

ФИЛОГЕОГРАФИЯ ВИДОВ ДУБА НА КАВКАЗЕ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК

© 2023 г. С. А. Семерикова¹*, Х. У. Алиев², Н. В. Семериков³, В. Л. Семериков¹

¹Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук,
Екатеринбург, 620144 Россия

²Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук,
Махачкала, 367000 Россия

³Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: s.a.semerikova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.01.2023 г.

После доработки 30.01.2023 г.

Принята к публикации 13.02.2023 г.

С целью изучения биогеографии и истории умеренной биоты кавказского региона, одного из центров биологического разнообразия Евразии, была исследована филогеографическая структура хлоропластной ДНК робуроидных дубов (*Quercus* L., секция *Quercus*, Fagaceae). Было проанализировано 926 деревьев пяти видов (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. hartwissiana*, *Q. macranthera*) из 70 популяций, расположенных в разных частях Кавказа. Секвенирование пяти фрагментов общей длиной более 10000 пар нуклеотидов выявило восемь гаплотипов, для типирования которых использовались хлоропластные микросателлитные локусы (cpSSR), секвенирование и рестриктивный анализ. Филогенетическое дерево *Quercus*, включающее 34 хлоропластных гаплотипа западно-евроазиатских и восточно-азиатских робуроидных видов, подтвердило монофилию робуроидных дубов, образующих несколько линий, не имеющих между собой поддержанных топологических отношений. Выявленные на Кавказе гаплотипы относятся к двум дивергентным западно-евроазиатским линиям. Эти гаплотипы эндемичны для Восточного Причерноморья и не имеют родственных гаплотипов за его пределами, что свидетельствует о длительном обитании дубов на Кавказе и об исторических связях дубов кавказского региона с Восточным Крымом и Восточной Турцией при отсутствии обменов хлоропластной ДНК с восточно-европейской частью ареала. Результаты настоящего исследования показывают, что кавказские популяции не могли вносить существенный вклад в колонизацию северных территорий и не испытывали влияния более северных популяций, по крайней мере путем переноса семян. Области распространения кавказских гаплотипов почти не пересекаются между собой, занимая определенные географические районы, вероятно благодаря расселению из отдельных ледниковых рефугиумов и генетическому дрейфу. Географическая структура изменчивости хлоропластной ДНК указывает на длительное присутствие дуба, помимо Западного Закавказья (Колхидский рефугиум), в районах Северо-Западного, Центрального, Восточного Кавказа и на Малом Кавказе. Совпадающий состав гаплотипов исследованных видов *Quercus* в пределах географических районов свидетельствует о долговременном совместном существовании разных видов в разных частях Кавказа.

Ключевые слова: филогеография, Кавказ, *Quercus*, хлоропластная ДНК, популяционная структура, рефугиумы, молекулярная филогения.

DOI: 10.31857/S001667582307010X, **EDN:** QQLYKV

Расположенные на юге европейской лесной зоны горные области, граничащие со средиземноморским бассейном, характеризуются стабильностью среды, способствующей сохранению в течение многих ледниковых циклов популяций предшественников умеренной биоты и аккумуляции генетического разнообразия [1]. Кавказ является одним из самых биологически богатых регионов умеренного климата, признанным “очагом биоразнообразия” [2–5], в котором сочетаются элементы

трех флористических областей: Циркумбореальной, Средиземноморской и Ирано-Туранской [6]. Ввиду сложной геологической истории, изолированного географического положения и высокого разнообразия климатических и эдафических условий кавказский регион создает уникальные возможности для эволюции умеренной и бореальной биоты. Исследования генетического разнообразия кавказских популяций растений и животных [4, 7–15] выявили внутрорегиональные

различия и дифференциацию с европейскими частями ареалов, имеющую у разных видов разную структуру. Для описания истории растительности наиболее информативными могут быть филогеографические исследования лесообразующих видов умеренной флоры, в том числе широколиственных видов деревьев.

Практически во всех районах Кавказа наиболее распространенной лесной породой является дуб (род *Quercus* L.) [3, 16]. В горах представители *Quercus* формируют обширный пояс дубовых лесов. Они обильны во многих растительных формациях, от влажных низменностей до ксерофитных высокогорных местообитаний. Виды дуба на Кавказе характеризуются значительной изменчивостью. Их систематике и популяционной структуре неоднократно было уделено внимание исследователей [17, 18]. В то же время общепризнанной таксономической схемы кавказских дубов до сих пор нет; многие таксоны, описанные ранее как виды, сегодня рассматриваются в ранге подвидов, вариаций и географических рас. В настоящее время в Конспекте флоры Кавказа [19] указывается восемь видов *Quercus*. Из них шесть относятся к робуроидным дубам, т.е. евроазиатским представителям секции *Quercus* [20], среди которых наиболее распространены дуб черешчатый (*Q. robur* L.) с двумя подвидами на Кавказе и дуб скальный (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.) с пятью подвидами. Эти виды обычны в Европе, а на Кавказе находится их юго-восточный анклав, связанный с основным ареалом через Малую Азию. В более влажных р-нах Западного Кавказа встречается дуб Гартвиса (*Q. hartwissiana* Steven) – восточноевропейско-малоазиатско-кавказский вид. В горных районах, обычно выше 1700 м, произрастает дуб крупнопильниковый, или восточный (*Q. macranthera* Fisch. et C.A. Mey. ex Hohen) – вид с западно-азиатским распространением. Ареал средиземноморского ксерофитного дуба пушистого (*Q. pubescens* Willd.) на Кавказе ограничен районами Северо-Западного и Восточного Кавказа. Хотя виды и подвиды различаются по экологическим требованиям и репродуктивной стратегии, их ареалы на Кавказе в значительной степени совпадают, и между ними часто наблюдается существенное перекрытие таксономических диагностических признаков. Например, исследование морфологических признаков дубов Кавказа [11] не позволило разделить два подвида у *Q. robur* и два подвида у *Q. petraea*.

Сложности в изучении таксономической структуры кавказских дубов определяют важность молекулярно-генетических исследований видов *Quercus* в регионе. Филогеография, основанная на изменчивости хлоропластной ДНК (хпДНК), является важным источником информации о близких видах растений и гибридных взаимодействиях, об эволюционной истории и об

истории растительных сообществ, о расположении климатических рефугиумов, прошлых изоляциях и путях миграции. Это обусловлено материнским наследованием хпДНК и, соответственно, пространственной подвижностью, связанной с переносом семян. Виды *Quercus* благодаря своему экологическому значению и генетическому разнообразию представляют собой один из основных объектов филогеографических исследований европейских широколиственных древесных растений (например, [21–24]). Однако кавказская часть ареалов европейских дубов остается слабоизученной.

Предки современных робуроидных дубов впервые отмечены на Кавказе в конце миоцена [25]. В более поздние эпохи они регулярно обнаруживаются в пыльцевых спектрах и, вероятно, никогда полностью не исчезали на этой территории. Хотя во время последнего ледникового максимума (LGM) (~21–14 тыс. л. н.) пыльца *Quercus* отмечается только в Колхидском районе (Западный Кавказ, Восточное Причерноморье), нет сомнения, что виды дуба продолжали существовать и в других частях Кавказа, иначе невозможно объяснить быстрое широкое распространение пыльцы *Quercus* вскоре после LGM [2, 26, 27]. Филогеографические исследования позволяют не только выявить рефугиумы, но и оценить их древность и стабильность условий обитания.

Ранее для Крымско-Кавказского региона [28] была исследована изменчивость пяти участков хпДНК (ASq, CDq, TFq, *trnH-psbA* и *trnK-matK*) общей длиной более 10000 пн у трех видов робуроидных дубов (*Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*). По совокупности результатов секвенирования обнаружено 10 эндемичных для Восточного Причерноморья гаплотипов, которые отличались от гаплотипов восточно-европейской части ареала, выявленных ранее [23]. Был оптимизирован подход к их генотипированию, предусматривающий анализ изменчивости хлоропластных микросателлитов (срSSR), рестриктный анализ и поэтапное секвенирование [28]. Совместное использование этих методов позволяет выявить гаплотипы в пределах отдельных географических регионов (Восточная Европа, Крым, Кавказ), а в сочетании с секвенированием – надежно их диагностировать.

При проведении филогенетического анализа была установлена принадлежность гаплотипов Кавказского региона к нескольким дивергентным филогенетическим линиям [28], при отсутствии близкородственных гаплотипов между Кавказом и Восточной Европой, что может указывать на относительную древность и самостоятельность кавказских линий хпДНК. Однако проведенные филогенетические исследования в основном включали гаплотипы Восточного Причерноморья, Восточной и Центральной Европы

[28, 29]. Возникшие в ряде работ предположения о возможной близости некоторых кавказских и восточно-азиатских линий хпДНК [11, 29] требовали уточнения положения кавказских гаплотипов в филогении робуроидных дубов, с добавлением в анализ представителей других линий и других видов, включая имеющиеся в базах данных пластымы различных европейских и азиатских дубов секции *Quercus*.

Ранее на Северном Кавказе была обнаружена дифференциация популяций в направлении с запада на восток, где предполагалось, по крайней мере, три района, различающихся по составу гаплотипов: западный, центральный и восточный [28]. В Закавказье (Грузия) по двум хпДНК-маркерам в работе J. Ekhvaia et al. [11] было выявлено подразделение на две области, западную и восточную. В то же время географически ограниченный набор выборок и изменчивых маркеров в предыдущих исследованиях требовал более детального анализа разнообразия хлоропластных гаплотипов внутри Кавказа и в прилегающих областях.

В Кавказском регионе [11, 28], как и в других районах Европы и Западной Азии [21, 24, 29, 30], у разных видов робуроидных дубов наблюдается совпадение гаплотипов хпДНК, что указывает на исторический поток генов, передающихся по материнской линии [20]. На Кавказе при совпадающих частых гаплотипах [28] более редкие гаплотипы были обнаружены в малом количестве выборок, иногда только у одного из видов. В ряде исследований [29, 30] отмечалась разница в составе гаплотипов между симпатрическими популяциями разных видов. Информация о локализации редких гаплотипов и различии в частотах гаплотипов между видами может свидетельствовать об истории конкретной популяции или о неравномерной интенсивности межвидового генного потока, что требует увеличения количества выборок на Кавказе, в том числе в местах совместного обитания разных видов.

