

УДК: 575.174.015.3: 582.475.4

СИСТЕМА СКРЕЩИВАНИЯ И ДИНАМИКА АЛЛОЗИМНОЙ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА, *PINUS PUMILA* (PALL.) REGEL

М.М. Белоконов, Ю.С. Белоконов, Д.В. Политов

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН
119991 Москва, ГСП-1, ул. Губкина, 3; e-mail: belokon@vigg.ru

С помощью анализа изоферментов были изучены система скрещивания и возрастная динамика аллозимной гетерозиготности в пяти популяциях кедрового стланика Тихоокеанского региона, являющегося для данного вида зоной оптимума. Образцы семян были собраны на севере Корякии, юге Камчатки и острове Кунашир. Уровни ауткроссинга (t_m) в популяциях варьировали от 0,568 до 0,939. Высокий процент перекрестного опыления отмечен в популяциях Пенжина (север Корякии) и Эссо (центральная часть Камчатки), низкий - в популяциях Вочкажеч и Кабан (юг Камчатки). Вероятно, уровень ауткроссинга зависит от плотности насаждения. В случае популяции Пенжина отсутствие плотных зарослей не создает препятствий для свободного разлета пыльцы. Напротив, в старых, плотных, сомкнутых зарослях (Вочкажеч, Кабан) возрастает вероятность самоопыления за счет оседания значительного количества пыльцы в пределах материнского куста. Для оценки уровней инбридинга среди материнских деревьев и зародышей семян от свободного опыления использовали индекс фиксации Райта. Во всех выборках зародышей наблюдался дефицит гетерозигот. Среди взрослых деревьев в четырех популяциях отмечался эксцесс гетерозигот или состояние близкое к равновесному (в соответствии с ожидаемым из равновесия Харди - Вайнберга). В выборке из Корякии наблюдался дефицит гетерозигот среди взрослых растений. Вероятно, это обусловлено молодым возрастом растений, поскольку данная популяция подвергается антропогенному влиянию в виде повторяющихся пожаров. В целом возрастание уровня гетерозиготности с возрастом, характерное для большинства видов хвойных, обусловлено элиминацией инбредного потомства, а также балансирующим отбором в пользу гетерозигот, который является ключевым фактором в поддержании полиморфизма популяции.

Ключевые слова: *Pinus pumila*, кедровый стланник, структура популяций, гетерозиготность, система скрещивания

The mating system and the temporal dynamics of heterozygosity in five *P. pumila* natural populations from the Pacific region, optimal for the species, were studied using isozyme analysis. Seed samples were collected in northern Koryakia, southern Kamchatka (three samples), and the Kunashir Island (the Kurils). The highest level of outcrossing was observed in the population from Koryakia ($t_m=0,939$) where relatively young and small plants exchange pollen among them. In the case of old, dense and continuous thickets (populations from Kamchatka and Kunashir) the outcrossing level is lower ($t_m=0,919 - 0,568$). It may be caused by considerable pollen sedimentation within maternal trees. Wright's fixation index was used to estimate the level of inbreeding in embryos from dormant seeds resulting from open pollination and in maternal plants. A substantial level of inbreeding was observed in the embryo samples but not in four out of the five adult samples. The inbreeding level at the reproductive age was higher only in the sample from Koryakia, which can be explained by a relatively young age of plants in the population frequently affected by fires. A general increase in heterozygosity in the course of ontogeny, characteristic of other conifers as well, was attributed to elimination of inbred progenies and by balancing selection in favor of heterozygotes, which is a key factor maintaining allozyme polymorphism in populations.

Key words: *Pinus pumila*, dwarf Siberian pine, population structure, heterozygosity, mating system

ВВЕДЕНИЕ

Кедровый стланник, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, - один из ключевых элементов экосистем. Высокая экологическая пластичность позволяет ему заселять разнообразные местообитания, часто не приспособленные для роста других древесных растений.

