

И.И. КОРШИКОВ, Е.А. МУДРИК
Донецкий ботанический сад НАН Украины

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ГЕТЕРОГЕННОСТИ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА В ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ *PINUS SYLVESTRIS* VAR. *CRETACEA* KALENICZ. EX KOM. В ДОНБАССЕ



По десяти аллозимным локусам проведен анализ стабильности поддержания в семенном потомстве (зародыши) урожаяв двух лет генетической структуры генеративно молодых и средних деревьев в донбасской популяции охраняемой в Украине *Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. Аллельное и генотипическое разнообразие деревьев ежегодно воспроизводится в урожае семян, несмотря на невысокие значения коэффициента аутокроссинга ($t_s = 0,371-0,687$; $t_m = 0,731-0,790$) и существенный избыток гомозигот у зародышей. Отмечена флуктуация генетической структуры зародышей и пула отцовских гамет в урожае семян разных лет.

© И.И. КОРШИКОВ, Е.А. МУДРИК, 2006

ISSN 0564-3783. Цитология и генетика. 2006. № 3

Введение. Анализ возрастной динамики популяционных генофондов важен как для познания механизмов, обеспечивающих стабильное воспроизводство генетического разнообразия в ряду поколений, так и для практического приложения по его сохранности. Особенно актуально раскрытие закономерностей формирования баланса интеграции и дифференциации популяционных генофондов у редких и исчезающих видов. В пространственно ограниченных, нередко изолированных, популяциях этих видов с невысокой воспроизводительной способностью в процессе смены поколений возможна эрозия и смещение оптимума их генного разнообразия. Этому также могут способствовать неэффективная численность популяции, внутренняя фрагментация или семейственность, ограничивающие панмиксию, что приводит к изменению соотношения между инбридингом и аутбридингом [1, 2]. На демографическую структуру, а соответственно генетическое разнообразие малочисленных популяций перекрестно опыляемых многолетних растений, могут влиять неблагоприятные климатические факторы, также ограничивающие свободное опыление и снижающие семенную продуктивность растений [3, 4]. Условия опыляемости растений зависят не только от факторов внешней среды, но и от степени фенологической изоляции деревьев внутри популяции из-за разных календарных сроков развития их мужских и женских генеративных структур [3, 5]. Кроме того, у разновозрастных внутрипопуляционных групп древесных растений обнаруживается неодинаковый уровень генетической изменчивости [2, 6], что также может отражаться на генетической структуре семенного потомства [5, 7, 8].

Цель настоящей работы — анализ гетерогенности генетической структуры семенного потомства в разные годы у растений двух возрастных категорий небольшой изолированной популяции охраняемого в Украине вида — сосны меловой (*Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom).

Материалы и методы. В исследовании использовали семена, самостоятельно собранные в 2003 и 2004 гг. с генеративно молодых (20—35 лет) и генеративно средних (40—80 лет) деревьев *P. cretacea* в популяции (60,5 га), расположенной на территории Национально-

Частоты аллелей и наблюдаемая гетерозиготность в выборках разновозрастных материнских деревьев в популяции *Pinus cretaea* в Донбассе и зародышей их семян урожаях двух лет, частоты аллелей отцовских гамет

