

И.И. КОРШИКОВ¹, О.В. КРАШНОШТАН²

¹ Донецкий ботанический сад НАН Украины
E-mail: donetsk-sad@mail.ru

² Криворожский ботанический сад НАН Украины
E-mail: botgard@ukrpost.ua

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ КРЫМСКОЙ (*PINUS PALLASIANA* D. DON), ВОЗОБНОВЛЯЕМЫХ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ



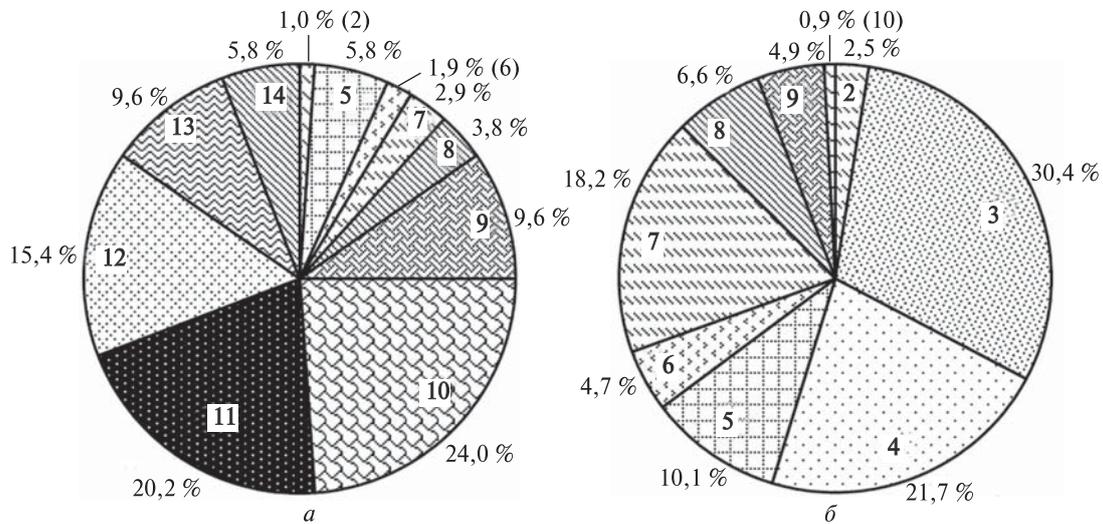
Показано активное возобновление сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) на гаях в коренных популяциях Горного Крыма и на железорудном отвале Криворожья вокруг ранее посаженных семеносящих деревьев. Самосев на отвале отличается лучшим ростом и раньше, чем на гаях, вступает в репродуктивную фазу развития. Аллельное разнообразие самосева по 20 аллозимным локусам меньше, чем в коренных популяциях, но с близким к ним уровнем гетерозиготности. Генетическая дистанция (D_N) между самосевом на гаях и на отвале сопоставима с D_N для коренных популяций.

© И.И. КОРШИКОВ, О.В. КРАШНОШТАН, 2010

Введение. Сравнительные исследования жизнеспособности вида в природном и интродукционном ареалах существенно расширяют представления о его эколого-эволюционном потенциале. Так, например, разносторонние массовые интродукционные испытания средиземноморского вида – сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) в степной зоне Украины и России показали, что этот вид обладает двойственной экоприродой по аналогии с близкородственной сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) [1]. Отличаясь высокой жизнестойкостью в различных экотопах, включая техногенные [2], в условиях степной зоны с ее резко континентальным климатом *P. pallasiana* проявляет себя как петро-псаммофит. Так, выявлен феномен активного ежегодного возобновления *P. pallasiana* на гетерогенных по физико-химическому и механическому составу породы железорудных отвалах Криворожья вокруг небольших первичных семеносящих насаждений, которые созданы в ходе рекультивации этих отвалов.

