

И.И. КОРШИКОВ¹, Е.А. МУДРИК¹,
О.В. КРАШНОШТАН², Т.И. ВЕЛИКОРИДЬКО¹,
Л.А. КАЛАФАТ¹, Д.Ю. ПОДГОРНЫЙ³

¹ Донецкий ботанический сад НАН Украины

E-mail: donetsk-sad@mail.ru

² Криворожский ботанический сад НАН Украины

E-mail: botgard@ukrpost.ua

³ Никитский ботанический сад УААН –

Национальный научный центр, Ялта

E-mail: 394052@mail.ru, nbs1812@ukr.net

⁴ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва

E-mail: mudrik_len@mail.ru

ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОГО ГЕНОФОНДА СОСНЫ КРЫМСКОЙ (*PINUS PALLASIANA* D. DON) В КРЫМУ



В популяции *Pinus pallasiana* D. Don Горного Крыма изучен полиморфизм репродуктивно молодых (14–16 лет), средних (70–80 лет) и старовозрастных (120–150 лет) растений и зародышей их семян по 20 и 10 аллозимным локусам соответственно. Установлено, что старовозрастные деревья в сравнении с молодыми имели существенно меньший уровень ожидаемой гетерозиготности. Зародыши семян разновозрастных растений мало отличались в наблюдаемой гетерозиготности, но заметно уступали по этому показателю материнским деревьям. Избыточное количество гомозигот у зародышей связано с низкой долей перекрестного опыления в трех исследуемых группах деревьев ($t_m = 0,537-0,637$).

© И.И. КОРШИКОВ, Е.А. МУДРИК, О.В. КРАШНОШТАН,
Т.И. ВЕЛИКОРИДЬКО, Л.А. КАЛАФАТ, Д.Ю. ПОДГОРНЫЙ,
2011

Введение. Анализ системной организации демографически полночленных популяций живых организмов имеет определяющее значение для выяснения закономерностей сохранения их генетического разнообразия в ходе чередования поколений. Исследования возрастной динамики популяционных генофондов – предусловие к раскрытию механизмов генетической устойчивости популяций во времени. Важно знать, сохраняется ли в разновозрастных элементах популяции близкий уровень генетической изменчивости и дают ли эти элементы потомство с одинаковым уровнем полиморфизма. Вместе с тем изучение временной генетической изменчивости популяций на основе электрофоретического анализа изоферментов – это возможность познания адаптивной природы аллозимного полиморфизма [1]. Кроме того, такие исследования необходимы для разработки практических подходов сохранения внутривидового разнообразия.

С позиций развивающейся природоохранной генетики интересны для исследования небольшие популяции видов с ограниченным ареалом, где наряду с действием неблагоприятных природно-климатических факторов постоянно нарастает негативное опосредованное или прямое антропогенное влияние. К таким видам в Украине относится сосна крымская (*Pinus pallasiana* D. Don), популяции которой имеют мозаично-диффузную структурную организацию в Крыму и подвергаются избыточной рекреационной нагрузке, вырубкам, участвовавшим локальным пожарам [2].

Цель работы – анализ возрастной внутрипопуляционной динамики аллозимной изменчивости у растений и зародышей семян *Pinus pallasiana* Горного Крыма для выяснения баланса интеграции и дифференциации генофонда на северном пределе естественного распространения этого вида.

Материалы и методы. Исследования проведены в популяции *P. pallasiana*, расположенной на плато вблизи поселка Никита в Горном Крыму. В ней на высоте 400–600 м над уровнем моря были выделены три возрастные категории деревьев – молодые, только вступающие в репродуктивную фазу растения (14–16 лет), генеративно развитые растения (70–80 лет) и старые генеративные деревья (120–150 лет). Количество исследуемых растений в этих трех выборках составляло 22–30.

