

БОТАНИКА / BOTANICS

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.135.64>КОЛИЧЕСТВО И СООТНОШЕНИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ ДЕРЕВЬЕВ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA DU TOUR*) ВЛИЯЕТ НА РАЗНООБРАЗИЕ ИХ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА

Научная статья

Петрова Е.А.^{1,*}¹ ORCID : 0000-0002-2025-6973;¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (e_a_petrova[at]mail.ru)

Аннотация

Проведен анализ системы скрещивания и разнообразия семенного потомства от свободного опыления деревьев кедров сибирского с различным количеством и соотношением мужских и женских побегов. Генетический анализ сеянцев проведен с помощью горизонтального электрофореза изоферментов в крахмальном геле. Генотипы 236 сеянцев установлены по 7 полиморфным изоферментным локусам (Pgm-1, Gpi-2, Dia-2, Fe, Lap-2, Skdh-1, Alap). Частота перекрестного опыления дерева отрицательно связана с числом мужских побегов в его кроне. Коэффициент вариации высоты шестилетних сеянцев положительно связан с их генным разнообразием (H_E) ($r=0,622$, $p<0,05$). Сеянцы деревьев с относительно высоким количеством мужских побегов характеризовались низкими значениями гетерозиготности, генетического и морфологического разнообразия. Полученные данные важны для сохранения и воспроизведения генетических ресурсов кедров сибирского и других лесообразующих древесных видов Сибирского региона.

Ключевые слова: Кедр сибирский, *Pinus sibirica Du Tour*, система скрещивания, перекрестное опыление, аллозимы, генетическое разнообразие.

QUANTITY AND RATIO OF GENERATIVE SHOOTS OF SIBERIAN STONE PINE TREES (*PINUS SIBIRICA DU TOUR*) INFLUENCE THE DIVERSITY OF THEIR SEED OFFSPRINGS

Research article

Petrova E.A.^{1,*}¹ ORCID : 0000-0002-2025-6973;¹ Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russian Federation

* Corresponding author (e_a_petrova[at]mail.ru)

Abstract

Mating system and seedlings diversity of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) trees with different number and ratio of male and female shoots were analyzed. Genetic polymorphism of 6-year seedlings was studied by starch gel electrophoresis of allozymes. Genotypes of seedlings were detected on 7 polymorphic allozyme loci (Pgm-1, Gpi-2, Dia-2, Fe, Lap-2, Skdh-1, Alap). Number of male shoots in tree crown correlated negatively with outcrossing rate. The coefficient of variation of height of six-year-old seedlings was positively related to their gene diversity (NE) ($r=0.622$, $p<0.05$). Expected heterozygosity correlates with variation of seedlings height. Progenies of trees with relatively high number of male shoots demonstrate low heterozygosity, genetic and morphological diversity. The findings are important for protection and restoration of Siberian Stone pine genetic resources.

Keywords: Siberian Stone Pine, *Pinus sibirica Du Tour*, mating system, outcrossing, allozymes, genetic diversity.

Введение

В настоящее время изучению биологического разнообразия лесообразующих древесных видов уделяется большое внимание, поскольку лесные экосистемы во всем мире выполняют важнейшие функции: средообразующую, ресурсную, рекреационную. Изучение генофонда популяций древесных растений необходимо для их сохранения и рационального использования [1]. Сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский (*Pinus sibirica Du Tour*) является одной из основных лесообразующих пород хвойных бореальной зоны лесов Евразии. Исследования генетической структуры популяций кедров сибирского активно ведутся несколько десятилетий [3], [4], [5], [6]. Одним из процессов, влияющих на динамику популяционных генофондов древесных растений является система скрещивания. Для хвойных характерна смешанная система скрещивания – сочетание случайного (пыльца происходит с равной вероятностью от любого дерева популяции) и самоопыления [8]. Кедр относится к однодомным раздельнополым растениям, в его популяциях наблюдается изменчивость между индивидами по развитию мужской и женской генеративных сфер, т.е. количеству стробилов разного пола. При анализе генетических процессов в популяциях важно учитывать, что особи с различным количеством генеративных органов будут характеризоваться дифференциальным вкладом в пулы мужских и женских гамет. Это приводит к преимущественному скрещиванию различных генотипов, т.е. перекрестному опылению, формированию так называемой «мультипликативной» генетической структуры и увеличению гетерозиготности потомства [9], [10], [11]. Знание закономерностей изменчивости генетических характеристик потомства от индивидуальных особенностей материнских деревьев необходимо для понимания генетических процессов в популяциях хвойных растений и разработки научных подходов в лесном семеноводстве. Целью нашего исследования является выявление особенностей генетической и морфологической изменчивости сеянцев в