При этом в искусственных насаждениях *P. pallasiana* на черноземах степной зоны естественное возобновление практически отсутствует [3]. Как выраженный пиропит *P. pallasiana* реализует себя в природном ареале Горного Крыма, интенсивно возобновляясь на гаях, возникающих в результате локальных периодических пожаров в природных популяциях. В этих популяциях также происходит возобновление в отдельные годы (до 50 ювенильных растений на 1 м²), однако семенное потомство под пологом растений гибнет уже в первый год из-за светового «голода». К тому же *P. pallasiana* в условиях природного ареала не отличается высокой экспансивностью и конкурентностью, формируя природные популяции на ограниченной территории только на южных макросклонах последней гряды Крымских гор, занимая небольшую площадь в 8 га, а в интродукционном ареале – 22 тыс. га [4].

Возобновление на гаях и особенно колонизация новых, полностью антропогенно трансформированных экотопов в интродукционном ареале, должны по всей видимости отражаться на генетической структуре формирующихся локальных популяционных локусов *P. pallasiana*. В этих условиях усиливается отбор, особенно в неблагоприятных техногенных экотопах, и, кроме того, в разной степени должен



Доля растений *Pinus pallasiana* D. Don разного возраста в самосеве: *a* – на гарях в природной популяции Горного Крыма; *б* – вокруг насаждений железорудного отвала Криворожья; 2–14 – возраст растений, годы

проявляться эффект основателя из-за ограниченного числа репродуктивно активных деревьев, семена которых анемохорно и/или зоохорно попадают на свободные территории.

Цель работы – сравнительный анализ естественного формирования и генетической структуры древостоев при семенном возобновлении *P. pallasiana* на гарях в природной популяции Горного Крыма и вокруг пионерных насаждений на железорудном отвале Криворожья.

Материал и методы. Возобновление и ростовые показатели *P. pallasiana* изучали на трех открытых гарях площадью 2–5 га, расположенных локально на расстоянии 200–700 м друг от друга в горной популяции в среднем ее поясе, на макросклоне вблизи поселка Никита (Ник). На каждом участке гарей закладывали по три пробные площади 100 м² и определяли общее количество растений, их возраст, высоту растений, диаметр ствола у основания, годичный прирост осевого и боковых побегов. По такой же схеме были проведены исследования самосева *P. pallasiana*, формирующегося на железорудных отвалах вокруг ранее посаженных на нем и достигших 30–40-летнего возраста активно семеносящих деревьев.

Для сравнительного генетического анализа использовали две коренные популяции: одна, ранее уже упомянутая, вблизи поселка Ни-

кита, а вторая – в районе поселка Доллосы (Дол), возраст растений 80–100 лет. Прямой обмен пыльцой и семенами между этими популяциями маловероятен из-за значительного расстояния между ними. Генетическую структуру самосевных древостоев на одной из гарей и на отвале, а также в двух природных популяциях (Ник, Дол) изучали, используя в качестве молекулярно-генетических маркеров изоферменты девяти ферментов мегагаметофитов семян, собранных с семеносящих деревьев. Условия проведения электрофореза изоферментов описаны нами ранее [2, 5]. В популяционно-генетическом анализе использовали традиционные показатели, рассчитывая их с помощью компьютерной программы BIOSYS-1 [6].

Результаты исследований и их обсуждение. Возобновление *P. pallasiana* на гарях с возрастающей активностью происходило первые пять лет (рисунок, *a*). Доля поселившихся в эти годы растений возрастала с 5,8 % в первый год до 24,0 % на пятый год от общего их числа, зафиксированного на момент наблюдений. На шестой год произошел спад поселения до 9,6 %, а в последующие восемь лет явное его затухание (1,0–5,8 %). За первые шесть лет на гарях поселилось 84,6 % растений, имеющих на момент исследований. Динамика колонизации *P. pallasiana* железоруд-

рудных отвалов была несколько иной: отмечены три «вспышки» поселения на 4, 7, 8-й годы (рисунок, б). В эти годы относительное число поселяющихся растений составляло 18,2–30,4 % от общего зафиксированного их количества на пробных площадях.

Надо отметить, что процесс поселения *P. pallasiana* на отвалах в отличие от гарей происходит ежегодно (рисунок, а, б), причем доля молодых 2–5-летних сеянцев на отвале составляет 64,7 %, а на гарях 2–8-летних только 15,4 %. Стабильно семеносящие деревья в небольших разрозненных насаждениях *P. pallasiana* на отвалах обеспечивают постоянное покрытие свободной территории вокруг них в радиусе до 300–500 м необходимым для возобновления количеством жизнеспособных семян.