Цель данной работы – исследование филогеографии робуроидных дубов *Quercus* на Кавказе, выявление путей миграции и связей с прилегающими территориями. Использовались апробированные в предыдущей работе маркеры хпДНК и оптимизированные варианты генотипирования [28]. Была существенно расширена география выборок трех видов дуба (*Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*), добавлено несколько популяций еще двух робуроидных видов (*Q. hartwissiana*, *Q. macranthera*), встречающихся на Кавказе. Для прояснения возможных обменов между популяциями *Q. robur* северо-восточной части ареала и Предкавказья были исследованы популяции этих регионов. Для определения позиции кавказских гаплотипов в филогении хпДНК евроазиатских ро-

буроидных дубов, в филогенетический анализ, кроме кавказских и восточно-европейских гаплотипов, были включены гаплотипы пластов еввропейских и восточно-азиатских видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В Кавказском регионе проанализировано 926 деревьев из 70 популяционных выборок, расположенных в разных ботанико-географических районах Кавказа [19], включая Западное и Восточное Предкавказье, Западный, Центральный и Восточный Кавказ, Северо-Западное Закавказье, Западное, Центральное и Южное Закавказье. В исследование были включены следующие виды: дуб черешчатый *Q. robur* (415 деревьев из 31 популяции), дуб скальный *Q. petraea* (446 образцов из 32 популяций), дуб пушистый *Q. pubescens* (40 образцов из двух популяций), дуб крупнопольниковый *Q. macranthera* (10 деревьев из двух выборок), дуб Гартвиса *Q. hartwissiana* (15 деревьев из трех выборок) (табл. 1, рис. 1). В северо-восточной части ареала, в дополнение к ранее изученному материалу [23], исследовано 10 популяционных выборок *Q. robur* из Поволжья, Южного Урала, Ростовской области, Украины, и одна выборка *Q. petraea* из Калининградской области (рис. 1,а).

Материал собирали в естественных местообитаниях дубов вдали от населенных пунктов. Расстояние между изученными деревьями составляло не менее 50 м. В большинстве выборок для снижения эффекта семейной кластеризации образцы с деревьев отбирались по маршруту протяженностью в несколько километров. Величина популяционной выборки составляла в среднем 13,2 особи (от 1 до 33 деревьев), в большинстве случаев более пяти деревьев. Таксономическую принадлежность устанавливали по описаниям, приведенным в [17, 18]. Внутривидовые таксоны не учитывались. В случаях совпадения или непосредственной близости точек сбора разных видов *Quercus* выборкам присваивалось одинаковое название, но разные номера (табл. 1). Ваучерные образцы хранятся в лаб. молекулярной экологии растений ИЭРиЖ УрО РАН. Выделение геномной ДНК проводили с помощью метода СТАВ [31] из высушенных в силикагеле листьев.

Для генотипирования был использован анализ изменчивости хлоропластных микросателлитных локусов (срSSR) [28, 32], в сочетании с секвенированием и рестриктным анализом. Как было показано ранее [23, 28], внутри отдельных географических регионов (восточно-европейская часть ареала, Крымский п-ов, Кавказ) большинство гаплотипов может быть определено с помощью срSSR-маркеров, однако в Кавказском регионе для разделения некоторых близких гаплотипов требуется дополнительное секвенирование. Ме-

Таблица 1. Характеристика исследованных популяций дуба черешчатого *Q. robur* (*rb*), дубов скального *Q. petraea* (*pt*), дуба пушистого *Q. pubescens* (*pb*), дуба Гартвиса *Q. hartwissiana* (*h*), дуба крупнопольничкового *Q. macranthera* (*mc*)

№	Популяция	Координаты		n	H	Гаплотипы (число особей)
		с. ш.	в. д.			
Кавказ, <i>Q. robur</i>						
1	Темрюк (<i>rb</i>)*	45°12'31"	37°17'06"	5	0	Z-I (5)
2	Школьный (<i>rb</i>)*	45°03'14"	37°34'33"	20	0	Z-I (20)
3	Гостагаевская (<i>rb</i>)*	44°58'58"	37°30'21"	11	0	Z-I (11)
4	Семигорский (<i>rb</i>)*	44°53'53"	37°36'10"	25	0	Z-I (25)
5	Крымская (<i>rb</i>)*	44°56'28"	38°03'24"	22	0	Z-I (22)
6	Убинская (<i>rb</i>)*	44°42'20"	38°31'27"	23	0	Z-I (23)
7	Новомихайловский (<i>rb</i>)	44°14'35"	38°50'35"	3	0	Z-I (3)
8	Горячий Ключ (<i>rb</i>)	44°35'22"	39°00'31"	25	0.2800	E (21), Z-I (4)
9	Куринская (<i>rb</i>)*	44°24'20"	39°26'03"	20	0.5211	E (9), E-III (11)
10	Цыпка (<i>rb</i>)	44°10'15"	39°10'07"	14	0	E (14)
11	Анастасиевка (<i>rb</i>)	44°09'55"	39°16'02"	4	0	E (4)
12	Псебай (<i>rb</i>)*	44°02'28"	40°45'38"	18	0	E (18)
13	Нижний Архыз (<i>rb</i>)	43°40'22"	41°26'03"	9	0	E (9)
14	Теберда (<i>rb</i>)	43°24'51"	41°43'51"	6	0	E (6)
15	Кропоткин (<i>rb</i>)	45°24'06"	40°34'15"	28	0	E-III (28)
16	Ставрополь (<i>rb</i>)	45°02'47"	41°56'11"	10	0	E (10)
17	Русск. лесная дача (<i>rb</i>)	45°02'13"	41°52'10"	15	0	E (15)
18	Буденновск (<i>rb</i>)	44°45'23"	44°09'55"	33	0	E (33)
19	Кисловодск (<i>rb</i>)	43°53'12"	42°46'41"	3	0	E (3)
20	Пятигорск (<i>rb</i>)	44°03'16"	43°06'35"	3	0	E (3)
21	Бештау (<i>rb</i>)	44°07'16"	43°03'44"	22	0	E (22)
22	Нальчик (<i>rb</i>)*	44°26'41"	43°35'36"	24	0.4094	E (18), X-II (5), A-II (1)
23	Балта (<i>rb</i>)*	42°55'12"	44°38'21"	4	0.6667	F (2), E (2)
24	Нохчи-Келой (<i>rb</i>)	42°45'08"	45°55'34"	5	0	F (5)
25	Гуниб (<i>rb</i>)	42°23'15"	46°57'03"	5	0	F (5)
26	Талги (<i>rb</i>)	42°52'39"	47°25'22"	4	0	F (4)
27	пер. Буйнакский (<i>rb</i>)	42°56'07"	47°21'49"	4	0	F (4)
28	Эрпели (<i>rb</i>)*	42°47'21"	46°58'40"	12	0	F (12)
29	Дербент (<i>rb</i>)	42°01'49"	48°16'07"	5	0	F (5)
30	Самур (<i>rb</i>)	41°50'16"	48°31'19"	25	0	F (25)
31	Цхинвал (<i>rb</i>)*	42°14'57"	43°59'47"	8	0	X-I (8)
	Среднее, № 1–31			13.4		
	Всего, № 1–31			415		
Кавказ, <i>Q. petraea</i>, <i>Q. pubescens</i>						
32	Сукко (<i>pt</i>)*	44°47'37"	37°24'56"	28	0	Z-I (28)
33	Широкая балка (<i>pb</i>)	44°39'41"	37°42'14"	24	0	Z-I (24)
34	Кабардинка (<i>pb</i>)*	44°40'40"	37°53'56"	16	0	Z-I (16)
35	Убинская (<i>pt</i>)	44°42'20"	38°31'27"	5	0	Z-I (5)
36	Новомихайловский (<i>pt</i>)*	44°14'35"	38°50'35"	28	0.6349	Z-I (12), Z-II (12), E (4)
37	Горячий Ключ (<i>pt</i>)	44°35'22"	39°00'31"	4	0.5000	E (3), Z-I (1)
38	Фанагорийская (<i>pt</i>)	44°32'30"	39°08'06"	4	0	Z-I (4)
39	Куринская (<i>pt</i>)	44°24'20"	39°26'03"	4	0.5000	E (3), E-III (1)
40	Цыпка (<i>pt</i>)	44°10'15"	39°10'07"	7	0	E (7)
41	Анастасиевка (<i>pt</i>)	44°09'55"	39°16'02"	19	0	E (19)
42	р. Шахе (<i>pt</i>)	43°50'30"	39°21'16"	14	0.2637	E (12), Z-I (2)
43	г. Б. Ахун (<i>pt</i>)	43°32'41"	39°50'35"	27	0	E
44	Роза Хутор (<i>pt</i>)	43°40'32"	40°18'11"	19	0	Z-I
45	Ахштырь (<i>pt</i>)	43°31'39"	39°59'08"	8	0.2500	Z-I (7), E (1)
46	Гагра (<i>pt</i>)*	43°16'04"	40°19'40"	29	0.5025	Z-I (12), X-III (17)

