

УДК 575.17:582.892(571.63)

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕЛИКТОВОГО ВИДА *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem. (Araliaceae) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

© 2014 г. А. Б. Холина, О. В. Наконечная, О. Г. Корень, Ю. Н. Журавлев

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток 690022

e-mail: kholina@biosoil.ru

Поступила в редакцию 27.03.2014 г.

На основе анализа 17 генов, кодирующих аллозимное разнообразие 12 ферментных систем, получены данные о генетической изменчивости реликта третичной флоры, ценного лекарственного растения *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem. (Araliaceae) на российской части ареала. Показатели полиморфизма в среднем по популяциям имеют довольно высокие значения ($P_{95} = 42.4\%$, $A = 1.55$, $H_o = 0.211$, $H_e = 0.168$), сопоставимые с известными данными для популяций *A. sessiliflorus* с п-ова Корея. Уровень генетического разнообразия и характер его распределения между популяциями отражают взаимодействие нескольких факторов, среди которых наиболее важными являются историческое прошлое вида, дрейф генов и пластичность системы размножения. Полученные данные могут служить основой для сохранения генетических ресурсов дальневосточных видов аралиевых.

DOI: 10.7868/S0016675814120042

Акантопанакс сидяццветковый *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem. (*Eleutherococcus sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) S.Y. Hu) относится к одному из древнейших семейств покрытосеменных — аралиевых (Araliaceae) [1] и является реликтом третичной флоры [2]. В России вид представлен небольшими фрагментированными популяциями в Приморье, на юге Хабаровского края и юго-востоке Амурской области, за пределами ее — в северной и средней части п-ова Корея и на северо-востоке Китая [1]. *A. sessiliflorus* ($2n = 48$, [3]) — кустарник до 4 м высотой, произрастает в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, по речным долинам, одиночно или небольшими группами; в природе размножается семенами и вегетативно [1], есть указание о наличии апомиксиса у данного вида [4]; в распространении семян принимают участие птицы [1]. Растение широко применяется в китайской и корейской медицине в качестве тонизирующего, стимулирующего и болеутоляющего средства [1, 5]; соединения, выделенные из разных частей растения, обладают антиоксидантными, гипогликемическими, тромболитическими свойствами, проявляют противоопухолевую активность [5, 6]. *A. sessiliflorus* в Приморском крае не является редким видом, тем не менее его состояние нельзя назвать благополучным. Лесозаготовки, пожары, сбор лекарственного сырья приводят к сокращению его популяций [1], так что вопрос сохранения генофонда этого ценного растения становится весьма актуальным. Проведенные ранее в нашей лаборатории исследования позволи-

ли получить данные о состоянии генетических ресурсов ряда видов дальневосточных аралиевых [7–11]. Имеются сведения о генетических взаимоотношениях 17 видов рода *Acanthopanax* [12], а также о генетическом полиморфизме корейских популяций *A. sessiliflorus* [13, 14], в том числе и полученные с использованием аллозимных маркеров [15]. Для популяций *A. sessiliflorus* на территории России данные по генетическому разнообразию отсутствуют. Цель нашей работы — на основе анализа изоферментов охарактеризовать уровень генетической изменчивости *A. sessiliflorus* в Приморском крае (Россия).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

При обследовании мест произрастания *A. sessiliflorus* было обнаружено, что растения встречаются небольшими группами. По нашим наблюдениям, способность растений акантопанакса к вегетативному размножению слабая, каждое растение выглядит компактным кустом; тем не менее, учитывая вероятность вегетативного размножения и (или) укоренения ветвей в месте контакта с почвой [1], листья для исследования собирали с растений, находящихся на расстоянии не менее 40 м друг от друга. Для электрофоретического анализа использовали листья 72 растений *A. sessiliflorus*. Сбор материала производили в пяти пунктах, расположенных в бассейне реки Раздольная (Приморский край): окрестности с. Фадеевка (ФА, 21 растение), Ново-Георгиевка (НГ, 24 растения), Константиновка (КО, 11 растений), Покровка