Таблица 1

Случаи существенной аллельной и генотипической гетерогенности, а также значимые отклонения в фактическом распределении генотипов от теоретически ожидаемого согласно закону Харди–Вайнберга для разновозрастных выборок растений и их зародышей из популяции *Pinus pallasiana* Горного Крыма, χ^2 -тест

Локус	Исследуемый объект	Гетерогенность частот, χ^2		Значимые отклонения фактического распределения генотипов от теоретически ожидаемого согласно закону Харди–Вайнберга		
		аллелей	генотипов	Старовозрастные	Средневозрастные	Молодые
Got-1	Деревья	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Зародыши	24,5 (2)***	20,3 (4)***	n.s.	n.s.	13,7 (1)***
Got-2	Деревья	n.s.	n.s.	5,8 (1)*	n.s.	n.s.
	Зародыши	n.s.	n.s.	n.s.	12,6 (1)***	n.s.
Got-3	Деревья	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Зародыши	11,2 (4)*	n.s.	15,6 (1)***	10,1 (3)*	14,3 (1)***
Gdh	Деревья	n.s.	n.s.	n.s.	9,5 (3)*	n.s.
	Зародыши	25,1 (4)***	32,0 (8)***	15,9 (1)***	244,2 (3)***	n.s.
Lap-1	Деревья	14,4 (4)**	15,4 (4)**	n.s.	n.s.	n.s.
	Зародыши	72,3 (4)***	60,5 (8)***	126,1 (3)***	n.s.	18,1 (1)***
Lap-2	Деревья	13,5 (6)*	14,1 (6)*	n.s.	n.s.	n.s.
	Зародыши	48,3 (6)***	41,0 (10)***	27,3 (3)***	15,8 (6)*	60,7 (3)***
Acp	Деревья	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Зародыши	n.s.	25,3 (12)*	465,9 (6)***	116,4 (6)***	79,3 (3)***
Mdh-2	Деревья	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Зародыши	11,3 (2)**	19,1 (4)***	n.s.	n.s.	147,0 (1)***
Mdh-3	Деревья	14,1 (6)*	18,3 (8)*	n.s.	n.s.	n.s.
	Зародыши	54,0 (4)***	42,1 (6)***	47,7 (1)***	23,1 (3)***	17,6 (1)***
Mdh-4	Деревья	46,8 (6)***	43,0 (12)***	n.s.	13,7 (6)*	106,0 (3)*
Fdh	Деревья	12,0 (4)*	12,9 (4)*	n.s.	n.s.	n.s.
Dia-1	Деревья	15,9 (4)**	15,9 (6)*	n.s.	n.s.	n.s.
Dia-2	Деревья	n.s.	n.s.	30,0 (3)***	n.s.	n.s.
Adh-1	Деревья	12,9 (4)*	15,1 (6)*	n.s.	31,4 (3)***	5,3 (1)*
Adh-2	Деревья	10,7 (4)*	n.s.	n.s.	n.s.	9,1 (3)*

Примечание. Достоверные отличия при * P < 0,95; ** P < 0,99; *** P < 0,999, n.s. – недостоверно; в скобках – число степеней свободы.

Для определения основных показателей полиморфизма *P. pallasiana* в качестве маркеров генотипа использовали ферменты, в случае деревьев – это алкогольдегидрогеназа (ADH, К.Ф. 1.1.1.1), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, К.Ф. 2.6.1.1), глутаматдегидрогеназа (GDH, К.Ф. 1.4.1.2), диафораза (DIA, К.Ф. 1.6.4.3), кислая фосфатаза (ACP, К.Ф. 3.1.3.2), лейцинаминопептидаза (LAP, К.Ф. 3.4.11.1), малатдегидрогеназа (MDH, К.Ф. 1.1.1.37), супероксиддисмутаза (SOD, К.Ф. 1.15.1.1) и формиатдегидрогеназа (FDH, К.Ф.

1.2.1.2), а у зародышей семян меньшее количество со стабильно-разделительным проявлением – GDH, GOT, SOD, ACP, LAP и MDH. Электрофорез ферментов, экстрагируемых отдельно из эндосперма и зародыша каждого семени, проводили параллельно в вертикальных пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля. Условия экстракции ферментов, их электрофоретического разделения, гистохимического окрашивания, а также номенклатура локусов и аллелей подробно описаны в предыдущих наших работах [2–4]. У каждого дерева

Таблица 2

Значения основных показателей генетического полиморфизма для разновозрастных выборок растений и зародышей из популяции *Pinus pallasiana* Горного Крыма

