



УДК 582.632.2:575.17(1-924.7)

Популяционно-генетический анализ бука восточного (*Fagus orientalis* Lipsky) с территории Крыма и Кавказа

Х. У. Алиев^{1,3*}, А. М. Колтунова², М. Г. Куцев^{2,4}, Б. С. Туниев¹

¹ Сочинский национальный парк, Курортный проспект, д. 74, г. Сочи, 354024, Россия. *E-mail: alievxu@mail.ru

² Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, Россия. E-mail: m_kucev@mail.ru

³ Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, ул. М. Гаджиева, 45, г. Махачкала, 367000, Россия

⁴ Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, 79, г. Красноярск, 660041, Россия

* Автор для переписки

Ключевые слова: видообразование, генетическое разнообразие, микросателлиты, олигоцен, плейстоцен, плиоцен, структура популяций.

Аннотация. Изучена генетическая структура 20-и популяций бука восточного (*Fagus orientalis* Lipsky) с территории Крыма и Кавказа на основе полиморфизма микросателлитных повторов (SSR – simple sequence repeats). Тест на изоляцию дистанцией, проведенный в программе GenePop, показал высокую корреляцию генетических различий и логарифма географической дистанции в единицах географических координат на уровне 0,91. Межпопуляционная генетическая дифференциация *Fagus orientalis* (Fst) составила от 0,01 до 0,67. На основе полученных генетических данных и анализа литературы по искомым материалам представлена предварительная реконструкция возможных путей распространения и становления современного ареала вида в Крыму и на Кавказском перешейке в пределах Кавказского экорегиона. Наиболее раннее отделение произошло у популяций горного Крыма и Ставропольской возвышенности, которые в условиях островной изоляции сохранили уникальные черты генотипа предковой формы. Близки к предковой форме, по-видимому, и буки из реликтовых среднегорных популяций в рефугиумах мезофильной растительности: Колхидском (Авадхара, Абхазия) на западе и Кахетинском (Лагодехи, Грузия) на востоке. Наблюдаемое сходство на верхней границе букового пояса в различных районах Кавказского перешейка указывает на параллелизм в развитии и становлении высокогорных популяций вида.

Population genetic analysis of *Fagus orientalis* Lipsky from the territory of the Crimea and the Caucasus

Kh. U. Aliev^{1,3*}, A. M. Koltunova², M. G. Kutsev^{2,4}, B. S. Tuniyev¹

¹ Sochi National Park, Kurortny pr., 74, Sochi, 354024, Russian Federation

² Altai State University, Lenina pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

³ Mountain Botanical Garden of the Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, M. Gadzhieva str., 45, Makhachkala, 367000, Russian Federation

⁴ Siberian Federal University, Svobodny pr., 79, Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation

Keywords: genetic diversity, microsatellites, Oligocene, Pleistocene, Pliocene, population structure, speciation.

Summary. The genetic structure of 20 populations of *Fagus orientalis* Lipsky (oriental beech) from the territory of the Crimea and the Caucasus was studied on the basis of microsatellite polymorphism (SSR – simple sequence repeats). The isolation distance test performed in the GenePop program showed a high correlation of genetic differences and the logarithm of geographic distance in geographic coordinates at the 0.91 level. Interpopulation genetic differentiation of *Fagus orientalis* (F_{st}) ranged from 0.01 to 0.67. On the basis of the obtained genetic data and analysis of the literature on fossil materials, we present a preliminary reconstruction of the possible pathways for spread and the formation of the modern area of the species in the Crimea and on the Caucasian Isthmus within the Caucasian ecoregion. The earliest separation occurred in the populations of the mountainous Crimea and the Stavropol Upland, which retained the unique features of the genotype of the ancestral form in conditions of island isolation. Apparently, beeches from relict mid-mountain populations in refugia of mesophilic vegetation are close to the ancestral form: Colchis (Avadhara, Abkhazia) in the west and Kakheti (Lagodekhi, Georgia) in the east. The observed similarity at the upper border of the beech belt in different regions of the Caucasian Isthmus indicates a parallelism in the development and formation of high-mountain populations of the species.

Введение

Ареал бука восточного (*Fagus orientalis* Lipsky) в пределах бывшего СССР охватывает весь Кавказский перешеек (Большой и Малый Кавказ, краевые северные участки Армянского нагорья, Талыш, Минераловодские лакколиты, Ставропольская возвышенность) и горный Крым. Сравнительно недавно реликтовая популяция обнаружена на крайнем юге Армении в Шикахохском заповеднике, на северном склоне Мегринского хребта (Aliiev et al., 2018). Помимо Крыма и Кавказа, бук восточный встречается на хр. Эльбурс в Северном Иране (Sagheb-Talebi, Schultz, 2002), на севере Малой Азии, в восточной части Балканского полуострова (в Турции, Греции и Болгарии) (Sokolov et al., 1977; Assyov et al., 2012; Muller, 2019), указан для Сирии (Menitskiy, 2012).

Статус вида восточного бука дискусионен: ряд зарубежных авторов считает его конспецифичным с европейским лесным буком – *Fagus sylvatica* L. (Denk et al., 2001; 2002), другие авторы рассматривают как подвид *F. sylvatica* subsp. *orientalis* (Lipsky) Greuter et Burdet (Müller et al., 2019). А. А. Колаковский (Kolakovskiy, 1982) считал *F. orientalis* близким к *F. sylvatica* и связанным с ним постепенными переходными формами – *F. taurica* Popl. (крымская популяция) и *F. maesiaca* (Malý) Czeiczott (балканская популяция). Оба вида приняты в качестве самостоятельных в отечественной литературе (Menitskiy, 2012) и рядом зарубежных авторов (Davis, 1982; Assyov et al., 2012).

На основе генетического и морфологического анализов изученных 14 популяций бука из Греции, Турции и Германии в северо-восточной Греции ранее была выделена одна популяция гибридного происхождения между встречающимися совместно в юго-восточной Европе двумя

подвидами – *Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica* и *F. sylvatica* subsp. *orientalis* в известной зоне контакта. Проведенное впервые исследование показало очень низкие генетические различия внутри популяций двух подвигов: *Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica* (средняя $G_{ST} = 0,005$) и *F. sylvatica* subsp. *orientalis* (средняя $G_{ST} = 0,008$), но между двумя подвидами различия были существенные (средняя $G_{ST} = 0,122$) (Müller et al., 2019).

В генетический анализ популяций *F. sylvatica*, проведенный европейскими исследователями (Denk et al., 2002), были также вовлечены материалы из Турции, Грузии и Северного Ирана. Однако по всему Крымско-Кавказскому ареалу бука восточного, включая изолированные популяции на границах видового ареала, генетические исследования никогда не проводились. Настоящей работой мы попытались восполнить существующий пробел в данном вопросе, а также реконструировать возможные пути распространения вида и становления его современного ареала в Крыму и на Кавказском перешейке в пределах Кавказского экорегиона.

