



І.І. КОРШИКОВ¹, Я.Г. МІЛЬЧЕВСЬКА¹, Л.О. КАЛАФАТ¹, С.В. ЛИМАНСЬКИЙ², Г.О. ПАСТЕРНАК¹

¹Донецький ботанічний сад НАН України
просп. Ілліча, 110, м. Донецьк, 83059, Україна
dbsgenetics@gmail.com

²Український степовий природний заповідник НАН України, відділення «Крейдова флора»
вул. Радянська, 3, с. Іллічівка, Краснолиманський р-н, Донецька область, 84464, Україна

ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ У ВІКОВИХ ГРУПАХ ПОПУЛЯЦІЇ *PINUS SYLVESTRIS* var. *CRETACEA* (*PINACEAE*) НА ЗАПОВІДНІЙ ТЕРИТОРІЇ «КРЕЙДОВА ФЛОРА»

К л ю ч о в і с л о в а: *Pinus sylvestris* var. *cretacea*, алозимний поліморфізм, різновікові групи рослин, популяція, заповідник «Крейдова флора»

Вступ

Популяцію визначають як сукупність особин, що вільно схрещуються, із загальним генофондом (Dobzhansky, 1970). Частоти генів, навіть за умов вільного схрещування, можуть стохастично мінятися в популяції від покоління до покоління, а коли змінюється чисельність популяції, то це є неминучим. В інсуляризованій популяції не вся сукупність рослин може брати участь у передачі генів наступному поколінню (Динаміка ..., 2004).

Важливе значення у відтворенні генофонду популяції має система схрещування. Для більшості видів хвойних характерна змішана система схрещування з перевагою перехресного запилення над самозапиленням. Наявність останнього є основою інбридингу, насамперед за рахунок самозапилення рослин, яке в популяціях окремих видів хвойних може досягати 30–40 % (Lewandowski, 2000) і навіть більше (Коршиков та ін., 2012). Це створює передумови для зміни генетичного різноманіття в наступних поколіннях популяцій через можливе

перетворення слабopolіморфних локусів на номорфні. Найбільші втрати генного різноманіття загрожують популяціям, які зазнають впливу локальних пожеж, випасу худоби, а останнім часом — і глобального потепління (Ledig et al., 2002). Хоча, як свідчать результати окремих досліджень, розріджування та фрагментація лісів не завжди спричиняють генетичні втрати через дію раннього природного добору проти інбредних ембріонів (O'Connel et al., 2006). Загалом назріла проблема розробки теорії природного відновлення домінуючих видів деревних рослин у лісових екосистемах після різних катастроф (Санников, 1991).

Pinus sylvestris var. *cretacea* Kalenicz. у Донецькій обл. нещадно винищувалася протягом багатьох десятиліть, доки не створили заповідник «Крейдова флора». До введення режиму заповідання неконтрольована вирубка *P. sylvestris* var. *cretacea* впродовж XIX і XX століть призвела до значної фрагментації її ізольованої популяції. Від моменту заповідання почалося її активне природне відновлення на цій території. Темпи його доволі високі — від 9 до 16 га на рік. На цей час площа, зайнята в заповіднику *P. sylvestris* var. *cretacea*, перевищує

