

Sacyperova I. F. 1984. *Cow-parsnips of flora of the USSR is new fodder plants*. St. Petersburg: 223 p. (In Russ.).

Schlessman M. A., Barrie F. R. 2004. Protogyny in Apiaceae, subfamily Apioideae: systematic and geographic distributions, associated traits, and evolutionary hypotheses. *South African Journal of Botany*. 70: 475—487. DOI: 10.1016/S0254—6299(15)30232—5

Schlessman M. A., Lloyd D. G., Lowry P. P. II. 1990. Evolution of sexual systems in New Caledonian Araliaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 55: 105—117.

Schlessmann M. A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. *Plant Diversity and Evolution*. 128: 233—245. DOI: 10.1127/1869-6155/2010/0128-0011

Shevchenko N. E., Godin V. N. 2015. The spectrum of sexual forms in the forest flora of the Central Ciscaucasia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya — Tomsk State University Journal of Biology*. 32: 42—61. DOI: 10.17223/19988591/32/2. (In Russ.).

Tiurina E. V. 1974. Proterandry in Peucedanum L. *Complex studying of useful plants in Siberia*. Novosibirsk, 68—74. (In Russ.).

Tkachenko K. G. 1989. Features of blossoming and seed productivity of some species in Heracleum L. grown up in the Leningrad region. *Rastitelnye resursy*. 25: 52—61. (In Russ.).

Webb C. J. 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in *Umbelliferae*. *New Zealand Journal of Botany*. 19: 335—338. DOI: 10.1080/0028825X.1981.10426389

УДК 575.86:582.623.2

Бот. журн., 2017 г., т. 102, № 1

В. Ю. Баркалов, М. М. Козыренко

**ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ
SALIX aggr. BERBERIFOLIA (MYRTOSALIX, SALICACEAE)
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ
ПО ДАННЫМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ МАРКЕРОВ
ХЛОРОПЛАСТНОГО ГЕНОМА**

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Россия, Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: barkalov@ibss.dvo.ru
Поступила 08.12.2015

Приводятся результаты анализа генетической изменчивости и структуры популяций видов *Salix berberifolia*, *S. fimbriata*, *S. kamschatica*, *S. kimurana*, *S. tschuktschorum*, *S. vyshinii* комплекса *Salix* aggr. *berberifolia*, основанного на данных секвенирования межгенных спейсеров *trnS-psbZ*, *trnC-petN* и *petN-psbM* хлоропластной ДНК и обсуждаются их филогенетические взаимоотношения. Низкий уровень изменчивости и присутствие общих гаплотипов свидетельствуют о том, что исследованные виды представляют собой генетически однородную группу, образовавшуюся, вероятно, в результате относительно недавней и быстрой дивергенции от общего предка и высокой степени интрогрессивной гибридизации. Колонизация дальневосточной части ареала *S. berberifolia* s. l. произошла, вероятно, в позднплейстоценовое время. Косвенным фактом этого может служить слабая морфологическая обособленность видов. Комплекс «барбарисолистных» ив можно условно подразделить на две близкородственные группы, первая из них включает *S. berberifolia*, *S. fimbriata* и *S. kamschatica*, вторая — *S. tschuktschorum*, *S. kimurana* и *S. vyshinii*, при этом два последних вида, вероятно, конспецифичны.

Ключевые слова: *Salix*, *Salix* aggr. *berberifolia*, *Salicaceae*, популяция, межгенные спейсеры *trnS-psbZ*, *trnC-petN*, *petN-psbM*, хлоропластная ДНК, северо-восточная Азия.

V. Yu. Barkalov, M. M. Kozyrenko

RELATIONSHIPS OF THE *SALIX* aggr. *BERBERIFOLIA* SPECIES
(*SALICACEAE*) OF NORTH-EAST ASIA BASED ON CHLOROPLAST
GENOME SEQUENCING MARKERS

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch RAS
690022, Vladivostok, Russia
E-mail: barkalov@ibss.dvo.ru

Analysis of variability of the nucleotide sequences of intergenic spacers of chloroplast DNA (the *trnS-psbZ*, the *trnC-petN* and the *petN-psbM*) in closely related species of the *Salix* aggr. *berberifolia* Pall. (*S. berberifolia*, *S. fimbriata*, *S. kamtschatica*, *S. kimurana*, *S. vyshinii*, *S. tschuktschorum*) revealed very low or no genetic differentiation. The level of nucleotide and gene diversity in the species populations varies within 0.000000—0.009722 and 0.000—1.000, respectively. Combinations of polymorphic sites form 14 haplotypes, of which 8 are unique. All studied species have a common haplotype; in addition common haplotypes occur in two or three species. Genetic distances between the species amounted to 0.001, except *S. kimurana*—*S. tschuktschorum*, *S. kimurana*—*S. vyshinii*, *S. tschuktschorum*—*S. vyshinii*, where they are zero. The low level of variability and the presence of common haplotypes indicate that these species present a genetically homogeneous group, formed probably as a result of a relatively recent and rapid divergence from a common ancestor, as well as a high degree of introgression hybridization (the reticulate evolution). The results indicate a relatively recent colonization of the Far Eastern part of the *S. berberifolia* s. l. range, probably in the Late Pleistocene. Weak morphological distinctions between *S. aggr. berberifolia* species may serve as an indirect evidence of the above. The complex of the «barberryleaved» willows can be conditionally subdivided into two closely related groups. The first group includes *S. berberifolia*, *S. fimbriata* and *S. kamtschatica*, the second one — *S. tschuktschorum*, *S. kimurana* and *S. vyshinii* (the latter two are probably conspecific).

Key words: *Salix*, *Salix* aggr. *berberifolia*, *Salicaceae*, population, intergenic spacers *trnS-psbZ*, *trnC-petN*, *petN-psbM*, chloroplast DNA, North-East Asia.

Недавно проведенное сравнение нуклеотидных последовательностей десяти регионов хлоропластной ДНК (хпДНК) и ITS ядерной рибосомальной ДНК у 86 видов рода *Salix* L. из трех подродов — *Salix*, *Chamaetia* (Dumort.) Nasarow и *Vetrix* (Dumort.) Dumort., а также *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. K. Skvortsov (Barkalov, Kozyrenko, 2014) выявило слабую генетическую дивергенцию у видов, принадлежащих подроду *Salix* в широком его понимании, включая *C. arbutifolia* (Skvortsov, 1968), *C. arbutifolia* включается в род *Salix*. Взаимоотношения подродов *Chamaetia* и *Vetrix* остались не разрешенными — у большинства видов последовательности различались несколькими заменами или были идентичны.

Настоящее исследование одно из первых, направленное на изучение структурированности популяций азиатских видов *Salix* из подрода *Chamaetia* с помощью маркеров хлоропластного генома. Таксономический статус, положение в системе и родственные отношения ряда видов, принадлежащих этому подроду, особенно в группе «барбарисолистных» ив (*Salix* aggr. *berberifolia* Pall.), до сих пор неясны или дискутируются. Существуют диаметрально противоположные мнения в отношении идентификации ив из районов, примыкающих к западному побережью Охотского моря (хребты Джугджур, Майский и др.); их определяют или как *S. tschuktschorum* A. K. Skvortsov (Skvortsov, 1968), или как *S. berberifolia* Pall. (Nedoluzhko, 1995). То же относится к камчатской (*S. kamtschatica* (A. K. Skvortsov) Vorosch.) и сихотэ-алиньской (*S. vyshinii* (Nedol.) Petruk) расам.

