

УДК 630\*631.532

## АЛЛОЗИМНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ЗАПАДНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ И МОНГОЛИИ

А.Н. Кравченко, А.К. Экарт, А.Я. Ларионова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН  
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: [krava@fromru.com](mailto:krava@fromru.com)

Проведено исследование генетической изменчивости, структуры и степени дифференциации популяций ели сибирской из Бурятии и Монголии. Установлено, что монгольская популяция ели характеризуется крайне низким для вида уровнем генетического разнообразия и существенно отличается по генетической структуре как от популяций из близкой ей географически Бурятии, так и от популяций из других районов Сибири, изученных по идентичному набору изоферментных локусов. Популяции из разных районов Бурятии дифференцированы в гораздо меньшей степени. Самыми близкими по генетической структуре оказались популяции из Северобайкальского и Кабанского районов Бурятии. Обнаружено, что бурятские популяции имеют более низкие в среднем показатели генетической изменчивости по сравнению с популяциями, расположенными на территории Средней Сибири.

**Ключевые слова:** ель, генетическое разнообразие, дифференциация, Бурятия, Монголия

A study of genetic variability, structure and degree of differentiation of populations of Siberian spruce from Buryatia and Mongolia was conducted. It is established that the Mongolian population is characterized by an extremely low for the species level of genetic diversity and it is significantly differ at genetic structure both from populations closely situated as Buryatia, and from populations of other regions of Siberia, studied by the same set of isozyme loci. Populations from different regions of Buryatia were differentiated to a much lesser degree. The populations from Severobaikalsk and Kabansk regions of Buryatia were the most closest at genetic structure. It was found that the populations from Buryatia have lower on average indices of genetic variability compared with populations located on the territory of Middle Siberia.

**Key words:** spruce, genetic diversity, differentiation, Buryatia, Mongolia

### ВВЕДЕНИЕ

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) принадлежит к числу основных лесобразующих видов древесных растений России. Имея обширную область распространения от севера Европейской части России до тихоокеанского побережья, она является одним из доминантных видов темнохвойных лесов.

Изучение популяционно-генетической структуры ели сибирской с использованием генетических маркеров проводится давно (Гончаренко, Потенко, 1991; Krutovskii, Bergmann, 1995; Ларионова, 1995; Путенихин и др., 2005; Янбаев и др., 1997; Политов, Крутовский, 1998; Гончаренко, Падутов, 2001; Падутов, 2002; Янбаев, 2002; Лавриненко, Лавриненко, 2004; Потенко, 2004; Шигапов, 2005; Кравченко, Ларионова, 2006; Ларионова и др., 2007; Кравченко, 2009; Кравченко и др., 2009; Политов и др.,

2011), тем не менее, все еще остаются районы ареала, где исследования практически не проводились. В первую очередь это касается восточных районов распространения вида.

В настоящем сообщении представлены результаты исследования генетической структуры и дифференциации популяций ели сибирской в Западном Забайкалье (Бурятия) и в Монголии.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для настоящей работы послужили вегетативные почки, собранные отдельно с каждого из 150 деревьев в пяти популяциях (ценопопуляциях) ели сибирской, произрастающей в Северобайкальском, Кабанском, Иволгинском, Селенгинском районах Бурятии и в Монголии на территории заповедника «Богдо-Ула» (табл. 1).

**Таблица 1 - Географическое положение изученных популяций ели сибирской**

Название популяций	Местоположение	Координаты	
		с.ш.	в.д.
Северобайкальск	Бурятия, Северобайкальский район	55°38'	109°19'
Красноярво	Бурятия, Иволгинский район	51°51'	107°16'
Кабанск	Бурятия, Кабанский район	51°59'	106°32'
Убукун	Бурятия, Селенгинский район	51°28'	106°43'
Богдо-Ула	Монголия, заповедник «Богдо-Ула»	47°48'	106°51'

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00786 а)

