

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ-ККФН (грант № 07-04-96822), РФФИ (грант № 08-04-90001-Бел\_а).

Проведено сравнительное исследование суходольной и болотных популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), произрастающей в южно-таежной подзоне Западной Сибири на территории Тимирязевского лесхоза Томской области. В анализ включены выборки из популяций, расположенных на типичных евтрофных болотах, осушенном евтрофном болоте, заболоченном участке со слабо развитым торфяным горизонтом и на суходоле. В каждой выборке на основании анализа аллельного разнообразия 20 локусов, кодирующих ферменты, определена генетическая структура и получены количественные оценки уровней внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия. Установлено, что изученные популяции пихты характеризуются слабой подразделенностью и низким уровнем генетической дифференциации. Уровень наблюдаемых между ними различий сопоставим с уровнем различий, характерным для разных выборок из одной популяции.

**Ключевые слова:** пихта; суходол; болото; генетическая структура; дифференциация популяций.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) является одним из основных видов, образующих темнохвойную формацию лесов северо-востока европейской части России и Сибири. Ареал пихты простирается от бассейна Северной Двины на западе до верховьев Алдана на востоке; северная граница распространения вида достигает Полярного круга, южная проходит по хребту Хэнтей [1]. В значительной части своего ареала пихта сибирская растет на равнине (южнее распространения вечной мерзлоты), но встречается также в горах, поднимаясь там до верхней границы леса. Наиболее крупные массивы горных пихтарников связаны с Саяно-Алтайской горной страной [1, 2]. Среди равнинной тайги наибольшие площади пихтачей приходятся на Томскую, Пермскую, Тюменскую области и Республику Коми [3].

Генетическая изменчивость пихты сибирской изучалась в различных районах ее естественного распространения, включая Урал и прилегающие к нему районы Западной Сибири, Южную Сибирь, Среднюю Сибирь, Прибайкалье и Забайкалье. Получены сведения о генетической структуре, внутри- и межпопуляционном генном разнообразии, географической дифференциации популяций в пределах исследованной части ареала вида [4–11], исследованы его таксономические и филогенетические взаимоотношения с другими видами пихт [12, 13]. Кроме того, имеются данные о генетической структуре популяций пихты сибирской, произрастающей в разных высотных поясах Западного и Восточного Саяна [7, 14, 15], отличающихся резко выраженными градиентами и гетерогенностью всех факторов среды. Показано, что экологическая гетерогенность среды обитания на разных высотных уровнях гор может вносить существенный вклад в генетическую дифференциацию популяций пихты сибирской. Наиболее значительные различия в генетической структуре выявлены между самыми удаленными друг от друга по градиенту высоты популяциями пихты.

В настоящем сообщении представлены материалы по изучению генетического разнообразия, структуры и степени дифференциации популяций пихты сибирской, произрастающей в разных условиях водно-минерального питания на болотах Томской области. Ранее такие исследования в Западной Сибири, где сосредоточены основные площади равнинных пихтарников и наблю-

дается высокая заболоченность территории, не проводились. Следует, однако, отметить, что имеются данные, полученные в результате кариологического анализа болотной и суходольной популяций пихты из района наших исследований [16–18], которые свидетельствуют о том, что пихта из разных по степени увлажненности местообитаний различается по ряду кариотипических признаков, в частности по числу и встречаемости вторичных перетяжек в хромосомах, числу ядрышек в интерфазных ядрах, разнообразию хромосомных перестроек и патологий митоза.

