

АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТРУКТУРА ХВОИ ЕСТЕСТВЕННЫХ ГИБРИДОВ КЕДРА СИБИРСКОГО И КЕДРОВОГО СТЛАНИКА

Е.А. Петрова¹, О.Г. Бендер¹, С.Н. Горошкевич¹, Ю.С. Белоконь²
М.М. Белоконь², Д.В. Политов²

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055 Томск, пр. Академический 10/3; e-mail: petrova@imces.ru

²Институт общей генетики им. Н.И.Вавилова РАН
119991 Москва, ГСП-1, ул. Губкина, д.3; e-mail: belokon@vigg.ru

Сравнительный анализ аллозимной изменчивости и структурных особенностей хвои естественных гибридов кедров сибирского и кедрового стланика был проведен с использованием метода гибридных индексов. Материалом исследований послужили семена и хвоя родительских видов и естественных гибридов, собранные на северном побережье Байкала в дельте Верхней Ангары. Генотипы *P.pumila*, *P.sibirica* и гибридов были определены по 29 аллозимным локусам кодирующим 16 ферментных систем. Многомерный анализ генотипов растений видов и гибридов был проведен с помощью метода главных компонент. Все три группы растений четко дискриминированы в плоскости первой главной компоненты, и ее значения использовали как генотипический гибридный индекс. Изменчивость каждого из 7 признаков морфоанатомической структуры хвои была ранжирована по 5 классам оценочных показателей от 0 (*P.pumila*) до 4 (*P.sibirica*). Морфологический гибридный индекс рассчитывали как среднее для всех признаков. Гибриды имели промежуточное положение относительно *P.pumila* и *P.sibirica* по значению как генотипического, так и морфологического гибридных индексов. Связь между этими индексами достоверна при условии вовлечения в анализ родительских видов. Несмотря на значительную вариабельность морфологических признаков, изученные гибриды, вероятно, являются гибридами первого или второго поколения.

Ключевые слова: *P.sibirica*, *P.pumila*, гибриды, аллозимная изменчивость, структура хвои

Comparative analysis of allozyme variation and needle structure of natural hybrids between Siberian Stone pine and Siberian Dwarf pine using hybrid indexes was carried out. Seeds and needles of pure species trees and hybrids were collected in delta of Upper Angara, northern Baikal lakeside. Genotypes of *P.pumila*, *P.sibirica* and hybrids were determined by means of 29 allozyme loci controlling 16 enzyme systems. Principal Component Analysis of multiloci genotypic data was performed. Species and hybrids were successfully discriminated by the first factor, and we used the factor scores as genotypic hybrid index means. 7 traits of needle structure were explored in cross-section. Variation of each trait was ranked for 5 meaning classes, from 0 (*P.pumila*) to 4 (*P.sibirica*). Hybrid index was calculated as an average rank for all traits of each hybrid and pure species trees. Hybrids were intermediate comparative to *P.sibirica* and *P.pumila* for both allozyme and needle structure hybrid indexes. The indexes correlated significantly if pure species were included in analysis. Presumably all the hybrids are F1 and/or F2 hybrids *P.pumila***P.sibirica*.

Key words: *P.sibirica*, *P.pumila*, hybrids, allozyme variation, needle structure

ВВЕДЕНИЕ

Межвидовая гибридизация - обычное явление среди высших растений, важнейший элемент их эволюции и видообразования (Arnold 1997, Barton & Hewitt 1985). Среди древесных большее распространение имеет интрогрессивная гибридизация, предполагающая проникновение некоторого количества генов одного вида в генофонд другого (Коропачинский, Милотин, 2006). Естественная гибридизация кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* Pallas. Regel), разительно отличающихся по экологии и габитусу видов кедровых сосен, носит массовый характер в области перекрывания их ареалов в Забайкалье (Горошкевич, 1999, Goroshkevich, 2004, Goroshkevich et al., 2008), однако в

