0.944	0.917	1.000	0.980	0.875	0.941

Продолжение таблицы 1

1.15	0.000	0.023	0.078	0.000	0.017	0.000	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014
1.25	0.000	0.058	0.022	0.000	0.000	0.000	0.019	0.011	0.050	0.000	0.020	0.083	0.019
h-e	0.035	0.213	0.278	0.033	0.033	0.056	0.114	0.107	0.156	0.000	0.039	0.226	0.114
Dia-1													
n	57	39	41	30	30	17	35	45	30	30	25	12	356
0	0.044	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.016	0.000	0.067	0.017	0.000	0.042	0.016
0.85	0.175	0.359	0.317	0.133	0.267	0.147	0.212	0.178	0.133	0.233	0.080	0.250	0.212
0.90	0.097	0.026	0.012	0.067	0.033	0.118	0.060	0.044	0.067	0.100	0.100	0.000	0.060
1.00	0.675	0.615	0.671	0.800	0.700	0.735	0.709	0.778	0.733	0.650	0.800	0.708	0.709
1.20	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.020	0.000	0.003
h-e	0.502	0.492	0.449	0.338	0.438	0.424	0.448	0.361	0.436	0.513	0.343	0.434	0.448
Dia-2													
n	57	31	40	30	30	17	35	45	30	30	25	12	347
0.80	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
0.95	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
1.00	1.000	0.968	1.000	0.983	0.983	1.000	0.993	1.000	0.983	1.000	1.000	1.000	0.993
1.15	0.000	0.032	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.004
h-e	0.000	0.062	0.000	0.033	0.033	0.000	0.014	0.000	0.033	0.000	0.000	0.000	0.014
Idh													
n	57	44	48	30	30	17	35	45	30	30	25	12	368
1.00	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
h-e	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Lap-1													
n	57	30	31	30	30	17	33	45	30	30	25	12	337
0	0.096	0.017	0.065	0.050	0.083	0.000	0.039	0.000	0.017	0.000	0.020	0.000	0.039
0.95	0.044	0.033	0.016	0.050	0.017	0.000	0.022	0.011	0.033	0.000	0.000	0.000	0.022
1.00	0.825	0.900	0.903	0.883	0.900	1.000	0.917	0.989	0.900	0.983	0.940	1.000	0.917
1.05	0.035	0.050	0.016	0.017	0.000	0.000	0.022	0.000	0.050	0.017	0.040	0.000	0.022
h-e	0.307	0.186	0.180	0.215	0.183	0.000	0.157	0.022	0.186	0.033	0.114	0.000	0.157
Lap-2													
n	57	31	26	30	30	17	33	45	30	30	25	12	333
0	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.003
0.95	0.061	0.129	0.000	0.067	0.050	0.059	0.054	0.056	0.033	0.000	0.060	0.083	0.054
1.00	0.930	0.839	1.000	0.900	0.900	0.941	0.916	0.900	0.867	0.967	0.940	0.917	0.916
1.05	0.000	0.032	0.000	0.033	0.050	0.000	0.025	0.044	0.083	0.017	0.000	0.000	0.025
1.10	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.002
h-e	0.131	0.278	0.000	0.184	0.185	0.111	0.157	0.185	0.240	0.064	0.113	0.152	0.157
Mdh-1													
n	57	44	48	30	30	17	34	45	30	30	25	12	368
1.00	0.877	0.943	0.927	1.000	0.950	0.882	0.939	0.989	0.950	0.933	0.920	1.000	0.939
1.15	0.123	0.057	0.073	0.000	0.050	0.118	0.061	0.011	0.050	0.067	0.080	0.000	0.061
h-e	0.216	0.108	0.135	0.000	0.095	0.208	0.115	0.022	0.095	0.125	0.147	0.000	0.115
Mdh-2													
n	57	44	48	30	30	17	35	45	30	30	25	12	368
0'	0.000	0.000	0.010	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
0	0.053	0.011	0.010	0.000	0.017	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.020	0.042	0.015
0.80	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.042	0.003
1.00	0.947	0.989	0.979	1.000	0.983	0.971	0.980	0.989	1.000	1.000	0.980	0.917	0.980
1.10	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
h-e	0.100	0.022	0.041	0.000	0.033	0.056	0.040	0.022	0.000	0.000	0.039	0.156	0.040
Mdh-3													
n	57	44	50	30	30	17	33	45	30	30	25	12	370
0'	0.009	0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.007	0.011	0.000	0.000	0.020	0.000	0.007
0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029	0.005	0.022	0.000	0.000	0.000	0.042	0.005
0.70	0.201	0.273	0.230	0.400	0.250	0.206	0.273	0.278	0.383	0.300	0.280	0.250	0.273
1.00	0.781	0.727	0.750	0.600	0.750	0.765	0.712	0.678	0.617	0.700	0.700	0.708	0.712
1.20	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003
h-e	0.100	0.022	0.041	0.000	0.033	0.056	0.040	0.022	0.000	0.000	0.039	0.156	0.040
Mdh-4													
n	57	34	34	30	30	17	34	45	30	30	25	12	344
0	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.000	0.000	0.067	0.000	0.000	0.007
1.00	0.561	0.471	0.426	0.684	0.567	0.530	0.542	0.678	0.450	0.450	0.480	0.667	0.542
3.00	0.018	0.015	0.000	0.000	0.033	0.000	0.010	0.000	0.017	0.000	0.020	0.000	0.010
6.50	0.360	0.338	0.426	0.233	0.350	0.235	0.341	0.244	0.400	0.383	0.460	0.292	0.341
8.00	0.061	0.162	0.147	0.083	0.050	0.235	0.099	0.078	0.133	0.100	0.040	0.042	0.099
h-e	0.552	0.637	0.615	0.471	0.552	0.609	0.579	0.475	0.620	0.636	0.556	0.468	0.579
Fl-Est													
n	57	31	31	29	30	17	33	45	30	30	24	12	336
0.30	0.158	0.210	0.177	0.017	0.017	0.235	0.147	0.122	0.200	0.167	0.292	0.000	0.147
0.40	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.011	0.000	0.000	0.021	0.000	0.003
0.70	0.053	0.113	0.081	0.086	0.100	0.206	0.100	0.078	0.150	0.067	0.042	0.375	0.100
1.00	0.772	0.677	0.742	0.794	0.883	0.530	0.732	0.767	0.650	0.767	0.625	0.625	0.732
1.05	0.018	0.000	0.000	0.103	0.000	0.029	0.018	0.022	0.000	0.000	0.021	0.000	0.018