Электрофоретическое разделение экстрактов почек проводили методом горизонтального электрофореза в 13 %-ном крахмальном геле в трех буферных системах: морфолин-цитратной, рН 7,0 (Clayton, Tretiak, 1972), трис-цитратной, рН 8,5 / гидроокись лития-боратной, рН 8.1 (Ridgway, et al., 1970), трис-ЭДТА-боратной, рН 8.6 (Markert, Faulhaber, 1965). В анализ включено 12 ферментных систем ели сибирской: 6-фосфоглюконат-дегидрогеназа (6-PGD, КФ 1.1.1.44), малатдегидрогеназа (MDH, КФ 1.1.1.37), шикиматдегидрогеназа (SKDH, КФ 1.1.1.25), формиатдегидрогеназа (FDH, КФ 1.2.1.2), изоцитратдегидрогеназа (IDH, КФ 1.1.1.42), глутаматдегидрогеназа (GDH, КФ 1.4.2.3), фосфоэнолпируваткарбоксилаза (PEPСА, КФ 1.15.1.1), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, КФ 2.6.1.1), фосфоглюкомутаза (PGM, КФ 2.7.5.1), фосфоглюкоизомеразы (PGI, КФ 5.3.1.9), лейцинаминопептидаза (LAP, КФ 3.4.11.1) и супероксиддисмутаза (SOD, КФ 1.15.1.1). Генетическую структуру популяций определяли по 22 локусам, аллельные варианты которых хорошо разделяются в указанных выше буферных системах.

Для определения уровня генетического разнообразия использовали общепринятые показатели изменчивости: процент полиморфных локусов (P), среднее число аллелей на локус ( $N_a$ ), эффективное число аллелей ( $N_e$ ), средняя наблюдаемая ( $H_o$ ) и ожидаемая ( $H_e$ ) гетерозиготности. Популяционную структуру определяли с помощью показателей F-статистик Райта (Guries, Ledig, 1982). Количественную оценку степени генетических различий между популяциями производили по методу, предложенному М. Неи (Nei, 1972). Для вычисления показателей использовали компьютерную программу GenAlex 6 (Peakall, Smouse, 2006).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате электрофоретического исследования 22 изоферментных локусов в бурятских и монгольской популяциях ели сибирской выявлено 50 аллельных вариантов. Частоты аллелей полиморфных локусов приведены в таблице 2, 70 % обнаруженных аллелей (35 из 50) являются общими, остальные - встречаются лишь в нескольких или в какой-либо одной из популяций. Преобладающее число этих аллелей относится к категории редких аллелей, частота которых в популяциях не превышает 5 %. В двух популяциях, северобайкальской и монгольской, обнаружено по одному уникальному аллелю. В первой популяции это аллель *Pgm-1*<sup>103</sup>, во второй – аллель *Sod-2*<sup>117</sup>, которые не встречались ни в одной из ранее изученных популяций ели сибирской. Общее число выявленных в отдельных популяциях аллелей варьирует от 38 (Богдо-Ула) до 40 (Северобайкальский, Иволгинский и Кабанский районы Бурятии).

Расчет основных показателей генетической изменчивости показал, что включенные в исследо-

вание популяции ели различаются по уровню генетического разнообразия (табл. 3). Более значительный по сравнению с другими популяциями уровень генетической изменчивости выявлен в популяции Красноярского из Иволгинского района Бурятии. Значения эффективного числа аллелей, наблюдаемой и ожидаемой в соответствии с законом Харди-Вайнберга гетерозиготности равны в этой популяции 1,28; 0,162 и 0,171, соответственно. Популяции из Северобайкальского (Северобайкальск), Кабанского (Кабанск) и Селенгинского (Убукун) районов Бурятии имеют средние значения показателей генетической изменчивости. Эффективное число аллелей варьирует в этих популяциях от 1,20 до 1,24, наблюдаемая гетерозиготность от 0,135 до 0,152, ожидаемая – от 0,138 до 0,156. Самый низкий уровень внутривидовой генетической изменчивости наблюдается в популяции ели из Монголии ( $N_e=1,18$ ;  $H_o=0,106$ ;  $H_e=0,109$ ).