Комплекс *Salix* aggr. *berberifolia* включает семь близкородственных видов, распространенных в горных районах Сибири и российского Дальнего Востока (Baikov, Petruk, 2012), а за пределами России — в Китае (Fang et al., 1999) и на Корейском п-ове (Park, 2007). К ним относятся *S. brayi* Ledeb. (Южная Сибирь, Монголия, Северо-Западный Китай), *S. berberifolia* Pall. s. str. (Сибирь и россий-

ский Дальний Восток, за исключением арктических районов, Камчатки и Курильских островов), *S. fimbriata* (А. К. Skvortsov) Czerep. (низовье р. Лена, хребты восточнее р. Индигирка, Верхоянский хребет и хр. Черского), *S. kamtschatica* (Камчатка), *S. kimurana* (Miyabe et Tatew.) Miyabe et Tatew. (Сахалин), *S. tschuktschorum* (горные системы к востоку от р. Лены, включая хребты Верхоянский и Черского, нагорья Анюйское, Чукотское, Анадырское, Колымское, бассейны рек Анадырь и Пенжина), *S. vyshinii* (хр. Сихотэ-Алинь, п-ов Корея(?)).

Это распластанные или приземистые кустарнички с подушковидной полусферической кроной, не превышающие 50 см выс. На ветвях в течение нескольких лет сохраняются отмершие листья. Основные отличия видов сводятся к габитусу, характеру листовой пластинки (цельная или надрезанная), выраженности и количеству зубцов по ее краю, а также наличию или отсутствию устьиц на верхней стороне листьев и их размерам. Другие признаки: размеры листьев, характер опущения завязи, длина столбиков и рылец, очень изменчивы даже в пределах одной популяции. Жизненная форма растений зависит от типа местообитаний. В систематическом отношении этот комплекс видов относится к евразийско-американской секции *Myrtosalix* A. Kern. (Skvortsov, 1968; Baikov, Petruk, 2012) подрода *Chamaetia*, иногда помещается в подсекцию *Sempervirentes* A. P. Khokhr. (Khokhriakov, 1979; Nedoluzhko, 1995) или дополнительно в подсекцию *Berberifoliae* Petruk (Petruk, 2011) той же секции. В отношении понимания объема таксонов, объединенных здесь в комплекс *S. aggr. berberifolia*, до сих пор нет единого мнения. Все или часть из них принимаются либо в ранге вида (Cherpanov, 1981, 1995; Nedoluzhko, 1995; Baikov, Petruk, 2012), либо в ранге подвида (Skvortsov, 1966, 1968; Voroshilov, 1985; Bolshakov, 1992; Nikolin, 2013; Koropachinskiy, 2015), реже — разновидности (Nazarov, 1936; Park, 2007). Нужно согласиться с мнением Скворцова (Skvortsov, 1968), что систематика *S. berberifolia* s. l. нуждается в дальнейшем изучении.

Цель данного исследования — изучить генетическую изменчивость, структуру популяций и взаимоотношения северо-восточноазиатских видов комплекса *Salix aggr. berberifolia* с помощью маркеров хлоропластного генома.

Материал и методика

Материалом для исследования служило 101 растение из 13 природных популяций шести видов рода *Salix* — *S. berberifolia*, *S. fimbriata*, *S. kamtschatica*, *S. kimurana*, *S. tschuktschorum*, *S. vyshinii* (табл. 1, рис. 1). Ваучерные образцы растений хранятся в гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA). Авторы таксонов приведены по базе данных International Plant Names Index (IPNI) (<http://www.ipni.org/ipni/authorsearchpage.do>).

Индивидуальные препараты тотальной ДНК выделены из высушенных в силикагеле листьев с использованием набора DNeasy Plant Mini Kits (Qiagen, Hilden, Germany) согласно протоколу производителя.

После проверки успешности амплификации и наличия полиморфизма для исследования было отобрано три региона хлДНК: *trnS-psbZ*, *trnC-petN* и *petN-psbM*. Амплификацию межгенных спейсеров хлДНК проводили с использованием универсальных праймеров, реакционных условий и температурных режимов, рекомендованных для этих участков (Demesure et al., 1995; Heinze, 2007; Hamza-Babiker et al., 2009). Концентрацию и размер продуктов оценивали с помощью электрофореза в 1.2%-м агарозном геле. Циклическое секвенирование обеих цепей

ТАБЛИЦА 1
Исследуемые популяции видов *Salix* aggr. *berberifolia*
TABLE 1. Studied populations of the *Salix* aggr. *berberifolia* species

Вид Species	Код популяции Code of population	Местонахождение (число образцов) Locality (number of samples)
<i>Salix berberifolia</i> Pall. s. str.	BER29	Амурская обл., Атагский хребет, ручей Большой Курумкан (4) Amur Region, Atagskiy Ridge, Bol'shoi Kurumkan stream (4)
	BER148	Хабаровский край, Баджалский хребет, ручей Каменистый (3) Khabarovsk Territory, Badzhalskiy Ridge, Kamenisty stream (3)
<i>Salix fimbriata</i> (A. K. Skvortsov) Czerep.	FIM102	Магаданская обл., хребет Большой Туоннах, гора Эзоп (2) Magadan Region, Bol'shoi Tuonnakh Ridge, Mt. Ezop (2)
	FIM131	Магаданская обл., басс. р. Колыма, гора Замковая, (5) Magadan Region, Kolyma River basin, Mt. Zamkovaya (5)
<i>Salix kamtschatica</i> (A. K. Skvortsov) Vorosch.	КАМ12	Камчатка, верховье р. Киревна, гора Алней (13) Kamchatka, upper Kirevna River, Mt. Alnei (13)
<i>Salix kimurana</i> (Miyabe et Tatew.) Miyabe et Tatew.	KIM62	Сахалин, Набильский хребет, Чамгинский перевал (4) Sakhalin, Nabil'skiy Ridge, Chamginskiy Pass (4)
	KIM239	Сахалин, верховье р. Витница, гора Вайда (5) Sakhalin, upper Vitnitsa River, Mt. Vaida (5)
<i>Salix tschuktschorum</i> A. K. Skvortsov	TSC36	Чукотка, Билибинский р-н, верховье р. Двойная (3) Chukotka, Bilibinskiy district, upper Dvoynaya River (3)
	TSC88	Магаданская обл., хребет Большой Туоннах, гора Эзоп (18) Magadan Region, Bolshoi Tuonnakh Ridge, Mt. Ezop (18)
	TSC116	Магаданская обл., Ольское плато, гора Скиф (18) Magadan Region, Ol'skoye Plateau, Mt. Skif (18)
	TSC195	Магаданская обл., Омсукчанский р-н, Килганские горы (18) Magadan Region, Omsukchanskiy district, Kilganskiye Mountains (18)
	TSC257	Магаданская обл., Северо-Эвенский р-н, верховье р. Кегали (3) Magadan Region, Severo-Evenski district, upper Kegali River (3)
<i>Salix vyshinii</i> (Nedol.) Petruk	VYS189	Хабаровский край, хребет Сихотэ-Алинь, гора Тардоки-Яни (5) Khabarovsk Territory, Sikhote-Alin' Ridge, Mt. Tardoki-Yani (5)