Окончание таблицы 1

h-e	0.376	0.485	0.412	0.351	0.210	0.621	0.432	0.390	0.515	0.379	0.521	0.469	0.432
Pgm-1													
n	57	45	61	30	30	17	35	45	30	30	25	12	382
0.90	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.001
0.95	0.053	0.056	0.041	0.083	0.017	0.059	0.042	0.044	0.017	0.000	0.040	0.042	0.042
1.00	0.904	0.889	0.918	0.913	0.983	0.912	0.919	0.922	0.933	0.933	0.920	0.875	0.919
1.05	0.044	0.056	0.041	0.000	0.000	0.029	0.038	0.033	0.050	0.050	0.040	0.083	0.038
h-e	0.178	0.203	0.154	0.160	0.033	0.164	0.153	0.147	0.127	0.127	0.150	0.226	0.153
Pgm-2													
n	57	45	53	30	30	17	34	45	30	30	25	12	374
0	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
0.95	0.009	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003
1.00	0.982	1.000	1.000	1.000	0.966	0.971	0.989	1.000	0.967	1.000	1.000	0.958	0.989
1.10	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.029	0.007	0.000	0.033	0.000	0.000	0.042	0.007
h-e	0.036	0.000	0.000	0.000	0.066	0.056	0.021	0.000	0.064	0.000	0.000	0.080	0.021
6-Pgd-1													
n	57	32	36	30	30	17	34	44	30	30	24	12	342
0.85	0.044	0.000	0.000	0.017	0.017	0.000	0.015	0.000	0.000	0.033	0.021	0.000	0.015
0.95	0.447	0.547	0.403	0.417	0.367	0.559	0.434	0.420	0.400	0.433	0.333	0.542	0.434
1.00	0.491	0.453	0.597	0.549	0.616	0.441	0.545	0.580	0.600	0.533	0.646	0.417	0.545
1.05	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.042	0.003
1.30	0.009	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003
h-e	0.557	0.496	0.481	0.524	0.486	0.493	0.514	0.487	0.480	0.527	0.471	0.531	0.514
6-Pgd-2													
n	57	30	33	30	30	17	33	44	30	30	25	12	338
0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.033	0.000	0.004	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004
0.80	0.018	0.050	0.030	0.017	0.033	0.000	0.024	0.034	0.000	0.000	0.042	0.042	0.024
0.90	0.316	0.300	0.303	0.267	0.200	0.294	0.290	0.193	0.200	0.317	0.521	0.417	0.290
0.95	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002
1.00	0.667	0.650	0.667	0.699	0.734	0.706	0.680	0.761	0.800	0.683	0.437	0.542	0.680
h-e	0.455	0.485	0.462	0.440	0.419	0.415	0.453	0.382	0.320	0.433	0.536	0.531	0.453

Примечание – Подсв – Подсвилье, Марк – Марковичи, Альб – Альбертин, Бл1 – Беловежская пушча-1, Бл2 – Беловежская пушча-2, Бл3 – Беловежская пушча-3, Усп – Успенск, Тук – Тукумус, Пол – Полесье, Пяоз – Пяозеро, Арх – Архангельск, Курс – Курск, *P. syl* – *Pinus sylvestris*.

