

© А. А. Ильинов, Б. В. Раевский

Институт леса Карельского
НЦ РАН, Петрозаводск

С использованием микросателлитных локусов дана сравнительная оценка уровня генетического разнообразия 4 естественных популяций ели финской *Picea x fennica* (Regel) Kom. и сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. по каждой породе, а также двух полей лесосеменной плантации (ЛСП). Естественные популяции характеризовались высокими значениями основных параметров генетического разнообразия. Выявлены более высокие значения ожидаемой гетерозиготности по сравнению с наблюдаемой, что свидетельствует о дефиците гетерозигот в карельских популяциях сосны и ели. Уровень генетического разнообразия на ЛСП ели был ниже, чем в естественных популяциях, что указывает на недостаточную представленность на ней генетического пула вида. ЛСП сосны отличалась высоким уровнем генетического разнообразия, сопоставимого с таковым у естественных популяций.

✿ **Ключевые слова:** естественные популяции; лесосеменные плантации; *Pinus sylvestris* L., *Picea x fennica* (Regel) Kom.; микросателлитные локусы; генетическое разнообразие; гетерозиготность.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И КЛОНОВЫХ ПЛАНТАЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ ФИНСКОЙ В КАРЕЛИИ

ВВЕДЕНИЕ

Лесосеменные плантации (ЛСП) — это ключевая категория объектов в структуре постоянной лесосеменной базы лесообразующих хвойных видов. Главная задача ЛСП — обеспечение лесного хозяйства улучшенными семенами лесных пород, обладающими ценными наследственными свойствами и высокими посевными качествами. Важным аспектом в этом вопросе является сохранение и поддержание на лесосеменных плантациях I порядка уровня генетического разнообразия, свойственного природным популяциям основных лесообразующих пород того или иного региона.

В публикациях приводятся противоречивые результаты оценки уровня генетической изменчивости в природных популяциях лесных древесных видов и на лесосеменных плантациях. В некоторых исследованиях было отмечено снижение генетического разнообразия в культурных насаждениях по сравнению с нативными популяциями (Adams, Joly, 1980; Moran et al., 1980; Conkle, 1981; Guries, Ledig, 1981; Knowles, 1985; Moran, Bell, 1987; Rajora, 1999; Williams, Hamrick, 1995). Основной причиной снижения уровня генетического разнообразия при создании культур является сокращение эффективного размера популяции, приводящее к утере редких аллелей (Godt et al., 2001). Существуют, однако, примеры, когда на лесосеменных плантациях уровень генетического разнообразия может быть выше, чем в местных родительских популяциях (Гончаренко и др., 1989; Eckert et al., 1981; Ryu, Eckert, 1983; Lefevre, 2004).

В популяционных исследованиях в последние десятилетия особую популярность приобрели молекулярно-генетические маркеры — микросателлиты — варьирующие участки (локусы) в ядерной ДНК и ДНК органелл (митохондрий и пластид), состоящие из tandemно повторяющихся коротких нуклеотидных последовательностей. Микросателлиты характеризуются высоким уровнем полиморфизма и часто встречаются в геноме. Благодаря этим свойствам они могут использоваться в качестве тонкого и точного инструмента при определении филогенетических связей, изучении особенностей генетической структуры конкретных популяций, для исследования гибридизации и т. п. Микросателлитные праймеры были разработаны для большого числа видов древесных растений (Hodgetts et al., 2001; Rajora et al., 2001).

В Карелии, в последней четверти XX века, при реализации системы плюсовой селекции основных лесообразующих видов (сосны обыкновенной и ели финской) были созданы 6 прививочных ЛСП I порядка общей площадью около 454 га, в том числе сосны — 365 га. На этих объектах произрастают сотни вегетативных потомств плюсовых деревьев. Однако до настоящего времени работ по изучению состояния генофондов клонных плантаций и уровня их генетического разнообразия не проводилось.

В свете вышесказанного целью исследования явилось изучение на основе использования микросателлитных локусов генетического разнообразия естественных популяций и лесосеменных плантаций хвойных Карелии (на примере ели финской *Picea x fennica* (Regel) Kom. и сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.).

Поступила в редакцию 25.07.2015
Принята к публикации 07.12.2015



Рис. 1. Карта-схема расположения пунктов сбора материала по сосне обыкновенной и ели финской в Карелии

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования явились естественные популяции ели финской (Водлозеро_E1, Водлозеро_E2, Хелюля_E1, Сортавала_E1) и сосны обыкновенной (Заонежье_C1, Кивач_C1, Водлозеро_C1, Сортавала_C1), а также 2 поля Петрозаводской прививочной клоновой лесосеменной плантации (рис. 1).

В естественных сосняках и ельниках средней подзоны тайги Карелии в Южнокарельском лесосеменном районе (Лесосеменное районирование..., 1982) были заложены постоянные пробные площади (ППП), главным образом в пределах существующих либо планируемых особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Характеристика популяций приведена в таблице 1.

Таблица 1

Характеристика исследованных карельских популяций сосны и ели

Популяции	Расположение популяций	Географические координаты (град. с. ш./в. д.)	Тип насаждения (этап сукцессии)	Возраст древостоя, лет
Ель финская				
Водлозеро_E1	НП* «Водлозерский» Пудожский район	<u>62,27348</u> 36,73618	Коренное малонарушенное	>160
Водлозеро_E2	НП* «Водлозерский» Пудожский район	<u>62,28148</u> 36,75873	Коренное малонарушенное	>180
Хелюля_E1	Генетический резерват Сортавальский район	<u>61,80488</u> 30,68169	Производное, естественное возобновление	>100
Сортавала_E1	Генетический резерват Сортавальский район	<u>61,71851</u> 30,37056	Производное, естественное возобновление	>100
ЛСП_E1	Петрозаводская ЛСП Прионежский район	<u>61,91139</u> 34,43222	ЛСП	21
Сосна обыкновенная				
Водлозеро_C1	НП* «Водлозерский» Пудожский район	<u>62,54231</u> 37,02495	Коренное малонарушенное	>180
Заонежье_C1	ПЗ** «Заонежский» Медвежьегорский район	<u>62,23898</u> 34,87955	Коренное малонарушенное	>160
Кивач_C1	Заповедник Кивач Кондопожский район	<u>62,3069</u> 33,9716	Коренное малонарушенное	>160
Сортавала_C1	Защитные леса Сортавальский район	<u>61,66322</u> 30,64832	Коренное малонарушенное	>140
ЛСП_C1	Петрозаводская ЛСП Прионежский район	<u>61,91972</u> 34,41389	ЛСП	33

* — НП (национальный парк); ** — ПЗ (природный заказник)

Клоновые плантации представлены двумя участками Петрозаводской ЛСП I порядка, расположенной в пределах Южнокарельского лесосеменного района. Участок сосны обыкновенной закладывался в 1982–1984 гг. по рендомизированной схеме с расстоянием между деревьями 5×8 м, число клонов — вегетативных потомств плюсовых деревьев, отобранных в популяциях сосны обыкновенной в пределах Южнокарельского лесосеменного района — более 70 штук. Участок ели финской был создан в 1994 г. по рендомизированной схеме с расстоянием между деревьями 5×8 м, число клонов — 40 штук.

