

УДК 582.477.6:575.8(571.56+571.65)

Е.В. Хантемирова<sup>1</sup>А.Н. Беркутенко<sup>2</sup>

E.V. Khantemirova

A.N. Berkutenko

# НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО (*JUNIPERUS COMMUNIS* L.) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

## NEW DATA ON GENETIC DIFFERENTIATION OF COMMON JUNIPER (*JUNIPERUS COMMUNIS* L.) IN NORTH-EAST ASIA

**Аннотация.** При помощи метода аллозимного анализа исследована генетическая изменчивость, разнообразие и популяционная структура *Juniperus communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis*, произрастающих на территории России, а также *J. communis* var. *communis* из Швеции и *J. communis* var. *depressa* из Северной Америки (Аляска, Фербенкс). Были изучены 6 энзимных систем – *Pgi*, *Pgm*, *6-Pgd*, *Fdh*, *Idh*, *Sod*. Из 10 локусов 8 были полиморфны ( $P_{99}=74\%$ ). Был выявлен высокий уровень внутрипопуляционной изменчивости при низкой межпопуляционной дифференциации ( $F_{ST}=3,4\%$ ), что косвенно указывает на значительный генный поток между популяциями. Однако популяции с северо-востока Азии (Сахалин, Магадан, Газимур) и Аляски обнаружили значительные отличия в распределении частот некоторых аллелей в локусах *6-Pgd B*, *Fdh*, *Sod B*, которые дифференцируют их в отдельную группу. Высказывается предположение о значении Цинхай-Тибетского нагорья для миграций диверсифицированных генетических линий в область Берингии, что, возможно, объясняет генетические отличия растений можжевельника с северо-востока Азии и Аляски от растений, произрастающих на большей части ареала.

**Ключевые слова:** *Juniperus communis*, *J. communis* var. *saxatilis*, *J. communis* var. *depressa*, электрофорез энзимов, генетическое разнообразие.

**Summary.** An isoenzyme analysis was performed on 1000 individuals from 29 populations of *Juniperus communis* collected from Russia and one by one from Sweden and central part of Alaska (Fairbanks). Six enzyme systems were scored (*Pgi*, *Pgm*, *6-Pgd*, *Fdh*, *Idh*, *Sod*). 8 of the 10 loci ( $P_{99}=74\%$ ) showed detectable polymorphism. All investigated populations showed high level of genetic variation but little structuring between them. *Juniperus communis* var. *communis* was found to be similar to *J. communis* var. *saxatilis*.  $F_{ST}$  was 3.4%, indicating significant contemporary gene flow. However, several populations (*J. communis* var. *depressa* from Alaska and *J. communis* var. *saxatilis* from easternmost Asia (Sakhalin, Magadan, Gazimur) exhibited considerable differentiation among the 3 loci (*6-Pgd B*, *Fdh*, *Sod B*) to provide useful information for discriminating this group from the rest. These data help to clarify diversification of *J. communis* and put forward a hypothesis of migration of the common juniper from Qinghai-Tibetan plateau to Beringia.

**Key words:** *Juniperus communis*, *J. communis* var. *saxatilis*, *J. communis* var. *depressa*, enzyme electrophoresis, genetic diversity.

Род можжевельник (*Juniperus* L.) насчитывает 65 видов (Mao et al., 2010). Большинство видов этого рода имеют небольшие ареалы, приуроченные к определённым горным странам или горным системам, и замещаются за их пределами другими, хотя и близкими, но хорошо различимыми видами. Только немногие имеют весьма обширные ареалы, среди них можжевельник обыкновенный – *Juniperus communis* L. с циркумбореальным ареалом.

*Juniperus communis* – вечнозеленый двудомный ветроопыляемый кустарник или небольшое дерево с игловидными листьями и своеобразными стробилами в виде «шишкоягод», которые распространяют птицы. Это весьма полиморфный вид с запутанной и часто спорной таксономией (Adams, 2004, Farjon, 2001).

Принято считать, что на территории России произрастает два близких иглохвостых вида можжевельника – *J. communis* и *J. sibirica*

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УРО РАН, ул. 8-го Марта 202/3; 620144, Екатеринбург, Россия; e-mail: hantemirova@irae.uran.ru

<sup>2</sup>Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18; 685000, Магадан, Россия; e-mail: berkutenko@yandex.ru.