Молодые растения *P. pallasiana* на железорудном отвале Криворожья отличались лучшим ростом, чем такого же возраста растения на гарях в Крыму (табл. 1). Первые женские шишки у *P. pallasiana* на отвале по данным на-

ших трехлетних наблюдений появляются у 7–8-летних растений, а на гарях – в 13–14 лет. Количество молодых растений, вступающих в репродуктивную фазу развития на отвалах, на порядок больше, чем на гарях, что является ответной реакцией растений на экстремальные условия отвала.

По достижении 7–10-летнего возраста самосевные растения также становятся источником семян. Значительно чаще на отвалах происходит анемохорное, чем гидрохорное распространение семян *P. pallasiana*.

Редчайший феномен возобновления *P. pallasiana* на породных отвалах можно объяснить реализацией преадаптивных свойств вида, обеспечивающих выживание, рост и развитие самосева на сухих, рыхлосыпучих, низковлажностных, бедных на элементы минерального питания щебенисто-гравийных и суглинистых субстратах с крайне низким содержанием органических веществ и избытком токсичных солей. На этих отвалах растения к тому же должны проявлять устойчивость к частым ве-

Таблица 1

Морфометрические характеристики 7–10-летнего самосева *Pinus pallasiana* D. Don на гарях Горного Крыма и железорудном отвале Криворожья

Возраст растений, лет	Высота растений, м	Диаметр ствола у основания, см	Годичный прирост, см	
			осевой	боковых побегов
$\frac{M \pm m}{CV, \%}$				
На гарях в коренной популяции Горного Крыма				
7	$\frac{1,09 \pm 0,13}{21,2}$	$\frac{2,27 \pm 0,39}{30,0}$	$\frac{14,33 \pm 2,03}{24,5}$	$\frac{9,67 \pm 0,88}{15,8}$
8	$\frac{1,12 \pm 0,14}{20,6}$	$\frac{2,30 \pm 0,15}{12,8}$	$\frac{9,25 \pm 2,29}{49,4}$	$\frac{6,87 \pm 0,51}{14,99}$
9	$\frac{1,28 \pm 0,12}{29,9}$	$\frac{3,24 \pm 0,28}{27,8}$	$\frac{18,5 \pm 2,01}{35,1}$	$\frac{13,92 \pm 1,20}{27,2}$
10	$\frac{1,55 \pm 0,11}{35,6}$	$\frac{3,87 \pm 0,23}{30,5}$	$\frac{17,78 \pm 1,26}{35,5}$	$\frac{13,04 \pm 0,95}{36,3}$
Вокруг первичных насаждений на железорудном отвале Криворожья				
7	$\frac{1,54 \pm 0,07}{38,3}$	$\frac{3,17 \pm 0,15}{41,7}$	$\frac{32,36 \pm 1,19}{32,6}$	$\frac{20,26 \pm 0,74}{32,5}$
8	$\frac{1,82 \pm 0,12}{29,7}$	$\frac{4,15 \pm 0,2}{25,1}$	$\frac{37,81 \pm 2,27}{30,6}$	$\frac{22,11 \pm 0,93}{21,5}$
9	$\frac{1,97 \pm 0,08}{15,5}$	$\frac{5,05 \pm 0,22}{17,0}$	$\frac{33,6 \pm 1,5}{17,3}$	$\frac{23,00 \pm 1,16}{19,5}$
10	$\frac{2,49 \pm 0,06}{10,01}$	$\frac{6,39 \pm 0,10}{6,3}$	$\frac{40,33 \pm 1,77}{17,0}$	$\frac{27,93 \pm 1,84}{25,5}$

Таблица 2

Гетерогенность частот аллелей и генотипов *Pinus pallasiana* D. Доп в коренных популяциях, самосеве на горах Горного Крыма и железорудном отвале Криворожья