### Материалы и методы исследований

В качестве объектов исследования были выбраны популяции (ценопопуляции) пихты сибирской в южно-таежной подзоне Западно-Сибирской низменности на территории Тимирязевского лесхоза Томской области, расположенные на суходоле и болотах с различными типами водно-минерального питания (осушенное евтрофное болото, два типичных евтрофных болота, заболоченный участок со слабо развитым торфяным горизонтом; табл. 1). Все популяции находятся в непосредственной близости друг от друга, расстояние между ними не превышает 10 км. Материалом для исследования послужили вегетативные почки, собранные отдельно с каждого из включенных в анализ деревьев. Гомогенизацию почек пихты осуществляли в 1–2-х каплях экстрагирующего буфера 0,05 М трис-НСl pH 7,7, содержащего дитиотрейтол (0,06%), трилон Б (0,02%), β-меркаптоэтанол (0,05%) и поливинилпирролидон (3%). Разделение экстрактов проводили методом горизонтального электрофореза в 13%-ном крахмальном геле в трех буферных системах: I – морфолин-цитратной, pH 7,0 [19]; II – трис-цитратной, pH 8,5 / гидроксид лития-боратной, pH 8,1 [20]; III – трис-ЭДТА-боратной, pH 8,6 [21]. Составы гелевых и электродных буферов не отличались от рекомендуемых. Условия разделения экстрактов во всех буферных системах были одинаковыми: 6 часов при силе тока 40 мА и напряжении 170 В.

Гистохимическое окрашивание ферментов осуществляли по стандартным прописям [22–25] с некоторыми модификациями. В исследование включено 11 ферментов пихты сибирской, аллозимные варианты кото-

рых хорошо разделяются в указанных выше буферных системах (табл. 2). Идентифицировано 20 локусов, пригодных для изучения генетического разнообразия этого вида. Обозначение ферментов, локусов и аллелей производили по Ф. Айала [26].

Для определения уровня внутривидовой генетической изменчивости использовали стандартные показатели: процент полиморфных локусов при 95%-ном ( $P_{95}$ ) и 100%-ном ( $P_{100}$ ) критериях полиморфности, среднее число аллелей на локус ( $A$ ), средняя наблюдаемая ( $H_o$ ) и ожидаемая ( $H_e$ ) гетерозиготности,

эффективное число аллелей ( $n_e$ ) [27]. Популяционную структуру и степень подразделенности популяций определяли с помощью показателей F-статистик Райта [28]. Количественную оценку степени генетических различий между популяциями производили по методу, предложенному М. Неи [29]. Для вычисления показателей использовали пакеты компьютерных программ POPGEN 1.32 [30] и BIOSYS 1 [31]. Кластеризацию популяций по генетическим расстояниям проводили на основании невзвешенного парно-группового метода кластерного анализа (UPGMA) [32].

Таблица 1

Характеристика включенных в исследование популяций пихты сибирской

Популяции	Район расположения	Географические координаты	Высота над уровнем моря, м	Тип леса, состав древостоя
Суходол	Окрестности поселка, 86-й квартал, Тимирязевский район	56°22' с.ш. 84°33' в.д.	125	Мелкоосочково-зеленомошный 5ЕЗП1К1Л+Б, Ос, С
Осушенное евтрофное болото		56°23' с.ш. 84°40' в.д.		Травяно-зеленомошный 6КЗЕ1С+П, Л, Б
Евтрофное болото 1		56°21' с.ш. 84°34' в.д.		Осоково-зеленомошный, кочкарный 5КЗЕ1П1Б+Л
Заболоченный участок				Осоково-вейниковый 4ЕЗК2П1Б
Евтрофное болото 2		56°21' с.ш. 84°35' в.д.		Осоково-зеленомошный 5ЕЗК1П1С+Л, Б

Таблица 2

Изученные ферментные системы, их аббревиатура, классификационные номера и использованные в работе буферные системы

Фермент	Аббревиатура	КФ	Буферная система
Фосфоэнолпируваткарбоксилаза	PEPСА	1.15.1.1	I
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	I
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGD	1.1.1.44	I
Шикиматдегидрогеназа	SKDH	1.1.1.25	I
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	I
Фосфоглюкоизомерераза	PGI	5.3.1.9	II
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза	GOT	2.6.1.1	II
Лейцинамидопептидаза	LAP	3.4.11.1	II
Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1	III
<b>ГЛУТАМАТДЕГИДРОГЕНАЗА</b>	GDH	1.4.2.3	III
<i>Флюоресцентная эстераза</i>	FE	3.1.1.2	III

