

Научная статья

УДК 575.174.015.3:582.475

DOI: 10.37482/0536-1036-2024-2-49-64

Особенности генетической структуры популяции *Pinus sylvestris* L. в степной зоне Европейской России

И.И. Камалова, канд. биол. наук

М.Ю. Петюренко, канд. с.-х. наук; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1956-1601>

А.П. Дегтярева[✉], мл. науч. сотр.; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9583-2368>

Н.Ф. Кузнецова, канд. биол. наук; ResearcherID: [H-7344-2014](https://orcid.org/0000-0001-9947-6698),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9947-6698>

Н.И. Внукова, науч. сотр.; ResearcherID: [ABB-2720-2021](https://orcid.org/0000-0002-7807-4179),


ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7807-4179>

Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, ул. Ломоносова, д. 105, г. Воронеж, Россия, 394087; forestgenetic@mail.ru, ali.serdyukova@yandex.ru[✉], nfsenyuk@mail.ru, natalya.vnuckova@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.03.22 / Одобрена после рецензирования 28.05.22 / Принята к печати 03.06.22

Аннотация. Представлены результаты исследования генетической структуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей на экологически благоприятной территории степной зоны Европейской России. Объектом исследования служили 35-летние лесные культуры сосны (Воронежская область, Кантемировский район, III бонитет, тип лесорастительных условий – А₁, случайная выборка, 60 деревьев). Генетическое разнообразие изучалось на основе микросателлитного анализа 18 SSR-локусов (14 EST-SSR-локусов и 4 nSSR-локусов) и 2 изозимных локусов (шикиматдегидрогеназы и глутаматдегидрогеназы – Skdh и Gdh соответственно). Выявлено, что у изученной популяции все использованные микросателлитные локусы, за исключением lw_isotig02842, являются полиморфными. Получены средние показатели генетической изменчивости, рассчитанные по микросателлитным локусам: доля полиморфных локусов – 94,44 %, среднее число аллелей на локус – 3,500, среднее эффективное число аллелей – 2,466, наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность – 0,209 и 0,493 соответственно, индекс фиксации Райта – 0,577. Насаждение по уровню аллельного разнообразия характеризуется относительно более низкими значениями генетико-статистических популяционных параметров (средней наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностью) по сравнению с естественными лесостепными популяциями Центрально-Черноземного района. Высокий положительный индекс фиксации Райта указывает на наличие у деревьев повышенной доли инбридинга. Обсуждаются причины и возможная природа выявленного феномена. На основании изоферментного анализа рассмотрена генетическая структура локусов Skdh и Gdh. Результаты свидетельствуют о высокой частоте быстрого аллеля Skdh-1¹ (82 %) и эмбрионального полулетального аллеля Gdh-1¹ (22 %), что, по-видимому, можно считать одним из механизмов адаптации популяции к условиям более теплого и сухого климата района степей. Установлен недостаток гетерозигот глутаматдегидрогеназы. Отмечено, что группы EST-SSR- и nSSR-локусов различаются по уровню генетической изменчивости и популяционной структуре. Показано, что совместное использование разных типов генетических маркеров дает возможность получить более полную и объективную информацию об отличительных

© Камалова И.И., Петюренко М.Ю., Дегтярева А.П., Кузнецова Н.Ф., Внукова Н.И., 2024

 Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

особенностях генетической структуры сосновых лесов в оптимальной и пессимальной зонах ареала. Изученные 18 микросателлитных локусов могут быть использованы для оценки генетического разнообразия популяций и деревьев сосны обыкновенной в степном районе Европейской России.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, SSR-маркер, изоферментный анализ, аллельная структура, генетическое разнообразие, Воронежская область

Благодарности: Работа выполнена в рамках госзадания ВНИИЛГСбиотех. Коллектив авторов выражает глубокую признательность кандидату биологических наук Г.В. Калько и сотрудникам исследовательской лаборатории СПбНИИЛХ за помощь и консультации при выполнении работ со специализированными компьютерными программами, позволяющими провести анализ структуры молекулярной генетической изменчивости популяций.

Для цитирования: Камалова И.И., Петюренко М.Ю., Дегтярева А.П., Кузнецова Н.Ф., Внукова Н.И. Особенности генетической структуры популяции *Pinus sylvestris* L. в степной зоне Европейской России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 2. С. 49–64. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-2-49-64>

Original article

The Genetic Structure Features of the *Pinus sylvestris* L. Population in the Steppe Zone of European Russia

Irina I. Kamalova, Candidate of Biology

Marta Yu. Peturenko, Candidate of Agriculture; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1956-1601>

Alina P. Degtyareva[✉], Junior Research Scientist;

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9583-2368>

Nina F. Kuznetsova, Candidate of Biology; ResearcherID: [H-7344-2014](https://orcid.org/0000-0001-9947-6698),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9947-6698>

Natal'ya I. Vnukova, Research Scientist; ResearcherID: [ABB-2720-2021](https://orcid.org/0000-0002-7807-4179),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7807-4179>

All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology, ul. Lomonosova, 105, Voronezh, 394087, Russian Federation; forestgenetic@mail.ru, ali.serdyukova@yandex.ru[✉], nfsenyuk@mail.ru, natalya.vnuckova@yandex.ru

Received on March 2, 2022 / Approved after reviewing on May 28, 2022 / Accepted on June 3, 2022

Abstract. The article presents the results of study of the genetic structure of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growing in the ecologically favorable territory of the steppe zone of European Russia. 35-year-old pine forest plantations (the Voronezh Region, Kantemirovskiy District, the 3rd bonitet class, forest site type – A1, a random sample, 60 trees) have been chosen as the object of the study. Genetic diversity has been examined on the basis of the microsatellite analysis of 18 SSR-loci (14 EST-SSR-loci and 4 nSSR-loci) and two isozymic loci (shikimate dehydrogenase and glutamate dehydrogenase – or Skdh and Gdh, respectively). It has been revealed that in the studied population, all the used microsatellite loci, with the exception of lw_isotig02842, are polymorphic. The average values of genetic variability calculated from the microsatellite loci have been obtained: the proportion of the polymorphic loci – 94.44 %, the



average number of alleles per locus – 3.500, the average effective number of alleles – 2.466, the observed and expected heterozygosity – 0.209 and 0.493 respectively; the Wright fixation index – 0.577. In terms of the level of allelic diversity, the plantation is characterized by relatively lower values of genetic and statistical population parameters (the average observed and expected heterozygosity) compared to the natural forest-steppe populations of the Central Chernozem Region. A high positive Wright fixation index indicates the presence of an increased proportion of inbreeding in the steppe population trees. The reasons and possible nature of the revealed phenomenon are discussed. Based on the isoenzyme analysis, the genetic structure of the Skdh and Gdh loci is examined. The results of the analysis indicate a high frequency of the rapid allele Skdh-1¹ (82 %) and the embryonic semi-lethal allele Gdh-1¹ (22 %), which, apparently, can be considered as one of the mechanisms of the population adaptation to the conditions of a warmer and drier climate of the steppe region. A deficiency of glutamate dehydrogenase heterozygotes has been established. It has also been noted that the groups of EST-SSR-loci and nSSR-loci differ in the level of genetic variability and population structure. It has been shown that the combined use of different types of genetic markers makes it possible to obtain more complete and objective information on the distinctive features of the genetic structure of pine forests in the optimal and pessimal zones of the range. The studied 18 microsatellite loci can be used to assess the genetic diversity of Scots pine populations and trees in the steppe region of European Russia.