<sup>1</sup>Institute of Plant and Animal Ecology, UrB RAS, 8 Marta str., 202/3; 620144, Yekaterinburg, Russia.

<sup>2</sup>Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Portovaya str., 18; 685000, Magadan, Russia

Burgsd. с перекрывающимися ареалами (Ареалы ..., 1977; Деревья и кустарники, 1949; Комаров, 1934; Коропачинский, Встовская, 2002). *Juniperus sibirica* характерен для экстремальных местообитаний (высокогорья, тундры) и имеет обширную синонимику в ранге вида, подвида, разновидности и формы (*J. nana* Willd., *J. alpina* S.F. Gray, *J. pygmaea* C. Koch, *J. communis* var. *saxatilis* Pall., *J. communis* f. *sibirica* Rydb., *J. communis* f. *nana* Loud.). Форма роста наряду с признаками хвои являются основными критериями для выделения этих синтаксонов. Мы придерживаемся в своей работе трактовки Фаржона (Farjon, 2001), признавая ранг разновидностей.

Для северо-востока Сибири, Дальнего Востока указывается *J. sibirica* (Коропачинский, 1989; Ханминчун, 1988). Однако еще А.И. Толмачёв писал, что «составить точное представление об ареале *J. sibirica* трудно вследствие неясности вопроса об отграничении его от *J. communis*» (Толмачёв, 1960).

Целью данного исследования было биомолекулярное изучение *Juniperus communis* s. l. с помощью метода изоферментного анализа на протяжении его ареала как на территории России, так и за ее пределами – на Аляске, в Швеции. Изоферменты – это нейтральные маркеры, которые могут служить индикаторами исторических процессов, дрейфов генов и миграций растений и часто позволяют ответить на вопрос: генетически однороден тот или иной вид, или в пределах ареала имеется дифференциация.

**Материалы и методы.** Были изучены 29 естественных популяций *Juniperus communis* s. l. с разных частей ареала в пределах России и по одной популяции в Швеции (Упсала) и на Аляске (Фэрбенкс).

Образцы хвои для последующего анализа в лаборатории брали в основном с 40–50 растений из каждой популяции. Расстояние между кустами было не менее 20 м. Общий объем выборок составил примерно 1000 растений.

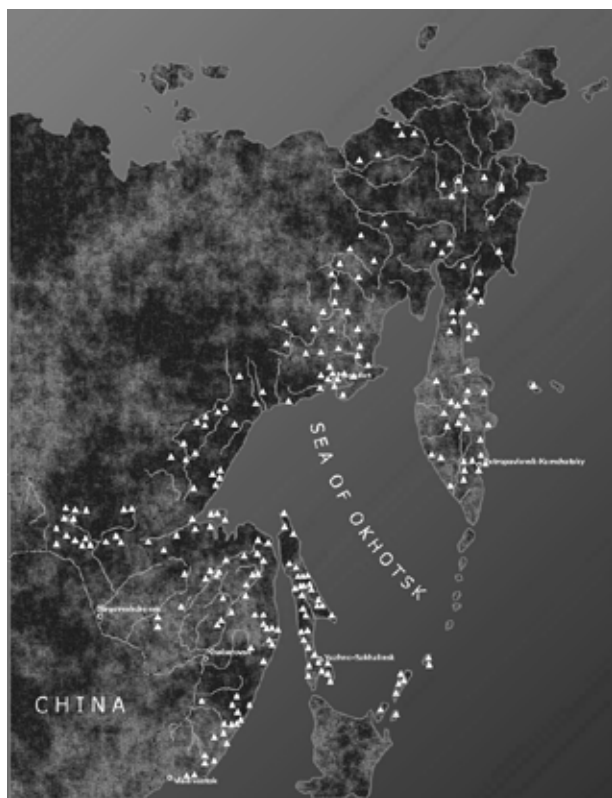
Подготовку проб, электрофорез белков и гистохимическое окрашивание выявленных зон ферментативной активности проводили в соответствии с методиками (Подогас и др., 1991; Nagar, Norpinson, 1976), более подробно описанными в предыдущих наших работах (Хантемирова, Семериков, 2009; 2010). Использовались следующие ферментные системы, пригодные для интерпретации: фосфоглюкоизомеразы (*Pgi*, Е.С. 5.3.1.9), фосфоглюкомутаза (*Pgm*, Е.С. 5.4.2.2), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (*6-Pgd*, Е.С. 1.1.1.44),

форматдегидрогеназа (*Fdh*, Е.С. 1.2.1.1), изоцитратдегидрогеназа (*Idh*, Е.С. 1.1.1.42), супероксиддисмутаза (*Sod*, Е.С. 1.15.1.1). Данные анализировались с использованием программ BIOSYS-2, NTSYS-pc (Rohlf, 1988; Swofford, Selander, 1981).