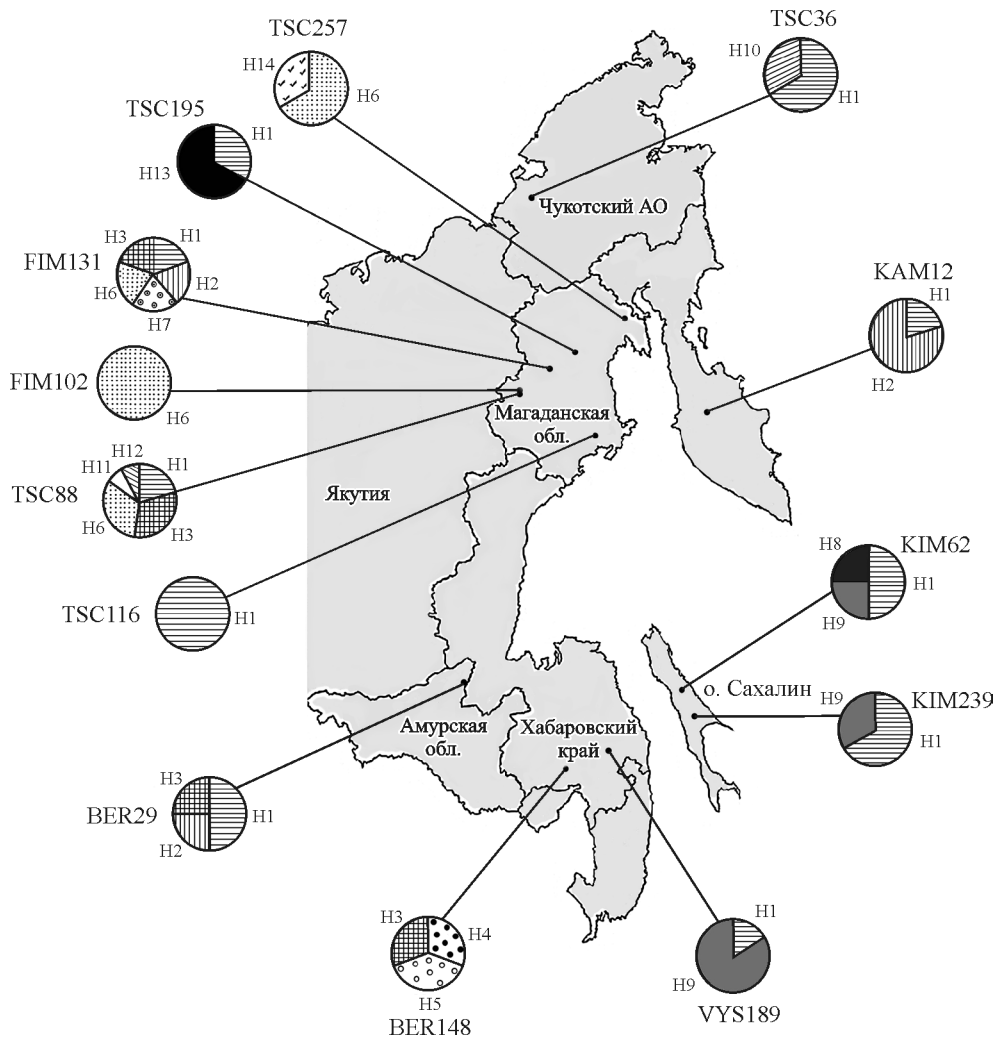


Рис. 1. Карта-схема мест сбора образцов и распределение частот гаплотипов H1—H14 в популяциях.

Гаплотипы представлены в виде круговых диаграмм. Код популяции см. в табл. 1.

Fig. 1. Schematic map showing the location of the sampling sites and the frequency distribution of haplotypes H1—H14 in populations. Haplotypes are presented in the form of pie charts.

The population codes are given in Table 1.

фрагментов ДНК осуществляли с использованием набора флуоресцентно меченых нуклеотидов Big Dye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, USA). Нуклеотидные последовательности определяли на генетическом анализаторе ABI 3130 (Applied Biosystems, Foster City, USA) и собирали с помощью пакета программ Staden Package v. 1.5 (Bonfeld et al., 1995). Для каждого образца нуклеотидные последовательности регионов выравнивали вручную с использованием программы SEAVIEW (Galtier et al., 1996) и объединяли в одну матрицу.

Расчет таких популяционных параметров, как генное и нуклеотидное разнообразие, частота встречаемости гаплотипов в популяциях, выполнены в програм-

ТАБЛИЦА 2

Генетическое разнообразие популяций видов *Salix aggr. berberifolia* и номера доступа нуклеотидных последовательностей регионов *trnS-psbZ*, *trnC-petN* и *petN-psbM* в базе данных DDBJ/EMBL/GenBank

TABLE 2. The genetic diversity of populations of *Salix aggr. berberifolia* species, and accession numbers for sequences of the *trnS-psbZ*, *trnC-petN* and *petN-psbM* regions in the DDBJ/EMBL/GenBank database

Популяции Populations	Нуклеотидное разнообразие Nucleotide diversity	Генное разнообразие Gene diversity	Гаплотип Haplotype	Номер доступа в DDBJ/EMBL/GenBank Accession number in DDBJ/EMBL/ GenBank <i>trnS-psbZ</i> / <i>trnC-petN</i> / <i>petN-psbM</i>
BER29	0.004630 (0.003304)	0.8333 (0.2224)	H1	LN864825/LN864835/LN864845
			H2	LN864855/LN864858/LN864861
			H3	LN864864/LN864868/LN864872
BER148	0.009722 (0.007551)	1.0000 (0.2722)	H3	LN864865/LN864869/LN864873
			H4	LN864876/LN864877/LN864878
			H5	LN864879/LN864880/LN864881
FIM102	0.000000 (0.000000)	0.0000 (0.0000)	H6	LN864882/LN864886/LN864890
FIM131	0.004303 (0.002878)	1.0000 (0.1265)	H1	LN864826/LN864836/LN864846
			H2	LN864856/LN864859/LN864862
			H3	LN864866/LN864870/LN864874
			H6	LN864883/LN864887/LN864891
			H7	LN864894/LN864895/LN864896
KAM12	0.000269 (0.000304)	0.3846 (0.1321)	H1	LN864827/LN864837/LN864847
			H2	LN864857/LN864860/LN864863
KIM62	0.002787 (0.002095)	0.8333 (0.2224)	H1	LN864828/LN864838/LN864848
			H8	LN864897/LN864898/LN864899
			H9	LN864900/LN864903/LN864906
KIM239	0.002509 (0.001784)	0.6000 (0.1753)	H1	LN864829/LN864839/LN864849
			H9	LN864901/LN864904/LN864907
TSC36	0.006023 (0.004790)	0.6667 (0.3143)	H1	LN864830/LN864840/LN864850
			H10	LN864909/LN864910/LN864911
TSC88	0.004865 (0.002680)	0.7647 (0.0551)	H1	LN864831/LN864841/LN864851
			H3	LN864867/LN864871/LN864875
			H6	LN864884/LN864888/LN864892
			H11	LN864912/LN864913/LN864914
H12	LN864915/LN864916/LN864917			
TSC116	0.000000 (0.000000)	0.0000 (0.0000)	H1	LN864832/LN864842/LN864852
TSC195	0.000594 (0.000493)	0.4248 (0.0993)	H1	LN864833/LN864843/LN864853
			H13	LN864918/LN864919/LN864920
TSC257	0.000466 (0.000581)	0.6667 (0.3143)	H6	LN864885/LN864889/LN864893
			H14	LN864921/LN864922/LN864923
VYS189	0.001672 (0.001268)	0.4000 (0.2373)	H1	LN864834/LN864844/LN864854
			H9	LN864902/LN864905/LN864908

Примечание. В скобках даны значения среднего отклонения; жирным шрифтом отмечены уникальные гаплотипы. Код популяции см. табл. 1.

Note. The average values of the deviation are given in parentheses; unique haplotypes are printed in bold type. For populations denoted by the codes see Table 1.

ме Arlequin версии 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Иерархическое распределение генетической изменчивости (внутри популяций, между популяциями в пределах групп и между группами) оценивали с помощью анализа молекулярной вариации (АМОВА) в программе Arlequin. Группы были сформированы по таксономическому признаку, т. е. каждая группа соответствовала определенному виду. Статистическую значимость индексов фиксации оценивали с помощью 1023 пермутаций. Полиморфизм последовательностей и количество гаплотипов оценивали в программе DnaSP версии 5.10 (Librado, Rozas, 2009). Нуклеотидные последовательности трех регионов хпДНК для каждого гаплотипа исследуемых популяций депонированы в базу данных DDBJ/EMBL/GenBank (табл. 2).

Генеалогические взаимоотношения гаплотипов определяли методом медианного связывания (Median Joining, MJ) с помощью программы NETWORK версии 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999), кодируя каждую инсерцию или делецию, независимо от их размера, как единичное мутационное событие. В качестве внешней группы использовали последовательности этих же регионов (номера доступа в DDBJ/EMBL/GenBank HE612016, HE614650, HE613968) — *Populus suaveolens* Fisch., полученные нами ранее (Barkalov, Kozyrenko, 2014).