© І.І. КОРШИКОВ, Я.Г. МІЛЬЧЕВСЬКА, Л.О. КАЛАФАТ, С.В. ЛИМАНСЬКИЙ, Г.О. ПАСТЕРНАК, 2013

400 га, що втричі більше порівняно з 1988 р. Найменше вона поширюється на ділянках ґрунту зі значним гумусовим горизонтом, де вже сформовані полідомінантні степові угруповання. У популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* мозаїчно трапляються старі дерева, вік яких сягає 130 років, а також дерева середнього й молодого віку, останніх найбільше (Лиманський, 2012). Тому є можливість простежити динаміку генетичної структури популяції в її різновікових групах. У нативних популяціях деревних рослин, що не зазнавали катастрофічного впливу природних чи антропогенних факторів, зробити це непросто, оскільки під наметом вікових дерев відновлення трапляється зрідка і тільки у так званих «вікнах». Вони утворюються після вітровалів або локальних пожеж. Загалом катастрофічний вплив може призвести не лише до зниження ефективної чисельності, а й до скорочення генофонду популяції (Динаміка..., 2004). Для вивчення популяційної структури хвойних пропонують окремі фени, індекси та розрахункові показники морфоознак (Видякин, 2001). Хоча більшість із них, як правило, генетично детерміновані, однак не мають чітких розбіжностей, або дискретності, що створює труднощі у використанні цих ознак-маркерів під час дослідження популяційної структури (Коршиков та ін., 2010). Для цього близько 50 років продуктивно застосовують моногенні ознаки, зокрема алозими (Динаміка..., 2004).

Мета роботи — визначення генетичної мінливості та її динаміки у вікових групах дерев популяції *P. sylvestris* var. *cretacea*, що відновлюється у заповіднику «Крейдова флора».

Об'єкти та методи досліджень

Нормальні непошкоджені шишки збирали з дерев, що досягли генеративної фази розвитку. Дерев поділили на три вікові категорії: молоді (15—30 років), середні (40—60 років), а також старі (приблизно сторічні дерева та старші) в популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* заповідника «Крейдова флора». Кількість дерев у трьох вікових групах, задіяних у дослідженнях, варіювала від 38 до 47, усього 125 дерев. Із кожного з них збирали не менше 5 шишок.

Генетичний поліморфізм *P. sylvestris* var. *cretacea* досліджували, використовуючи як молекулярно-генетичні маркери ізоферменти 9 ферментних систем: алкогольдегідрогенази (ADH), глутаматоксалоацетаттрансaminaзи (GOT), діафори (DIA), глутаматдегідрогенази (GDH), малатдегідрогенази (MDH), кислої фосфатази (ACP), лейцинамінпептидази (LAP), супероксиддисмутази (SOD), форміатдегідрогенази (FDH). В електрофоретичному аналізі ферментів, який проводили у 7,5 %-му поліакриламідному гелі, використовували ендосперми 7—8 насінин із кожного дерева. Методика екстракції ферментів, їх електрофоретичного розділення, гістохімічного забарвлення ізоферментів

Таблиця 1. Кількість алелів, частота предомінантного алеля, середні половинні значення гетерозиготності й індексу фіксації Райта поліморфних локусів у популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* заповідника «Крейдова флора»

Ферментна система	Локус	Загальна вибірка				індекс фіксації Райта
		кількість алелів	частота предомінантного алеля (1.0)	середня гетерозиготність		
				наявна H_o	очікувана H_e	
Алкогольдегідрогеназа	Adh-1	3	0,880	0,168	0,215	0,219
	Adh-2	4	0,924	0,152	0,143	-0,063
Глутаматдегідрогеназа	Gdh	2	0,524	0,416	0,483	0,139
Глутаматоксалоацетат-трансaminaза	Got-1	2	0,992	0,016	0,016	0,000
	Got-2	3	0,640	0,472	0,466	-0,013
	Got-3	2	0,724	0,328	0,400	0,180
Діафораза	Dia-1	4	0,760	0,312	0,370	0,157
	Dia-2	3	0,920	0,112	0,150	0,253
	Dia-4	3	0,952	0,080	0,092	0,130
Кисла фосфатаза	Acp	4	0,688	0,472	0,464	-0,017
Лейцинамінпептидаза	Lap-1	3	0,944	0,112	0,107	-0,047
	Lap-2	4	0,964	0,072	0,070	-0,029
Малатдегідрогеназа	Mdh-2	3	0,936	0,112	0,122	0,082
	Mdh-3	2	0,700	0,520	0,420	-0,238
Форміатдегідрогеназа	Fdh	4	0,888	0,128	0,202	0,366
Супероксиддисмутаза	Sod-4	3	0,960	0,080	0,077	-0,039

Таблиця 2. Достовірні відмінності фактичного розподілу генотипів від теоретично очікуваного, згідно із законом Харді—Вайнберга, за поліморфними локусами у вибірок різновікових дерев популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* заповідника «Крейдова флора»

Локус	Дерева		
	молоді	середньовікові	старі
Gdh	n.s.	4,3 (1)*	n.s.
Fdh	n.s.	48,9 (3)***	3,9 (1)*
Dia-1	n.s.	n.s.	5,1 (1)*
Dia-2	n.s.	n.s.	34,1 (3)***
Dia-4	n.s.	n.s.	20,2 (3)***
Mdh-2	8,5 (3)*	n.s.	n.s.
Asp	15,2 (6)*	n.s.	n.s.