Индексы фиксации Райта  $F_{IT}$ ,  $F_{IS}$ ,  $F_{ST}$  были рассчитаны согласно Nei (Nei, 1977). Генетические расстояния ( $D$ ) между популяциями определялись с помощью генетических дистанций Nei (Nei, 1978). Матрицы значений  $D$  были использованы для ординации популяций с применением анализа главных координат и построения UPGMA-дендрограммы (с использованием NTSYS-pc).

Поскольку места сборов материала в основном характеризовались ранее (Хантемирова, Семериков, 2010), здесь приводится описание места сбора образцов в Магаданской области, откуда они были изучены впервые.

Сборы материала из Магаданской области производились на берегу бухты Нагаева (59 градусов 30' с. ш. 151 градус 00' в. д.) на горе Нагаевской выс. 409 м н. у. м. (т. е. в черте г. Магадана). Надо отметить, что на всем северо-востоке Азии можжевельник произрастает только в простратной форме, ортотропной формы роста практически не наблюдается. Растения стелются по субстрату. Щебнистые сухие склоны с разреженной растительностью – типичные местообитания можжевельника на северо-востоке Азии, где, как и в других частях ареала, сплошных покровов он не образует, а встречается спорадически. Окружением для можжевельника на северо-западном склоне на берегу бухты Нагаева, поросшем каменной березой (*Betula ermanii* subsp. *lanata*) с *Sorbus sambucifolia* и *Betula middendorffii* в подлеске, являлись *Cassiope ericoides*, *Salix sphenophylla*, *Vaccinium uliginosum*, *Alnus fruticosa*, *Hierochloa alpina*, *Artemisia arctica*, *Dicentra peregrina*, *Ledum decumbens*, *Saxifraga punctata*, *Rubus sachalinensis*, *Pinus pumila*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Astrocodon expansus*, *Woodsia ilvensis*, *Dryopteris fragrans*, *Empetrum nigrum* s. l. Поскольку в работах Мао с соавторами (Мао et al., 2010) и Адамса (Adams, 2003) приведено не совсем точное распространение *J. communis* для территории северо-востока Азии, нам представляется целесообразным привести точечную карту распространения можжевельника на северо-востоке Азии, при составлении которой нашли отражение все последние находки можжевельника в этом регионе (карта). Адамс (Adams, 2003) счи-



Карта. Распространение *Juniperus communis* s. l. на российском Дальнем Востоке.

тал северной границей распространения *J. communis* на Камчатке окр. пос. Эссо в центре Камчатского полуострова, однако этот вид встречается и на севере п-ва, и в Корее, что ставит под сомнение предположение Адамса о заносе этого вида на Камчатку птицами из Японии.

**Полученные результаты и их обсуждение.** Ранее нами был обнаружен высокий уровень генетической изменчивости у можжевельника обыкновенного с европейской территории России, Урала, Западной и Восточной Сибири (Хантемирова, Семериков, 2009; 2010). При этом межпопуляционная дифференциация была очень низкой ( $F_{st}=0,034$ ), географические закономерности в пространственном распределении аллельных частот отсутствовали. Не было найдено генетических различий между двумя разновидностями – *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis*. Другая разновидность можжевельника обыкновенного, взятая для сравнения, – *J. communis* var. *depressa*, собранная в центральной части Аляски, обнаружила значительные отличия в генетической структуре, что неудивительно и показано во многих работах (Adams, 2008; Adams, Nguyen, 2007; Adams, Pandey, 2003; Adams et al., 2003; Dodd, Poveda, 2003; Poveda et al., 2002), в которых североамериканские можжевельники всегда обособляются, однако внутри самой этой группы все еще существуют таксономические неопределенности (Ashworth et al., 2001).

