



І.І. КОРШИКОВ, Д.Ю. ПОДГОРНИЙ,
Л.О. КАЛАФАТ, Я.В. ПІРКО

Донецький ботанічний сад НАН України
пр. Ілліча, 110, м. Донецьк, 83059, Україна
donetsk-sad@mail.ru

**ТАКСОНОМІЧНИЙ СТАТУС
PINUS KOCHIANA KLOTZSCH. EX KOCH
З ГІРСЬКОГО КРИМУ
ЗА ДАНИМИ ПОРІВНЯЛЬНИХ
ПОПУЛЯЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНИХ
ДОСЛІДЖЕНЬ З *PINUS SYLVESTRIS* L.**

Ключові слова: *Pinus sylvestris*, *Pinus kochiana*, релікто-
ві популяції, алозимна мінливість, таксономічний статус

Вступ

Більш як півтора століття дискутується таксономічний статус сосни, що зростає на верхній межі поширення лісів у Гірському Криму, та спорідненою з нею сосною на Кавказі. У численних ревізіях для неї було запропоновано 8 видових назв і 17 назв таксонів нижчого рангу [1]. Сучасна прийнята назва — сосна Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch. ex Koch) [3]. Однак через нечіткість її морфологічних відмінностей від сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) видовий статус *P. kochiana* є сумнівним. Так, найбільш значуща морфологічна ознака *P. kochiana* — відігнуті до основи шишки горбики щитків — апофізів на лусках — відзначені і у *P. sylvestris* в Німеччині (Тіролі) і Шотландії [6]. Однак *P. kochiana* майже не виживає в «географічних культурах» середньої смуги Росії, природно-кліматичні умови якої вельми сприятливі для *P. sylvestris* [1].

Палеогеографічні дослідження засвідчують, що в період голоцену до Криму потрапила південноєвропей-

ська бореальна *P. sylvestris*, спроможна утворювати життєздатні гібриди з місцевою сосною [1]. У наступні епохи ці гібридні популяції були ізольовані й еволюціонували в межах власної генетичної різноманітності. Якщо у геномі сучасної *P. kochiana* багато генів від *P. sylvestris*, то ступінь генетичної спорідненості цих таксонів має бути високим. Це доволі легко з'ясувати, якщо дослідити популяційно-генетичні відмінності між ними. У таких геносистематичних дослідженнях досить часто використовують надійні молекулярно-генетичні маркери, наприклад ізоферменти, які мають стовідсоткову відтворюваність. До того ж ізоферменти — це дискретні ознаки, що, на відміну від морфологічних,

Таблиця 1. Кількість алелів для популяцій *P. kochiana* Гірського Криму та *P. sylvestris* з різних регіонів України

Фермент	Локус	У загальній вибірці обох таксонів	<i>P. kochiana</i>	<i>P. sylvestris</i>				
			Гірський Крим (К1–К4) N = 49	Степ (В, Г, І, ІХ) N = 125	Лівобережний Лісостеп (СЕМ, МБ, ТР) N = 65	Полісся і Правобережний Лісостеп (ХМ, НР1, НР2) N = 60	Розточчя (ЛБ, ЛС-РС, РВ) N = 103	Карпати (БР, ОСМ, ГОР, ВИЖ, М) N = 150
Алкогольдегідрогеназа	Adh-1	5	2	5	4	4	4	3
	Adh-2	4	4	3	3	3	3	2
Глутаматдегідрогеназа	Gdh	3	2	2	2	2	2	3
Глутаматоксалоацетат-трансаміназа	Got-1	3	2	3	2	3	3	3
	Got-2	5	2	4	4	5	4	4
	Got-3	4	3	2	4	4	3	3
Діафораза	Dia-1	6	3	5	3	5	5	2
	Dia-2	3	2	3	3	3	3	3
	Dia-4	3	3	3	1	1	2	3
Кисла фосфатаза	Acp	5	4	4	4	4	3	4
Лейцинамінопептидаза	Lap-1	5	4	3	3	5	5	4
	Lap-2	4	4	4	4	3	4	4
Малатдегідрогеназа	Mdh-2	2	2	2	2	2	2	2
	Mdh-3	8	3	5	7	5	7	4
	Mdh-4	5	3	5	5	5	4	5
Форміатдегідрогеназа	Fdh	5	2	2	3	4	3	4
Супероксиддисмутаза	Sod-1	1	1	1	1	1	1	1
	Sod-2	1	1	1	1	1	1	1
	Sod-3	1	1	1	1	1	1	1
	Sod-4	2	1	2	2	2	1	2
Усього алелів		75	49	60	59	63	60	58