П р и м і т к и : в дужках вказано ступінь свободи. Достовірні відмінності: * — $P < 0,05$, ** — $P < 0,01$, *** — $P < 0,001$. n.s. — відмінності несуттєві.

на гелевих пластинах, номенклатура локусів й алелів детально викладена в нашій попередній публікації, присвяченій дослідженням популяційно-генетичної мінливості *P. sylvestris* var. *cretacea* (Коршиков та ін., 2005).

За допомогою електрофорезу визначено алелі 19 алозимних локусів, які використовували для розрахунку частот алелів і генотипів, показників генетичного поліморфізму, коефіцієнтів F-статистик Райта і G-статистик Нея, генетичної дистанції за М. Неєм (Nei, 1972; Гончаренко та ін., 1993; Алтухов, 2003) у різновікових групах дерев. Гетерогенність частот алелів і генотипів у трьох групах оцінювали за стандартним χ^2 -тестом (Животовский, 1991).

Результати досліджень та їх обговорення

У популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику виявлено 52 алелі 19 алозимних локусів, із яких три локуси — Sod-1, Sod-2 і Sod-3 — були мономорфними. Найбільше алельне різноманіття (чотири алелі) відзначено в п'яти локусах: Fdh, Lap-2, Dia-1, Asp і Adh-2, а найменше (два алелі) — у трьох локусів — Got-1, Gdh і Mdh-3 (табл. 1).

Таблиця 3. Значення основних показників генетичного поліморфізму для різновікових вибірок *P. sylvestris* var. *cretacea* з популяції заповідника «Крейдова флора»

Вікові вибірки рослин у популяції	Частка поліморфних локусів, P_{99}	Середня кількість алелів на локус, A	Середня гетерозиготність, $M \pm m$		Індекс фіксації Райта, F
			очікувана, H_E	наявна, H_0	
Молоді	0,737	2,105	0,184±0,012	0,172±0,012	0,065
Середні	0,842	2,421	0,204±0,013	0,192±0,013	0,059
Старі	0,842	2,263	0,199±0,012	0,195±0,012	0,020
У середньому	0,789	2,737	0,200±0,007	0,187±0,007	0,065

У різновікових групах дерев *P. sylvestris* var. *cretacea* виявлено від 40 до 46 алелів. Частота пре-домінантного алеля (1,0), який трапляється в популяціях із частотою $\geq 0,500$, у всіх вибірках і за всіма 16 поліморфними локусами була більшою 0,500. Високим рівнем мінливості відзначилися чотири локуси — Gdh, Got-2, Asp і Mdh-3, за якими наявна гетерозиготність становила 0,416—0,520. Ще два локуси — Dia-1, Got-3 — мали значення $H_0=0,312-0,328$. Низький рівень гетерозиготності характерний для трьох локусів — Got-1, Lap-2, Dia-4. За шістьма локусами встановлено надлишок гетерозигот від 1,3 до 23,8 %, а за дев'ятьма — їхній дефіцит, який сягав 8,2—36,6 %.

У молодих і середньовікових дерев популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* генетична структура була близькою до врівноваженої, оскільки тільки за двома з 16 поліморфних локусів виявлено достовірне відхилення фактичного розподілу генотипів від теоретично очікуваного, згідно із законом Харді—Вайнберга (табл. 2). Менш врівноваженою виявилася генетична структура групи старих дерев, де таких локусів було чотири. Загалом подібний розподіл генотипів характерний для популяції *P. sylvestris* L. в українській частині ареалу цього виду (Коршиков та ін., 2005).