Материалы и методы

Молекулярными исследованиями в 2019 г. были охвачены 22 популяции бука восточного (4 из которых, расположенные сравнительно близко, попарно были объединены в 2 популяции) с постсоветского пространства (рис. 1, табл. 1).

Из каждой точки в анализ было вовлечено по 10 образцов. Минимальное расстояние между образцами с одной точки составляет 150 м. Выделение ДНК производили из сухих листьев *Fagus orientalis* с использованием наборов для выделения ДНК DiamondDNA Plant kit (ООО «Алтайбиотех», Россия).

Для микросателлитного (SSR – simple sequence repeats) анализа были использованы 7

пар праймеров, разработанных ранее для *Fagus sylvatica* и *Fagus orientalis* (Pastorelli et al., 2003), дающих стабильные продукты амплификации. Также была подобрана температура отжига праймеров с учетом использованных нами реагентов (табл. 2). Реакцию амплификации проводили с применением готовой ПЦР смеси Био-Мастер HS-Taq ПЦР (Биолабмикс, Россия) в объеме 25 мкл и конечной концентрацией праймеров 400 нМ. Амплификация проводилась в термоциклере CFX96 BioRad (США) по следующей про-

грамме: денатурация 95 °С – 60 сек., отжиг праймеров – 30 сек., элонгация 72 °С – 30 сек. (всего 33 цикла). Разделение продуктов амплификации проводили с помощью капиллярного электрофореза с использованием автоматической станции QIAxcel Advanced (Qiagen, Германия) и набора реагентов QIAxcel DNA High Resolution Kit в соответствии с инструкцией производителя (программа электрофореза OL 800, время инъекции образца 10 сек.).

Таблица 1

Точки сбора образцов *Fagus orientalis* для молекулярно-генетического анализа

| № точки сбора | Высота над уровнем моря | Географические координаты | Географическая привязка места сбора образцов |
|---------------|-------------------------|------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1 | 620 | 39°11'01,00" с. ш. 38°03'18,00" в. д. | Российская Федерация, Краснодарский край, Геленджикский р-н, хребет Маркотх |
| 3 | 250 | 44°39'19,90" с. ш. 34°22'32,46" в. д. | Российская Федерация, Республика Крым, г. Алушта |
| 5 | 1550–1750 | 43°30'00,63" с. ш. 40°39'49,17" в. д. | Республика Абхазия, Рицинский реликтовый национальный парк, курорт |
| 6 | 750 | 44°49'31,15" с. ш. 41°58'45,33" в. д. | Российская Федерация, Ставропольский край, гора Стрижамент |
| 14 | 200–1500 | 38°27'05,22" с. ш. 48°43'53,71" в. д. | Республика Азербайджан, Гирканский национальный парк, с. Талыш |
| 8 | 1650–1690 | 43°56'33,81" с. ш. 39°40'07,91" в. д. | Российская Федерация, Краснодарский край, Сочинский национальный парк, гора Ауль |
| 9 | 1270 | 41°32'37,50" с. ш. 48°08'00,59" в. д. | Российская Федерация, Республика Дагестан, Сулейман-Стальский р-н, с. Зухрабкент |
| 12 | 1750–1800 | 42°18'42,80" с. ш. 44°11'07,71" в. д. | Российская Федерация, Республика Южная Осетия, гора Зонкори |
| 16 | 650 | 43°00'40,63" с. ш. 46°48'13,28" в. д. | Российская Федерация, Республика Дагестан, Казбековский р-н, с. Старый Зубутли |
| 18 | 620 | 41°31'12,22" с. ш. 41°34'27,33" в. д. | Республика Грузия, Аджария, ущелье Чарнали |
| 21 | 1860 | 41°38'08,60" с. ш. 42°30'07,50" в. д. | Республика Грузия, Аджария, Годерзский перевал |
| 26 | 540 | 43°41'12,21" с. ш. 40°01'14,41" в. д. | Российская Федерация, Краснодарский край, Сочинский национальный парк, села Кепша и Чвежипсе (по 5 деревьев) |
| 31 | 1200-1600 | 43°16'09,75" с. ш. 40°30'10,04" в. д. | Республика Абхазия, с. Хопа и урочище Кужба-Яшта (по 5 деревьев) |
| 34 | 960 | 42°57'34,55" с. ш. 45°05'03,97" в. д. | Российская Федерация, Республика Ингушетия, заповедник Эрзи, р. Форганга |
| 35 | 1880 | 42°53'14,16" с. ш. 43°35'32,20" в. д. | Российская Федерация, Республика Северная Осетия-Алания, национальный парк Алания, гора Кубус |
| 36 | 1450–1870 | 42°14'58,57" с. ш. 45°29'53,67" в. д. | Республика Грузия, с. Омало ниже перевала Тушетский |
| 37 | 850–1880 | 41°52'27,44" с. ш. 46°18'45,14" в. д. | Республика Грузия, Лагодехский заповедник |
| 38 | 650–1350 | 40°54'53,16" с. ш. 48°00'44,74" в. д. | Республика Азербайджан, Восточный Кавказ, между селами Вендам и Сумагалли |

Таблица 1 (окончание)

| № точки сбора | Высота над уровнем моря | Географические координаты | Географическая привязка места сбора образцов |
|---------------|-------------------------|------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|
| 40 | 1700–1860 | 42°02'58,01" с. ш. 46°05'13,32" в. д. | Российская Федерация, Республика Дагестан, Цунтинский р-н, подъем к перевалу Мушак |
| 41 | 1300–1350 | 41°54'58,28" с. ш. 44°54'46,23" в. д. | Республика Грузия, Тбилисский национальный парк |

Рис. 1. Популяции *Fagus orientalis*, вовлеченные в молекулярно-генетический анализ в 2019 г. (номера популяций соответствуют табл. 1).

Таблица 2

Характеристики SSR-праймеров

| № | Название участка | Последовательность прямого и обратного праймеров 5'–3' | Температура отжига, °С | Наблюдаемый диапазон размеров аллелей (п.н.) | Количество аллелей, шт. | Fst |
|---|------------------|--------------------------------------------------------|------------------------|----------------------------------------------|-------------------------|--------|
| 1 | FS1-15 | TCAAACCCAGTAAATTTCTCA GCCTCAATGAACTCAAAAAC | 58 | 84–130 | 19 | 0,1387 |
| 2 | FS1-25 | GACCCATACCTCTCAGCTTC AGAGATCATTGCAACCAAAC | 65 | 191–216 | 11 | 0,2623 |
| 3 | FS1-03 | CACAGCTTGACACATTCCAAC TGGTAAAGCACTTTTTCCCACT | 58 | 90–119 | 12 | 0,4073 |
| 4 | FS1-11 | TGAATTCAATCATTTGACCATT GGAAGGGTGCTTCAATTTGG | 63 | 110–237 | 18 | 0,2666 |
| 5 | FS3-04 | AGATGCACCACTTCAAATTC TCTCCTCAGCAACATACCTC | 60 | 102–137 | 17 | 0,1854 |
| 6 | FS4-46 | GCAGTCCTCCACCATTA TACAACAGCAGGCTATCCAT | 60 | 100–139 | 17 | 0,4022 |
| 7 | FSM5 | ACTGGGACAAAAAACA GAAGGACCAAGGCACATAAA | 60 | 80–137 | 20 | 0,3485 |