данном случае показаны только начальные этапы интрогрессии на уровне образования бэк-кроссных зародышей в семенах обоих видов (Петрова и др., 2007, Petrova et al., 2008). Естественные гибриды сочетают некоторые признаки родительских видов (цвет созревающих шишек *P.sibirica*, придаточные корни *P.pumila*), однако по габитусу и большинству фенотипических признаков характеризуются промежуточным положением между кедром сибирским и кедровым стлаником (Горошкевич, 1999). Изучение аллозимной изменчивости в зоне симпатрии позволило выявить диагностический локус *Skdh-2*, полностью дифференцирующий родительские виды и по которому были гетерозиготны все исследованные гибриды (Politov et al., 1999). Традиционно показатели анатомической структуры хвои используются в таксономии растений (Мальшев, 1958). Для хвои кедров сибирского и кедрового стланика, как и других представителей рода *Haploxyton*, характерно наличие одного проводящего пучка (рис. 1). У *P.sibirica* смоляные каналы (обычно три), окруженные одним слоем эндодермальных клеток, имеют паренхиматическое расположение; клетки мезофилла не прилегающие к покровам, без складок. Под эпидермой располагается один слой гиподермальных клеток. Для хвои *P.pumila* характер-

* Работа выполнена при поддержке СО РАН (проекты фундаментальных исследований № VI.44.2.6), СО и УрО РАН (Интеграционный проект № 53), РФФИ (грант № 07-04-00593-а) и Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Генетическое разнообразие и генофонды») и «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» (подпрограмма II)

ны два расположенных периферически, прилегающих непосредственно к покровным тканям, смоляных канала с дополнительным слоем клеток эндодермы (рис. 2). Стенки клеток мезофилла имеют выраженные глубокие складки, оканчивающиеся утолщением в виде бусин. Дополнительные гиподермальные клетки образуют второй слой в углах хвоинки и около смоляных каналов (Мальшев, 1958). Как сочетаются в гибридном растении комбинация геномов *P.sibirica* и *P.pumila* и типичные для этих видов признаки структуры хвои, существует ли соответствие генотипического вклада каждого из родительских видов и морфологических характеристик, проявляющихся в фенотипе гибрида? Для ответа на эти вопросы нами был проведен сравнительный анализ аллозимной изменчивости и структуры хвои естественных гибридов кедров сибирского и кедрового стланика. Оптимальным подходом к изучению сопряженности изменчивости признаков является их корреляционный анализ, для проведения которого необходимо использовать количественные переменные. Для целей настоящего исследования предлагается применить комплексные, имеющие количественное выражение, характеристики аллозимного генотипа и структуры хвои гибридных растений. Метод гибридных индексов достаточно широко применяется при исследовании процессов гибридизации, и базируется на оценке изучаемых признаков, которые получают крайние значения у родительских видов (Anderson, 1953, Коропачинский, Милотин, 2006). Сопряженный анализ генотипических и фенотипических гибридных индексов гибридов кедров сибирского и кедрового стланика проводится впервые.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследований являлись деревья кедров сибирского, кедрового стланика и их естественные гибриды, произрастающие в озерно-болотном районе в дельте Верхней Ангары. Количественное соотношение *P.sibirica*: *P.pumila*: гибриды примерно 3:60:1. Образцы хвои были собраны с 9 деревьев кедров сибирского, 7 деревьев кедрового стланика и 19 деревьев гибридов. С каждого дерева было взято по 5-10 хвоинок с побегов первого порядка ветвления из верхней части кроны южной экспозиции. Для проведения анатомических исследований хвою фиксировали в 70 % спирте (Мокронос, 1978).

Поперечные срезы толщиной 30 мкм делали в средней части хвои на замораживающем микротоме и помещали в глицерин. Все измерения анатомических показателей проводили на временных препаратах при помощи аппаратно-программного комплекса SIAMS MesoPlant. Нами был проведен количественный анализ 7 морфо-анатомических признаков хвои: ширина хвои, число смоляных ходов, расположение смоляных ходов, глубина складок центральных клеток мезофилла, расстояние от смоляного канала до абаксиальной гиподермы, количество дополнительных клеток гиподермы, количество дополнительных клеток эндодермы смоляных каналов.

Изучение вариативности морфо-анатомических признаков хвои осуществляли методом гибридных

индексов. Степень выраженности каждого признака определяли по оценочным показателям от 0 до 4 (Ветчинникова, 2004). Признаки, оцененные показателем 0, соответствовали кедровому стланику, признаки, оцененные показателем 4 – кедровому сибирскому. Показатели от 1 до 3 характеризовали проявление промежуточных признаков обоих видов.

Для определения генетической структуры популяций видов и генотипов гибридных растений проводили горизонтальный электрофорез гаплоидных гаметофитов семян в крахмальном геле. Гистохимическое окрашивание срезов для выявления зон активности ферментов проводили по стандартным методикам (Manchenko, 1994).