### Результаты исследований и их обсуждение

В ходе электрофоретического анализа включенных в исследование ферментов пихты сибирской, произрастающей на территории Томской области в условиях различной влагообеспеченности, выявлено 25 аллельных вариантов, кодируемых 20 ген-ферментными локусами (табл. 3). Полиморфными в изученных популяциях оказались лишь четыре локуса: *Mdh-3*, *Pgm-2*, *Skdh-1* и *6-Pgd-1*, остальные локусы (*Gdh*, *Lap-1*, *Lap-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Mdh-4*, *Pgi-1*, *Pgi-2*, *Pgm-1*, *Pepca*, *Fe-3*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Got-1*, *Got-2*, *6-Pgd-2*) были мономорфными. Наиболее высокий уровень изменчивости среди полиморфных локусов обнаруживают локусы *Pgm-2* и *6-Pgd-1*. Выявленные в этих локусах аллели во всех популяциях пихты представлены достаточно широко, а гетерозиготность по каждому из них превышает 30%. Локус *Skdh-1* характеризуется средним уровнем изменчивости. В совокупной выборке популяций наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности по этому локусу составляют соответственно 12,7 и 12,9%. Локус *Mdh-3*

имеет самые низкие значения гетерозиготности, в среднем около 2%.

Из данных, представленных в табл. 3, видно, что 7 из 9 аллелей, выявленных в полиморфных локусах, являются общими для исследованных популяций пихты сибирской. Аллель *Skdh-1*<sup>94</sup> отсутствует лишь в одной популяции (евтрофное болото 2), а аллель *Mdh-3*<sup>78</sup>, относящийся к категории редких, – в двух популяциях (евтрофное болото 1, евтрофное болото 2). Кроме того, во всех популяциях в каждом локусе преобладает наиболее общий аллель 100, что свидетельствует о сходной генетической структуре изученных насаждений пихты.

Определение основных параметров генетической изменчивости по 20 проанализированным локусам (включая и мономорфные), показало, что произрастающая на территории Томской области в разных условиях увлажнения и минерального питания пихта сибирская имеет такой же низкий уровень генетического разнообразия (табл. 4), как и пихта из других районов ее естественного распространения в Сибири [6–8, 10,

11, 15]. Доля полиморфных локусов при 95%-ном критерии полиморфности колеблется в популяциях от 10 до 15%, при 100%-ном – от 10 до 20%. Среднее число аллелей на locus варьирует от 1,15 до 1,25, эффективное число аллелей – от 1,09 до 1,13, наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности – от 0,047 до 0,062 и от 0,048 до 0,066 соответственно. Наиболее низкие значе-

ния практически всех показателей генетической изменчивости наблюдаются в популяциях пихты, расположенных на типичных евтрофных болотах. В целом в совокупной выборке изученных популяций в полиморфном состоянии находится 20% проанализированных изоферментных локусов, а каждое дерево гетерозиготно по 5,5% генов.

Таблица 3  
Аллельные частоты и значения наблюдаемой ( $H_o$ ) и ожидаемой ( $H_e$ ) гетерозиготности полиморфных локусов в исследованных популяциях пихты