Таблица 1. Исследованные ферментные системы и количество полиморфных локусов и аллелей, выявленных в листьях *Acanthopanax sessiliflorus*

№ п.п.	Фермент	Сокраще- ние	Номер по К.Ф.	Интерпретируемые локусы	Полиморфные локусы	Аллели
1	Альдолаза	ALD	4.1.2.13	1	0	1
2	Алкогольдегидрогеназа	ADH	1.1.1.1	1	0	1
3	Глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа	G-3-PDH	1.2.1.12	1	0	1
4	Глутаматдегидрогеназа	GDN	1.4.1.2	1	0	1
5	Глюкозофосфатизомераза	GPI	5.3.1.9	1	1	2
6	Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	2	1	3
7	Кислая фосфатаза	ACP	3.1.3.2	2	2	4
8	Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	1	1	3
9	Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	2	1	4
10	Флуоресцентная эстераза	FE	3.1.1.2	2	2	4
11	Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1	1	0	1
12	6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGD	1.1.1.44	2	1	3
Всего				17	9	28

(ПО, 6 растений) и Красный Яр (КЯ, 10 растений). Исследованные популяции расположены в северо-восточной части ареала вида [1], незначительно удалены друг от друга (минимальное расстояние — между популяциями НГ и КО, около 10 км, максимальное — между популяциями НГ и КЯ, 70 км), произрастают в сходных экологических условиях (разреженные пойменные черемухо-ольхово-ивовые леса на берегу реки) и подвергаются антропогенному давлению в приблизительно равной степени. Малый объем выборки популяций КО, ПО и КЯ обусловлен небольшой численностью этих популяций и необходимостью сбора растений рендомным способом. Ферменты экстрагировали непосредственно перед электрофорезом гомогенизацией листовой ткани (~100 мг) в жидком азоте с добавлением 200 мкл экстрагирующего 0.1 М фосфатного буфера (pH 7.4), содержащего 10 mM аскорбиновой кислоты, 1 mM ЭДТА, 1% PVP-40, 1% тритона X-100 и 1% β-меркаптоэтанола. Электрофорез проводили в горизонтальном 13%-ном крахмальном геле с добавлением 10%-ной сахарозы, в двух буферных системах — трис-цитратной (pH 7.8) и трис-ЭДТА-боратной (pH 8.6) [16]. Исследованные ферментные системы представлены в табл. 1. Аллели обозначали в соответствии с электрофоретической подвижностью по отношению к наиболее распространенному варианту, подвижность которого принимается за 1.00. Показатели полиморфности (P), среднего числа аллелей на локус (A) и на полиморфный локус (A_p), средней наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности, эффективного числа аллелей (n_e) рассчитывали общепринятыми методами [16–18]. Полиморфность подсчитывали по 95%-ному (частота наиболее общего аллеля не

превышает 95%) и по 99%-ному критерию (P_{95} , P_{99}). Аллельную гетерогенность оценивали при помощи стандартного χ^2 -теста [17]. Индекс фиксации, или коэффициент инбридинга F определяли как $F = (H_e - H_o)/H_e$. Для анализа популяционной структуры были рассчитаны F -статистики Райта (F_{IS} , F_{IT} , F_{ST}) [19]. Величину генного потока между популяциями ($N_e m$ — число мигрантов на поколение) рассчитывали по формуле: $N_e m = (1/F_{ST} - 1)/4$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При исследовании 20 ферментных систем *A. sessiliflorus* 12 из них выявлялись стабильно и были использованы в работе (табл. 1, рисунок). Всего было идентифицировано 28 электрофоретических вариантов, предположительно кодируемых 17 локусами (табл. 1). Восемь локусов оказались мономорфными (*Adh-2*, *Ald-2*, *Idh-1*, *6-Pgd-1*, *G-3-pdh*, *Gdh-2*, *Mdh-4*, *Pgm-2*), четыре локуса обнаруживали изменчивость в 2–4 выборках (*Acp-2*, *Acp-3*, *Idh-2*, *Mdh-2*), пять оказались полиморфными во всех популяциях (*Gpi-4*, *Fe-2*, *Fe-3*, *Lap-1*, *6-Pgd-2*). Частоты аллелей в популяциях и в целом по виду приведены в табл. 2. Большинство полиморфных локусов имеют по два аллеля, в двух локусах (*Lap-1*, *Mdh-2*) выявлено по три аллеля. Высокополиморфными (средняя наблюдаемая гетерозиготность выше 35%) являются пять локусов, среди них наиболее изменчивые *Gpi-4*, *Lap-1*, *Mdh-2*. Близкая к фиксации гетерозиготность обнаружена по локусу *Lap-1* (почти все исследованные растения были гетерозиготными). Локусы *Acp-2*, *Acp-3*, *Fe-2* и *Idh-2* характеризуются средним уровнем изменчивости (средняя наблюдаемая гетерозиготность не превышает 35%, но не