Локус	Гетерогенность частот					
	аллелей			генотипов		
	Железорудный отвал – гарь	Ник–Дол–гарь	Ник–Дол–железорудный отвал	Железорудный отвал – гарь	Ник–Дол–гарь	Ник–Дол–железорудный отвал
Gdh	1,0 (1)	9,5 (4) *	9,1 (6)	1,0 (1)	5,6 (6)	7,8 (8)
Got-1	3,2 (1)	6,9 (2) *	–	3,4 (1)	7,1 (2) *	–
Got-2	0,4 (1)	0,7 (2)	1,8 (2)	1,5 (2)	3,3 (4)	2,5 (4)
Got-3	3,2 (1)	3,6 (4)	11,5 (4) *	3,7 (2)	3,7 (4)	12,4 (4) *
Mdh-2	–	5,9 (4)	6,0 (4)	–	5,9 (4)	6,0 (4)
Mdh-3	0,7 (1)	20,2 (8) **	18,7 (8) *	3,0 (2)	21,0 (10) *	20,5 (10) *
Mdh-4	1,0 (1)	21,6 (6) **	18,1 (6) **	3,5 (4)	24,4 (14) *	17,4 (12)
Dia-1	7,5 (1) **	11,6 (6)	11,1 (6)	8,1 (4)	12,2 (8)	10,6 (8)
Dia-2	1,2 (2)	5,2 (6)	9,6 (6)	1,4 (6)	5,2 (6)	9,6 (8)
Dia-4	13,8 (3) **	5,3 (4)	23,5 (6) ***	12,9 (10)	6,8 (6)	27,2 (10) **
Acp	1,1 (2)	4,1 (6)	1,3 (4)	3,8 (4)	2,3 (6)	4,3 (6)
Adh-1	0,5 (2)	5,3 (6)	5,5 (6)	2,5 (1)	9,6 (10)	7,3 (8)
Adh-2	4,8 (2)	16,1 (4) **	21,4 (4) ***	3,8 (3)	14,0 (6) *	15,3 (6) *
Lap-1	1,1 (1)	21,6 (4) ***	14,1 (4) **	4,5 (4)	22,3 (4) ***	12,9 (6) *
Lap-2	4,7 (1)	10,9 (4) *	25,4 (4) ***	6,1 (6)	11,4 (4) *	20,7 (6) **
Fdh	7,2 (2) *	9,5 (6)	24,8 (6) ***	11,1 (6)	13,7 (8)	16,4 (10)

Примечания. В скобках указаны степени свободы. Различия достоверны * при $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Таблица 3

Значения основных показателей генетического полиморфизма *Pinus pallasiana* D. Доп в коренных популяциях, самосеве на горах Горного Крыма и на железорудном отвале Криворожья

Место нахождения популяций	Доля полиморфных локусов (P ₉₉)	Среднее число аллелей на локус (A)	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта (F)
			ожидаемая (H _E)	наблюдаемая (H _O)	
Крым					
Никита	0,750	2,350	0,193 ± 0,014	0,179 ± 0,014	0,073
Долосы	0,700	2,350	0,220 ± 0,018	0,229 ± 0,018	–0,041
На горах	0,750	2,100	0,228 ± 0,018	0,218 ± 0,017	0,044
Кривбасс					
Железорудный отвал	0,750	1,950	0,229 ± 0,018	0,191 ± 0,016	0,166

сенне-летним засухам, низким температурам в зимний период и ранневесенним заморозкам. Такая полиустойчивость *P. pallasiana* должна обеспечиваться длительной эволюцией вида в подобных экологических нишах природного происхождения.

В условиях железорудных отвалов, со всей

очевидностью, реализуются пионерно-эксплерентные свойства *P. pallasiana* – активное занятие открытых, богатых на свет территорий, дальний разлет семян вокруг первичных насаждений и в результате – широкое расселение, глубокое укоренение самосева, более быстрый его рост и более раннее вступление в репродук-

Значение коэффициента F-статистики Райта (F_{ST}) и G-статистики Нея (G_{ST}) для древостоев *Pinus pallasiana* D. Don Горного Крыма и железорудного отвала Криворожья