Лocus	Аллель	Популяции				
		Суходол	Осушенное евтрофное болото	Евтрофное болото 1	Заболоченный участок	Евтрофное болото 2
<i>Mdh-3</i>	<i>Mdh-3</i> <sup>100</sup>	0,983	0,983	1,0	0,983	1,0
	<i>Mdh-3</i> <sup>78</sup>	0,017	0,017	–	0,017	–
	$H_o$	0,033	0,033	0	0,033	0
	$H_e$	0,033	0,033	0	0,033	0
<i>Pgm-2</i>	<i>Pgm-2</i> <sup>114</sup>	0,233	0,217	0,167	0,200	0,117
	<i>Pgm-2</i> <sup>100</sup>	0,583	0,533	0,683	0,567	0,583
	<i>Pgm-2</i> <sup>95</sup>	0,184	0,250	0,150	0,233	0,300
	$H_o$	0,533	0,633	0,467	0,667	0,600
	$H_e$	0,581	0,616	0,491	0,594	0,565
<i>Skdh-1</i>	<i>Skdh-1</i> <sup>100</sup>	0,917	0,933	0,917	0,883	1,0
	<i>Skdh-1</i> <sup>94</sup>	0,083	0,067	0,083	0,117	–
	$H_o$	0,167	0,133	0,167	0,167	0
	$H_e$	0,155	0,127	0,155	0,210	0
<i>6-Pgd-1</i>	<i>6-Pgd-1</i> <sup>100</sup>	0,733	0,750	0,750	0,600	0,733
	<i>6-Pgd-1</i> <sup>92</sup>	0,267	0,250	0,250	0,400	0,267
	$H_o$	0,467	0,433	0,300	0,333	0,333
	$H_e$	0,398	0,381	0,381	0,488	0,398

Таблица 4  
Значения основных показателей генетического разнообразия в исследованных популяциях пихты сибирской

Популяции	$P_{95}$ , %	$P_{100}$ , %	$A_{100}$	Гетерозиготность		$n_e$	F
				$H_o$	$H_e$		
Суходол	15	20	1,25	0,060	0,058	1,11	-0,027
Осушенное евтрофное болото	15	20	1,25	0,062	0,058	1,12	-0,066
Евтрофное болото 1	15	15	1,20	0,047	0,051	1,09	0,091
Заболоченный участок	15	20	1,25	0,060	0,066	1,13	0,095
Евтрофное болото 2	10	10	1,15	0,047	0,048	1,09	0,031
В целом	15	20	1,25 ±0,12	0,055 ±0,034	0,056 ±0,034	1,11 ±0,07	0,026

Примечание.  $P_{95}$ ,  $P_{100}$  – полиморфность при 95% и 100%-ном критериях полиморфности;  $A_{100}$  – среднее число аллелей на locus;  $H_o$  – наблюдаемая гетерозиготность;  $H_e$  – ожидаемая гетерозиготность;  $n_e$  – эффективное число аллелей; F – индекс фиксации Райта ± стандартная ошибка.

Сопоставление наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности в каждой из включенных в анализ популяций показало, что у пихты с типичных евтрофных болот (евтрофное болото 1, евтрофное болото 2), а также с заболоченного участка наблюдается дефицит гетерозиготных генотипов, варьирующий от 3,1 до 9,5%. Минимальное положительное значение индекса фиксации Райта F [33], указывающего на недостаток гетерозигот, установлено в популяции пихты с евтрофного болота 2, максимальное – в популяциях с евтрофного болота 1 и заболоченного участка. У пихты с суходола и осушенного евтрофного болота, напротив, наблюдается небольшой эксцесс гетерозиготных генотипов. Значения F для этих популяций отрицательные и составляют соответственно -0,027 и -0,066. Среднее для изученных в Томской области популяций пихты сибирской значение F положительное и равно 0,026 (табл. 4).

Из приведенных в табл. 5 значений коэффициентов инбридинга особи относительно популяции ( $F_{is}$ ) и коэффициентов инбридинга особи относительно вида ( $F_{it}$ ) для каждого из полиморфных локусов и в среднем для 20 проанализированных локусов видно, что в совокупной выборке популяций отдельное дерево пихты обнаруживает 0,86%-ный дефицит гетерозигот относительно популяции и 2,32%-ный – относительно вида в целом.