Выборки деревьев	Деревья, зародыши	Количество		Доля полиморфных локусов, P ₉₉	Среднее число аллелей на локус, A	Средняя гетерозиготность, M ± m		Индекс фиксации Райта, F
		локусов	деревьев и зародышей			ожидаемая, H _e	наблюдаемая, H _o	
Старовозрастные	Деревья	20	30	0,650	1,950	0,154 ± 0,013	0,178 ± 0,012	-0,156
		10	30	0,800	2,200	0,195 ± 0,020	0,247 ± 0,020	-0,267
	Зародыши	10	200	0,800	2,300	0,183 ± 0,008	0,124 ± 0,007	0,322
Средневозрастные	Деревья	20	31	0,750	2,300	0,189 ± 0,014	0,179 ± 0,014	0,053
		10	29	0,800	2,300	0,178 ± 0,020	0,179 ± 0,020	-0,006
	Зародыши	10	227	0,700	2,500	0,153 ± 0,007	0,110 ± 0,006	0,281
Молодые	Деревья	20	22	0,750	2,100	0,228 ± 0,018	0,216 ± 0,017	0,053
		10	22	0,900	2,500	0,269 ± 0,017	0,263 ± 0,017	0,022
	Зародыши	10	147	0,700	2,100	0,194 ± 0,009	0,128 ± 0,008	0,340
Всего и в среднем	Деревья	20	83	0,800	2,650	0,196 ± 0,009	0,189 ± 0,009	0,036
		10	81	0,900	2,700	0,198 ± 0,013	0,214 ± 0,013	-0,081
	Зародыши	10	574	0,900	2,700	0,177 ± 0,005	0,120 ± 0,004	0,322

анализировали по восемь эндоспермов и зародышей семян. По результатам электрофореза были определены частоты аллелей и генотипов 20 идентифицируемых локусов в выборках растений и 10 — у зародышей семян. Аллельную и генотипическую гетерогенности материнских растений и зародышей семян оценивали с помощью χ^2 -теста. Мультилокусную оценку системы скрещивания проводили на основе анализа изменчивости 10 локусов у зародышей семян, вычисляя стандартный однолокусный (t_s) и многолокусный (t_m) коэффициенты доли перекрестного опыления у изучаемых выборок растений. Расчеты осуществляли в программах BIOSYS-1 [5] и MLTR [6].

Результаты исследований и их обсуждение. Разновозрастные выборки растений из единой популяции *P. pallasiana* имели некоторые отличия в генетической структуре. При анализе их аллельной и генотипической гетерогенности по 15 полиморфным локусам существенные различия установлены соответственно по 8 и 7 локусам (табл. 1), что количественно больше, чем в случае сравнения разновысотных локалитетов этой популяции и пяти популяций в пределах ареала *P. pallasiana* в Горном Крыму [2, 3].

У старовозрастных деревьев выявлено 2 локуса, а у средневозрастных и молодых растений

по 3 локуса из 20 изучаемых, по которым фактическое распределение генотипов достоверно отклонялось от теоретически ожидаемого согласно закону Харди-Вайнберга. В выборках зародышей семян разновозрастных деревьев таких случаев было заметно больше: у старовозрастных — 6, у молодых — 7. И это на 10 исследуемых полиморфных локусов. Повышенная встречаемость в выборках зародышей значимых нарушений фактического распределения генотипов от теоретически ожидаемого не является редкостью и ранее описана нами и другими исследователями для популяций разных видов хвойных [4, 7].

Из трех анализируемых выборок деревьев наименьшая доля полиморфных локусов и среднее число аллелей на локус выявлены у старовозрастных растений (табл. 2). Для этих деревьев свойствен заметно меньший уровень наблюдаемой и особенно ожидаемой гетерозиготности в сравнении с молодыми растениями *P. pallasiana*. Надо отметить, что гетерозиготность старовозрастных и молодых растений повышается, если в ее расчетах используется ограниченное количество локусов, равное 10, однако значимые отличия между ними в ожидаемой гетерозиготности сохраняются. Существенно меньший уровень гетерозиготности

Значения показателей F-статистик Райта и G-статистики Нея для разновозрастных выборок растений и их зародышей из популяции *Pinus pallasiana* Горного Крыма

Локус	F _{IS}		F _{ST}		G _{ST}	
	Деревья	Зародыши	Деревья	Зародыши	Деревья	Зародыши
Got-1	-0,019	0,098	0,032	0,021	0,032	0,021
Got-2	-0,197	0,140	0,011	0,004	0,011	0,004
Got-3	-0,065	0,238	0,005	0,003	0,002	0,001
Gdh-1	0,037	0,192	0,020	0,011	0,020	0,011
Dia-1	-0,072	—	0,052	—	0,061	—
Dia-2	0,188	—	0,012	—	0,011	—
Dia-4	0,006	—	0,016	—	0,007	—
Mdh-2	-0,012	0,258	0,008	0,009	0,008	0,010
Mdh-3	-0,026	0,371	0,037	0,029	0,061	0,039
Mdh-4	0,229	—	0,125	—	0,180	—
Fdh-1	-0,070	—	0,045	—	0,049	—
Adh-1	0,171	—	0,025	—	0,018	—
Adh-2	0,075	—	0,045	—	0,049	—
Acp-2	-0,035	0,570	0,046	0,002	0,004	0,002
Lap-1	-0,105	0,251	0,045	0,033	0,049	0,038
Lap-2	-0,090	0,270	0,025	0,015	0,027	0,020
Среднее	0,001	0,239	0,025	0,013	0,030	0,015