При этом стланник выступает как вид-эдификатор. Семена стланика – важный кормовой ресурс для птиц и млекопитающих (Тихомиров, 1949, Гроссет, 1959, Моложников, 1975, Хоментовский, 1995). Как показал ряд сравнительных исследований, вид обладает самыми высокими показателями генетического полиморфизма среди сосен и других хвойных (Крутовский и др., 1990, Гончаренко и др., 1991, 1992, Политов и др., 1992, Goncharenko et al., 1993, Politov, Krutovskii, 1994, 2004, Krutovskii et al., 1994, 1995, Tani et al., 1996, Гончаренко, Силян, 1997, Tani et al., 1998, Малюченко и др., 1998, Малюченко, Алтухов, 2001).

Как и большинство хвойных, кедровый стланник

перекрестно-опыляемый вид, с некоторой долей самоопыления, механизмы самостерильности не развиты.

Семена стланика распространяются птицами, что способствует перемешиванию генетического материала внутри популяции и формированию особой групповой (кластерной) структуры насаждения.

В отличие от других сосен, представляющих собой прямостоячие деревья, стланник обладает уникальной кустовидной, стелящейся или щетковидной формой, причем ветви способны полегать под снегом с наступлением морозов. Многие исследователи отмечают его долговечность (по некоторым оценкам до 1000 лет) и практически неограниченную способность к росту за счет укоренения полегающих ветвей и постепенного отмирания старых частей куста (Тихомиров, 1949, Моложников, 1975, Хоментовский, 1995).

Система скрещивания кедрового стланика ранее не изучалась. Целью нашей работы было изучение параметров системы скрещивания в пяти популяциях *P. pumila* из Тихоокеанского региона и сопоставление

их с показателями аллозимной гетерозиготности на разных стадиях жизненного цикла.

**МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ
ИССЛЕДОВАНИЙ**

Растительный материал. Материалом для данного исследования послужили индивидуальные

сборы семян (отдельно от каждой особи) кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel. из пяти локальностей на территории Камчатского края (одна из Корякского автономного округа и три из Камчатской области) и о. Кунашир (Курильские о-ва, Сахалинская область). Названия, сокращенные обозначения и расположение выборок приведены в таблице 1.

Таблица 1 - Изученные выборки и их географическое происхождение

Название выборки	Координаты	N _M /N _S	Регион	Географическое положение	Локальность
Кунашир	43°45' с.ш. 145°30' в.д.	40/320	Сахалинская обл.	юг о. Кунашир	внешний и внутренний склоны кальдеры вулкана Головнина
Вочкажеч	53°05' с.ш. 157°53' в.д.	39/239	Камчатская обл.	юг п-ова Камчатка	подножие г. Вочкажеч с вост. стороны
Кабан	53°27' с.ш. 158°44' в.д.	26/212	Камчатская обл.	юг п-ова Камчатка	нац. природный парк «Нальчево», верх. теч. р. Лев. Нальчева, г. Кабан
Эссо	55°60' с.ш. 158°45' в.д.	34/269	Камчатская обл.	центральная часть п-ова Камчатка	окрестности пос. Эссо
Пенжина	62°28' с.ш. 166°08' в.д.	22/132	Корякский авт. окр.	север Корякии	правый берег р. Пенжины, 8 км ниже по теч. (к западу) от п. Каменское

Примечание: N_M/N_S - число проанализированных материнских растений/семян.

Электрофорез. Для электрофореза изоферментов использовались ткани гаплоидных мегагаметофитов (эндоспермов) и диплоидных зародышей семян. От каждого дерева анализировалось по 6-12 семян.