Наиболее весомый вклад в дефицит гетерозигот вносит locus *6-Pgd-1*. Низкие средние значения  $F_{is}$  и  $F_{it}$  свидетельствуют о том, что в целом исследованная в Томской области пихта сибирская не обнаруживает существенных отклонений наблюдаемых генотипических пропорций от ожидаемых в соответствии с законом Харди-Вайнберга, т.е. находится в состоянии, близком к равновесному.

Значения показателей F-статистик Райта

Локус	Fis	Fit	Fst
<i>Skdh-1</i>	0,0044	0,0271	0,0229
<i>Mdh-3</i>	-0,0169	-0,0101	0,0067
<i>Pgm-2</i>	-0,0353	-0,0226	0,0123
<i>6-Pgd-1</i>	0,0723	0,0872	0,0160
Среднее	0,0086	0,0232	0,0147

Коэффициент инбридинга популяции относительно вида (Fst), отражающий степень подразделенности популяций [28], равен в среднем 0,0147 (табл. 5). Это означает, что лишь 1,47% от общей генетической изменчивости распределяется между исследованными популяциями пихты. Остальная изменчивость реализуется внутри ценопопуляций. Среди полиморфных локусов наибольший вклад в межпопуляционную составляющую изменчивости вносит локус *Skdh-1* (Fst = 0,0229), наименьший – слабополиморфный локус *Mdh-3* (Fst = 0,0067). Генетическое расстояние D (Nei, 1972) между популяциями пихты сибирской, рассчитанное по частотам аллелей 20 локусов, варьирует от 0,0002 до 0,0019, составляя в среднем 0,0011 (табл. 6).

Полученные для популяций пихты сибирской из Томской области значения Fst и D были значительно меньше средних значений этих показателей, установ-

ленных при анализе популяций пихты сибирской из разных по географическому положению и экологическим условиям районов Красноярского края (Fst = 0,0431; D = 0,0040), изученных по идентичному набору изоферментных локусов [7, 11].

Слабые, но статистически значимые различия в генетической структуре ( $\chi^2 = 12,672$ ; df = 5; P = 0,027) выявлены лишь между популяцией пихты с евтрофного болота 2, характеризующегося мощным торфяным горизонтом, и популяцией с заболоченного участка леса со слабо развитым торфяным горизонтом (D = 0,0019). Между остальными парами сравниваемых популяций пихты наблюдаемые различия в частотах аллелей оказались недостоверными. Низкий уровень генетической дифференциации изученных популяций пихты наглядно иллюстрирует дендрограмма, изображенная на рис. 1.

Таблица 6

Генетические расстояния D [29] между исследованными популяциями пихты сибирской

Популяции	Суходол	Осушенное евтрофное болото	Евтрофное болото 1	Евтрофное болото 2
Осушенное евтрофное болото	0,0002	–		
Евтрофное болото 1	0,0004	0,0009	–	
Евтрофное болото 2	0,0011	0,0006	0,0013	–
Заболоченный участок	0,0011	0,0014	0,0018	0,0019