зависимости от количества и соотношения мужских и женских генеративных побегов у материнских деревьев на примере кедра сибирского.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования послужили сеянцы – потомство от свободного опыления деревьев кедра сибирского, произрастающих в естественном насаждении в основании подпояса черневой тайги в северной части Телецкого озера, территории Алтайского государственного заповедника недалеко от поселка Яйлю на высоте 460 м над ур.м. Тип леса – папоротниковый, средний возраст основного поколения кедра – 100 лет, I класс бонитета, средняя высота 21 м, средний диаметр – 45 см. Во втором ярусе – пихта и береза, кустарниковый ярус – красная смородина.

Модельные деревья кедра сибирского были разделены на три группы в соответствии с числом и соотношением мужских и женских побегов. Ряды распределения количества мужских и женских побегов разбиваются на три части, соответствующие малому, среднему и большому количеству побегов [12]. В группу «Г1» вошли деревья с относительным преобладанием количества мужских побегов, в группу «Г3» – с относительным преобладанием женских побегов, и в группу «Г2» вошли деревья, у которых мужская и женская генеративные сферы были развиты относительно одинаково. Потомство этих деревьев от свободного опыления выращивалось на Научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, расположенный в 30 км к юго-востоку от г. Томска (юго-восточная часть Западно-Сибирской равнины, южная граница лесной зоны). Посадки были произведены под руководством Н.А. Воробьевой. В возрасте 6 лет у 236 сеянцев автором были измерены высота и вес (с корнями). Коэффициент вариации (Сv) получали путем деления стандартного отклонения на среднее значение выборки, результат умножали на 100 для процентного выражения. Статистический анализ морфологической изменчивости сеянцев проведен в программе Statistica 5.0.

Генетический анализ вегетативных тканей сеянцев проведен автором в лаборатории генетики института леса НАН Беларуси, г. Гомель, под руководством профессора Г.Г. Гончаренко. Экстрагирование энзимов, электрофоретический анализ и гистохимическое окрашивание проводили по общепринятым методикам [13], [14], [15]. Для характеристики генетической изменчивости сеянцев использовали стандартные критерии: средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_o), средняя ожидаемая гетерозиготность (генное разнообразие) – H_e , F – коэффициент инбридинга. Оценки популяционно-генетических критериев получены при помощи программы PopGen32. Уровень перекрестного опыления учитывали двумя способами. В первом случае многолокусный генотип материнского дерева сравнивали с генотипами потомков. Если в генотипе потомка хотя бы по одному гену имелся аллель, отсутствующий у материнского дерева, его считали «явным ауткроссом», а доля таких потомков в семье характеризовала уровень перекрестного опыления у материнского дерева (ПО). Данные о генотипах модельных деревьев предоставлены Н.А. Воробьевой [2]. Кроме того, параметры системы скрещивания оценивались с помощью многолокусной модели смешанной системы скрещивания [16], реализованной в компьютерной программе MLTR [17].

Результаты и обсуждение

Генотипы 236 сеянцев кедра сибирского (потомство 21 дерева) были установлены по 7 полиморфным изоферментным локусам (Pgm-1, Gri-2, Dia-2, Fe, Lap-2, Skdh-1, Alap), кодирующим ферменты: диафороза (DIA, КФ 1.6.4.3), флуоресцентная эстераза (FE, КФ 3.1.1.2), лейцинаминопептидаза (LAP, КФ 3.4.11.1), фосфоглюкомутаза (PGM, КФ 2.7.5.1), глюкозофосфатизомераза (GPI, КФ 5.3.1.9), шикиматдегидрогеназа (SKDH, КФ 1.1.1.25), аланинаминопептидаза (ALAP, КФ 3.4.11.2).