Локус	Аллель	Молодые растения						Средневозрастные растения					
		2003 г.			2004 г.			2003 г.			2004 г.		
		Мр	Зс	Ог	Мр	Зс	Ог	Мр	Зс	Ог	Мр	Зс	Ог
Gdh	null	0,026	0,016	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1,00	0,816	0,797	0,797	0,824	0,805	0,794	0,759	0,796	0,778	0,732	0,784	0,821
	1,12	0,158	0,187	0,203	0,176	0,195	0,206	0,241	0,204	0,222	0,268	0,216	0,179
	H _o	0,368	0,309	—	0,353	0,257	—	0,414	0,254	—	0,464	0,317	—
Got-2	1,00	0,605	0,601	0,601	0,588	0,618	0,662	0,603	0,660	0,651	0,679	0,690	0,714
	1,12	0,395	0,399	0,399	0,412	0,382	0,338	0,397	0,340	0,349	0,321	0,310	0,286
	H _o	0,579	0,434	—	0,706	0,397	—	0,517	0,329	—	0,357	0,371	—
	0,60	0	0,004	0,007	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Got-3	1,00	0,605	0,727	0,825	0,735	0,761	0,816	0,707	0,717	0,767	0,679	0,683	0,616
	1,15	0,184	0,105	0,021	0,030	0,011	0	0,086	0,058	0,028	0,089	0,083	0,080
	1,50	0,211	0,164	0,147	0,235	0,228	0,184	0,207	0,225	0,205	0,232	0,234	0,304
	H _o	0,474	0,336	—	0,412	0,324	—	0,414	0,273	—	0,357	0,219	—
Sod-4	0,90	0,026	0,016	0,024	0	0	0	0,017	0,021	0,021	0,018	0,004	0,009
	1,00	0,974	0,984	0,976	1,00	1,00	1,00	0,983	0,979	0,979	0,982	0,996	0,991
	H _o	0,053	0,016	—	0	0	—	0,034	0,011	—	0,036	0	—
Mdh-2	0,90	0	0	0	0	0	0	0,034	0,028	0,021	0	0	0
	1,00	0,921	0,900	0,908	0,912	0,908	0,868	0,828	0,814	0,799	0,857	0,868	0,879
	1,08	0,079	0,100	0,092	0,088	0,092	0,132	0,138	0,158	0,180	0,143	0,132	0,121
	H _o	0,158	0,200	—	0,176	0,169	—	0,310	0,316	—	0,286	0,228	—
Mdh-3	0,86	0,184	0,208	0,262	0,118	0,107	0,088	0,259	0,220	0,188	0,232	0,199	0,121
	0,94	0	0	0	0	0	0	0	0,007	0,013	0	0	0
	1,00	0,790	0,758	0,723	0,823	0,871	0,905	0,724	0,756	0,791	0,714	0,759	0,839
	1,03	0,026	0,034	0,015	0,059	0,022	0,007	0,017	0,013	0	0,054	0,042	0,040
	1,15	0	0	0	0	0	0	0	0,004	0,008	0	0	0
	H _o	0,316	0,215	—	0,353	0,184	—	0,448	0,385	—	0,464	0,295	—
Acp	0,94	0,342	0,322	0,310	0,235	0,213	0,213	0,241	0,296	0,357	0,214	0,250	0,263
	0,97	0,026	0,012	0	0,088	0,048	0,037	0,052	0,036	0,056	0,036	0,024	0,022
	1,00	0,500	0,546	0,597	0,647	0,724	0,735	0,621	0,592	0,505	0,679	0,661	0,643
	1,02	0,132	0,120	0,093	0,030	0,015	0,015	0,086	0,076	0,082	0,071	0,065	0,072
	H _o	0,684	0,387	—	0,529	0,243	—	0,586	0,337	—	0,571	0,254	—
Lap-1	null	0,027	0,038	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0,95	0,052	0,058	0,054	0,029	0,041	0,059	0,069	0,082	0,092	0,018	0,033	0,054
	0,97	0,027	0,027	0,031	0,029	0,018	0,015	0,035	0,036	0,036	0,018	0,007	0,004
	1,00	0,842	0,869	0,915	0,913	0,923	0,897	0,879	0,874	0,862	0,911	0,922	0,902
	1,05	0,052	0,008	0	0,029	0,018	0,029	0,017	0,008	0,010	0,053	0,038	0,040
	H _o	0,263	0,162	—	0,176	0,125	—	0,172	0,036	—	0,179	0,103	—
Lap-2	0,95	0,211	0,173	0,162	0,118	0,070	0,073	0,207	0,205	0,221	0,089	0,076	0,080
	0,97	0,052	0,050	0,046	0,029	0,015	0,015	0,017	0,013	0,010	0,018	0,020	0,013
	1,00	0,711	0,765	0,792	0,824	0,878	0,890	0,759	0,764	0,769	0,857	0,855	0,862
	1,05	0,026	0,012	0	0,029	0,037	0,022	0,017	0,018	0	0,036	0,049	0,045
	H _o	0,211	0,115	—	0,353	0,191	—	0,172	0,018	—	0,179	0,116	—

Примечание. Мр — материнские растения, Зс — зародыши семян, Ог — отцовские гаметы, H_o — наблюдаемая гетерозиготность.