Порівняння трьох різновікових груп дерев *P. sylvestris* var. *cretacea* показало суттєву алельну гетерогенність за χ^2 тестом за чотирма локусами (Dia-1, Dia-2, Got-3, Adh-1), а генотипову — за двома (Dia-1, Dia-2). Такий рівень відмінностей звичайний для природних популяцій *P. sylvestris* (Коршиков та ін., 2005).

Частка поліморфних локусів у різновікових групах *P. sylvestris* var. *cretacea* була високою — 73,7—84,2 % (табл. 3). Найменшу кількість алелів на локус відзначено в молодих дерев, що на 15 % менше, ніж у середньовікових. Рівень наявної гетерозиготності був також найменшим у молодих рослин — 0,172, а найвищим — у старих (0,195), що відповідно на

13,4 % більше. В усіх вибірках наявна гетерозиготність була меншою від очікуваної на 2,0—6,5 %.

За коефіцієнтом F_{IS} для популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику характерний дефіцит гетерозигот: у середньому 3,4 %, найбільший — у старих дерев (4,9 %). Підрозділеність різновікових груп дерев популяції була низькою — $F_{ST} = 0,012$, $G_{ST} = 0,014$, як і диференціація. Коефіцієнт генетичної дистанції Нея (D_N) становив 0,006—0,007. Малі генетичні дистанції свідчать, що відновлення *P. sylvestris* var. *cretacea* відбувається в досліджуваних локалітетах за рахунок насіння невеликої кількості дерев. За часткою поліморфних локусів і середньою кількістю алелів на локус популяція *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику «Крейдова флора» мало відрізнялася від популяцій цього виду в Національному природному парку «Святі гори». Однак за рівнем гетерозиготності останні популяції, які краще збереглися, переважали. Наявна гетерозиготність у старих дерев у популяціях Національного парку варіювала від 0,196 до 0,228, а очікувана — від 0,217 до 0,235. Для цих популяцій також характерна нестача гетерозигот ($F_{IS} = 0,021$) (Коршиков, Тунда, 2004). Низькою була й генетична дистанція між трьома невеликими популяціями в Національному парку ($D_N = 0,011$) (Коршиков та ін., 2004). Згідно з концепцією «екотоп — спадкова форма» *P. sylvestris* var. *cretacea* можна розглядати як наслідок локальної генетичної адаптації *P. sylvestris* до умов зростання на крейдяних відкладах (Коршиков та ін., 2004).

Численні публікації свідчать про нетиповість генетичних змін у популяціях хвойних, що відновлюються після природних або антропогенних катаклізмів. Так, популяції *Pinus ponderosa* Dougl. у центральній частині штату Колорадо (США) відроджувалися, значною мірою, мозаїчно, що призводило до генетичної гетерогенності як у межах популяції, так і між деревами різного віку (Hamrick et al., 1989). У популяції *P. sylvestris* групи дерев 80—100-річного та 300—400-річного віку мали відмінності в гетерозиготності. Вищу гетерозиготність найстарішої вікової групи дерев пояснюють дією природного добору, який виступає в ролі регулятора, що стримує процес гомозиготизації генів унаслідок інбридингу та генетичної деградації виду (Tigerstedt et al., 1982). Водночас генетична структура шести маргінальних популяцій *Picea glauca* (Moench.) Voss. у субарктичному районі Канади мало залежала від віку дерев (Tremblay, Simon, 1989). У *Picea engelmannii* Engelm.