не змінюються під впливом різних чинників навколишнього середовища.

Ареал *P. sylvestris* в Україні проходить через різні географічні зони — від степової до лісової (Полісся та Українські Карпати), тому є можливість провести порівняльний аналіз тотожності генетичної структури різних за географічною віддаленістю популяцій цього виду та *P. kochiana* Гірського Криму. У такому аналізі дуже цікавим аспектом може бути виявлення генетичних відмінностей між *P. kochiana* і реліктовими популяціями *P. sylvestris* Українських Карпат.

Нашою метою був порівняльний аналіз популяційно-генетичної мінливості *P. sylvestris* та *P. kochiana* для уточнення таксономічного статусу останньої.

Об'єкти та методи досліджень

За об'єкти досліджень узяли чотири популяції *P. kochiana* Гірського Криму: в урочищах Красний камінь та Гурзуфське сідло на південному схилі г. Караул-Кая, на південно-західному схилі від Нікітської яйли та північному — від Бабуган-яйли. Генетичну мінливість *P. sylvestris* досліджували у п'яти регіонах України. У степовій зоні — це популяції в Ізюмському лісництві (I, IX) Харківської обл. та Кременському (B, Г) — Луганської. Найвірогідніше, що ці чотири популяції *P. sylvestris* вторинного походження. Три популяції (СЕМ, МБ, ТР) з Лівобережного Лісостепу вивчено в лісництвах Сумської обл. З Правобережного Лісостепу використано одну популяцію (ХМ) у Хмельницькій обл. і ще дві (НР1, НР2) — на Поліссі (Житомирська обл.), три популяції (ЛБ, ЛС-РС, РВ) досліджували в Розточчі (Львівська обл.), а п'ять — в Українських Карпатах (БР, ОСМ, ГОР, ВИЖ, М) у Львівській, Івано-Франківській і Чернівецькій областях. Детальніше їх місцезнаходження охарактеризовані у нашій попередній праці [5]. Шишки з насінням для подальшого аналізу алозимної мінливості збирали з дерев віком 80—150 років, їх вибірка становила 23—30 особин.

Генотип рослин визначали за біохімічними маркерами, в даному разі — за ізоферментами дев'яти ферментних систем: алкогольдегідрогенази (ADH, К.Ф. 1.1.1.1), глутаматоксалоацетаттрансамінази (GOT, К.Ф. 2.6.1.1), діафориози (DIA, К.Ф. 1.8.1.4), супероксиддисмутази (SOD, К.Ф. 1.15.1.1), глутаматдегідрогенази (GDH, К.Ф. 1.4.1.2), малатдегідрогенази (MDH, К.Ф. 1.1.1.37), кислої фосфатази (ACP, К.Ф. 3.1.3.2), лейцинамінотрипсидази (LAP, К.Ф. 3.4.11.1), форміатдегідрогенази (FDH, К.Ф. 1.2.1.2). Електрофоретичний розподіл ферментів з восьми та більше ендоспермів насінин кожної рослини, які екстрагували, проводили у 7,5%-му поліакриламідному гелі у трис-гліциновому електродному буфері з рН 8,3 [8]. Спочатку встановили генетичний контроль досліджуваних ізоферментів [2]. Для визначення рівня мінливості встановлювали частоту алелів і генотипів 20 досліджуваних локусів. Підрозділеність популяцій з'ясували за показниками F-статистики Райта та G-статистики Нея, а диференціацію — за допомогою генетичної дистанції Нея [9]. Алельну і генотипову гетерогенність популяцій оцінювали за стандартним χ^2 -тестом [4]. Статистичну обробку даних здійснювали за допомогою пакету комп'ютерних програм BIOSYS-1 [10].