Для анализа генетической структуры популяций отбирали образцы хвои с 30 модельных деревьев на каждой ППП. На ЛСП для генетического анализа были собраны образцы хвои с 40 клонов ели и 30 клонов сосны.

Выделение образцов геномной ДНК ели и сосны осуществлялось с помощью набора Ахуреп Multisource Genomic DNA (Ахуген). Микросателлитный анализ ели финской проводили по 5 локусам ядерной ДНК: UAPgTG25, UAPgAG105, UAPgAG150 (Hodgetts et al., 2001), EATC2C06, EATC2C10 (Scotti et al., 2002). Для анализа популяций сосны обыкновенной было отобрано четыре ядерных микросателлитных локуса: PtTX2123, PtTX2146 (Elsik et al., 2000), SPAC11,8, SPAC12,5 (Soranzo et al., 1998). Характеристика микросателлитных праймеров («Синтол», Россия), использованных для амплификации ДНК, дана в таблице 2.

Для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовали 26 мкл реакционной смеси следующего состава: 50 нг ДНК исследуемых образцов, 100 пМ праймера, 5 мкл набора с Taq ДНК-полимеразой (Москва, «Сибэнзим»). Для проведения амплификации применяли прибор iCycler iQ5 (Bio-Rad). Условия амплификации: денатурация — 30 с при 94 °С, отжиг — 30 с при

53–62 °С (в зависимости от используемого праймера), полимеризация — 40 с при 72 °С; количество циклов — 35; достраивание фрагментов — 6 мин при 72 °С. Разделение и определение микросателлитных фрагментов осуществляли с помощью капиллярного электрофореза на приборе CEQ 8000 Genetic analysis System (Beckman Coulter) с помощью набора GenomeLab Fragment analysis (Beckman Coulter).

Основные показатели генетической изменчивости (среднее число аллелей на локус $A_{99\%}$, среднее число аллелей с частотой >5%, $A_{95\%}$, среднее эффективное число аллелей n_e , наблюдаемая H_o и ожидаемая H_e гетерозиготность, полиморфность $P_{99\%}$), показатели F-статистик Райта (Guries, Ledig, 1982), генетические дистанции (Nei, 1978) определяли с помощью программы GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006). Построение дендрограмм на основе матриц генетических расстояний проводилось с помощью метода невзвешенного парного арифметического среднего UPGMA (Sneath, Sokal, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ель финская. Анализ генетической структуры карельских среднетаежных популяций ели финской показал, что все пять использованных ядерных микросателлитных локусов полиморфны (табл. 2, 3). Наибольшее аллельное разнообразие обнаружено в локусе UAPgAG150A. Всего при изучении четырех естественных популяций и ЛСП ели финской выявлено 42 аллеля, из их уникальных — 31%. Для естественных популяций ели обнаружен высокий уровень аллельного разнообразия. В то же время популяция Водлозеро_E2 по локусу UAPgAG105 оказалась мономорфной.

Таблица 2

Характеристика микросателлитных праймеров, использованных для анализа популяций ели финской и сосны обыкновенной

Локус	Мотив	Температура отжига t, °С	Число аллелей	Размер фрагмента, п. н. о.
<i>Picea x fennica</i>				
UAPgTG25	(TG) ₂₇	62	7	98–112
UAPgAG105	(AG) ₁₁	54	8	151–169
UAPgAG150A	(AG) ₁₉	56	12	142–164
EATC2C06	(CAT) ₇	58	9	136–160
EATC1C10A	(GA) ₈	53	6	150–168
<i>Pinus sylvestris</i>				
Spac11,8	(TG) ₁₆	55	12	130–154
Spac12,5	(GT)20(GA) ₁₀	54	31	127–199
PtTX2123	(AGC) ₈	57	3	192–201
PtTX2146	(GAG) ₅ ...(CAG) ₈ CGG(CAG) ₇ CGG(CAG) ₄	57	16	168–249

Таблица 3

Генетическая структура карельских популяций ели финской, выраженная в частотах встречаемости аллелей

Локус	Аллель	Популяции				
		Водлозеро_E1	Водлозеро_E2	Сортавала_E1	Хелюля_E1	ЛСП_E1
Размер выборки		30	29	30	30	40
UAPgTG25	98	0,067	0,259	0,133	0,033	0,088
	100	0,117	0,293	0,217	0,350	0,050
	102	0,017	0,052	0,033	0,133	0,575
	104	0,533	0,207	0,150	0,283	0,288
	106	0,017				
	110	0,217	0,172	0,250	0,200	
	112	0,033	0,017	0,217		
UAPgAG105	151					0,025
	157		0,017			
	159	0,033	0,069			0,475
	161	0,717	0,810	0,767	1,000	0,500
	163	0,017	0,034			
	165	0,217	0,052	0,233		
	167		0,017			
UAPgAG150A	142		0,017			
	144	0,150	0,138	0,350		
	146	0,350	0,224	0,450	0,167	
	148	0,233	0,362	0,150	0,317	
	150	0,050	0,138		0,200	0,963
	152	0,050	0,121		0,133	0,025
	154	0,033		0,033	0,133	
	156	0,017			0,017	0,013
	158			0,017	0,033	
	160	0,067				
	162	0,017				
EATC2C06	136	0,117	0,034	0,033		
	139	0,717	0,810	0,933	0,933	0,575
	142				0,067	
	145		0,052			0,038
	148		0,034			0,363
	151	0,017		0,017		
	154	0,017				
	157	0,133	0,069	0,017		
EATC1C10A	150	0,767	0,431	0,783	0,283	0,013
	153	0,233	0,379	0,183	0,433	0,088
	156		0,155		0,267	0,875
	159				0,017	0,025
	162			0,033		
	168		0,034			