Примечание. Локус не анализировался.

у старовозрастных деревьев в сравнении с молодыми ранее обнаружен нами в изолированной популяции сосны меловой (*Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom.) в Донецкой области [8].

В выборках зародышей *P. pallasiana* наблюдаемая гетерозиготность была достоверно ниже, чем у материнских растений. Для выборок зародышей характерен, судя по значениям коэффициента индекса фиксации Райта, значительный в 28,1–34 % дефицит гетерозигот. Экссесс гомозигот у зародышей неоднократно отмечался в природных популяциях многих видов хвойных [1, 4, 7, 9]. Избыток гомозигот у зародышей в возобновляемой популяции сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) исчезает у молодых 10–20-летних растений [10]. Очевидно то же самое можно допустить по отношению к популяции *P. pallasiana*, в которой у 15–20-летних и 70–80-летних растений хотя и имеется недостаток гетерозигот в 5,3 %, однако он в 5–6 раз меньше, чем у зародышей их семян. Интересным является то, что у старовозрастных растений популяции *P. pallasiana* установлен избыток в 15,6 % гетерозигот.

Расчеты коэффициента инбридинга особи относительно популяции (F_{IS}), выполненные для трех выборок растений по 20 локусам, показывают, что разновозрастные группы деревьев формируют в популяции *P. pallasiana* равновесную в соответствии с законом Харди-Вайнберга генетическую структуру, так как среднее значение F_{IS} близко к нулю. Такие же расчеты для выборок зародышей подтверждают значительный дефицит гетерозигот в 23,9 %. Разновозрастные группы деревьев в популяции *P. pallasiana* в соответствии со средними значениями коэффициентов F_{ST} и G_{ST} (табл. 3) имеют большую подразделенность, чем ее разновысотные локалитеты [2], сопоставимую с популяциями в пределах ареала этого вида в Крыму [3].

Степень генетической дифференциации разновозрастных групп растений, установленная с помощью коэффициента генетической дистанции Неи, в популяциях *P. pallasiana* была невысокой, варьируя в пределах 0,004–0,008 и составив в среднем 0,006. В близких пределах изменялись значения этого коэффициента и для зародышей семян упомянутых растений —

Таблица 4

Распределение количества зародышей и их средней гетерозиготности в зависимости от количества полиморфных локусов у материнских растений объединенной выборки из разновозрастных растений популяции *Pinus pallasiana* Горного Крыма

Количество гетерозиготных локусов у материнских деревьев	Количество материнских деревьев	Гетерозиготные локусы (0–5)						Всего количество зародышей	Гетерозиготность		Индекс фиксации Райта
		0	1	2	3	4	5		наблюдаемая, H_o	ожидаемая, H_e	
		Количество зародышей									
0 (0,000)	5	19	13	6	0	0	0	38	$0,066 \pm 0,012$	$0,088 \pm 0,012$	0,250
1 (0,100)	17	38	45	26	10	1	1	121	$0,112 \pm 0,008$	$0,128 \pm 0,008$	0,125
2 (0,200)	32	67	90	53	14	2	0	226	$0,138 \pm 0,016$	$0,173 \pm 0,008$	0,202
3 (0,300)	18	25	46	40	14	3	0	128	$0,141 \pm 0,009$	$0,202 \pm 0,010$	0,302
4 (0,400)	7	8	11	21	8	0	0	48	$0,160 \pm 0,016$	$0,234 \pm 0,018$	0,316
5 (0,500)	2	2	4	3	4	0	0	13	$0,169 \pm 0,030$	$0,266 \pm 0,034$	0,365
Всего	81	159	209	149	50	6	1	574	$0,121 \pm 0,004$	$0,177 \pm 0,005$	0,316