Ферменты	6-PGD			ACP				G-3-PDH	GDH	MDH			
Локусы	<i>6-Pgd-1</i>	<i>6-Pgd-2</i>		<i>Acp-2</i>	<i>Acp-3</i>			<i>G-3-pdh</i>	<i>Gdh-2</i>		<i>Mdh-2</i>		
Аллели	1.00	1.00	0.80	1.17	1.00	1.50	1.00	1.00	1.00	1.05	1.00	0.95	1.00
↑ +													
↓ -													

Ферменты	IDH		ALD	ADH	LAP			FE		PGM	GPI			
Локусы	<i>Idh-1</i>	<i>Idh-2</i>	<i>Ald-2</i>	<i>Adh-2</i>	<i>Lap-1</i>			<i>Fe-2</i>	<i>Fe-3</i>	<i>Pgm-2</i>	<i>Gpi-4</i>			
Аллели	1.00	1.00	0.85	1.00	1.13	1.07	1.00	1.00	0.95	1.00	0.85	1.00	1.25	1.00
↑ +														
↓ -														

Схематическое изображение некоторых электрофоретических вариантов ферментов в листьях *Acanthopanax sessiliflorus*.

менее 5%) (табл. 2). Только для четырех локусов (*Acp-2*, *Gpi-4*, *Mdh-2*, *6-Pgd-2*) наиболее частые аллели являются общими во всех выборках, для остальных происходит смена преобладающего аллеля, вплоть до фиксации альтернативных аллелей по локусу *Idh-2*. Общий тест на гетерогенность по всем локусам выявил высокозначимые различия между популяциями ($p < 0.01$; табл. 2).

На основе аллельных частот 17 локусов были рассчитаны основные показатели генетической изменчивости *A. sessiliflorus* (табл. 3). Наиболее высокими показателями характеризуются популяции ФА и НГ (максимальные значения — в популяции НГ: $P_{95} = 52.9\%$, $A = 1.65$, $H_0 = 0.229$, $H_e = 0.197$). В остальных популяциях показатели изменчивости ниже, но наибольшая величина наблюдаемой гетерозиготности отмечена в популяции КЯ ($H_0 = 0.254$). Самые низкие показатели полиморфизма обнаружены в популяции ПО. Во всех популяциях наблюдаемая гетерозиготность выше ожидаемой, индекс фиксации имеет отрицательное значение и указывает на значительный избыток гетерозигот.

Коэффициент инбридинга особи относительно популяции (F_{IS}) варьирует от -0.792 по *Fe-3* до 0.123 по *Acp-3*, составляя в среднем -0.212 , что подтверждает факт избытка гетерозигот (около 20%) в популяциях (табл. 4). Коэффициент инбридинга особи относительно вида (F_{IT}) составляет в среднем -0.025 , что указывает на избыток

гетерозигот (2.5%) у вида в целом. По отдельным локусам показатели F_{IS} и F_{IT} имеют положительные значения (*Acp-2*, *Acp-3*, *Fe-2*), но в среднем по всем локусам значения отрицательные. Коэффициент инбридинга популяции относительно вида (F_{ST}) принимает минимальное значение для локуса *Lap-1* (0.012) и максимальное для локуса *Idh-2* (0.578), среднее значение показателя составляет 0.180, т.е. на межпопуляционную изменчивость у акантопанакса приходится 18.0% от выявленной генетической изменчивости. Величина потока генов ($N_e m$), рассчитанная на основе F_{ST} , составляет 1.14.

