

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ УСТОЙЧИВОЙ К КОРНЕВОЙ ГУБКЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ИСКУССТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ



Проведен сравнительный анализ аллозимного варьирования по 18 локусам трех степных природных популяций *Pinus sylvestris* L. и выборки 36 устойчивых деревьев из искусственных насаждений в очагах поражения корневой губкой (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.). Устойчивые деревья характеризуются наименьшей долей полиморфных аллозимных локусов, меньшим количеством аллелей и генотипов, а также близким к среднепопуляционному уровню наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности. По составу и частотам мультилокусных генотипов (*Dia-1*, *Lap-1*, *Acp*), вносящих наибольший вклад в подразделенность исследуемых древостоев, выборка устойчивых деревьев заметно отличалась от природных популяций.

© И.И. КОРШИКОВ, А.Е. ДЕМКОВИЧ, 2008

**Введение.** Искусственные насаждения сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) часто поражаются корневой губкой (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), особенно в степной и лесостепной зонах Украины. В локальных очагах развития этого патогена наблюдается массовая гибель растений, хотя отдельные особи выживают. Это можно объяснить тем, что растения в популяциях и насаждениях обладают различной степенью иммунитета. Эти толерантные индивидуумы ценны как для выяснения генетики иммунитета, так и для селекции на устойчивость к патогенным факторам. Следует отметить, что генетические аспекты иммунитета и механизмы поддержания устойчивости лесных экосистем остаются недостаточно разработанными, несмотря на длительную историю изучения механизмов патогенеза древесных растений. В ряде публикаций показана определенная взаимосвязь между аллозимным полиморфизмом и устойчивостью растений к болезням и вредителям [1–3].

Корневая губка, поражая растения *P. sylvestris*, действует как очень жесткий фактор естественного отбора наиболее устойчивых генотипов. Любой отбор обычно приводит к снижению уровня генетического разнообразия в природных или искусственных группировках растений [4]. С популяционно-генетических позиций интересным представляется выяснение особенностей генетической структуры растений *P. sylvestris*, выживших в очагах поражения этим патогеном. Важно установить, сохраняется ли у этой совокупности устойчивых деревьев уровень полиморфизма, свойственный природным популяциям, или он смещается в какую-то определенную сторону.

Цель нашей работы – сравнение генетической структуры выборки устойчивых к корневой губке деревьев *P. sylvestris* из очага поражения с выборками растений из природных популяций этого вида по варьированию аллозимов.

**Материалы и методы.** Здоровые шишки с 36 устойчивых к корневой губке деревьев *P. sylvestris* были собраны нами в очагах поражения в кварталах искусственных сосновых лесов Краснолиманского гослесхоза на севере Донецкой области. Сборы шишек проводили в 26-м и 60-м кварталах Ямпольского и Торского лесничеств соответственно. В сравнительных исследованиях были задействованы еще три степные природные популяции *P. sylvestris*, не

Таблица 1  
Аллельная гетерогенность природных популяций (В, Г, ИХ) и выборки устойчивых (У) к *Heterobasidion annosum* деревьев искусственных насаждений *Pinus sylvestris*

Локус, аллель	В-Г-ИХ	У-В-Г-ИХ
Lap-1		
0.95	n.s.	11,69 (3) **
0.97	n.s.	n.s.
1.00	n.s.	n.s.
1.05	—	n.s.
Для локуса	n.s.	18,82 (9) *
Dia-1		
1.00	n.s.	n.s.
0.85	7,82 (2) *	10,59 (3) *
0.90	n.s.	n.s.
1.00	n.s.	n.s.
1.15	12,99 (2) **	20,03 (3) ***
Для локуса	24,64 (8) **	35,71 (12) ***
Dia-2		
0.90	n.s.	n.s.
1.00	7,28 (2) *	9,04 (3) *
1.10	n.s.	10,39 (3) *
Для локуса	n.s.	12,84 (6) *
Dia-4		
0.89	n.s.	n.s.
1.00	n.s.	8,09 (3) *
1.10	6,54 (2) *	11,73 (3) **
Для локуса	10,44 (4) *	15,92 (6) *
Asp		
0.94	n.s.	8,62 (3) *
0.97	n.s.	n.s.
1.00	8,89 (2) *	9,98 (3) *
1.02	32,50 (2) ***	52,13 (3) ***
Для локуса	40,04 (6) ***	60,45 (9) ***