Таблица 4

Показатели генетического разнообразия в популяциях ели финской

Популяции	n	M±m					
		$A_{99\%}$	$A_{95\%}$	n_e	H_o	H_e	$P_{99\%}, \%$
Водлозеро_E1	30	4,00 ± 0,71	2,60 ± 0,68	2,43 ± 0,72	0,31 ± 0,131	0,46 ± 0,12	100,00
Водлозеро_E2	30	3,80 ± 1,07	3,00 ± 0,71	2,76 ± 0,75	0,15 ± 0,09	0,46 ± 0,17	80,00
Сортавала_E1	30	5,80 ± 1,32	3,80 ± 0,49	2,55 ± 0,59	0,41 ± 0,04**,***	0,54 ± 0,08	100,00
Хелюля_E1	29	5,40 ± 0,40***	3,40 ± 0,75**	2,89 ± 0,63	0,23 ± 0,06**	0,57 ± 0,10	100,00
ЛСП_E1	30	3,60 ± 0,25	2,20 ± 0,49	1,80 ± 0,26	0,08 ± 0,05	0,39 ± 0,10	100,00

n — количество изученных деревьев; *A* — среднее число аллелей на локус; *n_e* — эффективное число аллелей на локусе; *H_o* и *H_e* — наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность соответственно; *P_{99%}* — полиморфность по 99 % критерию; **, *** — различия между популяциями и ЛСП достоверны при *p* = 0,01; 0,001

Результаты исследования генетического разнообразия популяций ели финской (табл. 4) обнаружили для ЛСП_E1 минимальные значения по всем основным параметрам генетического разнообразия ($A_{99\%} = 3,60$; $A_{95\%} = 2,20$; $n_e = 1,80$; $H_o = 0,08$; $H_e = 0,39$), за исключением полиморфности ($P_{99\%} = 100\%$). Популяции из Северного Приладожья Хелюля_E1 и Сортавала_E1, напротив, характеризовались максимальными значениями большинства параметров генетической изменчивости: $A_{99\%} = 5,40$ и $5,80$; $A_{95\%} = 3,40$ и $3,80$; $H_e = 0,57$ и $0,54$ соответственно. Различия оказались статистически значимы в аллельном разнообразии $A_{99\%}$ и $A_{95\%}$ — между ЛСП_E1 и Хелюля_E1, в уровне наблюдаемой гетерозиготности H_o — между ЛСП и приладожскими популяциями Сортавала_E1 и Хелюля_E1 (табл. 4). Также статистически значимыми оказались различия в уровне наблюдаемой гетерозиготности H_o между Хелюля_E1 и Водлозеро_E2, с одной стороны, и Сортавала_E1 — с другой. Минимальный уровень генетического разнообразия для ЛСП_E1 свидетельствует о недостаточной представленности генетического пула вида на лесосеменной плантации. Факт более высокого уровня генетического разнообразия приладожских популяций может быть объяснен тем, что по сравнению с остальной территорией Карелии данный агроклиматический

район имеет наиболее благоприятные природно-климатические условия.

Естественные популяции и ЛСП_E1 характеризовались более низким уровнем наблюдаемой гетерозиготности H_o по сравнению с ожидаемой H_e , однако разница была статистически достоверной только в случае ЛСП_E1 и Хелюля_E1. Тем не менее данный результат свидетельствует о дефиците гетерозигот по микросателлитным локусам в исследованной части ареала ели финской.

В целом исследованные популяции ели финской характеризуются довольно высоким уровнем генетического разнообразия по микросателлитным локусам, особенно по сравнению с данными, полученными (Потенко и др., 1993) с помощью анализа изоферментов. Уровень внутривидового генетического разнообразия исследованных популяций ели финской оказался сравнимым с таковым у популяций ели сибирской из Сибири и Монголии (Экарт и др., 2014; Кравченко и др., 2015).

Положительные значения F-статистик Райта (табл. 5) подтверждают наличие дефицита гетерозигот у ели финской как на популяционном уровне, так и для вида в целом в данной части ареала. Значения показателя *Fst* варьировали от 0,12 для локуса UAPgTG25 до 0,32 для EATC1C10, составляя в среднем 0,19, что указывает на достаточно высокий уровень межпопуляционной

Таблица 5

Значения F-статистик Райта для карельских популяций ели финской

Локусы	F-статистики		
	<i>Fis</i>	<i>Fit</i>	<i>Fst</i>
UAPgTG25	0,40	0,47	0,12
UAPgAG105	0,51	0,60	0,18
UAPgAG150	0,65	0,74	0,23
EATC2C06	0,35	0,43	0,12
EATC1C10	0,61	0,74	0,32
M ± m	0,51 ± 0,06	0,60 ± 0,06	0,19 ± 0,04

Таблица 6

Парные значения F_{st} между исследованными популяциями ели финской

Популяция 1	Популяция 2	F_{st}	Популяция 1	Популяция 2	F_{st}
Сортавала_Е1	Хелюля_Е1	0,04	Водлозеро_Е1	Водлозеро_Е2	0,09
Сортавала_Е1	Водлозеро_Е1	0,03	Сортавала_Е1	ЛСП_Е1	0,26
Хелюля_Е1	Водлозеро_Е1	0,04	Хелюля_Е1	ЛСП_Е1	0,20
Сортавала_Е1	Водлозеро_Е2	0,08	Водлозеро_Е1	ЛСП_Е1	0,30
Хелюля_Е1	Водлозеро_Е2	0,03	Водлозеро_Е2	ЛСП_Е1	0,23

дифференциации ели. Анализ попарных значений этого показателя для отдельных популяций (табл. 6) выявил, что наибольший вклад в высокий уровень межпопуляционной дифференциации вносят различия между естественными популяциями и ЛСП_Е1.

Это подтверждает и кластерный анализ (рис. 2) на основе матрицы генетических дистанций по Неи (Nei, 1978). Необходимо отметить несоответствие генетических дистанций и географических расстояний: расположенные рядом Сортавала_Е1 и Хелюля_Е1 попали в разные кластеры. Наиболее генетически близкими оказались популяции Хелюля_Е1 и Водлозеро_Е2 ($D_N = 0,04$), затем обособились Водлозеро_Е1 и Сортавала_Е1 ($D_N = 0,07$). Расстояние между двумя кластерами составило 0,14, что указывает на высокий уровень дифференциации карельских популяций. Лесосеменная плантация, как и в случае с анализом подразделенности, показала самый высокий уровень генетической обособленности ($D_N = 0,78$) от остальных популяций.

Таким образом, анализ особенностей генетического разнообразия на лесосеменной плантации ели показал снижение уровня изменчивости по сравнению с естественными древостоями. Это привело к значительной генетической обособленности ЛСП от естественных популяций ели финской.