у штаті Колорадо (США) встановлено розбіжності в частотах алелів не тільки між популяціями, а й між групами дерев однієї популяції, а також між деревами різного віку. Для цього виду характерний невисокий рівень наявної гетерозиготності ($H_o = 0,126$) та нестача гетерозигот (коефіцієнт інбридингу = 0,154). При цьому диференціація на рівні мікромісцеозростань за критерієм F_{ST} була більшою, ніж між різними оселищами (Shea, 1990). Середня наявна гетерозиготність 250-річних дерев популяції *Larix polonica* Racib. і значно молодшого покоління практично не відрізняються (відповідно 0,189 і 0,187) (Lewandowski et al., 1991). У вікових і молодих дерев популяції *P. sylvestris* фактичний розподіл генотипів відбувався згідно із законом Харді—Вайнберга, а в зародків насіння відзначені істотні відхилення, пов'язані з надлишком гомозигот (Yazdani et al., 1985). Дефіцит гетерозигот зафіксований у зародків насіння з популяції *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch у штаті Онтаріо (США) та його відсутність у дорослих дерев. Вважають, що у старих популяціях цього виду домінують дерева, які виросли з насіння від перехресного запилення, а інбредні особини елімінували на ранніх стадіях життєвого циклу (Knowles et al., 1987). У видів, що запилюються перехресно, з віком зафіксовано зниження ступеня інбредної депресії. Це може пояснюватися фактором гомозиготації шкідливих мутацій (Husband, Schemske, 1996). Знижений рівень генетичного різноманіття та підвищена міжпопуляційна диференціація мають бути закономірним еволюційним наслідком для невеликих ізольованих популяцій хвойних (Niebling et al., 1990).

Найменший рівень гетерозиготності в молодих дерев самосіву популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* можна пояснити низькою чисельністю старих дерев і їхнім мозаїчним розміщенням у заповіднику «Крейдова флора». Це створює нерівномірність у розповсюдженні пилку й може бути причиною самозапилювання рослин. Дещо знижений рівень гетерозиготності, особливо в молодих рослин, може свідчити про те, що вони виросли з насіння, сформованого в ході самозапилення рослин. Так, ступінь запилювання пилком сусідніх рослин залежить від збігання термінів цвітіння, швидкості та напрямку вітру, а також відстані між деревами. Показано, що за сприятливих умов сусідні рослини від клона-маркера *P. sylvestris* отримують 31 % пилку, який запліднює їхні насінневі бруньки, а на відстані 40 м частка такого пилку лише 5 % (Rudin

et al., 1981). Відсутність повної синхронності цвітіння між сусідніми деревами *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, як потенційними партнерами для схрещування, знижує ступінь перехресного схрещування. За межами 30-метрової зони від джерела пилку його надто мало (Erickson, Adams, 1989). Поодинокі рослини формують менше насіння, ніж рослини з популяцій, однак і в них успішно відбувається перехресне запилення і вони можуть виступати як дифузні елементи або містки з перенесення генів між локальними популяціями (Levin, 1995). На прикладі популяцій *Gleditsia triacanthos* L. у Канзасі (США) показано, що частота потоку генів між різновіковими групами дерев є невисокою, а також між рослинами в роки з великою врожайністю плодів порівняно з малопродуктивними роками. При цьому інтенсивність перенесення пилку, залежно від фізичної відстані між деревами, виявилася досить слабкою. У домінуючих особин рівень фертильності пилку залежить від їхніх біометричних характеристик (Schnabel, Hamric, 1995).

Природне відновлення є домінуючим способом поновлення лісових ресурсів у Швеції. Встановлено, що багато сіянців *P. sylvestris*, які вирости біля репродуктивно активних дерев, не походять від них. Тільки 25 % сіянців на відстані 5 м були нащадками такого дерева (Yazdani, Lindgren, 1992). Пилок хвойних може розлітатися на дуже значні відстані (> 50 км), з чим пов'язують низьку генетичну диференціацію їхніх популяцій, хоча це не виключає мікроекографічної диференціації (Mitton et al., 1989). У кожному поколінні популяцій багаторічних рослин формується колосальна кількість насіння, а в популяціях виживає обмежена чисельність сіянців. Так, за природного відновлення на 1 га лісу засівається до 2 млн насіння, з якого до дорослого стану розвивається менше 1000 особин (Динамика..., 2004). Виходячи з цього, можна спрогнозувати, що рівень гетерозиготності молодого самосіву *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику «Крейдова флора» підвищиться внаслідок природної елімінації менш конкурентних особин у процесі розвитку рослин і зменшення їхньої відносної чисельності.