ОБСУЖДЕНИЕ

На юге Дальнего Востока России, благодаря отсутствию сплошного оледенения во время плейстоцен-голоценового похолодания, сохранились в рефугиумах многие теплолюбивые виды — остатки древних флор, которые в настоящее время существуют здесь на северном пределе произрастания. К этим видам относятся представители сем. *Araliaceae* — реликты третичной флоры. Вследствие сверхэксплуатации природных ресурсов в Китае и Корее, где находятся экологические оптимумы этих видов, краевые популяции аралиевых российского Дальнего Востока оказались изолированными. В отсутствие обмена генами между периферической и центральной частями ареала, с нарастанием антропогенного воздей-

Таблица 2. Частоты аллелей девяти полиморфных локусов в популяциях *Acanthopanax sessiliflorus*

Локус	Аллели	Популяции					По виду в целом	H_o
		ФА	НГ	КО	ПО	КЯ		
<i>Asp-2</i>	1.00	0.980	0.905	0.955	1.000	1.000	0.958	0.083
	1.17	0.020	0.095	0.045	0.000	0.000	0.042	
<i>Asp-3</i>	1.00	0.229	0.881	1.000	0.083	0.350	0.542	0.250
	1.50	0.771	0.119	0.000	0.917	0.650	0.458	
<i>Fe-2</i>	0.95	0.083	0.350	0.273	0.083	0.900	0.284	0.295
	1.00	0.917	0.650	0.727	0.917	0.100	0.716	
<i>Fe-3</i>	0.85	0.300	0.308	0.318	0.583	0.056	0.297	0.492
	1.00	0.700	0.692	0.682	0.417	0.944	0.703	
<i>Gpi-4</i>	1.00	0.615	0.619	0.500	0.800	0.650	0.619	0.525
	1.25	0.385	0.381	0.500	0.200	0.350	0.381	
<i>Idh-2</i>	0.85	0.208	0.071	0.000	0.000	1.000	0.232	0.183
	1.00	0.791	0.929	1.000	1.000	0.000	0.768	
<i>Lap-1</i>	1.00	0.389	0.571	0.500	0.333	0.350	0.455	0.833
	1.07	0.388	0.143	0.273	0.417	0.450	0.303	
	1.13	0.222	0.286	0.227	0.250	0.200	0.242	
<i>Mdh-2</i>	0.95	0.146	0.310	0.150	0.000	0.200	0.190	0.549
	1.00	0.729	0.619	0.650	1.000	0.550	0.683	
	1.05	0.125	0.071	0.200	0.000	0.250	0.127	
<i>6-Pgd-2</i>	0.80	0.167	0.275	0.222	0.100	0.450	0.243	0.485
	1.00	0.833	0.725	0.778	0.900	0.550	0.757	

Тест на гетерогенность по всем локусам: $\chi^2 = 210.65$; $d.f. = 36$; $p < 0.01$

ствия, в изолированных популяциях происходит снижение численности, более выражены последствия дрейфа генов, и в большинстве случаев наблюдается обеднение генофонда. В то же время границы ареала являются территорией формирования различных адаптаций к более суровым условиям существования, что вызывает особый интерес к этой проблеме, связанный с оценкой значимости краевых популяций для программ сохранения видов [20].

Анализ генетической изменчивости в краевых северо-восточных популяциях *A. sessiliflorus* показал весьма высокий уровень полиморфизма для реликтового вида с небольшим ареалом; отсутствие равновесного состояния в популяциях, выявляемое как значительный избыток гетерозиготности; среднюю степень дифференциации популяций и наличие выраженной популяционно-генетической структуры на обследованной российской части ареала. Уровень генетической изменчивости у реликтовых видов растений может быть обусловлен историческим прошлым вида,

генетическими процессами в популяциях и биологией вида. Показатели генетического разнообразия *A. sessiliflorus* сопоставимы с величинами, известными для корейских популяций, расположенных на южной границе ареала [14, 15] (табл. 3). Установленный для *A. sessiliflorus* уровень полиморфизма позволяет предположить, что существовавшие в прошлом популяции в Приморском крае обладали значительным резервом изменчивости. Речные каньоны и береговые речные террасы на юге Дальнего Востока являлись рефугиумами неморальных флороценофитов, включающих и *A. sessiliflorus*; вероятно, периоды похолодания растения-основатели исследованных популяций, расположенных в долине реки Раздольная, пережили в подобных рефугиумах и сохранили определенную часть внутривидового полиморфизма.