Электрофорез проводили по стандартным методикам. Использованные буферные системы, условия электрофоретического разделения, а также генный контроль изоферментных систем описаны нами ранее (Крутовский и др., 1987, Политов, 1989, Politov et al., 1999, Белоконь и др., 2005). Гаплотипы эндоспермов и генотипы зародышей определялись по 27 и 23 изоферментным локусам соответственно. Более подробное описание дано в статье Политова и соавторов (Политов и др., 2006). Для анализа параметров системы скрещивания использовали 15 высокополиморфных локусов (в скобках названия и номера по К.Ф. соответствующих ферментов): *Fest-2* (FEST, флуоресцентная эстераза 3.1.1.1), *Gdh* (GDH, глутаматдегидрогеназа 1.4.1.2), *Got-2*, *Got-3* (GOT, глутаматоссалоацетаттрансаминаза 2.6.1.1), *Lap-3* (LAP, лейцинаминопептидаза 3.4.11.1), *Mdh-2* (MDH, малатдегидрогеназа 1.1.1.37), *Mnr-1* (MNR, менадионредуктаза 1.6.99.2), *Perca* (PERCA, фосфоэнолпируваткарбоксилаза 4.1.1.31), *6-Pgd-2*, *6-Pgd-3* (6-PGD, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа 1.1.1.44), *Pgi-2* (PGI, фосфоглюкоизомераза 5.3.1.9), *Pgm-1*, *Pgm-2* (PGM, фосфоглюкомутаза 2.7.5.1), *Skdh-1* (SKDH, шикиматдегидрогеназа 1.1.1.25), *Sod-2* (SOD, супероксиддисмутаза 1.15.1.1).

Статистические методы. Расчеты основывались на матрицах многолокусных генотипов зародышей от свободного опыления и взрослых (материнских) деревьев. Генотипы материнских деревьев определяли по сегрегации аллельных вариантов в эндоспермах семян, для чего брали не менее 8 эндоспермов на дерево (в популяции Пенжина – не менее 6 эндоспермов). На

основании многолокусных генотипов с помощью компьютерной программы GenAlEx V.6 (Peakall, Smouse, 2006) оценивали наличие отклонений от равновесия Харди – Вайнберга (критерий χ^2), рассчитывали наблюдаемую (H_O) и ожидаемую в предположении равновесия Харди – Вайнберга (H_E) гетерозиготность, а также коэффициент инбридинга (индекс фиксации Райта (Wright, 1965), $F_{IS}=(H_E-H_O)/H_E$ для зародышей и для материнских деревьев. Оценку параметров системы скрещивания (средние однолокусные (t_s) и многолокусные (t_m) оценки доли ауткроссинга) проводили с помощью программы MLTR 3.0 (Ritland, Jain, 1981, Ritland, 1983, 1984, 1986, 1990, Ritland, El-Kassaby, 1985)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице 2 приведены однолокусные и многолокусные оценки долей ауткроссинга и коэффициенты инбридинга среди материнских деревьев.

Самый низкий уровень перекрестного опыления выявлен в популяциях Вочкажеч и Кабан (0,568 и 0,726 соответственно), которые представляют собой старые, почти полностью сомкнутые заросли. Высокий уровень перекрестного опыления наблюдался в популяциях Пенжина и Эссо (0,939 и 0,919), где плотность насаждений ниже. В кальдере вулкана Головнина (популяция Кунашир) насаждения стланика средней плотности. Полная сомкнутость не достигнута за счет слабого укоренения на вулканических почвах.

В популяции наблюдается средний уровень перекрестного опыления ($t_m=0,868$). Наблюдаемые коэффициенты инбридинга во всех популяциях, кроме Пенжины, превышали ожидаемые. Поскольку пыльца у кедрового стланика переносится ветром, на опыление могут влиять климатические факторы, такие как влажность воздуха, сила и направление ветра.