Анализ генетической структуры сеянцев кедра сибирского показал, что в группе сеянцев деревьев Г1 наблюдается достоверное отклонение частот генотипов от ожидаемых при равновесии Харди-Вайнберга по локусу Skdh-1, в группе сеянцев Г3 – по Lap-2, Gri, Fe, Skdh-1. Частоты генотипов по исследованным локусам в потомстве деревьев группы 2 соответствуют ожидаемым, а обобщенная выборка сеянцев характеризуется отклонениями от РХВ по локусам Lap-2, Fe, Skdh-1 и Alap. Практически во всех случаях (за исключением локуса Gri-2 у потомства деревьев Г3) отклонения в генотипическом составе обусловлены недостатком гетерозиготных организмов, о чем свидетельствуют положительные значения F. Дефицит гетерозиготных организмов относительно РХВ ранее установлен в выборке зародышей семян деревьев из исследуемой популяции [2]. Дефицит гетерозигот и связанное с этим положительное значение коэффициента инбридинга характерно для хвойных растений на ранних стадиях онтогенеза.

Наибольшую среднюю наблюдаемую гетерозиготность имеют сеянцы деревьев Г2, генное разнообразие (H_e) потомков деревьев Г2 и Г3 имеет сходные величины (таблица 1). Высокое значение коэффициента инбридинга наряду с низкой наблюдаемой гетерозиготностью и генным разнообразием свидетельствует о редукции генетической изменчивости потомства деревьев Г1.

Таблица 1 - Уровень перекрестного опыления материнских деревьев и генетическая изменчивость сеянцев кедра сибирского

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.135.64.1>

Критерий	Группы материнских деревьев		
	Г1	Г2	Г3
H_o	0,144±0,073	0,241±0,069	0,211±0,056
H_e	0,174±0,091	0,251±0,078	0,256±0,065
F	0,468±0,149	0,001±0,029	0,263±0,396
Вес, г	27,294±1,867	29,764±1,387	26,156±1,754

Высота, см	35,198±0,541	35,193±0,623	33,595±1,274
ПО, %	16,67	44,53	54,17
tm	0,59	1,39	1,33

Примечание: обозначения см. раздел Объекты и методы. В таблице приведены средние значения ± ошибка среднего

Мы предполагаем, что одним из факторов, обуславливающих различия генетической структуры потомков деревьев разных групп, является соотношение уровней перекрестного опыления и самоопыления. ПО увеличивалась в ряду групп деревьев Г1<Г2<Г3 (таблица 1). Наблюдаемая гетерозиготность в изучаемых группах семян изменяется прямо пропорционально ПО. Многолокусные оценки ауткроссинга (tm) также указывают на низкий уровень перекрестного опыления у деревьев с относительно высоким количеством мужских микростробилов (Г1).

Значения многолокусных оценок частоты ауткроссинга, полученные в нашем исследовании, больше единицы, что на первый взгляд противоречит биологическому смыслу данного параметра, но имеет ряд возможных объяснений. Подобная ситуация может быть следствием негативного ассортативного скрещивания (между генетически отдаленными индивидами), ошибки выборки потомков, отбор в пользу гетерозигот среди анализируемых потомков [18]. Кроме того, используемый алгоритм вычисления дает завышенные (tm = 2) оценки ауткроссинга для высоко гетерозиготных материнских деревьев [17]. Поскольку в данном исследовании для анализа системы скрещивания использованы 6-летние сеянцы, наиболее вероятной причиной столь высоких значений tm является отбор в пользу гетерозиготных организмов уже на ранних стадиях онтогенеза у кедров сибирского.

Число мужских побегов в кроне дерева отрицательно связано с ПО ($r_s = -0,587$, $p < 0,05$), а также с tm ($r_s = -0,483$, $p < 0,05$). Это позволяет предположить, что основное значение для определения структуры скрещиваний имеет количество мужских генеративных побегов в кроне дерева. Отрицательная связь между продукцией деревом мужских шишек и уровнем перекрестного опыления обнаружена у ели белой [11], ели Энгельманна и пихты субальпийской [19].