В анализ были включены локусы, кодирующие 16 ферментов: аконитазу (ACO, 4.2.1.3), алкоголь дегидрогеназу (ADH, 1.1.1.1), формиатдегидрогеназу (FDH, 1.2.1.2), флуоресцентную эстеразу (FE, 3.1.1.1), глутамат дегидрогеназу (GDH, 1.4.1.2-4), глутаматоксалоацетат трансминазу (GOT, 2.6.1.1), изоцетратдегидрогеназу (IDH, 1.1.1.42), лейцинаминопептидазу (LAP, 3.4.11.1), малатдегидрогеназу (MDH, 1.1.1.37), менадионредуктазу (MNR, 1.6.99.2), фосфоенолпируват карбоксилазу (PEPCK, 4.1.1.31), фосфоглуконатизомеразу (PGI, 5.3.1.9), 6-фосфоглюконат дегидрогеназу (PGD, 1.1.1.44), фосфоглюкомутазу (PGM, 5.4.2.2), шикиматдегидрогеназу (SKDH, 1.1.1.25) и супероксиддисмутазу (SOD, 1.15.1.1).

Статистическая обработка данных о многолокусных генотипах проведена в пакете GenAlex V5 (Peakall, Smouse, 2001). Определены стандартные параметры генетической изменчивости видов и гибридов: среднее число аллелей на локус (A), доля полиморфных локусов (P), средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая гетерозиготности (H_e). Многомерный анализ (PCA) многолокусных генотипов проведен в пакете Statistica 6.0. В качестве генотипического гибридного индекса (GI_H) рассматривали значения первой главной компоненты.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анатомо-морфологическое строение хвои естественных гибридов кедров сибирского и кедрового стланика. В анатомо-морфологическом строении хвои гибридов *P.sibirica***P.pumila* сочетаются признаки кедров сибирского (рис. 1) и кедрового стланика (рис. 2).