Аллельная гетерогенность зародышей и отцовских гамет, генотипическая неоднородность зародышей семян урожаев одного и двух лет разновозрастных групп растений *Pinus cretaea* из популяции в Донбассе

Локус	Урожай семян одного года					
	Молодые — средневозрастные растения, Зс 2003 г.			Молодые — средневозрастные растения, Зс 2004 г.		
	А	Г	Ог	А	Г	Ог
Gdh	6,3(2)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Got-2	n.s.	n.s.	n.s.	3,9(1)*	n.s.	n.s.
Got-3	9,9(3)*	16,7(6)*	n.s.	17,2(2)***	17,6(5)**	20,5(2)***
Sod-4	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Mdh-2	12,8(2)**	12,1(3)**	8,0(2)*	n.s.	n.s.	n.s.
Mdh-3	n.s.	22,3(8)**	n.s.	13,3(2)**	17,6(5)**	n.s.
Acp	n.s.	n.s.	8,3(3)*	14,1(3)**	n.s.	8,1(3)*
Lap-1	16,5(4)***	39,7(6)***	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Lap-2	8,9(3)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Локус	Урожай семян двух лет					
	Молодые растения, Зс 2003—2004 гг.			Средневозрастные растения, Зс 2003—2004 гг.		
	А	Г	Ог	А	Г	Ог
Gdh	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Got-2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Got-3	25,0(3)***	26,4(6)***	n.s.	n.s.	n.s.	13,3(2)***
Sod-4	4,4(1)*	n.s.	n.s.	5,1(1)*	n.s.	n.s.
Mdh-2	n.s.	n.s.	n.s.	14,4(2)***	19,1(4)***	8,2(2)*
Mdh-3	11,4(2)**	11,7(5)*	14,7(2)***	12,5(4)*	17,1(8)*	29,6(3)***
Acp	40,2(3)***	35,1(7)***	16,7(3)***	n.s.	n.s.	9,8(3)*
Lap-1	16,4(4)**	24,3(7)***	n.s.	25,9(3)***	23,2(6)***	11,5(3)**
Lap-2	22,2(3)***	22,3(5)**	10,3(3)*	34,0(3)***	27,6(7)***	176,1(3)***

Примечания. 1. В скобках указаны числа степеней свободы. Различия достоверны при * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$, n.s. — различия незначительны. 2. А — аллели, Г — генотипы, Ог — отцовские гаметы.

го природного парка «Святые Горы». Урожай шишек и количество в них семян в годы наших наблюдений были низкими. В первый год исследований шишки были собраны с 29 средневозрастных и 19 молодых промаркированных нами растений. Во второй год исследований у маркированных растений урожай шишек был только у 18 и 10 соответственно, поэтому в 2004 г. в эти выборки были дополнительно введены 10 и 7 деревьев.

Для определения генотипа материнского дерева в электрофоретическом анализе использовали 7—8 семян, у которых также определяли генотип зародыша. Электрофорез ферментов, экстрагируемых отдельно из эндосперма и за-

родыша каждого семени, проводили параллельно в вертикальных пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля [9]. Условия экстракции ферментов и проведения электрофореза и гистохимического окрашивания ферментов, идентификация аллелей и их номенклатура подробно описаны нами ранее [10]. В исследовании были задействованы шесть ферментных систем: глутаматдегидрогеназа (GDH), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT), супероксиддисмутаза (SOD), кислая фосфатаза (ACP), лейцинаминопептидаза (LAP) и малатдегидрогеназа (MDH), удовлетворительное электрофоретическое разделение изоферментов которых стабильно достигалось как при анализе

Таблица 3

Значения коэффициента инбридинга особи относительно популяции (F_{is}) для выборок зародышей семян урожаяв двух лет разновозрастных деревьев в популяции *Pinus cretacea* в Донбассе

Локус	Молодые деревья		Средневозрастные деревья	
	Зс 2003 г.	Зс 2004 г.	Зс 2003 г.	Зс 2004 г.
Gdh	0,063	0,180*	0,218**	0,068
Got-2	0,096	0,159	0,268***	0,134
Got-3	0,226	0,123	0,368***	0,536***
Sod-4	0,484**	0	0,743***	1,000***
Mdh-2	-0,111	-0,012	-0,015**	0,006
Mdh-3	0,435***	0,199*	-0,013**	0,230***
Asp	0,509***	0,433***	0,393***	0,487***
Lap-1	0,325**	0,142***	0,843***	0,303***
Lap-2	0,698***	0,141**	0,794***	0,554***
Среднее Зс	0,272	0,137	0,360	0,332
Среднее Мр	0,018	-0,120	0,038	0,006

Примечания. 1. Над значениями F_{is} отмечены достоверные случаи отклонения от равновесия Харди-Вайнберга. * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$. 2. Мр — материнские растения, Зс — зародыши семян.