Примечание. Здесь и в табл. 2 в скобках указаны числа степеней свободы. Различия достоверны при: \*  $P < 0,05$ , \*\*  $P < 0,01$ , \*\*\*  $P < 0,001$ , n.s. — различия несущественны.

пораженные корневой губкой: одна на территории Изюмского лесничества в Харьковской области (ИХ 46 деревьев) и две в Луганской области в районе Северодонецка (В — 54 и Г — 25 деревьев).

Для определения генотипа материнского дерева в электрофоретическом анализе использовали 7–8 семян. Электрофорез ферментов, экстрагируемых из эндосперма каждого семени, проводили в вертикальных пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля [5]. Условия экстракции, электрофоретического разделения и

гистохимического окрашивания ферментов, идентификация аллелей и их номенклатура подробно описаны нами ранее [6]. В исследовании были задействованы восемь ферментных систем: глутаматдегидрогеназа (GDH, К.Ф. 1.4.1.2), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, К.Ф. 2.6.1.1), алкогольдегидрогеназа (ADH, К.Ф. 1.1.1.1), диафораза (DIA, К.Ф. 1.6.4.3), супероксиддисмутаза (SOD, К.Ф. 1.15.1.1), кислая фосфатаза (ACP, К.Ф. 3.1.3.2), лейцинаминопептидаза (LAP, К.Ф. 3.4.11.1) и малатдегидрогеназа (MDH, К.Ф. 1.1.1.37). Для определения внутривидовой дифференциации применяли традиционные популяционно-генетические показатели [7, 8]. Аллельную и генотипическую гетерогенность оценивали с помощью  $\chi^2$ -теста [9]. При статистической обработке электрофоретических данных использовали пакет компьютерных программ BIOSYS-1 [10], GenAIEX 6 [11].

#### Результаты исследований и их обсуждение.

В объединенной выборке из 161 исследуемого растения выявлено 54 аллельных варианта 18 анализируемых локусов. У 36 устойчивых деревьев установлено 37 аллелей, что составило 68,5 % их числа, и только один аллель — Lap<sup>1.05</sup> встречался исключительно в этой выборке. Для всех исследуемых растений описано 70 генотипов, а для выборки устойчивых — 40, или 57,1 %, из них 3 генотипа встречались только в этой выборке растений. Наблюдаемое соотношение генотипов в выборке устойчивых деревьев по одному из локусов (Mdh-3) существенно отличалось от ожидаемого равновесия Харди-Вайнберга. У анализируемых растений природных популяций локусов с достоверными отклонениями в распределении генотипов было по три, причем не всегда они были одними и теми же в разных популяциях.

Частоты преобладающего аллеля (1.00) по всем полиморфным локусам во всех исследуемых выборках растений были выше 0,500. В трех популяциях *P. sylvestris* статистически достоверные различия в частотах аллелей по  $\chi^2$ -критерию установлены в целом для трех локусов — Dia-1, Dia-4 и Asp (табл. 1). Значимая гетерогенность была свойственна пяти аллелям упомянутых локусов, а также еще одному аллелю локуса Dia-2. Из этих шести аллелей два были преобладающими (1.00). Между вы-

боркой устойчивых деревьев и природными популяциями *P. sylvestris* отмечена более существенная неоднородность в аллельных частотах. Она была выявлена в целом для пяти локусов — Lap-1, Dia-2 и Dia-1, Dia-4 и Asp. Всего аллелей, по частотам которых в этом варианте сравнения установлена значимая гетерогенность, было десять, из которых три были преобладающими.