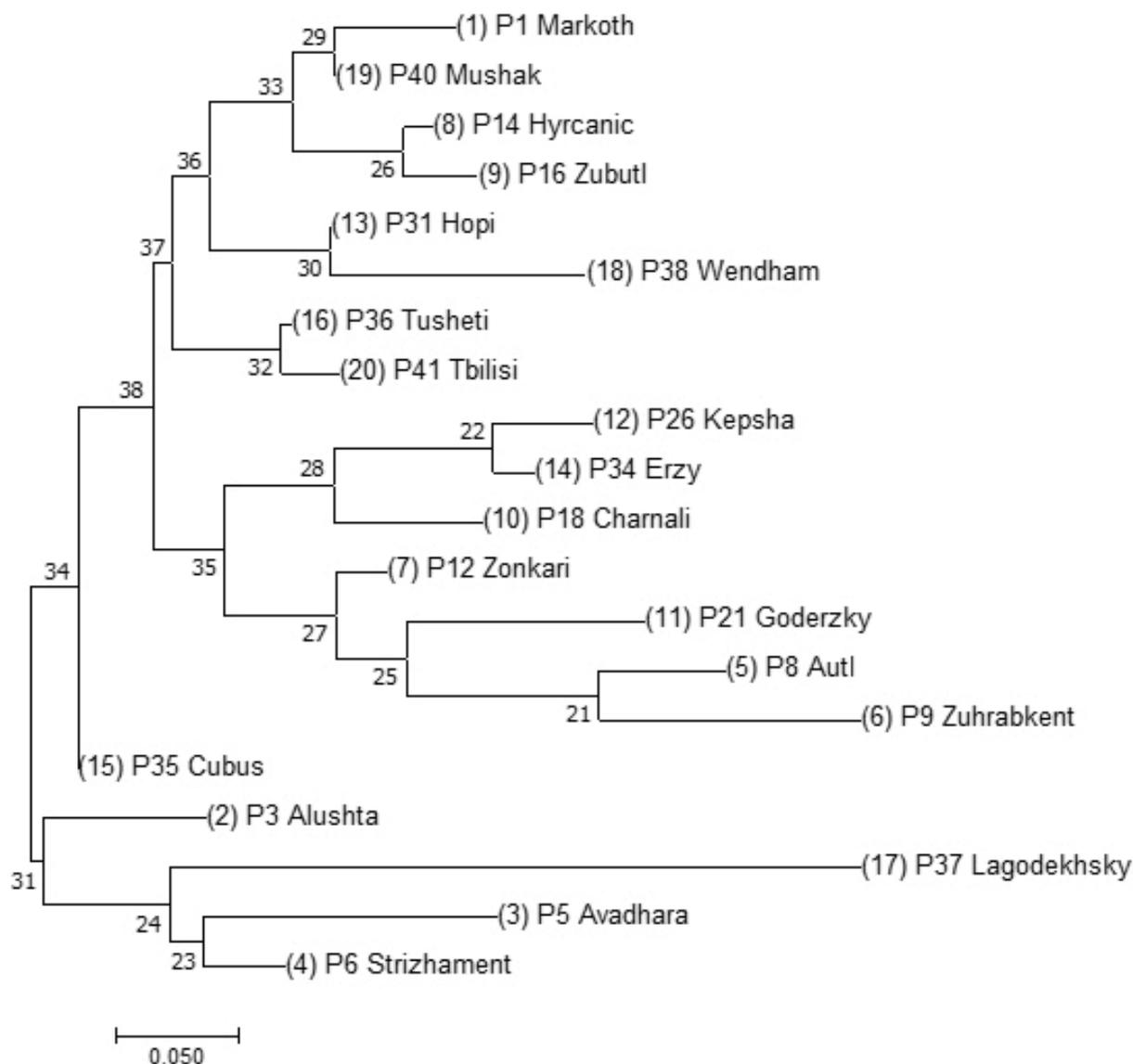


Рис. 2. Дендрограмма эволюционных связей исследованных популяций *Fagus orientalis* с использованием метода Neighbor-Joining на основании логарифма генетических различий (F_{st}). Номера популяций в соответствии с табл. 3.

Достаточно неожиданный результат на всех деревьях представляет кластер, объединяющий популяции из Западного Закавказья (РФ: ущелья рр. Кепша, Чвежипсе; Аджария (Грузия): ущ. р. Чарнали) и букняки Лесистого хребта Восточного Кавказа (заповедник Эрзи, Ингушетия, РФ).

Довольно обособленно на всех построенных деревьях располагается популяция с южного склона Восточного Кавказа в Азербайджане (между селами Вендам и Сумагалли).

С помощью метода Байесовых вероятностей был проведен анализ популяционной структуры с использованием алгоритма Байеса в программе STRUCTURE 2.3.1. Для анализа выбрали модель, предполагающую смешение генетиче-

ского материала (admixture model), а также корреляционные модели, предполагающие наследование аллелей от общего предка путем дрейфа генов. Анализ производился в десятикратной повторности для числа кластеров $K = 1$ до $K = 20$, при количестве повторов 10^6 и значении параметра burn in 10^6 . Оптимальное количество кластеров, выявленное с помощью программы STRUCTURE HARVESTER (Earl, Von Hold, 2012), составило 9, а их соотношение с популяциями представлено в таблице 4.

Результаты кластеризации на основе визуализации и создания «тепловой карты» с помощью ClustVis показаны на рисунке 3, где видно образование двух крупных кластеров.

Таблица 4

Матрица дивергенции популяций *Fagus orientalis* (доля членства каждой популяции в каждом из 9 кластеров)