Упродовж 1990—2010 рр. у заповіднику сталося 25 пожеж на загальній площі 180,7 га, в тому числі виникали й верхові пожежі, які знищили *P. sylvestris* var. *cretacea* на 35,3 га (Лиманский, 2011). Пожежі небезпечні для локальних ізольованих популяцій, оскільки можуть спричинити зміни в їхній гене-

тичній структурі через селективну загибель менш стійких генотипів, зокрема невеликих дерев (Динамика..., 2004). Наприклад, молоді дерева самовідновлення *Pinus pallasiana* D. Don. на згарищах у Гірському Криму відрізнялися за генетичною структурою порівняно з віковими деревами природних популяцій, де було локалізовано згарище (Коршиков, Красноштан, 2010). Хоча є думка, що низові пожежі посилюють тенденцію формування нормальних популяцій *P. sylvestris*, зокрема на Північному Уралі, оскільки без пожеж популяції втрачають когорту підросту (Мартиненко, 2002). Існує гіпотеза про роль пожеж, як і інших локальних екологічних катастроф, у мікроеволюції. Ці механізми можуть реалізовуватися через імпульсну пірогенну стабільність бореальних сосняків. При цьому підвищується стійкість рослин до посухи, заморозків і розвивається пейноморфізм (Санников, 1991). Для рослин *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику «Крейдова флора» пожежі не є тим фактором, що сприятиме відтворенню популяційної структури.

Теперішня популяція *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику суттєво відрізняється від тієї, яка була непорушеним клімаковим лісом у попередні епохи. Селективні вирубки кращих за фенотипом особин, що відбувалися за останні століття, могли призвести до незворотної зміни генотипного складу популяції *P. sylvestris* var. *cretacea*. Але, як свідчать наші дослідження, цього значною мірою не сталося, оскільки популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику та Національному парку за рівнем генетичної мінливості не мають істотних відхилень. У популяціях хвойних, що скорочуються, справді знижується аельне різноманіття, але це не завжди спричиняє суттєве зменшення середньої гетерозиготності (Savolainen, Kärkkäinen, 1992; Ledig, Hodgskiss, Jacob-Cervantes, 2002; O'Connell, Mosseler, Rajora, 2006). Виходячи з необхідності розробки теорії природного відновлення деревних рослин, особливо в степовій зоні, *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику «Крейдова флора» може стати полігоном для подібних досліджень.

Висновки

На заповідній території «Крейдова флора» щорічно активно відновлюється й поширюється, за рахунок самосіву, популяція *P. sylvestris* var. *cretacea*, яка до введення охоронного статусу зазнавала катастрофічного антропогенного пресу. Домінуючі в популяції молоді рослини за рівнем генетичної

