

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, внутривидовая изменчивость, межвидовая изменчивость.

Keywords: *Pinus sylvestris*, ISSR-PCR markers, genetic structure, intrapopulation variability, interpopulation variability.

Введение

Возрастающие масштабы лесопользования, массивное 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 внутривидовой генетической изменчивости 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 распустившихся 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].

Аmplification проводили в термоциклере GeneAmp PCR System 9700 (Applied Biosystems, USA) по стандартной для ISSR-метода программе [5]. В качестве отрицательного (K-) 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 внутривидового разнообразия; доля межвидового 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 внутривидового разнообразия применяли показатели внутривидового 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 путем их индивидуального перебора.

Результаты и их обсуждение

Для описания межвидовой 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.

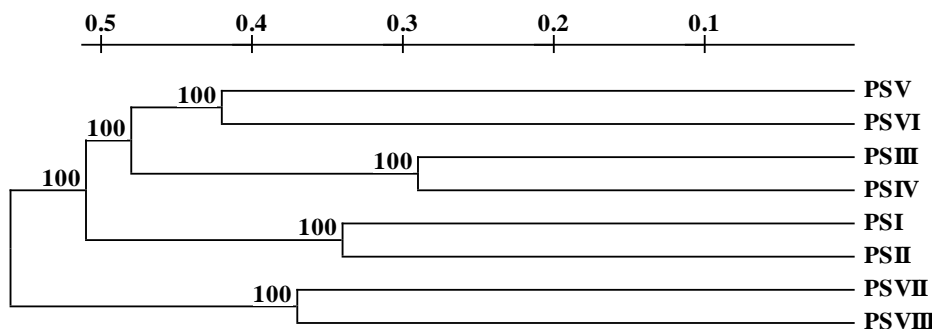


Рисунок 1. Дендрограмма генетического сходства 8 популяций *P. sylvestris*, построенная UPGMA-методом по ISSR-спектрам; шкала сверху — генетическое расстояние; на дендрограмме цифрами указаны значения бутстрепа (в %).

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).

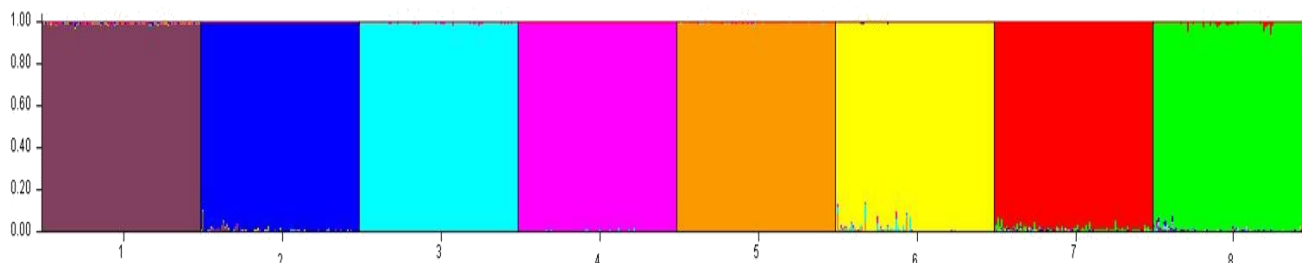


Рисунок 2. Распределение генотипов популяций *P. sylvestris* при $K=8$; по вертикали — доля частот аллелей соответствующего кластера (апостериорная вероятность), по горизонтали — обозначения популяций.

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 внутривидового 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 (Таблица 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:

- Петрова Е. А., Велисевич С. Н., Политов Д. В., Белоконь М. М., Белоконь 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.
- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.

3. Макеева В. М., Смуров А. В., Политов Д. В., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Сулова 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. V. 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. V. 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. V. 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. V. 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. V. 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. V. 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. V. 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. V. 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. Семерилов 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. V. 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).