В то же время отклонение от состояния равновесия, отсутствие редких и уникальных аллелей — все это указывает на перенесенные резкие сокращения численности популяций в прошлом и, вероятно, в настоящее время, поскольку в популя-

Таблица 3. Показатели генетического полиморфизма в популяциях *Acanthopanax sessiliflorus*

Популяция	<i>N</i>	<i>P</i> ₉₅ , %	<i>P</i> ₉₉ , %	<i>H</i> _о	<i>H</i> _е	<i>A</i>	<i>A</i> _р	<i>n</i> _е	<i>F</i>
ФА	24	52.9	52.9	0.212	0.184	1.65	2.22	1.23	–0.152
НГ	21	52.9	52.9	0.229	0.197	1.65	2.22	1.25	–0.162
КО	11	35.3	41.2	0.208	0.171	1.53	2.00	1.21	–0.216
ПО	6	29.4	29.4	0.153	0.114	1.41	1.78	1.13	–0.342
КЯ	10	41.2	41.2	0.254	0.172	1.53	2.00	1.21	–0.477
Среднее по популяциям ± ст. ош.	14.4 ± ± 7.7	42.3 ± ± 10.5	43.5 ± ± 9.8	0.211 ± ± 0.037	0.168 ± ± 0.032	1.55 ± ± 0.10	2.04 ± ± 0.18	1.21 ± ± 0.05	–0.269 ± ± 0.14
<i>A. sessiliflorus</i> 1*	15	—	47.8	0.129	0.168	1.57	2.18	1.29	0.232**
<i>A. sessiliflorus</i> 2*	15	—	47.8	0.114	0.142	1.52	2.09	1.22	0.197**
<i>A. sessiliflorus</i> , среднее по пяти популяциям***	15	—	44.6	—	0.151	1.45	—	—	—

Примечание. *N* — число исследованных растений; *P*₉₅, *P*₉₉, % — полиморфность с учетом 95%-ного и 99%-ного критерия; *H*_о — наблюдаемая гетерозиготность, *H*_е — ожидаемая гетерозиготность; *A* — количество аллелей на локус, *A*_р — количество аллелей на полиморфный локус, *n*_е — эффективное число аллелей; *F* — индекс фиксации. 1*, 2* — данные для двух популяций с п-ова Корея приведены по [15]; ** — показатели *F* рассчитаны нами по данным из статьи [15]; *** — данные RAPD-анализа по пяти природным популяциям *A. sessiliflorus* с п-ова Корея [14].

ции, недавно прошедшей через “бутылочное горлышко”, число аллелей уменьшается быстрее, чем генное разнообразие [21]. Превышение наблюдаемой гетерозиготности над ожидаемой, отрицательные значения коэффициентов инбридинга отмечены и для других реликтовых видов дальневосточных растений — представителя аралиевых заманихи высокой *Oplopanax elatus* [11] и двух видов рода *Aristolochia* (кирказон) [22–24] (табл. 5). Очевидно, что в популяциях этих видов

на территории Южного Приморья происходили сходные генетические процессы, приводящие к нарушению равновесия и утрате аллельного разнообразия. Тем не менее из четырех изученных реликтовых видов уровень полиморфизма *A. sessiliflorus* максимальный (табл. 5).