Многолокусные оценки ауткроссинга отрицательно связаны с числом женских побегов в кроне дерева ($r_s = -0,519$, $p < 0,05$). Связь многолокусных оценок частоты перекрестного опыления с количеством мужских и женских побегов в кроне описывает уравнение регрессии $tm = 2,406 - 0,0047 \cdot f\text{-sh} - 0,0683 \cdot m\text{-sh}$, где f-sh – число женских побегов, m-sh – число мужских побегов в кроне дерева (уровень значимости полученных коэффициентов и свободного члена уравнения $< 0,05$) объясняет 54% изменчивости ауткроссинга среди исследованных деревьев. Средняя ожидаемая гетерозиготность сеянцев прямо пропорционально связана с ПО материнского дерева ($r = 0,715$, $p < 0,01$). Ожидаемая гетерозиготность, или генное разнообразие, лучшим образом отражает генетическую гетерогенность семенного материала, и полнее характеризует его генетическое качество.

Таким образом, уровень перекрестного опыления изменяется обратно пропорционально изменению количества генеративных побегов в кроне дерева. Чем лучше развиты генеративные яруса кроны, тем выше вероятность самоопыления у данного индивида. При этом доминирующая роль в определении параметров системы скрещивания принадлежит развитию мужской генеративной сферы. Продукция значительного количества пыльцы материнским деревом, обусловленная большим количеством мужских стробилов, приводит к увеличению частоты самоопыления, и, вследствие этого, увеличению инбредности и понижению генетического разнообразия сеянцев.

Количество мужских побегов и развитие генеративных ярусов кроны в целом, безусловно, являются не единственными факторами, влияющими на соотношение перекрестного опыления и самоопыления у древесных растений. Фенологические характеристики также могут влиять на уровень самоопыления. Раметы дугласии (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), которые цветут раньше других и/или значительно синхронизированы по времени мужского и женского цветения, характеризуются наименьшим уровнем перекрестного опыления [20]. Изменчивость между индивидами в пределах популяции по уровню перекрестного опыления также может быть основана на различном уровне абортации эмбрионов после самоопыления вследствие различного числа летальных генов в генотипах [21].

Анализ морфологической изменчивости сеянцев кедров сибирского показал наличие достоверных отличий ($p < 0,05$) по высоте между сеянцами групп деревьев Г1 и Г3 (таблица 1). Фактор принадлежности материнского дерева к группе по количеству и соотношению мужских и женских генеративных побегов обуславливает 4,6% изменчивости высоты 6-летних сеянцев кедров сибирского. По весу сеянцев различия между группами недостоверны.

Изменчивость веса ($C_v = 46,1$) более чем в два раза превышает изменчивость длины сеянцев ($C_v = 19,1$). Изменчивость высоты сеянцев уменьшается в ряду потомков деревьев Г3>Г2>Г1, т.е. по мере увеличения проявления мужской генеративной сферы. Коэффициент вариации высоты сеянцев положительно связан со средней ожидаемой гетерозиготностью сеянцев ($r = 0,622$, $p < 0,05$) и частотой перекрестного опыления ПО ($r = 0,815$, $p < 0,05$). Связь наблюдаемой гетерозиготности сеянцев со средними внутрисемейными значениями их высоты и веса недостоверна. Известно, что проявление связи гетерозиготности и жизнеспособности, интенсивности роста растений зависит от внешних условий [22], [23], гетерозис проявляется сильнее в стрессовых, неблагоприятных условиях среды [24]. При выращивании в условиях питомника более гетерозиготные сеянцы кедров сибирского не продемонстрировали адаптивного преимущества.

Заключение

Внутрипопуляционная дифференциация кедров сибирского по количеству и соотношению мужских и женских побегов оказывает влияние на распределение генетической и морфологической изменчивости семенного потомства от свободного опыления. Тип дерева, определяемый по количеству и соотношению мужских и женских генеративных

побегов, может обуславливать уровень генетического разнообразия и степень инбредности потомства. Основную роль в определении генетического разнообразия потомства дерева играет степень развития мужской генеративной сферы. Деревья, имеющие достаточно много мужских побегов и являющиеся активными продуцентами пыльцы, характеризуются высокой частотой самоопыления, вследствие чего их потомство инбредно и менее гетерозиготно, чем потомство других деревьев. Исключительный интерес представляет также установленная положительная связь между ожидаемой гетерозиготностью и изменчивостью высоты сеянцев. Она иллюстрирует реализацию генетического разнообразия в морфологической внутрисемейной изменчивости сеянцев при выращивании в благоприятных условиях при отсутствии конкуренции в питомнике.

