

УДК 575.2:575.22:574.3
AGRIS F30

<https://doi.org/10.33619/2414-2948/49/10>

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
ВОСЬМИ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L.
НА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЕ**

©Сбоева Я. В., ORCID: 0000-0003-1513-2682, Пермский государственный
национальный исследовательский университет,
г. Пермь, Россия, yana_prishnivskaya@mail.ru

©Боронникова С. В., ORCID: 0000-0002-5498-8160, Scopus ID: 16400589500, д-р биол. наук,
Пермский государственный национальный исследовательский университет,
г. Пермь, Россия, SVBoronnikova@yandex.ru

**GENETIC STRUCTURE AND INTERPOPULATION DIFFERENTIATION OF EIGHT
PINUS SYLVESTRIS L. POPULATIONS IN THE EASTERN EUROPEAN PLAIN**

©Sboeva Ya., ORCID: 0000-0003-1513-2682, Perm State National Research University,
Perm, Russia, yana_prishnivskaya@mail.ru

©Boronnikova S., ORCID: 0000-0002-5498-8160, Scopus ID: 16400589500, Dr. habil., Perm
State National Research University, Perm, Russia, SVBoronnikova@yandex.ru

Аннотация. Изучение генетической структуры и дифференциации восьми популяций *Pinus sylvestris* L. на Русской равнине показало, что на наименьшем генетическом расстоянии расположены популяции *PsI* и *PsII* ($D=0,066$), а на наибольшее генетическое расстояние отмечено между популяциями *PsI* и *PsIV* ($D=0,308$). На дендрограмме изученные популяции сформировали четыре кластера: *PsI* и *PsII*; *PsIII* и *PsIV*; *PsV* и *PsVI*; *PsVII* и *PsVIII*. Анализ генетической структуры восьми популяций *P. sylvestris* показал, что ожидаемая доля гетерозиготных генотипов (H_T) на общую выборку составила 0,320, ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в отдельной популяции по всем локусам (H_S) равна 0,170, поэтому показатель подразделенности популяций (G_{ST}) высок и составил 0,468. Изученные популяции сильно дифференцированы, так как на межпопуляционную компоненту приходится 46,8% генетического разнообразия. У всех изученных популяций показатель h имеет значения меньше 0,3. Анализ доли редких аллелей показал, что генетическая структура менее сбалансирована в популяциях *PsIII* ($h=0,254$) и *PsIV* ($h=0,273$). Наиболее сбалансирована генетическая структура в популяциях *PsVII* ($h=0,112$) и *PsVIII* ($h=0,127$). Данные о генетической структуре и дифференциации популяций сосны обыкновенной необходимо учитывать при разработки рекомендаций для сохранения их генофондов

Abstract. A study of the genetic structure and differentiation of eight populations of *Pinus sylvestris* L. on the Russian Plain showed that the populations of *PsI* and *PsII* ($D=0.066$) are located at the smallest genetic distance, and between the populations of *PsI* and *PsIV* ($D=0.308$) at the greatest genetic distance. On the dendrogram, the studied populations formed four clusters: *PsI* and *PsII*; *PsIII* and *PsIV*; *PsV* and *PsVI*; *PsVII* and *PsVIII*. Analysis of the genetic structure of eight populations of *P. sylvestris* showed that the expected proportion of heterozygous genotypes (H_T) for the total sample was 0.320, the expected proportion of heterozygous genotypes in a single

population for all loci (H_S) was 0.170, therefore, the population subdivision (G_{ST}) was high and amounted to 0.468. The studied populations are highly differentiated, since the interpopulation component accounts for 46.8% of the genetic diversity. In all studied populations, the indicator h has values less than 0.3. An analysis of the fraction of rare alleles showed that the genetic structure is less balanced in the populations $PsIII$ ($h=0.254$) and $PsIV$ ($h=0.273$). The most balanced genetic structure in the populations of $PsVII$ ($h=0.112$) and $PsVIII$ ($h=0.127$). Data on the genetic structure and differentiation of the common pine populations should be taken into account when developing recommendations for preserving their gene pools.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, ISSR-PCR маркеры, генетическая структура, внутрипопуляционная изменчивость, межпопуляционная изменчивость.