Более неожиданные данные получились, когда в исследование были включены популяции можжевельника с Дальнего Востока России – о. Сахалин (Невельск –  $46^{\circ}40'/141^{\circ}52'$ , Известковский –  $49^{\circ}57'/143^{\circ}23'$ ), в том числе и с севера Дальнего Востока (Магадан), а также популяция с Газимурского хребта ( $52^{\circ}09'/119^{\circ}20'$ , Забайкальский край, Газимуро-Заводский р-н).

Из 10 изученных локусов три обнаружили существенную дифференциацию, позволяющую отделить популяции восточной части страны (Невельск, Известковский, Газимур, Магадан) и популяцию с Аляски от всех остальных. Так, в этих популяциях в локусе *6-Pgd* В второй аллель является главным, встречаясь с частотой от 0,76 до 0,94. В остальных популяциях этот аллель не является преобладающим. Четвертый аллель локуса *Fdh* во всех популяциях встречается с низкой частотой, и только в пяти вышеупомянутых его частота достигает довольно высоких значений (от 0,18 до 0,64). Пятый аллель в локусе *Sod* В, хотя и с небольшой частотой (от 0,05 до 0,27), но постоянно присутствует во всех популяциях и только в популяциях с о. Сахалин, Газимура, Магадана и Аляски никогда не встречается (рис. 1).

Около 90% генетической изменчивости распределяется внутри всех популяций *communis/saxatilis* и 9% между популяциями ( $F_{st}=0,09$ ). Значение  $F_{st}$  отдельно для каждого из четырех локусов, упомянутых выше, показывает несколько большую дифференциацию и варьирует от 0,14 для *6-Pgd* В до 0,24 для *Fdh*.

Значения генетических дистанций позволяют уточнить степень дифференциации внутри и между разными группами можжевельника (табл. 1). Популяции можжевельника с Аляски, Сахалина, Газимура и Магадана имеют значительно большую дистанцию со всеми остальными популяциями *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis*, чем между собой. Популяция *J. communis* var. *saxatilis* с Газимура оказалась ближе всего к сахалинским популяциям, а популяция из Магадана – к *J. communis* var. *depressa* с Аляски.

Генетическое расстояние между всеми остальными популяциями *J. communis* var. *saxatilis* и *J. communis* var. *communis* невелико (0,012), что свидетельствует об их слабой дифференциации.

