

Леса России и хозяйство в них. 2024. № 3 (90). С. 179–193.

Forests of Russia and economy in them. 2024. № 3 (90). P. 179–193.

Научная статья

УДК 630.232.5

DOI: 10.51318/FRET.2024.68.85.019

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСОСЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ДЮРТЮЛИНСКОМ ЛЕСНИЧЕСТВЕ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Дина Анваровна Рафикова¹, Владимир Федорович Коновалов²

^{1,2} Башкирский государственный аграрный университет, Уфа, Россия

¹ din-ka5@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1074-4671>

² vfkonovalov@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2020-5540>

Аннотация. Изучены таксационные показатели клонов и семей плюсовых деревьев сосны обыкновенной по основным морфометрическим признакам стволов. Отмечены незначительные преимущества в росте клонового потомства плюсовых деревьев по сравнению с таковым семейственного потомства. В результате изучения генетической изменчивости сосны обыкновенной с использованием ISSR-маркеров выявлен различный уровень полиморфных локусов и их аллельного состава, что подтверждено однофакторным дисперсионным анализом. Показатели генетического разнообразия потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на лесосеменных объектах варьируют незначительно, что подтверждает их селекционно-генетический статус. Обобщенные показатели для всех исследованных ЛСП по доле полиморфных локусов, генетическому разнообразию, индексам Шеннона и коэффициентам инбридинга свидетельствуют о достаточно высоком уровне изменчивости клонового и семенного потомства плюсовых деревьев. Плюсовые деревья в селекционных объектах генетически дифференцированы, что подтверждено расчетами коэффициентов генетической дистанции.

Наиболее генетически близкими являются плюсовые деревья на клоновой ЛСП. На основе генетических исследований лесосеменные плантации объединены в три кластера, характеризующиеся близкими величинами генетических дистанций. Полученные научные данные о фенотипической и генетической изменчивости клонов плюсовых деревьев данного вида являются важной основой проведения селекционного отбора и выделения ценных генотипов сосны для создания лесосеменных плантаций более высокого генетического уровня.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, плюсовые деревья, насаждения, лесосеменные плантации, генетическая структура, ISSR-маркеры

Для цитирования: Рафикова Д. А., Коновалов В. Ф. Генетическая структура лесосеменных плантаций сосны обыкновенной в Дюртиюлинском лесничестве Республики Башкортостан // Леса России и хозяйство в них. 2024. № 3 (90). С. 179–193.

Scientific article

GENETIC STRUCTURE OF FOREST-SEED PLANTATIONS OF SCOTS PINE IN DYURTYULINSKY FORESTRY OF THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

Dina A. Rafikova¹, Vladimir F. Konovalov²

^{1,2} Bashkir State Agrarian University, Ufa, Russia

¹ din-ka5@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1074-4671>

² vfkonovalov@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2020-5540>

Abstract. We studied the taxonomic indicators of clones and families of plus trees of Scots pine according to the main morphometric features of the trunks. There were minor advantages in the growth of plus trees clone offspring compared to family offspring. As a result of studying the genetic variability of Scots pine using ISSR-markers, a different level of polymorphic loci and their allelic composition was revealed, which was confirmed by univariate dispersion analysis. Indicators of the plus trees offspring genetic diversity of Scots pine on forest-seed objects vary slightly, which confirms their selection and genetic status. The generalized indicators for all studied forest-seed plantations in terms of the proportion of polymorphic loci, genetic diversity, Shannon indices and inbreeding coefficients indicate a fairly high level of variability in the clonal and seed offspring of plus trees. Plus trees in selection objects are genetically differentiated from each other, which is confirmed by calculations of genetic distance coefficients. The most genetically close are plus trees on clonal forest-seed plantation. Based on genetic studies, forest-seed plantations are combined into three clusters characterized by close values of genetic distances. The obtained scientific data on the phenotypic and genetic variability of plus trees clones of this species are an important basis for the selection and identification of valuable pine genotypes for the creation forest-seed plantations of a higher genetic level.

Keywords: Scots pine, plus trees, plantings, forest-seed plantations, genetic structure, ISSR-markers

For citation: Rafikova D. A., Konovalov V. F. Genetic structure of forest-seed plantations of Scots pine in Dyurtyulinsky forestry of the Republic of Bashkortostan // Forests of Russia and the economy in them. 2024. № 3 (90). P. 179–193.

Введение

Важным аспектом решения проблемы улучшения видового состава лесов и повышения их продуктивности является сохранение генетического разнообразия лесных популяций (Bergman et al., 1991; Celiac et al., 1998; Genetic pool..., 2020) с опорой на современные достижения в области популяционной генетики и геномики древесных видов (Крутовский, 2006; Гостимский и др., 1999), молекулярно-генетического анализа популяций, лесосеменных объектов и насаждений (Буторина и др., 2007; Ивановская и др., 2007; Шишкина и др., 2012; Камалов и др., 2022; Сбоева, Боронникова, 2019; Молекулярно-генетический анализ..., 2021). Полученные результаты молекулярно-генетиче-

ских исследований можно использовать для поэтапной паспортизации деревьев на лесосеменных плантациях (Кальченко, Тараканов, 2010). Для сохранения и оценки внутривидового генетического разнообразия лесных древесных видов используют информативные ДНК-маркеры, с помощью которых рассчитываются генетико-статистические параметры, используемые для разработки селекционных программ и мероприятий по сохранности генофонда лесообразующих видов. Их эффективность объясняется тем, что традиционные методы изучения адаптивной генетической изменчивости лесных древесных видов достаточно затратны и основаны исключительно на их фенотипическом анализе преимущественно по количественным

признакам. Использование молекулярных маркеров в лесной генетике позволяет считать данный метод в качестве объективного для оценки генетической изменчивости древесных видов, осуществлять идентификацию генотипов, обоснованно определять вклад родительских особей в семенное и вегетативное потомство растений. Рядом исследователей была показана эффективность применения аллозимного анализа при оценке генетического разнообразия хвойных древесных видов, и прежде всего, сосны обыкновенной (Генетическая изменчивость..., 2014; Ильинов, Раевский, 2018; Калько и др., 2017; Шейкина, Романов, 2023; Криворотова, Шейкина, 2014). Однако в Башкирском регионе подобные исследования носят фрагментарный характер и практически не затрагивают селекционные объекты данного вида. В связи с этим нами уделено важное внимание оценке генетической структуры лесосеменных плантаций сосны обыкновенной как важного лесообразующего древесного вида в регионе, площадь которого в лесном фонде Республики Башкортостан составляет 11,7 % с древесным запасом 18,4 % от общего запаса насаждений.