Анализируя показатель подразделенности, нужно отметить, что для 6 белорусских популяций коэффициент F_{ST} был равен 0.015. Это означает, что 98.5 % всей изменчивости сосредоточено внутри популяций, а на межпопуляционную изменчивость приходится 1.5 %. При объединении белорусских, приграничных и российских популяций значение F_{ST} достигает величины 0.019 (табл. 2).

Коэффициент F_{ST} дает возможность оценить уровень генного потока ($N_e m$), поскольку данные показатели связаны следующим соотношением $N_e m = (1 - F_{ST}) / 4F_{ST}$. Используя полученные значения F_{ST} , были рассчитаны величины $N_e m$ в исследуемых массивах сосны обыкновенной. Результаты расчетов представлены в таблице 2.

Таблица 2 – Показатели подразделенности и генного потока и у *P. sylvestris* в популяциях Беларуси и сопредельных государств.

Популяции	F_{ST}	$N_e m(F)$	$p(l)$	$N_e m(p)$
Белорусские	0.015	16.42	0.0169	10.36
Белорусские+приграничные+российские	0.019	12.91	0.0165	11.40

Высокое значение показателя $N_e m(F) = 16.42$ характерно для белорусских популяций (табл. 2). Это указывает на то, что в среднем белорусские популяции обмениваются друг с другом генетическим материалом с интенсивностью 16 мигрантов за поколение. При добавлении к ним приграничных и российских популяций величина $N_e m(F)$ падает до 12.91 мигранта за поколение.

Используется еще один метод, позволяющий вычислять величину $N_e m$ на основе частот уникальных (встретившихся только в одной популяции) аллелей [9, 10]. Частоты найденных уникальных аллелей для исследуемых популяций *P. sylvestris* в восточноевропейском регионе представлены в таблице 3. В изученных нами белорусских популяциях сосны обыкновенной было обнаружено 12 таких аллелей. Подставив в формулу $\log_{10} N_e m(p) = (\log_{10} p(l) - b) / a$ ве-

личину средней условной частоты уникального аллеля $p(l)$, составившую в нашем случае для

Таблица 3 – Частоты уникальных аллелей в популяциях *P. sylvestris* Белоруссии и со-

Белорусские		Белорусско-пригранично-российские	
Аллель	Частота	Аллель	Частота
Adh-1 ^{1.20}	0.029	Aat-1 ^{0.85}	0.017
Dia-1 ^{1.20}	0.009	Aat-3 ^{5.50}	0.033
Dia-2 ^{0.80}	0.017	Adh-1 ^{0.80}	0.011
Dia-2 ^{0.95}	0.017	Adh-1 ^{1.20}	0.029
Lap-2 ⁰	0.009	Gdh ^{1.40}	0.017
Mdh-2 ⁰	0.010	Dia-2 ^{0.80}	0.017
Mdh-3 ⁰	0.029	Dia-2 ^{0.95}	0.017
Mdh-4 ⁰	0.015	Lap-2 ⁰	0.009
Pgm-2 ⁰	0.009	Lap-2 ^{1.10}	0.017
6-Pgd-2 ⁰	0.033	Mdh-2 ⁰	0.010
6-Pgd-2 ^{0.95}	0.017	Mdh-2 ^{1.10}	0.011
		Pgm-1 ^{0.90}	0.017
		Pgm-2 ⁰	0.009
		6-Pgd-2 ^{0.95}	0.017

предельных государств.

12 аллелей 0.0169, а также значения коэффициентов a (-0.612) и b (-1.21), соответствующие средней популяционной выборке, мы получили величину $N_e m(p)$, равную 10.36 (табл. 2). Аналогично генный поток рассчитывался для белорусско-пригранично-российского массива, насчитывающего 14 уникальных аллелей, где значение $N_e m(p)$ составило 11.40 мигрантов на поколение (табл. 2).

Интересно отметить, что значение $N_e m$, рассчитанное на основании частот уникальных аллелей, оказалось выше в объединенном массиве. Однако параметр $N_e m(F)$ является более точной мерой оценки генного потока.