эндоспермов, так и зародышей. Для определения внутривидовой дифференциации применяли традиционные популяционно-генетические показатели [11, 12], аллельную и генотипическую гетерогенность оценивали с помощью χ^2 -теста [13]. При статистической обработке электрофоретических данных использовали пакет компьютерных программ BIOSYS-1 [14]. Одно- (t_s) и многолокусную (t_m) оценку степени перекрестного опыления осуществляли в программе MLTR [15].

Результаты исследований и их обсуждение. Из десяти задействованных в анализе изоферментных локусов у *P. cretacea* девять были полиморфными, а локус Got-1 — мономорфным как в выборках материнских растений, так и в выборках зародышей семян. В общих выборках молодых и средневозрастных деревьев установлено соответственно 28 и 27 аллелей полиморфных локусов, в выборках зародышей семян урожая 2003 г. — 29 и 25, семян урожая 2004 г. — 29 и 26 (табл. 1). Между материнскими растениями обеих возрастных категорий и их потомством разных лет не установлено дос-

товерной аллельной гетерогенности, а генотипическая неоднородность отмечена по 1—2 разным локусам и связана с увеличением доли гомозиготных генотипов в потомстве, а также появлением новых генотипов в результате перекрестного опыления. Средняя наблюдаемая гетерозиготность материнских деревьев по каждому из девяти полиморфных локусов была, за редким исключением (Mdh-2), существенно выше, чем гетерозиготность зародышей их семян.

Генетическая структура обеих возрастных групп деревьев воспроизводится в их семенном потомстве урожаяв двух последовательных лет. Существенных отличий в частотах аллелей в выборках материнских деревьев и зародышей семян не было, а значимые генотипические различия касались 1—2 локусов. Однако для зародышей семян урожая одного года разных возрастных групп растений характерна высокая аллельная и генотипическая гетерогенность (табл. 2). Еще большие отличия выявлены в генетической структуре зародышей урожаяв двух последовательных лет каждой из возрастных групп растений. В частотах аллелей пыльцы, опыляющей семязачатки с последующим развитием полноценных зародышей, в урожае семян одного года разновозрастных групп деревьев также обнаружены достоверные отличия по 2 локусам, а в урожае разных лет одновозрастных групп растений — по 3—4 локусам. Очевидно, что в формирование генетической гетерогенности зародышей семян урожаяв двух последовательных лет одной или разных возрастных групп деревьев в популяции *P. cretacea* вносят вклад материнские мегаспоры и отцовские гаметы. По всей видимости, генетическая неоднородность урожая семян в разные годы в большей мере определяется условиями опыления растений, чем демографической структурой популяции.

Выделенные выборки растений из популяции *P. cretacea* имели равновесное соотношение генотипов, так как ни по одному из анализируемых локусов не установлено значимых отклонений в фактическом распределении генотипов от теоретически ожидаемого согласно закону Харди-Вайнберга. Противоположная картина характерна для выборок зародышей, где достоверные отклонения отмечены по 5

Таблица 4

Значения основных показателей генетического полиморфизма в разновозрастных выборках растений и зародышей их семян в разные годы в популяции *Pinus cretaea* в Донбассе (по десяти изоферментным локусам)

Выборка	Объем выборки, шт.	Доля полиморфных локусов (P_m)	Среднее число аллелей на локус	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта (F)
				ожидаемая (H_E)	наблюдаемая (H_O)	
Молодые растения						
Мр 2003	19	0,900	2,900	$0,323 \pm 0,031$	$0,311 \pm 0,030$	0,038
Зс 2003	149	0,900	3,000	$0,304 \pm 0,012$	$0,207 \pm 0,011$	0,319
Мр 2004	17	0,800	2,600	$0,263 \pm 0,031$	$0,306 \pm 0,031$	-0,163
Зс 2004	136	0,800	2,600	$0,235 \pm 0,011$	$0,189 \pm 0,010$	0,196
Средневозрастные растения						
Мр 2003	29	0,900	2,800	$0,318 \pm 0,025$	$0,307 \pm 0,025$	0,034
Зс 2003	267	0,900	3,000	$0,309 \pm 0,009$	$0,202 \pm 0,008$	0,346
Мр 2004	28	0,900	2,700	$0,293 \pm 0,025$	$0,289 \pm 0,025$	0,014
Зс 2004	224	0,800	2,700	$0,276 \pm 0,009$	$0,190 \pm 0,008$	0,312

Примечание. Мр — материнские растения, Зс — зародыши семян.