Цель, задача, методика и объекты исследования

Целью данной работы явилось изучение генетической структуры потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в архивах клонов и семейственных плантациях по комплексу фенотипических и генотипических признаков, созданных в Дюртюлинском лесничестве Республики Башкортостан.

В соответствии с целью исследования реализовывались следующие задачи: выявить особенности изменчивости морфометрических признаков древесных стволов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях различного происхождения; изучить генетическую изменчивость клонового и семенного потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на основе использования метода ISSR-анализа ДНК хвои; оценить генетическое разнообразие и дифференциацию потомств плюсовых деревьев сосны обыкновенной из разных по происхождению лесосеменных плантаций.

Методологической основой научной работы явились принципы и подходы, изложенные в литературных источниках отечественных и зарубежных ученых в области селекционно-генетических исследований (Ларионова, 2002; Буторина и др., 2007; Криворотова, Шейкина, 2014; Политов, 2008; Koski, 2000; Development..., 2014). Научным аспектом исследования явилось выдвижение следующих гипотез: клоновое и семенное потомство плюсовых деревьев сосны обыкновенной различаются по таксационным показателям, характеризующим закономерности их роста и состояния; по характеру роста различия между плюсовыми деревьями обусловлены фенотипически и генотипически; генетическое разнообразие и уровень дифференциации потомств плюсовых деревьев сосны обыкновенной в селекционных объектах находится в определенной взаимосвязи с их происхождением. В качестве опытных объектов были подобраны лесосеменные плантации (ЛСП) – клоновые и семейственные – сосны обыкновенной, расположенные в Дюртюлинском лесничестве Республики Башкортостан (табл. 1).

Территория лесничества относится к зоне широколиственных лесов, район хвойно-широколиственных (смешанных) лесов европейской части Российской Федерации Приуральяского лесостепного района. Насаждения на лесосеменных плантациях являются разновозрастными, что позволяет проводить оценку роста и генетического разнообразия деревьев сосны обыкновенной в сравнительном аспекте. Генетическая оценка плюсовых деревьев вида проведена на клоновых и семейственных лесосеменных плантациях, созданных посадочным материалом, выращенным из семян улучшенной селекционной категории. Деревья сосны обыкновенной на ЛСП произрастают в идентичных почвенно-климатических и лесорастительных условиях – С₂–С₃. Размещение деревьев на ЛСП редкое – 156–400 шт./га, что способствует хорошему развитию их кроны и семеношению.

Сбор экспериментального материала проводился стационарным методом путем сплошного перечета деревьев на ЛСП. Диаметр стволов измерялся мерной вилкой, высота – высотомером SUUNTO PM-5/1520.

Таблица 1
Table 1

Краткая характеристика лесосеменных объектов сосны обыкновенной
Brief description of forest-seed objects of Scots pine

Наименование объекта Name of the object	Квартал Quarter	Выдел Survey plot	Площадь, га Area, ha	Год закладки Year of planting	Схема размещения растений, м Plant layout, m	Кол-во расте- ний, шт./га Number of plants, pcs/ha
Клоновая ЛСП (2004 г.) Clone forest-seed plantation (2004)	125	21	1,0	2004	5×5	400
Клоновая ЛСП (2005 г.) Clone forest-seed plantation (2005)	125	21	1,0	2005	5×5	400
Семейственная ЛСП (№ 50) Family forest-seed plantation (№ 50)	125	20	4,0	2006	8×8	156
Семейственная ЛСП (№ 51) Family forest-seed plantation (№ 51)	125	20	3,0	2007	8×8	156

Диаметр кроны в двух направлениях фиксировался мерной лентой с точностью до 1 см, протяженность кроны – мерной лентой и электронным высотомером. В качестве исходного материала для экстракции ДНК использовалась свежая хвоя сосны обыкновенной. На всех объектах отбирались образцы хвои в количестве по 100 шт. с каждого дерева. За основу отбора образцов хвои принята методика с применением 2×СТАВ-буфера (Doyle, Doyle, 1987).

Молекулярно-генетические исследования клоновых и семейственных потомств плюсовых деревьев сосны обыкновенной по ISSR-маркерам осуществлялись по методикам ряда авторов (Криворотова, Шейкина, 2014; Милютин и др., 2013; Новиков, Шейкина, 2012). Для оценки внутри- и межклоновой изменчивости изучаемых признаков применялся факторный анализ. Опытные данные подвергались статистической обработке в соответствии с общепринятыми методическими рекомендациями (Лакин, 1980; Бондаренко, Жигунов, 2016). Для расчета генетических параметров использовали специализированную программу POPGENE Version 1.32, позволяющую выполнять расчет следующих показателей: доли полиморфных локусов, общего (наблюдаемого) числа аллелей (Na), эффективного числа аллелей (Ne) (Kimura, 1964), генетического разнообразия по Нею (Nei, 1972), информационного индекса Шеннона (Определение..., 2021; Schannon, Weaver,

1949), доли межпопуляционного генетического разнообразия (Gst) в общем разнообразии или показателя подразделенности популяций (Nei, 1975).

Результаты и их обсуждение

Оценка уровня генетической структуры клоновых и семейственных ЛСП сосны обыкновенной проводилась на четырех селекционных объектах (см. табл. 1). В табл. 2 приведена оценка биометрических показателей стволов потомства плюсовых деревьев данного вида.

Анализ результатов, приведенных в табл. 2, позволяет отметить, что на клоновых и семейственных ЛСП по всем оцениваемым показателям стволов потомство плюсовых деревьев сосны обыкновенной характеризуется близкими показателями роста. Средняя величина диаметра стволов в клоновых плантациях варьирует от 21,7±0,72 до 23,3±0,81 см, высоты – 9,1±0,39 – 10,1±0,29 м, диаметра кроны – 6,2±0,15 – 6,9±0,30 м, протяженности кроны – 6,5±0,18 – 8,3±0,32 м. При сравнении плюсовых деревьев сосны обыкновенной в архивах клонов (ЛСП 2005 г.) с насаждениями семейственных плантаций (ЛСП № 51) достоверные различия выявлены только по протяженности кроны ($t_{факт}=3,11 > t_{st(01)}=2,62$). В пределах клоновых плантаций различия достоверны по протяженности кроны ($t_{факт}=4,86 > t_{st(01)}=2,62$), семейственных плантаций – по высоте стволов ($t_{факт}=6,59 > t_{st(01)}=2,62$) и протяженности кроны ($t_{факт}=3,75 > t_{st(01)}=2,62$).