Локус	Железорудный отвал – на горях		Ник – Дол – железорудный отвал		Ник – Дол – на горях	
	Fst	Gst	Fst	Gst	Fst	Gst
Gdh	0,005	0,011	0,023	0,027	0,023	0,036
Got-1	0,036	0,036	0,000	0,000	0,048	0,048
Got-2	0,004	0,004	0,013	0,013	0,005	0,005
Got-3	0,024	0,035	0,043	0,056	0,011	0,012
Mdh-2	0,000	0,000	0,021	0,019	0,021	0,019
Mdh-3	0,003	0,007	0,040	0,063	0,044	0,073
Mdh-4	0,005	0,007	0,040	0,038	0,050	0,052
Dia-1	0,040	0,079	0,027	0,026	0,026	0,023
Dia-2	0,006	0,006	0,009	0,025	0,030	0,011
Dia-4	0,047	0,049	0,057	0,041	0,011	0,007
Sod-1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Sod-2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Sod-3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Sod-4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Acp	0,005	0,004	0,003	0,002	0,008	0,005
Adh-1	0,003	0,005	0,008	0,003	0,010	0,005
Adh-2	0,019	0,013	0,085	0,077	0,073	0,078
Lap-1	0,008	0,012	0,040	0,036	0,068	0,070
Lap-2	0,024	0,023	0,094	0,102	0,033	0,028
Fdh	0,023	0,024	0,062	0,091	0,027	0,032
Среднее	0,013	0,016	0,029	0,031	0,023	0,025

тивную фазу развития, чем на открытых горях в Крыму. И это при том, что на отвалах в летний период растения испытывают острый дефицит влаги, маловероятный ее капиллярный подъем из нижних горизонтов породы и очень слабую защиту породы от перегрева в жаркие дни лета из-за невыраженности или отсутствия травяного покрова.

Очевидно, что *P. pallasiana*, как и *P. sylvestris* [1], предпочитает открытые пространства с эродированным минеральным субстратом, обладая пейноморфизмом – способностью переносить недостаток элементов минерального питания, проявляя при этом высокую засухо- и жаростойкость. Однако этих экологических качеств недостаточно *P. pallasiana* для расширения своего природного ареала в Крыму. Причина этого, по всей видимости, связана с низкой фитоценотической патиентностью этого вида – неспособностью проникать в существующие фитоценозы и доминировать в них.

Результаты сравнительного анализа генетической структуры двух природных популяций, состоящих из генеративно развитых растений *P. pallasiana* в Горном Крыму, и молодых древостоев на горях и железорудном отвале показывают, что у последних аллельное разнообразие несколько меньше, чем у первых. Во всех четырех выборках было описано 60 аллелей 20 локусов, из которых 16 оказались полиморфными.

В молодых самосевных древостоях выявлено 39–42 аллеля, что составило 65,0–70,0 % общего числа, а в коренных популяциях Крыма аллелей было 47 (78,3 %). В каждой из выборок встречались редкие аллели, отсутствующие в других выборках. Наличие этих аллелей лишь в молодых древостоях может быть связано как с возрастом растений (элиминация растений с этими аллелями на более поздних стадиях онтогенеза), так и с растениями-основателями, которые не вошли в выборки, изученные нами, в двух коренных популяци-

ях. Высоко изменчивыми во всех четырех выборках были пять локусов — Mdh-3, Mdh-4, Dia-1, Dia-4 и Asp, наблюдаемая гетерозиготность по которым варьировала от 21,7 до 68,4 %. По другим локусам высокая гетерозиготность установлена только в одной из выборок, в том числе и молодых растений. Так, например, высокой изменчивостью в древостое на горях отличались локусы Lap-1, Lap-2 и Fdh (31,8–36,4 %), а в самосевном древостое на отвале это были локусы Dia-2 и Got-3 (34,8–39,1 %).

В четырех изучаемых древостоях *P. pallasiana* описано 79 генотипов 20 аллозимных локусов. По количеству генотипов сравниваемые выборки не имели явно выраженных отличий. В коренных популяциях их было 54–56, что составило 68,4–70,1 % общего установленного числа, в молодых древостоях на горях — 52 (65,8 %) и на железорудном отвале — 51 (64,6 %). С невысокой частотой встречались единичные, только присущие молодым древостоям генотипы.