Существенные различия в частотах генотипов при сравнении только природных популяций и их с выборкой устойчивых деревьев в целом установлена для пяти локусов — Got-2, Dia-1, Dia-4, Adh-1 и Asp (табл. 2). Природные популяции значительно различались в частотах 14 генотипов, а при сравнении с выборкой устойчивых деревьев — по этим же 14 генотипам и еще четырем, три из которых относятся к локусу Dia-4 и один к локусу Asp.

Выборка устойчивых деревьев характеризуется наименьшим количеством аллелей и генотипов в расчете на один локус и наименьшей долей полиморфных локусов по сравнению с природными популяциями (табл. 3). По уровню наблюдаемой гетерозиготности значимых отличий между изучаемыми древостоями не выявлено, хотя наименьшая ожидаемая гетерозиготность была отмечена в выборке устойчивых деревьев ( $H_E = 0,201$ ). Индекс фиксации Райта и коэффициент инбридинга особи относительно популяции (выборки) указывает на то, что для группы устойчивых деревьев свойствен больший избыток гетерозигот ( $F_{IS} = -0,066$ ), чем в целом для популяций ( $F_{IS} = -0,004$ ).

По генетической дифференциации, согласно значениям генетической дистанции Неи ( $D_N$ ) [8], выборка устойчивых деревьев соответствовала уровню популяционной. Так, для трех исследованных популяций значения  $D_N$  составляли 0,006–0,015, а для выборки устойчивых деревьев и популяций — 0,008–0,012.

С помощью расчетных значений коэффициента инбридинга популяции относительно всего вида ( $F_{ST}$ ), а также доли межпопуляционного разнообразия ( $G_{ST}$ ) был проведен анализ подразделенности популяций и выборки устойчивых деревьев (табл. 4). Согласно средним значениям  $F_{ST}$  и  $G_{ST}$  на межпопуляционное генетическое разнообразие, а также подразделенность естественных популяций и выборки устойчивых

Таблица 2  
Генотипическая гетерогенность природных популяций (В, Г, ИХ) и выборки устойчивых (У) к *Heterobasidion annosum* деревьев искусственных насаждений *Pinus sylvestris*