Key words: Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), SSR-marker, isoenzyme analysis, allelic structure, genetic diversity, the Voronezh Region

Acknowledgements: This work was carried out within the framework of the state assignment of the All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology. The authors express their deep appreciation to G.V. Kal'ko – Candidate of Biology, as well as the staff of the research laboratory of the All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology for the assistance and advice in performing work with specialized computer programs allowing to analyze the structure of molecular genetic variability of populations.

For citation: Kamalova I.I., Peturenko M.Yu., Degtyareva A.P., Kuznetsova N.F., Vnukova N.I. The Genetic Structure Features of the *Pinus sylvestris* L. Population in the Steppe Zone of European Russia. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2024, no. 2, pp. 49–64. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-2-49-64>

Введение

Степи Европейской России представляют собой относительно геологически молодое образование и характеризуются сухим континентальным климатом [19]. Растительный покров здесь в основном образован разнотравно-злаковой и злаковой растительностью, кустарниками и небольшими (островными) лесными массивами [3]. Сосновые леса на всей территории принадлежат к пессимальной зоне ареала. Их продуктивность снижается до III класса бонитета, повышается фенологическая и генетическая изменчивость, изменяется генетическая структура [3, 13, 14, 29, 36, 37]. Показано, что уровень генетической изменчивости популяций напрямую связан с их жизнеспособностью и способностью к адаптации [1], что определяет актуальность исследований.

Для изучения генетической структуры, внутри- и межпопуляционной изменчивости, генетической дифференциации популяций лесных древесных растений используют генетические маркеры – аллозимы [5–7, 9, 11, 15, 17, 18, 21–23]. Особую информативность имеют ген-ферментные локусы, являющиеся эмбриональными полуплетелями. Согласно концепции В.А. Струнникова [24], их

негативное влияние может нейтрализоваться скоординированным комплексом компенсаторных генов. Организмы, имеющие эмбриональный полулеталь в гомозиготном состоянии и являющиеся носителями такого комплекса генов, отличаются жизнеспособностью, более высоким качеством морфологических и хозяйственно ценных признаков.

Ген-ферментный локус шикиматдегидрогеназы (Skdh) представлен 2 аллельными вариантами. Фермент участвует в шикиматном пути, в ходе которого образуются соединения, необходимые для метаболизма растений. Установлено, что Skdh растений реагирует на изменения среды [30], включена в метаболизм по адаптации к стрессу и может служить маркером их устойчивости к разным условиям мест произрастания. В нашей предыдущей работе [10] было выявлено сопряженное с жизнеспособностью и адаптивностью различие генетической структуры локуса Skdh в географических культурах ели, произрастающих в разных климатических зонах России. Это дало основание предположить наличие у сосны такой же функциональной связи фермента Skdh с реакцией на стрессовые климатические условия района степей.

Ген-ферментный локус глутаматдегидрогеназы (Gdh) у сосны обыкновенной также представлен 2 аллельными вариантами. Аллель, кодирующий наиболее подвижную при электрофорезе форму фермента Gdh (Gdh-1¹), является эмбриональным полулетаем [9]. Данный фермент важен для катаболизма и синтеза аминокислот и в конечном итоге влияет на продуктивность и устойчивость растений.

В настоящее время для лесобразующих хвойных пород разработаны новые микросателлитные (SSR) локусы, показана их эффективность при оценке генетического разнообразия [2, 16, 28, 34, 38]. На основе генетических маркеров изучена устойчивость *Pinus taeda* L. к засухе [32]. Однако данные по изменчивости генетической структуры степных популяций *Pinus sylvestris* L. на территории Европейской России, основанные на исследовании полиморфизма ДНК с применением маркеров ядерного генома, отсутствуют.

Цель исследования – комплексное изучение генетической изменчивости микросателлитных и изоферментных локусов, выявление на их основе закономерностей изменения генетико-статистических параметров насаждения *Pinus sylvestris* L. в степной зоне Центрально-Черноземного района (ЦЧР) для последующего их использования в селекционных программах и мероприятиях по сохранению генетических ресурсов сосновых лесов в пессимальной зоне ареала.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования служили типичные по фенотипу и бонитету 35-летние лесные культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающие на южной границе ЦЧР (Воронежская область, Кантемировский район, 49°66′ с. ш. 39°75′ в. д., экологически благоприятная территория). Лесные культуры заложены в 1985 г. по склонам оврагов и балок, имеют III бонитет, тип лесорастительных условий – А₁. Объем популяционной выборки – 60 деревьев.

Выделение суммарной ДНК из хвои деревьев проводили с использованием набора diaGene («Диаэм») для растительной ткани по методике [20]. Для анализа генетической изменчивости сосны обыкновенной выбраны следующие

олигонуклеотидные последовательности ядерных микросателлитных праймеров: 14 EST-SSR-праймеров (транскрибируемая часть ядерной ДНК), подобранных к локусам lw_isotig04204, lw_isotig07383, lw_isotig10603, lw_isotig17679, lw_isotig21953, lw_isotig27940, lw_isotig00080, lw_isotig00081, lw_isotig01420, lw_isotig02842, lw_isotig04195, lw_isotig04306, lw_isotig05123, lw_isotig20215, и 4 ядерных микросателлитных локуса (nSSR) – PtTx4011, PtTx3107, PtTx4001, SPAC12.5 [28, 34, 38]. Перечень и характеристика микросателлитных локусов представлены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика SSR-локусов сосны обыкновенной
Characterics of the SSR-loci of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)