Таблица 1. Окончание

№	Популяция	Координаты		n	H	Гаплотипы (число особей)
		с. ш.	в. д.			
47	Агараки (pt)	43°12'17"	40°25'19"	12	0.6212	Z-I (6), X-III (5), E (1)
48	Псебай (pt)	44°02'28"	40°45'38"	4	0	E (4)
49	Теберда (pt)	43°24'51"	41°43'51"	1	0	E (1)
50	Ставрополь (pt)	45°02'47"	41°56'11"	3	0	E (3)
51	Русск. лесная дача (pt)	45°02'13"	41°52'10"	20	0	E (20)
52	Бештау (pt)	44°07'16"	43°03'44"	28	0	E (28)
53	Пятигорск (pt)*	44°03'16"	43°06'35"	12	0	E (12)
54	Балта (pt)	42°55'12"	44°38'21"	18	0	F (18)
55	Нохчи-Келой (pt)	42°45'08"	45°55'34"	4	0	F (4)
56	Шаро-Аргун (pt)	42°48'25"	45°49'31"	6	0	F (6)
57	Эрпели (pt)	42°47'21"	46°58'40"	27	0	F (27)
58	пер. Буйнакский (pt)	42°56'07"	47°21'49"	26	0	F (26)
59	Терменлик (pt)*	42°44'39"	47°00'17"	7	0	F (7)
60	Дербент (pt)	42°02'49"	48°15'47"	24	0	F (24)
61	Цхинвал (pt)	42°14'57"	43°59'47"	24	0	X-I
62	Орбели (pt)	42°38'51"	42°48'52"	8	0	X-I'
63	Бзиаури (pt)	42°15'57"	42°56'46"	4	0	X-I
64	Боржоми (pt)	41°46'18"	43°28'22"	10	0	X-I
65	Шикахох (pt)	39°05'18"	46°27'34"	12	0	E (12)
	Среднее, № 32–65			14.3		
	Всего, № 32–65			486		
Кавказ, <i>Q. macranthera</i>, <i>Q. hartwissiana</i>						
66	Дилижан (mc)	40°42'04"	44°50'49"	6	0	E (6)
67	Вайк (mc)	39°41'42"	45°34'25"	4	0	E (4)
68	Крымск (h)	44°56'28"	38°03'24"	2	0	E (2)
69	Анастасиевка (h)	44°09'55"	39°16'02"	2	0	E (2)
70	Ахштырь (h)	43°31'39"	39°59'08"	11	0.1818	Z-I (10), E (1)
	Среднее, № 66–70			5		
	Всего, № 66–70			25		
Северо-восточная часть ареала, <i>Q. robur</i>, <i>Q. petraea</i>						
71	Светлогорск (pt)	54°55'56"	20°08'35"	17	0	S
72	Ульяновск (rb)	54°06'40"	47°02'56"	5	0	A-I (5)
73	Жигули (rb)	53°24'	49°42'	5	0	A-II (5)
74	Тольятти (rb)	53°28'38"	49°19'40"	10	0	A-II (10)
75	Климовка (rb)	53°30'04"	48°59'14"	5	0	A-II (5)
76	Вольский р-н (rb)	52°00'29"	47°18'19"	10	0	A-I (10)
77	Оренбургская обл (rb)	51°22'21"	57°24'52"	5	0	A-I (5)
78	Кипчак-Аскарово (rb)	53°57'18"	55°04'07"	5	0	A-II (5)
79	Исянгуловские горы (rb)	52°06'32"	56°36'12"	5	0	A-I (5)
80	Днепропетровск (rb)	48°30'33"	34°45'42"	8	0	A-I (8)
81	Миллерово (rb)	49°53'34"	41°23'14"	7	0	A-I (7)
	Среднее, № 71–81			11		
	Всего, № 71–81			82		

Примечание. n – объем выборки; H – несмещенное гаплотипическое разнообразие.

* Популяционные выборки, исследованные на Кавказе в работах [28, 29].

тодика исследования изменчивости *срSSR*-локусов методом вертикального электрофореза подробно описана нами ранее в работе [23]. Для новых образцов кавказского и северо-восточного регионов был проведен анализ изменчивости че-

тырех *срSSR*-локусов (*μdt1*, *μdt3*, *μdt4*, *μcd4*) [32], установлено сочетание аллелей (*срSSR*-гаплотипы). Для установления гаплотипов, не различающихся по *срSSR*-маркерам внутри региона, и для подтверждения правильности типирования гаплотипов

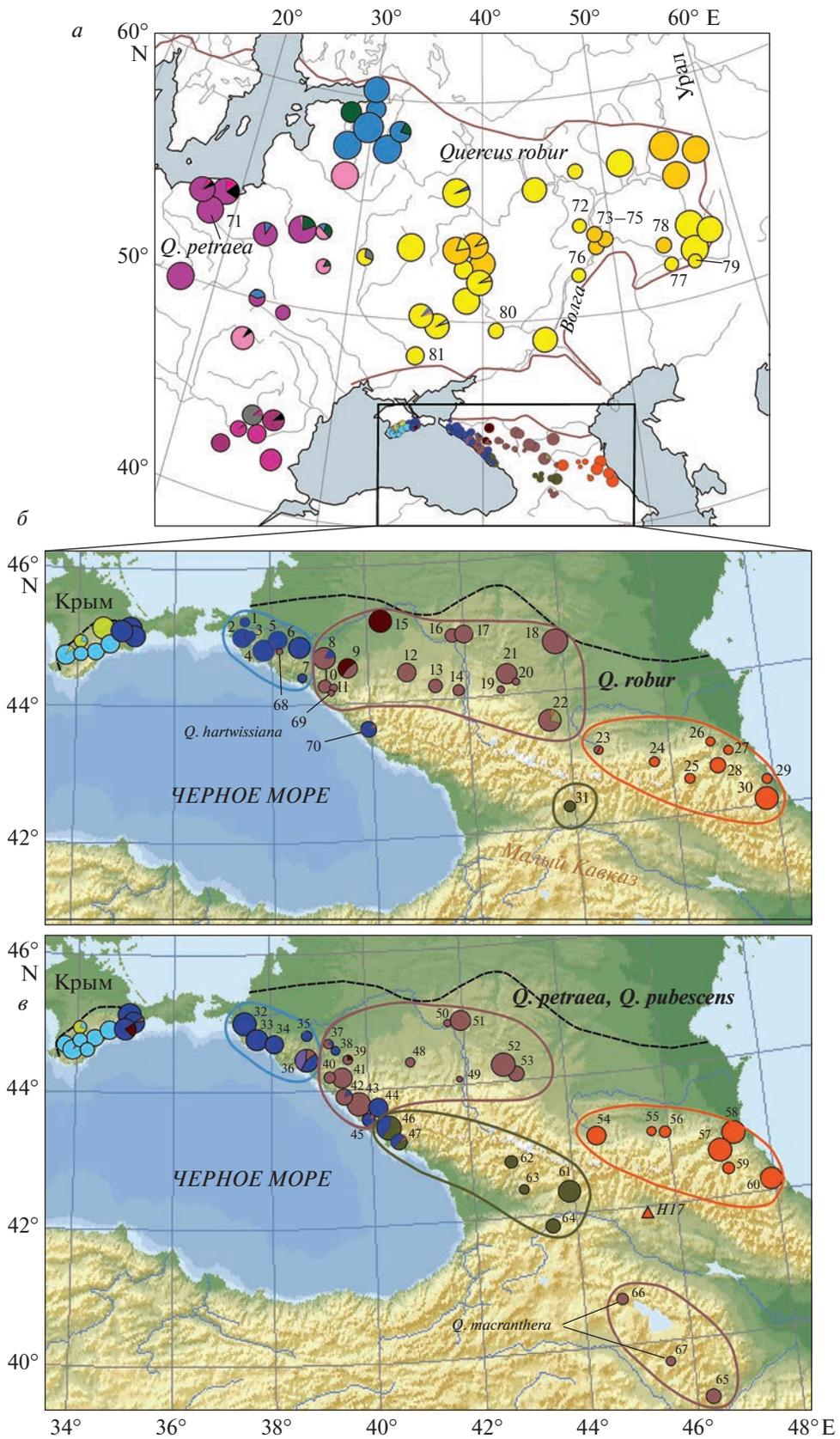


Рис. 1. Географическое распределение хлоропластных гаплотипов: *a* – *Q. robur* и *Q. petraea* в северо-восточной части ареала, № 71–81 – вновь исследованные популяции, диаграммы без номеров – выборки из работ [23, 29]. Цветовые обозначения гаплотипов соответствуют рис. 2, 3. Сплошной линией обозначена граница ареала *Q. robur*. Площадь диаграмм пропорциональна размеру выборки; *b* – на Кавказе в популяциях *Q. robur* (№ 1–31) и *Q. hartwissiana* (№ 68–70). В Крыму обозначены выборки из работы [29]. Штриховой линией указана северная граница крымско-кавказской части ареала дуба. Цветными линиями обозначены группы AMOVA для *Q. robur*; *в* – на Кавказе в популяциях *Q. petraea*, *Q. pubescens* (№ 32–65) и *Q. macranthera* (№ 66–67). Треугольником маркировано происхождение пластома из базы данных [39]. Цветными линиями обозначены группы AMOVA для *Q. petraea*–*Q. pubescens*.

типов из разных регионов, кроме секвенирования, проводился рестриктивный анализ (PCR-RFLP), сочетание фрагмент/рестриктаза приводится в работе [28]. Разделение родственных гаплотипов, таких как X-I, X-II, X-III, а также гаплотипов Z-I и Z-II, для которых рестриктаза не была подобрана, осуществлялось секвенированием определенных фрагментов [28]. Образцы каждого выявленного сpSSR-гаплотипа были секвенированы у разных видов в 40 популяциях, полностью по пяти фрагментам или частично для подтверждения гаплотипа, всего у 95 образцов.

Последовательности гаплотипов были получены для пяти хлоропластных регионов: *psaA-trnS* (ASq), *psbC-trnD* (CDq), *trnT-trnF* (TFq), *trnK-matK* и *trnH-psbA* [28], общей длиной ~10 100 пн. Используемые праймеры, условия амплификации и секвенирования, параметры изменчивости фрагментов описаны ранее в работах [23, 28]. ПРЦ-продукты очищали с помощью набора ExS-Pure, NimaGen B.V. Реакцию секвенирования проводили с помощью набора BrilliantDye Terminator v 3.1 (NimaGen, Нидерланды), продукты реакции анализировали на автоматическом секвенаторе Нанофор 05 в Центре коллективного пользования “Современные технологии для экологических исследований” ИЭРиЖ УрО РАН. Редактирование и выравнивание полученных последовательностей выполняли вручную в программе BioEdit v 7.2.5 [33]. С помощью пакета программ Arlequin ver 3.5 [34] для каждой популяции оценивалось несмещенное гаплотипическое разнообразие (*H*). Для кавказских популяций трех наиболее распространенных видов (*Q. robur*, комплекс *Q. petraea*–*Q. pubescens*) в программе Arlequin [34] проводили анализ молекулярной дисперсии AMOVA. Кроме частот гаплотипов учитывались генетические дистанции между гаплотипами, вычисленные на основе нуклеотидных замен и перестроек в пяти фрагментах хпДНК. Использовались следующие уровни изменчивости: внутри популяций, между популяциями внутри групп популяций, между группами популяций. Проведено несколько вариантов иерархического анализа AMOVA: 1) при объединенном анализе выборки трех видов в качестве двух разных групп выступали популяции *Q. robur*/популяции *Q. petraea*–*Q. pubescens*; 2) при анализе только популяций *Q. robur*, в качестве групп выступали четыре географических региона, различающихся

по составу гаплотипов (см. Результаты); 3) при анализе только популяций *Q. petraea*–*Q. pubescens* в качестве групп выступали пять географических регионов (см. Результаты).