В среднем в изученных популяциях ели сибирской в полиморфном состоянии находится около 62 % проанализированных изоферментных локусов ( $P=61,82$ ). Среднее число аллелей на локус ( $N_a$ ) составляет 1,79, эффективное число аллелей ( $N_e$ ) – 1,22, наблюдаемая гетерозиготность ( $H_o$ ) – 0,141, ожидаемая гетерозиготность ( $H_e$ ) – 0,143. Полученные нами показатели генетической изменчивости ели из Бурятии и Монголии находятся в диапазоне значений, установленных для популяций ели сибирской из других частей ареала, приближаясь к нижнему пределу. В популяции Убукун из Селенгинского района Бурятии отмечается небольшой избыток, а в популяциях Северобайкальск, Красноярское, Кабанск и Богдо-Ула – дефицит гетерозиготных генотипов. В среднем, как показал анализ популяционной структуры вида с помощью индексов фиксации Райта, (Guries, Ledig, 1982), каждое дерево ели сибирской в исследованной части ареала обнаруживает 7,1 % -ный ( $F_{is}=0,071$ ) дефицит гетерозигот относительно популяции и 10,2 %-ный ( $F_{it}=0,102$ ) относительно вида в целом (табл.4). Из приведенных в таблице 4 полокусных значений  $F_{is}$  и  $F_{it}$  видно, что наиболее значимый дефицит гетерозиготных генотипов наблюдается в локусах *Lap-1*, *Mdh-3*, *6-Pgd-3*, *Got-1*.

Коэффициент инбридинга популяции относительно вида  $F_{st}$ , отражающий степень подразделенности популяций, варьирует от 0,012 (*Pgm-2*) до 0,076 (*Pgi-2*), составляя в среднем 0,032. Полученное значение  $F_{st}$  свидетельствует о том, что только 3,2 % выявленной у ели сибирской генетической изменчивости распределяется между популяциями, остальная изменчивость относится к внутривидовой.

Оценка степени генетических различий между изученными популяциями с помощью генетических расстояний D (Nei, 1972), показала, что наиболее существенные различия в генетической структуре наблюдаются между популяциями из Бурятии и популяцией из Монголии (табл. 5).

**Таблица 2 - Частоты аллелей полиморфных локусов в исследованных популяциях ели сибирской**

Локус	Аллель	Северобайкальск	Краснояриво	Кабанск	Убукун	Богдо-Ула
<i>Got-1</i>	100	1,000	1,000	0,967	0,967	1,000
	106	-	-	0,033	0,033	-
<i>Got-2</i>	83	-	-	0,017	-	-
	100	1,000	1,000	0,983	1,000	1,000
<i>Got-3</i>	86	0,083	0,100	0,100	0,183	0,067
	100	0,917	0,900	0,867	0,817	0,933
	109	-	-	0,033	-	-
<i>Lap-1</i>	98	0,083	0,017	-	0,017	-
	100	0,817	0,950	0,933	0,950	0,983
	102	0,100	0,033	0,050	0,033	0,017
	104	-	-	0,017	-	-
<i>Lap-2</i>	100	0,567	0,784	0,700	0,817	0,750
	104	0,433	0,200	0,300	0,183	0,250
	107	-	0,017	-	-	-
<i>Skdh-1</i>	55	0,183	0,317	0,283	0,117	0,467
	100	0,817	0,683	0,717	0,883	0,533
	77	0,067	0,067	0,017	0,100	0,033
<i>Skdh-2</i>	100	0,933	0,933	0,983	0,900	0,967
<i>Mdh-1</i>	100	1,000	1,000	1,000	1,000	0,983
	109	-	-	-	-	0,017
	62	0,017	0,033	0,067	0,017	0,017
	100	0,933	0,883	0,867	0,950	0,983
<i>Mdh-3</i>	158	0,050	0,084	0,066	0,033	-
	81	-	0,017	-	-	-
	100	1,000	0,967	1,000	1,000	1,000
<i>Idh-2</i>	116	-	0,017	-	-	-
	100	0,667	0,633	0,733	0,750	0,533
<i>Sod-2</i>	117	-	-	-	-	0,050
	178	0,333	0,367	0,267	0,250	0,417
	24	0,183	0,250	0,117	0,233	0,117
<i>Fdh</i>	100	0,817	0,750	0,883	0,767	0,883
	80	0,300	0,333	0,350	0,233	0,050
	100	0,683	0,667	0,650	0,767	0,950
<i>Gdh</i>	109	0,017	-	-	-	-
	100	0,933	1,000	1,000	1,000	1,000
	103	0,067	-	-	-	-
<i>Pgm-1</i>	94	0,017	0,067	0,050	0,067	0,017
	100	0,983	0,933	0,950	0,933	0,983
<i>Pgm-2</i>	84	-	-	-	-	0,017
	100	0,883	0,617	0,917	0,833	0,850
<i>Pgi-2</i>	116	0,117	0,383	0,083	0,167	0,133
	63	0,083	0,100	0,067	0,050	0,017
	78	0,117	0,167	0,033	0,133	0,033
<i>6-Pgd-2</i>	100	0,800	0,733	0,900	0,817	0,950
	100	0,983	1,000	1,000	0,950	1,000
<i>6-Pgd-3</i>	Null	0,017	-	-	0,050	-