Таблица 2 - Оценки доли ауткроссинга в изученных выборках *Pinus pumila*

Выборка	N дер.	N сем.	Доля ауткроссинга		$\Delta t = t_m - t_s$	Коэффициент инбридинга	
			t_s	t_m		ожидаемый, F_{IS-E}	наблюдаемый, F_{IS}
Кунашир	40	320	0,763±0,035	0,868±0,030	0,105±0,020	0,059	0,114
Вочкажеч	30	239	0,418±0,041	0,568±0,052	0,150±0,021	0,110	0,287
Кабан	25	212	0,571±0,038	0,726±0,048	0,155±0,034	0,003	0,196
Эссо	34	269	0,850±0,037	0,919±0,031	0,069±0,023	0,056	0,078
Пенжина	22	132	0,815±0,054	0,939±0,031	0,124±0,037	0,301	0,100

При повышенной влажности и слабом ветре большое количество пыльцы может оседать в пределах материнского растения, особенно если учитывать, что отдельные долгоживущие особи *P. pumila* могут занимать значительную площадь. Старые особи кедрового стланика способны к укоренению стелющихся ветвей с последующим отмиранием центральной части куста. Таким образом возможно существование генетически однородных групп особей в пределах популяции (Tanі et al., 1998), что еще больше увеличивает вероятность самоопыления.

Во всех популяциях многолокусная оценка аутбридинга превышала однолокусную, что свидетельствует о наличии близкородственных скрещиваний. Особенно сильно эта разница выражена в случае популяций Вочкажеч и Кабан.

Для кедровых сосен, вследствие распространения их семян птицами, характерно наличие кластерной структуры насаждений. Внутри кластера (происходящего из проросших вместе нескольких семян из тайника, сделанного кедровкой) довольно часто встречаются особи, происходящие из свободноопыленных семян от одного материнского дерева – полусибсы (Furnier et al., 1987, Tomback et al., 1993). В таких популяциях более вероятно близкородственное опыление (Политов и др., 2007). Другой причиной высокого уровня близкородственного опыления может быть невысокая численность предковой популяции (эффект основателя).

Популяция Пенжина, находящаяся вблизи поселка Каменское, испытывает постоянное антропогенное влияние в виде повторяющихся пожаров и хозяйственной деятельности. Кусты стланика в этом случае не образуют сплошных зарослей. Наблюдается высокий уровень перекрестного опыления, но при этом довольно высока доля опыления между родственными особями. Это может указы-

вать на происхождение данной популяции от не-большого числа особей.

Анализ аллозимной гетерозиготности на разных стадиях жизненного цикла в четырех из пяти изученных популяций был предпринят нами ранее (Политов и др., 2006). В таблице 3 приведены средние значения наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) в соответствии с равновесием Харди – Вайнберга гетерозиготности, и коэффициент инбридинга (F_{IS}) в выборках зародышей семян и взрослых деревьев из пяти изученных популяций.

Анализ наблюдаемых и ожидаемых распределений генотипов и отклонений от равновесия Харди – Вайнберга в выборках зародышей в целом показал наличие значительного дефицита гетерозигот. В выборках Кабан и Эссо среди взрослых деревьев обнаружен эксцесс гетерозигот ($F_{IS} = -0,088$ и $-0,060$). В выборках Кунашир и Вочкажеч значения гетерозиготности были близки к равновесному ($F_{IS} = 0,023$ и $0,010$). Выборка Пенжина отличалась высоким уровнем инбридинга ($F_{IS} = 0,108$). Имеющиеся данные по трем популяциям из Корьякии (Политов и др., 1992) показывают незначительные отклонения от ожидаемой гетерозиготности среди взрослых деревьев.

Недостаток гетерозигот в зародышах наиболее выражен в популяциях с высоким уровнем самоопыления – Кабан и Вочкажеч. Высокий уровень перекрестного опыления обеспечивает некоторое снижение дефицита гетерозигот среди зародышей по сравнению с деревьями в популяции Пенжина. Тенденция к снижению дефицита гетерозигот среди зародышей по сравнению со взрослыми растениями в популяции Пенжина позволяет предполагать, что в случае снижения антропогенного воздействия возможно ее восстановление до естественного состояния.