локусам в урожае семян разных лет у молодых и по 6—9 локусам у средних генеративных деревьев (табл. 3). Все значимые отклонения в фактическом распределении генотипов зародышей от равновесия Харди-Вайнберга были связаны, за исключением двух случаев (Mdh-2 и Mdh-3), с эксцессом гомозигот. Недостаток гетерозигот согласно средним значениям коэффициента инбридинга особи относительно популяции (F_{IS}) в анализируемых выборках зародышей варьирует от 13,7 до 36 %, что во много раз больше, чем в выборках материнских растений (от -4,2 до 3,0%). Дефицит гетерозигот и связанные с ним отклонения от генотипического равновесия Харди-Вайнберга отмечены на ранних онтогенетических стадиях у многих видов хвойных [2, 6].

Существенный недостаток гетерозигот в выборках зародышей подтверждают высокие положительные значения индекса фиксации Райта (табл. 4). Для всех четырех выборок зародышей в отличие от растений характерна существенная разница между средними значениями наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности. Среднее значение наблюдаемой гетерозиготности (H_O) у зародышей на 33,4—38,2% ниже, чем у растений. У хвойных инбредное потомство, как правило, элиминирует на ранних стадиях онтогенеза, и по достиже-

Таблица 5

Значения коэффициента перекрестного опыления разновозрастных групп растений в популяции *Pinus cretaea* в Донбассе

Выборка растений	Год исследований	t_s	t_m
Генеративно молодые	2003	$0,564 \pm 0,095$	—
	2004	$0,687 \pm 0,063$	$0,790 \pm 0,060$
Генеративно средние	2003	$0,371 \pm 0,061$	—
	2004	$0,505 \pm 0,050$	$0,731 \pm 0,042$

нии репродуктивной фазы развития под давлением балансирующего отбора в нативных популяциях устанавливается равновесное соотношение генотипов в соответствии с законом Харди-Вайнберга [1, 2, 6]. Наличие такого равновесного состояния установлено нами у генеративно молодых и средних растений в популяции *P. cretaea*.

Возникновение эксцесса гомозигот у зародышей хвойных в первую очередь связывают с инбридингом [1, 2, 6]. Наши расчеты коэффициента ауткроссинга с помощью одно- (t_s) и многолокусной (t_m) оценки [15] обнаруживают его низкие значения у генеративно молодых и средних растений в популяции *P. cretaea* (табл. 5). Превышение значения t_m над t_s связывают с семейственной структурой популя-

ции [6], что, судя по установленным нами показателям, также свойственно изучаемой популяции *P. cretacea*.

Расчетные значения коэффициентов F_{ST} и G_{ST} , характеризующих подразделенность изучаемых выборок растений и зародышей их семян, свидетельствуют, что более 99 % генетической изменчивости находится внутри анализируемых выборок. На межвыборочную долю генетической изменчивости у растений приходится 0,5–0,6 %, у зародышей семян урожаев двух лет разных возрастных групп растений 0,2–0,4 %, а наибольшее (0,9 %) — для урожаев разных лет молодых растений. Коэффициент генетической дистанции Нея [12] между выборками растений был также низким: 0,003–0,007. В таких же пределах изменялись его значения и для выборок зародышей. Следовательно, выраженной генетической дифференциации между молодыми и средневозрастными деревьями в популяции *P. cretacea*, несмотря на невысокую ее плотность, не существует. Возможно, она появляется на поздних этапах онтогенеза растений за счет элиминации наименее жизнеспособных особей. Наличие слабой генетической дифференциации выборок зародышей в урожае семян двух последовательных лет обеих возрастных групп растений указывает на то, что семенное потомство молодых и средних генеративных деревьев имеет высокую степень генетического сродства, а значит равноценно для формирования генетической структуры последующих поколений *P. cretacea*.