Данный вывод имеет большое значение для практики. Поскольку отклонение развития генеративной сферы индивида от обоеполюности в «мужскую» сторону ведет к «генетическому обеднению» семенного материала, это необходимо учитывать при сборе семян в естественных насаждениях. Многими исследователями установлено пагубное влияние самоопыления на рост и жизнеспособность хвойных растений [25]. Это явление носит название инбредной депрессии и связано с переходом летальных и полублетальных генов в гомозиготное состояние [26]. Хотя на данном материале нами не установлено связи межсемейных различий аллозимной гетерозиготности и роста сеянцев кедра, произрастание в природе при сильной конкуренции или в неблагоприятных эдафических, температурных условиях может вести к проявлению адаптивного преимущества гетерозиготных и элиминации высокогомозиготных растений. В связи с этим при сборе семян кедра сибирского для целей лесоразведения и лесовосстановления рекомендуется учитывать количество и соотношение мужских и женских генеративных побегов в кроне деревьев и избегать сбора семян с деревьев с преобладающим развитием мужской генеративной сферы. Полученные результаты важны для познания генетических аспектов репродуктивных процессов в популяциях, сохранения и воспроизводства генетических ресурсов кедра сибирского и других бореальных видов хвойных растений.

Финансирование

Исследование было поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, регистрационный номер проекта 1022042600048-9-1.5.1).

Благодарности

Автор выражает благодарность Воробьевой Н.А. и Гончаренко Г.Г.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

Funding

State assignment of IMCES of SB RAS, registration number of the project is 1022042600048-9-1.5.1.

Acknowledgement

The author expresses their gratitude to N.A. Vorobyeva and G.G. Goncharenko.

Conflict of Interest

None declared.

Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

Список литературы / References

1. Тараканов В.В. Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: краткий обзор материалов IV Международного совещания (Барнаул, 24-29 августа 2015 г.) / В.В. Тараканов, К.В. Крутовский // Сибирский лесной журнал. — 2016. — № 5. — С. 7-11.
2. Крутовский К.В. Генетическая изменчивость кедровой сосны сибирской *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов и др. // Генетика. — 1989. — № 11. — С. 2009-2031.
3. Политов Д.В. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов / Д.В. Политов, К.В. Крутовский, Ю.П. Алтухов // Генетика. — 1992. — № 10. — С. 93-114.
4. Гончаренко Г.Г. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация в популяциях *Pinus sibirica* Du Tour / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, А.Е. Силин // Генетика. — 1992. — № 10. — С. 114-128.
5. Петрова Е.А. Генетическое разнообразие кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour: распределение вдоль широтного и долготного профилей / Е.А. Петрова, С.Н. Горошкевич, М.М. Белоконов и др. // Генетика. — 2014. — № 5. — С. 538-553.
6. Петрова Е.А. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций кедра сибирского на южной границе ареала в равнинной части Западной Сибири / Е.А. Петрова, С.Н. Велисевич, М.М. Белоконов и др. // Экологическая генетика. — 2014. — № 1. — С. 48-61.
7. Krutovskii K.V. Genetic Differentiation and Phylogeny of Stone Pine Species Using Isozyme Loci / K.V. Krutovskii, D.V. Politov, Yu.P. Altukhov // International Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment: the Status of Our Knowledge / edited by W.C. Schmidt and F.-K. Holtmeier. — Ogden, 1994. — P. 19-30.
8. Fyfe J.L. Plant Breeding Studies in Leguminous Forage Crops. 1. Natural Cross-Breeding in Winter Beans / J.L. Fyfe, N.T. Bailey // J. Agr. Sci. — 1951. — № 41. — P. 371-378.
9. Ziehe M. Sexually Asymmetric Fertility Selection and Partial Self-Fertilization. 1. Population Genetic Impacts on the Zygotic Genotypic Structure / M. Ziehe // Silva Fennica. — 1982. — № 16(2). — P. 94-98.