**Таблица 3 - Значения основных показателей генетической изменчивости в популяциях ели сибирской из Бурятии и Монголии**

Популяции	P, %	Na	Ne	Гетерозиготность	
				Ho	He
Северобайкальск	63,64	1,82±0,16	1,24±0,07	0,152±0,037	0,156±0,036
Краснояриво	59,09	1,82±0,17	1,28±0,07	0,162±0,043	0,171±0,040
Кабанск	63,64	1,82±0,16	1,21±0,06	0,135±0,035	0,138±0,034
Убукун	63,64	1,77±0,15	1,20±0,05	0,148±0,034	0,143±0,030
Богдо-Ула	59,09	1,73±0,15	1,18±0,07	0,106±0,032	0,109±0,035
Среднее	61,82±1,11	1,79±0,068	1,22±0,028	0,141±0,016	0,143±0,016

Примечание: P – процент полиморфных локусов, Na - среднее число аллелей на локус, Ne – эффективное число аллелей на локус, Ho- наблюдаемая гетерозиготность, He – ожидаемая гетерозиготность, ± стандартная ошибка.

**Таблица 5 - Генетические расстояния D (Nei, 1972) между популяциями ели сибирской**

Популяции	Северобайкальск	Краснояриво	Кабанск	Убукун
Краснояриво	0,009	-	-	-
Кабанск	0,004	0,008	-	-
Убукун	0,006	0,007	0,006	-
Богдо-Ула	0,013	0,012	0,009	0,013

**Таблица 4 - Значения индексов фиксации Райта Fis, Fit, Fst**

Локус	Fis	Fit	Fst
Got-1	0,483	0,493	0,020
Got-2	-0,017	-0,003	0,013
Got-3	0,061	0,078	0,017
Lap-1	0,251	0,278	0,037
Lap-2	-0,122	-0,078	0,039
Skdh-1	-0,086	-0,007	0,072
Skdh-2	-0,077	-0,060	0,016
Mdh-1	-0,017	-0,003	0,013
Mdh-3	0,292	0,307	0,021
Idh-2	-0,026	-0,005	0,020
Sod-2	0,157	0,176	0,023
Fdh	-0,154	-0,129	0,021
Gdh	-0,021	0,043	0,063
Pgm-1	-0,071	-0,014	0,054
Pgm-2	0,104	0,116	0,012
Pgi-2	-0,071	0,010	0,076
6-Pgd-2	0,116	0,146	0,034
6-Pgd-3	0,478	0,493	0,029
Среднее	0,071	0,102	0,032
	$\pm 0,041$	$\pm 0,039$	$\pm 0,004$

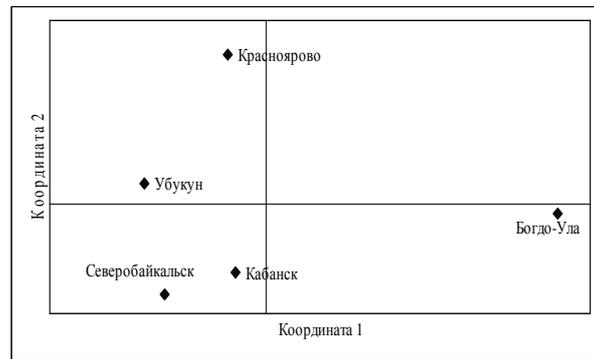
Генетическое расстояние D между сравниваемыми парами популяций из этих районов варьирует от 0,009 до 0,013, составляя в среднем 0,012. Максимальный уровень дифференциации выявлен между монгольской популяцией и бурятскими популяциями Северобайкальск и Убукун. Популяции из разных районов Бурятии дифференцированы в меньшей степени. Среднее генетическое расстояние между ними равно 0,007. Наиболее близкими по генетической структуре оказались северобайкальская и кабанская популяции (D=0,004). Установленный нами уровень дифференциации включенных в исследование популяций ели сибирской наглядно иллюстрирует расположение популяций на плоскости двух главных координат (рис.).