Анализ популяционной структуры всей исследуемой выборки (101 образец) и выявления генетически однородных групп в ней проводили в программе BAPS (Bayesian analysis of population structure) версии 6 (Corander, Marttinen, 2006). Первоначально определяли наиболее вероятное число гипотетических кластеров (K), на которое может быть разделена вся выборка, и оценивали вероятность отнесения исследуемых образцов к тому или иному кластеру, используя байесовский подход и алгоритм стохастической оптимизации. Наибольшее значение логарифма маргинального правдоподобия свидетельствует о максимальной вероятности наличия соответствующего числа генетических групп. Данные были проанализированы десятикратно для каждого значения K от 2 до 29. Затем проводился анализ с использованием модели генетического смешения (admixture), которая предполагает генетическую близость сравниваемых популяций, равновесие Харди-Вайнберга и равновесие по сцеплению для анализируемых маркеров (Corander, Marttinen, 2006; Corander et al., 2008).

Результаты

Получены нуклеотидные последовательности межгенных спейсеров *trnS-psbZ*, *trnC-petN* и *petN-psbM* хпДНК для 101 образца. Изменчивость данных регионов неодинакова. Длина последовательностей одного региона у образцов разная вследствие присутствия инсерций/делеций (инделей) и мононуклеотидных повторов. Так, длина *trnS-psbZ* варьирует от 455 до 465 пн (пар нуклеотидов), разница обусловлена присутствием инсерции 10 нуклеотидов (AATAGAACAT) у 10 образцов и переменного мононуклеотидного повтора — поли-(Т) мотив, в котором 9—11 повторов. В последовательностях данного региона обнаружена одна нуклеотидная неинформативная (единичная) замена. Длина региона *trnC-petN* также разная (407—413 пн) из-за присутствия инсерции 6 нуклеотидов (ATCTTT) в 7 образцах и переменного поли-(Т) мотива, в котором 9—11 повторов. Кроме того, обнаружены нуклеотидные замены в четырех сайтах, из них одна информативна согласно методу максимальной экономии. Длина *petN-psbM* у всех образцов составила 567 пн, кроме одного (560 пн) в связи с делецией семи нуклеотидов (TTTТААА). В последовательностях данного региона выявлены три

полиморфных сайта, из них два информативны согласно методу максимальной экономии.

Длина матриц *trnS-psbZ*, *trnC-petN* и *petN-psbM* после выравнивания составила 467, 415 и 567 пн соответственно. Комбинированный набор объединенных последовательностей регионов, включая индели, составил 1449 пн. Обнаружено 8 переменных сайтов, из них три (позиции 600, 1045, 1336) информативны согласно методу максимальной экономии и пять единичных (позиции 217, 575, 637, 672, 1224).

Уровень нуклеотидного и генного разнообразия в популяциях изменяется в пределах 0.000000—0.009722 и 0.000—1.000 соответственно (табл. 2). Две популяции — FIM102 *S. fimbriata* и TSC116 *S. tschuktschorum* — мономорфны. Отсутствие гаплотипического разнообразия в популяциях объясняется, вероятно, сравнительно недавней колонизацией дальневосточной части ареалов. Более информативным показателем является нуклеотидное разнообразие, так как размах различий нуклеотидных последовательностей отражает эволюционную дистанцию между ними, формирующуюся в ходе мутационного процесса. Наибольшее нуклеотидное разнообразие (0.009722) определено в популяции BER148 вида *S. berberifolia* на Баджалском хребте. Дивергенция нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров между исследуемыми видами, рассчитанная как среднее число нуклеотидных замен на сайт, изменяется от 0.00016 (*S. kimurana*—*S. vyshinii*) до 0.00090 (*S. berberifolia*—*S. tschuktschorum*), в среднем 0.00059. Генетические дистанции (*D*) между видами составили 0.001, кроме *S. kimurana*—*S. tschuktschorum*, *S. kimurana*—*S. vyshinii*, *S. tschuktschorum*—*S. vyshinii*, у которых *D* = 0.000. Полученные данные указывают на очень низкую дифференциацию или ее отсутствие у исследуемых видов *Salix*.

Анализ 101 последовательности выявил 14 гаплотипов (Н1—Н14), восемь из них были уникальными, т. е. присутствовали только в одном образце. Сеть генеалогических связей гаплотипов, построенная по результатам анализа нуклеотидного полиморфизма с учетом инделей методом MJ, показывает отсутствие каких-либо филогенетических групп (рис. 2). Наличие петлевых структур в сети (альтернативные связи) указывает на высокий уровень рекомбинации или гомоплазии, что уменьшает точность филогенетических выводов (Marshall et al., 2001; Hale et al., 2004).

Гаплотип Н1 присутствует с наибольшей частотой встречаемости (40.6 %) и является, по-видимому, анцестральным (предковым) гаплотипом, затем по уменьшению частот следуют гаплотипы Н13 (12.9 %), Н2 (11.9 %), Н6 (10.9 %), Н3 (8.9 %), Н9 (6.9 %) и далее восемь уникальных гаплотипов (0.99 %). Все исследуемые виды имеют общий гаплотип Н1. Кроме этого, обнаружены общие гаплотипы у двух или трех видов (рис. 1, 2; табл. 2). Так, гаплотип Н2 присутствует у *S. berberifolia*, *S. fimbriata* и *S. kamtschatica*, гаплотип Н3 — у *S. berberifolia*, *S. fimbriata* и *S. tschuktschorum*, гаплотип Н6 — у *S. fimbriata* и *S. tschuktschorum*, гаплотип Н9 — у *S. kimurana* и *S. vyshinii*. Наличие общих гаплотипов у близкородственных видов, имеющих определенные морфологические отличия, можно объяснить тем, что в результате интрогрессии оргanelлярная ДНК одного вида может иногда замещаться таковой близкородственных видов посредством оргanelлярного захвата (Brunsfield et al., 1992; Hardig et al., 2000).

С помощью программы VAPS проанализирована суммарная выборка *Salix*. Максимальная величина вероятности ($P = 0.99997$), соответствующая среднему значению логарифма маргинального правдоподобия $\ln P(D) = -271.516$, была найдена для $K = 4$. Вероятность принадлежности каждого проанализированного об-

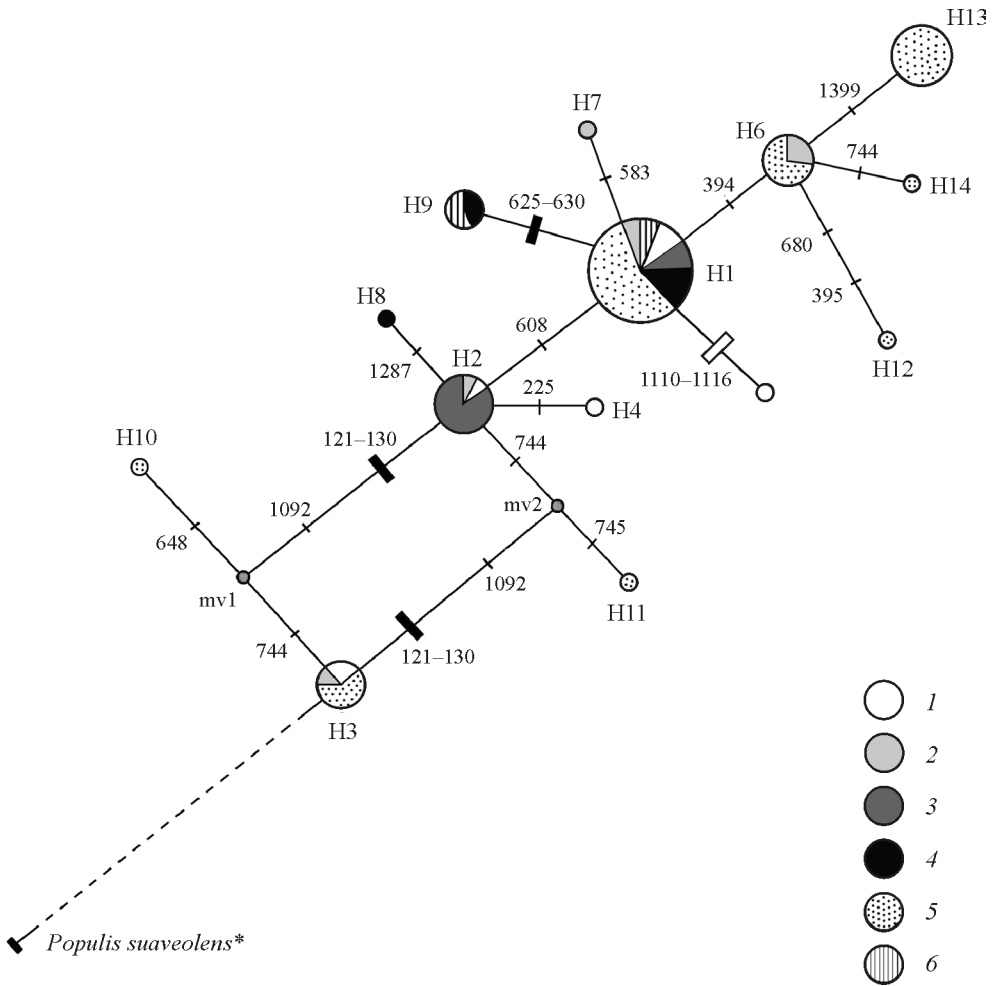


Рис. 2. Филогенетическая сеть гаплотипов, построенная методом MJ в программе NETWORK.