Сосна обыкновенная. В процессе исследования сосны обыкновенной из семи пар микросателлитных праймеров было отобрано четыре, характеризующиеся полиморфизмом амплифицированных фрагментов (табл. 2). Амплификация четырех микросателлитных локусов сосны из четырех естественных популяций и ЛСП позволила выявить 62 аллеля, 29 % из которых оказались уникальными (табл. 7). Наибольшее количество аллелей (31) найдено для локуса Spac12,5. Наименьшим уровнем аллельного разнообразия характеризовался локус PtTX2123. Исследованные популяции сосны обыкновенной отличались как по аллельному составу, так и по их соотношению. Сортавала_С1 и ЛСП_С1 обнаружили максимальный уровень аллельного разнообразия (42 и 41 аллель соответственно).

Анализ основных параметров генетической изменчивости (табл. 8) показал, что все популяции сосны обыкновенной отличаются высокими значениями: среднее число аллелей на локус $A_{99\%}$ варьировало от 10,25 для

Сортавала_С1 до 7,50 для Кивач_С1; среднее эффективное число аллелей на локус ne — от 5,83 для Сортавала_С1 до 3,23 для Заонежье_С1; наблюдаемая гетерозиготность H_o — от 0,50 для Сортавала_С1 до 0,28 для Кивач_С1; ожидаемая гетерозиготность H_e — от 0,68 для Сортавала_С1 до 0,51 для Заонежье_С1. Полиморфность $P_{99\%}$ оказалась максимальной для всех популяций сосны обыкновенной и ЛСП (100 %). Необходимо отметить, что, несмотря на различия в уровне генетического разнообразия между популяциями, выявленная разница оказалась статистически незначимой. Тем не менее наблюдается явная тенденция к снижению генетического разнообразия, выявленного с помощью микросателлитного анализа, в популяциях Кивач_С1 и Заонежье_С1. Одной из причин этого явления может быть история расселения сосны обыкновенной в регионе в послеледниковый период, однако для более обоснованных выводов необходимы дополнительные исследования.

Высокий уровень генетической изменчивости, выявленный для ЛСП_С1 (по большинству характеристик она уступает лишь Сортавала_С1), свидетельствует о достаточной представленности генофонда сосны обыкновенной на лесосеменной плантации.

Как и в случае с елью финской, для популяций сосны обыкновенной выявлен более высокий уровень ожидаемой гетерозиготности H_e по сравнению с наблюдаемой H_o , что указывает на дефицит гетерозигот относительно ожидаемого по Харди–Вайнбергу. В целом исследованные популяции *Pinus sylvestris* характеризуются достаточно высоким уровнем генетического разнообразия, выявленного с помощью микросателлитного анализа,

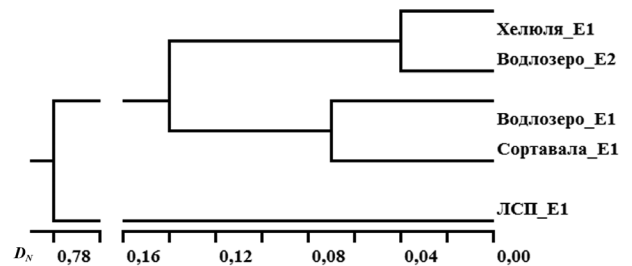


Рис. 2. Дендрограмма уровня дифференциации карельских популяций ели финской по генетическому расстоянию Неи (D_N)

Таблица 7

Генетическая структура карельских популяций сосны обыкновенной, выраженная в частотах встречаемости аллелей

Локус	Аллель	Популяции				
		Водлозеро_С1	Заонежье_С1	Кивач_С1	Сортавала_С1	ЛСП_С1
Размер выборки		23	30	30	30	30
PtTX2123	192	0,130	0,083	0,067	0,200	0,083
	195	0,870	0,917	0,933	0,783	0,917
	201				0,017	
PtTX2146	168		0,017			0,017
	171					0,017
	180			0,017		
	183	0,152	0,783	0,583	0,183	0,300
	186	0,022				
	195	0,196	0,033	0,033	0,150	0,183
	204	0,022			0,083	0,033
	210				0,017	
	213	0,022			0,017	
	216			0,033		
	222	0,391	0,133	0,217	0,517	0,350
	225	0,022				
	228	0,065	0,033	0,117	0,033	0,083
	237	0,087				
	243					0,017
249	0,022					
Spac11,8	130				0,033	
	132		0,033	0,117	0,033	0,067
	134	0,174	0,083	0,650	0,100	0,500
	136	0,761	0,400	0,133	0,400	0,067
	138	0,022			0,150	0,033
	140	0,022	0,050	0,067	0,067	0,167
	142				0,083	0,017
	144		0,433	0,033	0,017	0,050
	146					0,033
	148				0,017	0,033
	152	0,022			0,050	0,017
	154				0,050	0,017
Spac12,5	127		0,017			
	129	0,022	0,033		0,017	
	131		0,050	0,167	0,133	
	133	0,022		0,033	0,050	
	137			0,033		
	139		0,017			0,017
	141	0,022	0,033			
	143			0,033	0,033	0,050
	145	0,043	0,300		0,050	0,033
	147	0,130	0,050		0,033	0,067
	149		0,033	0,050	0,117	0,017
	151	0,109		0,100	0,033	0,033
	153	0,065	0,033	0,150	0,050	0,100
	155	0,043	0,167	0,150	0,017	0,067
	157		0,017	0,033	0,067	0,083

Таблица 7 (Окончание)

Локус	Аллель	Популяции				
		Водлозеро_С1	Заонежье_С1	Кивач_С1	Сортавала_С1	ЛСП_С1
Srac12,5	159	0,087	0,033	0,067	0,100	0,050
	161	0,087	0,017	0,017	0,017	0,033
	163	0,196	0,050	0,033	0,067	0,050
	165		0,017	0,017	0,017	0,050
	167	0,022	0,017	0,033	0,017	
	169	0,022		0,050	0,017	0,100
	171		0,017		0,067	0,117
	173					0,050
	175	0,043	0,017	0,017	0,050	0,017
	177	0,022	0,017			
	179				0,017	
	181		0,033	0,017		0,050
	183	0,043				0,017
	187	0,022				
	189		0,033			
199				0,083	0,017	

Таблица 8

Уровень генетического разнообразия в популяциях сосны обыкновенной

Популяция	n	M ± m					
		A _{99%}	A _{95%}	ne	Ho	He	P _{99%}
Водлозеро_С1	23	8,00 ± 3,49	4,25 ± 1,60	5,14 ± 3,14	0,48 ± 0,14	0,56 ± 0,15	100,00
Кивач_С1	30	7,50 ± 3,28	4,00 ± 1,08	3,95 ± 2,04	0,28 ± 0,08	0,54 ± 0,16	100,00
Заонежье_С1	30	8,25 ± 4,31	3,25 ± 0,75	3,23 ± 1,42	0,30 ± 0,07	0,51 ± 0,16	100,00
Сортавала_С1	30	10,50 ± 3,86	5,75 ± 1,75	5,83 ± 2,82	0,50 ± 0,12	0,68 ± 0,12	100,00
ЛСП_С1	30	10,25 ± 3,57	5,75 ± 2,17	5,86 ± 2,95	0,44 ± 0,18	0,64 ± 0,17	100,00

по сравнению с данными, полученными с помощью анализа изоферментов для карельских популяций сосны (Янбаев и др., 1998).