Филогенетические деревья гаплотипов построены с использованием байесовского подхода (BI) в программе MrBayes v 3.1.2 [35] и метода максимальной экономии (MP) в программном пакете RAUP*4.0b1 [36]. Параметры и модели BI и MP анализов описаны в работе [37]. В анализ были включены все точковые мутации, инделы и инверсии, за исключением мутаций числа микросателлитных повторов и инверсии во фрагменте CDq [28] ввиду их высокой гомоплазии. Ранее описанные на Кавказе гаплотипы E-I и E-II, которые различались только числом микросателлитных повторов во фрагменте ASq [23], были объединены в один гаплотип (E).

В филогении хпДНК робуроидных дубов были использованы имеющиеся в базе данных GenBank пластома (полные хлоропластные геномы) большинства видов восточно-азиатских робуроидных дубов [38], всего 12 гаплотипов 10 таксонов: *Q. mongolica*, *Q. dentata*, *Q. dentata* ssp. *stewardii*, *Q. fabrei*, *Q. griffithii*, *Q. aliena*, *Q. serrata*, *Q. serrata* var. *brevipetiolata*, *Q. wutaishanica* и *Q. yunnanensis*. Номера GenBank указаны на рис. 2. Из западно-евроазиатских гаплотипов в анализ, кроме кавказских, были включены гаплотипы, полученные нами из восточной части основного ареала *Q. robur* [23], включая крымско-балканские гаплотипы [29], последовательности которых были ранее помещены в GenBank (см. [23, 28, 29]). Филогенетическая реконструкция была дополнена тремя гаплотипами западно-европейских линий хпДНК (описанных в работе R.J. Petit et al. [21, 22] как линии В и D), взятых из коллекции пластома европейских робуроидных дубов [39]: пластом “Qrobur_129.36.1.2” (RFLP-гаплотип *H10* согласно [22]), “Qrobur_239.37.10.4” (гаплотип *H12*), “Qpetraea_92.49.13.2” (гаплотип *H21*). Кроме того, использовались гаплотипы из Турции “Qpetraea_249.35.12.4” (*H18*) и Восточной Грузии “Qpetraea_184.43.9.4” (*H17*), а также пластом *Q. robur* западно-европейского происхождения (GenBank, LT799088). Для включения в анализ из пластома были взяты участки пяти соответствующих фрагментов. Кроме робуроидных дубов, в анализе присутствовали американские виды *Q. lobata* (секция *Quercus*) (пластом из GenBank,

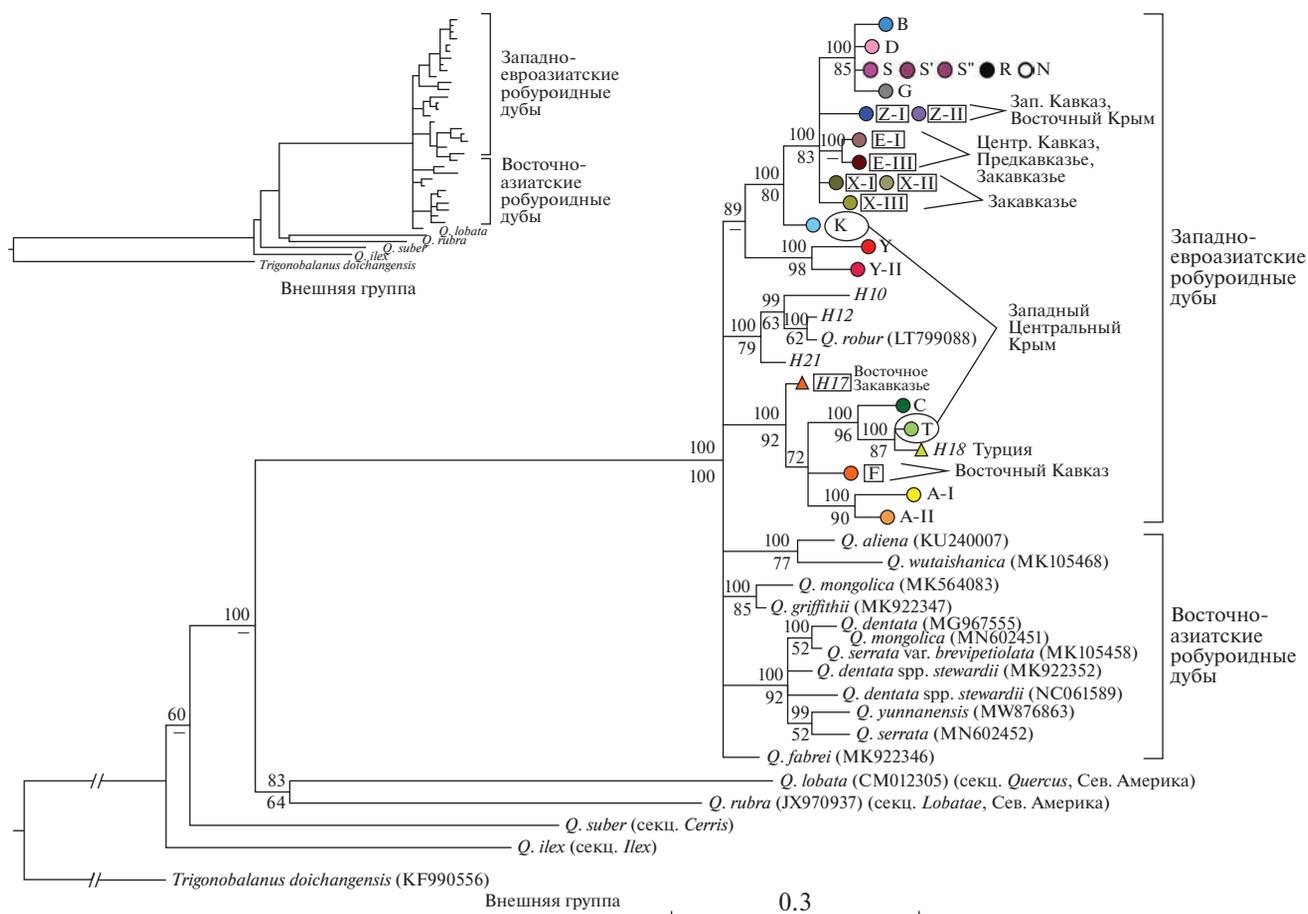


Рис. 2. Филогенетическое дерево 34 хлоропластных гаплотипов робуроидных дубов и гаплотипов *Q. lobata*, *Q. rubra*, *Q. ilex*, *Q. suber*, построенное с помощью байесовского метода (50%-ный консенсус) на основе нуклеотидных последовательностей пяти фрагментов хпДНК общей длиной ~10 100 пн. Над линиями приведена статистическая поддержка байесовским методом (значения апостериорной вероятности, %), под линиями – бутстрэп-поддержка (MP, 1000 репликаций). Цветными кругами маркированы гаплотипы, полученные в настоящей работе и предыдущих исследованиях, обозначения гаплотипов соответствуют принятым ранее [23, 28]. В прямоугольные рамки заключены кавказские гаплотипы, в овальные рамки – гаплотипы Крыма. Шкала отражает число замен на нуклеотидную позицию. *H10*, *H12*, *H21*, *H17*, *H18* – гаплотипы пластов из базы данных [39] (см. Материалы и методы). Для гаплотипов восточно-азиатских робуроидных дубов, видов других групп и секций и для внешней группы приводятся номера пластов из GenBank.

CM012305) и *Q. rubra* (секция *Lobatae*) (JX970937), а также два средиземноморских вида подрода *Cerris* из разных секций: пробковый дуб *Q. suber* (секция *Cerris*) и каменный дуб *Q. ilex* (секция *Ilex*), последовательности которых были взяты из нашей предыдущей работы [28]. В качестве внешней группы был использован *Trigonobalanus doichangensis* (KF990556). Для построения сети гаплотипов был применен подход Median-Joining в программе NETWORK 5.0.1.0 [40], где внешней группой выступил наиболее близкий к робуроидным гаплотип *Q. lobata* (секция *Quercus*). Представители других секций не были включены в анализ сети гаплотипов из-за значительной удаленности от гаплотипов робуроидных дубов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В кавказских популяциях по данным секвенирования пяти хлоропластных фрагментов было обнаружено восемь гаплотипов (Z-I, Z-II, E, E-III, F, X-I, X-II, X-III). Новых гаплотипов, по сравнению с полученными в работе [28], не было выявлено. Обозначения хпДНК гаплотипов соответствуют принятым в предыдущих работах [23, 28]. Они типировались вариантами сrSSR, которые совпадали с описанными ранее [28]. В кавказских популяциях наблюдалось шесть комбинаций сrSSR-аллелей, новых аллелей не было обнаружено. Секвенированием подтверждено совпадение большинства сrSSR-комбинаций с типизируемыми гаплотипами, за исключением гаплотипов группы X,

которые типизируются сrSSR-комбинациями с аллелем 4 в локусе $\mu dt3$, с дальнейшим разделением на гаплотипы секвенированием участка фрагмента CDq [28]. Наиболее часто встречается комбинация аллелей (2/4/2/1) в локусах $\mu dt1$, $\mu dt3$, $\mu dt4$, $\mu cd4$ соответственно. Установлено, что данная комбинация может соответствовать двум родственным гаплотипам: в выборке Орбели (№ 62) — гаплотипу X-I', в выборке Гагра (№ 46) — гаплотипу X-III.

На Кавказе гаплотипов основного восточно-европейского ареала не обнаружено, кроме описанного ранее гаплотипа A-II в выборке *Q. robur* (№ 22, Нальчик) [28]. Все особи, типизируемые с помощью комбинации сrSSR как кавказский гаплотип F (совпадающий по сrSSR-маркерам с гаплотипом A-II из основного ареала), были дополнительно проанализированы рестриктивным анализом с комбинацией CDq/*HinfI* или секвенированием. Образцов с “северным” гаплотипом A-II на Кавказе больше не было выявлено.

В результате анализа 926 образцов из 70 популяций получено распределение гаплотипов пяти видов дуба в Кавказском регионе (табл. 1, рис. 1, б, в). Гаплотипическое разнообразие в кавказских популяциях *Quercus* невысокое (табл. 1), в большинстве выборок независимо от их объема присутствует один гаплотип. Характерной чертой является увеличение разнообразия в пограничных зонах между областями распространения наиболее частых гаплотипов. Максимальная изменчивость наблюдалась в выборках южного макросклона Западного Кавказа (рис. 1, б, в).