Таблица 2
Table 2

Биометрические показатели деревьев сосны обыкновенной на селекционных объектах
Biometric indicators of Scots pine trees at selection objects

Показатели Indicators	<i>M</i>	$\pm m$	<i>V</i> , %	<i>P</i> , %
Клоновая ЛСП (2004 г.) Clone forest-seed plantation (2004)				
Диаметр ствола, см Trunk diameter, cm	23,3	0,81	12,6	3,4
Высота ствола, м Trunk height, m	9,1	0,39	10,2	4,3
Диаметр кроны, м Crown diameter, m	6,2	0,15	11,8	2,4
Протяженность кроны, м Crown length, m	6,5	0,18	14,2	2,8
Клоновая ЛСП (2005 г.) Clone forest-seed plantation (2005)				
Диаметр ствола, см Trunk diameter, cm	21,7	0,72	10,7	3,4
Высота ствола, м Trunk height, m	10,1	0,29	9,3	2,9
Диаметр кроны, м Crown diameter, m	6,9	0,30	14,8	4,3
Протяженность кроны, м Crown length, m	8,3	0,32	10,9	3,8
Семейственная ЛСП (№ 50) Family forest-seed plantation (№ 50)				
Диаметр ствола, см Trunk diameter, cm	21,4	0,71	14,8	3,3
Высота ствола, м Trunk height, m	9,1	0,35	17,0	3,8
Диаметр кроны, м Crown diameter, m	6,6	0,16	10,7	2,4
Протяженность кроны, м Crown length, m	8,7	0,36	18,6	4,2
Семейственная ЛСП (№ 51) Family forest-seed plantation (№ 51)				
Диаметр ствола, см Trunk diameter, cm	20,2	0,98	15,7	4,8
Высота ствола, м Trunk height, m	7,2	0,27	11,9	3,8
Диаметр кроны, м Crown diameter, m	6,3	0,30	15,1	4,8
Протяженность кроны, м Crown length, m	6,9	0,32	12,8	4,6

С целью оценки уровня генетической изменчивости лесосеменных плантаций сосны обыкновенной нами определялись следующие показатели: доля полиморфных локусов (*P*), наблюдаемое (*Na*) и эффективное (*Ne*) число аллелей, общее генетическое разнообразие (*H*), информационный индекс Шеннона (*I*), индекс фиксации Райта (*F_{is}*) (табл. 3).

Отмечено, что доля полиморфных локусов в целом для ЛСП составила 100 %, что свидетельствует о высоком полиморфизме потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной. Высокий уровень полиморфизма выявлен на клоновой ЛСП 2004 г. – 100 %, для ЛСП 2005 г. этот показатель составил 93,91 %. В лесосеменных плантациях уровень полиморфизма семей плюсовых деревьев сосны обыкновенной варьирует от 95,65 до 99,13 %, что характерно для данной категории ЛСП.

Наблюдаемое число аллелей для разных лесосеменных плантаций варьирует от 1,9391 до 2,0000. Для совокупности клоновых и семейственных ЛСП этот показатель также является наиболее высоким – 2,0000. Эффективное число аллелей оценивает величину, обратную гомозиготности, и представляет собой такое их числовое значение, при одинаковой частоте которых гетерозиготность особей в популяции будет равна фактической (Генетическая изменчивость..., 2015). В исследуемых нами лесосеменных плантациях эффективное число аллелей варьирует от 1,6788 до 1,7643. Для клоновых и семейственных ЛСП данный обобщенный показатель составляет 1,7643. Наиболее высокое значение параметров генетического разнообразия потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной характерно для совокупности изучаемых селекционных объектов (0,4239) с вариабельностью данного показателя от 0,3803 до 0,4087.

Информационный индекс Шеннона, характеризующий отличительные особенности потомства плюсовых деревьев по комплексу оцениваемых признаков, является достаточно высоким с вариацией числовых значений от 0,5539 до 0,5936. Для всех ЛСП данный показатель оказался более высоким – 0,6117, что свидетельствует о неидентичности потомства по анализируемым фенотипическим признакам древесных стволов. Индекс фиксации Райта (*F_{is}*), или коэффициент инбридинга,

для потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной в лесосеменных объектах характеризуется достаточно близкими величинами – 0,1199–0,1385, с обобщенным уровнем для всех ЛСП 0,1178. В целом следует отметить, что выявленные показатели генетического разнообразия потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной по всем анализируемым лесосеменным объектам изменяются незначительно и их значения (см. табл. 3) достаточно близки, что соответствует видовому уровню сосны и селекционно-генетическому статусу анализируемых ЛСП. Изменение генетической структуры лесосеменных плантаций сосны обыкновенной по ISSR-маркерам оценивалось на основе сравнения частот встречаемости аллелей (табл. 4).

Приведенные данные подчеркивают незначительное различие анализируемых лесосеменных плантаций сосны обыкновенной по частоте аллелей в локусах. В 115 локусах выделено по 2 аллели, соотношение которых по всем плантациям характеризуется величинами 0,48–0,67 по аллели 1 и 0,33–0,52 по аллели 2. Вариабельность частот аллелей в локусах по всем селекционным объек-

там характеризуется более близкими величинами по сравнению с искомой частотой соотношения аллелей в эксперименте. Распределение частот аллелей в локусах по их соотношению подтверждено расчетами критерия χ^2 -квадрат К. Пирсона (табл. 5).

По выделенным двум аллелям средние значения критерия χ^2 -квадрат различаются незначительно – $4,195 \pm 0,406$ и $4,354 \pm 0,413$ соответственно, что согласуется с соотношением их частот в выделенных локусах (см. табл. 4). Распределение частот аллелей в локусах по анализируемым статистическим показателям является близким по их числовым выражениям, о чем наглядно свидетельствуют показатели уровней вероятности ($P=0,402 \dots 0,370$). Средние значения критерия χ^2 -квадрат по аллели 1 – $4,195 \pm 0,406$ и аллели 2 – $4,354 \pm 0,413$ значительно меньше стандартного значения – $\chi^2_{st(05)} = 7,81$. В этом случае нулевая гипотеза не отвергается, а показатели частот аллелей в локусах по их количественному соотношению соответствуют закону нормального распределения с величинами коэффициентов эксцесса 1,234–0,619 и асимметрии 0,951 и 0,837 соответственно.