Результати досліджень та їх обговорення

За результатами електрофорезу ферментів у 503 дерев із 18 популяцій *P. sylvestris* та 111 дерев із чотирьох популяцій *P. kochiana* встановлено 75 алелів 20 локусів (табл. 1). Три локуси — Sod-1, Sod-2 і Sod-3 — були мономорфними в обох таксонів. У популяціях *P. kochiana* виявлено найменше алелів (49), що становить 65,3 % від їх загальної кількості. До того ж у *P. kochiana* не знайдено жодного алеля, який був би відсутнім у популяціях *P. sylvestris* [6]. Найбільше алелів — 63, або 84 % від їх загальної кількості — описано в трьох популяціях *P. sylvestris* Правобережного Лісостепу та Полісся, а найменше — в реліктових популяціях Українських Карпат (58, або 77,3 %), хоча вибірка досліджуваних дерев у цьому разі була в 2,5 раза більшою, ніж у першому випадку.

За середньою полілокусною гетерозиготністю *P. kochiana* поступалася *P. sylvestris* у чотирьох із п'яти досліджуваних районів на 7,1—19,3 % (табл. 2). Виняток — реліктові популяції Українських Карпат: середня наявна гетерозиготність дерев тут була на 15,2 % меншою, ніж у дерев *P. kochiana*. Зауважимо, що максимальна наявна гетерозиготність за окремими локусами зафіксована у 14 поліморфних локусів *P. sylvestris* і лише трьох — *P. kochiana*. Найменша наявна гетерозиготність відзначена у восьми локусів *P. kochiana* і семи — *P. sylvestris* з популяції

Таблиця 2. Наявна та очікувана гетерозиготність популяцій *P. kochiana* Гірського Криму і *P. sylvestris* з різних регіонів України

Локус	<i>P. kochiana</i>		Степ		Лівобережний Лісостеп		
	Гірський Крим (K1—K4)		(В, Г, І, ІХ)		(СЕМ, МБ, ТР)		
	наявна	очікувана	наявна	очікувана	наявна	очікувана	
Adh-1	0,143	0,168	0,254	0,236	0,477	0,424	
Adh-2	0,143	0,145	0,144	0,185	0,080	0,076	
Gdh	0,404	0,385	0,464	0,451	0,492	0,406	
Got-1	0,008	0,008	0,040	0,039	0,031	0,030	
Got-2	0,437	0,452	0,520	0,488	0,508	0,513	
Got-3	0,412	0,364	0,448	0,428	0,554	0,480	
Dia-1	0,462	0,427	0,450	0,485	0,406	0,397	
Dia-2	0,008	0,008	0,142	0,146	0,110	0,103	
Dia-4	0,109	0,159	0,083	0,079	0,000	0,000	
Acp	0,471	0,379	0,426	0,515	0,453	0,457	
Lap-1	0,353	0,329	0,237	0,213	0,250	0,233	
Lap-2	0,185	0,226	0,176	0,162	0,188	0,168	
Mdh-2	0,059	0,056	0,067	0,063	0,215	0,186	
Mdh-3	0,437	0,501	0,558	0,460	0,508	0,458	
Mdh-4	0,261	0,332	0,420	0,455	0,422	0,547	
Fdh	0,109	0,106	0,172	0,180	0,188	0,170	
Sod-4	0,000	0,000	0,080	0,076	0,046	0,045	
Середнє	0,197	0,197	0,234	0,233	0,246	0,235	

Українських Карпат. Загалом у *P. kochiana* високою мінливістю характеризуються ті самі локуси, що і в *P. sylvestris*: Gdh, Got-2, Got-3, Dia-1, Asp, Mdh-3 і Mdh-4.