Keywords: *Pinus sylvestris*, ISSR-PCR markers, genetic structure, intrapopulational variability, interpopulational variability.

Введение

Возрастающие масштабы лесопользования, массированное загрязнение окружающей среды вызывают неуклонное сокращение видового и формового разнообразия древесной растительности и даже исчезновение отдельных лесных формаций, уменьшение генетического потенциала природных популяций, а в конечном итоге снижение устойчивости, качественного состава и продуктивности лесных биоценозов, утрату перспективы их генетического улучшения в будущем [1]. Сохранение генетических ресурсов ценных древесных растений, предполагает исследование сложившейся нативной популяционной структуры, то есть характерных для вида уровней внутрипопуляционного генного разнообразия и пространственного распределения генетической изменчивости [2, 3].

Материал и методика

Объектом исследований являлись 8 популяций *Pinus sylvestris* L. (сем. *Pinaceae*), расположенные в местах пересечения субмеридиональных и широтных трансект, находящихся друг от друга на расстоянии не менее 50 км.: PsI — Сысоло-Вычегодская, $PsII$ — Северодвинская, $PsIII$ — Верхневетлужская, $PsVI$ — Ветлужско-Вятская, PsV — Волжско-Ветлужская, $PsVII$ — Волжско-Суринская, $PsVIII$ — Велико-Моломская, $PsIX$ — Летско-Холуницкая.

Для проведения исследований весной были собраны свежие вегетативные почки латеральных побегов индивидуально с 92 деревьев каждой популяции. Материалом для молекулярно-генетических исследований служила хвоя из распутившихся почек. Анализ полиморфизма ДНК проведен у 736 проб ДНК *P. sylvestris*. Проанализирован полиморфизм 144 ISSR-PCR маркеров, то есть матрица содержит 105 984 позиций. Для молекулярно-генетического анализа применялся ISSR(Inter Simple Sequence Repeats)-метод анализа полиморфизма ДНК [4].

Амплификацию проводили в термоциклере GeneAmp PCR System 9700 (Applied Biosystems, USA) по стандартной для ISSR-метода программе [5]. В качестве отрицательного (К-) контроля в реакционную смесь для проверки чистоты реактивов добавляли вместо ДНК 5 мкл деионизированной воды. Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 1,7% агарозном геле в 1×TBEбуфере, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в проходящем ультрафиолетовом свете в системе Gel-Doc XR (Bio-Rad, USA). Для определения длины фрагментов ДНК использовали маркер молекулярной массы (100 bp + 1.5 + 3 Kb DNA

Ladder, ООО СибЭнзимМ, Москва). Определение длин фрагментов проводилось с использованием программы Quantity One в системе геледокументации Gel-Doc XR (Bio-Rad, USA). В изученных популяциях *P. sylvestris* проанализирован полиморфизм 114 ISSR-PCR маркеров.

Компьютерный анализ полученных данных проведен с помощью программы POPGENE 1.31 [6]. Для описания генетической структуры популяции были использованы следующие параметры [7]: ожидаемая доля гетерозиготных генотипов (H_T) во всей популяции, как мера общего генного разнообразия; ожидаемая доля гетерозиготных генотипов (H_S) в субпопуляции, как мера ее внутрипопуляционного разнообразия; доля межпопуляционного генетического разнообразия в общем разнообразии или показатель подразделенности популяций (G_{ST}) [7].

На основе матрицы бинарных признаков была рассчитана матрица генетических различий [8], на основании которой невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA) была построена дендрограмма, отражающая степень родства исследуемых популяций по ISSR-спектрам при помощи компьютерных программ Treecon 1.3b и POPGENE 1.31. Для выявления структуры внутрипопуляционного разнообразия применяли показатели внутрипопуляционного разнообразия (μ) и доли (h) редких морф [9]. Генетические расстояния между популяциями (D) определяли по формуле М. Нея и В. Ли [10]. Оценку статистической значимости различий между средними значениями показателей хронологически смежных популяций проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа [11].