Таблица 5

Доля перекрестного опыления у разновозрастных групп растений популяции *Pinus pallasiana* Горного Крыма

Выборки деревьев	Анализируемая выборка зародышей, шт.	Доля перекрестного опыления		Коэффициент инбридинга	
		t_s	t_m	ожидаемый, F_e	фактический, F
Старовозрастные	200	$0,511 \pm 0,082$	$0,567 \pm 0,089$	0,276	0,322
Средневозрастные	227	$0,518 \pm 0,081$	$0,537 \pm 0,087$	0,301	0,281
Молодые	147	$0,510 \pm 0,065$	$0,637 \pm 0,073$	0,222	0,340
В среднем по выборке	574	$0,514 \pm 0,047$	$0,573 \pm 0,051$	0,304	0,322

0,002–0,007, а в среднем 0,005, что меньше, чем дифференциация разновысотных локалитетов этой популяции, а также пяти популяций в пределах крымского ареала вида [2, 3].

В дальнейшем анализе разновозрастные деревья были разделены на шесть общих классов по уровню гетерозиготности для определения соответствия их гетерозиготности и зародышей семян (табл. 4). Из 81 исследуемого растения *P. pallasiana* 32 гетерозиготны по двум локусам, или 39,5 %. Доля гетерозиготных по 1–3 локусам растений *P. pallasiana* в изученной популяции составляла 82,7 %. Среди зародышей больше всего было гетерозигот по одному локусу – 209, или 36,4 % их общего количества. Высокой была доля гомозиготных зародышей по всем десяти исследуемым локусам – 27,7 %. Заметно представлены в общем урожае семян также зародыши, имеющие два гетерозиготных локуса – 26 %, и

очень слабо – высокогетерозиготные зародыши (по 3–5 локусам) – 9,9 %. В то же время доля таких деревьев в популяции составляла $1/3$. В целом среди зародышей доминируют гомозиготные или низкогетерозиготные (1 локус) генотипы – 64,1 % от общего их числа. Среди материнских растений таких генотипов было заметно меньше – 27,2 %. Надо отметить, что у гомозиготных и низкогетерозиготных (1 локус) растений средняя наблюдаемая гетерозиготность зародышей семян была выше, чем у материнских деревьев. В остальных четырех классах деревьев установлена обратная зависимость – средняя гетерозиготность зародышей их семян была в 1,4–2,9 раза меньше. Для зародышей всех шести классов деревьев свойствен заметный эксцесс гомозигот в 12,5–26,5 %. Из этого анализа вытекает очевидный вывод – разновозрастные растения популяции *P. pallasiana* избыточно продуцируют низ-

когетерозиготное потомство, значительная часть которого элиминирует на последующих этапах онтогенеза, мало сохраняясь среди растений, достигших репродуктивной фазы развития.

Причина избыточного количества гомозигот у зародышей семян — низкая доля перекрестного опыления у всех трех разновозрастных выборок растений *P. pallasiana* (табл. 5). Так, например, по однолокусным (t_s) оценкам доля перекрестного опыления в этих группах растений составила 51–51,8 %, а по многолокусным (t_m) — 53,7–63,7 %. В популяциях многих видов хвойных доля самоопыления не превышает 10 %, иногда достигает 30–40 % [7]. Фактический коэффициент инбридинга у старовозрастных и молодых растений был выше теоретически ожидаемого. Следовательно, в изученной популяции *P. pallasiana*, имеющей смешанную систему скрещивания, доля потомства от ауткроссинга не превышает 64 %. Повышенный инбридинг в разновозрастных группах *P. pallasiana* можно объяснить их внутренней микродифференциацией, связанной с формированием семейной структуры популяции.

Таким образом, в популяции *P. pallasiana* на макросклоне Горного Крыма прослеживаются отличия в генетической изменчивости между растениями разных онтогенетических стадий. Особенно отчетливо эти различия проявляются в уровне гетерозиготности. У *P. pallasiana*, а также *P. sylvestris* var. *cretacea* нами выявлена общая временная тенденция в изменении гетерозиготности: низкая у зародышей независимо от возраста растений; существенно более высокая у молодых растений, вступающих в репродуктивную фазу развития; пониженная гетерозиготность у репродуктивно старых деревьев [8]. Из этого вытекает очевидное следствие, что соотношение гомо- и гетерозиготных генотипов в разновозрастных элементах популяционной системы этих видов непостоянно. По всей видимости, на каждой возрастной стадии развития в популяции имеется свой баланс между растениями, произошедшими от близкородственного скрещивания и ауткроссинга. Естественное варьирование этого баланса на разных стадиях онтогенеза обеспечивает в целом для популяции временной оптимум гетерозиготности, определяющий

ее адаптацию к условиям среды в зависимости от возрастного состояния растений.