В пределах каждой одновозрастной группы растений в популяции *P. cretacea* установлена генетическая гетерогенность пула отцовских гамет в зародышах семян урожаев 2003 и 2004 гг. Коэффициент генетической дистанции Нея для пула отцовских гамет двухлетних урожаев у молодых растений составил 0,008, а у средневозрастных — 0,009. По всей видимости, эта гетерогенность определяется флуктуациями системы скрещивания в популяции в разные годы.

Таким образом, генетический процесс в небольшой изолированной популяции *P. cretacea* протекает через этапы смещения соотношения инбридинга и аутбридинга на стадии зародышей семян с последующим его выравнива-

нием у репродуктивно молодых и средних категорий деревьев. Близкие значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности в двух разновозрастных выборках растений, состав которых в два года исследований был разным, свидетельствует, что очевидно у этих категорий деревьев под действием стабилизирующего отбора формируется адаптивная популяционная структура генофонда и оптимум гетерозиготности *P. cretacea*.

Авторы выражают благодарность заместителю директора по научной части Национального парка «Святые Горы» канд. с.-х. наук П.Т. Журовой за содействие в сборе семенного материала *P. cretacea*.

SUMMARY. The article provides the analysis of the maintenance stability of genetic structure of generatively young and middle-aged trees in seed progenies formed during two years in Donbass population of *Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. protected in Ukraine. The analysis has been carried out at 10 allozyme loci. Allele and genotype diversity of the trees is reproduced annually in seed progenies in spite of the low values of outcrossing coefficient ($t_s = 0,371-0,687$; $t_m = 0,731-0,790$) and significant excess of homozygotes in the embryos. Genetic structure fluctuations are observed in embryos and in the pool of paternal gametes in seed progenies of different years.

РЕЗЮМЕ. За десятима алозимними локусами проведено аналіз стабільності підтримання у насіннєвому потомстві (зародки) врожаїв двох років генетичної структури генеративно молодих та середніх дерев у донбаській популяції *Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom., що охороняється в Україні. Аелельна та генотипічна різноманітність дерев щороку відтворюється у врожаї насіння, незважаючи на невеликі значення коефіцієнта ауткросингу ($t_s = 0,371-0,687$; $t_m = 0,731-0,790$) та суттєвий надлишок гомозигот у зародках. Відзначено флуктуацію генетичної структури зародків і пулу батьківських гамет у врожаї насіння різних років.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. — М.: ИКЦ «Академкнига» 2003. — 431 с.
2. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю.П. Алтухова. — М.: Наука, 2004. — 619 с.
3. King J.N., Dancik B.P., Dhir N.K. Genetic structure and mating system of white spruce (*Picea glauca*) in a seed production area // Can. J. Forest Res. — 1984. — 14. — P. 639–643.

4. Некрасова Т.П. Изменчивость числа семян в шишках сосны от опыления // Лесоведение. — 1986. — № 1. — С. 38—42.
5. Chaisurisri K., Mitton J.B., El-Kassaby Y.A. Variation in the mating system of Sitka Spruce (*Picea sitchensis*) — evidence for partial assortative mating // Amer. J. Bot. — 1994. — 81. — P. 1410—1415.
6. Политов Д.В., Крутовский К.В., Алтухов Ю.П. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов // Генетика. — 1992. — 28, № 1. — С. 93—114.
7. Коршиков И.И., Калафат Л.А. Сравнительное изучение аллозимного полиморфизма в группах деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с разной семенной продуктивностью // Цитология и генетика. — 2004. — 38, № 2. — С. 9—14.
8. Коршиков И.И., Мудрик Е.А., Терлыга Н.С. Анализ генетической гетерогенности зародышей семян у деревьев с разной семенной продуктивностью в популяции сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) в Крыму // Цитология и генетика. — 2005. — 39, № 2. — С. 27—33.
9. Davis B.J. Disk electrophoresis. 2. Methods and application to human serum proteins // Ann. N.Y. Acad. Sci. — 1964. — 121. — P. 404—427.
10. Коршиков И.И., Терлыга Н.С. Генетическая изменчивость сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) в природных популяциях Крыма и искусственных насаждениях Кривбасса // Цитология и генетика. — 2000. — 34, № 6. — С. 21—29.
11. Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // Evolution. — 9. — P. 395—420.
12. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. — 1972. — 106. — P. 283—292.
13. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
14. 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.
15. Ritland K. Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci // Heredity. — 2002. — 88. — P. 221—228.

Поступила 10.10.05