Области распространения наиболее частых и родственных им гаплотипов четко географически очерчены. “Западные” гаплотипы группы Z (преобладающий Z-I и родственный ему Z-II) распространены на западе Кавказского региона, преобладают в Северо-Западном Закавказье, на крайнем западе Кавказа и Предкавказья. На северном макросклоне Большого Кавказского хребта данные гаплотипы не отмечены восточнее р. Пскупс (выборки № 8, 37, 38). На южном макросклоне “западный” гаплотип продвигается дальше, с весьма неравномерным распределением вдоль побережья Черного моря до Абхазии, где гаплотип Z-I обнаружен в р-не Адлера вдоль р. Мзымты, в р-не Гагры и Пицунды у *Q. petraea* и *Q. hartwissiana*.

Наиболее распространенными в Кавказском регионе являются гаплотипы группы E (“центральные”), они преобладают в популяциях на северном макросклоне Большого Кавказа, в горной части Западного Кавказа, в Предкавказье и на Центральном Кавказе. В Западном Закавказье эта гаплогруппа вклинивается в область распространения гаплотипов Z в р-не Туапсе, доходя до Абхазии. В Закавказье распространение гаплотипа E имеет разрыв и вновь обнаруживается в трех выборках *Q. petraea* и *Q. macranthera* в Армении (рис. 1, в).

Область распространения гаплотипа F (“восточного”) ограничена Восточным Кавказом (Дагестан, Чечня, Сев. Осетия).

Варианты гаплотипов X (“закавказские”) обнаружены в основном в Западном и Центральном Закавказье. Единственное исключение — наличие гаплотипа X-II на северном макросклоне Большого Кавказа в выборке Нальчик (№ 22). Данный вариант отличается от наиболее распространенного закавказского гаплотипа X-I инверсией (GA/TC) во фрагменте CDq.

На Кавказе у видов *Quercus* выявлена высокая географическая дифференциация, которая была у разных видов примерно одинакова, $F_{ST} = 96\%$ (*Q. robur*) и $F_{ST} = 95\%$ (*Q. petraea*/*Q. pubescens*), при этом наибольшие различия наблюдаются между географическими группами, различия между популяциями внутри групп были невелики. При иерархическом анализе генетической изменчивости AMOVA на Кавказе, при рассмотрении только *Q. robur*, популяции априорно разделялись на четыре группы по преобладающим гаплотипам: 1) Западный Кавказ (Северо-Западное Закавказье, западная область Зап. Кавказа, крайне западный р-н Зап. Предкавказья), популяции с преобладанием “западного” гаплотипа (№ 1–8); 2) Предкавказье, Центральный Кавказ, горные районы Зап. Кавказа, популяции с “центральными” гаплотипами (№ 9–22); 3) Восточный Кавказ, популяции с преобладанием “восточного” гаплотипа (№ 23–30); 4) Центральное Закавказье, “закавказский” гаплотип (№ 31). Анализ AMOVA (табл. 2) для кавказских популяций *Q. robur* при разделении на четыре группы показал очень высокую дифференциацию между группами ($F_{ST} = 0.93890$).

В анализе AMOVA близкородственные виды *Q. petraea* и *Q. pubescens* были объединены, так как в некоторых районах Восточного Кавказа между ними наблюдается континуум таксономических признаков, поэтому в табл. 1 все выборки Восточного Кавказа отнесены к *Q. petraea*. Достаточно четко два вида были определены только в пределах Северо-Западного Кавказа, где в двух изученных выборках *Q. pubescens* присутствовал гаплотип Z-I, совпадающий с гаплотипами других видов в том же районе. При анализе AMOVA комплекса *Q. petraea*—*Q. pubescens* популяции были разделены на пять групп, четыре из которых аналогичны группам *Q. robur*: 1) крайне Западный Кавказ, популяции с преобладанием “западного” гаплотипа (№ 32–36); 2) Предкавказье, Центральный Кавказ, горные районы Зап. Кавказа, Зап. Закавказье, популяции с “центральными” и “западными” гаплотипами (№ 37–45, № 48–53); 3) Восточный Кавказ, популяции с “восточным” гаплотипом (№ 54–60); 4) Центральное Закавказье, область распространения “закавказских” га-

Таблица 2. Иерархический анализ генетической изменчивости (AMOVA) в кавказской части ареала отдельно для *Q. robur* и дубов *Q. petraea*/*Q. pubescens*, популяции априорно разделены на группы (рис. 1, б, в), см. Результаты

Вид	Источник изменчивости	Число степеней свободы	Компонента изменчивости	Доля изменчивости, %
<i>Q. robur</i>	Между четырьмя группами	3	4.35240	93.89
	Между популяциями внутри групп	27	0.11885	2.56
	Внутри популяций	384	0.16439	3.55
Индексы фиксации: $F_{ST} = 0.93890^{****}$, $F_{ST} = 0.96454^{****}$, $F_{SC} = 0.41960^{****}$				
<i>Q. petraea</i> / <i>Q. pubescens</i>	Между пятью группами	4	3.88960	85.69
	Между популяциями внутри групп	28	0.43081	9.49
	Внутри популяций	453	0.21849	4.81
Индексы фиксации: $F_{ST} = 0.85695^{****}$, $F_{ST} = 0.95186^{****}$, $F_{SC} = 0.66350^{****}$				

Примечание. Уровень значимости: **** $P < 0.00001$.

плотипов (№ 61–64, № 46, 47); 5) Армянское нагорье, выборка *Q. petraea* с гаплотипом E (№ 65). При разделении *Q. petraea/pubescens* на пять групп доля изменчивости между группами также была высокой ($F_{ST} = 85.7\%$), что значительно превышает дифференциацию внутри групп ($F_{ST} = 9.5\%$) (табл. 2).

При варианте иерархического анализа AMOVA популяций Кавказа, где в качестве разных групп выступали популяции *Q. robur*/популяции *Q. petraea–pubescens*, разделение на группы было незначимым (данные не приводятся). Гаплотипы совпадали у видов по географическим районам. Общими для двух видов на Кавказе были преобладающие гаплотипы: Z-I на западе, E и E-III в центральной части, F на востоке, X-I в Центральном Закавказье. Гаплотипы, отмеченные только у одного из видов (Z-II, X-II, X-III), были редкими, в местах их локального обнаружения были собраны в основном представители одного вида дуба. Однако даже сравнительно редкие гаплотипы совпадали в местах совместного произрастания. Например, достаточно редкий гаплотип E-III в выборке Куринская присутствует у обоих видов (табл. 1). Гаплотипы, выявленные у менее распространенных видов *Q. hartwissiana* и *Q. macranthera*, относятся к наиболее частым гаплотипам Центрального, Западного Кавказа и Закавказья (гаплотипы E и Z-I). В двух популяциях *Q. macranthera* фиксирован гаплотип E, совпадающий с гаплотипом *Q. petraea* из того же района. Выявленное различие по составу гаплотипов между разными видами наблюдалось в единственном случае в выборке Крымск (№ 5, 68), где у 22 деревьев *Q. robur* обнаружен гаплотип Z-I, однако у двух собранных в том же массиве деревьев *Q. hartwissiana* наблюдался гаплотип E, что может свидетельствовать о недавнем внедрении дуба Гартвиса в этот лесной массив.

В северо-восточной части ареала *Q. robur* добавление нового материала подтверждает выявленную ранее филогеографическую структуру [23]: наличие на востоке двух гаплотипов (A-I и A-II), причем в южных районах преобладает гаплотип A-I, в Центральном Поволжье встретились оба гаплотипа. В Калининградской области в выборке *Q. petraea* у всех особей присутствовал гаплотип S, который являлся самым распространенным в симпатрических популяциях *Q. robur* в Калининградской области [23].

В филогенетический анализ были включены 34 гаплотипа робуроидных дубов (23 – западно-евроазиатских, 11 – восточно-азиатских). Из них 17 гаплотипов взяты из наших работ [23, 28, 29]. Остальные представлены гаплотипами пластов. Гаплотипы, которые отличались друг от друга только инверсией в CDq (гаплотипы Z-I/Z-II, X-I/X-II) или числом микросателлитных повторов (см. Материалы и методы), на филогенетическом дереве и сети гаплотипов занимают одинаковую позицию (рис. 2, 3). На рис. 2 представлено байесовское дерево (BI), с указанием значений статистических поддержек клад обоих деревьев (BI и MP). Гаплотипы робуроидных дубов образуют высокоподдержанную монофилетичную кладу, которая значительно дифференцирована от гаплотипов дубов других секций и американских видов секции *Quercus* и секции *Lobatae*. Внутри “робуроидной” кладу линии гаплотипов западно-евроазиатских дубов и восточно-азиатских дубов не образуют монофилетичных групп. Гаплотипы западно-евроазиатских дубов формировали несколько глубоко дивергировавших клад с неопределенными филогенетическими отношениями. Сеть гаплотипов, основанная на 91 изменчивом признаке, во многом соответствует дереву гаплотипов (рис. 3) и состоит из нескольких расходящихся ветвей. Выявленные в кавказских популяциях гаплотипы относятся к двум дивергентным филоге-