Генетическая структура коренных популяций Крыма и молодых древостоев на горях и на отвале была близка к равновесной, так как фактическое распределение генотипов соответствовало теоретически ожидаемому согласно закону Харди-Вайнберга, за исключением отдельных локусов.

По ряду локусов выявлены существенные отличия в генетической структуре природных популяций Никита–Доллосы и молодых древостоев на горях и на отвале, а также между ними (табл. 2). Значимая аллельная гетерогенность между молодым древостоем на горях и самосевом на железорудном отвале установлена по трем локусам — Dia-1, Dia-4 и Fdh. Молодой древостой *P. pallasiana* на горях существенно отличался от коренных популяций Горного Крыма по частотам аллелей семи локусов и по этим же локусам, за исключением одного (Gdh), по частотам генотипов. В подобном сравнении между самосевом на отвале и коренными популяциями выявлено восемь локусов с существенной аллельной и шесть с генотипической гетерогенностью.

В четырех изучаемых древостоях 70–75 % аллозимных локусов полиморфны (табл. 3). Среднее число аллелей на локус у коренных

крымских популяций составляло 2,35, на горях — 2,10, в самосевном древостое на отвале — 1,95. Средний уровень гетерозиготности растений в молодых крымском и криворожском древостоях существенно не отличался от коренных популяций Горного Крыма. В трех древостоях отмечен, согласно индексу фиксации Райта, небольшой недостаток гетерозигот. Интересно, что уровень генетической изменчивости у ели черной (*Picea mariana* Britt.), развивающейся на горях, был сходным с популяциями, формирующимися на вырубках этого вида [7].

Согласно средним значениям коэффициентов F_{ST} и G_{ST} на межвыборочные отличия между молодыми самосевными древостоями приходится 1,3 % всей генетической изменчивости, а между ними и коренными популяциями — 3,1 % (табл. 4). При этом вклад отдельных локусов в межвыборочную изменчивость разный.

В паре молодых древостоев на горях и на железорудном отвале наибольший вклад в их различия вносят локусы Got-1, Dia-1 и Dia-4, для которых свойственны наиболее высокие значения F_{ST} и G_{ST} . В случае сравнения коренных крымских популяций и самосевого древостоя на железорудном отвале это локусы Lap-2, Adh-2 и Fdh.

Значительный вклад в межвыборочные различия популяций Никита–Доллосы и молодых древостоев на горях вносят локусы Got-1, Mdh-3, Mdh-4, Adh-2 и Lap-1. По мнению Алтухова [8] локусы с высокими значениями коэффициентов F_{ST} и G_{ST} в природных популяциях находятся под влиянием локального дизруптивного отбора.

Генетическая дистанция Нея (D_N) [9] между самосевным древостоем на железорудном отвале и коренными популяциями была большей (0,015–0,025), чем между популяциями и молодым древостоем на горях (0,011–0,013), а также между самими популяциями (0,015). Между крымскими и криворожскими молодыми древостоями D_N достигала уровня популяционных различий — 0,014.

Высокие значения D_N между самосевом на горях и популяциями указывают на то, что пирогенный фактор может существенно локально изменять генетическую структуру разновоз-

растных элементов популяций, обуславливая ее мозаичность. Рассматривать различия между крымскими и криворожскими молодыми древостоями только с позиции неодинаковой направленности вектора отбора нельзя, так как помимо отбора здесь еще действует фактор разных основателей.

Выводы. Наши исследования позволили выявить пионерно-эксплерентные способности *P. pallasiana*, проявляющиеся в активном заселении свободных щебенисто-гравийных и суглинистых субстратов железорудных отвалов Криворожья и сплошных гарей в Крыму. В первом случае *P. pallasiana* реализует петропсаммофитные качества, а во втором — пиропфитные, что подтверждает двойственную экоприроду этого вида. На открытых гарях самосев не испытывает притенения со стороны крупных деревьев и его плотность достаточна для естественного восстановления локального участка популяции.