Анализ подразделенности карельских популяций сосны обыкновенной на основе F-статистик Райта (табл. 9) выявил для локусов Srac11,8 и Srac12,5 дефицит гетерозигот как на популяционном уровне ($F_{is} = 0,63$ и $0,38$), так и у вида в целом ($F_{it} = 0,70$ и $0,40$). В то же время локус PtTX2123 характеризовался отсутствием дефицита

на обоих уровнях, а локус PtTX2146 обнаружил наличие дефицита гетерозигот только на видовом уровне. Значения F_{st} варьировали от 0,03 для PtTX2123 до 0,20 для Srac11,8, составляя в среднем 0,10, что подтверждает относительно высокий уровень межпопуляционной дифференциации популяций сосны обыкновенной в регионе.

Наибольший вклад в межпопуляционную дифференциацию обнаружила популяция Заонежье_С1. Это подтверждается кластерным анализом на основе

Таблица 9

Значения F-статистики Райта для карельских популяций сосны обыкновенной

Локусы	F-статистики		
	F_{is}	F_{it}	F_{st}
Srac11,8	0,63	0,70	0,20
Srac12,5	0,38	0,40	0,04
PtTX2123	-0,02	0,01	0,03
PtTX2146	0,02	0,15	0,13
M ± m	0,25 ± 0,15	0,32 ± 0,15	0,10 ± 0,04

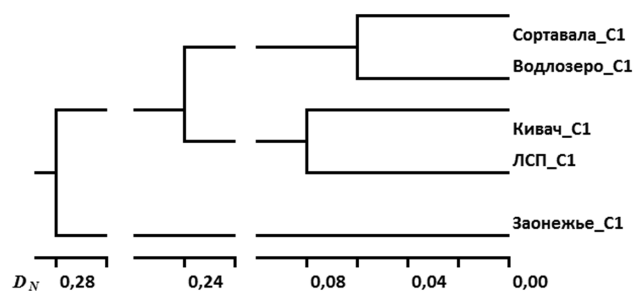


Рис. 3. Дендрограмма уровня дифференциации карельских популяций сосны обыкновенной по генетическому расстоянию по Неи (D_N)

генетических расстояний по Неи (рис. 3): Заонежье_С1 оказалась наиболее генетически обособленной от остальных популяций сосны ($D_N = 0,28$). Остальные популяции вошли в два кластера: в первом объединились Сортавала_С1 и Водлозеро_С1, значительно удаленные друг от друга географически; во второй кластер вошли ЛСП_С1 и Кивач_С1. Расстояние между двумя кластерами составило 0,24, что также указывает на высокий уровень дифференциации между карельскими популяциями сосны обыкновенной.

Сравнительная оценка карельских среднетаежных ельников выявила снижение уровня генетического разнообразия, в том числе аллельного, на лесосеменной плантации по сравнению с нативными популяциями. Сходное явление было обнаружено при сравнительном исследовании малонарушенных популяций и культурных насаждений у *Picea glauca*, *Pinus banksiana* (Godt et al., 2001) и *Pseudotsuga menziessii* (El Kassaby, Ritland, 1996), ели обыкновенной (Götmöry, 1992), *Picea glauca* × *engelmanni* (Stoehr, ElKassaby, 1997) и *Pinus contorta* (Thomas et al., 1999). Основной причиной снижения уровня генетического разнообразия при создании культурных насаждений может быть сокращение эффективного размера популяции, приводящее к утере редких аллелей (Godt et al., 2001). Согласно современным представлениям для начала селекционных работ в составе отдельной селекционной популяции (в пределах селекционной зоны или лесосеменного района) необходимо иметь не менее 500–600 плюсовых деревьев (Danel, 1990; Eriksson, Ekberg, 2001). В настоящее время в Карелии в государственном реестре числится 385 плюсовых деревьев ели. Все они отобраны в Южнокарельском лесосеменном районе, причем в пределах его небольшой части, главным образом в Северном Приладожье. Очевидно, что этого недостаточно. Результаты исследований показывают, что в таком случае прививочная ЛСП ели, имеющая в своем составе 40 клоновых потомств, не обеспечивает необходимого уровня генетического разнообразия.

В то же время на лесосеменной плантации сосны обыкновенной уровень генетического разнообразия оказался не ниже, чем в малонарушенных популяциях.

Исследования некоторых авторов указывают на сходные или даже более высокие уровни генетического разнообразия на семенных или промышленных плантациях по сравнению с природными популяциями (Bergmann, Ruetz, 1991; Chaisurisri, El-Kassaby, 1994; El-Kassaby, Ritland, 1996; İçgen et al., 2006; Wellman et al., 2003; Stefenon et al., 2008). Одной из причин более высокого уровня разнообразия на ЛСП может быть более высокий уровень гетерозиготности генетического материала (плюсовые деревья), используемого при создании плантаций (Jones et al., 2006). В Карелии в настоящее время в пределах Южнокарельского семенного района произрастает 766 плюсовых деревьев сосны, отобранных по всей территории. Данный показатель соответствует и даже превосходит упомянутую выше норму по объему исходного материала. Как показывают наши исследования в этом случае, при наличии 70 клонов в пределах поля плантации обеспечивается высокий уровень генетического разнообразия, который, безусловно, следует считать благоприятным фактором при начале реализации системы селекционных мероприятий.

В результате изучения с помощью микросателлитного анализа особенностей генетического разнообразия во всех популяциях ели финской и сосны обыкновенной обнаружен более высокий уровень ожидаемой гетерозиготности по сравнению с наблюдаемой. В исследовании Е. А. Мудрик (Мудрик и др., 2008), посвященном географическим исследованиям ели европейской, сибирской и гибридной с помощью микросателлитных локусов, были получены сходные результаты. Авторы высказывают предположение о том, что, возможно, это связано с присутствием «нуль»-аллелей, а также может отражать наличие самоопыления и других форм инбридинга в популяциях ели. По мнению Е. К. Потокиной и др., вероятной причиной недостатка гетерозигот в больших популяциях может быть эффект Валунда (Потокина и др., 2012).