| Популяция | Кластер | | | | | | | | |
|-----------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| 1 | 0,047 | 0,146 | 0,125 | 0,044 | 0,080 | 0,123 | 0,100 | 0,316 | 0,019 |
| 3 | 0,049 | 0,101 | 0,057 | 0,029 | 0,654 | 0,047 | 0,020 | 0,016 | 0,026 |
| 5 | 0,021 | 0,062 | 0,077 | 0,079 | 0,158 | 0,176 | 0,038 | 0,029 | 0,361 |
| 6 | 0,022 | 0,172 | 0,065 | 0,042 | 0,378 | 0,016 | 0,023 | 0,075 | 0,208 |
| 8 | 0,020 | 0,012 | 0,013 | 0,120 | 0,036 | 0,018 | 0,378 | 0,357 | 0,046 |
| 9 | 0,009 | 0,018 | 0,129 | 0,015 | 0,049 | 0,135 | 0,291 | 0,254 | 0,100 |
| 12 | 0,106 | 0,061 | 0,046 | 0,150 | 0,022 | 0,409 | 0,063 | 0,110 | 0,033 |
| 14 | 0,150 | 0,245 | 0,033 | 0,108 | 0,135 | 0,208 | 0,084 | 0,027 | 0,011 |
| 16 | 0,249 | 0,034 | 0,028 | 0,114 | 0,064 | 0,099 | 0,155 | 0,217 | 0,039 |
| 18 | 0,277 | 0,105 | 0,170 | 0,054 | 0,031 | 0,051 | 0,146 | 0,147 | 0,019 |
| 21 | 0,043 | 0,013 | 0,045 | 0,225 | 0,047 | 0,072 | 0,234 | 0,304 | 0,017 |
| 26 | 0,045 | 0,034 | 0,335 | 0,101 | 0,055 | 0,090 | 0,055 | 0,259 | 0,027 |
| 31 | 0,160 | 0,092 | 0,058 | 0,086 | 0,035 | 0,185 | 0,118 | 0,144 | 0,121 |
| 34 | 0,037 | 0,025 | 0,485 | 0,076 | 0,042 | 0,062 | 0,030 | 0,207 | 0,038 |
| 35 | 0,027 | 0,101 | 0,368 | 0,173 | 0,117 | 0,060 | 0,071 | 0,034 | 0,049 |
| 36 | 0,182 | 0,065 | 0,033 | 0,141 | 0,108 | 0,263 | 0,038 | 0,110 | 0,061 |
| 37 | 0,171 | 0,044 | 0,025 | 0,042 | 0,040 | 0,020 | 0,017 | 0,024 | 0,616 |
| 38 | 0,038 | 0,476 | 0,048 | 0,154 | 0,042 | 0,080 | 0,024 | 0,038 | 0,099 |
| 40 | 0,142 | 0,066 | 0,058 | 0,055 | 0,031 | 0,333 | 0,134 | 0,168 | 0,013 |
| 41 | 0,286 | 0,039 | 0,022 | 0,253 | 0,042 | 0,186 | 0,014 | 0,121 | 0,037 |

Примеч.: кластеры выделены с помощью метода Байесовских вероятностей в программе Structure 2.3.4. Номера популяций соответствуют табл. 1.

Первый кластер включает два подкластера с наиболее древними, отделившимися от единого ареала популяциями из горного Крыма (Алушта, РФ) и Ставропольской возвышенности (гора Стрижамент, РФ), с одной стороны, и реликтовыми среднегорными популяциями бука в рефугиумах мезофильной растительности: Колхидском (Авадхара, Абхазия) на западе и Кахетинском (Лагодехи, Грузия) на востоке. Время разделения горнолесной Кавказской, Крымской биоты и Ставропольской возвышенности предположительно проходило в верхнем миоцене (Vereshchagin, 1959; Kolakovskiy, 1974; Menitskiy, 1984). Данные по группировке второго подкластера согласуются с общей картиной сохранения мезофильных рефугиумов на южном склоне Большого Кавказа (Tuniyev, 1990, 1997) и данными А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1946) и Л. И. Маруашвили (Maruashvili, 1956) о возможности сохранения колхидских рефугиумов в среднегорном поясе, согласно которым, в ледниковые эпохи среднегодовая температура понижалась, видимо, не более, чем на 1,5–2 °С, тогда как осадков выпадало не менее 1500–2000 мм.

Второй кластер также образует два подкластера. Первый, дистанцированный небольшой подкластер включает образцы из реликтовых мезофильных гирканских лесов в Талыше и образцы из дериватов гирканских лесов в месте их бывшего контакта с колхидскими на южном склоне Восточного Кавказа в Азербайджане (между сс. Вендам и Сумагалли). Эти территории имели общую историю становления до плиоцена включительно. В миоцене по южным склонам Большого Кавказа большинство колхидских видов достигало его восточной оконечности, откуда по Карабахскому мосту проникло в Талыш и вошло в контакт с восточноазиатскими видами (Tuniyev et al., 2019). О былой непосредственной связи колхидо-гирканской флоры писали Н. И. Кузнецов (Kuznetsov, 1909), И. В. Сафаров (Safarov, 1966) и др. И в настоящее время флористический состав Кахетинского района и Карабаха имеет много общих черт с лесами Колхиды и Талыша (Arushanyan, 1973; Sokolov et al., 1977; Takhtajan, 1978; Gadzhiev et al., 1985).

Второй, очень крупный подкластер демонстрирует группировки различных популяций

бука с Большого Кавказа и соединенного с ним Лихским (Сурамским) хребтом юго-западного Закавказья (Аджария).

В этом подкластере наиболее обособленную ветвь представляет популяция с западной окраины ареала вида на Кавказе – хр. Маркотх (620 м над ур. м.). С этой популяцией группируются популяции из среднегорья обоих склонов Большого Кавказа (гора Кубус в Северной Осетии (1880 м над ур. м.), Лесистый хребет в заповеднике Эрзи в Ингушетии (960 м над ур. м.), внутридолинные популяции бука из ущелий рр. Кепша и Чвежипсе в окр. Сочи (540 м над ур. м.).

Также в отдельную группу объединены популяции верхнего пояса буковых лесов с горы Аутль (1650–1690 м над ур. м.), Годерзского перевала в Аджарии (1860 м над ур. м.) и окр. с. Зухрабкент в южном Дагестане (1270 м над ур. м.).

Во втором подкластере компактную группу составили популяции южного слона Большого Кавказа бассейна левобережных притоков р. Кура (гора Зонкари в Южной Осетии, окр. Тушетского перевала в Грузии и примыкающая к ним популяция из окр. пер. Мушак в Дагестане). Высотный диапазон этих популяций колеблется от 1450 до 1900 м над ур. м., при средней высоте отбора проб 1800 м над ур. м. В этой же группе, но несколько удаленно, расположены образцы из Тбилиси (1300–1350 м над ур. м.) и объединенная группа из Абхазии: Хопи (700 м над ур. м.) и Куджба-Яшта (1300–1600 м над ур. м.).

Наконец, последнюю группу во втором подкластере формируют также реликтовые предгорные популяции из ущ. р. Чарнали в Аджарии (620 м над ур. м.) и с. Старый Зубутли у Сулакского каньона в Дагестане (650 м над ур. м.).