Таблица 3 - Средние значения наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) гетерозиготности и коэффициент инбридинга (F_{IS}) в выборках зародышей и взрослых деревьев кедрового стланика

Выборка	Стадия онтогенеза	N ¹	H_O	H_E	F_{IS}
Кунашир	Зародыши	316,7	0,181	0,208	0,126
	Деревья	40,0	0,219	0,225	0,023
Вочкажеч	Зародыши	241,1	0,131	0,202	0,252
	Деревья	39,0	0,227	0,227	0,010
Кабан	Зародыши	212,6	0,163	0,208	0,171
	Деревья	26,0	0,264	0,232	-0,088
Эссо	Зародыши	266,6	0,205	0,226	0,068
	Деревья	33,9	0,257	0,240	-0,060
Пенжина	Зародыши	129,9	0,178	0,218	0,080
	Деревья	22,0	0,202	0,240	0,108

ВЫВОДЫ

В популяциях кедрового стланика наблюдается смешанная система скрещивания, с довольно

высокой долей самоопыления (от 6 до 43 %). У других видов евразийских кедровых сосен доля самоопыления составляет: 30 – 35 % у *P. cembra* в Карпатах (Политов и др., 2007), 0 – 25 % у *P. koraiensis* в популяциях российского Дальнего Востока (Политов и др., 1992, Potenko, Velikov, 2001, Potenko, 2004), 4 – 27 % у *P. sibirica* (Политов, Крутовский, 1990). Уровень самоопыления по-видимому зависит от возраста и плотности насаждения, а также от климатических факторов. Среди зародышей семян наблюдается дефицит гетерозигот, вызванный инбридингом в результате самоопыления и близкородственных скрещиваний. Во взрослой части популяций гетерозиготность близка к равновесной или наблюдается эксцесс гетерозигот. Очевидно это обусловлено элиминацией инбредного потомства с возрастом и балансирующим отбором в пользу гетерозигот в условиях внутривидовой конкуренции. Нужно отметить, что деятельность человека может нарушать структуру нативных популяций, приводя не только к исчезновению старших возрастных групп, но и к смещениям естественных для зрелой популяции соотношений генотипов.

Работа поддержана Программами фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие и генофонды» и «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и ОБН РАН «Биоресурсы России». Авторы признательны Г.А. Карпову и С. И. Лыскову за организационную и логистическую помощь в сборе материала в Корякии, Н. Еременко (Курильский заповедник) за предоставленные сборы семян стланика с о. Кунашир, М. М. Паленовой за помощь в сборе материала в НП «Налычево» (выборка Кабан) и в окрестностях с. Эссо.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Белоконь, М.М. Аллозимный полиморфизм европейской кедровой сосны (*Pinus cembra* L.) в горных популяциях Альп и Восточных Карпат / М.М.Белоконь [и др.] // Генетика. - 2005. - Том 41. - № 11. - С. 1538-1551.

Гончаренко, Г.Г. Генетическая изменчивость и дифференциация у *Pinus pumila* (Pall.) Regel в популяциях Чукотки и Сахалина / Г. Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, А.Е. Силин // Генетика. 1992. - Том 28. - № 7. - С. 107-119.

Гончаренко, Г.Г. Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири [Текст] / Г.Г. Гончаренко, А.Е. Силин. – Мн.: Тэхналогія, 1997. - 191 с.

Гончаренко, Г.Г. Степень генетической подразделенности и дифференциации в природных популяциях кедровых сосен / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, А.Е. Силин // Доклады академии наук СССР. - 1991. - Том 317. - № 6. - С. 1477-1483.

Гроссет, Г.Э. Кедровый стланик [Текст] / Г.Э. Гроссет - М.: Изд-во Московского общества испытателей природы, 1959. – 140 с.