Локус, аллель	В-Г-ИХ	У-В-Г-ИХ
Got-2 <sup>0.00/1.00</sup>	n.s.	n.s.
Got-2 <sup>0.00/1.12</sup>	12,3 (2) **	16,63 (3) ***
Got-2 <sup>1.00/1.00</sup>	7,38 (2) *	8,87 (3) *
Got-2 <sup>1.00/1.12</sup>	n.s.	n.s.
Got-2 <sup>1.12/1.12</sup>	n.s.	n.s.
Got-2 <sup>1.20/1.00</sup>	n.s.	n.s.
Got-2 <sup>1.12/1.20</sup>	n.s.	n.s.
Для локуса	22,96 (12) *	31,11 (18) *
Dia-1 <sup>0.00/0.90</sup>	n.s.	n.s.
Dia-1 <sup>0.85/0.85</sup>	n.s.	n.s.
Dia-1 <sup>0.85/0.90</sup>	n.s.	n.s.
Dia-1 <sup>0.90/0.90</sup>	n.s.	n.s.
Dia-1 <sup>0.90/1.00</sup>	7,44 (2) *	12,26 (3) **
Dia-1 <sup>1.00/1.00</sup>	n.s.	n.s.
Dia-1 <sup>1.00/1.15</sup>	9,04 (2) *	14,40 (3) **
Dia-1 <sup>1.15/1.15</sup>	8,84 (2) *	13,23 (3) **
Dia-1 <sup>0.00/1.15</sup>	8,84 (2) *	13,23 (3) **
Для локуса	34,52 (16) **	51,47 (24) ***
Dia-4 <sup>0.89/1.00</sup>	n.s.	8,90 (3) *
Dia-4 <sup>1.00/1.00</sup>	n.s.	8,38 (3) *
Dia-4 <sup>0.89/0.89</sup>	n.s.	n.s.
Dia-4 <sup>0.89/1.00</sup>	—	10,20 (3) *
Dia-4 <sup>1.00/1.10</sup>	7,30 (2) *	13,21 (3) **
Для локуса	16,16 (6) *	37,18 (12) ***
Lap-1 <sup>0.95/0.95</sup>	n.s.	n.s.
Lap-1 <sup>0.95/1.00</sup>	9,28 (2) **	21,33 (3) ***
Lap-1 <sup>0.97/1.00</sup>	n.s.	n.s.
Lap-1 <sup>1.00/1.00</sup>	9,49 (2) **	13,43 (3) **
Lap-1 <sup>1.05/1.05</sup>	—	n.s.
Для локуса	12,696 (6) *	32,002 (12) **
Adh-1 <sup>0.89/1.00</sup>	n.s.	n.s.
Adh-1 <sup>1.00/1.00</sup>	n.s.	n.s.
Adh-1 <sup>1.00/1.02</sup>	7,11 (2) *	8,2 (3) *
Adh-1 <sup>1.00/1.08</sup>	n.s.	n.s.
Adh-1 <sup>1.05/1.00</sup>	13,92 (2) ***	20,44 (3) ***
Для локуса	25,71 (8) **	35,78 (12) ***
Asp <sup>0.94/1.00</sup>	7,66 (2) *	13,60 (3) **
Asp <sup>1.00/1.00</sup>	13,36 (2) **	13,43 (3) **
Asp <sup>1.00/1.02</sup>	11,70 (2) **	18,17 (3) ***
Asp <sup>0.94/0.94</sup>	n.s.	n.s.
Asp <sup>0.97/0.97</sup>	n.s.	7,94 (3) *
Asp <sup>0.97/1.00</sup>	—	n.s.
Для локуса	28,57 (8) ***	45,84 (12) ***

деревьев *P. sylvestris* приходится только 1,4–1,8 % его генетического варьирования.

Наибольший вклад в подразделенность как популяций, так и по отношению к ним выборки устойчивых деревьев вносят три локуса – *Asp*, *Lap-1* и *Dia-1*. Значения  $F_{ST}$  и  $G_{ST}$  по этим трем локусам, как правило, в 2 раза и более выше, чем средние значения этих коэффициентов по совокупности всех 18 локусов. По мнению Алтухова [4], такие локусы находятся под влиянием локального дизруптивного отбора  $F_{ST}$  и  $G_{ST}$ . Локусы, имеющие средние значения этих коэффициентов, – нейтральны, а с низкими значениями – подвержены балансирующему отбору. По всей видимости, генети-

ческие отличия между устойчивыми растениями и природными популяциями могут в первую очередь определяться как отдельными локусами, подверженными дизруптивному отбору, так и их мультилокусными сочетаниями.

Для выяснения справедливости этого предположения был проведен анализ состава и частот мультилокусных генотипов *Dia-1*, *Lap-1*, *Asp*. Сведений о сцеплении этих локусов в литературе мы не нашли [12]. В объединенной совокупности из 161 растения установлены 33 мультилокусных генотипа этих трех локусов (рисунок). В выборке устойчивых деревьев их было заметно меньше – всего 13, или 39,4 % общего количества. От 11 до 20 таких генотипов