Таким образом, нами установлено, что белорусские популяции интенсивно обмениваются генетическим материалом с популяциями сопредельных государств. Географическая связанность, низкая подразделенность и интенсивный генный поток, который у хвойных может осуществляться за счет переноса пыльцы и семян, способствуют сглаживанию различий в генетической структуре белорусских и сопредельных сосновых насаждений.

Анализ генетической структуры белорусских популяций выявил 79 аллелей, 23 из которых являлись редкими (их частота не превышала 1 %). При объединении белорусских популяций с популяциями сопредельных государств количество выявленных аллелей увеличивается до 87, из которых 31 аллель приходится на долю редких. Существует большая вероятность миграции и фиксации в белорусских популяциях редких и уникальных аллелей из популяций сопредельных государств. Появление новых аллелей в природных популяциях *P. sylvestris* может привести к увеличению генетического потенциала, устойчивости и продуктивности последующих поколений леса. Поэтому при определении эффективной численности популяции необходимо учитывать аллельное разнообразие и уровень полиморфизма приграничных насаждений сосны обыкновенной.

Для расчета эффективной популяционной численности (N_e) на основании параметра гетерозиготности (H_e) нами были определены показатели N_e для белорусского и объединенного массивов сосны обыкновенной. Результаты расчета ожидаемой гетерозиготности и эффективной численности представлены в таблице 4.

Таблица 4 – Показатели эффективной численности, рассчитанные для сосны обыкновенной на основании параметра гетерозиготности.

Популяции	H_e	μ	N_e
Белорусские	0.302	$0,5 \times 10^{-5}$	21633
Белорусские+приграничные+российские	0.292	$0,5 \times 10^{-5}$	20621

Как видно из таблицы 4, показатель наблюдаемой гетерозиготности в белорусских популяциях составил 0.302. Произведя необходимые расчеты, мы получили величину N_e , равную 21633 деревьям. При добавлении к белорусским популяциям сопредельных государств параметр N_e снижается ($N_e=0.292$) и эффективное количество деревьев, необходимое для сохранения имеющейся гетерозиготности, уменьшается до 20621.

Второй способ определения эффективной численности популяции основывается на вероятности успешного сохранения всех аллельных вариантов генов. Количество редких аллелей, их минимальная частота для популяции, а также показатели эффективной численности представлены в таблице 5.

Таблица 5 – Показатели эффективной численности, рассчитанные для ели европейской на основании вероятности успешного сохранения всех аллельных вариантов генов.

Популяции	p	K	N_e
Белорусские	0.001	88000	8050
Белорусские+приграничные+российские	0.001	128000	8615

Частоты аллелей в популяции распределены в интервале (0,1). Очевидно, сохранение часто встречающихся аллелей ($p=0,01$), определяющих полиморфизм популяции, не составит труда, так как они будут присутствовать даже в небольшой совокупности деревьев [11]. Для определения объема выборки из n деревьев, в которой будет довольно полно представлен аллелофонд популяции (с 99% вероятностью сохранения всех редких аллелей) нами были установлены наименьшие частоты редких аллелей (p) в белорусских и белорусско-пригранично-российских популяциях. И для белорусских популяций, и для объединенного массива минимальное значение p составило 0.001. Количество редких аллелей в белорусских популяциях составило 111000 (29.1% общей выборки аллелей – редкие, среднее число аллелей на локус (A) 3.81, количество генов в геноме 100000), а в объединенном массиве $k=149000$ (35.6% редких аллелей, $A=4.19$, количество генов в геноме 100000). Произведя необходимые расчеты, мы получили величины n соответственно для белорусского массива – 16100, для белорусско-пригранично-российского массива – 17230. Однако, так как частоты аллелей рассчитывались из количества геномов, а не деревьев, то полученные значения n – это необходимое количество геномов. Для получения эффективной популяционной численности деревьев показатели n необходимо сократить вдвое. Таким образом, для того, чтобы с 99-% вероятностью сохранить все аллельные варианты генов в популяции *P. sylvestris* на территории Белорусии ее эффективный размер должен составить не менее 8050 деревьев, с учетом аллелофонда сопредельных популяций – 8615 деревьев.