Гаплотипы обозначены кружками, размер которых отражает примерную частоту встречаемости гаплотипов; mv — медианный вектор; черные тонкие пересекающие линии представляют одно мутационное событие; черные толстые пересекающие линии — инсерция нуклеотидов; белые толстые пересекающие линии — делеция нуклеотидов; число — позиция полиморфного сайта в общей матрице. * — мутации для *Populus suaveolens*, используемого в качестве внешней группы, не рассматриваются и не указаны.

Fig. 2. Phylogenetic network of haplotypes constructed with the help of the MJ method in the NETWORK program.

Haplotypes are marked by circles, the size of circles reflects the haplotype frequency; mv — the median vector; black thin intersecting lines represent a single mutational event; thick black line crossing — the insertion of nucleotides; thick white intersecting lines — deletion of nucleotides; number — the position of the polymorphic sites in the overall matrix.

* — mutations to *Populus suaveolens*, used as an external group, is not considered and are not listed.

разца к одной из четырех гипотетических групп — C1, C2, C3 и C4 — представлена на рис. 3. Образцы видов *S. fimbriata* и *S. tschuktschorum* распределены во всех четырех группах, *S. berberifolia* — в C1, C3 и C4, а *S. kamtschatica*, *S. kimurana* и *S. yushinii* — только в C1 и C4. Кроме этого, образцы разных популяций одного вида имеют неодинаковую кластерную принадлежность. Так, у *S. tschuktschorum* популяция TSC88 представлена образцами, относящимися ко всем четырем группам, а популяция TSC116 является гомогенной, все образцы которой

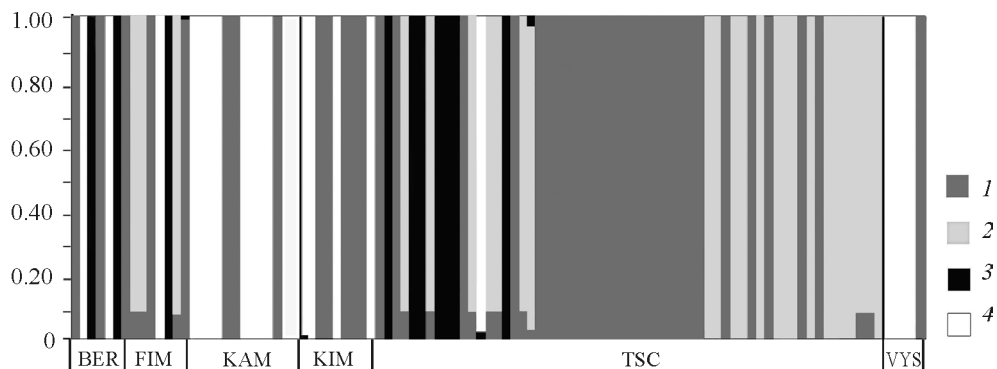


Рис. 3. Вероятность отнесения исследованных образцов к одной из гипотетических групп по результатам анализа в программе BAPS.

Каждый вертикальный столбец соответствует одному образцу. Столбцы заштрихованы разными цветовыми сегментами (черный, темно-серый, светло-серый, белый), длина которых пропорциональна доли, относящейся к определенной группе. Образцы одного вида отделены вертикальной линией: BER — 7 образцов *Salix berberifolia*, FIM — 7 образцов *S. fimbriata*, KAM — 13 образцов *S. kamschatica*, KIM — 9 образцов *S. kimurana*, TSC — 60 образцов *S. tschuktschorum*, VYS — 5 образцов *S. vyshinii*.

Fig. 3. Probability of classifying the test samples to a hypothetical group (K = 4) on the results of the analysis in the BAPS program.

Each vertical column corresponds to one sample. Columns are shaded with different colours (black, dark grey, light grey and white) in proportions corresponding to estimated admixture coefficients for each group. Samples of one species were separated vertical line. BER — 7 samples *Salix berberifolia*, FIM — 7 samples *S. fimbriata*, KAM — 13 samples *S. kamschatica*, KIM — 9 samples *S. kimurana*, TSC — 60 samples *S. tschuktschorum*, VYS — 5 samples *S. vyshinii*.

ТАБЛИЦА 3

Распределение суммарной генетической изменчивости для 101 образца
13 популяций шести видов *Salix aggr. berberifolia*

TABLE 3. Distribution of the total genetic variability between 101 samples
of 13 populations of six *Salix aggr. berberifolia* species

Генетическое разнообразие Genetic diversity	df	SS	CV	%	Индекс фиксации Fixation index
Между видами Between species	5	40.238	0.24892	10.98	$F_{CT} = 0.10976^*$
Между популяциями вида Between populations of the same species	7	38.139	0.50829	22.41	$F_{SC} = 0.25177^{**}$
Внутри популяций Within populations	88	132.930	1.51057	66.61	$F_{ST} = 0.33390^{***}$
Общая Total	100	211.307	2.29401		

Примечание. df — число степеней свободы, SS — сумма квадратов, CV — абсолютное значение компоненты изменчивости, % — процент общей изменчивости, распределенной в каждой компоненте; * — $P > 0.10$, ** — $P < 0.004$, *** — $P = 0.000$.

Note. df — degrees of freedom; SS — sum of squares, CV — variance components, % — percentage of the total variance contributed by each component; * — $P > 0.10$, ** — $P < 0.004$, *** — $P = 0.000$.

относятся только к группе C1. Шестнадцать образцов (11 — *S. tschuktschorum*, 4 — *S. fimbriata*, 1 — *S. kimurana*) имеют смешанную генетическую природу, т. е. содержат в разной пропорции мутации, характерные для гаплотипов других групп (рис. 3).

АМОВА с учетом иерархических уровней (табл. 3) показал, что 66.61 % от общей генетической изменчивости сосредоточено внутри популяций ($F_{ST} = 0.334$, $P = 0.000$), в то время как на межпопуляционную изменчивость в пределах видов приходится 22.41 % ($F_{SC} = 0.25177$, $P < 0.004$), а на межвидовую изменчивость только 10.98 % ($F_{CT} = 0.10976$, $P > 0.10$). В последнем случае различия статистически недостоверны.

Таким образом, низкий уровень изменчивости нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров *trnS-psbZ*, *trnC-petN* и *petN-psbM* хлДНК и присутствие общих гаплотипов могут указывать на то, что исследуемые виды представляют собой генетически однородную группу, образовавшуюся, вероятно, в результате интрогрессивной гибридизации и/или относительно недавней и быстрой дивергенции от общего предка.