Кластерный анализ *P. sylvestris* был проведен и с помощью программы [12] STRUCTURE 2.3.4 (Falush et al., 2003), которая использует методы Монте Карло по схеме марковской цепи (Markov Chain Monte Carlo, MCMC), что позволяет минимизировать неравновесие Харди-Вайнберга и неравенство по сцеплению локусов в кластерном анализе индивидов [13]. Количество кластеров (K) при анализе 16 выборок находилось в диапазоне от 2 до 17, а для анализа 8 популяций диапазон K находился от 2 до 10, использовался логарифм правдоподобия $\ln PD$ с помощью on-line-приложения к программе STRUCTURE Harvester [14] в которой для определения наиболее вероятного числа генетических групп используется метод Evanno [16]. Было выполнено 5 прогонов анализа, каждый включал этап отжига («burn in») состоящий из 100000 итераций, и этап сбора данных, состоящий из 100000 итераций. Для визуализации результатов, их математического подтверждения методами Evanno [15] была использована веб-программа STRUCTURE Harvester [16]. Данная веб-программа была использована для детекции подходящего количества кластеров путём их индивидуального перебора.

Результаты и их обсуждение

Для описания межпопуляционной дифференциации восьми популяций *P. sylvestris* на Восточно-Европейской равнине на основании полученной матрицы попарных генетических расстояний (D) был проведен кластерный анализ невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA) и построена дендрограмма, отражающая степень сходства по ISSR-спектрам исследуемых популяций *P. sylvestris* (Рисунок 1).

На дендрограмме изученные популяции сформировали 4 кластера. В первый кластер вошли популяции *PsV* и *PsVI*; во второй кластер вошли популяции *PsIII* и *PsIV*; к этим двум кластерам примыкает кластер, в который входят популяции *PsI* и *PsII*, популяции *PsVII* и

PsVIII образовали отдельный кластер. Узлы ветвления имеют высокий индекс бутстрепа (>50%), что говорит о достоверности межпопуляционных и межкластерных различий.

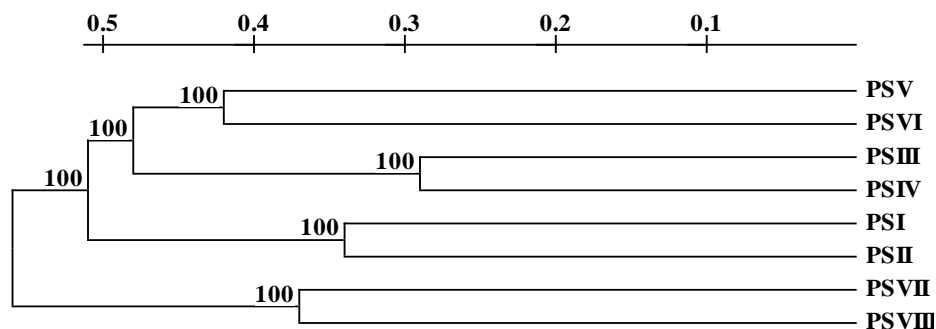


Рисунок 1. Дендрограмма генетического сходства 8 популяций *P. sylvestris*, построенная UPGMA-методом по ISSR-спектрам; шкала сверху — генетическое расстояние; на дендрограмме цифрами указаны значения бутстрепа (в %).

Такое распределение популяций на дендрограмме может быть связано с гипотезой многостадийного процесса расселения сосны обыкновенной на восток, предположительно из южно-европейских рефугиумов. Колонизация сопровождалась периодическими отступлениями и вымираниями, с сохранением отдельных, «вторичных» рефугиумов, вероятно на востоке Европейской России, Урале и Южной Сибири. Последующее возобновление колонизации обусловило современную «пятнистую» структуру распространения митотипов. Отчетливый тренд снижения генетического разнообразия с запада Русской равнины на восток до Забайкалья указывает на процесс потери изменчивости в ходе множественных «бутылочных горлышек», сопровождавших события основания новых популяций и критические колебания их численности в ледниковые фазы [17].