Крутовский, К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение I. Механизмы генного контроля изоферментных систем / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов // Генетика. - 1987. - Том 23. - № 12. - С. 2216-2228.

Крутовский, К.В. Межвидовая генетическая дифферен-

циация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов // Генетика. - 1990. - Том 26. - № 4. - С. 694-707.

Малюченко, О.П. Влияние индивидуальной гетерозиготности на характеристики плодоношения у кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel / О.П. Малюченко, Ю.П. Алтухов // Доклады РАН. - 2001. - Том 384. - № 3. - С. 418-421.

Малюченко, О.П. Генетическая дифференциация кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel в Прибайкалье / О.П. Малюченко [и др.] // Экология и генетика популяций. - Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. - С. 38-45.

Моложников, В.Н. Кедровый стланик горных ландшафтов северного Прибайкалья [Текст] / В.Н. Моложников – Л.: Наука, 1975. - 203 с.

Политов, Д.В. Аллозимный полиморфизм, генетическая дифференциация и система скрещивания сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour: дисс. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. Москва [Текст] / Д.В. Политов. – Академия наук СССР, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова. - Москва, 1989 - 190 с.

Политов, Д.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение V. Анализ системы скрещивания / Д.В. Политов, К.В. Крутовский // Генетика. - 1990. - Том 26. - № 11. - С. 1309-1316.

Политов, Д.В. Динамика аллозимной гетерозиготности в дальневосточных популяциях кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel: сравнение зародышей и материнских растений / Д.В. Политов, М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконь // Генетика. - 2006. - Том 42. - № 10. - С. 1348-1358.

Политов, Д.В. Система скрещивания и возрастная динамика уровней инбридинга в популяциях *Pinus cembra* L. Украинских Карпат / Д.В. Политов [и др.] // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: біологія. - 2007. - Том 3. - № 33. - С. 80-85.

Политов, Д.В. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов / Д.В. Политов, К.В. Крутовский, Ю.П. Алтухов // Генетика. - 1992. - Том 28. - № 1. - С. 93-114.

Тихомиров, Б.А. Кедровый стланик, его биология и использование [Текст] / Б.А. Тихомиров – М.: Изд-во Московского общества испытателей природы, 1949. - 106 с.

Хоментовский, П.А. Экология кедрового стланика *Pinus pumila* (Pallas) Regel на Камчатке (общий обзор) [Текст] / П.А. Хоментовский - Владивосток: Дальнаука, 1995. - 226 с.

Furnier, G. R. Effects of avian seed dispersal on the genetic structure of whitebark pine populations / G.R. Furnier [et al.] // Evolution. - 1987. - Vol. 41. - № 3. - P. 607-612.

Goncharenko, G.G. Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. I. Population structure genetic variation and differentiation in *Pinus pumila* (Pall.) Regel from Chukotsk and Sakhalin / G.G. Goncharenko, V.E. Padutov, A.E. Silin // Silvae Genetica. - 1993. – Vol. 42. - № 4-5. - P. 237-253.

Krutovskii, K.V. Isozyme study of population genetic structure, mating system and phylogenetic relationships of the five stone pine species (subsection *Cembrae*, section *Strobi*, subgenus *Strobus*) / K.V. Krutovskii, D.V. Politov, Yu.P. Altukhov // Population genetics and genetic conservation of forest trees. Papers presented at an international symposium organized by IUFRO, held 24-28 August 1992 at Carcans-Maubuisson, France. - SPB Academic Publishing; Amsterdam; Netherlands, 1995. - P. 279-304.