Локус	Мотив*	Размер фрагмента, пар нуклеотидов	Температура отжига праймера, °С	Литературный источник	Объект
lw_isotig04204	(CGGCT) ₅	230	55	[34]	<i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>
lw_isotig10603	(CAG) ₇	196	55		
lw_isotig17679	(TTAA) ₅	277	55		
lw_isotig21953	(ATGGG) ₇	208	55		
lw_isotig27940	(TGGA) ₅	231	55		
lw_isotig00080	(CCG) ₆	177	55		
lw_isotig00081	(CCG) ₆	290	58		
lw_isotig01420	(CTG) ₅	174	50		
lw_isotig04195	(GAG) ₅	189	55		
lw_isotig04306	(TCC) ₇	196	55		
lw_isotig05123	(GAG) ₆	166	55		
lw_isotig20215	(TA) ₇	186	55		
lw_isotig07383	(GAT) ₈	191	55		
lw_isotig02842	(AGA) ₅	229	55		
PtTx4011	(CA) ₂₀	250–277	52	[28]	<i>Pinus taeda</i> L.
PtTx4001	(GT) ₁₅	160–187	52		
PtTx3107	(CAT) ₁₄	150–177	52		
SPAC12.5	(GT) ₂₀ (GA) ₁₀	115–210	52	[38]	<i>Pinus sylvestris</i> L.

*Повторяющаяся последовательность нуклеотидов.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе Real-time CFX96 Touch. При постановке реакции объемом 25 мкл в смесь добавляли прямой и обратный праймер по 0,2–0,4 мкМ каждого, матрицу ДНК до 25 нг на реакцию и стерильную воду – до 25 мкл. Все ПЦР выполнены в 3 повторностях для верификации воспроизводимости результатов. Процедуры амплификации осуществляли по методике, представленной в [28, 34, 38]. Результаты амплификации визуализировали с помощью горизонтального электрофореза, имеющего повышенную четкость разделения фрагментов, в 3%-й агарозе марки MS-12 Molecular Screening. Гели окрашивали бромистым этидием.

Для определения размеров фрагментов амплифицированной ДНК в агарозном геле использовали маркер длин ДНК 100 + bp DNA Ladder («Евроген», Россия). Распознавание размера продуктов амплификации на электрофореграмме осуществлялось при помощи программного обеспечения Labimage 4.2.3.

Электрофоретический анализ изоферментов проводили в вертикальном полиакриламидном геле с дальнейшим гистохимическим окрашиванием фермента по модифицированной нами методике [9]. В анализе использовали следующие ферментные системы: Skdh (КФ 1.1.1.25) и Gdh (КФ 1.4.1.2). Белковые экстракты получали путем гомогенизации индивидуальных эндоспермов семян сосны. Генотипы материнских деревьев определяли по данным анализа 6–10 эндоспермов.

Показатели генетической изменчивости: среднее число аллелей на локус (A), среднее эффективное число аллелей (n_e), наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготность, коэффициент фиксации Райта (F) – определяли с помощью программы GenAlEx 6.503 [35].

Результаты исследования и их обсуждение

Способность степных популяций сосны обыкновенной к адаптивной изменчивости имеет особое значение для выживания, т. к. вид произрастает в условиях, лишь частично отвечающих его биологии. На основании данных микросателлитного анализа нами проведена оценка частоты каждого аллеля кантемировской популяции. Всего в ней выявлено 35 аллельных вариантов. Количество обнаруженных редких аллелей (с частотой встречаемости $< 0,05$) составило 5,7 %. Отметим, что используемые показатели при определении основных популяционно-генетических характеристик должны давать стабильные оценки генетической изменчивости и быть чувствительными. Для адекватной оценки генетического разнообразия популяции для каждого показателя необходимо знать достаточное для выбранной точности количество деревьев в выборке. По данным И.И. Камаловой [9], число редких аллелей очень сильно зависит от объема выборки и даже при выборке в 100 особей оценка показателя достигает лишь половины от числа редких аллелей, выявленных в генеральной совокупности. При этом очевидна положительная зависимость числа выявляемых редких аллелей и показателей полиморфности P (доля полиморфных локусов) и среднего числа аллелей на локус от объема выборки [25]. Параметры генетической изменчивости кантемировской популяции сосны, полученные с помощью микросателлитных локусов, приведены в табл. 2.

Анализ генетической структуры показал, что все 18 использованных ядерных микросателлитных локусов, за исключением lw_isotig02842, полиморфны. Локусы lw_isotig27940 и lw_isotig21953, у которых наблюдалось от 8 до 12 аллелей, проявили себя как высокополиморфные, что подтверждает ранее полученные данные по сосне обыкновенной [8, 26]. Так, у локуса lw_isotig21953 обнаружено от 9 до 14 аллельных вариантов. Семь локусов (lw_isotig01420, lw_isotig10603, lw_isotig20215, lw_isotig00080, lw_isotig04204, SPAC12.5, PtTx4001) были менее полиморфны. Количество идентифицированных у них аллельных вариантов существенно меньше – от 3 до 4. Наименее изменчивыми оказались 6 EST-SSR-локусов: lw_isotig04306, lw_isotig00081, lw_isotig07383, lw_isotig05123, lw_isotig17679 и lw_isotig04195, имеющие по 2 аллеля. Среди nSSR-локусов PtTx3107 и PtTx4011 также характеризуются 2 аллельными вариантами (табл. 2).

Таблица 2

**Генетическая изменчивость деревьев кантемировской популяции
сосны обыкновенной в степной зоне Воронежской области**
**Genetic variability of the trees of the Kantemirovskaya population
of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the steppe zone of the Voronezh Region**

Локус	A	n_e	H_o	H_e	F
lw_isotig04306	2	1,763	0,283	0,433	0,345
lw_isotig01420	3	1,956	0,050	0,489	0,898
lw_isotig27940	8	4,635	0,322	0,784	0,589
lw_isotig10603	3	2,230	0,327	0,552	0,407
lw_isotig07383	2	1,194	0,125	0,163	0,231
lw_isotig20215	4	2,974	0,067	0,664	0,900
lw_isotig05123	2	1,724	0,017	0,420	0,960
lw_isotig17679	2	1,733	0,214	0,423	0,493
lw_isotig00800	4	2,067	0,083	0,516	0,839
lw_isotig04195	2	1,744	0,017	0,427	0,961
lw_isotig04204	4	2,481	0,458	0,597	0,233
lw_isotig02842	1	1,000	0,000	0,000	Н/д
lw_isotig00081	2	2,000	1,000	0,500	1,000
lw_isotig21953	12	8,054	0,550	0,876	0,372
SPAC12.5	4	3,205	0,196	0,688	0,714
PtTx4001	4	2,283	0,017	0,562	0,970
PtTx4011	2	1,444	0,034	0,307	0,888
PtTx3107	2	1,894	0,000	0,472	1,000

Примечание: Н/д – нет данных.