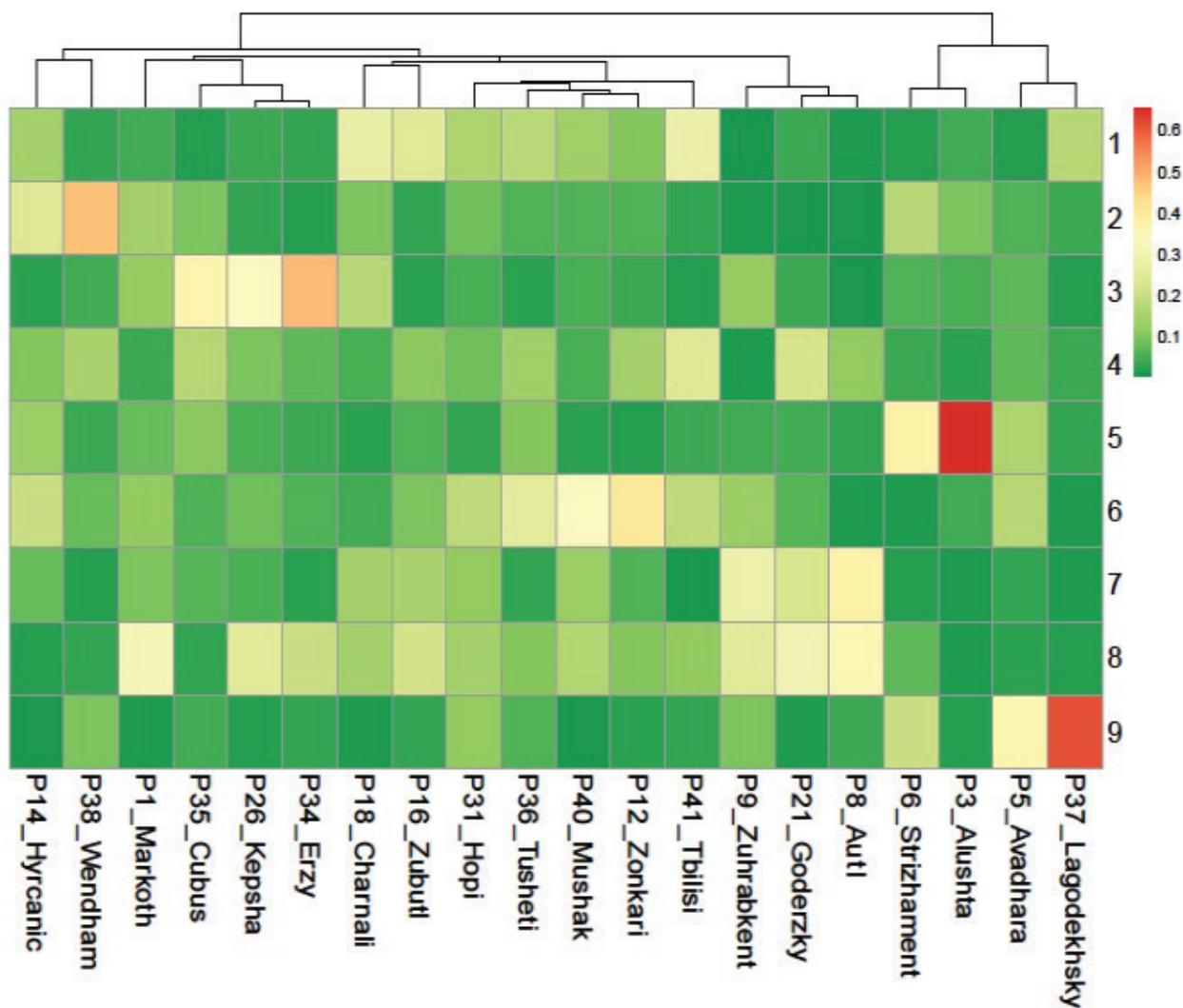


Рис 3. Тепловая карта сходства популяций *Fagus orientalis*, построенная в программе ClustVis. Номера популяций в соответствии с табл. 3.

Таким образом, по предварительным результатам генетического анализа популяций *Fagus orientalis* из Крымско-Кавказского региона можно предположить следующую картину последовательной изоляции либо возникновения вторичных контактов между исследованными популяциями: наиболее раннее отделение произошло у популяций горного Крыма и Ставропольской возвышенности, которые в условиях островной изоляции сохранили уникальные черты генотипа предковой формы. Близок к предковой форме, по-видимому, и бук из района Лагодехи.

Томас Денк с соавт. (Denk et al., 2002) на основании фоссильного материала по листьям, плюсам и орешкам утверждали, что в ранней стадии распространение предковой формы из северной Пацифики вдоль северных берегов Паратетиса в Европу в олигоцене происходило с низкой степенью диверсификации признаков. Указываются два основных меловых вида – *F. polyclada* Lesq. (= *F. cretacea* Newb.) и *F. prisca* Ett. (Laurent, 1905). Беря во внимание наличие в олигоцене непрерывной континентальной связи не только вдоль северных берегов, но и с юга (рис. 4), а также нахождение третичных видов – *F. antipovii* Heer как вдоль северных берегов Арала, Каспия, так и на Черноморском побережье Кавказа и *F. pliocenica* Sap. как в горах Западной Европы, так и на Кавказе (Kolakovskiy, 1960), – вполне логично предположить наличие двух путей распространения предковой формы бука, один из которых пролегал вдоль современных южных берегов Каспия, Южное Закавказье, через Малую Азию на запад, как минимум до территории современного Балканского полуострова. Это предположение хорошо согласуется с палеоматериалом: род известен с мела, а в бывшем СССР с палеогена, причем на Кавказе очень часто встречается в ископаемом состоянии (Kolakovskiy, 1982). В Колхиде от сармата до киммерия преобладает *Fagus attenuata* Göpp., а с понта появляется *F. orientalis* Lipsky fossilis, который, по сообщению А. А. Колаковского (1982), весьма обычен в верхнетретичных и четвертичных флорах. Южная гористая суша, простирающаяся от Афганистана через Центральный Иран, Малую Азию, Балканы и до Альп, для которой считается установленным факт непрерывного существования горного пояса аридного климата с мелового периода, с соответствующими субтропическими гемиксерофильными фито-ландшафтами (Krishtofovich, 1954; Kolakovskiy,

1974а, б) в более высоких поясах мог нести и мезофильные биотопы. В частности, на территории современной аридной Нахичеванской области в позднем миоцене существовали термомезофильные виды, свойственные современному Талышу и Колхиде, в том числе *F. orientalis*, *Zelkova carpinifolia* (Pallas) K. Koch, *Alnus barabata* С. А. Меу. и др. (Vardanyan, Gabrielyan, 2011).

В миоцене процессы «бореализации» захватывают практически весь Кавказ. Так, из среднего сармата ряда пунктов Восточной Грузии до 70 % видов деревьев уже относятся к листопадным породам (Palibin, 1935). А. А. Гроссгейм (1936), сопоставляя с этой флорой верхнемиоценовую флору Малой Азии, приходит к выводу, что они обнаруживают большую близость и характеризуются той же смесью бореальных и субтропических элементов.