мінливості дещо поступаються більш віковим деравам. Загалом генетичне різноманіття *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповіднику менше, ніж у популяції Національного природного парку «Святі гори». Як у різновікових групах (до 30, 60 і 100 років), так і загалом генетична структура популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* у заповіднику «Крейдова флора» близька до врівноваженої.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. — 3-е изд. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. — 431 с.
- Видакин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. — 2001. — № 3. — С. 197—202.
- Гончаренко Г.Г., Силин А.Е., Падутов В.Е. Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири // Генетика. — 1993. — 29, № 12. — С. 2019—2038.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю.П. Алтухова. — М.: Наука, 2004. — 619 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
- Коршиков И.И., Калафат Л.А., Тунда С.Н., Великоридько Т.И. Аллозимная изменчивость в популяциях *Pinus sylvestris* L. и *Pinus cretacea* на Украине // Ботан. журн. — 2004. — 89, № 5. — С. 812—820.
- Коршиков И.И., Тунда С.М. Популяційно-генетична різноманітність сосни крейдяної // Доп. НАН України. — 2004. — № 7. — С. 182—186.
- Коршиков И.И., Калафат Л.А., Пирко Я.В., Великоридько Т.И. Популяционно-генетическая изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в основных лесорастительных районах Украины // Генетика. — 2005. — 41, № 2. — С. 216—228.
- Коршиков И.И., Лисничук А.М., Великоридько Т.И., Калафат Л.О. Аллозимный полиморфизм деревьев с различной формой шишки реликтовых популяций *Pinus sylvestris* L. Кременецкого горбогір'я та Малеого Полісся // Укр. ботан. журн. — 2009. — 66, № 2. — С. 272—277.
- Коршиков И.И., Красноштан О.В. Генетическая структура самосева сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don.) на горах в горном Крыму и на железорудном отвале Криворожья // Цитология и генетика. — 2010. — 44, № 3. — С. — 27—34.
- Коршиков И.И., Калафат Л.А., Лисничук А.Н., Великоридько Т.И., Мудрик Е.А. Аллозимная изменчивость зародышей семян и система скрещивания в реликтовых популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) Кременецкого холмогорья и Малеого Полесья // Генетика. — 2011. — 47, № 7. — С. 937—944.
- Лиманский С.В. Заповедник «Меловая флора» перед угрозой пожара // Степной бюллетень. — Новосибирск, 2011. — № 32. — С. 58—60.
- Лиманский С.В. Заповедник «Меловая флора» теряет меловые степи // Степной бюллетень. — Новосибирск, 2012. — № 35. — С. 22—25.
- Мартиненко В.Б. Низовые пожары как фактор сохранения сосново-лиственничных лесов Южного Урала // Экология. — 2002. — № 3. — С. 228—231.
- Санников С.Н. Импульсная стабильность и микроэволюция популяций // Экология популяций. — М.: Наука, 1991. — С. 128—141.
- Dobzhansky Th. *Genetics of the evolutionary process* // N.Y.; L.: Columbia Univ. Press, 1970. — 505 p.
- Erickson V.J., Adams W.T. Mating success in a coastal Douglas-fir seed orchard as affected by distance and floral phenology // Can. J. Forest Res. — 1989. — 19(10). — P. 1248—1255.
- Hamrick J.L., Blanton H.M., Hamrick K.J. Genetic structure of geographically marginal populations of *Ponderosa* pine // Amer. J. Bot. — 1989. — 76(11). — P. 1559—1568.
- Husband B.C., Schemske D.W. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants // Evolution (USA). — 1996. — 50(1). — P. 54—70.
- Knowles P., Furniez G.R., Aleksziuk M.A., Pezzy D.J. Significant levels of self-fertilization in natural populations of *famarack* // Can. J. Bot. — 1987. — 65(6). — P. 1087—1091.
- Ledig F.T., Hodgskiss P.D., Jacob-Cervantes V. Genetic diversity, mating system, and conservation of a Mexican subalpine relict, *Picea mexicana* Martinecz // Conservation Genetics. — 2002. — 3. — P. 113—122.
- Levin D.A. Plant outliers: An ecogenetic perspective // Amer. Naturalist. — 1995. — 145(1). — P. 109—118.
- Lewandowski A., Burczyk J., Meinartowicz L. Genetic structure and the mating system in an old stand of Polish larch // Silvae Genet. — 1991. — 40(2). — P. 75—79.
- Lewandowski A., Burczyk J. Mating system and genetic diversity in natural populations of European larch (*Larix deidua*) and Stone pine (*Pinus cembra*) located at higher elevations // Silvae Genet. — 2000. — 49(3). — P. 158—161.
- Mitton J.B., Stutz H.P., Schuster W.S., Shea K.L. Genotypic differentiation at PGM in Engelmann spruce from wet and dry sites // Silvae Genet. — 1989. — 38(5—6). — P. 217—221.
- Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. — 1972. — 106. — P. 283—292.
- Niebling C.R., Conkle M.T., Thompson J.L. Diversity of Washoe pine and comparisons with allozymes of *ponderosa* pine races // Can. J. Forest Res. — 1990. — 20(3). — P. 298—308.
- O'Connell L.M., Mosseler A., Rajora O.P. Impacts of forest fragmentation on the mating system and genetic diversity of white spruce (*Picea glauca*) at the landscape level // Heredity. — 2006. — 97. — P. 418—426.
- Rudin D., Scyedyazdani R., Shen H.-H. Poilinezingsmönstret i en tallplantage — studerat med hjälp av isozymmarkörer // Res. Notes. Dep. Forest Genet. — Swed. Univ. Agr. Sci. — 1981. — 31. — P. 61—68.
- Savolainen O., Kärkkäinen K. Effect of forest management on gene pools // New Forests. — 1992. — 6. — P. 372—383.
- Schnabel A., Hamrick J.L. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: The scale and pattern of pollen gene flow // Evolution (USA). — 1995. — 49(5). — P. 921—931.
- Shea K.L. Genetic variation between and within populations of Engelmann spruce and Subalpine fir // Genome. — 1990. — 33(1). — P. 1—8.
- Tigerstedt P.M.A., Rudin D., Niemela T., Tammissola J. Competition and neighbouring effect in a naturally regenerating population of Scots pine // Silva Fenn. — 1982. — 16(2). — P. 122—129.