Низкий уровень изменчивости популяционной выборки, как уже отмечалось выше, зафиксирован у локуса lw_isotig02842, для которого значение и наблюдаемой, и ожидаемой гетерозиготности составило 0. Данный локус имел только 1 аллель размером ориентировочно около 229 пар нуклеотидов и являлся мономорфным. У *Pinus sylvestris* L. получены несколько отличные по сравнению с *P. sylvestris* var. *mongolica* результаты по количеству аллелей в SSR-локусах. Так, P. Fang et al. [34] было найдено для локуса lw_isotig02842 более 1 аллеля. Результаты [15] отчетливо указывают на существование различий в количестве аллелей для разных типов локусов. К примеру, при характеристике популяционной структуры *P. sylvestris* в зоне тайги (Республика Коми, Ухтинский лесхоз) один из локусов (GOT-1) оказался мономорфным во всех 4 изученных насаждениях. При этом в популяциях сосны других регионов России и Европы он являлся полиморфным. Возможно, это обусловлено различиями в происхождении образцов или особыми лесорастительными условиями. Несмотря на то, что для локуса lw_isotig02842 не выявлено полиморфизма между образцами выборки, он может быть полезен в случае дальнейшей аридизации регионального климата или при смене географического расположения популяций в пределах ареала.

Анализ усредненных основных параметров генетической изменчивости позволил обнаружить, что степная кантемировская популяция характеризуется относительно высоким уровнем генетического разнообразия (табл. 3).

Таблица 3

Генетические параметры SSR-локусов кантемировской популяции сосны обыкновенной в степной зоне Воронежской области
Genetic parameters of the SSR-loci of the Kantemirovskaya population of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the steppe zone of the Voronezh Region

Локус	P ₉₉ , %	A±SE	n _c ±SE	H _o ±SE	H _c ±SE	F±SE
EST-SSR, nSSR	94,44	3,500± ±0,622	2,466± ±0,382	0,209± ±0,061	0,493± ±0,049	0,577± ±0,116
<i>В том числе:</i>						
EST-SSR	92,86	3,643± ±0,789	2,540± ±0,484	0,251± ±0,074	0,489± ±0,060	0,479± ±0,140
nSSR	100	3,000± ±0,577	2,207± ±0,374	0,062± ±0,045	0,507± ±0,080	0,893± ±0,064

Примечание: ±SE – ошибка средней.

Эффективное число аллелей в среднем по выборке равно 2,466. Показатель имеет большую информативность, чем среднее число аллелей на локус, и применим в популяционных исследованиях. Среднее эффективное число аллелей при выборочных исследованиях в значительной степени зависит от объема выборки и имеет высокую (с занижением величины) систематическую ошибку. Тем не менее этот показатель широко используется для оценки генетического разнообразия популяций.

Из данных табл. 3 видно, что усредненный уровень полиморфизма амплифицированных фрагментов ДНК, полученных в результате полимеразной цепной реакции с 18 SSR-локусами, составил 94,44 %. При этом значения показателя в суммарной выборке в зависимости от SSR-локуса варьировали в пределах 92,86–100 % – для EST-SSR-локусов и nSSR локусов соответственно.

В табл. 3 отражены средние значения индекса фиксации Райта (коэффициент инбридинга). Известно, что преобладание отрицательных и близких к 0 значений этого индекса свидетельствует об отсутствии ощутимого дефицита гетерозигот, в то время как высокие положительные значения указывают на дефицит и повышенную долю инбридинга в генотипическом составе аутбредного потомства хвойных растений [21]. Заметные отклонения от нормы индекса у кантемировской популяции (0,577) говорят о наличии в ее семенной продукции повышенной доли инбредного потомства. У ряда степных популяций сосны обыкновенной, произрастающих в разных регионах данной природной зоны, коэффициент инбридинга также показал уровень инбридинга выше 0,5 [36, 37].

Что касается природы выявленного феномена, то Т. East [31] еще в 1929 г. установил зависимость инбридинга от температуры у цветковых растений. Исследователь отметил, что максимум интенсивности приходится на оптимальный для каждого вида температурный режим, а при отклонении от нормы (увеличение/уменьшение) барьер самофертильности снижается. Аналогичные результаты получены нами в 12-летнем эксперименте по самоопылению, который проводился на 50 модельных деревьях сосны обыкновенной [12]. Отмечено, что признак самофертильности очень чувствителен к температуре и начинает реагировать на ее изменение в теплые и холодные годы. В раннюю засуху доля инбредных семян в семенной продукции года повышается пропорционально

силе погодного стресса и роль инбридинга в системе семенного размножения существенно возрастает [12, 33]. Так как степная популяция развивается в более жарком климате, то повышение доли инбредного потомства – ожидаемый результат для пессимальной зоны видového ареала, что и подтвердил высокий положительный индекс фиксации Райта ее деревьев (табл. 3).

У сосны обыкновенной между уровнем самофертильности дерева и его индивидуальной гетерозиготностью выявлена достоверная связь [7]. Показано, что набор из 18 микросателлитных локусов (EST-SSR- и nSSR-локусы) в среднем дает индекс фиксации 0,577, что указывает на избыток гомозигот. При этом усредненные значения по 14 транскрибируемыми EST-SSR-локусам и 4 ядерным nSSR-локусам соответствуют среднему индексу фиксации Райта выборки (хотя nSSR-локусы имеют завышенные значения). Показатель этого параметра также свидетельствует о существенном избытке гомозигот ($F = 0,479$ и $F = 0,893$ соответственно).

Средняя наблюдаемая гетерозиготность у EST-SSR-локусов выше, чем у nSSR-локусов, – соответственно 0,251 и 0,062, при этом отмечено, что показатели количества аллелей на локус (среднее и среднее эффективное число) у них также выше – соответственно 3,643 и 2,540 против 3,000 и 2,207.

Материалы межпопуляционного анализа показали, что у кантемировской популяции по сравнению с ценопопуляциями сосны болотных и суходольных экотопов Республики Марий Эл, произрастающих в Монголии и южных районах Сибири, выявленные по аллозимным локусам среднее количество аллелей на локус и гетерозиготность имели более близкие показатели [4, 27].