В целом, несмотря на то, что уровень генетического разнообразия у исследованных популяций, в том числе и на ЛСП, был высоким, выявлена генетическая обособленность лесосеменных плантаций. Этот факт диктует необходимость совершенствования системы селекционно-семеноводческих мероприятий. Следует признать обоснованными требования нормативных документов (Указания по лесному семеноводству..., 2000), устанавливающих нижний порог по числу прививочных потомств для ЛСП I порядка на уровне 50 клонов. Увеличение этого числа, например до 70 потомств, может только приветствоваться.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИЛ КарНЦ РАН. Работа получила финансовую поддержку президиума РАН (программа фундаментальных исследований «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов»).

ЛИТЕРАТУРА

1. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Потенко В.В. (1989) Руководство по исследованию хвойных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. Гомель: БелНИИЛХ.
2. Кравченко А.Н., Экарт А.К., Ларионова А.Я. (2015) Внутривидовая изменчивость и дифференциация природных популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) по микросателлитным локусам. Мат. 4-го междунар. сов. «Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири». Барнаул, 2015. С. 69–70.
3. Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР (1982) М.: Лесная промышленность.
4. Мудрик Е.А., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. (2008) Применение микросателлитных маркеров в географических исследованиях хвойных. Мат. Всерос. конф. «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда. С. 78–81.
5. Потенко В.В., Ильинов А.А., Гончаренко Г.Г. (1993) Изучение генетической дифференциации популяций ели в Карелии с использованием метода изоферментного анализа. Селекция и семеноводство в Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 66–76.
6. Потокина Е.К., Орлова Л.В., Вишневская М.С. и др. (2012) Генетическая дифференциация популяций ели на северо-западе России по результатам маркирования микросателлитных локусов. Экологическая генетика. Т. X (2): С. 40–49.
7. Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации (2000) М.: ВНИИЦлесресурс.
8. Янбаев Ю.А., Тренин В.В., Шигапов З.Х. и др. (1998) Генетическая изменчивость и дифференциация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) на территории Карелии. Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 25–32.
9. Экарт А.К., Семерикова С.А., Семериков В.Л. и др. (2014) Применение различных типов генетических маркеров для оценки уровня внутривидовой дифференциации ели сибирской. Сибирский лесной журнал. № 4. С. 84–91.
10. Adams W. T., Joly R. I. (1980) Genetics of Allozyme Variants in Loblolly Pine. *Heredity*. V. 71: P. 33–40.
11. Bergmann F., Ruetz W. (1991) Isoenzyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. *Forest Ecology and Management*. V. 46: P. 39–47.
12. Chaisurisri K., El-Kassaby Y. A. (1993) Estimation of clonal contribution to cone and seed crops in a Sitka spruce seed orchard. *Ann. Sci. For.* V. 50. P. 461–467.
13. Conkle M. T. (1979) Isozyme variation and linkage in six conifer species. *Proc. Symp, Is. North. Am. For. Trees and For. Ins.* P. 11–17.
14. Danell O. (1990) Possible Gains in Initial Stages of National Tree Improvement Programme Using different Techniques. *Proc. from the Nordic tree breeders meeting*. Denmark. P. 11–30.
15. Eckert R. T., Joly R. J., Neale D. B. (1981) Genetics of isozyme variants and linkage relationships among allozyme loci in 35 eastern white pine clones. *Can. J. For. Res.* V. 11: P. 573–579.
16. El-Kassaby Y. A., Ritland K. (1996) Impact of selection and breeding on the genetic diversity in Douglas-fir. *Biodiv. Conserv.* V. 5: P. 795–813
17. Elsik C. G., Minihan V. T., Hall S. E. et al. (2000) Low-copy microsatellite markers for *Pinus taeda* L. *Genome*. V. 43: P. 550–555.
18. Eriksson G., Ekberg I. (2001) An introduction to Forest Genetics. Uppsala: SLU.
19. Godt M. J. W., Hamrick J. L., Edwards-Burke M. A., Williams J. H. (2001) Comparisons of genetic diversity in white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus banksiana*) seed orchards with natural populations. *Can. J. Forest Res.* V. 31: P. 943–949.
20. Gömöry D. (1995) Simulation of the genetic structure and reproduction in plant populations: short note. *Forest Genetics*. V. 2: P. 59–63.
21. Guries R., Ledig F. T. (1981) Genetic structure of populations and differentiation in forest trees. In: *Proc Symp Isozymes N Am For Trees For Insects*. Conkle M. T. (ed). US Dep Agric-For Ser Pac Southwest For Range Exp Stn Gen Tech Rep PSW-48. P. 42–47.
22. Hodgetts R. B., Aleksyuk M. A., Brown A. et al. (2001) Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species. *Theor. Appl. Genet.* V. 102: P. 1252–1258.
23. İcgen Y., Kaya Z., Çengel B. et al. (2006) Potential impact of forest management and tree improvement on genetic diversity of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) plantations in Turkey. *Forest Ecol Manag.* V. 225: P. 328–336.
24. Jones T. H., Steane D. A., Jones R. C. et al. (2006) Effects of domestication on genetic diversity in *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management*. V. 234: P. 78–84.
25. Knowles P. (1985) Comparison of isozyme variation among natural stands and plantations: jack pine and black spruce. *Can. J. For. Res.* V. 15: P. 902–908.
26. Lefevre F. (2004) Human impacts on forest genetics resources in the temperate zone: an updated review. *Forest Ecology and Management*. V. 197: P. 257–271.
27. Moran G. F., Bell J. C. (1987) The origin and genetic diversity of *Pinus radiata* in Australia. *Theoretical and Applied Genetics*. V. 73: P. 616–622.
28. Moran G. F., Bell J. C., Matheson A. C. (1980) The genetic structure and levels of inbreeding in a *Pinus radiata* D. Don seed orchard. *Silvae Genet.* V. 29: P. 190–193.