Сохранение и поддержание генетических ресурсов *A. sessiliflorus* в первую очередь связаны с биологическими особенностями и системой размножения вида. Цветки *A. sessiliflorus*, как и остальных трех реликтов, приспособлены к перекрестному опылению, но если у кирказонов строение цветков ограничивает количество потенциальных опылителей, у заманихи размножение половым путем затруднено [1], то цветки акантопанакса распускаются круглосуточно, даже во время дождя, и их активно посещает широкий круг опылителей [1], что обеспечивает определенный уровень рекомбинации. Способность *A. sessiliflorus* к апогамной репродукции делает процесс размножения независимым от климатических условий и наличия опылителей и позволяет поддерживать численность популяций, при этом весьма вероятно более успешное воспроизводство адаптированных гетерозиготных генотипов. Высокий уровень разнообразия и избыток гетерозигот могут быть обусловлены влиянием отбора в пользу гетерозигот в краевых популяциях. Избыток гетерозигот может быть также связан с действием механизмов, создающих препятствия для инбридинга, как это было показано для *Thymus loscosii* [25]. Наличие таких механизмов характерно для *A. sessiliflorus*, в частности полигамия (в популяциях при-

Таблица 4. Анализ популяционной структуры *Acanthopanax sessiliflorus*

Локус	<i>F</i> _{IS}	<i>F</i> _{IT}	<i>F</i> _{ST}
<i>Asp-2</i>	0.038	0.071	0.034
<i>Asp-3</i>	0.123	0.550	0.487
<i>Fe-2</i>	0.006	0.303	0.298
<i>Fe-3</i>	–0.792	–0.643	0.083
<i>Gpi-4</i>	–0.285	–0.256	0.023
<i>Idh-2</i>	–0.027	0.566	0.578
<i>Lap-1</i>	–0.510	–0.492	0.012
<i>Mdh-2</i>	–0.080	–0.023	0.053
<i>6-Pgd-2</i>	–0.378	–0.301	0.056
По всем локусам	–0.212	–0.025	0.180

Примечание. *F*_{IS} — коэффициент инбридинга особи относительно популяции; *F*_{IT} — коэффициент инбридинга особи относительно всего вида; *F*_{ST} — коэффициент инбридинга популяции относительно всего вида (показатель подразделенности популяций).

Таблица 5. Уровень аллозимного полиморфизма и подразделенность популяций реликтовых видов дальневосточных растений

Вид	$P_{99}, \%$	H_o	H_e	A	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	Ссылки
<i>Acanthopanax sessiliflorus</i>	43.5	0.211	0.168	1.55	−0.212	−0.025	0.180	Наши данные
<i>Oplopanax elatus</i>	38.5	0.171	0.155	1.58	−0.140	0.057	0.173	[11]
<i>Aristolochia manshuriensis</i>	24.1	0.120	0.100	1.24	−0.073	−0.017	0.065	[21, 23]
<i>A. contorta</i>	21.2	0.129	0.101	1.28	−0.282	−0.067	0.168	[24]

Примечание. Показатели полиморфизма приведены в среднем по популяциям. $P_{99}, \%$ — полиморфность с учетом 99%-ного критерия; H_o — наблюдаемая гетерозиготность, H_e — ожидаемая гетерозиготность; A — количество аллелей на локус; F_{IS} — коэффициент инбридинга особи относительно популяции; F_{IT} — коэффициент инбридинга особи относительно всего вида; F_{ST} — коэффициент инбридинга популяции относительно всего вида (показатель подразделенности популяций).

существуют однодомные и двудомные растения с различным половым статусом) и протогиния [1]. Кроме того, высокие показатели гетерозиготности могут быть следствием вероятного полиплоидного происхождения вида. Присутствие дуплицированных ферментов (локусы *G-3-pdh* и *Mdh-4* выявлялись множественными фракциями, рисунок) и высокое число хромосом *A. sessiliflorus* ($2n = 48$, [3]) позволяют предположить, что вид может относиться к анцестральным полиплоидам. У корейских представителей *A. sessiliflorus* число хромосом составляет $2n = 54$ [14], и для них также установлены высокие показатели генетического разнообразия с помощью разных маркеров ([13–15], табл. 3). Уровень аллозимного полиморфизма *A. sessiliflorus* близок к таковому у другого представителя аралиевых *Kalopanax pictus* ($P_{95} = 44.4\%$, $A = 1.64$, $H_o = 0.115$, $H_e = 0.181$), с числом хромосом $2n = 48$ и сходными особенностями биологии и размножения [26].