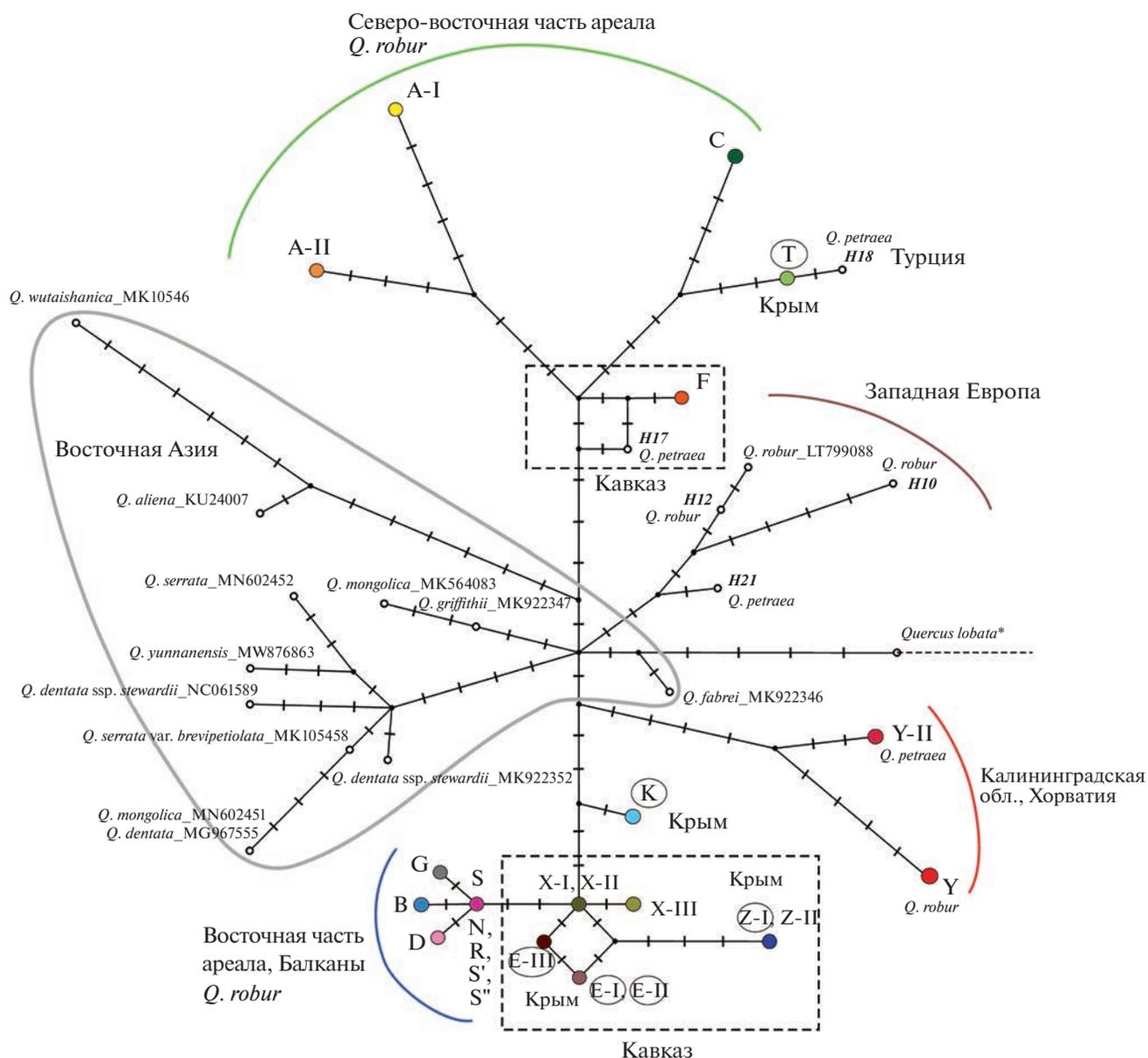


Рис. 3. Филогенетическая сеть хлоропластных гаплотипов 34 хлоропластных гаплотипов робуроидных дубов и *Q. lobata*, построенная на основе нуклеотидных последовательностей пяти фрагментов хпДНК с помощью метода Median-Joining в программе NETWORK [40]. В штриховые рамки заключены кавказские гаплотипы, в овальные рамки – гаплотипы Крыма. Сплошной линией обведены гаплотипы восточно-азиатских видов. Поперечные линии обозначают мутации. * При построении филогенетической сети не учитывались мутации, специфичные для внешней группы *Q. lobata*.

нетическим кладам западно-евроазиатских видов (рис. 2, 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Место кавказских гаплотипов в филогении хлоропластной ДНК робуроидных дубов

Филогенетическое дерево (рис. 2) хлоропластной ДНК подтверждает монофилию гаплотипов робуроидных дубов. Их ветвь состоит из несколь-

ких глубоко разошедшихся клад без определенных топологических отношений, что соответствует гипотезе о происхождении робуроидных дубов в результате миграции в Евразию американских представителей секции *Quercus* и гибридизации с видами секции *Pontica* [20, 41]. Эволюционная успешность возникшей гибридной группы [41] обусловила быструю дифференциацию и распространение в Евразии, что объясняет отсутствие филогенетической структуры между линиями

хпДНК. Соотношение длин ветвей основных клад робуроидных дубов и клад разных секций *Quercus* по хпДНК (примерно 1 : 4) соответствует соотношению оценок возраста дивергенции видов внутри группы робуроидных дубов (~10–11 млн л. н.) и возраста дивергенции секций (~45 млн л. н.), полученных на основе мультигенных ядерных данных [41]. Следовательно, 10–11 млн л. н. можно принять в качестве оценки возраста дивергенции клад хпДНК робуроидных дубов. Близкая оценка – 10.81 млн л. н. (3.45–20.98) была получена на основе кодирующих последовательностей хлоропластной ДНК [38].

Линии хлоропластных гаплотипов (рис. 2) не разделились на западно-евроазиатскую и восточно-азиатскую группы, как это было показано для этих групп по ядерной ДНК [41]. На Кавказе присутствуют гаплотипы двух дивергентных западно-евроазиатских линий. Эти гаплотипы эндемичны для всего Восточного Причерноморья, включая Восточную Турцию и Крым, и не имеют родственных гаплотипов за его пределами. Из этого следует, что дубы в Восточном Причерноморье длительное время находятся в изоляции от остальных частей их ареалов в отношении матерински наследуемой хпДНК, т.е. в отношении миграций посредством переноса семян. При этом на Кавказе выявлено сравнительно мало редких гаплотипов, филогенетически близких к каким-либо частым. Вероятной причиной такой картины может быть длительное существование в нескольких областях, изолированных друг от друга морскими бассейнами, высокими горами, степными пространствами и т.п., что исключает распространение одной линии хпДНК во всем Кавказском регионе. В то же время периодические сокращения численности, например в ледниковые фазы плейстоцена, способствовали фиксации отдельных гаплотипов в пределах локальных областей.

В Кавказском регионе, как и в других частях ареалов робуроидных дубов [22, 23, 30], структура изменчивости хпДНК почти не зависит от таксономической принадлежности образцов (рис. 1, б, в), что также отражается в незначимой доле изменчивости, соответствующей межвидовым различиям, притом что доля изменчивости между географическими группами очень велика, например у *Q. robur* на Кавказе $F_{ST} = 95\%$ (табл. 2). Обычно отсутствие межвидовых различий объясняется захватом матерински наследуемой хпДНК при интрогрессивной гибридизации (см. [20, 30] и ссылки в этих работах). Совпадающий состав гаплотипов у видов *Quercus* в выявленных географических группах на Кавказе свидетельствует о долговременном совместном существовании популяций разных видов в отдельных районах Кавказа. Выявленные межвидовые различия по составу гаплотипов наблюдались лишь в нескольких локальных случаях

и скорее свидетельствуют об истории конкретного насаждения (см. Результаты).

Географическое распространение хлоропластных гаплотипов и история дубов в Восточном Причерноморье

Из двух присутствующих на Кавказе линий хпДНК одна содержит гаплотипы Западного и Центрального Кавказа, а также Закавказья (гаплогруппы X, E и Z, см. рис. 3). Из них закавказские гаплотипы (X-I и X-II) находятся в базальном положении к остальным кавказским гаплотипам и к субкладе гаплотипов (S, B, D, G), распространенных на Балканах и северо-западе Русской равнины. Другая линия содержит восточно-кавказские гаплотипы F и H17, а также сильно дивергированные от них субклады гаплотипов северо-восточной части ареала дуба черешчатого (A-I и A-II) и гаплотипов Крыма, Малой Азии и Восточной Европы (T и C) (рис. 3). В предыдущей работе [28] было проведено сопоставление последовательностей хлоропластных фрагментов гаплотипов Крыма и Кавказа с гаплотипами Закавказья из работы [11] по двум фрагментам *trnH-psbA* и *trnK-matK*, и с гаплотипами Турции из исследования [30] по фрагменту TФq, что дало основание с большой определенностью сравнивать распространение кавказских, крымских и родственных им гаплотипов на прилегающих территориях.

Гаплотипы *Quercus* на Кавказе имеют хорошо очерченные, почти не перекрывающиеся ареалы. Часть исследованных выборок имела небольшой размер (1–5 деревьев) (табл. 1), но все описанные географические группы популяций характеризуются значительным числом выборок нескольких видов (рис. 1), имеющих один основной гаплотип (родственные гаплотипы), что исключает ошибку в выделении каждой из групп, обусловленную малым размером выборок.

Гаплогруппа Z (с преобладанием Z-I) распространена на северо-западном Кавказе по северному склону на восток до р. Псекупс и по черноморскому побережью на юг до м. Пицунда. Гаплогруппа E распространена по северному склону Кавказа далее на восток примерно до р. Терек. В наиболее низкой части гаплогруппа E переваливает Кавказский хребет и выходит на черноморское побережье (район Джубга–Туапсе), разрывая область распространения гаплогруппы Z. По данным наших предыдущих исследований крымских популяций дуба [29], гаплотип Z-I доминирует в Восточном Крыму, что очевидно указывает на колонизацию Крыма с Северо-Западного Кавказа. Но в Крыму в небольшом количестве присутствует и гаплогруппа E, что, вероятно, объясняется дальней миграцией через Черное море из участка кавказского побережья, занятого E. Ин-

интересно отметить, что единично гаплотип Е найден также и в западной части Крыма, а гаплотипы Западного Крыма (Т и К) имеют родственные гаплотипы в Малой Азии [29]. Все это указывает на множественность дальних миграций в Причерноморье.

Гаплогруппа Е, кроме северного склона Центрального Кавказа и Предкавказья, распространена на Малом Кавказе в популяциях *Q. petraea* и *Q. macranthera*, после разрыва, заполненного ареалом гаплотипа Х. Также гаплотип, родственный Е, встречается в Восточной Турции у *Q. macranthera* [30]. Гаплотипы группы Х распространены в Закавказье от Абхазии на западе до Лихского хребта на востоке. На северном склоне гаплотип Х-II обнаружен только в районе Нальчика. Идентичные гаплогруппе Х гаплотипы отмечены на востоке Турции у нескольких видов робуроидных дубов [30].

Гаплотип F и родственный ему гаплотип пластома H17 распространены восточнее Владикавказа на Северном Кавказе и восточнее Лихского хребта в Закавказье, что подтверждается данными исследования дубов Закавказья [11]. Кроме того, по данным из работы [30] родственный или идентичный гаплотипу F вариант встречается на севере Турции вдоль черноморского побережья.

Ареалы хлоропластных гаплотипов робуроидных дубов на Кавказе не всегда строго локализованы и в некоторых случаях образуют разрывы, что, как и с примерами обнаружения гаплотипов Е в Крыму, может быть объяснено дальним переносом [29], но в большинстве случаев вероятнее всего есть следствие вымираний популяций – носителей одних гаплотипов, и последующей реколонизации свободной территории с участием популяций – носителей других гаплотипов, как, например, при частичном вытеснении гаплотипов Z гаплотипами Е на черноморском побережье Кавказа или при образовании разрыва ареала Е в Закавказье. Вымирания и расселения являются следствием климатических колебаний, и ареалы гаплотипов указывают на районы расположения рефугиумов, в которых данный гаплотип сохранялся в неблагоприятные климатические фазы и из которого происходила реколонизация [1, 4, 7, 15, 21, 22, 29].