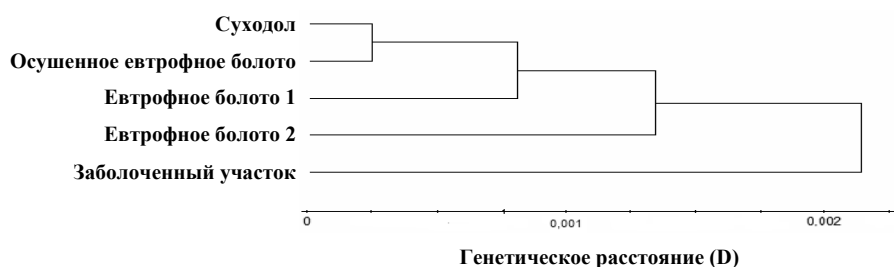


Рис. 1. Дендрограмма сходства популяций пихты сибирской из Томской области

Анализ полученных данных показал, что произрастающая на суходоле и болотах Томской области пихта сибирская, как и пихта в других частях ареала этого вида, имеет невысокий в целом уровень генетического разнообразия ( $P_{95} = 15$ ;  $P_{100} = 20$ ;  $A_{100} = 1,25$ ;  $H_0 = 0,055$ ;  $H_e = 0,056$ ;  $n_e = 1,11$ ). Обнаружено, что в популяциях пихты, расположенных на типичных евтрофных болотах, генетическое разнообразие ниже ( $P_{95} = 12,5$ ;  $P_{100} = 12,5$ ;  $A_{100} = 1,18$ ;  $H_0 = 0,047$ ;  $H_e = 0,050$ ;  $n_e = 1,09$ ), чем в популяциях, представленных выборками с суходола, осушенного евтрофного болота и заболоченного участка со слабо развитым торфяным горизонтом ( $P_{95} = 15$ ;  $P_{100} = 20$ ;  $A_{100} = 1,25$ ;  $H_0 = 0,061$ ;  $H_e = 0,061$ ;  $n_e = 1,12$ ).

В двух исследованных популяциях (суходол, осушенное евтрофное болото) наблюдается небольшой избыток, а в остальных (евтрофное болото 1, евтрофное болото 2, заболоченный участок) – дефицит гетерозиготных генотипов. Однако в целом изученная в Томской области пихта не обнаруживает существенных отклонений наблюдаемых частот генотипов от ожидаемых в соответствии с законом Харди-Вайнберга (Fis = 0,0086; Fit = 0,0232), т.е. находится в состоянии, близком к равновесному. Установлено, что включенные в анализ популяции пихты сибирской не обнаруживают существенной подразделенности (Fst = 0,0147) и слабо дифференцированы (D = 0,0011). Уровень наблюдаемых между

ними различий сопоставим с уровнем различий, характерным для разных выборок из одной популяции. Статистически достоверные различия в частотах аллелей 20 изученных изоферментных локусов выявлены лишь у одной из десяти сравниваемых пар популяций (евтрофное болото 2 – заболоченный участок). По всей вероятности, это может быть связано с биологическими особенностями вида. Предъявляя повышенные требования к почвенному плодородию и режиму увлажнения, пихта сибирская избегает участков с особо неблагоприятны-