Активное ежегодное семенное возобновление *P. pallasiana* вокруг первичных насаждений, а также за счет самосевных молодых растений на железорудном отвале Криворожья — начало процесса формирования экстраэкологических популяционных локусов вида далеко за пределами его природного ареала. По аллельному и генотипическому разнообразию этот популяционный локус не уступает молодому подросту на гарях, окруженному несравненно большим количеством семеносящих деревьев.

Отличия в генетической структуре популяционного локуса *P. pallasiana* на отвале в сравнении с природными популяциями и подростом на гарях существенные. В условиях отвала идет процесс адаптации популяции с формированием генетического оптимума в эдафических и природно-климатических условиях, не характерных для обитания вида.

Географическая изоляция от природных популяций активно расселяющейся *P. pallasiana* на большом по площади железорудном отвале и действия факторов отбора могут привести к аллопатрическому эффекту — формированию устойчивого экотипа, адаптированного к неблагоприятным условиям этого гетерогенного по эдафическим условиям техногенного экотопа.

I.I. Korshikov,
O.V. Krasnoshtan

GENETIC STRUCTURE
OF THE POPULATIONS
OF PALLAS PINE
(*PINUS PALLASIANA* D. DON)
RENEWED IN EXTREME CONDITIONS

The paper reports on an intensive reforestation of Pallas pine (*Pinus pallasiana* D. Don) in post-fire sites in the native Mountainous Crimean populations and around the previously planted seed-producing trees in ore-mining dumps of the Krivoy Rog region. Self-sown progeny growing in the dump is characterized by a better growth and comes to the reproductive development phase earlier compared to that one growing in post-fire forest. Allele variability at 20 allozyme loci is less in self-sown progeny than in the native populations whereas its heterozygosity level is similar. Genetic distance (D_N) among self-sown progenies in post-fire sites and ore-mining dump is comparable to that of the natural populations.

I.I. Коршиков,
О.В. Красноштан

ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ
СОСНИ КРИМСЬКОЇ
(*PINUS PALLASIANA* D. DON),
ПОНОВЛЮВАНИХ В ЕКСТРЕМАЛЬНИХ
УМОВАХ

Показано активне насіннєве відновлення сосни кримської (*Pinus pallasiana* D. Don) на згаріщах у корінних популяціях Гірського Криму та на залізорудному відвалі Криворіжжя навколо раніше посаджених дерев. Самосів на відвалі відзначається кращим ростом та раніше, ніж на згаріщах, вступає до репродуктивної фази розвитку. Алельна різноманітність самосіву за 20 алельними локусами менша, ніж в корінних популяціях, але з близьким до них рівнем гетерозиготності. Генетична дистанція (D_N) між самосівом на згаріщах та на відвалі порівняна з D_N для корінних популяцій.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Санников С.Н. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. — 1983. — № 1. — С. 10–20.
2. Коршиков И.И., Терлыга Н.С., Бычков С.А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). — Донецк : ООО «Лебедь», 2002. — 328 с.
3. Коршиков И.И., Красноштан О.В., Терлыга Н.С., Мазур А.Е. Естественное возобновление сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) на железоруд-

- ном отвале Криворожья // Интродукция растений. — 2005. — № 4. — С. 46–51.
4. Белобородов В.М., Ширяев В.И., Патлай И.Н. Интродуценты в лесных культурах Европейской части страны // Лесн. хоз-во. — 1992. — № 8/9. — С. 38–39.
 5. Korshikov I.I., Ducci F., Terliga N.S., Bychkov S.A., Gorlova E.M. Allozyme variation of *Pinus pallasiana* D. Don in natural Crimean populations and in plantations in technogenously-polluted areas of the Ukraine steppes // Ann. Forest Sci. (French INRA). — 2004. — **61**. — P. 389–396.
 6. Swofford D.L., Selander R.B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. Hered. — 1981. — **72**, № 4. — P. 281–283.
 7. Pezzy D.L., Bousquet J. Genetic diversity and mating system of post-fire and post-harvest black spruce : An investigation using codominant sequence-tagged site (STS) markers // Canad. J. Forest Res. — Rev. Canad. Rech. Forest. — 2001. — **31**, № 1. — P. 32–40.
 8. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. — 431 с.
 9. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. — 1972. — **106**. — P. 2832–2892.

Поступила 22.01.09