В Кавказском регионе присутствие пыльцы *Quercus* во время последнего ледникового максимума отмечено только на западе Закавказья, в области так называемого “колхидского” рефугиума биоты умеренных лесов [2, 25, 42]. В этом районе реконструируются предковые популяции для яшерииц, саламандр, примул и др. [4, 8, 13]. В то же время географически очерченных районов, занятых определенной гаплогруппой хпДНК *Quercus*, на Кавказе имеется не менее пяти, и только два из них, районы распространения гаплогрупп Z и X,

возможно связаны с “колхидским” рефугиумом. Следовательно, рефугиумы – источники колонизации в большинстве случаев не отражены в имеющихся пыльцевых данных. Это определяет важность анализа структуры изменчивости хпДНК для локализации рефугиумов лесной растительности на Кавказе. Так, только на основании распространения хлоропластных гаплотипов, в дополнение к “колхидскому”, можно предполагать наличие ледниковых рефугиумов дубовых лесов на северном склоне Центрального Кавказа, на Восточном Кавказе и на Малом Кавказе. В Предкавказье дубы, видимо, распространились по рекам бассейнов Кубани и Кумы, текущим со склонов Центрального Кавказа, что объясняет присутствие только гаплотипов группы Е как в Западном, так и в Восточном Предкавказье. Показательный пример эффекта основателя при таком расселении – фиксация редкого гаплотипа Е-III в выборке Кропоткин (№ 15).

Также длительное, превышающее LGM существование дуба можно предполагать в северо-западных районах Кавказа, где во всех популяциях трех видов дуба (*Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*) фиксированы гаплотипы группы Z. Трудно допустить распространение гаплотипа Z-I исключительно из “колхидского” рефугиума, поскольку его ареал включает, помимо Северо-Западного Кавказа, и Восточный Крым, куда быстрая колонизация носителей кавказского гаплотипа Z-I с востока [29], навстречу эндемичным западно-крымским гаплотипам Т и К, могла происходить только из наиболее близких Крыму районов Северо-Западного Кавказа.

Молекулярные данные подтверждают длительное обособленное существование популяций дуба в плейстоцене в достаточно обширных районах Восточного Кавказа и Восточного Закавказья. Особенности восточных популяций Кавказа описываются во многих генетических исследованиях разных таксономических групп растений и животных (например, [4, 10, 11]). Дифференциация лесной биоты Кавказа могла начаться еще с конца верхнего миоцена, когда при появлении поперечного хребта Закавказье разделилось на западную (теплую и влажную) и восточную (аридную, с континентальным климатом) части [25]. Область распространения “восточных” гаплотипов дуба предстоит уточнить при исследовании прикаспийских районов Азербайджана и Ирана, в том числе дубов Гирканского рефугиума [5] и гор Малого Кавказа.

Вызывает интерес то обстоятельство, что резкая подразделенность Кавказского региона на районы, занятые определенными гаплотипами, при почти полном отсутствии изменчивости хпДНК внутри них, явно контрастирует с более южными областями обитания дубовых лесов. На-

пример, в Малой Азии районы распространения отдельных гаплотипов носят более мозаичный характер [30]. Предположительно эти особенности связаны с более мягкими условиями Средиземноморья, включая Малую Азию, по сравнению с более северными регионами. Вероятно, в Средиземноморье сокращения пригодных для широколиственных лесов местообитаний во время ледниковых фаз были менее критичными, и источников реколонизации ко времени улучшения климата оказывалось больше.

Результаты настоящей работы при сравнении с нашими данными по Крымскому п-ову [29] и с исследованиями дубов Малой Азии [30] показывают существование исторической связи кавказских популяций с географически близкими регионами Восточного Причерноморья – Восточным Крымом и Восточной Турцией. Гаплотипы Центрального и Восточного Кавказа (E, F) и Закавказья (гаплогруппа X) близки гаплотипам Северо-Восточной Турции. Из них гаплотипы F и X отсутствуют в Крыму. Гаплотипы Западного Крыма (T, K) близки гаплотипам Западной и Центральной Турции и отсутствуют на Кавказе. Гаплотип Z является эндемичным для района Западного Кавказа и Восточного Крыма. В целом в Причерноморском регионе выявляется сложная структура, показывающая выраженные различия в истории растительности Крыма и Кавказа. Общим для двух регионов – Крыма и Кавказа – является отсутствие обмена с восточно-европейской частью ареала по матерински наследуемым маркерам.

Отличие популяций Кавказа и основного ареала по хлоропластным маркерам

Исследования генетической изменчивости некоторых растений, например сосны обыкновенной по митохондриальной ДНК [15], можжевельника обыкновенного [10] и черемухи обыкновенной [14] по хлоропластной ДНК, тиса ягодного по ядерным маркерам [9], демонстрируют различия между популяциями западной и восточной части Кавказа. При этом северо-западные группы этих видов оказываются значительно ближе к европейским популяциям, чем восточные, что указывает на реализацию в прошлом генетического обмена между Северным Кавказом и Русской равниной через Приазовье или Северное Причерноморье. Однако в кавказской части ареалов дубов во всех популяциях присутствуют только гаплотипы, специфичные Кавказскому региону. Единственный случай вблизи г. Нальчик (дерево с гаплотипом A-II), по-видимому, имеет антропогенное, заносное происхождение, что подтверждается отнесением данного образца к восточно-европейскому кластеру по ядерным (nSSR) маркерам, в отличие от других образцов дуба Кавказа (Семерикова, неопубл. данные). В выборках Предкавказья, наибо-

лее близких к северной границе кавказского ареала дуба, “северных” гаплотипов, характерных для Восточной Европы, также не наблюдается.

Увеличение числа изученных выборок из северо-восточной части ареала, в том числе из районов, близких к южной границе ареала дуба черешчатого, и сравнение с данными других исследований дуба из южных областей Русской равнины [24] показывает, в свою очередь, отсутствие крымско-кавказских гаплотипов в восточно-европейской части ареала *Q. robur* (рис. 1, a). Таким образом, по матерински наследуемым маркерам связь между Кавказским регионом и Восточной Европой не выявлена. Барьером для генетического потока в этом случае, очевидно, является аридная степная зона. Считается [43, 44], что понтокаспийский регион в LGM и во времена более ранних плейстоценовых оледенений в основном был покрыт холодной степью. Кроме степной зоны географическим барьером между Кавказским перешейком и Русской равниной выступал Маньчский пролив, через который неоднократно происходил водообмен между черноморским и каспийским бассейнами [43]. В результате кавказские популяции не могли вносить существенный вклад в колонизацию северных территорий, и не испытывали влияния более северных популяций, по крайней мере путем переноса семян, поскольку матерински наследуемые маркеры не обнаруживают генетического обмена между двумя регионами. Однако вопрос об обмене ядерными генами посредством переноса пыльцы остается открытым ввиду способности пыльцы дуба распространяться на значительно большие расстояния, чем желуди [24, 45].

Имеющиеся палеоданные для областей к северу от Кавказа допускают возможную связь лесной растительности Западного Кавказа с Русской равниной. В последние годы стали формироваться представления о том, что полного исчезновения лесной зоны в LGM на территории Русской равнины не происходило [46–48], а лишь наблюдался ее сдвиг на юг. По данным, приводимым в работах [47, 48], при переходе от плейстоцена к голоцену на территории нижнего Дона были распространены леса, в том числе с участием дуба. В предгорьях Северо-Западного Кавказа [27] дубовые леса в гумидные фазы голоцена неоднократно распространялись из горных районов на Таманский п-ов. Для проверки гипотезы о взаимовлияниях кавказских и восточно-европейских популяций за счет пыльцевого переноса необходимо исследовать структуру изменчивости ядерной ДНК в сочетании с моделированием демографических сценариев, включающих возможные миграции ядерных генов.

Авторы выражают благодарность И.Ю. Исакову, Е.Г. Филиппову, М.А. Полежаевой, П.И. Та-