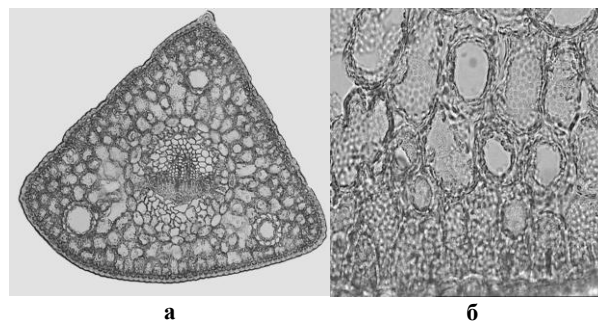


Рисунок 1 - Поперечный срез хвои (а) и мезофилла (б) кедров сибирского

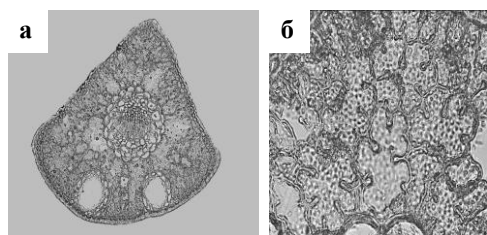


Рисунок 2 - Поперечный срез хвои (а) и мезофилла (б) кедрового стланика

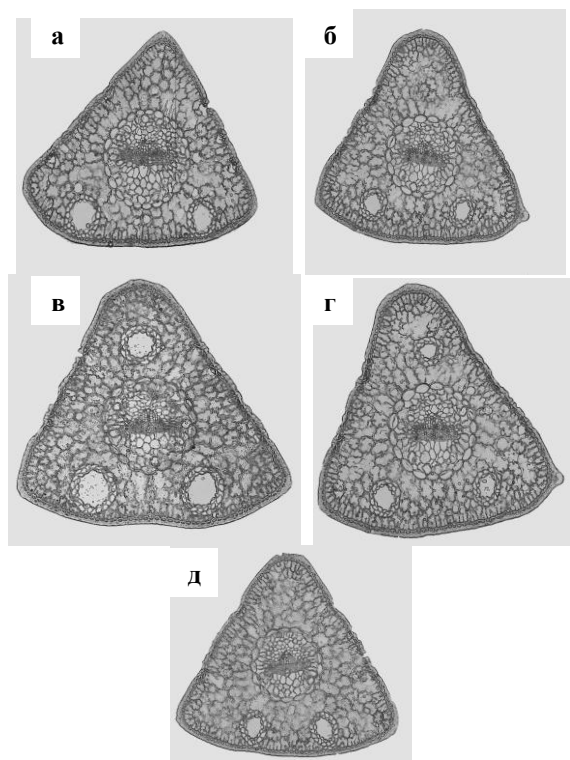


Рисунок 3 - Типы расположения смоляных каналов у гибридов

Для хвои всех изученных гибридных растений был характерен один проводящий пучок, и для большинства – два смоляных канала. Было выделено 5 типов расположения смоляных каналов (рис. 3): а) периферическое – два канала своими эндодермальными клетками прилегают эпидерме; б) полу-периферическое – из двух абаксиальных каналов, один со всех сторон окружен клетками хлоренхимы, второй контактирует с эпидермой одной эндодермальной клеткой; в) контактное – два смоляных канала контактируют с эпидермой одной эндодермальной клеткой г) паренхимно-периферическое – из трех каналов два абаксиальных – периферические, один адаксиальный – паренхиматический; д) паренхиматическое – два или три смоляных канала со всех сторон окружены клетками хлоренхимы.

У гибридов присутствуют нескольких типов центральных клеток мезофилла: сильноскладчатые (тип *P. pumila*, клетки без складок (тип *P. sibirica*) и клетки, по степени складчатости занимающие промежуточное положение между стлаником и кедром. Наблюдаются дополнительные клетки гиподермы и эндодермы смоляных каналов, как у стланика.

Значение морфологического гибридного индекса (MI_h) для каждого растения получали суммированием оценочных показателей (табл. 1). Исходя из принятой оценочной системы, величина гибридного индекса кедрового стланика должна составлять 0 единиц, кедров сибирского – 28 единиц, но в результате изменчивости анализируемых признаков гибридные индексы *P. pumila* варьировали от 0 до 3, *P. sibirica* – от 24 до 28 (рис. 4). Гибридные растения характеризовались интервалом значений данного показателя от 2 до 17.

Таблица 1 - Оценочные показатели, определяющие степень проявления морфо-анатомических признаков хвои кедров сибирского и стланика

| № | Признак | Оценочные показатели | | | | |
|---|--|-----------------------|-----------------------|------------------------|---------------------------|-------------------|
| | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | Ширина хвои, мкм | <890 | 891-936 | 937-982 | 983-1028 | >1029 |
| 2 | Расположение смоляных каналов | Периферическое | Полупериферическое | Контактное | Паренхимно-периферическое | Паренхиматическое |
| 3 | Число смоляных каналов, шт. | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 |
| 4 | Центральные клетки мезофилла имеют складки | на 0,5 глубины клетки | на 0,3 глубины клетки | на 0,25 глубины клетки | на 0,2 глубины клетки | Нет складок |
| 5 | Расстояние от смоляного канала до абаксиальной гиподермы, мкм | 0,0-10,0 | 11,0-21,0 | 22,0-32,0 | 33,0-43,0 | >44,0 |
| 6 | Количество дополнительных клеток гиподермы, шт. | >7 | 6,0-5,0 | 4,0-3,0 | 2,0-1,0 | 0 |
| 7 | Количество дополнительных клеток эндодермы смоляных каналов, шт. | >7 | 6,0-5,0 | 4,0-3,0 | 2,0-1,0 | 0 |

Среднее значение гибридного индекса для этой группы составило 14, причем более 70 % изученных растений имеет гибридный индекс от 2 до 13 и, следовательно, по показателям структуры хвои ближе к кедровому стланику.

Два гибрида имеют значения гибридного индекса выше среднего, и близки к кедру сибирскому (рис. 4).

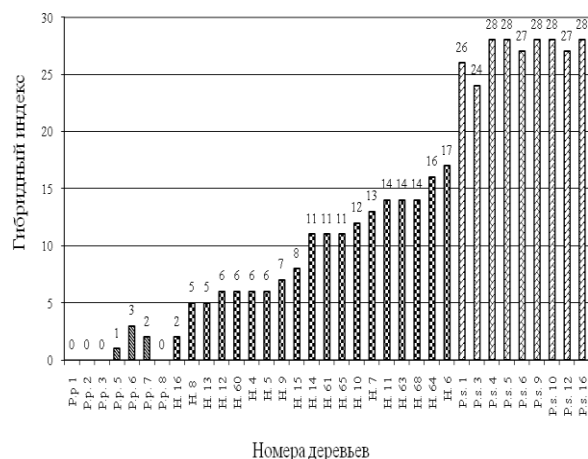


Рисунок 4 - Гибридный индекс растений кедрового стланика и их естественных гибридов, рассчитанный по оценочным показателям структуры хвои