Таблица 3
Table 3

Показатели генетической изменчивости плюсовых деревьев сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях
Indicators of genetic variability of Scots pine plus trees on forest-seed plantations

Объект Object	Кол-во дер, шт. Number of trees, pcs	Показатели Indicators						
		Кол-во локусов Number of loci	<i>P</i>	<i>Na</i>	<i>Ne</i>	<i>H</i>	<i>I</i>	<i>F_{is}</i>
Клоновая ЛСП (2004 г.) Clone forest-seed plantation (2004)	20	115	100,00	2,000	1,733	0,409	0,594	0,134
Клоновая ЛСП (2005 г.) Clone forest-seed plantation (2005)	10	108	93,91	1,939	1,679	0,380	0,554	0,134
Семейственная ЛСП (№ 50) Family forest-seed plantation (№ 50)	20	114	99,13	1,991	1,715	0,402	0,585	0,139
Семейственная ЛСП (№ 51) Family forest-seed plantation (№ 51)	10	110	95,65	1,937	1,704	0,392	0,569	0,120
В целом для ЛСП Overall for forest-seed plantations	60	447	100,00	2,000	1,764	0,424	0,612	0,118

Примечание. *P* – полиморфность, %; *Na* – наблюдаемое число аллелей; *Ne* – эффективное число аллелей; *H* – генетическое разнообразие; *I* – индекс Шеннона; *F_{is}* – индекс фиксации Райта.

Таблица 4
Table 4

Соотношение частот аллелей в локусах сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях
Allele frequency ratio in loci of Scots pine on forest-seed plantations

Количество локусов Number of loci	Частота аллелей Allele frequency		Вариабельность частот аллелей в локусах Variation of allele frequencies at loci	
	Аллель 1 Allele 1	Аллель 2 Allele 2	Аллель 1 Allele 1	Аллель 2 Allele 2
Клоновая ЛСП (2004 г.) Clone forest-seed plantation (2004)				
115	0,55	0,45	0,29–0,76	0,24–0,71
Клоновая ЛСП (2005 г.) Clone forest-seed plantation (2005)				
115	0,48	0,52	0,31–0,74	0,26–0,69
Семейственная ЛСП (№ 50) Family forest-seed plantation (№ 50)				
115	0,55	0,45	0,30–0,80	0,20–0,70
Семейственная ЛСП (№ 51) Family forest-seed plantation (№ 51)				
115	0,67	0,33	0,28–0,75	0,25–0,72

Таблица 5
Table 5

Закономерности распределение частот аллелей сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях
Patterns of frequency distribution of Scots pine alleles on forest-seed plantations

Статистические показатели Statistical indicators	Аллель 1 Allele 1		Аллель 2 Allele 2		$\chi^2_{st(05)}$
	χ^2*	P^{**}	χ^2	P	
Среднее значение ($\chi^2 \pm m_x$) Mean	4,195±0,406	0,402	4,354±0,413	0,370	7,81
Дисперсия Dispersion	9,596	0,094	10,071	0,101	
χ^2_{min}	0,330	0,030	0,340	0,002	
χ^2_{max}	15,201	0,952	14,820	0,950	
Коэффициент эксцесса Coefficient of excess	1,234	-1,261	0,619	-1,158	
Коэффициент асимметрии Coefficient of asymmetries	0,951	0,469	0,857	0,598	

* χ^2 – критерий «хи-квадрат» К. Пирсона; P^{**} – уровень вероятности распределения частот аллелей в локусах.

Однофакторный дисперсионный анализ показал достоверный характер распределения аллельного состава в локусах сосны обыкновенной в клоновом и семейственном потомствах на лесосеменных объектах при P -значении $< 0,01$. По аллелям 1 и 2 $F_{факт} = 59,3 \dots 13,8 > F_{st} = 4,0$.

Для оценки генетической дифференциации потомств плюсовых деревьев сосны обыкновенной на ЛСП разного происхождения нами рассчитана генетическая дистанция Нея (Nei, 1972). Установлено (табл. 6), что плюсовые деревья вида в исследуемых объектах генетически дифференцированы.

Таблица 6
Table 6

Генетическая дистанция лесосеменных плантаций сосны обыкновенной
Genetic distance of forest-seed plantations of Scots pine

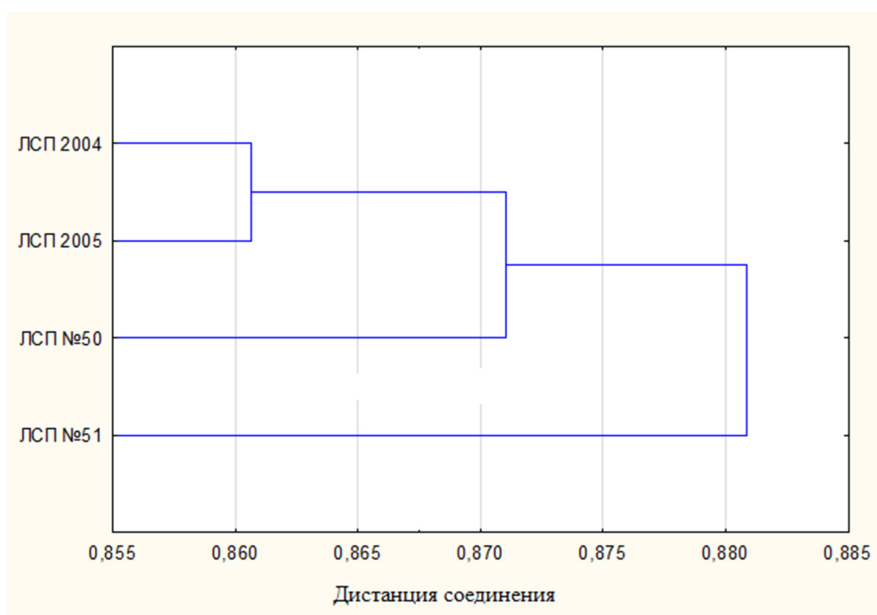
Селекционный объект Selection object	Клоновая ЛСП (2004 г.) Clone forest-seed plantation (2004)	Клоновая ЛСП (2005 г.) Clone forest-seed plantation (2005)	Семейственная ЛСП (№ 50) Family forest-seed plantation (№ 50)	Семейственная ЛСП (№ 51) Family forest-seed plantation (№ 51)
Клоновая ЛСП (2004 г.) Clone forest-seed plantation (2004)	–	0,9311	0,9657	0,9343
Клоновая ЛСП (2005 г.) Clone forest-seed plantation (2005)	0,0714	–	0,9359	0,9067
Семейственная ЛСП (№ 50) Family forest-seed plantation (№ 50)	0,0349	0,0663	–	0,9408
Семейственная ЛСП (№ 51) Family forest-seed plantation (№ 51)	0,0679	0,0979	0,0611	–

Наиболее генетически близкими по потомству являются плюсовые деревья на клоновой ЛСП 2005 г. и семейственной ЛСП № 50 с генетическими дистанциями 0,9714 и 0,9657 соответственно. Несколько генетически отдаленными по сравнению с потомством на указанных выше объектах являются клоны ЛСП 2004 г. с генетической дистанцией 0,9311, семьи плюсовых деревьев на ЛСП № 51 с величиной дистанции 0,9347.