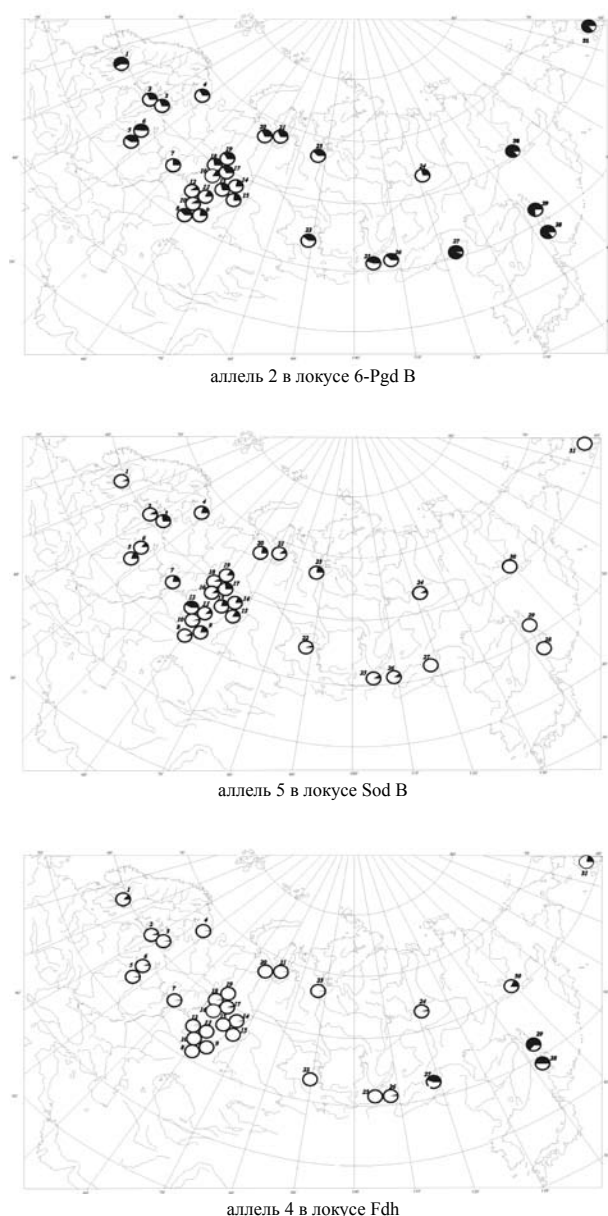


Рис. 1. Распределение частот дифференцирующих аллелей в популяциях *J. communis*.

Распределение популяций в пространстве главных компонент, полученное на основе матрицы генетических дистанций, показывает различия среди популяций, формирующих различные группы. *Juniperus communis* var. *depressa* с Аляски образует отдельную группу. Сахалинские популяции и Газимур – другую. Между ними находится магаданская популяция. Все остальные популяции *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis* формируют одну большую однородную группу (рис. 2).

Все использованные для изучения образцы *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis* из Швеции и с материковой части России (кроме Магадана и Газимура) имеют прямую

или изогнутую хвою с серо-голубой устьичной полоской посередине. Эта устьичная полоска в 2 раза шире каждого зеленого края хвои и иногда разделена у основания срединной тусклой жилкой на две половины. На нижней стороне хвои имеется плоский киль. Форма и ширина хвои может варьировать. У можжевельников, растущих в горах, она более изогнутая, широкая и короткая.

Можжевельник из Магадана, с Сахалина и Аляски имеет слегка изогнутую хвою с узкой ярко-белой устьичной полоской, которая в 1,5 раза шире каждого зеленого края и нигде не разделена. На нижней стороне хвои имеется плоский киль. Можжевельник с Газимура имеет промежуточные признаки.

Обнаруженное на территории России высокое внутривидовое разнообразие можжевельника обыкновенного при низкой межпопуляционной дифференциации косвенно указывает на значительный генный поток между популяциями и может быть связано с особенностями его экологии – мобильностью (ветроопыляемостью, распространением семян птицами, зимой по насту ветром), долговечностью (Hamrick et al., 1992). Подобные данные для можжевельника были получены в Дании (Oostermeijer, Knecht, 2004) и Польше (Filipowicz et al., 2006).

Высокое морфологическое и генетическое разнообразие было обнаружено также у *J. communis* в Ирландии (Provan et al., 2000) и в Англии (Van der Merwe et al., 2000) даже внутри небольших фрагментарных популяций. Однако межпопуляционные различия здесь были высоки, что, вероятно, связано с периодическим сокращением численности этого вида (скорее, антропогенным) на данных территориях в прошлом.

Возможно, генетическая однородность можжевельника на основной территории России – это также результат его приспособленности к экстремальным факторам – ветру, холоду, благодаря переходу в стланиковую форму и ряду анатомо-физиологических особенностей. Есть предположение, что в периоды похолодания этот вид был способен выживать во множестве мелких точек-«микрорефугиумов» (Michalczyk et al., 2010).

Причины генетического своеобразия можжевельника северо-востока Азии еще предстоит понять.

Два межконтинентальных моста суши – Северо-Атлантический и Берингийский – являются критическими для понимания флористичес-