Существенные, на уровне географически удаленных популяций, различия в генетической структуре между бурятскими и монгольской популяциями обусловлены, по-видимому, значительной изоляцией монгольской популяции, приведшей к снижению уровня генетического разнообразия в этой популяции и формированию специфической генетической структуры, проявляющейся в утрате или значительном снижении частот ряда аллелей, появлению новых аллелей, в том числе уникальных.

Так, в монгольской популяции с частотой в 5 % встречается аллель *Sod-2*<sup>117</sup>, который не был обнаружен ни только в популяциях Бурятии, но и ни в одной из ранее изученных популяций ели из других районов Сибири. Кроме того, в монгольской популяции выявлены крайне редкие для ели сибирской аллели *Pgi-2*<sup>84</sup> и *Mdh-1*<sup>109</sup>, наблюдается значительное по сравнению с бурятскими популяциями увеличение частоты аллеля *Skdh-1*<sup>55</sup> и снижение частот некоторых аллелей, в частности *Gdh*<sup>80</sup> и *Got-3*<sup>86</sup>.

Сравнение полученных данных с результатами ранее проведенных исследований ели сибирской показало, что популяции этого вида из Бурятии и Монголии имеют более низкий в среднем уровень

генетического разнообразия (P=61,82; Na=1,79; Ne=1,22; Ho=0,141; He=0,143) по сравнению с популяциями из других, более западных частей ареала: Томская область, Красноярский край, Алтай, Тыва, Иркутская область (P=63,40; Na=1,88; Ne=1,25; Ho=0,160; He=0,161), изученных нами по идентичному набору локусов (Кравченко и др., 2011). Подобное распределение генетического разнообразия, хотя и менее выраженное, наблюдается и при исключении из рассмотрения монгольской популяции, характеризующейся крайне низкими для ели показателями изменчивости, по всей вероятности вследствие своей малочисленности и изолированности от других монгольских насаждений ели.



**Рисунок - Ординация изученных популяций ели сибирской на плоскости двух главных координат**

Выявленная нами тенденция в распределении генетического разнообразия на исследованной части ареала ели сибирской подтверждает высказанное ранее предположение других авторов об уменьшении генетической изменчивости в восточном направлении, основанное на сравнительном анализе отдельных популяций ели сибирской из Зауралья и Сибири (Гончаренко, Падутов, 2001; Падутов, 2002), а также из Сибири и Дальнего Востока (Потенко, 2004).

**ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Таким образом, в результате проведенных исследований обнаружено, что ель сибирская, произрастающая в Западном Забайкалье (Бурятия) и на территории заповедника «Богдо-Ула» в Монголии, имеет более низкие в среднем показатели генетической изменчивости по сравнению с ранее изученными по идентичному набору изоэнзимных локусов сибирскими популяциями этого вида. Наименее изменчивой среди включенных в анализ популяций оказалась изолированная популяция ели из Монголии, расположенная у южного предела распространения вида в изученной части ареала. Установлено, что монгольская популяция ели существенно отличается от бурятских популяций как по уровню генетического разнообразия, так и по генетической структуре. Генетическое расстояние D между сравниваемыми парами этих популяций составляет в среднем 0,012. Максимально дифференцированы от

монгольской популяции ели из Северобайкальского (Северобайкальск) и Селенгинского (Убукун) районов Бурятии. Бурятские популяции дифференцированы друг от друга в гораздо меньшей степени. Среднее генетическое расстояние между ними равно 0,007.

### Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность А.П. Барченкову, И.В. Тихоновой и С. Жамъянсуну за помощь в сборе экспериментального материала в районах исследования.

### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Гончаренко, Г.Г. Параметры генетической изменчивости и дифференциации в популяциях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) / Г.Г. Гончаренко, В.В. Потенко // Генетика. - 1991. - Т. 27. - № 10. - С. 1759-1772.
- Гончаренко, Г.Г. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов. - Гомель: ИЛ НАНБ, 2001. - 197 с.
- Кравченко, А.Н. Внутривидовое разнообразие и дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири / А.Н. Кравченко. - Автореф. дис. ... к. б. н. - Красноярск, 2009. - 16 с.
- Кравченко, А.Н. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций ели сибирской в Средней Сибири / А.Н. Кравченко, А.Я. Ларионова // Лесные экосистемы Северо-восточной Азии и их динамика: Матер. междунар. конф. - Владивосток: Дальнаука, 2006. - С. 205-208.
- Кравченко, А.Н. Генетический полиморфизм ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири / А.Н.Кравченко, А.Я. Ларионова, Л.И. Милютин // Генетика. - 2009. - Т.44. - № 1. - С. 45-53.
- Кравченко, А.Н. Генетико-популяционный анализ ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) / А.Н. Кравченко, А.К. Экарт, А.Я. Ларионова // Тез. Докл. м/н молод. конф. «Популяционная генетика: современное состояние и перспективы», посвященная памятной дате - 75-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова. - Москва: Цифровичок, 2011. - С. 224-225.
- Лавриненко, О.В. Клоновая структура и изменчивость ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в изолированных популяциях на самом северном пределе распространения / О.В. Лавриненко, И.А. Лавриненко // Сибирский экол. журн. - 2004. - Т.11. - № 2. - С.179-190.
- Ларионова, А.Я. Аллозимная изменчивость ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в Средней Сибири / А.Я. Ларионова // Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири: тез. докл. конф. - Красноярск: Институт леса СО РАН, 1995. - С. 50-52.
- Ларионова, А.Я. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лесобразующих видов хвойных в Средней Сибири / А.Я. Ларионова, А.Н. Кравченко, А.К. Экарт, Н.В. Орешкова // Хвойные бореальной зоны. - 2007. - Т. 24. - № 2-3. - С. 235-242.
- Падутов, В.Е. Генетические ресурсы и таксономические взаимоотношения основных лесобразующих хвойных видов Восточной Европы, Сибири и прилегающих регионов (на примере родов *Picea* и *Pinus*) / В.Е. Падутов. - Автореф. дис. ... д.б.н. - Минск, 2002. - 38 с.
- Полиотов, Д.В., Крутовский К.В. Клинальная изменчивость и интрогрессивная гибридизация в популяциях европейской и сибирской елей / Д.В.Полиотов, К.В. Крутовский // Жизнь популяций в гетерогенной среде. - Йошкар-Ола, 1998. - С.78-89.
- Полиотов, Д.В. Генетическая дифференциация ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) по аллозимным локусам / Д.В. Полиотов, А.Н. Кравченко, М.М. Белоконов, Ю.М. Белоконов, А.Я. Ларионова, А.К. Экарт // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы 3-го международного совещ. - Красноярск: ООО «Дарма», 2011. - С. 118-119.
- Потенко, В.В. Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России / В.В. Потенко. - Автореф. дис. ... д. б. н.: 03.00.05, 03.00.15. - Владивосток, 2004. - 38 с.
- Путенихин, В.П. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура) / В.П. Путенихин, З.Х. Шигапов, Г.Г. Фарушкина // - М.: Наука, 2005. - 180 с.
- Шигапов, З.Х. Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства *Pinaceae* на Урале / З.Х. Шигапов. - Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Пермь, 2005. - 46 с.
- Янбаев, Ю.А. Эколого-популяционные аспекты адаптации лесобразующих видов к условиям природной и техногенной среды / Ю.А. Янбаев. - Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Тольятти, 2002. - 35 с.
- Янбаев, Ю.А. Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале / Ю.А. Янбаев, З.Х. Шигапов, В.П. Путенихин, Р.М. Бахтиярова // Генетика. - 1997. - Т.33. - №9. - С. 1244-1249.
- Clayton, J.W. Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis / J.W. Clayton, D.N. Tretiak // J. Fisheries Research Board Canada. - 1972. - V. 29. P. - 1169-1172.
- Guries, R.P. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) / R.P. Guries, F.T. Ledig // Evolution. - 1982. - V. 36. - P. 387-402.
- Krutovskii, K.V. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci / K.V. Krutovskii, F. Bergmann // Heredity. - 1995. - V. 74. - P. 464-480.
- Markert, C.L. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish / C.L. Markert, I. Faulhaber // J. Exp. Zool. - 1965. - V. 159. - № 2. - P. 319-332.
- Nei, M. Genetic distance between populations / M. Nei // Amer. Naturalist. - 1972. - V. 106. - P. 283-292.
- Peakall, R. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P.E. Smouse // Molecular Ecology Notes. - 2006. - N. 6. - P. 288-295.
- Ridgway, G.J. Polymorphism in the esterases of atlantic herring / G.J. Ridgway, S.W. Sherburne, R.D. Lewis // Trans. Am. Fish. Soc. - 1970. - V. 99. - P. 147-151.