Аллозимная изменчивость кедрового стланика и их естественных гибридов. Генотипы 19 деревьев *P. sibirica*, 19 - *P. pumila* и 15 - естественных гибридов из исследуемой популяции были определены по 29 аллозимным локусам. По большинству изменчивых локусов генетическая структура выборок гибридов характеризовалась комбинацией аллелей, типичных для родительских

видов; все гибриды были гетерозиготны по локусу *Skdh-2*, сочетая в генотипе аллель, типичный для *P. sibirica* и один из аллелей *P. pumila* (Петрова и др., 2007).

Результаты многомерного анализа многолокусных генотипов кедрового стланика и естественных гибридов с помощью метода главных компонент представлены на рисунке 5. Полученные по данным о многолокусных генотипах деревьев родительских видов средние значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности подтверждают высказанное ранее утверждение о большей генетической изменчивости *P. pumila* по сравнению с *P. sibirica* (табл. 2).

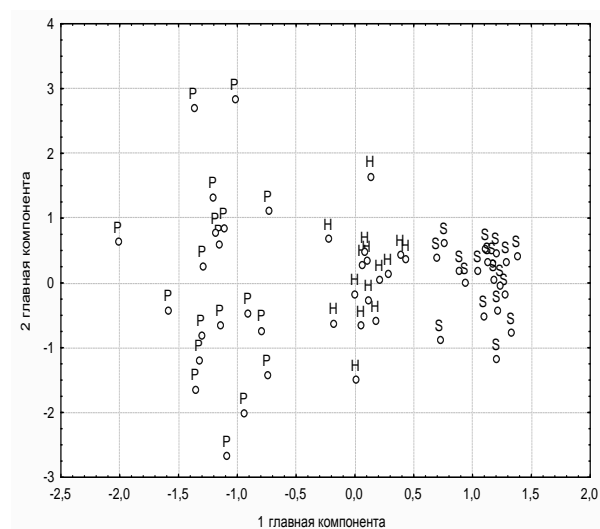


Рисунок 5 - Распределение кедрового стланика и их естественных гибридов в плоскости главных компонент, выявленных по результатам анализа главных компонент многолокусных аллозимных генотипов. P – *P. pumila*, S – *P. sibirica*, H – естественные гибриды

Таблица 2 - Генетическая изменчивость *P. pumila*, *P. sibirica* и естественных гибридов

| Показатель | A | P | H ₀ | H _E | GI _H |
|--------------------|------|-------|----------------|----------------|-----------------|
| <i>P. pumila</i> | 2,28 | 82,76 | 0,275 | 0,271 | -1,163 |
| Гибриды | 2,41 | 82,76 | 0,349 | 0,268 | 0,092 |
| <i>P. sibirica</i> | 1,86 | 62,07 | 0,177 | 0,166 | 1,206 |

Примечание: A - среднее число аллелей на локус, P - доля полиморфных локусов, H₀ - средняя наблюдаемая гетерозиготность, H_E - средняя ожидаемая гетерозиготность, GI_H - генотипический гибридный индекс.

Поскольку в генотипах естественных гибридов сочетаются аллели, специфичные для родительских видов, генетическая изменчивость (A, H₀) в выборке гибридных растений максимальна. Промежуточное относительно родительских видов положение гибридных генотипов в плоскости первых двух главных компонент отражает специфику их генетической структуры и аллельного разнообразия. В плоскости первой главной компоненты, вклад которой общую генетическую изменчивость составляет 20 %, виды и гибриды максимально разобщены. Это позволяет нам рассматривать её значения в качестве генотипического гибридного индекса. Гибридный индекс кедрового стланика изменялся от 1,091 до 1,373, от -1,588 до -0,740 – в пределах выборки кедрового стланика, и от 0,229 до 0,427 - у

естественных гибридов (табл. 2).

Интервалы варьирования GI_H видов и гибридов не перекрываются, что подтверждает возможность использования значений полученной 1 главной компоненты в качестве гибридных индексов.