В основе установленных отличий, помимо эколого-эдафических факторов, могут лежать еще 2 причины. Во-первых, выборки деревьев анализировались с учетом разных параметров (количества локусов, вида молекулярного маркера и т. д.). Во-вторых, не всегда степень дифференциации популяций по микросателлитным и изоферментным маркерам совпадает вследствие того, что разные маркеры характеризуют полиморфизм участков ДНК, обладающих различной скоростью мутирования, уровнем нейтральности и наследования. При этом, как правило, сохраняется тенденция более высоких вычисленных по микросателлитам показателей изменчивости между популяциями. Оценки, полученные на базе SSR, в 2 и более раз выше, чем полученные на основе аллозимного анализа.

Анализируемая степная популяция в целом обладает достаточно большим запасом генетической изменчивости: более 90 % ее локусов находится в полиморфном состоянии, количество аллелей на локус достигает 3,5, каждое дерево в среднем гетерозиготно по 25 % своих генов. Большинство локусов оказались высокоизменчивыми, поскольку ожидаемая гетерозиготность у них находилась в пределах 43,5 % или превышала это значение.

Для поиска молекулярных маркеров устойчивости сосны обыкновенной к стрессовым гидротермическим условиям степной зоны проанализирована генетическая структура изоферментных локусов Skdh и Gdh. Выбор ферментных систем обусловлен большим значением данных ферментов для метаболизма, синтеза аминокислот, азотного обмена и функционирования растительных организмов. Установлено, что в генетической структуре локуса Skdh преобладают гомозиготные по быстрому (при электрофорезе) аллелю организмы с генотипом Skdh-1¹/Skdh-1¹, доля которых составляет 67 %. В

аллельной структуре также отмечается существенное превышение (в 4 раза) частоты быстрого аллеля $Skdh-1^1$ над частотой аллеля $Skdh-1^2$: 82 % против 18 %. Распределение частот генетической и аллельной структур $Skdh$ в анализируемой популяции представлено на рис. 1.

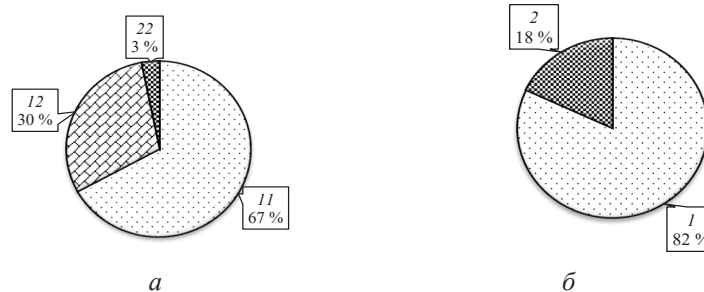


Рис. 1. Частоты генотипов (а) и аллелей (б) локуса $Skdh$ сосны обыкновенной: 11, 12 и 22 – соответственно генотипы $Skdh-1^1/Skdh-1^1$, $Skdh-1^1/Skdh-1^2$ и $Skdh-1^2/Skdh-1^2$; 1 – аллель $Skdh-1^1$; 2 – аллель $Skdh-1^2$

Fig. 1. Frequencies of genotypes (a) and alleles (b) of the $Skdh$ locus of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.): 11, 12, and 22 are the $Skdh-1^1/Skdh-1^1$, $Skdh-1^1/Skdh-1^2$ and $Skdh-1^2/Skdh-1^2$ genotypes, respectively; 1 – the $Skdh-1^1$ allele; 2 – the $Skdh-1^2$ allele

Анализ генетической структуры Gdh показал преобладание гомозигот по медленному (при электрофорезе) аллелю (генотип $Gdh-1^2/Gdh-1^2$) – доля таких деревьев в выборке составляет 63 %. Так же, как и в генетической структуре $Skdh$, число гетерозиготных растений – 30 %. В аллельной структуре отмечено преобладание $Gdh-1^2$ – 78 %, что в 3,5 раза выше, чем частота аллеля $Gdh-1^1$. Частоты генотипов и аллелей по локусу Gdh представлены на рис. 2.

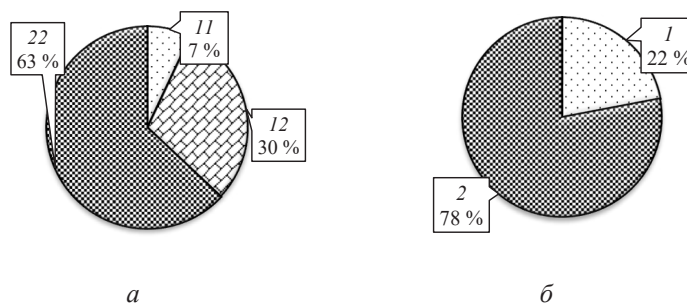


Рис. 2. Частоты генотипов (а) и аллелей (б) локуса Gdh сосны обыкновенной: 11, 12 и 22 – соответственно генотипы $Gdh-1^1/Gdh-1^1$, $Gdh-1^1/Gdh-1^2$ и $Gdh-1^2/Gdh-1^2$; 1 – аллель $Gdh-1^1$; 2 – аллель $Gdh-1^2$

Fig. 2. Frequencies of genotypes (a) and alleles (b) of the Gdh locus of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.): 11, 12, and 22 are the $Gdh-1^1/Gdh-1^1$, $Gdh-1^1/Gdh-1^2$ and $Gdh-1^2/Gdh-1^2$ genotypes, respectively; 1 – the $Gdh-1^1$ allele; 2 – the $Gdh-1^2$ allele

В табл. 4 приведена характеристика генетической структуры популяции по локусам $Skdh$ и Gdh . Из данных таблицы видно, что наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность локуса $Skdh$ различаются всего на 2 %. Это говорит о том, что

популяция по данному локусу находится в состоянии равновесия. По локусу Gdh различия между показателями более существенны и составляют 4 %, что может свидетельствовать о нехватке в популяции гетерозигот. Эффективное число аллелей в изученных локусах практически одинаково и составляет 1,43 по локусу Gdh и 1,42 по локусу Skdh. Индекс фиксации Райта по локусу Gdh в 1,8 раз выше, чем по локусу Skdh, и составляет 0,118, что подтверждает высокий уровень инбридинга.

Таблица 4

Показатели генетической изменчивости популяции сосны обыкновенной по локусам Skdh и Gdh

Genetic variability indicators of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) population at the Skdh and Gdh loci

Показатель	Skdh	Gdh
H_o , %	29	30
H_e , %	31	34
n_e	1,42	1,43
F	0,065	0,118

В табл. 5 отражены данные сравнения параметров генетической структуры локуса Gdh кантемировской степной популяции с эталонными лесостепными насаждениями сосны обыкновенной ЦЧР: Усманский (Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В.М. Пескова) и Хреновской боры – соответственно север и юг лесостепной зоны Воронежской области.