Популяціям *P. kochiana* та *P. sylvestris* кожного з п'яти лісорослинних районів властива суттєва аельна та генотипова гетерогенність (табл. 3). Найменше таких випадків (лише один) встановлено для трьох популяцій *P. sylvestris* Полісся та Правобережного Лісостепу, а найбільшу аельну (10 локусів) і генотипову (6 локусів) гетерогенність відзначено в реліктових популяціях Українських Карпат. Майже на такому самому рівні несхожість генетичної структури (8 локусів для алелів і 6 — для генотипів) виявлено у невеликих ізольованих популяцій *P. kochiana* в Гірському Криму. Це були як одні й ті самі локуси в обох таксонів (Gdh, Got-3, Dia-1, Asp, Lap-1, Mdh-4), так і різні. Висока аельна і генотипова гетерогенність популяцій *P. kochiana* та реліктових — *P. sylvestris* свідчить про специфічність їх генетичної структури. Але це не характерно для популяцій *P. sylvestris* Лівобережного і Правобережного Лісостепу, Полісся та Розточчя.

Порівнюючи генетичну структуру популяцій *P. kochiana* і *P. sylvestris*, ми відзначили набагато більшу аельну і генотипову гетерогенність, ніж у популяціях цих таксонів (табл. 4). Так, наприклад, суттєву аельну гетерогенність між

<i>P. sylvestris</i>						
Полісся і Правобережний Лісостеп (ХМ, НР1, НР2)		Розточчя (ЛБ, ЛС-РС, РВ)		Карпати (БР, ОСМ, ГОР, ВИЖ, М)		
наявна	очікувана	наявна	очікувана	наявна	очікувана	
0,239	0,222	0,173	0,202	0,007	0,020	
0,224	0,199	0,048	0,045	0,000	0,013	
0,588	0,450	0,515	0,416	0,427	0,445	
0,029	0,030	0,020	0,037	0,033	0,044	
0,515	0,492	0,505	0,463	0,313	0,393	
0,515	0,459	0,476	0,462	0,427	0,418	
0,424	0,391	0,388	0,436	0,287	0,280	
0,136	0,126	0,029	0,028	0,020	0,020	
0,000	0,000	0,029	0,028	0,020	0,032	
0,470	0,541	0,310	0,272	0,133	0,124	
0,161	0,146	0,354	0,318	0,093	0,110	
0,107	0,100	0,273	0,271	0,167	0,154	
0,147	0,156	0,067	0,063	0,067	0,063	
0,382	0,366	0,423	0,368	0,340	0,320	
0,515	0,592	0,385	0,403	0,287	0,280	
0,125	0,149	0,232	0,250	0,200	0,246	
0,044	0,042	0,000	0,000	0,007	0,007	
0,231	0,223	0,211	0,203	0,167	0,199	

популяціями *P. kochiana* та *P. sylvestris* з різних лісорослинних районів встановлено за 11—15 локусами, а генотипову — за 11—13 локусами. Найбільші розбіжності в аельній структурі популяції *P. kochiana* виявило їх порівняння з

Таблиця 3. Випадки аельної та генотипової гетерогенності популяцій *P. kochiana* з Гірського Криму і *P. sylvestris* з різних регіонів України (χ^2 — тест)