Обсуждение

Как уже упоминалось выше, ни в отношении таксономического статуса видов, составляющих комплекс *S. aggr. berberifolia*, ни в отношении их положения в системе рода нет единого мнения. А. А. Петрук (Petruk, 2011), основываясь на морфологии пыльцевых зерен, подразделяет секцию *Myrtosalix* на ряд подсекций. *S. tschuktschorum* она относит к подсекции *Sempervirentes*, а остальные виды — *S. berberifolia*, *S. fimbriata*, *S. kamtschatica*, *S. kimurana* и *S. vyshinii* — к подсекции *Berberifoliae*. Однако отсутствие генетических различий между парами видов *S. kimurana*—*S. tschuktschorum*, *S. kimurana*—*S. vyshinii*, *S. tschuktschorum*—*S. vyshinii* может указывать на очень близкое родство *S. kimurana* и *S. vyshinii* между собой и с *S. tschuktschorum*, помещенных в разные подсекции. Обычно *S. kimurana* и *S. vyshinii* принимаются в качестве подвидов *S. berberifolia*, соответственно *S. berberifolia* subsp. *kimurana* (Miyabe et Tatew.) А. К. Skvortsov (Skvortsov, 1968) и *S. berberifolia* subsp. *vyshinii* Nedol. (Nedoluzhko, 1990, 1995). Скворцов (Skvortsov, 1961) обосновывает выделение чукотской расы в качестве особого вида — *S. tschuktschorum*. Однако это разделяют не все авторы. В частности, В. Н. Ворошилов (Voroshilov, 1982, 1985) понизил ранг этого вида до подвида *S. berberifolia* Pall. subsp. *tschuktschorum* (А. К. Skvortsov) Vorosch., отметив наличие переходных форм. Того же мнения придерживается Е. Г. Николин (Nikolin, 2013), приняв для этого таксона ранг подвида.

В. А. Недолужко (Nedoluzhko, 1995) приводит для одних и тех же горных вершин Набильского хребта на Сахалине как *S. kimurana*, так и *S. berberifolia* s. str., т. е. виды очень близкого родства. При этом он отмечает значительный полиморфизм у последнего вида. Существенным отличием *S. kimurana* от других видов комплекса *S. aggr. berberifolia* рассматривалось отсутствие устьиц на верхней стороне листовой пластинки (Kimura, 1937) наряду с крупными размерами растений, листьев и сережек. Но, как показали изучение гербарного материала, а также собственные сборы и наблюдения в природе, такой признак, как наличие или отсутствие устьиц у сахалинских растений, не выдержан, а габитус и размеры всех частей растения очень изменчивы и зависят от типа местообитания. На ветровых тундровых склонах растения распростерты, с мелкими

листьями (без устьиц!) и сережками. Одни и те же гербарные образцы с горы Лопатина на Сахалине специалистами нередко определялись или как *S. berberifolia*, или как *S. kimurana*. Результаты генетических исследований показывают, что на Сахалине распространен единственный вид — *S. kimurana*, очень изменчивый по морфологическим признакам: крупные и мелкие растения, с устьицами и без устьиц имеют одни и те же гаплотипы. Наличие общего гаплотипа Н9 у *S. kimurana* и *S. vyshinii*, отсутствующего у других видов комплекса *S. aggr. berberifolia*, может указывать на их вероятную конспецифичность. Следует заметить, что некоторые гербарные образцы с Северного Сихотэ-Алиня во VLA Петрук определяла как *S. kimurana*, отметив более светлую окраску прицветных чешуй.

На морфологическое сходство (крупный габитус и размеры всех частей растения) сихотэ-алинских растений, относимых к особому виду *S. vyshinii* (Petruk, 2009a), с сахалинским видом *S. kimurana* ранее уже обращалось внимание в литературе (Skvortsov, 1961; Nedoluzhko, 1990, 1995). Главное отличие сводилось только к наличию устьиц на верхней стороне листовой пластинки у *S. vyshinii*, но, как нами отмечено выше, этот признак в группе *S. aggr. berberifolia* не выдержан. В позднем плейстоцене Сахалин соединялся сухопутным «мостом» с материком (Igarashi, 1993), что могло способствовать проникновению *S. berberifolia* s. l. на этот остров с гор Сихотэ-Алиня в районе пролива Невельского. На Сахалине *S. kimurana* приурочен к наиболее высоким горным вершинам или обитает чаще на выходах известняков в низкогорьях. На Сихотэ-Алине *S. vyshinii*, видимо, так же приурочена к породам основного состава.

Нередко *S. kamtschatica* рассматривают в качестве подвида *S. berberifolia* subsp. *kamtschatica* А. К. Skvortsov (Skvortsov, 1968; Voroshilov, 1985) или *S. tschuktschorum* subsp. *kamtschatica* (А. К. Skvortsov) Vorobiev (Nedoluzhko, 1995). По простратной жизненной форме, мелким листьям и сережкам он очень напоминает типичную *S. berberifolia*, но плотная консистенция и темно-бурый цвет сохраняющихся на побегах отмерших листьев, а также не укореняющиеся побеги указывают на сходство с *S. tschuktschorum*, на что обращал внимание еще Скворцов (Skvortsov, 1968). Присутствие гаплотипа Н2 у *S. kamtschatica* сближает его с *S. berberifolia* и *S. fimbriata*, а не с *S. tschuktschorum*, у которого этот гаплотип отсутствует. Кроме того, от *S. tschuktschorum* он отличается очень мелкими размерами пыльцевых зерен (Petruk, 2009b).

Скворцов (Skvortsov, 1966, 1968) принимает *S. fimbriata* в ранге подвида и считает его северной расой *S. berberifolia* — *S. berberifolia* subsp. *fimbriata* А. К. Skvortsov. В северо-восточной Азии он обитает на сухих щебнистых и каменистых склонах в местах выходов карбонатных пород. В отличие от него *S. tschuktschorum* встречается здесь на крупнокаменистом делювии гранитов и песчаников при достаточно хорошем увлажнении, обычно в местах залеживания снежников. В районах совместного распространения этих видов, например на горе Эзоп (юго-восточная оконечность хр. Черского), сложенной главным образом гранитами, с выходами известняков, встречаются промежуточные формы, вероятно, гибриды. Гаплотипическое разнообразие популяции TSC88 *S. tschuktschorum* и присутствие в ней гаплотипа Н6 общего с *S. fimbriata* может, видимо, указывать на ее смешанный характер. То же относится и к популяции FIM131 *S. fimbriata* с известняковой горы Замковой в басс. р. Колымы.

Все виды комплекса *S. aggr. berberifolia* принадлежат к альпийской группе растений. Происхождение *S. berberifolia* s. l., вероятно, связано с горами Южной Сибири, а именно с Алтае-Саянской горной страной, которая, по мнению

Л. И. Малышева (Malyshev, 1965), представляет собой самостоятельный мощный очаг альпийского видообразования и где альпийский пояс растительности выражен наиболее отчетливо. Как известно (Malyshev, 1984), миграция альпийских растений затруднена из-за существования естественных барьеров, в частности, развития нижележащих поясов — лесного и степного (Malyshev, 1984). Полученные результаты наших исследований указывают на сравнительно недавнюю колонизацию дальневосточной части ареала *S. berberifolia* s. l. Колонизация могла произойти в верхнем плейстоцене, когда в результате резкого похолодания климата и связанного с ним значительного снижения нижней границы альпийского пояса альпийские виды получили возможность для беспрепятственного расширения своих ареалов (как в северном, так и в восточном направлении). Почти непрерывное простиранье горных систем на востоке и северо-востоке Азиатского континента способствовало миграции этого вида вплоть до Чукотки и Камчатки, а также проникновению его на Сихотэ-Алинь и Сахалин и формированию здесь особых форм. Косвенным фактом сравнительно недавней колонизации северо-восточной Азии может служить слабая морфологическая обособленность видов комплекса *S. aggr. berberifolia*. С учетом низкой степени генетической дифференциации или ее отсутствия комплекс «барбарисолистных» ив можно условно подразделить на две близкородственные группы, первая из них включает *S. berberifolia*, *S. fimbriata* и *S. kamtschatica*, вторая — *S. tschuktschorum*, *S. kimurana* и *S. vyshinii*, при этом два последних вида, вероятно, конспецифичны.