Выявленная гетерогенность популяций, варьирование частот аллелей, вплоть до фиксации, в не столь отдаленных друг от друга локальностях (табл. 2), уровень подразделенности популяций ($F_{ST} = 0.180$) указывают на наличие выраженной популяционно-генетической структуры вида в Южном Приморье. Подобная структура позволяет виду оставаться генетически более устойчивым в последовательных поколениях [27], что особенно важно для выживания и возобновления реликтового растения *A. sessiliflorus*. Степень подразделенности популяций сопоставима с величинами, полученными для двух других изученных реликтовых видов — *Oplopanax elatus* и *Aristolochia contorta* ([11, 24], табл. 5). Сходный уровень дифференциации трех реликтовых видов связан как с современной фрагментацией их ареалов, сопровождающейся процессами генетического дрейфа, так и с их способностью к бесполому (апогамному или вегетативному) размножению. При этом обмен генами (в случае *A. sessiliflorus* — через распространение семян птицами [1]) в определенной мере препятствует дальнейшей дивергенции популяций.

Своеобразие приморских популяций акантопанакса по сравнению с корейскими ([15], табл. 3) со-

стоит в избытке гетерозиготности и довольно высоком уровне подразделенности популяций. Взаимное влияние процессов генетического дрейфа и отбора в каждом изученном местообитании, сочетание половой и апогамной репродукции формируют уникальный генофонд каждой популяции, адаптированный к конкретным условиям существования. Наличие популяционно-генетической структуры обеспечивает относительную генетическую устойчивость *A. sessiliflorus* на протяжении длительного времени и поддержание внутривидового генетического полиморфизма.

Работа финансово поддержана грантом РФФИ, проект № 11-04-98515-р_восток_a “Молекулярно-генетическое исследование дальневосточных видов семейства Araliaceae для разработки стратегий их сохранения”, Программой Президиума РАН “Биологическое разнообразие”, проект № 12-I-П30-02 “Генетическое разнообразие природных популяций представителей флоры Дальнего Востока”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Журавлев Ю.Н., Коляда А.С. Araliaceae: женьшень и другие. Владивосток: Дальнаука, 1996. 280 с.
2. Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР / Под ред. Сукачева В.Н. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. III. С. 361–457.
3. Стародубцев В.Н. Числа хромосом видов флоры Приморского края // Ботан. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1565–1566.
4. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
5. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Семейства Fabaceae — Apiaceae / Под ред. Буданцева А.Л. СПб.; М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. Т. 3. С. 154–175.
6. Jun W.J., Seong H.S., Chun H. et al. Determination of antioxidative potentials of *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem. in differentiated HL-60 cells // Food Chemistry. 2007. V. 105. P. 1557–1563.