Локус	<i>P. kochiana</i>		<i>P. sylvestris</i>			
	Гірський Крим (К1—К4)	Степ (В, Г, І, ІХ)	Лівобережний Лісостеп (СМ, МБ, ТР)	Полісся і Правобережний Лісостеп (ХМ, НР1, НР2)	Розточчя (ЛБ, ЛС-РС, РВ)	Карпати (БР, ОСМ, ГОР, ВИЖ, М)
	аельна	аельна	аельна	аельна	аельна	аельна
	генотипова	генотипова	генотипова	генотипова	генотипова	генотипова
Adh-1	8,4(3)*	n.s.	n.s.	n.s.	21,4(6)**	n.s.
	14,7(6)*	n.s.	n.s.	n.s.	19,7(8)*	n.s.
Adh-2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	13,3(4)**	n.s.
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	13,5(4)**	n.s.
Gdh	13,7(3)**	n.s.	8,0(3)*	n.s.	n.s.	25,9(8)**
	29,1(6)***	n.s.	11,0(6)*	n.s.	n.s.	n.s.
Got-1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	5,4(1)*	20,9(8)**
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Got-2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	36,3(12)***
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Got-3	19,9(6)**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	77,4(8)***
	23,7(9)**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	81,5(16)***
Dia-1	15,6(6)*	76,6(9)***	n.s.	n.s.	n.s.	30,7(4)***
	n.s.	43,2(21)***	n.s.	n.s.	n.s.	31,8(8)***
Dia-4	n.s.	15,3(6)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	25,4(12)*	15,4(6)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Acp	21,6(9)*	27,2(6)***	17,0(9)*	n.s.	n.s.	28,2(12)**
	27,7(12)**	56,7(18)***	n.s.	n.s.	n.s.	28,9(12)**
Lap-1	20,2(9)*	15,4(6)*	n.s.	n.s.	17,1(8)*	33,3(12)***
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	21,3(10)*	32,8(16)**
Lap-2	19,5(9)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	n.s.	n.s.	17,0(9)*	n.s.	n.s.	n.s.
Mdh-2	n.s.	n.s.	n.s.	9,8(4)*	n.s.	n.s.
	7,8(3)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Mdh-3	n.s.	21,9(12)*	34,7(12)**	n.s.	n.s.	82,2(12)***
	n.s.	33,1(18)*	29,6(18)*	n.s.	n.s.	81,8(16)***
Mdh-4	13,1(6)*	36,6(12)***	n.s.	n.s.	43,5(6)***	25,1(12)**
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	49,1(10)***	n.s.
Fdh	n.s.	9,7(3)*	n.s.	n.s.	n.s.	48,5(12)***
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	133,3(20)***

Примітки: тут і в табл. 4 у дужках вказано ступінь свободи. Достовірні відмінності: * — $P < 0,05$, ** — $P < 0,01$, *** — $P < 0,001$, n.s. — відмінності несуттєві.

Таблиця 4. Алельна та генотипова гетерогенність між популяціями *R. koschiana* з Гірського Криму і *R. subvestris* з різних регіонів України (χ^2 — тест)