I.I. Korshikov, E.A. Mudrik, O.V. Krasnoshtan,
T.I. Velikoridko, L.A. Kalafat, D.Yu. Podgornyi

AGE DYNAMICS OF POPULATION GENE POOL
OF THE CRIMEAN PINE
(*PINUS PALLASIANA* D. DON) IN CRIMEA

Polymorphism of young (14–16 years), middle-aged (70–80 years) and old (120–150 years) plants and their seed embryos has been studied using 20 and 10 allozyme loci correspondingly in the population of *Pinus pallasiana* D. Don from Mountain Crimea. It was revealed that the old-aged trees had significantly lower level of expected heterozygosity than the young plants. The level of observed heterozygosity of embryos of the uneven-aged plants was slightly different among the embryo samples and significantly lower than in the samples of maternal trees. Supernumerary homozygotation of the embryos is caused by low level of cross-pollination in three studied samples of plants ($t_m = 0,537–0,637$).

I.I. Коршиков, О.А. Мудрик, О.В. Красноштан,
Т.І. Великоридько, Л.О. Калафат, Д.Ю. Подгорний

ВІКОВА ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙНОГО
ГЕНОФОНДУ СОСНИ КРИМСЬКОЇ
(*PINUS PALLASIANA* D. DON) В КРИМУ

В популяції *Pinus pallasiana* D. Don Гірського Криму визначено поліморфізм репродуктивно молодих (14–16 років), середніх (70–80 років) і старовікових (120–150 років) рослин та зародків їх насіння за 20 та 10 алозимними локусами відповідно. Встановлено, що старовікові дерева мали істотно менший рівень очікуваної гетерозиготності порівняно з молодими. Зародки насіння різновікових дерев майже не відрізнялись за наявною гетерозиготністю, але помітно поступалися за цим показником материнським деревам. Надмірна гомозиготність зародків пов'язана з низькою часткою перехресного запилення у трьох досліджуваних групах дерев ($t_m = 0,537–0,637$).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Bush R.M. Evidence for the adaptive significance of allozymes in forest tree // Submitted, New Forests Preserved at IUFRO meeting, Corvall. — 1990. — 6 (1–4). — P. 179–196.
2. Коршиков И.И., Терлыга Н.С., Бычков С.А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). — Донецк : ООО «Лебедь», 2002. — 328 с.
3. Korshikov I.I., Ducci F., Terliga N.S., Bychkov S.A., Gorlova E.M. Allozyme variation of *Pinus pallasiana* D. Don in natural Crimean populations and in plantations in technogenously-polluted areas of the Ukraine

- steppes // Ann. Forest Sci. (French INRA). – 2004. – **61**. – P. 389–396.
4. *Korshikov I.I., Pirko N.N., Mudrik E.A., Pirko Ya.V.* Maintenance of genetic structure in progenies of marginal mountainous and steppe populations of three species of *Pinaceae* Lindl. family in Ukraine // *Silvae Genet.* – 2007. – **56**, № 1. – P. 1–10.
5. *Swofford D.L., Selander R.B.* BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // *J. Hered.* – 1981. – **72**, № 4. – P. 281–283.
6. *Ritland K.* Extensions of models for the estimation of mating systems using *n* independent loci // *Heredity.* – 2002. – **88**. – P. 221–228.
7. *Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях* / Под ред. Ю.П. Алтухова. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
8. *Коршиков И.И., Мудрик Е.А.* Возрастная динамика генетической изменчивости в изолированной популяции сосны меловой (*Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom.) в Донбассе // *Генетика.* – 2006. – **42**, № 5. – С. 659–666.
9. *Muona O., Yazdani R., Rudin D.* Genetic change between life stages in *Pinus sylvestris*: Allozyme variation in seeds and planted seedlings // *Генетика.* – 1987. – **36**, № 1. – P. 39–42.
10. *Yazdani R., Muona O., Rudin D., Szmidt A.E.* Genetic structure of a *Pinus sylvestris* L. seed-tree stand and naturally regenerated undestory // *Forest Sci.* – 1985. – **31**, № 2. – P. 430–436.

Поступила 05.08.09