В плиоцене бук занял все мезофильные участки Кавказского перешейка (рис. 5). Началом первичного разрыва ареала *F. orientalis* следует считать средний-верхний плиоцен, когда хребты Большого и Малого Кавказа подвергались значительному оледенению (Gvozdeckiy, 1963; Markov et al., 1965). Происхождение Талыш-Эльбурской популяции не может трактоваться однозначно. Учитывая предполагаемый южный путь вселения бука на Кавказ, в связи с отмечаемым генетическим родством популяций из Талыша и южного склона Восточного Кавказа, вероятно предположить, что бук проник из Гирканики по Карабахскому мосту на Большой Кавказ и далее достигал в плиоцене на севере Ергеней. В восточной части Кавказа вдоль берегов сперва каспийского сектора Понта, а затем Балаханского бассейна шла растительность, описанная В. И. Барановым (Baranov, 1952) из Ергеней – хотя и листопадная, но теплолюбивая, с такими видами, как *Corilus fossilis*, *Alnus incana*, *Quercus* sp., *Castanea* sp., *Parrotia persica*. Показателем теплого климата, как справедливо писал Н. К. Верещагин (Vereshchagin, 1959), является *Parrotia persica*, в настоящее время сохранившаяся на 10° южнее в Талыше – Эльбурсе. Вместе с тем возможен и обратный путь, когда бук мог проникнуть на южный берег Каспия с Кавказа все по тому же Карабахскому мосту. В любом случае, отмеченное генетическое родство рассмотренных популяций свидетельствует о своеобразии бука восточного в этой части ареала. На этот вопрос может пролить свет вовлечение в генетический анализ изолированных микропопуляций

из Южной Армении (Шикахохский заповедник) Дагестане (Самурский лес), букняков Нагорного
(Aliev et al., 2018), дериватов гирканских лесов в Карабаха и Ирана.



Рис. 4. Возможные пути проникновения предковой формы *Fagus* вдоль северного и южного берегов Неотетиса, а затем Паратетиса в олигоцене (34–13 млн лет назад).



Рис. 5. Реконструкция ареала *Fagus orientalis* в Крыму и Кавказском экорегионе в плиоцене.

Плейстоценовая история Кавказа – это, в первую очередь, ледниковое воздействие в осевой части Большого Кавказа и в наиболее высоких участках Малого Кавказа и Армянского нагорья, сопряженная с гляциальными и плювиальными периодами пульсаций бассейнов Черного и особенно Каспийского морей, а также косвенным воздействием Европейского ледника. Для Центрального Кавказа и Армянского нагорья существенную роль играл плейстоценовый вулканизм, практически отсутствовавший в интересующем нас регионе Северо-Западного Кавказа (Timukhin, Tuniyev, 2018), тогда как в Южном Закавказье в плейстоцене шел активный пресс южных ксерофильных флор, особенно наблюдаемый в Вайке и Зангезуре-Мегри в полосе контакта мезофильной кавказской и ксерофильной армено-иранской флор (Vardanyan, Gabrielyan, 2011).

По-видимому, лишь в плейстоцене бук достиг западного предела ареала в районе Анапы – Новороссийска, поскольку в это время произо-

шла деструкция плиоценового ареала на ряд рефугиумов и смещение высотных поясов вниз (рис. 6). В этот период многие высокогорные виды спустились до уровня 1000–1200 м над ур. м.; реликты плейстоценового периода и сегодня отмечаются даже на западной оконечности Большого Кавказа, между Анапой и Новороссийском в окружении степных и субсредиземноморских представителей флоры. Особый ветровой режим этой части Черноморского побережья приводит к выхолаживанию отдельных, не обращенных к морю участков, создавая сопоставимые условия с зимним сезоном верхних поясов гор. В результате здесь можно наблюдать такие виды, как *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Dactylorhiza flavescens* (C. Koch) Holub, *Lilium monodelphum* Bieb., *Viburnum lantana* L. и др. (Timukhin, Tuniyev, 2018). Здесь же в настоящее время сохраняются самые западные на Кавказе изолированные реликтовые букняки (рис. 7).



Рис. 6. Реконструкция ареала *Fagus orientalis* в Крыму и Кавказском экорегионе в плейстоцене.

Полученный генетический результат эволюционного родства не демонстрирует резкого выделения Геленджикской популяции из остальных популяций, не исключен и современный перенос пыльцы из расположенных недалеко сплошных буковых древостоев. Здесь также имеет смысл проведение генетического анализа самой западной, изолированной популяции бука с полуострова Абрау (заповедник Утриш).

Своеобразие и явно реликтовые черты в генотипе несут популяции бука восточного из рефугиумов юго-западного Закавказья (ущ. р. Чарнали), известняковой северо-западной Колхиды (Абхазия), низовий Сулакского каньона (Дагестан). Однако многократные подвижки лесного пояса в плейстоцене способствовали смешению генофонда среднегорно-высокогорных и реликтовых предгорных популяций, в связи с чем,

по-видимому, мы не наблюдаем столь четкой картины изоляции, как с популяциями Крыма и Ставропольской возвышенности.

Как ядерные, так и хлоропластные маркеры показывают, что большинство популяций *Fagus sylvatica* в Центральной, Восточной и Северной Европе имеют очень гомогенную генетическую структуру, тогда как в популяциях Западной и южной Европы – скорее разнородную генетическую структуру с рядом изолированных популяций на Пиренейском, Апеннинском и Балканском полуостровах и в южной Франции (Margi et al., 2006). Палеоботанические находки свидетельствуют о сохранении как минимум нескольких популяций бука в плейстоценовых рефугиумах

Европы последнего ледникового периода и возможных путей реколонизации в постгляциальный период. Причем новейшие палеоботанические данные позволили пересмотреть ранее сложившееся мнение о рефугиумах в Европе, картина была намного сложнее. По мнению этих авторов (Margi et al., 2006), весь современный ареал бука в Центральной и Северной Европе сложился из западноевропейских рефугиумов в южной Франции, восточных Альпах – Словении – Истрии и, возможно, южной Моравии и южной Богемии. Тогда как популяции, сохранившиеся в последний гляциал в Средиземноморском регионе, не проникали в Центральную Европу.



Рис. 7. Современный ареал *Fagus orientalis* в Крыму и в Кавказском экорегионе.

Такой новый взгляд проливает свет на генетическую дивергенцию в период реколонизации европейского ареала буком и свидетельствует о самостоятельности рефугиумов в южной Франции и Словении, а не их краевом положении южных популяций, т. к. наблюдается их географическая и генетическая удаленность от популяций Испании и Балкан. Как пример приводится тот факт, что популяция с Балкан не распространилась на Карпаты, а бук из центра Апеннинского полуострова проник на север Италии лишь во второй половине голоцена (Margi et al., 2006). Большинство европейских рефугиумов ледникового периода сохранялись в горных местностях с тенистым и увлажненным режимом. Таким об-

разом, современное генетическое разнообразие популяций бука в Европе объясняется не единственным ледниковым эпизодом, но многократными межледниковыми и ледниковыми циклами в течение, как минимум, среднего плейстоцена.

Во всех остальных районах Кавказского перешейка наблюдаются локальные особенности и наличие уникальных аллелей в связи с известными микроклиматическими и микробиотопическими условиями, столь характерными для гор Кавказа, способствующими накоплению оригинальных признаков в отдельных локалитетах. Интересно, что у *Fagus sylvatica* в Европе при отмечаемых фенотипических различиях, обусловленных особенностями биотопов, генетиче-

ское разнообразие также не велико (Wortemann, 2011).