Локус	Степ (В, Г, І, ІХ)		Лівобережний Лісостеп (СЕМ, МБ, ТР)		Поліся і Правобережний Лісостеп (ХМ, НР1, НР2)		Розточчя (ЛБ, ЛІС-РС, РВ)		Карпати (БР, ОСМ, ГОР, ВИЖ, М)	
	алельна	генотипова	алельна	генотипова	алельна	генотипова	алельна	генотипова	алельна	генотипова
Adh-1	46,7 (28)*	78,2(42)***	65,3(18)***	77,0 (30)***	45,1 (18)***	52,5 (24)***	34,6(18)**	34,1(18)*	47,2(16)***	58,5(24)***
Adh-2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	38,2(18)**	40,5(24)*	52,3(24)***	52,2(32)*
Gdh	22,1 (7)**	35,5(14)**	19,9 (6)*	39,9 (12)***	17,0(6)**	44,5(12)***	n.s.	42,5(12)***	55,5(16)***	n.s.
Got-1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	13,4(6)*	n.s.	n.s.	n.s.	37,2(16)**	122,5(24)***
Got-2	37,1 (21)*	61,2(42)*	n.s.	n.s.	44,0 (24)**	n.s.	n.s.	n.s.	65,0(24)***	62,1(40)**
Got-3	27,5(14)*	35,7(21)*	38,2 (18)*	47,1 (30)*	31,2 (18)*	51,5 (36)*	35,3(18)**	29,3(18)*	125,2(16)***	142,9(40)***
Dia-1	100,3(28)***	167,2(56)***	35,3 (18)**	n.s.	47,2 (30)*	n.s.	34,0(18)*	57,2(36)*	73,6(16)***	73,5(32)***
Dia-2	34,0 (14)**	n.s.	22,9 (12)*	23,2 (12)*	28,3 (12)**	30,0(12)**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Dia-4	32,4 (14)**	60,8(28)***	31,0 (12)**	48,9 (24)**	31,6 (12)**	49,6(24)**	33,3(12)***	52,1(24)***	43,1(16)***	63,2(32)**
AcP	87,3 (21)***	118,4(42)***	48,2 (18)***	73,9 (30)***	52,8 (18)***	87,3 (36)***	50,1(18)***	57,2(24)***	99,8(32)***	136,5(32)***
Lap-1	62,7 (28)***	71,8(42)**	41,7(24)*	59,1 (42)*	51,7 (24)***	104,6(36)***	61,3(24)***	73,2(36)***	81,2(24)***	95,6(40)***
Lap-2	48,8 (21)***	45,4(28)*	56,1(18)***	53,9 (24)***	34,0 (18)*	n.s.	36,5(18)**	n.s.	56,1(24)***	58,7(32)**
Mdh-2	n.s.	n.s.	20,9 (6)**	53,5 (6)***	17,9(6)**	24,4 (12)*	n.s.	n.s.	15,7(8)*	n.s.
Mdh-3	64,7 (35)**	98,2(56)***	79,1 (42)***	76,3 (48)**	48,4 (24)**	61,2 (36)**	71,3(42)**	93,9(60)**	158,4(32)***	165,8(40)***
Mdh-4	120,9 (28)***	133,0(63)***	70,8 (24)***	81,0 (42)***	65,7 (24)***	77,8 (42)***	74,5(18)***	93,2(36)***	—	—
Fdh	23,4 (7)**	29,2(14)**	23,2(12)*	29,6 (18)*	31,4 (18)*	n.s.	n.s.	n.s.	97,9(24)***	121,3(40)***
Sod-4	15,9 (7)*	15,9(7)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Таблиця 5. Генетична дистанція Нея між популяціями *P. kochitana* з Гірського Криму і *P. sylvestris* з різних регіонів України

Популяція	<i>P. kochitana</i>													<i>P. sylvestris</i>												
	К1	К2	К3	К4	В	Г	І	ІХ	СЕМ	МБ	ТР	ХМ	НР1	НР2	ЛБ	ЛС-РС	РВ	БР	ОСМ	ГОР	ВИЖ	М				
<i>P. kochitana</i>	—	0,018	0,013	0,018	0,020	0,014	0,019	0,024	0,024	0,022	0,023	0,034	0,026	0,019	0,029	0,015	0,014	0,016	0,038	0,023	0,020	0,022				
		—	0,006	0,004	0,013	0,015	0,010	0,008	0,014	0,017	0,011	0,018	0,015	0,012	0,020	0,012	0,013	0,020	0,023	0,025	0,022	0,020				
			—	0,007	0,014	0,012	0,015	0,017	0,024	0,013	0,025	0,016	0,013	0,022	0,008	0,008	0,008	0,013	0,019	0,017	0,012	0,012				
			—	0,015	0,016	0,015	0,011	0,015	0,018	0,012	0,020	0,017	0,013	0,020	0,011	0,011	0,011	0,020	0,021	0,024	0,023	0,019				
			—	—	0,018	0,015	0,011	0,019	0,016	0,021	0,021	0,021	0,011	0,016	0,016	0,010	0,016	0,021	0,021	0,019	0,022	0,015				
					—	—	0,009	0,011	0,010	0,014	0,018	0,018	0,011	0,007	0,023	0,015	0,014	0,017	0,038	0,021	0,022	0,019				
							—	0,009	0,010	0,009	0,020	0,009	0,013	0,009	0,016	0,018	0,017	0,021	0,038	0,025	0,030	0,020				
							—	0,007	0,010	0,010	0,014	0,012	0,006	0,008	0,015	0,013	0,015	0,021	0,028	0,024	0,024	0,021				
								—	0,011	0,014	0,012	0,012	0,009	0,007	0,011	0,013	0,015	0,014	0,035	0,025	0,026	0,021				
									—	0,019	0,008	0,013	0,013	0,008	0,014	0,016	0,020	0,022	0,036	0,022	0,036	0,028				
										—	0,021	0,017	0,017	0,014	0,019	0,015	0,017	0,025	0,032	0,031	0,023	0,030				
											—	0,014	0,012	0,012	0,017	0,020	0,022	0,026	0,034	0,022	0,039	0,028				
												—	0,006	0,015	0,011	0,013	0,017	0,024	0,018	0,018	0,022	0,018				
													—	0,013	0,010	0,011	0,014	0,028	0,018	0,018	0,025	0,021				
														—	0,011	0,018	0,022	0,029	0,025	0,032	0,020	0,020				
															—	0,005	0,009	0,013	0,009	0,014	0,007	0,007				
																	—	0,006	0,015	0,008	0,009	0,011				
																		—	0,025	0,011	0,012	0,014				
																			—	0,012	0,026	0,019				
																				—	0,017	0,015				
																					—	0,021				
																						—				