На основании полученных коэффициентов генетической дистанции по Nei (1972) потомств

плюсовых деревьев сосны обыкновенной на ЛСП с применением невзвешенного парно-группового метода (UPGMA) построена дендрограмма, наглядно представленная на рисунке.

Дендрограмма показывает, что потомство плюсовых деревьев сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях сгруппировано в три кластера. В первый кластер вошло потомство на ЛСП 2004 г. и ЛСП 2005 г., во второй – ЛСП № 50. Третий кластер представлен семьями плюсовых деревьев сосны обыкновенной на ЛСП № 51. Коэффициенты



UPGMA-дендрограмма генетической дифференциации потомства плюсовых деревьев
сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях
UPGMA-dendrogram of genetic differentiation of plus trees offspring of Scots pine
on forest-seed plantations

генетической дистанции по кластерам составили: по первому кластеру – 0,8606, второму – 0,8710, третьему – 0,8808. Приведенные данные кластерного анализа свидетельствуют о генетической близости потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на исследуемых лесосеменных плантациях.

В ходе исследования проведена оценка уровня генетической дифференциации между лесосеменными плантациями с определением коэффициента подразделенности исследуемых объектов (G_{st}), характеризующего уровень межпопуляционного разнообразия (табл. 7).

Расчетный показатель ожидаемой доли гетерозиготных генотипов во всей выборке (H_T) лесосеменных плантаций составил 0,4249. Данный результат свидетельствует о том, что во всех выборках анализируемых лесосеменных плантаций доля гетерозиготных особей составляет 42,5 %, гомозиготных – 57,5 %. В отдельных группах плюсовых деревьев сосны обыкновенной (H_S) на долю гетерозиготных особей приходится 0,3956, или 39,6 %, гомозиготных – 60,4 %. Обобщенный показатель генетической подразделенности плюсовых деревьев сосны обыкновенной на ЛСП (G_{st}) определен величиной 0,0688 от всей совокупной генетической изменчивости деревьев в объектах исследования. Как показали результаты исследования, для сосны обыкновенной уровень генетической подразделенности в анализируемых объектах оказался незначительным – 6,9 %. На изменчивость деревьев в пределах изученных лесосеменных плантаций

приходится 93,1 %, что для данного вида вполне ожидаемо. Показатель G_{st} отражает сбалансированность процессов, вызывающих дифференциацию и интеграцию генофондов из разных популяций. В основном значения G_{st} выше у популяций, удаленных друг от друга, а также для популяций видов с высокой частотой самоопыления. Для сосны обыкновенной вполне возможно, что уровень генетической подразделенности изученных объектов будет незначительным, так как этот вид ветроопыляемый, поэтому пыльца может распространяться на значительные расстояния.

Одним из важнейших факторов устойчивости природных популяций в изменяющихся условиях окружающей среды является их генетическое разнообразие (Алтухов, 2003; Genetic diversity..., 2000). Искусственный отбор деревьев по фенотипическим признакам, осуществляемый в настоящее время в селекционных исследованиях, может вызвать существенное изменение в популяциях лесобразующих древесных видов, их популяционной структуры и генетического разнообразия (El-Kassaby, 1992). В результате массового отбора лучших фенотипов формируется отселектированная популяция, которая представляет собой совокупность всех отобранных плюсовых деревьев, их клоновых и семейственных потомств, сосредоточенных в архивах клонов и на ЛСП I порядка (Современное состояние..., 2022). Полученные нами результаты исследования демонстрируют фенотипическое и генетическое разнообразие

Таблица 7

Table 7

Доля межпопуляционного разнообразия и потока генов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях

Proportion of inter-population diversity and gene flow of Scots pine on forest-seed plantations

Показатели Indicators	Значение показателя Value
Ожидаемая доля гетерозиготных генотипов во всей выборке H_T Expected proportion of heterozygous genotypes in the whole sample H_T	0,4249
Ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в отдельных группах плюсовых деревьев H_S Expected proportion of heterozygous genotypes in individual plus tree groups H_S	0,3956
Показатель генетической подразделенности G_{st} Genetic subdivision index G_{st}	0,0688

клонового и семенного потомства сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях, знание которого необходимо учитывать при селекционной оценке их эффективности и целесообразности дальнейшего использования в качестве объектов для заготовки высококачественного семенного материала.

Некоторые различия потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на селекционных объектах в величинах параметров фенотипического разнообразия древесных стволов, по нашему мнению, обусловлены биологическими особенностями вида и происхождением насаждений на лесосеменных плантациях, чем лесорастительными условиями произрастания. Установлено, что выявленные показатели генетического разнообразия потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях изменяются незначительно и их числовые значения достаточно близки, что соответствует селекционно-генетическому статусу этих объектов. Микросателлитный анализ клонового и семенного потомства по хвое показал наличие в 115 локусах двух аллелей, соотношение которых по абсолютной частоте и ее вариабельности является достаточно близким.

Достоверность характера распределения аллельного состава в локусах сосны обыкновенной в клоновом и семейственном потомствах на лесосеменных объектах по величине $\chi^2_{факт}$ подтверждена на уровне $P < 0,01$. Потомство плюсовых деревьев вида в объектах исследования генетически дифференцировано с генетическими дистанциями от 0,0349 до 0,9657. Генетической близостью по потомству характеризуются плюсовые деревья на клоновой ЛСП 2005 г. и семейственной ЛСП № 50 с генетической дистанцией 0,9714 и 0,9657 соответственно. Более удаленными являются клоны ЛСП 2004 г. с генетической дистанцией 0,9311 и семьи плюсовых деревьев на ЛСП № 51 – 0,9347. Кластерный анализ показал, что потомство плюсовых деревьев сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях объединено в три кластера. Первый кластер включает потомство на ЛСП 2004 г. и ЛСП 2005 г., второй – ЛСП № 50, третий – ЛСП № 51. Коэффициенты генетической дистанции по кластерам варьируют

от 0,8606 до 0,8808, что свидетельствует о генетической близости потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях.

Наши результаты показали, что уровень генетической дифференциации сосны обыкновенной является незначительным ($G_{st} = 0,0688$). Согласно исследованиям (Wright, 1969), уровень генетической дифференциации между популяциями считается высоким, когда его величина, выраженная соответствующим коэффициентом, выше 0,25. Обобщая изложенное, следует отметить, что проблему сохранения генотипического разнообразия сосны обыкновенной в популяциях и генетической структуры потомства вида на лесосеменных плантациях необходимо решать с опорой на знание особенностей внутри- и межпопуляционной дифференциации в целом вида и его совокупностей – плюсовых деревьев. Для искусственного воспроизводства данного древесного вида следует отбирать лучшие генотипы (плюсовые деревья) из разных частей ареала с учетом происхождения и особенностей конкретных популяций. Целесообразно создавать и использовать для этих целей уже имеющиеся лесосеменные объекты, оценив их селекционную эффективность с применением современных генетических методов.