На наименьшем генетическом расстоянии (D) расположены популяции *PsI* и *PsII* ($D = 0,066$), а на наибольшее расстояние ($D = 0,308$) отмечено между популяциями *PsI* и *PsIV* (Таблица 1).

Таблица 1.
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАССТОЯНИЯ МЕЖДУ 8 ПОПУЛЯЦИЯМИ *P. SYLVESTRIS*

	<i>PsI</i>	<i>PsII</i>	<i>PsIII</i>	<i>PsIV</i>	<i>PsV</i>	<i>PsVI</i>	<i>PsVII</i>	<i>PsVIII</i>
<i>PsI</i>	-							
<i>PsII</i>	0,066	-						
<i>PsIII</i>	0,282	0,230	-					
<i>PsIV</i>	0,308	0,250	0,117	-				
<i>PsV</i>	0,263	0,231	0,265	0,244	-			
<i>PsVI</i>	0,234	0,206	0,241	0,214	0,177	-		
<i>PsVII</i>	0,301	0,253	0,285	0,306	0,239	0,236	-	
<i>PsVIII</i>	0,232	0,221	0,281	0,290	0,212	0,212	0,075	-

Примечание: *PsI*, *PsII*, *PsIII*, *PsIV*, *PsV*, *PsVI*, *PsVII*, *PsVIII* — обозначение популяций; полужирным шрифтом выделены минимальные и максимальные значения.

Анализ популяционной структуры в программе STRUCTURE 2.3.4 показывает, что с ростом величины K среднее значение логарифма функции вероятности $\ln P(D)$ возрастает от $K=4$ до $K=7$. Наблюдается постепенное повышение, но при этом значение дисперсии

достаточно высоко, но при $K=8$ среднее значение логарифма функции вероятности $\ln P(D)$ выходит на плато и дисперсия снижается.

Для обнаружения количества K -групп, которые наилучшим образом соответствуют набору данных, используются значения коэффициента Delta K , который оказался максимальным при $K=8$. Таким образом, наиболее вероятным оказывается разделение исследуемой выборки на $K=8$, соответствующим 8 генетическим популяциям (Рисунок 2).

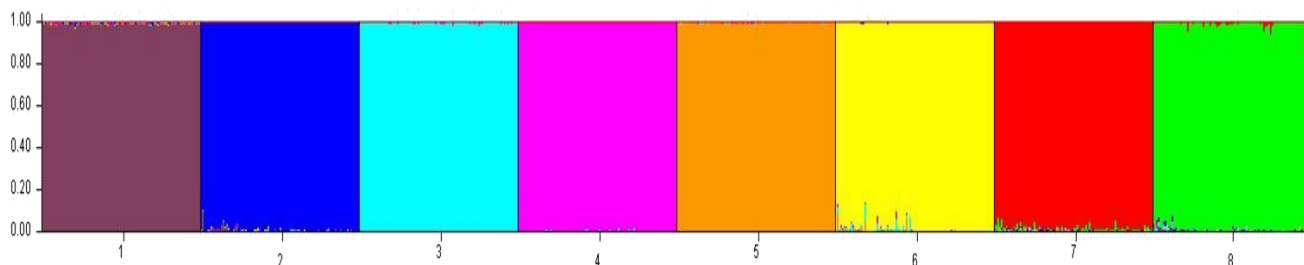


Рисунок 2. Распределение генотипов популяций *P. sylvestris* при $K=8$; по вертикали — доля частот аллелей соответствующего кластера (апостериорная вероятность), по горизонтали — обозначения популяций.