Таблица 3

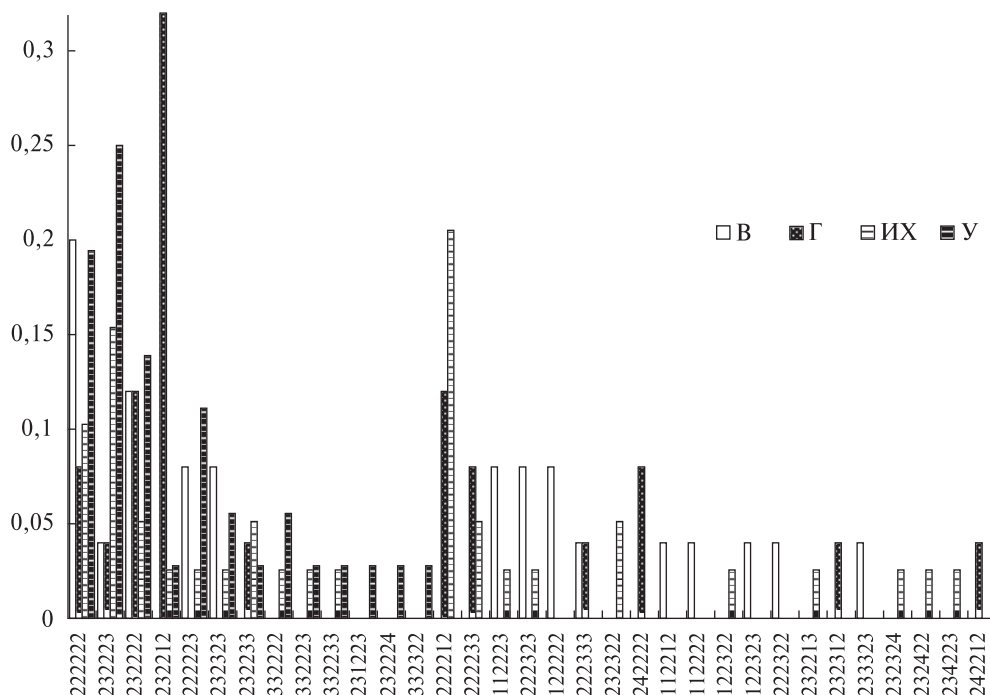
Значения основных показателей генетического полиморфизма природных популяций (В, Г, ИХ) и выборки устойчивых (У) к *Heterobasidion annosum* деревьев искусственных насаждений *Pinus sylvestris*

Выборка устойчивых деревьев и популяций	Доля полиморфных локусов (P <sub>99</sub> )	Среднее количество на локус		Гетерозиготность		Индекс фиксации Райта (F)
		аллелей (A)	генотипов (P <sub>g</sub> )	средняя ожидаемая (H <sub>E</sub> )	средняя наблюдаемая (H <sub>O</sub> )	
У	0,778	2,056	2,222	0,201 ± 0,014	0,225 ± 0,014	-0,119
В	0,833	2,389	2,778	0,231 ± 0,013	0,216 ± 0,012	0,065
Г	0,833	2,222	2,667	0,221 ± 0,017	0,225 ± 0,016	-0,018
ИХ	0,833	2,667	2,944	0,221 ± 0,013	0,228 ± 0,013	-0,032

Таблица 4

Показатели F-статистики Райта и G-статистики Неи для природных популяций (В, Г, ИХ) и выборки устойчивых (У) к *Heterobasidion annosum* деревьев искусственных насаждений *Pinus sylvestris*

Локус	F <sub>IS</sub>				F <sub>ST</sub>		G <sub>ST</sub>	
	У	В	Г	ИХ	В-Г-ИХ	У-В-Г-ИХ	В-Г-ИХ	У-В-Г-ИХ
Gdh	-0,287	-0,067	0,107	0,003	0,013	0,013	0,010	0,010
Got-1	-0,006	-0,014	-0,020	0,001	0,005	0,004	0,005	0,004
Got-2	-0,046	-0,013	-0,206	-0,037	0,016	0,008	0,018	0,010
Got-3	0,071	0,170	-0,250	-0,159	0,009	0,009	0,010	0,010
Sod-4	0,000	-0,039	-0,064	-0,022	0,003	0,003	0,012	0,012
Mdh-2	-0,051	-0,020	-0,073	-0,069	0,009	0,009	0,009	0,009
Mdh-3	-0,333	-0,126	-0,422	-0,160	0,016	0,025	0,017	0,025
Dia-1	-0,165	0,340	0,057	0,009	0,040	0,030	0,045	0,031
Dia-2	-0,034	0,057	0,106	-0,944	0,017	0,020	0,021	0,023
Dia-4	-0,122	-0,053	-0,776	1,000	0,015	0,012	0,027	0,029
Lap-1	-0,039	-0,125	-0,042	-0,083	0,023	0,042	0,038	0,056
Lap-2	0,156	-0,059	0,273	-0,083	0,009	0,006	0,019	0,016
Adh-1	-0,111	-0,132	-0,042	-0,039	0,011	0,014	0,011	0,012
Adh-2	-0,051	0,332	0,069	0,160	0,013	0,015	0,015	0,018
Asp	-0,168	0,271	0,454	0,058	0,057	0,062	0,063	0,062
Среднее	-0,066	0,029	-0,046	-0,020	0,014	0,015	0,018	0,018