В наших исследованиях на это обращено важное внимание, поскольку они в данном научном аспекте в регионе проводились ограниченно (Шигапов, 1995; Анализ..., 1996). Таким образом, несмотря на активное изучение лесосеменных плантаций, оценку их генетических характеристик между данными селекционными объектами и с популяциями лесобразующих древесных видов, проблема сохранения генетического разнообразия с целью создания объектов постоянной лесосеменной базы остается по-прежнему актуальной.

Выводы

Потомство плюсовых деревьев сосны обыкновенной на клоновых и семейственных лесосеменных плантациях в Дюртюлинском лесничестве Башкирского Предуралья характеризуется достаточно близкими показателями роста по основным морфометрическим признакам стволов – диаметру, высоте и диаметру кроны и ее протяженности

по стволу. Установлены отличительные особенности между деревьями в объектах исследования по уровню полиморфных локусов, наблюдаемым и эффективным частотам аллелей в выделенных локусах, индексам Шеннона и фиксации Райта (инбридингу). По уровню генетического полиморфизма плюсовые деревья на лесосеменных плантациях являются генетически близкими. Ожидаемые доли гетерозиготных генотипов во всех селекционных объектах и в отдельных группах плюсовых деревьев вида характеризуются незначительным отклонением в показателях искомым величин – 0,4249 и 0,3956. По результатам кластерного анализа объекты исследования сгруппи-

рованы в три кластера с различными величинами коэффициентов генетической дистанции Нея и уровнями межпопуляционного разнообразия. Как показали результаты генетического анализа, уровень межпопуляционного разнообразия между ЛСП с потомствами плюсовых деревьев сосны обыкновенной является менее значимым по сравнению с внутривидовым. Полученные результаты могут быть использованы для обоснования программ по оценке селекционного статуса и эффективности лесосеменных плантаций, их соответствия требованиям действующих стандартов и возможности дальнейшего использования для заготовки высококачественных семян.

Список источников

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М. : Академкнига, 2003. 431 с.
- Анализ генетической изменчивости плюсовых деревьев сосны обыкновенной по изоферментным маркерам / З. Х. Шигапов, А. В. Николаев, А. И. Шигапова, К. А. Уразбахтина // Генетика и селекция на службе лесу : тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. (28–29 июня 1996 г., Воронеж). Воронеж : НИИЛГиС, 1996. С. 26.
- Бондаренко А. С., Жигунов А. В. Статистическая обработка материалов лесоводственных исследований. СПб. : Политехнический университет, 2016. 125 с.
- Буторина А. К., Машкина О. С., Камалова И. И. Использование молекулярных маркеров в генетике, селекции и семеноводстве лесных древесных растений // Лесные культуры, селекция древесных пород на юге Русской равнины : матер. Межрегион. конф., посвящен. 95-летию со дня рожд. доц. Еньковой Елизаветы Ивановны. Воронеж : ВГЛТА, 2007. С. 10–35.
- Генетическая изменчивость, структура и дифференциация популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на северо-востоке Русской равнины по данным молекулярно-генетического анализа / С. В. Боронникова, Ю. С. Нечаева, Я. В. Пришивинская, И. В. Бобошина // Генетика. 2015. Т. 51, № 12. С. 1401–1409.
- Генетическая изменчивость плюсовых деревьев *Pinus sylvestris* L. и их семенного потомства по микросателлитным локусам / А. Е. Демкович, И. И. Коршиков, Д. В. Политов [и др.] // Физиология растений и генетика. 2014. Т. 46, № 5. С. 395–405.
- Гостимский С. А., Кокаева З. Г., Боброва В. К. Использование молекулярных маркеров для анализа генома растений // Генетика. 1999. Т. 35, № 11. С. 1538–1549.
- Ивановская С. И., Хомченко Е. Н., Новикова О. М. Молекулярно-генетический анализ *Pinus sylvestris* L. на лесосеменных плантациях // Проблемы лесоведения и лесоводства : сб. науч. тр. ИЛНАН Беларуси. Вып. 67. Гомель : ИЛНАН Беларуси, 2007. С. 155–162.
- Ильинов А. А., Раевский Б. В. Использование микросателлитных локусов в изучении плюсового генофонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 6. С. 124–134.
- Калько Г. В., Котова Т. М., Кузьмина М. В. Микросателлитный анализ природных и искусственных популяций *Pinus sylvestris* L. на Северо-Западе России // Современная лесная наука: проблемы и перспективы : матер. Всерос. науч.-практ. конф. 20–22 декабря 2017 года. Воронеж : Истоки, 2017. С. 27–32.