Таблица 5

Генетическая структура локуса Gdh сосны обыкновенной из разных природных условий

Genetic structure of the Gdh locus of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from different environmental conditions

Объект	Аллели, %		Генотипы, %			H_o	H_e	n_e	F
	1	2	11	12	22				
Кантемировская популяция	22	78	7	30	63	30	34	1,43	0,118
Усманский бор	32	68	10	45	45	45	44	1,78	-0,03
Хреновской бор	26	74	4	44	52	44	39	1,63	-0,13

Примечание: Условные обозначения 1, 2, 11, 12 и 22 – см. рис. 2.

Установлено, что среди изученных популяций сосны обыкновенной ЦЧР наибольшее число полулетальных генотипов (Gdh-1¹/Gdh-1¹) и аллелей (Gdh-1¹) присутствует в генетической структуре Усманского бора: число аллелей выше на 6–10 %, число генотипов – на 3–6 %. Наблюдаемая гетерозиготность у естественных лесостепных популяций выше на 15 %, эффективное число аллелей больше. Коэффициент инбридинга почти равняется 0, что свидетельствует о близком к равновесному состоянию естественных популяций, в то время как данный показатель в степной популяции составляет 0,118. Полученные результаты могут быть обусловлены различием природно-климатических условий мест произрастания.

Заключение

Полученные результаты говорят о возможности использования 18 изученных микросателлитных локусов для генетических исследований вида *Pinus sylvestris* L. Микросателлитные локусы позволяют устанавливать генетическую дифференциацию и в совокупности с изоферментными типами маркеров применимы в качестве источника информации о состоянии внутривидового генетического разнообразия вида на юге пессимальной зоны ареала.

Для получения более полной и объективной информации о генетическом разнообразии популяций целесообразно использовать разные по типу наследования и уровню изменчивости генетические маркеры, которые, дополняя друг друга, представляют различные типы трансформации одной и той же внутриклеточной структуры, функционирующей по принципу взаимодействия «генотип–среда», «вид–среда».

Анализ генетической структуры степной популяции показал, что все рассмотренные микросателлитные локусы, за исключением *lw_isotig02842*, являются полиморфными. Всего выявлено 35 аллелей. Насаждение по уровню аллельного разнообразия характеризуется относительно более низкими генетико-статистическими популяционными параметрами (средними наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностью) по сравнению с естественными лесостепными популяциями Европейской России. Обнаружен довольно высокий средний уровень генетического разнообразия по микросателлитным локусам и при этом установлен дефицит гетерозигот. Это подтверждают положительные значения статистик Райта по SSR-локусам, а также коэффициент инбридинга по локусу глутаматдегидрогеназы. По результатам анализа генетической структуры локуса шикиматдегидрогеназы (*Skdh*) установлена высокая частота быстрого аллеля *Skdh-1¹* (82 %), что, по-видимому, можно рассматривать как внутриклеточный механизм по адаптации растений к условиям более теплого и сухого климата района степей. В генетической структуре локуса глутаматдегидрогеназы доля аллеля, являющегося эмбриональным полуплетелем, составляет 22 % от числа проанализированных аллелей; он, по-видимому, также может обладать адаптационными способностями благодаря действию комплекса компенсаторных генов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с. Altukhov Yu.P. *Genetic Processes in Populations*. Moscow, Nauka Publ., 1989. 328 p. (In Russ.).
2. Белоконь М.М., Политов Д.В., Мудрик Е.А., Полякова Т.А., Шатохина А.В., Белоконь Ю.С., Орешкова Н.В., Путинцева Ю.А., Шаров В.В., Кузмин Д.А., Крутовский К.В. Разработка микросателлитных маркеров сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) по результатам полногеномного *de novo* секвенирования // Генетика. 2016. Т. 52, № 12. С. 1418–1427.
Belokon' M.M., Politov D.V., Mudrik E.A., Polyakova T.A., Shatokhina A.V., Belokon' Yu.S., Oreshkova N.V., Putintseva Yu.A., Sharov V.V., Kuzmin D.A., Krutovsky K.V. Development of Microsatellite Markers for Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) Based on the *de novo* Whole Genome Sequencing. *Genetika* = Russian Journal of Genetics, 2016, vol. 52, no. 12, pp. 1418–1427. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0016675816120031>

3. Бельгард А.Л. Степное лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 321 с.
Bel'gard A.L. *Steppe Forestry*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1971. 321 p. (In Russ.).
4. Гладков Ю.Ф., Шейкина О.В. Генетический полиморфизм деревьев сосны обыкновенной из смежных болотной и суходольной ценопопуляций по ядерным микросателлитным локусам // Вестн. ПГТУ. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 4(44). С. 70–79.
Gladkov Yu.F., Sheikina O.V. Genetic Polymorphism of the *Pinus sylvestris* Trees from Bog Land and Upland Cenopopulations on Nuclear SSR Loci. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovaniye* = Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management, 2019, no. 4(44), pp. 70–79. (In Russ.). <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2019.4.70>
5. Ивановская С.И. Генетический потенциал сосновых насаждений Полесского лесосеменного района на основе молекулярно-генетического анализа // Тр. БГТУ. Сер. 1: Лесн. хоз-во. 2012. № 1(148). С. 168–171.
Ivanovskaya S.I. Genetic Potential of Pine Plantations of the Polessky Forest Seed Region Area on Molecular Genetic Analysis. *Trudy BGTU. Seriya 1: Lesnoye khozyaystvo* = Proceedings of BSTU. Series 1: Forestry, 2012, no. 1(148), pp. 168–171. (In Russ.).
6. Ивановская С.И. Оценка генофонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в плюсовых насаждениях Беларуси по данным изоферментного анализа // Тр. БГТУ. Сер. 1: Лесн. хоз-во. 2014. № 1(165). С. 130–134.
Ivanovskaya S.I. Assessment of the Gene Pool of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Plus Plantations of Belarus according to Isoenzyme Analysis. *Trudy BGTU. Seriya 1: Lesnoye khozyaystvo* Proceedings of BSTU. Series 1: Forestry, 2014, no. 1(165), pp. 130–134. (In Russ.).
7. Исаков Ю.Н., Семерилов В.Л. Связь генотипа по некоторым аллозимным локусам и способности к самоопылению у сосны обыкновенной // Генетика. 1997. Т. 33, № 2. С. 274–276.
Isakov Yu.N., Semerikov V.L. The Relationship of the Genotype for Some Allozyme Loci and the Ability for Self-Pollination in Scots Pine (*Pinus sylvestris*). *Genetika* = Russian Journal of Genetics, 1997, vol. 33, no. 2, pp. 274–276. (In Russ.).
8. Калько Г.В. Тестирование ядерных микросателлитных маркеров сосны обыкновенной // Тр. СПбНИИЛХ. 2017. № 1. С. 23–34.
Kal'ko G.V. The Testing of Nuclear Microsatellite Markers of Scots Pine. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva* = Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute, 2017, no. 1, pp. 23–34. (In Russ.). <https://doi.org/10.21178/2079-6080.2017.1.23>
9. Камалова И.И. Методические указания для идентификации клонов сосны обыкновенной с использованием ген-ферментных маркеров. Воронеж: НИИЛГИС, 2001. 24 с.
Kamalova I.I. *Guidelines for Identifying Scots Pine Clones using the Gene-Enzyme Markers*. Voronezh, Research Institute of Forest Genetics and Breeding Publ., 2001. 24 p. (In Russ.).
10. Камалова И.И., Внукова Н.И., Наквасина Е.Н., Шутяев А.М. Особенности изменчивости ферментных локусов в популяциях ели в географических культурах // Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы эволюции и систематики культурных растений: Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения Е.Н. Синской, Санкт-Петербург, 9–11 дек. 2009 г. СПб.: Всерос. науч.-исслед. ин-т растениеводства им. Н.И. Вавилова, 2009. С. 69–72.
Kamalova I.I., Vnukova N.I., Nakvasina E.N., Shutyaev A.M. The Features of the Enzyme Loci Variability in Spruce Populations of Provenance Trial Plantations. *Genetic Resources of Cultivated Plants. Problems of Crop Evolution and Systematics: Materials of the International Scientific and Practical Conference Dedicated to the 120th Anniversary of the*