Благодарности

Мы благодарим О. А. Мочалову (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан), В. А. Бакалина (Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток) и Л. А. Антонову (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск) за сбор образцов некоторых видов *Salix*.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-04-01966).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Baikov, Petruk] Байков К. С., Петрук А. А. 2012. Семейство *Salicaceae*. Конспект флоры Азиатской России: *Сосудистые растения*. Новосибирск, с. 138—147.
- Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. and Evol.* 16(1): 37—48.
- Barkalov V. Yu., Kozyrenko M. M. 2014. Phylogenetic analysis of the Far Eastern *Salix* (*Salicaceae*) based on sequence data from chloroplast DNA regions and ITS of nuclear ribosomal DNA. *Bot. Paci.* 3(1): 3—19.
- [Bolshakov] Большаков Н. М. 1992. *Salicaceae*. Флора Сибири. Т. 5. Новосибирск, с. 8—59.
- Bonfeld J. K., Smith K. F., Staden R. 1995. A new DNA sequence assembly program. *Nucleic. Acids Res.* 23 (24): 4992—4999.
- Brunsfeld S. J., Soltis D. E., Soltis P. S. 1992. Evolutionary pattern and processes in *Salix* sect. *Logifoliae*: evidence from chloroplast DNA. *Syst. Bo.* 17: 239—256.
- [Cherepanov] Черепанов С. К. 1981. *Сосудистые растения СССР*. Л., 510 с.
- [Cherepanov] Черепанов С. К. 1995. *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)*. СПб., 992 с.
- Corander J., Marttinen P. 2006. Bayesian identification of admixture events using multilocus molecular markers. *Mol. Ecology*. 15(10): 2833—2843.
- Corander J., Marttinen P., Sirén J., Tang J. 2008. Enhanced Bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. *BMC Bioinformatics*. 9: 539. DOI: 10.1186/1471-2105-9-539.

- Demesure B., Sodji N., Petit R. J. 1995. A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. *Mol. Ecology*. 4 (1): 129—131.
- Excoffier L., Lischer H. E. L. 2010. Arlequin suite ver. 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecology Res.* 10 (3): 564—567.
- Fang C. F., Zhao S. D., Skvortsov A. K. 1999. *Salicaceae. Flora of China. Vol. 4.* Beijing, St. Louis, p. 139—274.
- Galtier N., Gouy M., Gautier C. 1996. SEAVIEW and PHYLO_WIN: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Comput. Appl. Biosci.* 12 (6): 543—548.
- Hale M. L., Borland A. M., Gustafsson M. H. G., Wolff K. 2004. Causes of size homoplasy among chloroplast microsatellites in closely related *Clusia* species. *J. Mol. Evol.* 58 (2): 182—190.
- Hamza-Babiker N., Heinze B., Glossl J., Arnold C. 2009. Chloroplast DNA identification of eight closely related European *Salix* species. *Austrian J. Forest Sci.* 126 (3): 175—193.
- Hardig T. M., Brunfeldt S. J., Fritz R. S., Morgan M., Orians C. M. 2000. Morphological and molecular evidence for hybridization and introgression in a willow (*Salix*) hybrid zone. *Mol. Ecol.* 9(1): 9—24.
- Heinze B. 2007. A database of PCR primers for the chloroplast genomes of higher plants. *Plant Methods*. 3: 4. Doi: 10.1186/1746-4811-3-4.
- Igarashi Y. 1993. History of environmental change in Hokkaido from the viewpoint of palynological research. *Biodiversity and ecology of the northernmost Japan*. Sapporo, p. 1—19.
- [Khokhriakov] Хохряков А. П. 1979. Ивы (*Salix* L.) подсемейства Sempervirentes Khokhr. секции Myrtosalix Kermer на северо-востоке Азии. *Новости сист. высш. раст.* 15: 93—96.
- Kimura A. 1937. Symbolae Iteologicae III. *Science Reports of the Tohoku University*. Ser. 4, Biol. 12 (1): 97—113.
- Koropachinskiy I. Yu. 2015. *North Asian woody plants. Vol. 1. Taxaceae Rosaceae.* Novosibirsk. 527 p.
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*. 25 (11): 1451—1452.
- [Malyshev] Малышев Л. И. 1965. *Высокогорная флора Восточного Саяна*. М., Л., 368 с.
- [Malyshev] Малышев Л. И. 1984. Высокогорный и горный общепоясный комплекс видов. Малышев Л. И., Пешкова Г. А. *Особенности и генезис флоры Сибири (Передбайкалье и Забайкалье)*. Новосибирск, с. 13—84.
- Marshall H. D., Newton C., Ritland K. 2001. Sequence-repeat polymorphisms exhibit the signature of recombination in lodgepole pine chloroplast DNA. *Mol. Biol. Evol.* 18 (11): 2136—2138.
- [Nazarov] Назаров М. И. 1936. *Salix. Флора СССР. Т. 5.* М., Л., с. 24—216.
- [Nedoluzhko] Недолужко В. А. 1990. Конспект ивовых Salicaceae советского Дальнего Востока. *Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока*. Владивосток, с. 83—100.
- [Nedoluzhko] Недолужко В. А. 1995. Сем. Ивовые — *Salicaceae* Mirb. *Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7.* СПб., с. 145—212.
- [Nikolin] Николин Е. Г. 2013. *Конспект флоры Верхоянского хребта*. Новосибирск, 248 с.
- Park W. G. 2007. *Salicaceae* Mirb. *The genera of vascular plants of Korea*. Seoul, p. 410—425.
- [Petruk] Петрук А. А. 2009a. Таксономические заметки о видах рода *Salix* L. (*Salicaceae*) флоры Азиатской России. *Новости сист. высш. раст.* 41: 73—79.
- [Petruk] Петрук А. А. 2009b. Морфология пыльцевых зерен представителей подрода *Chamaetia* рода *Salix* (*Salicaceae*) по данным электронной микроскопии. *Растительный мир Азиатской России*. 1(3): 53—59.
- [Petruk] Петрук А. А. 2011. Обзор подрода *Chamaetia* рода *Salix* в Азиатской России. *Растительный мир Азиатской России*. 1: 31—35.
- [Skvortsov] Скворцов А. К. 1961. Материалы по морфологии и систематике ивовых, IX. О *Salix berberifolia* Pall. и родственных ей таксонах. *Бот. матер. Гербария Бот. ин-та АН СССР*. 21: 83—92.
- [Skvortsov] Скворцов А. К. 1966. *Salicaceae. Арктическая флора СССР. Т. 5.* М., Л., с. 7—118.
- [Skvortsov] Скворцов А. К. 1968. *Ивы СССР. Систематический и географический обзор*. М., 262 с.
- [Voroshilov] Ворошилов В. Н. 1982. *Определитель растений советского Дальнего Востока*. М., 672 с.
- [Voroshilov] Ворошилов В. Н. 1985. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока. *Флористические исследования в разных районах СССР*. М., с. 139—200.