Анализ генетической структуры изученных популяций *P. sylvestris* на Восточно-Европейской равнине с использованием G_{ST} — статистики с коррекцией М. Нея показал, что ожидаемая доля гетерозиготных генотипов (H_T) на общую выборку составила 0,320, а ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в отдельной популяции по всем локусам (H_S) ниже и равна 0,170. Таким образом, показатель подразделенности популяций (G_{ST}) очень высок и составил 0,468. Наибольший вклад в дифференциацию изученных популяций ($G_{ST}=0,510$) вносит праймер M27 ((GA)₈C), а вклад других 4 праймеров в межпопуляционную генетическую изменчивость отличается незначительно, так как показатель подразделенности популяций, установленный при амплификации с этими праймерами, варьировал от 0,430 до 0,486 (Таблица 2).

Таблица 2.
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВОСЬМИ ПОПУЛЯЦИЙ *P. sylvestris*

ISSR-праймер	H_T	H_S	G_{ST}
ISSR-1	0,331 (0,021)	0,175 (0,008)	0,471
CR-212	0,315 (0,021)	0,172 (0,011)	0,452
CR-215	0,324 (0,024)	0,166 (0,011)	0,486
M27	0,309 (0,031)	0,151 (0,009)	0,510
X10	0,320 (0,022)	0,182 (0,006)	0,430
На общую выборку	0,320 (0,023)	0,170 (0,009)	0,468

Примечание: H_T — ожидаемая доля гетерозиготных генотипов как мера общего генного разнообразия во всей популяции; H_S — ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в отдельной популяции, как мера ее внутрипопуляционного разнообразия или среднее выборочное генное разнообразие по всем локусам; G_{ST} — доля межпопуляционного генетического разнообразия в общем разнообразии или показатель подразделенности популяций; в скобках даны стандартные отклонения.

Наименьшие показатели ожидаемой доли гетерозиготных генотипов отмечены в ПЦР с пробам ДНК с праймером M27; определенная с использованием этого праймера гетерозиготность составляет 0,151. Самые высокие значения гетерозиготности в изученных популяциях *P. sylvestris* отмечены с применением в ПЦР праймера X10 — 0,182 (Таблица 2).

При анализе внутрипопуляционного разнообразия *P. sylvestris* с применением показателя μ , предложенным Л. А. Животовским [9], установлено, что в изученных популяциях более равномерно распределены частоты аллелей в популяции *PsVII* (1,776) и *PsVIII* (1,747), а менее ($\mu=1,454$) — в популяции *PsIV* (Таблица 3).

Показатель доля редких морф (h) дает новую, в сравнении с μ , информацию о характере внутрипопуляционного разнообразия. Тогда как μ дает оценку степени разнообразия популяции, показатель h оценивает структуру этого разнообразия [9].

Таблица 3.
СТРУКТУРА ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
У ВОСЬМИ ОТДЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *P. sylvestris*

Популяция	μ	h
<i>PsI</i>	1,653	0,173
<i>PsII</i>	1,680	0,160
<i>PsIII</i>	1,492	0,254
<i>PsIV</i>	1,454	0,273
<i>PsV</i>	1,659	0,171
<i>PsVI</i>	1,663	0,168
<i>PsVII</i>	1,776	0,112
<i>PsVIII</i>	1,747	0,127

Примечание: μ – среднее число морф; h – доля редких морф.

Показатель h позволяет характеризовать структуру разнообразия каждой популяции. При доминантном характере наследования ISSR-PCR маркеров эти значения показывают долю нулевых аллелей. По мнению Л. А. Животовского [9], при значениях $h > 0,3$ в генетической структуре популяций увеличена доля рецессивных гомозигот. Таким образом, чем меньше значения h порогового 0,3, тем более сбалансированной структурой разнообразия характеризуются изученные популяции.