Birth of E.N. Sinskaya (St. Petersburg, December 09–11, 2009). St. Petersburg, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources Publ., 2009, pp. 69–72. (In Russ.).

11. Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П., Милютин Л.И., Кузнецова Г.В., Ирошников А.И., Воробьев В.Н., Воробьева Н.А. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщ. 4. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25, № 11. С. 2009–2031.

Krutovsky K.V., Politov D.V., Altukhov Yu.P., Milyutin L.I., Kuznetsova G.V., Iroshnikov A.I., Vorobyov V.N., Vorobyova N.A. Genetic Variation in Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour). Message 4. Genetic Diversity and the Degree of Genetic Differentiation Between Populations. *Genetika* = Russian Journal of Genetics, 1989, vol. 25, no. 11, pp. 2009–2031. (In Russ.).

12. Кузнецова Н.Ф., Исаков Ю.Н. Проявление уровня самофертильности у сосны обыкновенной в зависимости от климатических условий года // Экология. 1996. № 4. С. 264–267.

Kuznetsova N.F., Isakov Yu.N. Dependence of the Level of Self-Fertility in Scots Pine on Yearly Climatic Conditions. *Ekologiya* = Russian Journal of Ecology, 1996, no. 4, pp. 264–267. (In Russ.).

13. Матвеев Н.М. Степные леса Заволжья // Самарская Лука: Проблемы регион. и глобал. экологии. 2015. Т. 24, № 4. С. 48–71.

Matveev N.M. The Transvolga Steppe Forests. *Samarskaya Luka: Problemy regional'noy i global'noy ekologii* = Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology, 2015, vol. 24, no. 4, pp. 48–71.

14. Мильков Ф.Н. О естественных ландшафтах юга Русской равнины // Изв. РАН. Сер.: Географическая. 1995. № 5. С. 5–18.

Milkov F.N. On the Natural Landscapes of the South of the Russian Plain. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya* = Bulletin of the Russian Academy of Sciences: Geography, 1995, no. 5, pp. 5–18. (In Russ.).

15. Наквасина Е.Н., Юдина О.А., Прожерина Н.А., Камалова И.И., Минин Н.С. Географические культуры в ген-экологических исследованиях на Европейском Севере. Архангельск: САФУ им. М.В. Ломоносова, 2008. 308 с.

Nakvasina E.N., Yudina O.A., Prozherina N.A., Kamalova I.I., Minin N.S. *Provence Trials in Gene-Ecological Research in the European North*. Arkhangelsk, Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov Publ., 2008. 308 p. (In Russ.).

16. Орешкова Н.В., Путинцева Ю.А., Шаров В.В., Кузьмин Д.А., Крутовский К.В. Разработка микросателлитных маркеров лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на основе полногеномного *de novo* секвенирования // Генетика. 2017. Т. 53, № 11. С. 1278–1284.

Oreshkova N.V., Putintseva Yu.A., Sharov V.V., Kuz'min D.A., Krutovsky K.V. Development of Microsatellite Markers in Siberian Larch (*Larix sibirica* Ledeb.) Based on the *de novo* Whole Genome Sequencing. *Genetika* = Russian Journal of Genetics, 2017, vol. 53, no. 11, pp. 1278–1284. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0016675817110091>

17. Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. Гомель: ИЛ НАНБ, 2001. 144 с.

Padutov V.E. *Genetic Resources of Pine and Spruce in Belarus*. Gomel', Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus Publ., 2001. 144 p. (In Russ.).

18. Падутов В.Е., Чурило Е.В., Каган Д.И., Ивановская С.И. Лесоводственная и генетическая оценка ресурсного потенциала сосновых насаждений ГЛХУ «Корневская экспериментальная лесная база Института леса НАН Беларуси» // Вестн. ГрГУ им. Янки Купалы. Сер. 5: Экономика. Социология. Биология. 2021. Т. 11, № 1. С. 100–109.

Padutov V.E., Churilo E.V., Kagan D.I., Ivanovskaya S.I. Silvicultural and Genetic Assessment of the Resource Potential of Pine Plantations of the State Forestry Institution

“Korenevka Experimental Forest Base of the Institute of Forest of the NAS of Belarus”. *Vestnik Grodnenskogo gosudarstvennogo universiteta imeni Yanki Kupaly. Seriya 5: Ekonomika. Sotsiologiya. Biologiya* = Vestnik of Yanka Kupala State University of Grodno. Series 5: Economics. Sociology. Biology, 2021, vol. 11, no. 1, pp. 100–109. (In Russ.).

19. Петров К.М. Степи – наша гордость и боль // Биосфера. 2012. Т. 4, № 4. С. 370–384.

Petrov K.M. Steppes: Our Pride and Our Pain. *Biosfera* = Biosphere, 2012, vol. 4, no. 4, pp. 370–384. (In Russ.).