29. Nei M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. V. 89: P. 583–590.
30. Peakall R., Smouse P.E. (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecology Notes*. N 6: P. 288–295.
31. Rajora O.P. (1999) Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce. *Theor. Appl. Genet.* V. 99: P. 954–961.
32. Rajora O.P., Rahman M.H., Dayanandan S., Messelner A. (2001) Isolation, characterization, inheritance and linkage of microsatellite DNA markers in white spruce (*Picea glauca*) and their usefulness in other spruce species. *Theor. Appl. Genet.* V. 264: P. 871–882.
33. Ryu J.B., Eckert R.T. (1983) Foliar isozyme variation in twenty-seven provenances of *Pinus sylvestris* L.: genetic diversity and population structure. *Proc. 28th Northeast. For. Tree Improv. Conf.* P. 249–261.
34. Scotti I., Magni F., Pagila G.P., Morgante M. (2002) Trinucleotide microsatellites in Norway spruce (*Picea abies*): their features and development of molecular markers. *Theor. Appl. Genet.* V. 106: P. 40–50.
35. Sneath P.H.A., Sokal R.R. *Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification.* W.H. Freeman and Co, San Francisco, 1973. 549 p.
36. Soranzo N., Provan J., Powell W. (1998) Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* L. *Mol. Ecol.* V. 7: P. 1260–1261.
37. Stefenon V.M., Gailing O., Finkeldey R. (2008) Genetic structure of plantations and the conservation of genetic resources of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*). *Forest Ecol. Manag.* V. 255: P. 2718–2725.
38. Stoehr M. U., El-Kassaby Y.A. (1997) Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. *Theor. Appl. Genet.* V. 94: P. 83–90.
39. Thomas B.R., Macdonald S.E., Hicks M. et al. (1999) Effects of reforestation methods on genetic diversity of lodgepole pine: an assessment using microsatellite and randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theor. Appl. Genet.* V. 98. P. 793–801.
40. Wellman H., Ritland C., Ritland K. (2003) Genetic effects of domestication in western hemlock *Tsuga heterophylla*. *Forest Genet.* V. 10: P. 229–239
41. Williams C. G., Hamrick J. L. (1995) Genetic diversity levels in an advanced generation *Pinus taeda* L. program measured using molecular markers. *FAO Forest Gene. Resour. Newslett.* V. 23: P. 45–50.
- ✿ **SUMMARY:** Genetic diversity levels in 4 native populations of Finnish spruce and Scots pine each and 2 fields of conifer seed orchard growing in Karelia have been investigated using microsatellite loci. As a result high levels of basic genetic diversity parameters have been revealed for native populations of both species. It was found that expected heterozygosity figures calculated for the populations investigated were higher than the observed ones. This case thereby indicates a deficit of heterozygotes in the Karelian pine and spruce populations. Genetic diversity figures found for spruce seed orchard were much lower than for native populations of *Picea x fennica*. This fact, in our opinion, reflects the insufficient representation of genetic pool both within the seed orchard field investigated and in spruce plus trees' breeding population on the whole. Scots pine seed orchard has been characterised by a high level of genetic diversity matched to native populations one.
- ✿ **KEYWORDS:** native populations; seed orchards; *Pinus sylvestris* L.; *Picea x fennica* (Regel) Kom.; microsatellite loci; genetic diversity; heterozygosity.
- REFERENCES (TRANSLITERATED)**
- Goncharenko G.G., Padutov V.E., Potenko V.V. (1989) *Rukovodstvo po issledovaniyu khvoynykh vidov metodom elektroforeticheskogo analiza izofermentov* [Guide to the study of the coniferous species by the method of electrophoretic analysis of isoenzymes]. Gomel': BelNIILKh.
 - Kravchenko A.N., Ekart A.K., Larionova A.Ya. (2015) Vnutrividovaya izmenchivost' i differentsiatsiya prirodnykh populyatsiy eli sibirskoy (*Picea obovata* Ledeb.) po mikrosatelitnym lokusam [Intraspecific variation and differentiation of natural populations of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) for microsatellite loci]. *Mat. 4-go mezhdunar. sov. «Sokhranenie lesnykh geneticheskikh resursov Sibiri» Barnaul, 2015. S. 69–70.*
 - Lesosemennoe rayonirovanie osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod v SSSR [Forest-seed zoning main forest-forming species in the USSR] (1982) M. *Lesnaya promyshlennost'*.
 - Mudrik E.A., Belokon' M.M., Belokon' Yu.S., Politov D.V. (2008) *Primenenie mikrosatelitnykh markerov v genogeograficheskikh issledovaniyakh khvoynykh* [The use of microsatellite markers in genogeographic studies of coniferous]. *Mat. Vseros. konf. "Vodnye i nazemnye ekosistemy: problemy i perspektivy issledovaniy". Volgodga. S. 78–81.*
 - Potenko V.V., Il'inov A.A., Goncharenko G.G. (1993) *Izuchenie geneticheskoy differentsiatsii populyatsiy eli v Karelii s ispol'zovaniem metoda izofermentnogo analiza* [The study of genetic differentiation of spruce populations in Karelia using the method of isozyme analysis]. *Selektsiya i semenovodstvo v Karelii. Petrozavodsk: KarNTs RAN. S. 66–76.*
 - Potokina E.K., Orlova L.V., Vishnevskaya M.S. i dr. (2012) *Geneticheskaya differentsiatsiya populyatsiy eli na severo-zapade Rossii po rezul'tatam markirovaniya mikrosatelitnykh lokusov* [Genetic differentiation of

GENETIC DIVERSITY COMPARATIVE EVALUATION OF *PINUS SYLVESTRIS* L. AND *PICEA X FENNICA* (REGEL) KOM. NATIVE POPULATIONS AND CLONAL SEED ORCHARDS IN RUSSIAN KARELIA

Il'inov A. A., Raevsky B. V.