Наблюдаемое сходство на верхней границе букового пояса в различных районах Кавказского перешейка может быть отражением параллелизма в развитии и становлении высокогорных популяций вида, как в случае с популяциями, имеющими примерно равные гипсометрические характеристики биотопов с Годерзского перева-

ла, горы Аутль и из окр. с. Зухрабкента. Второй причиной сходства верхней границы может являться поздняя голоценовая изоляция популяций на северном склоне при подъеме всех поясов вверх с южного склона в голоцене и их разделение горно-луговым поясом в современных условиях, как в случае с популяциями с перевалов Мушак и Тушетского.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Aliiev Kh. U., Tuniyev B. S., Agasyan A. L.** 2018. Geobotanic characteristic and structure of a relic beech forest in Shikahogh Nature Reserve (South Armenia). *Takhtajania* 4: 31–36. [In Russian] (**Алиев Х. У., Туниев Б. С., Агасян А. Л.** Геоботаническая характеристика и структура реликтового букняка в Шикахохском заповеднике (Южная Армения) // *Takhtajania*, 2018. Вып. 4. С. 31–36).
- Arushanyan R. I.** 1973. Relics of Nagorno-Karabakh and their new locations. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 58(5): 700–706. [In Russian] (**Арушанян Р. И.** Реликты Нагорного Карабаха и новые местонахождения их // *Бот. журн.*, 1973. Т. 58, № 5. С. 700–706).
- Assyov B., Petrova A., Dimitrov D., Vassilev R.** 2012. *Conspectus of the Bulgarian Vascular Flora*. Sofia. 489 pp.
- Baranov V. I.** 1952. *O chyem govoryat peschaniki Kamyshina i peski Yergeny [What do Kamyshin sandstones and Yergeni sands say?]*. Stalingrad. 46 pp. [In Russian] (**Баранов В. И.** О чем говорят песчаники Камышина и пески Ергеней. Сталинград, 1952. 46 с.).
- Davis P. H.** 1982. *Fagus L.* In: *Flora of Turkey*. Vol. 7. Edinburgh: University Press. Pp. 657–658.
- Denk Th., Frotzier N., Davitashvili N.** 2001. Vegetational patterns and distribution of relict taxa in humid temperate forests and wetlands of Georgia (Transcaucasia). *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 287–332. DOI: 10.1006/bjpl.2000.0502
- Denk Th., Grimm G., Stögerer K. K., Langer M., Hemleben V.** 2002. The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: Evidence from genes, morphology and the fossil record. *Plant Systematics and Evolution* 232: 213–236.
- Earl D. A., Von Holdt B. M.** 2012. Structure harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Res.* 4: 359–361. DOI: 10.1007/s12686-011-9548-7
- Gadzhiyev V. D., Alekperov A. M., Jefendiev M. R., Mustafayeva R. K.** 1985. *Zakatal'skiy zapovednik [Zakatal'skiy nature reserve]*. Moscow. 184 pp. [In Russian] (**Гаджиев В. Д., Алекперов А. М., Эфендиев М. Р., Мустафаева Р. К.** Закаतालский заповедник. М., 1985. 184 с.).
- Grossheim A. A.** 1936. Analiz flory Kavkaza [Analysis of the flora of Caucasus]. *Trudy Inst. Bot. (Baku) [Proceedings of bot. inst. of Azerb. branch of AN SSSR. Baku]* 1: 1–257. [In Russian] (**Гроссгейм А. А.** Анализ флоры Кавказа // *Тр. ботан. ин-та Азерб. фил. АН СССР. Баку*, 1936. № 1. С. 1–257).
- Gvozdeckiy N. A.** 1963. *Kavkaz. Ocherk prirody [Caucasus. Nature essay]*. Moscow: Geografiz. 264 pp. [In Russian] (**Гвоздецкий Н. А.** Кавказ. Очерк природы. М.: Географиз, 1963. 264 с.).
- Kolakovskiy A. A.** 1960. To the history of beech in Eurasia. *Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. [Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Ser.]* 3: 143–155. [In Russian] (**Колаковский А. А.** К истории бука в Евразии // *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1960. Т. 3. С. 143–155).
- Kolakovskiy A. A.** 1974a. Some data on the paleogeography of the Caucasus in connection with the formation of its flora. *Trudy Sukhumskogo botanicheskogo sada [Proceedings of the Sukhumi Botanical garden]* 20: 115–131. [In Russian] (**Колаковский А. А.** Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры // *Тр. Сухумс. бот. сада*, 1974а. Вып. 20. С. 115–131).
- Kolakovskiy A. A.** 1974b. *Vertical zonation of forest vegetation in Colchis in the Tertiary*. *Trudy Tbilisskogo instituta lesa [Proceedings of the Tbilisi Botanical garden]* 21: 98–115. [In Russian]. (**Колаковский А. А.** Вертикальная поясность лесной растительности Колхиды в третичное время // *Тр. Тбил. ин-та леса*, 1974б. Т. 21. С. 98–115).
- Kolakovskiy A. A.** 1982. *Flora Abhazii [Flora of Abkhazia (in 4 volumes)]*. Vol. 2. Tbilisi: Metsniyereba. 314 pp. [In Russian] (**Колаковский А. А.** Флора Абхазии. В 4-х т. Т. 2. Тбилиси: Мецниереба, 1982. 314 с.).
- Krishtofovich A. N.** 1954. The origin of xerophytic plant formations in the light of paleobotany. In: *Pustyni SSSR i ikh osvoeniye [Deserts of the USSR and their development]*. Vol. 2. Moscow; Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. Pp. 583–596. [In Russian] (**Криштофович А. Н.** Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники // *Пустыни СССР и их освоение*. М.–Л.: АН СССР, 1954. Т. 2. С. 583–596).
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K.** 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 35(6): 1547–1549.