10. Muller-Starck G. Sexually Asymmetric Fertility Selection and Partial Self-Fertilization. 2. Clonal Gametic Contributions to the Offspring of a Scots Pine Seed Orchard / G. Muller-Starck // *Silva Fennica*. — 1982. — № 16(20). — P. 99-106.
11. Denti D. Self-Fertilization Rates in White Spruce: Effect of Pollen and Seed Production / D. Denti, D.J. Schoen // *Heredity*. — 1988. — № 79. — P. 284-288.
12. Воробьев В.Н. Рост и пол кедрового сибирского / В.Н. Воробьев, Н.А. Воробьева, С.Н. Горошкевич. — Новосибирск: Наука. Сиб. Отделение, 1989. — 167 с.
13. Conkle M.T. Starch Gel Electrophoresis of Conifer Seeds: a laboratory manual / M.T. Conkle, P.D. Hodgskiss, L.B. Nunnally et al. — Berkeley: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, 1982. — 23 p.
14. Cheliak W.M. Techniques for Starch Gel Electrophoresis of Enzymes from Forest Tree Species / W.M. Cheliak, J.A. Pitel. — Petatawa: National Forestry Institute, 1984. — 49 p.
15. Гончаренко Г.Г. Руководство по исследованию хвойных видов методом электрофоретического анализа изоферментов / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, В.В. Потенко. — Гомель: Гос. Ком. СССР по лесу; Полеспечат, 1989. — 144 с.
16. Ritland K. A Model for the Estimation of Outcrossing Rate and Gene Frequencies Using an Independent Loci / K. Ritland, S. Jain // *Heredity*. — 1981. — № 47(1). — P. 35-52.
17. Ritland K. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating system / K. Ritland // *Heredity*. — 1990. — № 81(3). — P. 235-237.
18. Gibson J.P. Heterogeneity in Pollen Allele Frequencies among Cones, Whorls, and Trees of Table Mountain Pine (*Pinus pungens*) / J.P. Gibson, J.L. Hamrick // *Am. J. Bot.* — 1991. — № 78(9). — P. 1244-1251.
19. Shea K.L. Effects of Population Structure and Cone Production on Outcrossing Rates in Engelmann Spruce and Subalpine Fir / K.L. Shea // *Evolution*. — 1987. — № 41(1). — P. 124-136.
20. Erickson V.J. Mating System Variation among Individual Ramets in Douglas-Fir Seed Orchard / V.J. Erickson, W.T. Adams // *Can. J. For. Res.* — 1990. — № 20(10). — P. 1672-1675.
21. Karkainen K. The Degree of Early Inbreeding Depression Determines the Selfing Rate at the Seed Stage: Model and Result from *Pinus sylvestris* (Scots Pine) / K. Karkainen, O. Savolainen // *Heredity*. — 1993. — № 71(2). — P. 160-166.
22. Govindaraju D.R. Relationship between Allozyme Heterozygosity and Biomass Production in Jack Pine (*Pinus banksiana* Lamb.) under Different Environmental Conditions / D.R. Govindaraju, B.P. Dancik // *Heredity*. — 1986. — № 57(2). — P. 145-148.
23. Govindaraju D.R. Allozyme Heterozygosity and Homeostasis Germinating Seeds of Jack Pine / D.R. Govindaraju, B.P. Dancik // *Heredity*. — 1987. — № 59(2). — P. 279-283.
24. Mitton J.B. Relationship between Heterozygosity for Enzyme Loci and Variation in Morphological Characters in Natural Populations / J.B. Mitton // *Nature*. — 1978. — № 273. — P. 661-662. — DOI: 10.1038/273661a0.