лайкиной, Т.В. Семериковой, П.А. Волковой, И.А. Шанцеру за помощь в сборе образцов дуба, рецензенту статьи за конструктивные замечания и предложения.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00667, <https://rscf.ru/project/22-24-00667/>.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объектов животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объектов людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hewitt G.M. Post-glacial re-colonization of European biota // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999. V. 68. P. 87–112.
- Connor S.E., Kvavadze E.V. Modelling late Quaternary changes in plant distribution, vegetation and climate using pollen data from Georgia, Caucasus // *J. Biogeogr.* 2008. V. 36. № 3. P. 529–545. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02019.x>
- Литвинская С.А., Муртазалиев Р.А. Флора Северного Кавказа (Атлас-определитель). М.: Фитон XXI, 2013. 688 с.
- Tarkhnishvili D. Historical Biogeography of the Caucasus. N. Y.: Nova Science, 2014. 218 p.
- Nakhutsrishvili G., Zazanashvili N., Batsatsashvili K., Montalvo Mancheno C.S. Colchic and Hircanian forests of the Caucasus: similarities, differences and conservation status // *Fl. Medit.* 2015. V. 25 (Special Issue). P. 185–192. <https://doi.org/10.7320/FIMedit25SI.185>
- Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1978. 247 с.
- Seddon J.M., Seddon J.M., Santucci F. et al. Caucasus Mountains divide postulated postglacial colonization routes in the white-breasted hedgehog, *Erinaceus concolor* // *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. № 3. P. 463–467.
- Grimm G.W., Denk T. The Colchic region as refuge for relict tree lineages: Cryptic speciation in field maples // *Turk. J. Bot.* 2014. V. 38. P. 1050–1066.
- Mayol M., Riba M., González-Martínez S.C. et al. Adapting through glacial cycles: insights from a long-lived tree (*Taxus baccata*) // *New Phytologist.* 2015. V. 208. № 3. P. 973–986. <https://doi.org/10.1111/nph.13496>
- Hantemirova E.V., Heinze B., Knyazeva S.G. et al. A new Eurasian phylogeographical paradigm? Limited contribution of southern populations to the recolonization of high latitude populations in *Juniperus communis* L. (Cupressaceae) // *J. Biogeogr.* 2017. V. 44. P. 271–282. <https://doi.org/10.1111/jbi.12867>
- Ekhvaia J., Simeone M.C., Silakadze N., Abdaladze O. Morphological diversity and phylogeography of the Georgian durmast oak (*Q. petraea* subsp. *iberica*) and related Caucasian oak species in Georgia (South Caucasus) // *Tree Genet. Genom.* 2018. V. 14. № 2. <https://doi.org/10.1007/s11295-018-1232-6>
- Алиев Х.У., Колтунова А.М., Куцев М.Г., Туниев Б.С. Популяционно-генетический анализ бука восточного (*Fagus orientalis* Lipsky) с территории Крыма и Кавказа // *Turczaninowia.* 2020. V. 23. № 4. С. 17–31. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.4.3>
- Volkova P., Laczko L., Demina O. et al. Out of Colchis: The Colonization of Europe by *Primula vulgaris* Huds. (Primulaceae) // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae.* 2020. V. 89. № 3. <https://doi.org/10.5586/asbp.89313>
- Volkova P.A., Burlakov Y.A., Schanzer I.A. Genetic variability of *Prunus padus* (Rosaceae) elaborates “a new Eurasian phylogeographical paradigm” // *Plant Syst. Evol.* 2020. V. 306. № 1. <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01644-0>
- Semerikov N.V., Petrova I.V., Sannikov S.N. et al. Cytoplasmic DNA variation does not support a recent contribution of *Pinus sylvestris* L. from the Caucasus to the main range // *Tree Genet. Genom.* 2020. V. 16. № 4. <https://doi.org/10.1007/s11295-020-01458-8>
- Леса юга европейской части СССР и Закавказья // Леса СССР. М.: Наука, СО АН СССР, 1966. Т. 3. 463 с.
- Меницкий Ю.Л. Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 315 с.
- Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. С. 140.
- Конспект флоры Кавказа: в 3 томах // Под ред. Кудряшовой Г.Л., Татанова И.В. СПб.; М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. Т. 3. Ч. 2. 623 с.
- Kremer A., Hipp A.L. Oaks: an evolutionary success story // *New Phytologist.* 2020. V. 226. № 4. P. 987–1011. <https://doi.org/10.1111/nph.16274>
- Petit R.J., Csai U.M., Bordacs S. et al. Chloroplast DNA variation in European white oaks – phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations // *Forest Ecol. Management.* 2002. V. 156. P. 5–26. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00645-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00645-4)
- Petit R.J., Brewer S., Bordacs S. et al. Identification of refugia and postglacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence // *Forest Ecol. Management.* 2002. V. 156. P. 49–74. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00634-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00634-X)
- Семерикова С.А., Исаков И.Ю., Семериков В.Л. Изменчивость хлоропластной ДНК и филогеография дуба черешчатого *Quercus robur* L. в восточной части ареала // *Генетика.* 2021. Т. 57. № 1. С. 56–71. <https://doi.org/10.31857/S0016675821010136>

24. Degen B., Yanbaev Y., Mader M. et al. Impact of gene flow and introgression on the range wide genetic structure of *Quercus robur* (L.) in Europe // *Forests*. 2021. V. 12. № 10. Article number 1425. <https://doi.org/10.3390/f12101425>
25. Shatilova I., Mchedlishvili N., Rukhadze L., Kvavadze E. The history of the flora and vegetation of Georgia (South Caucasus). Tbilisi: Georgian Natl Museum, Institute of Paleobiology, 2011. 200 p.
26. Messager E., Belmecheri S., Von Grafenstein U. et al. Late Quaternary record of the vegetation and catchment-related changes from Lake Paravani (Javakheti, South Caucasus) // *Quaternary Science Reviews*. 2013. V. 77. P. 125–140. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.07.011>
27. Bolikhovskaya N.S., Porotov A.V., Richards K. et al. Detailed reconstructions of Holocene climate and environmental changes in the Taman Peninsula (Kuban River delta region) and their correlation with rapid sea-level fluctuations of the Black Sea // *Quat. Int.* 2018. V. 465. P. 22–36. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.08.013>
28. Семерицова С.А. Маркеры хлоропластной ДНК в исследовании филогеографии робуроидных дубов (*Quercus* L. sect. *Quercus*, Fagaceae) крымско-кавказского региона // *Генетика*. 2023. Т. 59. № 1. С. 50–64. <https://doi.org/10.31857/S0016675823010095>
29. Семерицова С.А., Подергина С.М., Ташев А.Н., Семерицов В.Л. Филогеография видов дуба в Крыму выявляет плейстоценовые рефугиумы и пути миграций // *Экология*. 2023. V. 54. № 3. <https://doi.org/10.31857/S0367059723030058>
30. Tekpinar A.D., Aktas C., Kansu C. et al. Phylogeography and phylogeny of genus *Quercus* L. (Fagaceae) in Turkey implied by variations of trnT((UGU))-L-(UAA)-F((GAA)) chloroplast DNA region // *Tree Genet. Genom.* 2021. V. 17. № 5. Article number 40. <https://doi.org/10.1007/s11295-021-01522-x>
31. Devey M.E., Bell J.C., Smith D.N. et al. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD and microsatellite markers // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 92. № 6. P. 673–679. <https://doi.org/10.1007/BF00226088>
32. Deguilloux M.F., Dumolin-Lapegue S., Gielly L. et al. A set of primers for the amplification of chloroplast microsatellites in *Quercus* // *Mol. Ecol. Notes*. 2003. V. 3. № 1. P. 24–27. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00339.x>
33. Hall T.A. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucl. Acids Symp. Series*. 1999. V. 41. P. 95–98.
34. Excoffier L., Lischer H. ARLEQUIN ver. 3.5: An integrated software package for population genetics data analysis. Switzerland, Bern: Univ. Bern, 2011. 174 p.
35. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. 2003. V. 19. № 12. P. 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
36. Swofford D.L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods). Version 4.0 beta10. Sunderland: Sinauer Associates, Massachusetts, 2002.
37. Семерицова С.А., Исаков И.Ю., Семерицов В.Л. Изменчивость хлоропластной ДНК отражает историю *Tilia cordata* s. l. в восточной части ареала // *Генетика*. 2020. Т. 56. № 2. С. 188–200. <https://doi.org/10.1134/S0016675820020113>
38. Yang Y., Zhou T., Qian Z., Zhao G. Phylogenetic relationships in Chinese oaks (Fagaceae, *Quercus*): Evidence from plastid genome using low-coverage whole genome sequencing // *Genomics*. 2021. V. 113. № 3. P. 1438–1447. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2021.03.013>
39. https://quercusportal.pierroton.inra.fr/index.php?p=GENOMIC_SEQ
40. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
41. Hipp A.L., Manos P.S., Hahn M. et al. Genomic landscape of the global oak phylogeny // *New Phytologist*. 2020. V. 226. № 4. P. 1198–1212. <https://doi.org/10.1111/nph.16162>
42. Tarasov P.E., Volkova V.S., Webb T. et al. Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia // *J Biogeogr.* 2000. V. 27. P. 609–620. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00429.x>
43. Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T. et al. Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution // *Earth-Science Rev.* 2019. V. 188. P. 1–40. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.10.013>
44. Болиховская Н.С., Маркова А.К., Фаустов С.С. Изменения ландшафтно-климатических условий в Терско-Кумской низменности в плейстоцене // *Вестник Моск. ун-та. Серия 5. География*. 2015. № 1. С. 55–70.
45. Buschbom J., Yanbaev Y., Degen B. Efficient long-distance gene flow into an isolated relict oak stand // *J. Heredity*. 2011. V. 102. № 4. P. 464–472. <https://doi.org/10.1093/jhered/esr023>
46. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.) / Отв. ред. Маркова А.К., ван Кольфсхотен Т. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 556 с.
47. Демина О.Н. Становление степного типа растительности на территории Приазовья // *Аридные экосистемы*. 2009. Т. 15. № 4. С. 22–37.
48. Демина О.Н., Шилова Г.Н., Чепальга А.Л. и др. Результаты палинологического анализа и палеоботанические реконструкции в районе позднелепелитической стоянки Юловская (долина западного Маныча) // *Изв. высш. уч. заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки*. 2009. № 4. С. 106–111.

Phylogeography of Oak Species in the Caucasus Based on the Results of Chloroplast DNA Analysis

S. A. Semerikova^{a,*}, Kh. U. Aliev^b, N. V. Semerikov^c, and V. L. Semerikov^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Science, Ekaterinburg, 620144 Russia*

^b*Mountain Botanical Garden of Dagestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, 367000 Russia*

^c*Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia*

*e-mail: s.a.semerikova@ipae.uran.ru

In order to study the biogeography and history of the temperate biota of the Caucasian region, one of the centers of biological diversity of Eurasia, the phylogeographic structure of the chloroplast DNA of roburoid oaks (*Quercus* L. sect. *Quercus*, Fagaceae) was studied. We analyzed 926 trees of five species (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. hartwissiana*, *Q. macranthera*) from 70 populations located in different parts of the Caucasus. Sequencing of five fragments with a total length of more than 10000 bp revealed eight haplotypes, which were typed using chloroplast microsatellite loci (cpSSR), sequencing, and restriction analysis. The *Quercus* phylogenetic tree, which includes 34 chloroplast haplotypes of Western Eurasian and East Asian roburoid species, confirmed the monophyly of roburoid oaks, which form several lines that do not have supported topological relationships with each other. The haplotypes identified in the Caucasus belong to two divergent Western Eurasian lineages. These haplotypes are endemic for the Eastern Black Sea and Caucasian region and do not have related haplotypes beyond its borders, which indicates the long-term presence of oaks in the Caucasus and the historical links of the oaks of the Caucasian region with the Eastern Crimea and Eastern Turkey in the absence of chloroplast DNA exchanges with the Eastern European part of the range. The results of the present study indicate that Caucasian populations could not significantly contribute to the colonization of northern territories, and were not influenced by more northern populations, at least through seed transfer. The distribution zones of the Caucasian haplotypes almost do not intersect with each other, occupying certain geographical areas, probably due to the settlement from individual glacial refugia and genetic drift. The geographical structure of chloroplast DNA variability indicates a long-term presence of oak in addition to Western Transcaucasia (Colchis refugium), in the regions of the Northwestern, Central, Eastern Caucasus and the Lesser Caucasus. The coincident composition of the haplotypes of the studied oak species within the geographic regions indicates the long-term coexistence of different species in different parts of the Caucasus.

Keywords: phylogeography, Caucasus, *Quercus*, chloroplast DNA, population structure, refugia, molecular phylogeny.