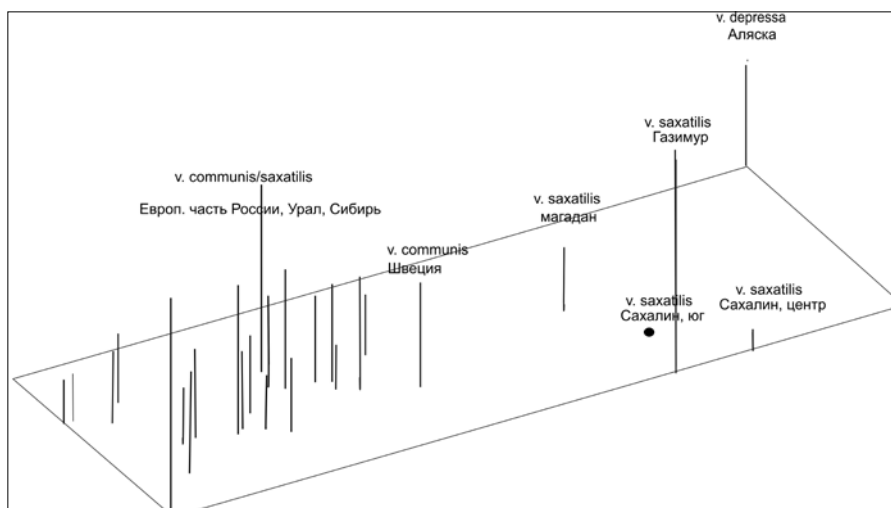


Рис. 2. Ординация изученных популяций *J. communis* с помощью анализа главных координат, построенная на основании генетических дистанций.

ких дизъюнкций. Северо-Атлантический мост суши существовал во времена третичного периода, но постепенно, между 50 и 15 миллионами лет назад, исчез, затруднив тем самым миграции растений, хотя цепи островов способствовали миграциям в течение некоторого периода и после того, как прямая связь по суше прекратилась (Mao et al., l.c.). В связи с этим уместным представляется упомянуть соображения А.И. Толмачёва (1960): «Вопрос о систематическом положении низкорослых форма можжевельника типа *J. communis* еще требует изучения. В связи с этим мы не решаемся утверждать и того, что приземистый можжевельник Гренландии и Исландии должен трактоваться как *J. sibirica*, а не как одна из форм *J. communis* s. str.». Наши исследования обнаружили схожесть в распределении частот аллеля 4 в локусе *Fdh* и аллеля 2 в локусе *6-Pgd* В на Аляске, в Магадане и Упсале, что может быть объяснено миграциями через Берингийский и Северо-Атлантические мосты суши, хотя о времени этих миграций сейчас еще судить затруднительно. Мао с соавторами (Mao et al., 2010) утверждают, что Берингийский мост суши, в отличие от Северо-Атлантического, существовал в течение почти всего третичного периода до 5,5–5,4 миллионов лет назад, хотя местные климатические похолодания прервали этот путь миграций для многих таксонов еще раньше. Однако известно, что последнее соединение Азии и Америки посредством Берингийского моста суши прервалось 10–15 тысяч лет назад (Берингия в Кайнозой, 1976), а по более современным исследованиям – 12 тысяч лет назад (Четвертичная палеогеография Сибири, 2002).

Факторами, повлиявшими на формирование современного ареала рода *Juniperus*, в литературе (Mao et al., l.c.) называются распространение семян на большие расстояния, миграции через мосты суши (Берингийский и Северо-Атлантический), хотя долговременные климатические изменения и поднятие Цинхай-Тибетского плато, возможно, усилили диверсификацию. Процесс диверсификации явно замедлялся во время климатически стабильных периодов в олигоцене, а начиная с миоцена ускорялся. Род *Juniperus* достиг Америки в период между эоценом и олигоценом, по мнению авторов вышеупомянутой публикации (Mao et al., l.c.), а затем в миоцене и в более недавнее время. По-видимому, к более недавнему времени можно отнести миграции генетических линий (таксономический статус которых еще предстоит определить), проиллюстрированные на карте распространения аллеля 5 в локусе *Sod* В (рис. 1). Мы склонны предполагать, что миграции этих линий происходили из Центральной Азии (Тибета) в направлении на северо-восток Азии по непрерывным горным системам, соединяющим Центральную и Северную Азию. Примерам таких миграций в семействе Brassicaceae отведено довольно большое место в диссертационной работе одного из соавторов (Беркутенко, 1997), а также других авторов; например, И.М. Красноборов (1975) установил, что *Mannagettea irtutensis* M. Pop. (Orobanchaceae), описанная из Тункинской долины в качестве эндемичного вида, тождественна *M. hummelii* S. Smith, описанной из провинции Ганьсу в Китае. Обнаружение *M. hummelii* И.М. Красноборовым в

Таблица

Средние значения межпопуляционных генетических дистанций D (Nei, 1978) внутри и между выделенными группами разновидностей можжевельника обыкновенного. Амплитуды колебаний приведены в скобках.