реліктовими популяціями *P. sylvestris* Українських Карпат, Полісся та Правобережного Лісостепу (15 локусів), а найменші — з популяціями Розточчя (11 локусів). Лише у 17 з 83 можливих випадків (тобто у 20,5 %) не встановлено достовірно значущої алельної гетерогенності між *P. kochiana* і *P. sylvestris*. Стосовно генотипових розбіжностей ця частка була дещо вищою — 30,1 %.

Проведений аналіз не дає відповіді на питання: наскільки істотними є генетичні розбіжності між *P. kochiana* і *P. sylvestris*? Для цього обчислювали коефіцієнт генетичної дистанції Нея (D_N) [9], який враховує всі відмінності в частотах алелів кожної порівнюваної пари популяцій (табл. 5).

У різних популяцій *P. kochiana* значення D_N варіювали в межах 0,006—0,018 і в середньому становили 0,011. Між 18 популяціями *P. sylvestris* діапазон змін значень D_N був більшим: від 0,005 до 0,038, у середньому — 0,018. Майже на такому рівні була середня генетична дистанція між популяціями *P. kochiana* і *P. sylvestris* (0,017). Тобто генетичні розбіжності між цими таксонами не перевищують меж відмінностей між природними популяціями *P. sylvestris* з природного ареалу цього виду в Україні. Кримські популяції *P. kochiana* найбільше відрізнялися від реліктових популяцій *P. sylvestris* Українських Карпат ($D_N = 0,021$), а найменше — від географічно близьких степових популяцій ($D_N = 0,014$).

В еволюційно молодих видів родів *Pinus* L. та *Picea* Dietr. з неповною репродуктивною ізоляцією значення D_N , як правило, досягають 0,10, тобто в геномах таких видів сталося близько 10 алельних заміщень на 100 структурних генів. Частка таких заміщень у *P. kochiana* і *P. sylvestris* сягала лише 1,7 %. За результатами генетичного аналізу мають рацію ті ботаніки, які *P. kochiana* вважають не самостійним видом, а лише географічною расою *P. sylvestris*. Несуттєві генетичні відмінності між *P. kochiana* та *P. sylvestris*, мабуть, пояснюються тим, що в попередні епохи ці таксони мали спільний ареал й обмінювалися генами завдяки інтрогресивній гібридизації. Але це не означає, що *P. kochiana* не може мати явних генетичних відмінностей від *P. sylvestris*. Ми визначали лише частоти алелів окремих локусів, а не їх полілокусні комбінації, що є завданням новітньої популяційної генетики. Можна припустити, що внаслідок тривалої ізоляції у *P. kochiana* виникли нові комбінації генів або супергенів, відмінні від *P. sylvestris*, які відповідають за адаптивний потенціал цього таксона. Саме тому, можливо, *P. kochiana* і відзначається низькою адаптивною здатністю в центральній частині ареалу *P. sylvestris*.

Таким чином, порівняльний генетичний аналіз за 20 алозимними локусами чотирьох природних популяцій *P. kochiana* Гірського Криму та 18 популяцій *P. sylvestris* із різних регіонів України вказує на те, що *P. kochiana*, можливо, не є самостійним видом, а лише географічною расою *P. sylvestris*.