Сопряженный анализ аллозимной изменчивости и структуры хвои естественных гибридов кедрового стланика и кедрового стланика. Гибридные индексы являются удобным инструментом для количественной оценки сочетания у гибридного организма свойств и признаков родительских видов. При планировании данного исследования мы предполагали, что изменение GI_H и MI_H будет происходить соразмерно, т.е. что в генотипе гибридного растения доля аллелей, относительно чаще встречающихся у одного из родительских видов,

будет связана с выраженностью у этого растения признаков структуры хвои того же родительского вида. Установлено, что гибридные индексы, выявленные по данным об изменчивости структуры хвои и изоферментных локусов *P.sibirica*, *P.pumila* и их естественных гибридов, положительно связаны ($r = 0,840$, $p < 0,001$) (рис. 6). Однако при исключении из анализа данных о генотипах и структуре хвои чистых видов, достоверная связь между этими характеристиками не сохраняется ($r = -0,212$, $p = 0,531$).

На рисунке видно, что в плоскости генотипического гибридного индекса значения GI_H гибридных растений расположены компактно, вариация же MI_H в этой группе выражена сильнее. Источником этой вариации служит дискретность одного из изученных и использованных при расчете MI_H признака - расположения смоляных каналов в хвое. Большая часть гибридных растений имели или периферическое расположение смоляных каналов, как *P.pumila*, или паренхиматическое, как *P.sibirica*.

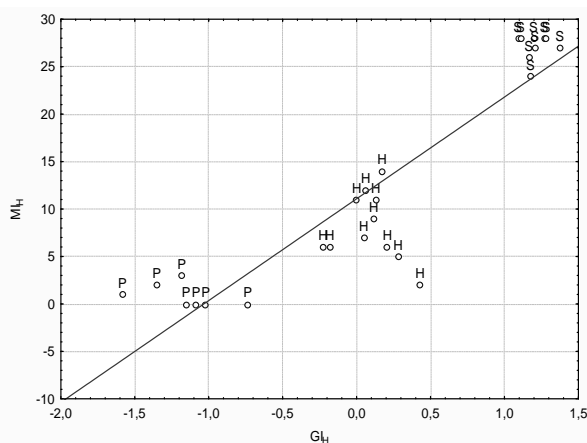


Рисунок 6 - Связь морфологического (MI_H) и генотипического (GI_H) гибридных индексов растений кедров сибирского, кедрового стланика и их естественных гибридов. P – *P.pumila*, S – *P.sibirica*, H – естественные гибриды

Промежуточные формы по расположению смоляных каналов встречались единично. В целом для хвои гибридных растений характерна структурная мозаичность, которая определяется долей признаков из числа изученных, значения которых специфичны для того или иного родительского вида. Большинство гибридов в изучаемом районе исследований по структуре хвои ближе к *P.pumila* (рис. 4). Анализ изменчивости аллозимных локусов, имеющих ядерную локализацию, свидетельствует об относительной генетической однородности естественных гибридов вследствие равноценных вкладов родительских видов в их генотипы. Для различных видов растений отмечается большее сходство потомков с материнским растением, по сравнению с отцовским – так называемый «материнский эффект». Поэтому для интерпретации изменчивости морфо-анатомической структуры хвои необходимо привлечение данных, позволяющих определить материнский и отцовский вклады *P.pumila* и *P.sibirica* в генотипы гибридных растений