- Kuznetsov N. I.** 1909. Principles of dividing the Caucasus into botanical-geographical provinces. *Zap. Imp. Akad. Nauk [Notes Im. Acad. Sci.]* 24(1): 1–174. [In Russian] (**Кузнецов Н. И.** Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Записки Императорской АН, 1909. Т. 24, № 1. С. 1–174).
- Laurent L.** 1905. Flore Pliocene des Cinerites du Pas-de-la-Mougudo et de-Saint-Vincent-la-Sabie (Cantal), Avec une introduction géologique et paléontologique par P. Marty. *Ann. du Musée Hist. Nat. de Marseille. Géologie* 9: 313.
- Mantel N.** 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209–220.
- Margi D., Vendramin G. G., Comps B., Dupanloup I., Geburek Th., Gömöry D., Latalowa M., Litt Th., Paule L., Roure J. M., Tantau I., Knaap W. O., Petit R. J., Beaulieu J.-L.** 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171(1): 199–221. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01740.x
- Markov K. K., Lazukov G. I., Nikolaev V. A.** 1965. *Chetvertichnyy period (lednikovyy period – antropogenovyy period) [Quaternary period (ice age – anthropogenic period)]*. Vol. 1. Moscow: Moskovskiy univrsitet. 371 pp. [In Russian] (**Марков К. К., Лазуков Г. И., Николаев В. А.** Четвертичный период (ледниковый период – антропогенный период). Т. 1. М.: Моск. ун-т, 1965. 371 с.).
- Maruashvili L. I.** 1956. *Celesoobraznost peresmotra sushchestvuyushchikh predstavleniy o paleogeograficheskikh uslovyakh lednikovogo vremeni na Kavkaze [Feasibility of revising existing ideas about paleogeographic conditions of glacial time in the Caucasus]*. Tbilisi: Metsniyereba. 113 pp. [In Russian] (**Маруашвили Л. И.** Целесообразность пересмотра существующих представлений о палеогеографических условиях ледникового времени на Кавказе. Тбилиси: Мецниереба, 1956. 113 с.).
- Menitskiy Yu. L.** 1984. *Duby Azii [Oaks of Asia]*. Leningrad: Nauka. 284 pp. [In Russian] (**Меницкий Ю. Л.** Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 284 с.).
- Menitskiy Yu. L.** 2012. *Fagus L.* In: *Konspekt flory Kavkaza [Synopsis of the flora of the Caucasus]*. Vol. 3, part 2. St. Petersburg; Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 286. [In Russian] (**Меницкий Ю. Л.** *Fagus L.* // Конспект флоры Кавказа. Т. 3, ч. 2. СПб.–М.: тов. науч. изд. КМК, 2012. С. 286).
- Metsalu T., Vilo J.** 2015. ClustVis: A web tool for visualizing clustering of multivariate data using Principal Component Analysis and heatmap. *Nucleic Acids Res.* 43(1): 566–570. DOI: 10.1093/nar/gkv468
- Müller M., Lopez P. A., Papageorgiou A. C., Tsiripidis I., Gailing O.** 2019. Indications of genetic admixture in the transition zone between *Fagus sylvatica* L. and *Fagus sylvatica* ssp. *orientalis* Greut. & Burd. *Diversity* 11(6): 90. DOI: 10.3390/d11060090
- Palibin I. V.** 1935. Stages of development of the flora of the Caspian countries since the Cretaceous period. *Sovetsk. Bot.* 3: 10–50. [In Russian] (**Палибин И. В.** Этапы развития флоры Прикаспийских стран со времени мелового периода // Сов. ботаника, 1935. № 3. С. 10–50).
- Pastorelli R., Smulders M. J. M., Van't Westende W. P. C., Vormann B., Giannini R., Vettori C., Vendramin G. G.** 2003. Characterization of microsatellite markers in *Fagus sylvatica* L. and *Fagus orientalis* Lipsky. *Mol. Ecol. Notes* 3: 76–78.
- Raymond M., Rousset F.** 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Heredity* 86: 248–249.
- Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P.** 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2): 945–959.
- Rousset F.** 2000. Genetic differentiation between individuals. *Evol. Biol.* 13: 58–62.
- Rousset F.** 2008. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resources* 8: 103–106. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x
- Safarov I. V.** 1966. Dzelkva, its biological and ecological characteristics and economic significance. *Izv. Akad. Nauk Azerbaidzhnsk. S.S.R. [News of Ac. Sci. Azerb. SSR]* 1: 18–24. [In Russian] (**Сафаров И. В.** Дзельква, ее биолого-экологические особенности и хозяйственное значение // Изв. АН Азерб. ССР, 1966. Вып. 1. С. 18–24).
- Sagheb-Talebi Kh., Schütz J.-Ph.** 2002. The structure of natural oriental beech (*Fagus orientalis*) forests in the Caspian region of Iran and potential for the application of the group selection system Forestry. *International Journal of Forest Research* 75(4): 465–472.
- Sokolov S. Ya., Svyazeva O. A., Kubli V. A.** 1977. *Arealy derevyev i kustarnikov SSSR [Areas of trees and shrubs of the USSR]*. Vol. 1. Leningrad: Nauka. 163 pp. [In Russian] (**Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А.** Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1977. 163 с.).
- Takhtajan A. D.** 1946. To the history of vegetation development in Armenia. *Tr. Bot. in-ta AN Arm. SSR [Proceedings of Bot. Inst. AS Arm. SSR]* 4: 51–107. [In Russian] (**Тахтаджян А. Д.** К истории развития растительности Армении // Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, 1946. Т. 4. С. 51–107).
- Takhtajan A. D.** 1978. *Floristicheskiye oblasti Zemli [Floristic regions of Earth]*. Leningrad: Nauka. 219 pp. [In Russian] (**Тахтаджян А. Д.** Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 219 с.).
- Timukhin I. N., Tuniyev B. S.** 2018. Pleistocene refugia of highland flora in the foothills of Northern Colchis (Krasnodar Territory, Sochi). In: *Trudy XIV Syezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferencii "Botanika v*

sovremennom mire” [Proceedings of XIV congress of the Russian Botanical Society and conference “Botany in the modern world”]. Mahachkala: ALEF. Pp. 201–203. [In Russian] (Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Плейстоценовые рефугиумы высокогорной флоры в предгорьях Северной Колхиды (Краснодарский край, Сочи) // Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире». Махачкала: АЛЕФ, 2018. С. 201–203).

Tuniyev B. S. 1990. On the independence of the Colchis Center of Amphibian and Reptile speciation. *Asiat. Herpet. Res.* 3: 67–84.

Tuniyev B. S. 1997. About exact borders of the Colchis biogeographical province. *Herpetology* 4(2): 182–185.

Tuniyev B. S., Orlov N. L., Ananjeva N. B., Agasyan A. L. 2019. *Snakes of the Caucasus: taxonomic diversity, distribution, conservation*. St. Petersburg; Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 278 pp.

Vardanyan Zh. A., Gabrielyan I. G. 2011. Characteristic features of the formation and development of dendroflora and woody vegetation in Armenia and adjacent territories]. *Takhtajania* 1: 144–150. [In Russian] (Варданын Ж. А., Габриелян И. Г. Характерные черты формирования и развития дендрофлоры и древесной растительности Армении и сопредельных территорий // *Takhtajania*, 2011. № 1. С. 144–150).

Vereshchagin N. K. 1959. *Mlekoopitayushchiye Kavkaza* [Mammals of the Caucasus]. Moscow–Leningrad: AN SSSR. 703 pp. [In Russian] (Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. М.–Л.: АН СССР, 1959. 703 с.).

Weir B. S., Cockerham C. C. 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population-Structure. *Evolution* 38: 1358–1370.

Wortemann R., Herbette S., Barigah T. S., Fumanal B., Alia R., Ducousso A., Gomory D., Roeckel-Drevet P., Cochard H. 2011. Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* 31: 1175–1182. DOI: 10.1093/treephys/tp1101