25. Koski V. On Self-Fertilization, Genetic Load and Subsequent Inbreeding in Some Conifers / V. Koski // *Comm. Inst. For. Fenn.* — 1973. — № 78(10). — P. 1-40.
26. Ledig F.T. Heterozygosity, heterosis, and fitness in outbreeding plants / F.T. Ledig; edited by M.E. Soule. — Massachusetts: Sinauer Associates, 1986. — P. 77-104.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Tarakanov V.V. Sohranenie lesnyh geneticheskikh resursov Sibiri: kratkij obzor materialov IV Mezhdunarodnogo soveschaniya (Barnaul, 24-29 avgusta 2015 g.) [Conservation of Siberian Forest Genetic Resources: a brief overview of the materials of the IV International Meeting (Barnaul, August 24-29, 2015)] / V.V. Tarakanov, K.V. Krutovskij // *Sibirskij lesnoj zhurnal* [Siberian Forest Journal]. — 2016. — № 5. — P. 7-11. [in Russian]
2. Krutovskij K.V. Geneticheskaja izmenchivost' kedrovoy sosny sibirskoj *Pinus sibirica* Du Tour. Soobschenie IV. Geneticheskoe raznoobrazie i stepen' geneticheskoy differentsiatsii mezhdru populjatsijami [Genetic Variability of Siberian Stone Pine *Pinus sibirica* Du Tour. Message IV. Genetic Diversity and Degree of Genetic Differentiation between Populations] / K.V. Krutovskij, D.V. Politov, Ju.P. Altuhov et al. // *Genetika*. [Genetics]. — 1989. — № 11. — P. 2009-2031. [in Russian]
3. Politov D.V. Harakteristika genofondov populjatsij kedrovyh sosen po sovokupnosti izofermentnyh lokusov [Characteristics of the Gene Pools of Stone Pine Populations by a Set of Isoenzyme Loci] / D.V. Politov, K.V. Krutovskij, Ju.P. Altuhov // *Genetika* [Genetics]. — 1992. — № 10. — P. 93-114. [in Russian]
4. Goncharenko G.G. Geneticheskaja struktura, izmenchivost' i differentsiatsija v populjatsijah *Pinus sibirica* Du Tour [Genetic Structure, Variability and Differentiation in *Pinus sibirica* Du Tour Populations] / G.G. Goncharenko, V.E. Padutov, A.E. Silin // *Genetika* [Genetics]. — 1992. — № 10. — P. 114-128. [in Russian]
5. Petrova E.A. Geneticheskoe raznoobrazie kedra sibirskogo *Pinus sibirica* Du Tour: raspredelenie vdol' shirotnogo i dolgotnogo profilej [Genetic Diversity of Siberian Stone Pine *Pinus sibirica* Du Tour: Distribution along Latitudinal and Longitude Profiles] / E.A. Petrova, S.N. Goroshkevich, M.M. Belokon' et al. // *Genetika* [Genetics]. — 2014. — № 5. — P. 538-553. [in Russian]
6. Petrova E.A. Geneticheskoe raznoobrazie i differentsiatsija populjatsij kedra sibirskogo na juzhnoj granitse areala v ravninnoj chasti Zapadnoj Sibiri [Genetic Diversity and Differentiation of Siberian Stone Pine Populations on the Southern Border of the Range in the Flat Part of Western Siberia] / E.A. Petrova, S.N. Velisevich, M.M. Belokon' et al. // *Jekologicheskaja genetika* [Environmental genetics]. — 2014. — № 1. — P. 48-61. [in Russian]
7. Krutovskii K.V. Genetic Differentiation and Phylogeny of Stone Pine Species Using Isozyme Loci / K.V. Krutovskii, D.V. Politov, Yu.P. Altuhov // *International Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment: the Status of Our Knowledge* / edited by W.C. Schmidt and F.-K. Holtmeier. — Ogden, 1994. — P. 19-30.