| Группы                                      | N* | 1                      | 2                      | 3                      | 4                      | 5                      | 6     |
|---------------------------------------------|----|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|-------|
| 1. <i>J. c. var. depressa</i> ,<br>Аляска   | 1  | *****                  |                        |                        |                        |                        |       |
| 2. <i>J. c. var. saxatilis</i> ,<br>Сахалин | 2  | 0,063<br>(0,063-0,063) | 0,020<br>(0,020-0,020) |                        |                        |                        |       |
| 3. <i>J. c. var. saxatilis</i>              | 12 | 0,161<br>(0,114-0,197) | 0,117<br>(0,071-0,159) | 0,015<br>(0,000-0,049) |                        |                        |       |
| 4. <i>J. c. var. communis</i>               | 14 | 0,133<br>(0,089-0,165) | 0,093<br>(0,046-0,123) | 0,012<br>(0,000-0,049) | 0,005<br>(0,000-0,020) |                        |       |
| 5. <i>J. c. var. saxatilis</i> ,<br>Газимур | 1  | 0,070<br>(0,070-0,070) | 0,024<br>(0,020-0,028) | 0,105<br>(0,064-0,152) | 0,084<br>(0,030-0,104) | *****                  |       |
| 6. <i>J. c. var. saxatilis</i> ,<br>Магадан | 1  | 0,032<br>(0,032-0,032) | 0,031<br>(0,020-0,042) | 0,094<br>(0,059-0,128) | 0,072<br>(0,035-0,094) | 0,043<br>(0,043-0,043) | ***** |

**Примечание:** N – число изученных популяций.

Туве в нагорье Сангилен позволило несколько уменьшить дизъюнкцию в ареале этого вида, тибетско-гималайского по происхождению. О миграциях из Центральной Азии свидетельствует и ареал тибетско-гималайского вида *Caragana jubata*, находящегося в Магаданской области на своем северо-восточном пределе распространения. Очевидно, что для успешного построения

филогеографии можжевельника на территории северо-востока Азии необходимо изучение материала по игольчатоллиственным и близкородственным с ними видам можжевельников из Китая, и в частности из Тибета, где сосредоточено около половины видового разнообразия рода *Juniperus* в Азии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ареалы деревьев и кустарников СССР. – Л.: Наука, 1977. – Т. 1. – 163 с.
- Берингия в Кайнозое // Материалы всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в Кайнозое». Хабаровск, 10–15 мая 1973 г. – Владивосток, 1976. – 594 с.
- Беркутенко А.Н.** Крестоцветные (Cruciferae) Берингии: критический обзор, генетические связи: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Москва, 1997. – 50 с.
- Деревья и кустарники СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 1. – 462 с.
- Комаров В.Л.** Род *Juniperus* L. // Флора СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – Т. 1. – С. 174–191.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, фил. «Гео», 2002. – 708 с.
- Красноборов И.М.** О роде *Managettaea* H. Smith (Orobanchaceae) в СССР // Новости сист. высш. раст., 1975. – Т. 12. – С. 58–61.
- Подогас А.В., Шурхал А.В., Семериков В.Л., Ракитская Т.А.** Генетическая изменчивость ферментов хвои сосны кедровой сибирской // Генетика, 1991. – Т. 27, № 4. – С. 695–703.
- Толмачёв А.И.** Сем. Cupressaceae F.W. Neger – Кипарисовые // Арктическая флора СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Вып. 1. – С. 74–76.
- Хантемирова Е.В., Семериков В.Л.** Аллозимный полиморфизм разновидностей можжевельника обыкновенного // Лесоведение, 2009. – № 1. – С. 74–77.
- Хантемирова Е.В., Семериков В.Л.** Генетическая изменчивость некоторых разновидностей можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) по аллозимным локусам // Генетика, 2010. – Т. 46, № 5. – С. 622–630.
- Ханминчун В.М.** Род *Juniperus* L. // Флора Сибири. Т. 1. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 81–84.
- Четвертичная палеогеография Берингии. – Магадан, 2002. – 76 с.
- Adams R.P.** Junipers of the World: The genus *Juniperus*. – Canada. Vancouver: Trafford Publ. Comp., 2004. – 282 p.
- Adams R.P.** Taxonomy of *Juniperus communis* in North America: Insight from variation in nrDNA SNPs // Phytologia, 2008. – Vol. 90, № 2. – P. 181–197.