1. Бобров Е.Г. Лесобразующие хвойные СССР. — Л.: Наука, 1978. — 189 с.
2. Генетический контроль изоферментов сосны Коха в Горном Крыму / И.И. Коршиков, Т.И. Великоридько, В.П. Коба и др. / Экологические проблемы садоводства та інтродукції рослин: 36. наук. пр. Держ. Никіт. ботан. саду. — Ялта, 2008. — 130. — С. 112—119.

3. *Екофлора* України. Т. 1. / Відп. ред. Я.П. Дідух. — К.: Фітосоціоцентр, 2000. — 284 с.
4. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
5. *Коршиков И.И., Калафат Л.А., Пирко Я.В., Великоридько Т.И.* Популяционно-генетическая изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в основных лесорастительных районах Украины // Генетика. — 2005. — **41**, № 2. — С. 216—228.
6. *Коршиков И.И., Лисничук А.Н., Великоридько Т.И., Калафат Л.А.* Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в реликтовых популяциях Кременецкого холмогорья и Малого Полесья // Доп. НАН України. — 2008. — № 12. — С. 141—145.
7. *Правдин Л.Ф.* Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. — М.: Наука, 1964. — 192 с.
8. *Davis B.J.* Disk electrophoresis. II. Methods and application to human serum proteins // Ann. N. Y. Acad. Sci. — 1964. — **121**. — P. 404—427.
9. *Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. — 1972. — **106**. — P. 283—292.
10. *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.

Рекомендує до друку
Є.Л. Кордюм

Надійшла 26.06.2010 р.

И.И. Коршиков, Д.Ю. Подгорный, Л.А. Калафат, Я.В. Пирко
Донецкий ботанический сад НАН Украины

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС *PINUS KOCHIANA* Klotzsch. ex Koch С ГОРНОГО КРЫМА ПО ДАННЫМ СРАВНИТЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ С *PINUS SYLVESTRIS* L.

Изучены генетическое сходство и различия по 20 аллозимным локусам четырех популяций *Pinus kochiana* Klotzsch. ex Koch Горного Крыма и 18 популяций *Pinus sylvestris* L. степной и лесостепной зон, Полесья, Расточья и Украинских Карпат. Установлено, что по коэффициенту генетической дистанции Нея популяции *P. kochiana* наиболее отличаются от реликтовых популяций *P. sylvestris* Украинских Карпат ($D_N = 0,021$). Однако популяционно-генетические отличия между *P. kochiana* и *P. sylvestris* не превышают уровня межпопуляционной изменчивости *P. sylvestris*, что ставит под сомнение видовой статус *P. kochiana*.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, *Pinus kochiana*, реликтовые популяции, аллозимная изменчивость, таксономический статус.

I.I. Korshikov, D.Y. Podgorny, L.A. Kalafat, Ya.V. Pirko

Donetsk Botanical Garden, the National Academy of Sciences of Ukraine

TAXONOMIC STATUS OF *PINUS KOCHIANA* Klotzsch. ex Koch FROM MOUNTAIN CRIMEA ON DATA COMPARATIVE POPULATION AND GENETIC RESEARCH TO *PINUS SYLVESTRIS* L.

The genetic similarities and differences using 20 allozyme loci have been studied in four populations of *Pinus kochiana* Klotzsch. ex Koch from Mountain Crimea and 18 populations of *Pinus sylvestris* L. from steppe and forest-steppe zones, Polesie, Roztochiye, and the Ukrainian Carpathians. It has been determined that the coefficient of Nei's genetic distance of the populations of *P. kochiana* most different from the relict populations of *P. sylvestris* from the Ukrainian Carpathians ($D_N = 0,021$). However population and genetic differences between *P. kochiana* and *P. sylvestris* does not go beyond the inter-population variation of *P. sylvestris*, which calls into question the species status of *P. kochiana*.

Key words: *Pinus sylvestris*, *Pinus kochiana*, relict populations, allozyme variation, taxonomic status.