REFERENCES

- Baikov K. S., Petruk A. A. 2012. *Salicaceae* Family. Malyshev L. I. [et al.]. *A Synopsis of the Asian Russia Flora: vascular plants*. Novosibirsk, p. 138—147. (In Russ.).
- Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. and Evol.* 16 (1): 37—48.
- Barkalov V. Yu., Kozyrenko M. M. 2014. Phylogenetic analysis of the Far Eastern *Salix* (*Salicaceae*) based on sequence data from chloroplast DNA regions and ITS of nuclear ribosomal DNA. *Bot. Pacifica. A journal of plant science and conservation.* 3 (1): 3—19.
- Bolshakov N. M. 1992. *Salicaceae. Flora of Siberia. Vol. 5.* Novosibirsk, p. 8—59. (In Russ.).
- Bonfeld J. K., Smith K. F., Staden R. 1995. A new DNA sequence assembly program. *Nucleic Acids Res.* 23: 4992—4999.
- Brunsfeld S. J., Soltis D. E., Soltis P. S. 1992. Evolutionary pattern and processes in *Salix* sect. *Logifoliae*: evidence from chloroplast DNA. *Syst. Botany.* 17: 239—256.
- Cherepanov S. K. 1981. *Vascular plants of the USSR.* Leningrad. 510 p. (In Russ.).
- Cherepanov S. K. 1995. *Vascular plants of Russia and the adjacent States (within the former USSR).* St. Petersburg: 992 p. (In Russ.).
- Corander J., Marttinen P. 2006. Bayesian identification of admixture events using multilocus molecular markers. *Mol. Ecology.* 15: 2833—2843.
- Corander J., Marttinen P., Sirén J., Tang J. 2008. Enhanced Bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. *BMC Bioinformatics.* 9: 539.
- Demesure B., Sodzi N., Petit R. J. 1995. A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. *Mol. Ecology.* 4: 129—131.
- Excoffier L., Lischer H. E. L. 2010. Arlequin suite ver. 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecology Res.* 10: 564—567.
- Fang C. F., Zhao S. D., Skvortsov A. K. 1999. *Salicaceae. Flora of China. Vol. 4.* Beijing, St. Louis, 139—274.
- Galtier N., Gouy M., Gautier C. 1996. SEAVIEW and PHYLO_WIN: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Comput. Appl. in the Biosci.* 12: 543—548.
- Hale M. L., Borland A. M., Gustafsson M. H. G., Wolff K. 2004. Causes of size homoplasy among chloroplast microsatellites in closely related *Clusia* species. *J. Mol. Evol.* 58: 182—190.
- Hamza-Babiker N., Heinze B., Glössl J., Arnold C. 2009. Chloroplast DNA identification of eight closely related European *Salix* species. *Austrian J. of Forest Science.* 126: 175—193.
- Hardig T. M., Brunsfeld S. J., Fritz R. S., Morgan M., Orians C. M. 2000. Morphological and molecular evidence for hybridization and introgression in a willow (*Salix*) hybrid zone. *Mol. Ecology.* 9 (1): 9—24.
- Heinze B. 2007. A database of PCR primers for the chloroplast genomes of higher plants. *Plant Methods.* 3—4: 1—7.
- Igarashi Y. 1993. History of environmental change in Hokkaido from the viewpoint of palynological research. *Biodiversity and ecology of the northernmost Japan.* Sapporo, 1—19.
- Khokhriakov A. P. 1979. Willows (*Salix* L.) of subsection *Sempervirentes* Khokhr. of section *Myrtosalix* Kerner in North-East Asia. *Novosti Sist. Vyssh. Rastenii.* 15: 93—96. (In Russ.).
- Kimura A. 1937. *Symbolae Iteologicae III. Science Reports of the Tohoku University.* Ser. 4, Biol. 12 (1): 97—113.
- Koropachinskiy I. Yu. 2015. *North Asian woody plants. Vol. 1. Taxaceae — Rosaceae.* Novosibirsk: 527 p.
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics.* 25: 1451—1452.
- Malyshev L. I. 1965. *Alpine flora of Eastern Sayan.* Moscow, Leningrad: 368 p. (In Russ.).
- Malyshev L. I. 1984. [Vysokogornyi i gornyi obshchepoiasnnoi complex vidov] Malyshev L. I., Peshkova G. A. *Features and genesis of the flora of Siberia (Transbaikalia and Predbaikal'e).* Novosibirsk, p. 13—84. (In Russ.).
- Marshall H. D., Newton C., Ritland K. 2001. Sequence-repeat polymorphisms exhibit the signature of recombination in lodgepole pine chloroplast DNA. *Molecular Biol. and Evol.* 18 (11): 2136—2138.
- Nazarov M. I. 1936. *Salix. Flora of the USSR. T. 5.* Moscow, Leningrad, p. 24—216. (In Russ.).
- Nedoluzhko V. A. 1990. [Synopsis willows *Salicaceae* of the Soviet Far East]. *Horology and taxonomy of plants of the Soviet Far East.* Vladivostok, p. 83—100. (In Russ.).
- Nedoluzhko V. A. 1995. *Salicaceae* Family. *Vascular Plants of the Soviet Far East. Vol. 7.* St. Petersburg, p. 145—212. (In Russ.).

Nikolin E. G. 2013. The abstract of flora of the Verkhoyansk ridge. Novosibirsk: 248 p. (In Russ.).
Park W. G. 2007. Salicaceae Mirb. *The genera of vascular plants of Korea*. Seoul, 410—425. (In Korean).

Petruk A. A. 2009a. Taxonomic notes on species *Salix* L. (Salicaceae) in flora of the Asian Russia. *Novosti Sist. Vyssh. Rastenii*. 41: 73—79. (In Russ.).

Petruk A. A. 2009b. Morphology of pollen grains of representatives of the subgenus *Chamaetia* of the genus *Salix* (Salicaceae) according to electron microscopy. *Растительный мир Азиатской России*. 1 (3): 53—59. (In Russ.).

Petruk A. A. 2011. Review of the subgenus *Chamaetia*, genus *Salix* in the Asian Russia. *Растительный мир Азиатской России*. 1: 31—35. (In Russ.).

Skvortsov A. K. 1961. Materials on the morphology and systematic of willows, IX. On *Salix berberifolia* Pall. and its related taxa. *Bot. Mater. Gerbariia Bot. instituta AN S.S.S.R.* 21: 83—92. (In Russ.).

Skvortsov A. K. 1966. *Salicaceae. Arctic Flora of the USSR. Vol. 5*. Moscow, Leningrad, p. 7—118. (In Russ.).

Skvortsov A. K. 1968. *Willows of the USSR. A taxonomic and geographic revision*. Moscow: 262 p. (In Russ.).

Voroshilov V. N. 1982. *The Guidebook to the vascular plants of the Soviet Far East*. Moscow: 672 p.

Voroshilov V. N. 1985. [The vascular plants checklist of the Soviet Far East]. *Floristicheskie issledovaniya v raznykh raionakh SSSR*. Moscow, p. 139—200. (In Russ.).

УДК 581.9:504.73.05:(4.054+45.058)

Бот. журн., 2017 г., т. 102, № 1

© А. В. Разумовская, О. В. Петрова

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ОЗЕРА ИМАНДРА

Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
184209 Россия, Мурманская обл., г. Апатиты, Академический городок, 14а

E-mail: anna-lynx@mail.ru

Поступила 20.06.2016

Исследована флора водных сосудистых растений оз. Имандра, крупнейшего олиготрофного водоема Северо-Запада России, расположенного в Мурманской обл., находящегося с середины XX в. под воздействием промышленного загрязнения. В составе флоры насчитывается 59 видов из 21 семейства. Приводится аннотированный список флоры, включающий сведения о частоте встречаемости, географической, экологической и биотопической приуроченности видов. Средний уровень видового богатства флоры отдельных акваторий (заливов, губ, подречий) озера составляет 8—11 видов, в условиях эвтрофикации достигает 16 видов и снижается до 0—1 вида в условиях техногенного загрязнения. Особенности ценофлор различных акваторий Имандры обсуждаются в связи с антропогенным воздействием на экосистемы озера.

Ключевые слова: высшие водные растения, макрофиты, аннотированный список флоры, озеро Имандра, эвтрофикация, антропогенное воздействие.

A. V. Razumovskaya, O. V. Petrova

VASCULAR PLANTS OF IMANDRA LAKE

Institute on the North Industrial Ecology Problems, Kola Scientific Centre RAS
184209 Apatity, Murmansk Region, Russia

E-mail: anna-lynx@mail.ru

Vascular aquatic flora of Imandra Lake is studied. Imandra is the largest oligotrophic reservoir in the North-West Russia located in the central Kola Peninsula. Being under antropogenic pressure since the middle of the 20th century, several parts of its aquatorium (bays, basins, river estuaries) are eutrophicated and (or) polluted. Total vascular flora of the lake comprises 59 species from 21 families. Data on the species distribution, frequency, environmental and biotopical preferences are given in the annotated species list. Species distribution in different parts of the waterbody depends on various natural factors: depth, bottom composition, wind and wave activity, water purity, etc. The most favourable conditions for macrophyte cover are in quiet bays with sandy or mud bottom at the depth 0.5—2.5 m down to 3—4.5 m. Spe-