У всех изученных популяций показатель h имеет значения меньше 0,3 (таб. 3). Анализ доли редких аллелей показал, что генетическая структура нарушена в популяциях *PsIII* ($h=0,254$) и *PsIV* ($h=0,273$). Наиболее сбалансирована генетическая структура в популяциях *PsVII* ($h=0,112$) и *PsVIII* ($h=0,127$). Наибольшее значение индекса Шенона (I) выявлено в популяции *PsVIII* (0,358), а наименьшее, равное 0,134, у популяции *PsIV* (Таблица 3).

Таким образом, изученные популяции сосны обыкновенной сильно дифференцированы, большая часть всего наблюдаемого генетического разнообразия сосредоточена внутри популяций (53,2%), но доля межпопуляционной изменчивости высока и равна 46,8%. Для лесовосстановления нужно не только сохранять генофонды популяций (аллелофонда), но и генетическую структуру популяций с учетом внутри- и межпопуляционной дифференциации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (задание 5.6881.2017/8.9)

Список литературы:

1. Петрова Е. А., Велисевич С. Н., Политов Д. В., Белоконов М. М., Белоконов Ю. С., Горошкевич С. Н. Распределение аллозимной изменчивости у кедра сибирского: три уровня разнообразия // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. №1-2. С. 160-168.
2. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
3. Макеева В. М., Смуров А. В., Политов Д. В., Белоконов М. М., Белоконов Ю. С., Суслова Е. Г. Оценка состояния генофонда и жизнеспособности лесопосадок ели

европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) из парков города Москвы и Подмосковья // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: материалы 3 международной научно-технической конференции (23-24 мая 2018 г., Санкт-Петербург), 2018. С. 187-190.

4. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // *Genomics*. 1994. Vol. 20. №2. P. 176-183. <https://doi.org/10.1006/geno.1994.1151>

5. Боронникова С. В. Молекулярное маркирование и генетическая паспортизация ресурсных и редких видов растений с целью оптимизации сохранения их генофондов // *Аграрный вестник Урала*. 2009. №2. С. 57-59.

6. Yeh F. C., Yang R. C., Mao J., Ye Z., Boyle T. J. POPGENE, the Microsoft Windows-based user-friendly software for population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits // Dept. Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Canada. 1996.

7. Nei M. *Molecular population genetics and evolution*. North-Holland Publishing Company, 1975. PMID: 31329574

8. Nei M. Genetic distance between populations // *The American Naturalist*. 1972. Vol. 106. №949. P. 283-292. <https://doi.org/10.1086/282771>

9. Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // *Журнал общей биологии*. 1980. Т. 41. №6. С. 828-836.

10. Nei M., Li W. H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1979. Vol. 76. №10. P. 5269-5273. <https://doi.org/10.1073/pnas.76.10.5269>

11. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1973. 343 с.

12. Falush D., Stephens M., Pritchard J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies // *Genetics*. 2003. Vol. 164. №4. P. 1567-1587. PMID: 12930761

13. Smulders M. J. M., Van Der Schoot J., Arens P., Vosman B. Trinucleotide repeat microsatellite markers for black poplar (*Populus nigra* L.) // *Molecular Ecology Notes*. 2001. Vol. 1. №3. P. 188-190. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2001.00071.x>

14. Earl D. A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // *Conservation genetics resources*. 2012. Vol. 4. №2. P. 359-361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>

15. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Molecular ecology*. 2005. Vol. 14. №8. P. 2611-2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>

16. De Rosa R. L., Earl D. A., Bierwagen G. P. Statistical evaluation of EIS and ENM data collected for monitoring corrosion barrier properties of organic coatings on Al-2024-T3 // *Corrosion Science*. 2002. Vol. 44. №7. P. 1607-1620. [https://doi.org/10.1016/S0010-938X\(01\)00173-1](https://doi.org/10.1016/S0010-938X(01)00173-1)

17. Семериков В. Л., Семерикова С. А., Дымшакова О. С., Зацепина К. Г., Тараканов В. В., Тихонова И. В., ... Кальченко Л. И. Полиморфизм микросателлитных локусов хлоропластной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Азии и Восточной Европе // *Генетика*. 2014. Vol. 50. №6. P. 660-660. <https://doi.org/10.7868/S0016675814040122>