- Adams R.P., Hsieh C., Murata J., Pandey R.N.** Systematics of *Juniperus* from eastern Asia based on Random Amplified Polymorphic DNAs (RAPDs) // Biochem. Syst. Ecol., 2002. – Vol. 30. – P. 231–241.
- Adams R.P., Pandey R.N.** Analysis of *Juniperus communis* and its varieties based on DNA fingerprinting // Biochem. Syst. Ecol., 2003. – Vol. 31. – P. 1271–1278.
- Adams R.P., Pandey R.N., Leverenz J.W., Dignard N., Hoegh K., Thorfinnsson T.** Pan-Arctic variation in *Juniperus communis*: Historical Biogeography based on DNA fingerprinting // Biochem. Syst. Ecol., 2003. – Vol. 31. – P. 181–192.
- Adams R.P., Nguyen S.** Post-Pleistocene geographic variation in *Juniperus communis* in North America // Phytologia, 2007. – Vol. 89, № 1. – P. 43–57.
- Ashworth V.E., O'Brien B.C., Friar E.A.** Survey of *Juniperus communis* L. varieties from the western United States using RAPD fingerprints // Madrono, 2001. – Vol. 48. – P. 172–176.
- Dodd R.S., Poveda M.M.** Environmental gradients and population divergence contribute to variation in cuticular wax composition in *Juniperus communis* // Biochem. Syst. Ecol., 2003. – Vol. 31. – P. 1257–1270.
- Mao K., Hao G., Liu J., Adams R., Milne R.** Diversification and biogeography of *Juniperus* (Cupressaceae): variable diversification rates and multiple intercontinental dispersals // New Phytologist, 2010. – Vol. 188. – P. 254–272.
- Farjon A.A.** World checklist and bibliography of conifers. – England. The Royal Botanic Gardens.: Kew. 2<sup>nd</sup> ed., 2001. – 309 p.
- Filipowicz N., Piotrowski A., Ochocka R., Aszemborska M.** The phytochemical and genetic survey of common and dwarf juniper (*Juniperus communis* and *Juniperus nana*) identifies chemical races and close taxonomic identity of the species // Planta Medica, 2006. – Vol. 72, I. 9. – P. 850–853.
- Hamrick J.L., Godt M., Sherman-Broyles S.L.** Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // New Forests, 1992. – Vol. 6, № 1–4. – P. 95–124.
- Harris H., Hopkinson D.A.** Handbook of Enzyme Electrophoresis. – Amsterdam: North-Holland Publ. Comp., 1976.
- Michalczyk I.M., Opgenoorth L., Luecke Y., Huck S., Ziegenhagen B.** Genetic support for periglacial survival of *Juniperus communis* L. in Central Europe // Holocene, 2010. – Vol. 20, № 6. – P. 887–894.
- Nei M.** F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations // Ann. Human Genet., 1977. – Vol. 41. – P. 225–233.
- Nei M.** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics, 1978. – Vol. 83. – P. 583–590.
- Oostermeijer J.G.B., Knegt B.** Genetic population structure of wind-pollinated dioecious shrub *Juniperus communis* in fragmented Dutch heathlands // Plant Species Biology, 2004. – Vol. 19. – P. 175–184.
- Poveda M.M., Souqual M.C., Faeuvel M.T., Gamisans J., Gauquelin T.** Alkane composition diversity among populations of dwarf forms of *Juniperus communis* L: comparison between western Europe and northern American populations // Bot. J. Linn. Soc., 2002. – Vol. 140, № 2. – P. 165–168.
- Provan J., Hunter A.M., McDonald R.A., McLaughlin E., Preston S.J., Wilson S.** Restricted gene flow in fragmented population of a wind-pollinated tree // Conserv. Genet., 2000. – Vol. 9, № 6. – P. 1521–1532.
- Rohlf F.J.** NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Ver. 2.02. – New York.: Exeter Publ. [Computer progr.] Ltd., 1988. – 85 p.
- Swofford D.L., Selander R.B.** BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. Heredity, 1981. – Vol. 72. – P. 281–283.
- Van der Merwe M., Winfield M.O., Arnold G.M., Parker J.S.** Spatial and temporal aspects of the genetic structure of *Juniperus communis* populations // Mol. Ecol., 2000. – Vol. 9. – P. 379–386.