- Кальченко Л. И., Тараканов В. В. Поэтапная паспортизация деревьев на клоновых плантациях сосны обыкновенной: использование метода фенетики // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII, № 1–2. С. 87–90.
- Камалов Р. М., Петюренко М. Ю., Дегтярева А. П. Изменчивость показателей молекулярных маркеров у клонов плюсовых деревьев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. // Труды Санкт-Петербургского НИИ лесного хозяйства. 2022. № 3. С. 4–13.
- Криворотова Т. Н., Шейкина О. В. Генетическая структура лесосеменных плантаций и насаждений сосны обыкновенной в Среднем Поволжье // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер. : Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 1 (21). С. 77–86.
- Крутовский К. В. От популяционной генетики к популяционной геномике лесных древесных видов: интегрированный популяционно-геномный подход // Генетика. 2006. Т. 42, № 10. С. 1088–1100.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. 3-е изд., перераб. и доп. М. : Высшая школа, 1980. 293 с.
- Ларионова А. Я. Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Генетика. 2002. Т. 38, № 12. С. 1641–1647.
- Милютина Т. Н., Шейкина О. В., Новиков П. С. Молекулярно-генетические исследования изменчивости клонов плюсовых деревьев *Pinus sylvestris* по ISSR-маркерам // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. XXXI, № 1–2. С. 102–105.
- Молекулярно-генетический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. и *Pinus sibirica* Du Tour в Пермском крае на основании полиморфизма ISSR-PCR маркеров / Ю. И. Нечаева, Н. А. Пыстогова, Н. В. Чертов, С. В. Боронникова // Бюллетень науки и практики. 2021. Т. 7, № 4. С. 12–21. DOI: 10.33619/2414-2948/65/01
- Новиков П. С., Шейкина О. В. ISSR-анализ деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) различных селекционных категорий // Научный журнал КубГАУ. 2012. № 82 (08). С. 100–112.
- Определение индекса биоразнообразия Шеннона растительных сообществ, образованных деревьями-эпифиторами на примере лесов севера Западной Сибири / В. Р. Цибульский, С. П. Арефьев, В. П. Новиков [и др.] // Вестник НВГУ. 2021. № 24 (54). С. 32–38.
- Политов Д. В. Применение молекулярных маркеров в лесном хозяйстве для идентификации, инвентаризации и оценки генетического разнообразия лесных ресурсов // Лесохозяйственная информация. 2008. № 3–4. С. 24–27.
- Сбоева Я. В., Боронникова С. В. Генетическая структура и межпопуляционная дифференциация восьми популяций *Pinus sylvestris* L. на восточно-европейской равнине // Бюллетень науки и практики. 2019. Т. 5, № 12. С. 89–97. DOI: 10.33619/2414-2948/49/10
- Современное состояние селекции и семеноводства хвойных пород / Б. В. Раевский, Р. В. Игнатенко, Е. В. Новичонок [и др.] // ИВУЗ. Лесной журнал. 2022. № 6. С. 9–37. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-6-9-37
- Шейкина О. В., Романов Е. М. Изменение генетических параметров плюсового генофонда сосны обыкновенной в Республике Марий Эл под влиянием индивидуального отбора клонов по фенотипу // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2023. Вып. 246. С. 249–262. DOI: 10.21266/2079-4304.2023.246.249-262
- Шигапов З. Х. Сравнительный генетический анализ лесосеменных плантаций и природных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 1995. № 3. С. 19–24.
- Шишкина О. К., Завистева М. А., Рабцун А. С. Некоторые результаты практического применения анализа ДНК для генетической идентификации клонов на ЛСП сосны обыкновенной // Лесной вестник. 2012. № 7. С. 92–94. Bergmann F., Ruetz W. Isozyme Genetic Variation and Heterozygosity in Random Tree Samples and Selected Orchard Clones from the Same Norway Spruce Populations // Forest Ecology and Management. 1991. Vol. 46, № 1–2. P. 39–47. DOI: 10.1016/0378-1127(91)90243-0

- Cheliak W. M., Murray G., Pitel J. A.* Genetic Effects of Phenotypic Selection in White Spruce // *Forest Ecology and Management*. 1998. Vol. 24, № 2. P. 139–149. DOI: 10.1016/0378-1127(88)90117-X
- Doyle J. J., Doyle J. L.* A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // *Phytochem. Bull.* 1987. № 19. P. 11–15.
- Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (*Pinaceae*) / *P. Fang, S. Niu, H. Yuan* [et al.] // *Applications in Plant Sciences*. 2014. № 2. P. 1–6.
- El-Kassaby Y. A.* Domestication and genetic diversity – should we be concerned // *The Forestry Chronicle*. 1992. Vol. 68. № 6. P. 687–700.
- Genetic diversity and the survival of populations / *G. Booy, R. J. J. Hendriks, M. J. M. Smulders* [et al.] // *Plant biology*. 2000. № 2. P. 379–395. DOI: 10.1055/s-2000-5958
- Genetic pool of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under reforestation in extreme environment / *Y. Yanbaev, R. Sultanova, L. Blonskaya* [et al.] // *Wood Research*. 2020. Vol. 65. № 3. P. 459–470. DOI: 10.37763/wr.1336-4561/65.3.459470
- Kimura M.* The number of alleles that can be maintained in a finite population // *Genetics (US)*. 1964. Vol. 49. P. 725–738.
- Koski V.* A Note on Genetic Diversity in Natural Populations and Cultivated Stands of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) // *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*. 2000. Vol. 9. № 1. P. 89–96.
- Nei M.* Genetic distance between populations // *The American Naturalist*. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
- Nei M.* *Molecular population genetics and evolution*. North Holland Publishing Company, Amsterdam Oxford ; American Elsevier Publishing Company, Inc, New York, 1975. 234 p.
- Schannon C. E., Weaver W.* *The mathematical theory of communication* Urbana // Univ. of Illinois Press. 1949. 284 p.
- Wright S.* *Evolution and genetics of populations*. Chikago : Univ. Chikago press, 1969. Vol. 2. 511 p.

References

- Altukhov Yu. P.* *Genetic processes in populations*. Moscow : Akademkniga, 2003. 431 p.
- Analysis of genetic variability of plus trees of Scots pine by isoenzyme markers / *Z. Kh. Shigapov, A. V. Nikolaev, A. I. Shigapova, K. A. Urazbakhtina* // *Genetics and selection in the service of the forest : tez. doc. International scientific-practical conf. (June 28–29, 1996, Voronezh)*. Voronezh : NIILGiS, 1996. P. 26.
- Bergmann F., Ruetz W.* Isozyme Genetic Variation and Heterozygosity in Random Tree Samples and Selected Orchard Clones from the Same Norway Spruce Populations // *Forest Ecology and Management*. 1991. Vol. 46, № 1–2. P. 39–47. DOI: 10.1016/0378-1127(91)90243-O
- Bondarenko A. S., Zhigunov A. V.* *Statistical processing of forest research materials*. St. Petersburg : Polytechnic University, 2016. 125 p.
- Butorina A. K., Mashkina O. S., Kamalova I. I.* The use of molecular markers in genetics, selection and seed production of forest tree plants // *Forest crops, selection of tree species in the south of the Russian Plain : materials interregional. conf., Dedicated to the 95th anniversary of birth. assoc. Enkova Elizaveta Ivanovna*. Voronezh : VGLTA. 2007. P. 10–35.
- Cheliak W. M., Murray G., Pitel J. A.* Genetic Effects of Phenotypic Selection in White Spruce // *Forest Ecology and Management*. 1998. Vol. 24, № 2. P. 139–149. DOI: 10.1016/0378-1127(88)90117-X
- Determination of the Shannon biodiversity index of plant communities formed by edifying trees on the example of forests of the north of Western Siberia / *V. R. Tsibulsky, S. P. Arefiev, V. P. Novikov* [et al.] // *Bulletin of NVSU*. 2021. № 24 (54). P. 32–38.
- Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (*Pinaceae*) / *P. Fang, S. Niu, H. Yuan* [et al.] // *Applications in Plant Sciences*. 2014. № 2. P. 1–6.

- Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // *Phytochem. Bull.* 1987. № 19. P. 11–15.
- El-Kassaby Y.A. Domestication and genetic diversity – should we be concerned // *The Forestry Chronicle.* 1992. Vol. 68. № 6. P. 687–700.
- Genetic diversity and the survival of populations / G. Booy, R.J.J. Hendriks, M.J.M. Smulders [et al.] // *Plant biology.* 2000. № 2. P. 379–395. DOI: 10.1055/s-2000-5958
- Genetic pool of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under reforestation in extreme environment / Y. Yanbaev, R. Sultanova, L. Blonskaya [et al.] // *Wood Research.* 2020. Vol. 65. № 3. P. 459–470. DOI: 10.37763/wr.1336-4561/65.3.459470
- Genetic variation of *Pinus sylvestris* L. plus trees and their seed progeny by microsatellite loci / A.E. Demkovich, I.I. Korshikov, D.V. Politov [et al.] // *Plant physiology and genetics.* 2014. Vol. 46, № 5. P. 395–405.
- Genetic variability, structure and differentiation of populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the North-East of the Russian Plain according to molecular genetic analysis / S.V. Boronnikova, Y.S. Nechaeva, Y.V. Prishnivskaya, I.V. Boboshina // *Genetics.* 2015. Vol. 51, № 12. P. 1401–1409.
- Gostimsky S.A., Kokaeva Z.G., Bobrova V.K. Use of molecular markers for plant genome analysis // *Genetics.* 1999. Vol. 35, № 11. P. 1538–1549.
- Ilyin A.A., Raevsky B.V. The use of microsatellite loci in the study of the positive gene pool of the common pine *Pinus sylvestris* L. in Karelia // *Proceedings of the Karelian Scientific Center PAH.* 2018. № 6. P. 124–134.
- Ivanovskaya S.I., Khomchenko E.N., Novikova O.M. Molecular genetic analysis of *Pinus sylvestris* L. on forest plantations // *Problems of forestry and forestry: a collection of scientific works of the ILNAN of Belarus.* Issue 67. Gomel : ILNAN of Belarus, 2007. P. 155–162.
- Kalko G.V., Kotova T.M., Kuzmina M.V. Microsatellite analysis of natural and artificial populations of *Pinus sylvestris* L. in the North-West of Russia // *Modern forest science: problems and prospects : Materials of the All-Russian Scientific Practice. conf. December 20–22, 2017. Voronezh : Origins, 2017.* P. 27–32.
- Kalchenko L.I., Tarakanov V.V. Phased certification of trees on clone plantations of Scots pine: using the method of phenetics // *Coniferous boreal zone.* 2010. Vol. XXVII, № 1–2. P. 87–90.
- Kamalov R.M., Petyurenko M. Yu., Degtyareva A.P. Variability of indicators of molecular markers in clones of plus trees of Scots pine *Pinus sylvestris* L. // *Proceedings of the St. Petersburg Research Institute of Forestry.* 2022. № 3. P. 4–13.
- Kimura M. The number of alleles that can be maintained in a finite population // *Genetics (US).* 1964. Vol. 49. P. 725–738.
- Koski V. A Note on Genetic Diversity in Natural Populations and Cultivated Stands of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) // *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales.* 2000. Vol. 9. № 1. P. 89–96.
- Krivorotova T.N., Sheikina O.V. Genetic structure of forest plantations and plantations of ordinary pine in the Middle Volga region // *Bulletin of the Volga State Technological University. Ser. : Forest. Ecology. Nature management.* 2014. № 1 (21). P. 77–86.
- Krutovsky K.V. From population genetics to population genomics of forest tree species: an integrated population-genomic approach // *Genetics.* 2006. Vol. 42. № 10. P. 1088–1100.
- Lakin G.F. *Biometrics.* 3rd ed., Revised and add. Moscow : Higher School, 1980. 293 p.
- Larionova A.Ya. Genetic variability of ordinary pine in the southeastern part of the range // *Genetics.* 2002. Vol. 38. № 12. P. 1641–1647.
- Milyutina T.N., Sheikina O.V., Novikov P.S. Molecular genetic studies of variability of *Pinus sylvestris* plus tree clones by ISSR markers // *Coniferous boreal zone.* 2013. № 1–2. Vol. XXXI. P. 102–105.
- Molecular genetic analysis of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus sibirica* Du Tour populations in the Perm Territory based on ISSR-PCR polymorphism markers / Yu.I. Nechaeva, N.A. Pystogova, N.V. Chertov, S.V. Boronnikova // *Science and Practice Bulletin.* 2021. Vol. 7. № 4. P. 12–21. DOI: 10.33619/2414-2948/65/01

- Nei M.* Genetic distance between populations // *The American Naturalist*. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
- Nei M.* Molecular population genetics and evolution. North Holland Publishing Company, Amsterdam Oxford ; American Elsevier Publishing Company, Inc, New York, 1975. 234 p.
- Novikov P.S., Sheikina O.V.* ISSR analysis of pine trees (*Pinus sylvestris*) of various breeding categories // *Scientific journal KubSAU*. 2012. № 82 (08). P. 100–112.
- Politov D.V.* The use of molecular markers in forestry for the identification, inventory and assessment of the genetic diversity of forest resources // *Forestry information*. 2008. № 3–4. P. 24–27.
- Shoeva Y.V., Boronnikova S.V.* Genetic structure and interpopulation differentiation of eight *Pinus sylvestris* L. populations on the East European Plain // *Bulletin of Science and Practice*. 2019. Vol. 5. № 12. P. 89–97. DOI: 10.33619/2414-2948/49/10
- Schannon C.E., Weaver W.* The mathematical theory of communication Urbana // Univ. of Illinois Press. 1949. 284 p.
- Sheikina O.V., Romanov E.M.* Change in the genetic parameters of the positive gene pool of ordinary pine in the Republic of Mari El under the influence of individual selection of clones by phenotype // *Izvestia St. Petersburg Forestry Academy*. 2023. № 246. P. 249–262. DOI: 10.21266/2079-4304.2023.246.249-262
- Shigapov Z.Kh.* Comparative genetic analysis of forested plantations and natural populations of Scots pine // *Forestry*. 1995. № 3. P. 19–24.
- Shishkina O.K., Zavisteva M.A., Rabtsun A.S.* Some results of practical application of DNA analysis for genetic identification of clones on ordinary pine LSP // *Lesnoy vestnik*. 2012. № 7. P. 92–94.
- The current state of selection and seed production of conifers / *Raevsky B.V., Ignatenko R.V., Novichonok E.V.* [et al.] // *IVUZ. Forest Journal*. 2022. № 6. P. 9–37. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-6-9-37
- Wright S.* Evolution and genetics of populations. Chikago : Univ. Chikago press, 1969. Vol. 2. 511 p.

Информация об авторах

Д. А. Рафикова – ассистент;

В. Ф. Коновалов – доктор сельскохозяйственных наук, профессор.

Information about the authors

D. A. Rafikova – assistant;

V. F. Konovalov – Doctor of Agricultural Sciences, Professor.

Статья поступила в редакцию 26.07.2024; принята к публикации 02.09.2024.

The article was submitted 26.07.2024; accepted for publication 02.09.2024.