20. Петюренко М.Ю., Камалова И.И., Сердюкова А.П. Экстракция суммарной ДНК из *Pinus sylvestris* L. при оценке полиморфизма с использованием SSR- и RAPD-маркеров // Тр. СПбНИИЛХ. 2021. № 3. С. 13–25.

Peturenko M.Yu., Kamalova I.I., Serdyukova A.P. Extraction of Total DNA from *Pinus sylvestris* L. for Assessment of Polymorphism – using SSR- and RAPD-markers. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva* = Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute, 2021, no. 3, pp. 13–25. (In Russ.). <https://doi.org/10.21178/2079-6080.2021.2.13>

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

Politov D.V., Belokon' M.M., Belokon' Yu.S. Dynamics of Allozyme Heterozygosity in Siberian Dwarf Pine *Pinus pumila* (Pall.) Regel Populations of the Russian Far East: Comparison of Embryos and Maternal Plants. *Genetika* = Russian Journal of Genetics, 2006, vol. 42, no. 10, pp. 1348–1358. (In Russ.).

22. Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.

Sannikov S.N., Petrova I.V. *Differentiation of Scots Pine Populations*. Yekaterinburg, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 2003. 247 p. (In Russ.).

23. Семериков В.Л., Подогас А.В., Шурхал А.В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.

Semerikov V.L., Podogas A.V., Shurkhal A.V. Allozyme Loci Variability Structure in Populations of Scots Pine. *Ekologiya* = Russian Journal of Ecology, 1993, no. 1, pp. 18–25. (In Russ.).

24. Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса и ее научное и практическое значение // Вестн. рос. с.-х. науки. 1983. № 1(316). С. 34–40.

Strunnikov V.A. A New Hypothesis of Heterosis and its Scientific and Practical Significance. *Vestnik Rossiyskoy sel'skokhozyaystvennoy nauki* = Vestnik of the Russian Agricultural Science, 1983, no. 1(316), pp. 34–40. (In Russ.).

25. Тихонова И.В., Семериков В.Л., Семерикова С.А., Дымшакова О.С., Зацепина К.Г. О выборках в исследованиях внутривидового генетического разнообразия сосны обыкновенной // Сиб. лесн. журн. 2014. № 4. С. 99–109.

Tikhonova I.V., Semerikov V.L., Semerikova S.A., Dymshakova O.S., Zatsepina K.G. About Samples in the Research of Intraspecific Genetic Diversity of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). *Sibirskiy lesnoy zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2014, no. 4, pp. 99–109. (In Russ.).

26. Торбик Д.Н., Бедрицкая Т.В., Власова М.М., Синельников И.Г. Генетическое разнообразие естественных популяций *Pinus sylvestris* L. // Наука – лесному хозяйству Севера: сб. науч. тр. ФБУ «СевНИИЛХ». Архангельск, 2019. С. 91–99.

Torbik D.N., Bedritskaya T.V., Vlasova M.M., Sinelnikov I.G. Genetic Diversity of Natural Populations of *Pinus sylvestris* L. *Science to Northern Forestry: Collection of Scientific*

Papers of the Federal Forest Agency “Northern Research Institute of Forestry”. Arkhangelsk, 2019, pp. 91–99. (In Russ.).

27. Экарт А.К., Ларионова А.Я., Зацепина К.Г., Кравченко А.Н., Жамъянсүрэн С., Тихонова И.В., Тараканов В.В. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии // Сиб. экол. журн. 2014. № 1. С. 69–78.

Ekart A.K., Larionova A.Ya., Zatsepina K.G., Kravchenko A.N., Zham’yansuren S., Tikhonova I.V., Tarakanov V.V. Genetic Diversity and Differentiation of Populations of Scots Pine in Southern Siberia and Mongolia. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2014, no. 1, pp. 69–78. (In Russ.).

28. Auckland L.D., Bui T., Zhou Y., Shepherd M., Williams C.G. *Conifer Microsatellite Handbook*. Texas A&M University, College Station TX, 2002. 57 p.

29. Behiye B.B., Kaya N. Genetic Diversity among *Pinus sylvestris* L. Populations and its Implications for Genetic Conservation: Comparison of Nuclear and Chloroplast Microsatellite Markers. *Fresenius Environmental Bulletin*, 2017, vol. 26, no. 11, pp. 6873–6881.

30. Diaz J., Barceló A.R., de Cáceres F.M. Changes in Shikimate Dehydrogenase and the End Products of the Shikimate Pathway, Chlorogenic Acid and Lignins, during the Early Development of Seedlings of Capsicum Annuum. *New Phytologist*, 1997, vol. 136, iss. 2, pp. 183–188. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00743.x>

31. East E.M. Self-Sterility. *Bibliographia Genetica*, 1929, vol. 5, pp. 331–368.

32. Eckert A.J., Heerwaarden van J., Wegrzyn J.L., Nelson C.D., Ross-Ibarra J., González-Martínez S.C., Neale D.B. Patterns of Population Structure and Environmental Associations to Aridity across the Range of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L., Pinaceae). *Genetics*, 2010, vol. 185, iss. 3, pp. 969–982. <https://doi.org/10.1534/genetics.110.115543>

33. Kuznetsova N.F. Self-Fertility in Scots Pine as a System for Regulating Close Relationships and Species Survival in an Adverse Environment. *Advances in Genetic Research*. New York, Nova Science Publishers Inc., 2012, pp. 83–106.

34. Fang P., Niu S., Yuan H., Li Zh., Zhang Y., Yuan L., Li W. Development and Characterization of 25 EST-SSR Markers in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (Pinaceae). *Applications in Plant Sciences*, 2014, vol. 2, iss. 1, art. no. 1300057. <https://doi.org/10.3732/apps.1300057>

35. Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research. *Molecular Ecology Notes*, 2006, vol. 6, iss. 1, pp. 288–295. <https://doi.org/10.1111/J.1471-8286.2005.01155.X>

36. Serdyukova A.P. The State of Scots Pine Plantations in the Steppe Voronezh Region in Drought Conditions and under Anthropogenic Influence. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2021, vol. 817, art. no. 012098. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/817/1/012098>

37. Şofletea N., Mihai G., Ciocîrlan E., Curtu A.L. Genetic Diversity and Spatial Genetic Structure in Isolated Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Populations Native to Eastern and Southern Carpathians. *Forests*, 2020, vol. 11, no. 10, art. no. 1047. <https://doi.org/10.3390/f11101047>

38. Soranzo N., Provan J., Powell W. Characterization of Microsatellite Loci in *Pinus sylvestris* L. *Molecular Ecology*, 1998, vol. 7, iss. 9, pp. 1260–1261.

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article