7. Koren O.G., Potenko V.V., Zhuravlev Yu.N. Inheritance and variation of allozymes in *Panax ginseng* C.A. Meyer (Araliaceae) // Int. J. Plant Sci. 2003. V. 164. № 1. P. 189–195.
8. Артюкова Е.В., Козыренко М.М., Корень О.Г. и др. RAPD- и аллозимный анализ генетической изменчивости *Panax ginseng* C.A. Meyer и *P. quinquefolius* L. // Генетика. 2004. Т. 40. № 2. С. 239–247.
9. Холина А.Б., Наконечная О.В., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н. Генетическая изменчивость заманихи высокой *Oplopanax elatus* (Nakai) Nakai (Araliaceae) // Генетика. 2010. Т. 46. № 5. С. 631–639.
10. Реунова Г.Д., Кац И.Л., Музарок Т.И., Журавлев Ю.Н. Полиморфизм RAPD, ISSR и AFLP маркеров генома женьшеня настоящего *Panax ginseng* C.A. Meyer (Araliaceae) // Генетика. 2010. Т. 46. № 8. С. 1057–1066.
11. Холина А.Б., Наконечная О.В., Корень О.Г. Реликтовые популяции *Oplopanax elatus*: генетическая и генотипическая изменчивость // Вестник КрасГАУ. 2012. № 7. С. 39–43.
12. Park S.Y., Yook Ch.S., Nohara T. et al. Random amplified polymorphic DNA analysis of genetic relationships among *Acanthopanax* species // Arch. Pharm. Res. 2004. V. 27. № 12. P. 1270–1274.
13. Huh M.K., Huh H.W., Back K. Genetic diversity and population structure of *Acanthopanax sessiliflorus* (Araliaceae) using AFLP // Kor. J. Genet. 2005. V. 27. Is. 1. P. 71–79.
14. Huh M.K., Huh H.W., Choi J.S. Genetic diversity and population structure of *Acanthopanax sessiliflorus* using random amplified polymorphic DNA markers // J. Kor. Soc. Hort. Sci. 2005. V. 46. № 3. P. 225–230.
15. Huh M.K., Huh H.W. Classification of genus *Acanthopanax* in Korea and genetic diversity using allozymes // Silvae Genetica. 2005. V. 54. № 4–5. P. 206–210.
16. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Потенко В.В. Руководство по исследованию хвойных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. Гомель: Полеспечатать, 1989. 164 с.
17. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
18. Miller M.P. 1997. Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Computer software distributed by author.
19. Wright S. The genetical structure of population // Ann. Eugen. 1951. V. 15. P. 323–354.
20. Artyukova E.V., Kozыrenko M.M., Koren O.G. et al. Living on the edge: various modes of persistence at the range margins of some Far Eastern species (chapter in Book) // Genetic Diversity in Plant / Ed. Galiskan M. InTech, Rijeka, Croatia, 2012. P. 349–374.
21. Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
22. Наконечная О.В., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н. Аллозимная изменчивость реликтового растения *Aristolochia manshuriensis* Kom. (Aristolochiaceae) // Генетика. 2007. Т. 43. № 2. С. 217–226.
23. Корень О.Г., Наконечная О.В., Журавлев Ю.Н. Генетическая структура природных популяций редкого реликтового вида *Aristolochia manshuriensis* Kom. (Aristolochiaceae) в нарушенных и ненарушенных местообитаниях // Генетика. 2009. Т. 45. № 6. С. 773–780.
24. Наконечная О.В., Холина А.Б., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н. Генетическое разнообразие редкого вида *Aristolochia contorta* Bunge (Aristolochiaceae) в Приморском крае // Генетика. 2012. Т. 48. № 2. С. 175–185.
25. Lopez-Pujol J., Bosch M., Simon J., Blanche S. Allozyme diversity in the tetraploid endemic *Thymus loscosii* (Lamiaceae) // Ann. Bot. 2004. V. 93. P. 323–332.
26. Jung S.D., Huh H.W., Hong J.H. et al. Genetic diversity and population structure of *Kalopanax pictus* (Araliaceae) // J. Plant Biol. 2003. V. 46. № 4. P. 255–262.
27. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.

Genetic Variation of the Relict Species *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem. (Araliaceae) in Primorsky Krai

A. B. Kholina, O. V. Nakonechnaya, O. G. Koren', and Yu. N. Zhuravlev

Institute of Biological and Soil Science, Far Eastern Division of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

e-mail: kholina@biosoil.ru

Based on the analysis of 17 genes encoding the allozyme diversity of 12 enzyme systems, data were obtained on the genetic variation of a relict of the Tertiary flora, a valuable medicinal plant *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem. (Araliaceae) in the Russian area of its habitat. Indicators of polymorphism for populations had rather high values on average ($P_{95} = 42.4\%$, $A = 1.55$, $H_o = 0.211$, and $H_e = 0.168$), which are comparable with the known data for populations of *A. sessiliflorus* from the peninsula of Korea. The level of genetic diversity and its distribution among populations reflects the interaction of several factors, among which the most important are the historical past of the species, genetic drift, and the plasticity of the reproduction system. The obtained data can serve as a basis for the conservation of genetic resources of Far Eastern Araliaceae species.

English translation of paper is published in “Russian J. of Genetics” (2014, Vol. 50, No. 12), www.maik.ru