8. Fyfe J.L. Plant Breeding Studies in Leguminous Forage Crops. 1. Natural Cross-Breeding in Winter Beans / J.L. Fyfe, N.T. Bailey // *J. Agr. Sci.* — 1951. — № 41. — P. 371-378.
9. Ziehe M. Sexually Asymmetric Fertility Selection and Partial Self-Fertilization. 1. Population Genetic Impacts on the Zygotic Genotypic Structure / M. Ziehe // *Silva Fennica.* — 1982. — № 16(2). — P. 94-98.
10. Muller-Starck G. Sexually Asymmetric Fertility Selection and Partial Self-Fertilization. 2. Clonal Gametic Contributions to the Offspring of a Scots Pine Seed Orchard / G. Muller-Starck // *Silva Fennica.* — 1982. — № 16(20). — P. 99-106.
11. Denti D. Self-Fertilization Rates in White Spruce: Effect of Pollen and Seed Production / D. Denti, D.J. Schoen // *Heredity.* — 1988. — № 79. — P. 284-288.
12. Vorob'ev V.N. Rost i pol kedra sibirskogo [Growth and Gender of Siberian Stone Pine] / V.N. Vorob'ev, N.A. Vorob'eva, S.N. Goroshkevich. — Novosibirsk: Science. Siberian Branch, 1989. — 167 p. [in Russian]
13. Conkle M.T. Starch Gel Electrophoresis of Conifer Seeds: a laboratory manual / M.T. Conkle, P.D. Hodgskiss, L.B. Nunnally et al. — Berkeley: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, 1982. — 23 p.
14. Cheliak W.M. Techniques for Starch Gel Electrophoresis of Enzymes from Forest Tree Species / W.M. Cheliak, J.A. Pitel. — Petatawa: National Forestry Institute, 1984. — 49 p.
15. Goncharenko G.G. Rukovodstvo po issledovaniju hvojnnyh vidov metodom elektroforeticheskogo analiza izofermentov [Guidelines for the study of coniferous species by electrophoretic analysis of isoenzymes] / G.G. Goncharenko, V.E. Padutov, V.V. Potenko. — Gomel: State Com. of the USSR in the forest; Polespechat, 1989. — 144 p. [in Russian]
16. Ritland K. A Model for the Estimation of Outcrossing Rate and Gene Frequencies Using an Independent Loci / K. Ritland, S. Jain // *Heredity.* — 1981. — № 47(1). — P. 35-52.
17. Ritland K. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating system / K. Ritland // *Heredity.* — 1990. — № 81(3). — P. 235-237.
18. Gibson J.P. Heterogeneity in Pollen Allele Frequencies among Cones, Whorls, and Trees of Table Mountain Pine (*Pinus pungens*) / J.P. Gibson, J.L. Hamrick // *Am. J. Bot.* — 1991. — № 78(9). — P. 1244-1251.
19. Shea K.L. Effects of Population Structure and Cone Production on Outcrossing Rates in Engelmann Spruce and Subalpine Fir / K.L. Shea // *Evolution.* — 1987. — № 41(1). — P. 124-136.
20. Erickson V.J. Mating System Variation among Individual Ramets in Douglas-Fir Seed Orchard / V.J. Erickson, W.T. Adams // *Can. J. For. Res.* — 1990. — № 20(10). — P. 1672-1675.
21. Karkainen K. The Degree of Early Inbreeding Depression Determines the Selfing Rate at the Seed Stage: Model and Result from *Pinus Sylvestris* (Scots Pine) / K. Karkainen, O. Savolainen // *Heredity.* — 1993. — № 71(2). — P. 160-166.
22. Govindaraju D.R. Relationship between Allozyme Heterozygosity and Biomass Production in Jack Pine (*Pinus banksiana* Lamb.) under Different Environmental Conditions / D.R. Govindaraju, B.P. Dancik // *Heredity.* — 1986. — № 57(2). — P. 145-148.
23. Govindaraju D.R. Allozyme Heterozygosity and Homeostasis Germinating Seeds of Jack Pine / D.R. Govindaraju, B.P. Dancik // *Heredity.* — 1987. — № 59(2). — P. 279-283.
24. Mitton J.B. Relationship between Heterozygosity for Enzyme Loci and Variation in Morphological Characters in Natural Populations / J.B. Mitton // *Nature.* — 1978. — № 273. — P. 661-662. — DOI: 10.1038/273661a0.
25. Koski V. On Self-Fertilization, Genetic Load and Subsequent Inbreeding in Some Conifers / V. Koski // *Comm. Inst. For. Fenn.* — 1973. — № 78(10). — P. 1-40.
26. Ledig F.T. Heterozygosity, heterosis, and fitness in outbreeding plants / F.T. Ledig; edited by M.E. Soule. — Massachusetts: Sinauer Associates, 1986. — P. 77-104.