Известно, что у видов рода *Pinus* митохондриальная ДНК передается по материнской, а хлоропластная ДНК – по отцовской линии (Neale, Sederoff 1989). По данным, полученным нами совместно с японскими коллегами, все изученные гибридные растения, обнаруженные в дельте Верхней Ангары, имели *pumila*-специфичную мтДНК и *sibirica*-специфичную хпДНК (Watano et al., 2006). Следовательно, эти гибриды могли являться гибридами первого поколения (*P.pumila* - материнское растение), гибридами второго поколения либо результатом возвратных скрещиваний с кедровым стлаником. К сожалению, аллозимные маркеры не позволяют дифференцировать гибридов первого и второго поколения, по крайней мере, на таких небольших объемах выборок. То же можно сказать об известных нам видоспецифичных маркерах цитоплазматических геномов – их комбинация у гибридов первого и второго поколения не будет отличаться при условии однонаправленности гибридационного (интрогрессивного) процесса (Watano et al., 2006). Ранее при проведении аллозимного анализа зародышей семян гибридов и кедрового стланика нами обнаружены как бэк-кроссы, так и гибриды второго поколения (Петрова и др., 2007). Вероятно, что изученные гибридные растения, достигшие репродуктивной стадии – это гибриды *P.pumila***P.sibirica* первого и, возможно, второго поколения. Оснований предполагать наличие среди них потомков от возвратных скрещиваний на какой-либо из родительских видов практически нет. С этим же, возможно, связано отсутствие корреляции между рассчитанными генотипическим и морфологическим гибридными индексами в пределах выборки гибридов - равный вклад родительских видов в ядерные генотипы не ассоциирован с вариацией морфо-анатомических признаков хвои гибридных растений. Близость большинства гибридов по строению хвои к кедровому стланику, вероятно, определяется преобладающим влиянием материнского растения (*P.pumila*) на фенотипические особенности гибридного потомства. Сопряженный анализ генетической и фенотипической изменчивости с помощью метода гибридных индексов является перспективным подходом к изучению гибридазации древесных растений.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ветчинникова, Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты) / Л. В. Ветчинникова. – М.: Наука, 2004. – 183 с.
- Горошкевич, С.Н. О возможности естественной гибридазации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в Прибайкалье / С.Н. Горошкевич // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84. – № 9. – С. 48-57.
- Коропачинский, И.Ю. Естественная гибридизация древесных растений / И.Ю. Коропачинский, Л.И. Милютин // Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2006. – 223с. ISBN 5-9747-0034-1.
- Мальшев, Л.И. Применение анатомического метода для целей определения сосен и выявления их филогении / Л.И. Мальшев // Тр. Восточно-Сибирского филиала: сер. биол. Вып. 7. Ботаника. – 1958. – С. 107-127.

- Мокроносов, А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата / А.Т. Мокроносов // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата: сб. ст. – Свердловск: УрГУ, 1978. – С. 5-30.
- Петрова, Е.А. Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика Е.А. Петрова [и др.] // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, № 2/3. – С. 329-335.
- Anderson, E. Introgressive hybridization. / E. Anderson // Biol. Rev. – 1953. – V. 28, № 3. – P. 280-307.
- Arnold, M.L. Natural Hybridisation and Evolution / M.L. Arnold. – New York: Oxford University Press, 1997.
- Barton, N.H. & Hewitt, G.M. Analysis of hybrid zones. / N.H. Barton, G.M. Hewitt // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1985. – Vol. 16. – P. 113-148.
- Goroshkevich, S. N. Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*)/S.N. Goroshkevich // In: Snieszko, Richard A.; Samman, Safiya; Schlarbaum, Scott E.; Kriebel, Howard B. eds. 2004. Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability, and pest resistance; 2001 July 23-27; Medford, OR, USA. IUFRO Working Party 2.02.15. Proceedings RMRS-P-32. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. P. 169-171.
- Goroshkevich, S.N., Popov A.G., Vasilieva G.V. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* / S.N. Goroshkevich, A.G. Popov, G.V. Vasilieva // Annals of Forest Research. – 2008. – Vol. 51. P. 43-52.
- Manchenko, G. P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels / G. P. Manchenko. – CRC Press, 1994. – 574 p.
- Neale, D.B., and Sederoff, R.R. Paternal inheritance of chloroplast and maternal inheritance of mitochondrial DNA in loblolly pine. / D.B. Neale, R.R. Sederoff // Theor. Appl. Genet. – 1989. Vol. 77. – P. 212-216.
- Petrova, E.A. Population genetic structure and mating system in the hybrid zone between *Pinus sibirica* Du Tour and *P. pumila* (Pall.) Regel at the eastern Baikal lake shore / E.A. Petrova [et al.] // Annals of Forest Research. – 2008. – Vol. 51. – P. 19-30.
- Peacall, R. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research. / R. Peacall, P.E. Smouse// Canberra, Australia, Austr. Nat. Univ., 2001. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx>.
- 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 [et al.] // Forest Genetics. – 1999. – Vol. 6, № 1. – P. 41-48.
- Watano, Y. Unidirectional hybridization between *Pinus pumila* and *P. sibirica* in Lake Baikal region / Y. Watano [et al.] // J. Plant Res. – 2006. – Vol. 119, № Supplement. – P. 55.

Поступила в редакцию 19 сентября 2009 г.
Принята к печати 25 февраля 2010 г.