- spruce populations in North-West Russia according to the results of labeling of microsatellite loci]. *Ekologicheskaya genetika*. T. X (2): S. 40–49.
7. Ukazaniya po lesnomu semenovodstvu v Rossiyskoy Federatsii [Guidance on forest seed in the Russian Federation] (2000) M.: VNIITslesresurs.
 8. Yanbaev Yu. A., Trenin V. V., Shigapov Z. Kh. i dr. (1998) Geneticheskaya izmenchivost' i differentsiatsiya sosny obyknovennoy (*Pinus sylvestris*) na territorii Karelii. Nauchnye osnovy selektsii drevesnykh rasteniy Severa [Genetic variability and differentiation of Scots pine (*Pinus sylvestris*) on the territory of Karelia. Scientific bases of plant breeding of woody plants of the North]. Petrozavodsk: KarNTs RAN. S. 25–32.
 9. Ekart A. K., Semerikova S. A., Semerikov V. L. i dr. (2014) Primenenie razlichnykh tipov geneticheskikh markerov dlya otsenki urovnya vnutrividovoy differentsiatsii eli sibirskoy [The use of different types of genetic markers to assess the level of intraspecific genetic differentiation of Siberian spruce]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. N 4. S. 84–91.
 10. Adams W. T., Joly R. I. (1980) Genetics of Allozyme Variants in Loblolly Pine. *Heredity*. V. 71: P. 33–40.
 11. Bergmann F., Ruetz W. (1991) Isoenzyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. *Forest Ecology and Management*. V. 46: P. 39–47.
 12. Chaisurisri K., El-Kassaby Y. A. (1993) Estimation of clonal contribution to cone and seed crops in a Sitka spruce seed orchard. *Ann. Sci. For.* V. 50. P. 461–467.
 13. Conkle M. T. (1979) Isozyme variation and linkage in six conifer species. *Proc. Symp, Is. North. Am. For. Trees and For. Ins.* P. 11–17.
 14. Danell O. (1990) Possible Gains in Initial Stages of National Tree Improvement Programme Using different Techniques. *Proc. from the Nordic tree breeders meeting*. Denmark. P. 11–30.
 15. Eckert R. T., Joly R. J., Neale D. B. (1981) Genetics of isozyme variants and linkage relationships among allozyme loci in 35 eastern white pine clones. *Can. J. For. Res.* V. 11: P. 573–579.
 16. El-Kassaby Y. A., Ritland K. (1996) Impact of selection and breeding on the genetic diversity in Douglas-fir. *Biodiv. Conserv.* V. 5: P. 795–813.
 17. Elsik C. G., Minihan V. T., Hall S. E. et al. (2000) Low-copy microsatellite markers for *Pinus taeda* L. *Genome*. V. 43: P. 550–555.
 18. Eriksson G., Ekberg I. (2001) An introduction to Forest Genetics. Uppsala: SLU.
 19. Godt M. J. W., Hamrick J. L., Edwards-Burke M. A., Williams J. H. (2001) Comparisons of genetic diversity in white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus banksiana*) seed orchards with natural populations. *Can. J. Forest Res.* V. 31: P. 943–949.
 20. Gömöry D. (1995) Simulation of the genetic structure and reproduction in plant populations: short note. *Forest Genetics*. V. 2: P. 59–63.
 21. Guries R., Ledig F. T. (1981) Genetic structure of populations and differentiation in forest trees. In: *Proc Symp Isozymes N Am For Trees For Insects*. Conkle M. T. (ed). US Dep Agric-For Ser Pac Southwest For Range Exp Stn Gen Tech Rep PSW-48. P. 42–47.
 22. Hodgetts R. B., Aleksiuik M. A., Brown A. et al. (2001) Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species. *Theor. Appl. Genet.* V. 102: P. 1252–1258.
 23. İçgen Y., Kaya Z., Çengel B. et al. (2006) Potential impact of forest management and tree improvement on genetic diversity of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) plantations in Turkey. *Forest Ecol Manag.* V. 225: P. 328–336.
 24. Jones T. H., Steane D. A., Jones R. C. et al. (2006) Effects of domestication on genetic diversity in *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management*. V. 234: P. 78–84.
 25. Knowles P. (1985) Comparison of isozyme variation among natural stands and plantations: jack pine and black spruce. *Can. J. For. Res.* V. 15: P. 902–908.
 26. Lefevre F. (2004) Human impacts on forest genetics resources in the temperate zone: an updated review. *Forest Ecology and Management*. V. 197: P. 257–271.
 27. Moran G. F., Bell J. C. (1987) The origin and genetic diversity of *Pinus radiata* in Australia. *Theoretical and Applied Genetics*. V. 73: P. 616–622.
 28. Moran G. F., Bell J. C., Matheson A. C. (1980) The genetic structure and levels of inbreeding in a *Pinus radiata* D. Don seed orchard. *Silvae Genet.* V. 29: P. 190–193.
 29. Nei M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. V. 89: P. 583–590.
 30. Peakall R., Smouse P. E. (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. *Population genetic software for teaching and research*. *Mol. Ecology Notes*. N 6: P. 288–295.
 31. Rajora O. P. (1999) Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce. *Theor. Appl. Genet.* V. 99: P. 954–961.
 32. Rajora O. P., Rahman M. H., Dayanandan S., Messeler A. (2001) Isolation, characterization, inheritance and linkage of microsatellite DNA markers in white spruce (*Picea glauca*) and their usefulness in other spruce species. *Theor. Appl. Genet.* V. 264: P. 871–882.
 33. Ryu J. B., Eckert R. T. (1983) Foliar isozyme variation in twenty-seven provenances of *Pinus sylvestris* L.: genetic diversity and population structure. *Proc. 28th Northeast. For. Tree Improv. Conf.* P. 249–261.
 34. Scotti I., Magni F., Pagila G. P., Morgante M. (2002) Trinucleotide microsatellites in Norway spruce (*Picea abies*): their features and development of molecular markers. *Theor. Appl. Genet.* V. 106: P. 40–50.

35. Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman and Co, San Francisco, 1973. 549 p.
36. Soranzo N., Provan J., Powell W. (1998) Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* L. Mol Ecol. V. 7: P. 1260–1261.
37. Stefenon V. M., Gailing O., Finkeldey R. (2008) Genetic structure of plantations and the conservation of genetic resources of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*). Forest Ecol. Manag. V. 255: P. 2718–2725.
38. Stoehr M. U., El-Kassaby Y. A. (1997) Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. Theor. Appl. Genet. V. 94: P. 83–90.
39. Thomas B. R., Macdonald S. E., Hicks M. et al. (1999) Effects of reforestation methods on genetic diversity of lodgepole pine: an assessment using microsatellite and randomly amplified polymorphic DNA markers. Theor. Appl. Genet. V. 98. P. 793–801.
40. Wellman H., Ritland C., Ritland K. (2003) Genetic effects of domestication in western hemlock *Tsuga heterophylla*. Forest Genet. V. 10: P. 229–239
41. Williams C. G., Hamrick J. L. (1995) Genetic diversity levels in an advanced generation *Pinus taeda* L. program measured using molecular markers. FAO Forest Gene. Resour. Newslett. V. 23: P. 45–50.

✿ Информация об авторах

Ильинов Алексей Алексеевич — к. с.-х. н., старший научный сотрудник, лаборатория динамики и продуктивности таежных лесов. Институт леса Карельского НЦ РАН. 185910, Петрозаводск, Пушкинская ул., д. 11.
E-mail: ialex33@yandex.ru.

Раевский Борис Владимирович — к. с.-х. н., старший научный сотрудник, лаборатория динамики и продуктивности таежных лесов. Институт леса Карельского НЦ РАН. 185910, Петрозаводск, Пушкинская ул., д. 11.
E-mail: borisraevsky@gmail.com.

Ilinov Aleksey Alekseevich — Research Associate (Cand. (PhD) of Agricultural Sciences), Laboratory of dynamics and productivity of boreal forests. Institute of Forestry of the Karelian Research Centre of the Russian Academy. 185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11, Russia.
E-mail: ialex33@yandex.ru.

Raevsky Boris Vladimirovich — Research Associate (Cand. (PhD) of Agricultural Sciences), Laboratory of dynamics and productivity of boreal forests. Institute of Forestry of the Karelian Research Centre of the Russian Academy. 185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11, Russia.
E-mail: borisraevsky@gmail.com.