Частоты мультилокусных генотипов (по вертикали) по сочетанию локусов Dia-1, Lap-1, Acp природных популяций (В, Г, ИХ) и выборки устойчивых (У) к *Heterobasidion annosum* деревьев искусственных насаждений *Pinus sylvestris*. По горизонтали – мультилокусный генотип; первая и вторая цифры в названии генотипа соответствуют локусу Dia-1, третья и четвертая – локусу Lap-1, пятая и шестая – Acp. Для аллелей использованы числовые обозначения: Dia<sup>1.15</sup> = 1, Dia<sup>1.00</sup> = 2, Dia<sup>0.90</sup> = 3, Dia<sup>0.85</sup> = 4; Lap<sup>1.05</sup> = 1, Lap<sup>1.00</sup> = 2, Lap<sup>0.95</sup> = 3, Lap<sup>0.97</sup> = 4; Acp<sup>1.02</sup> = 1, Acp<sup>1.00</sup> = 2, Acp<sup>0.94</sup> = 3, Acp<sup>0.97</sup> = 4

отмечено в природных популяциях. Представительство мультилокусных генотипов в изучаемых древостоях было заметно гетерогенным, как и их частоты. Доля четырех генотипов в выборке устойчивых деревьев составляла 69,4 %, трех генотипов в популяции ИХ – 46,2 %, трех в популяции Г – 56,0 % и двух в популяции В – 32 %. Из этих представительных генотипов нет ни одного, который бы с повышенной частотой встречался во всех четырех древостоях. Три из 33 установленных генотипов присутствовали только в выборке устойчивых деревьев. По 3–6 редких генотипов, встречающихся с частотой 0,026–0,080, обнаружено в каждой из популяций. Высокое представительство четырех мультилокусных генотипов в выборке устойчивых растений может указывать, что именно в пользу этих генотипов направлен отбор, связанный с поражаемостью растений корневой губкой.

Судя по полученным нами данным, повышенная гетерозиготность растений *P. sylvestris*

по всей совокупности локусов не является решающим фактором в их устойчивости к корневой губке. К примеру, деревья бука (*Fagus sylvatica* L.), устойчивые к паразиту-насекомому (*Cryptococcus jagisuga*), имели меньшую гетерозиготность по 11 аллозимным локусам, чем сильно пораженные [2].

По всей видимости, в нормальных условиях роста и развития и при поражении растений в древостое корневой губкой адаптивное преимущество генотипов с разным сочетанием аллелей одних и тех же полиморфных локусов изменяется. В этом случае гетерозиготность устойчивых растений может мало отличаться от среднепопуляционной, однако генетическая структура по мультилокусным генотипам смещается из-за гибели неустойчивых особей и, соответственно, приводит к потере части генетического разнообразия.