ми для нее условиями застойного водного режима и недостаточного минерального питания мезотрофных и олиготрофных болот [34, 35]. Все включенные в исследование болотные популяции пихты сибирской расположены на хорошо дренированных евтрофных болотах, обнаруживающих менее значительные отличия друг от друга и от суходола по условиям водно-минерального питания по сравнению с другими типами болот, что, несомненно, сказывается на степени их генетической дифференциации.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
2. Маценко А.Е. Пихты восточного полушария // Флора и систематика высших растений: тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова. М.: Наука, 1964. Сер. 1. Вып. 13. С. 3–103.
3. Крылов Г.В., Марадудин И.И., Михеев Н.И., Козакова Н.Ф. Пихта. М.: Агропромиздат, 1986. 239 с.
4. Семерикова С.А. Структура аллозимной изменчивости пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в пределах ареала // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: материалы 1-й межрегион. науч.-практ. конф. Барнаул, 2005. С. 256–259 (Труды ГПЗ «Тигирекский», вып. 1).
5. Семериков В.Л., Семерикова С.А. Структура аллозимной изменчивости пихты сибирской отражает послеледниковую историю вида // Динамика генофондов растений, животных и человека: материалы отчетной конф. М.: ИОГен, 2005. С. 63–64.
6. Семерикова С.А., Семериков В.Л. Генетическая изменчивость и дифференциация популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) по аллозимным локусам // Генетика. 2006. Т. 42, № 6. С. 783–792.
7. Экарт А.К. Эколого-генетический анализ популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2006. 17 с.
8. Экарт А.К., Ларионова А.Я. Генетическое разнообразие и структура равнинных и горных популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2006. № 4 (8). С. 72–78.
9. Экарт А.К., Ларионова А.Я. Генетическое разнообразие и популяционная структура пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в Приенисейской части ее ареала // Лесные экосистемы Северо-восточной Азии и их динамика: материалы Междунар. конф. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 259–263.
10. Ларионова А.Я., Кравченко А.Н., Экарт А.К., Орешкова Н.В. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лесообразующих видов хвойных в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2–3. С. 235–242.
11. Larionova Albina Ya., Ekart Alexander K., Kravchenko Anna N. Genetic diversity and population structure of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in Middle Siberia, Russia // Eurasian J. Forest Res. 2007. Vol. 10-2. P. 185–192.
12. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Генетическая структура, таксономические и филогенетические взаимоотношения у пихт СНГ // Доклады РАН. 1995. Т. 324, № 1. С. 122–126.
13. Гончаренко Г.Г., Силин А.Е., Падутов В.Е., Падутов А.Е. Генетические ресурсы сосен, елей и пихт бывшего Советского Союза: анализ состояния генофондов, филогенетических взаимоотношений и организации генома // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в Новых Независимых Государствах бывшего СССР / под ред. Г.Г. Гончаренко, Й. Турок, Т. Гасс, Л. Пауле. Зволлен; Рим: Arbor Publishers и IPGR1, 1998. С. 89–106.
14. Экарт А.К., Ларионова А.Я., Белоконь М.М. и др. Генетическая дифференциация разновысотных популяций пихты сибирской в Западном Саяне // Вестник ТГУ. 2004. Прил. № 10. С. 145–148.
15. Ларионова А.Я., Экарт А.К. Генетическая структура и дифференциация разновысотных популяций пихты сибирской в Западном Саяне // Экологическая генетика. 2005. № 3, вып. 2. С. 22–28.
16. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология. 2003. Т. 45, № 5. С. 515–520.
17. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) // Известия РАН. Сер. биол. 2005. № 1. С. 23–29.
18. Седельникова Т.С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства Pinaceae Lindl. (репродуктивные и кариотипические особенности): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2008. 35 с.
19. Clayton J.W., Tretiak D.N. Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis // J. Fish. Res. Board Canada. 1972. Vol. 29. P. 1169–1172.
20. Ridgway G.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphism in the esterases of atlantic herring // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. Vol. 99. P. 147–151.
21. Markert C.L., Faulhaber I. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // J. Exp. Zool. 1965. Vol. 159, № 2. P. 319–332.
22. Brewer G.J. Introduction to isozyme techniques. N.Y.; L.: Academ. Press, 1970. 186 p.
23. Vallejos C.E. Enzyme activity staining // Isozymes in plant genetics and breeding. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ., 1983. P. 469–516.
24. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Руководство по исследованию древесных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. Гомель: БелНИИЛХ, 1988. 66 с.
25. Manchenko G.P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. CRC Press, 1994. 574 p.
26. Айала Ф. Введение в молекулярную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 232 с.
27. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. М.: Мир, 1988. Т. 3. 335 с.
28. Guries R.P., Ledig F.T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution. 1982. Vol. 36. P. 387–402.
29. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
30. Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE Version 1.32: Microsoft Windows based Freeware for Population Genetic Analysis. 1999.
31. Swofford D.L. and Selander R.B. BIOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // Heredity. 1981. Vol. 72. P. 281–283.
32. Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. San Francisco: W.N. Freeman, 1973. 573 p.
33. Райт Д.В. Введение в лесную генетику. М.: Лесная промышленность, 1978. 470 с.
34. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 155 с.
35. Фалалеев Э.Н. Пихта. М.: Лесная промышленность, 1982. 83 с.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 15 июня 2011 г.