Krutovskii, K.V. Study of genetic differentiation and phyloge-

- ny of stone pine species using isozyme loci / K.V. Krutovskii, D.V. Politov, Yu.P. Altukhov // Proceedings - International workshop on subalpine stone pines and their environment: The status of our knowledge. Ogden, Utah: USDA Forest Service Intermountain Research Station, 1994. - P. 19-30.
- Peakall, R. GenAIEx V6: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research / R. Peakall, P.E. Smouse // Molecular Ecology Notes. - 2006. - Vol. 6. - № 1. - P. 288-295.
- Politov, D.V. Allozyme polymorphism, heterozygosity, and mating system of stone pines (*Pinus*, subsection *Cembrae*) / D.V. Politov, K.V. Krutovskii // Proceedings - International workshop on subalpine stone pines and their environment: The status of our knowledge. Ogden, Utah: USDA Forest Service Intermountain Research Station, 1994. - P. 36-42.
- Politov, D.V. Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel / D.V. Politov, M.M Belokon., O.P Maluchenko. et al. // Forest Genetics. - 1999. - Vol. 6. - № 1. - P. 41-48.
- Politov, D.V. Phylogenetics, genogeography and hybridization of 5-needle pines in Russia and neighboring countries / D.V. Politov, K.V. Krutovskii // Five-needle pine species: genetic improvement, disease resistance, and conservation. IUFRO Working Party 2.02.15. Proceedings RMRS-P-032 (July 24-25, 2001, Medford, OR). Ogden, Utah, USA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004. - P. 85-97.
- Potenko, V.V. Allozyme variation and mating system of coastal populations of *Pinus koraiensis* SIEB. et ZUCC. in Russia / Potenko V.V., Velikov A.V. // *Silvae Genetica*. - 2001. - Vol. 50. - № 3-4. - P. 117-122.
- Potenko, V.V. Genetic diversity and mating system of Korean pine in Russia / V.V. Potenko // Five-needle pine species: genetic improvement, disease resistance, and conservation. IUFRO Working Party 2.02.15. Proceedings RMRS-P-032 (July 24-25, 2001, Medford, OR). Ogden, Utah, USA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004. - P. 192-200.
- Ritland, K. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems / K. Ritland // *Journal of Heredity*. - 1990. - Vol. 81. - № 3. - P. 235-237.
- Ritland, K. Estimation of mating systems / K. Ritland // *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, 1983. - P. 289-302.
- Ritland, K. Joint maximum likelihood estimation of genetic and mating structure using open-pollinated progenies / K. Ritland // *Biometrics*. - 1986. - Vol. 42. - P. 25-43.
- Ritland, K. model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci / K. Ritland, S.A Jain // *Heredity*. - 1981. - Vol. 47. - № 1. - P. 35-52.
- Ritland, K. The effective proportion of self-fertilization with consanguineous matings in inbred populations / K. Ritland // *Genetics*. - 1984. - Vol. 106. - P. 139-152.
- Ritland, K. The nature of inbreeding in a seed orchard of Douglas-fir as shown by an efficient multilocus model / K. Ritland, Y.A. El-Kassaby // *Theoretical and Applied Genetics*. - 1985. - Vol. 71. - P. 375-384.
- Tani, N. Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan / N. Tani, N. Tomaru, M. Araki, K. Ohba // *Canadian Journal of Forest Research*. - 1996. - Vol. 26. - № 8. - P. 1454-1462.
- Tani, N. Genetic structure within a Japanese stone pine (*Pinus pumila* Regel) population on Mt. Aino-Dake in Central Honshu, Japan / N. Tani, N. Tomaru, Y. Tsumura et al. // *Journal of Plant Research*. - 1998. - Vol. 111. - № 1101. - P. 7-15.
- Tomback, D.F. Tree clusters and growth form distribution in *Pinus cembra*, a bird-dispersed pine / D.F. Tomback, F.K. Holtmeier, H. Mattes // *Arctic and Alpine Research*. - 1993. - Vol. 25. - № 4. - P. 374-381.
- Wright, S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating / S. Wright // *Evolution*. - 1965. - Vol. 19. - P. 355-420.

Поступила в редакцию 24 сентября 2009 г.
Принята к печати 25 февраля 2010 г.