References:

1. Petrova, E. A., Velisevich, S. N., Politov, D. V., Belokon, M. M., Belokon, Yu. S., & Goroshkevich, S. N. (2010). Distribution of allozyme variability in Siberian cedar: three levels of diversity. *Ekologicheskaya genetika*, 27(1-2). 160-168
2. Altukhov, Yu. P. (2003). Genetic processes in populations. Moscow.
3. Makeeva, V. M., Smurov, A.V., Politov, D. V., Belokon, M. M., Belokon, Yu. S., & Suslova, E. G. (2018). Assessment of the gene pool and viability of European spruce plantations (*Picea abies* (L.) Karst.) from the parks of Moscow and Moscow region. In *Forests of Russia: politics, industry, science, education. Proceedings of the third international scientific and technical conference*, 187-190.
4. Zietkiewicz, E., Rafalski, A., & Labuda, D. (1994). Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*, 20(2), 176-183. <https://doi.org/10.1006/geno.1994.1151>
5. Boronnikova, S. V. (2009). Molecular marking and genetic certification resource and rare species of plants for the purpose of optimization of preservation of their genofunds. *Agrarian Bulletin of the Urals*, (2). 57-59.
6. Yeh, F. C., Yang, R. C., Mao, J., Ye, Z., & Boyle, T. J. (1996). POPGENE, the Microsoft Windows-based user-friendly software for population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits. Dept. Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Canada.
7. Nei, M. (1975). Molecular population genetics and evolution. North-Holland Publishing Company. PMID: 31329574
8. Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106(949), 283-292. <https://doi.org/10.1086/282771>
9. Zhivotovskii, L. A. (1980). Pokazatel' vnutripopulyatsionnogo raznoobraziya. *Zhurn. obshch. biol*, 41(6), 828-836.
10. Nei, M., & Li, W. H. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 76(10), 5269-5273. <https://doi.org/10.1073/pnas.76.10.5269>
11. Lakin, G. F. (1973). Biometrics. Moscow.
12. Falush, D., Stephens, M., & Pritchard, J. K. (2003). Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 164(4), 1567-1587. PMID: 12930761
13. Smulders, M. J. M., Van Der Schoot, J., Arens, P., & Vosman, B. (2001). Trinucleotide repeat microsatellite markers for black poplar (*Populus nigra* L.). *Molecular Ecology Notes*, 1(3), 188-190. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2001.00071.x>
14. Earl, D. A. (2012). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation genetics resources*, 4(2), 359-361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
15. Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, 14(8), 2611-2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
16. De Rosa, R. L., Earl, D. A., & Bierwagen, G. P. (2002). Statistical evaluation of EIS and ENM data collected for monitoring corrosion barrier properties of organic coatings on Al-2024-T3. *Corrosion Science*, 44(7), 1607-1620. [https://doi.org/10.1016/S0010-938X\(01\)00173-1](https://doi.org/10.1016/S0010-938X(01)00173-1)

17. Semerikov V.L., Semerikova S.A., Dymshakova O.S., Zatsepina K.G., Tarakanov V.V., Tikhonova I.V., Ekart A.K., Vidyakin A.I., Jamiyansuren S., Rogovtsev R.V., Kalchenko L.I. (2014). Microsatellite loci polymorphism of chloroplast DNA of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Asia and eastern Europe. *Russian Journal of Genetics*, 50(6). 577-585. <https://doi.org/10.7868/S0016675814040122>

Работа поступила
в редакцию 10.11.2019 г.

Принята к публикации
14.11.2019 г.

Ссылка для цитирования:

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. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/49/10>

Cite as (APA):

Sboeva, Ya., & Boronnikova, S. (2019). Genetic Structure and Interpopulation Differentiation of Eight *Pinus sylvestris* L. Populations in the Eastern European Plain. *Bulletin of Science and Practice*, 5(12), 89-97. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/49/10> (in Russian).