В генетико-селекционных работах на толерантность *P. sylvestris* к корневой губке в качес-

тве маркеров, очевидно, можно использовать выявленные нами четыре мультилокусные комбинации Acp, Lap-1, Dia-1, наиболее часто встречающиеся в выборке устойчивых деревьев. Однако эта предпосылка нуждается в дополнительной экспериментальной проверке для подтверждения повышенной устойчивости именно этих генотипов *P. sylvestris*. Ее вполне можно осуществить в условиях лабораторного опыта на проростках, предварительно проведя их генотипическую паспортизацию, с последующим заражением патогеном.

Таким образом, устойчивые к корневой губке деревья *P. sylvestris* из очага поражения этим патогеном характеризовались меньшим генетическим разнообразием, чем природные популяции, но имели близкие к ним значения средней гетерозиготности. Идентифицированы локусы Acp, Lap-1, Dia-1, которые вносят наибольший вклад в подразделенность устойчивых деревьев в сравнении с природными популяциями, а также наиболее часто встречающиеся у устойчивых деревьев их мультилокусные генотипы.

I.I. Korshikov, A.E. Demkovich

GENOTYPIC PECULIARITIES OF RESISTANT TO ROOT FUNGUS SCOTCH PINE PLANTS IN ARTIFICIAL STANDS OF THE UKRAINIAN STEPPE-ZONE

Comparative analysis of allozyme variability was carried out by 18 loci from such tree-groups as 3 *Pinus sylvestris* L. natural steppe populations and a sample of 36 resistant trees from artificial stands in root fungus (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) damage centres. Resistant trees are characterized by the least portion of polymorphic allozyme loci, by allele and genotype number, and by similar to midpopulational level observed and expected heterozygosity. Resistant tree sample differed from natural populations on composition and frequencies of multi-locus genotypes Dia-1, Lap-1, Acp, which are making the most contribution to researched tree-stands subdivision.

I.I. Коршиков, А.Е. Демкович

ГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ СТІЙКОЇ ДО КОРЕНЕВОЇ ГУБКИ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ В ШТУЧНИХ НАСАДЖЕННЯХ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

Проведено порівняльний аналіз алозимного варіювання за 18 локусами трьох степових природних популяцій *Pinus sylvestris* L. і вибірки 36 стійких дерев в

місцях ураження кореневою губкою (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.). Стійкі дерева характеризуються найменшою часткою поліморфних локусів, меншою кількістю алелів і генотипів, а також близьким до середньопопуляційного рівнем наявної та очікуваної гетерозиготності. За складом і частотами мультилокусних генотипів (Dia-1, Lap-1, Acp), які здійснюють найвагоміший внесок у підрозділеність досліджуваних деревостанів, вибірка стійких дерев помітно відрізнялася від природних популяцій.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Wheeler N.C., Jech K.S. The use of electrophoretic markers in seed orchard research // New. For. — 1992. — 6. — P. 311–328.
2. Gora V., Starke R., Ziehe M. et al. Influence of genetic structures and silvicultural treatments in a beech stand (*Fagus sylvatica*) on the population dynamics of beech scale (*Cryptococcus fagisuga*) // For. Gen. — 1994. — 1, № 3. — P. 157–164.
3. Hattemer H.H., Ziehe M. Genetic control of phenotypic traits with relevance to gene conservation in trees — a survey of methods // Perspectives of Forest Genetics and Tree Breeding in a Changing World / Ed. C. Matyas. — IUFRO World Series. — 1997. — 6. — P. 135–148.
4. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. — 431 с.
5. Davis B.J. Disk electrophoresis. 2. Methods and application to human serum proteins // Ann. N. Y. Acad. Sci. — 1964. — 121. — P. 404–427.
6. Коршиков И.И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. — К.: Наук. думка, 1996. — 272 с.
7. Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // Evolution. — 1969. — 9. — P. 395–420.
8. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. — 1972. — 106. — P. 283–292.
9. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
10. 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.
11. Peakall R., Smouse P.E. 2005. GenA1Ex V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University, Canberra. Available via <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenA1Ex>.
12. Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. — Гомель: ИЛ НАНБ, 2001. — 144 с.

Поступила 02.04.07