Заключение

В результате проведенного исследования нами были определены показатели подразделенности, генного потока, а также эффективной численности для белорусских популяций и популяций сопредельных государств. Величина генного потока (N_m) для белорусских популяций составила 16.42, а для объединенного массива 12.91 мигранта за поколение. Межпопуляционному генному потоку способствует ветроопыляемость хвойных, перенос пыльцы на большие расстояния, а также отсутствие четких межпопуляционных границ. Эти факторы объясняют выявленный у сосны обыкновенной на территории Беларуси и сопредельных государств высокий уровень генного потока, который оказывает влияние на микроэволюционные процессы, препятствуя возникновению подразделенности популяций и их генетической дифференциации. В связи с этим при определении эффективной популяционной численности в белорусских насаждениях сосны обыкновенной нами учитывались мигранты из популяций сопредельных государств и расчет параметров N_e проводился с учетом аллелофонда и полиморфизма сопредельных популяций. Определено, что эффективная популяционная численность сосны обыкновенной на территории Белоруссии составляет 8050-21633 деревьев, с учетом популяций сопредельных государств – 8615-20621 деревьев.

Работа выполнялась в рамках программы ГПОФИ “Ресурсы растительного и животного мира” Национальной АН Беларуси. Авторы выражают благодарность лесным генетикам Гомеля и Риги, которые оказывали содействие в ходе генетических исследований.

Abstract. The degree of subdivision, gene flow and effective quantity in the populations of the Scotch pine (*Pinus sylvestris*) in Belarus and adjacent countries are considered in the paper.

Литература

- 1 Goncharenko, G.G. Population structure, gene diversity, and differentiation in natural populations of Cedar pines (*Pinus* subsect. *Cembrae*, Pinaceae) in the USSR / G.G. Goncharenko, V.E. Padutov, A.E. Silin // *Plant Syst. & Evol.* – 1992. – V. 182. – P. 121-134.
- 2 Goncharenko, G.G. Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. I. Population structure, genetic variation and differentiation in *Pinus pumila* (Pall.) Regel from Chukotsk and Sakhalin / G.G. Goncharenko, V.E. Padutov, A.E. Silin // *Silvae Genet.* – 1993. – V. 42. – P. 237-246.
- 3 Гончаренко, Г.Г. Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири / Г.Г. Гончаренко, А.Е. Силин. – Минск: Тэхналогія, 1997. – 192 с.
- 4 Гончаренко, Г.Г. Геносистематика и эволюционная филогения основных лесобразующих хвойных Палеарктики: монография / Г.Г. Гончаренко. – Мн.: Тэхналогія, 1999. – 188 с.
- 5 Гончаренко, Г.Г. Методический подход к исследованию популяционно-генетических ресурсов хвойных / Г.Г. Гончаренко // *Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины.* – 2002. – № 4 (13). – С. 134-146.
- 6 Гончаренко, Г.Г. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики: монография / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов. – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2001. – 188 с.
- 7 Slatkin, M. A. Gene flow in natural populations / M. A. Slatkin // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1985. – V. 16. – P. 393-430.
- 8 Wright, S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regards to systems of mating / S. Wright // *Evolution.* – 1965. – V. 19. – P. 395-420.
- 9 Slatkin, M.A. Rare alleles as indicators of gene flow / M.A. Slatkin // *Evolution.* – 1985b. – V. 39. – P. 53-65.
- 10 Barton, N.H. Quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population / N.H. Barton, M.A. Slatkin // *Heredity.* – 1986. – V. 56. – P. 409-416.
- 11 Мамаев, С.А. О популяционном подходе в лесоводстве / С.А. Мамаев, Л.Ф. Семеригов, А.К. Махнев // *Лесоведение.* – 1988. – № 1. – С. 3 – 9.
- 12 Crow, J.F. An introduction to population genetics theory / J. F. Crow, M. Kimura // New York: Harper and Row, 1970. – 591pp.
- 13 Brown, A.H.D. Isozymes and the genetic resources of forest trees / A.H.D. Brown, G.F. Moran // *Proc. Symp. Is. North Am. For. Trees and For. Ins.* / M.T. Conkle (tech. coord.). – Berkeley. – 1981. – P. 1-10.
- 14 Goncharenko, G.G. Genetic consequences of the Chernobyl accident. In Ipatyev V. et al. *Forest and Chernobyl: forest ecosystems after the Chernobyl nuclear power plant accident 1986-1994* / G.G. Goncharenko [et al.] // *Journal of Environmental radioactivity.* – 1998. – Vol. 42. – P. 19-38.
- 15 Гончаренко, Г.Г. Состояние генофонда основных лесобразующих пород на загрязненной радионуклидами территории / Г.Г. Гончаренко // *Лес. Человек. Чернобыль: монография* / В.А. Ипатьев [и др.]; под редакцией В.А. Ипатьева. – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 1999. – Гл. 2. – С. 29-67.