Tremblay M., Simon J.-P. Genetic structure of marginal populations of white spruce (*Picea glauca*) at its northern limit of distribution in Nouveau-Quebec // Can. J. Forest Res. — 1989. — 19(11). — P. 1371—1379.

Yazdani R., Lindgren D. Gene dispersion after natural regeneration under a widely-spaced seed — tree stand of *Pinus sylvestris* L. // Silvae Genet. — 1992. — 41(1). — P. 1—5.

Yazdani R., Muona O., Rudin D., Szmidt A.E. Genetic structure of a *Pinus sylvestris* L. seed-tree stand and naturally regenerated understory // Forest Sci. — 1985. — 31(2). — P. 430—436.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 11. 11. 2013 р.

И.И. Коршиков¹, Я.Г. Мильчевская¹, Л.А. Калафат¹,
С.В. Лиманский², Г.А. Пастернак¹

¹ Донецкий ботанический сад НАН Украины

² Украинский степной природный заповедник НАН Украины, отделение «Меловая флора», Донецкая обл.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ВОЗРАСТНЫХ ГРУППАХ ПОПУЛЯЦИИ *PINUS SYLVESTRIS* VAR. *CRETACEA* (*PINACEAE*) НА ЗАПОВЕДНОЙ ТЕРРИТОРИИ «МЕЛОВАЯ ФЛОРА»

Проведены исследования с использованием 19 аллозимных локусов генетической изменчивости трех разновозрастных групп деревьев (до 30, 60 и 100 лет) в популяции *Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. заповедника «Меловая флора». Установлено, что молодые растения (до 30 лет) имеют наименьшее среднее количество аллелей, уровень наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности по сравнению со средневозрастными и старыми деревьями. В целом по уровню генетической изменчивости популяция *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповеднике «Меловая флора» ($H_o = 0,187$ и H_e

$= 0,200$) несколько уступает популяции из Национального природного парка «Святые горы», которая также находится на севере Донецкой области.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Pinus sylvestris* var. *cretacea*, аллозимный полиморфизм, разновозрастные группы растений, популяция, заповедник «Меловая флора».

I.I. Korshikov¹, Ya.G. Milchevskaya¹, L.O. Kalafat¹,
S.V. Lymanskyi², G.O. Pasternak¹

¹ Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

² «Kreidova Flora» Branch of the Ukrainian Steppe Nature Reserve, Donetsk Region

GENETIC VARIATION OF AGE GROUPS IN *PINUS SYLVESTRIS* VAR. *CRETACEA* (*PINACEAE*) POPULATION IN THE «KREIDOVA FLORA» PROTECTED AREA

Using 19 isozyme loci, we investigated genetic variation of three different age groups (under 30, 60, and 100 years) within *Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. population in the «Kreidova Flora» protected area. Young (up to 30 years) plants were found to have the lowest mean number of alleles and levels of the observed and expected heterozygosities compared to those of medium age and old trees. In general, the level of genetic variation of *P. sylvestris* var. *cretacea* population in the «Kreidova Flora» is somewhat lower ($H_o=0.187$ and $H_e=0.200$) than that of the population in the «Svyati Hory» Nature Reserve which is also located in the north of Donetsk Region.

К е у w o r d s: *Pinus sylvestris* var. *cretacea*, isozyme polymorphism, different age groups of plants, population, «Kreidova Flora» Reserve.