

ПОПУЛАЦИОННО-ГЕНЕТИЧНО РАЗНООБРАЗИЕ НА ИГЛОЛИСТНИ ВИДОВЕ В БЪЛГАРИЯ

Хабилитационна разширена справка за научните приноси

1. Въведение

Иглолистните видове в България съставляват малък процент от дендрофлората на страната, но са видове с голямо стопанско, екологично и природозащитно значение. Според Yurukov & Zhelev (2001) у нас са разпространени естествено 14 вида иглолистни – 7 от сем. Pinaceae, 6 от сем. Cupressaceae и един от сем. Taxaceae. По-късно към видовете е прибавен *Pinus brutia* Ten., представен с малък брой индивиди в Източните Родопи (Tashev, 2003) и общият брой на видовете става 15. Отнесен към общо около 4000 вида в българската флора, техният брой не е впечатляващ, но много от иглолистните са видове с широко разпространение и ценна дървесина, което определя тяхното важно стопанско значение. Част от тях заемат големи територии (т.нар. лесообразуватели) и имат важна средообразуваща роля. При редица видове са установени все още запазени автохтонни екосистеми, вкл. девствени гори, които представляват голям интерес както за лесовъдската наука, така и за природозащитата, и поради това са в различни категории защитени територии, вкл. и в рамките на природозащитната мрежа Натура 2000.

Поради ценните качества на иглолистните видове, те са едни от първите дървесни видове, обект на селекционно-генетични изследвания (Langlet, 1971; Mátyás, 1996). Още от началото на въвеждането на такива изследвания у нас, са проведени задълбочени проучвания върху изменчивостта на иглолистните видове, които засягат изцяло или частично техни генетични особености. Такива са работите на (Добринов, 1960) за белия бор, на Александров (1968, 1984) за обикновения смърч, на Иванов (1971), Добрев (1986), Михайлов (1993, 1998) за черния бор, на Гагов (1973) за обикновената ела, на Юруков (1988) за клека и др. Иглолистните дървесни видове са измежду първите, върху които са проведени генетико-селекционни проучвания изобщо (вж. Giertych & Oleksyn, 1992, Wright, 1976, Mirov, 1969 и др.).

Изследванията на изменчивостта на повечето видове със стопанско значение у нас започват на базата на фенотипни признаци. Изследвани са екотиповата изменчивост,

формите по кората, по короната, по репродуктивните органи, установена е степента на вътрепопулационна и междупопулационна изменчивост на базата на морфологични и анатомични признаци на листата, изследван е кариотипа на различни видове. Така например за белия бор са установени три екотипа, за черния – два, а за обикновения смърч е установена клинова (непрекъсната) изменчивост. Установеното налично екотипично и формово разнообразие е обобщено от Добринов и др. (1982), а проучванията, имащи отношение към генетиката, селекцията и опазването на генетичните ресурси – от Alexandrov & Dobrev (2012, 2015). Като принос към изучаването на изменчивостта на видовете могат да се отнесат многобройните изследвания на географски и екологични култури и потомствени опити (вж. Alexandrov & Dobrev, 2012, 2015 за обобщение).

Проучванията на изменчивостта в естествените популации представлява както теоретичен, така и практически интерес. Този въпрос не губи своята актуалност, независимо, че методите и инструментите за измерване на изменчивостта се усъвършенстват. В една своя статия от 1991 г. известният генетик R. C. Lewontin си спомня, че когато в началото на 1950-те години постъпил в прочутата лаборатория на Dobzhansky в Харвардския университет, основна проблематика в работата на лабораторията е била характеризиране и обясняване на генетичната изменчивост в и между естествените популации (Lewontin, 1991). И сега, 40 години по-късно (през 1991, Б.а.), продължава Lewontin, тази проблематика остава повече или по-малко същата. Тази шеговита ретроспекция на заслужилия ветеран (в момента на 90 г.) илюстрира допълнително значението на изследването на изменчивостта в естествените популации, вкл. и на дървесните видове.

При дървесните видове у нас на малко по-късен етап методите за изследване на изменчивостта се обогатяват и към фенотипните признаци се добавят биохимични и молекулярни (молекулни) генетични маркери. На първо място хронологично такива маркери са изоензимите, а също терпенните съединения. Могат да бъдат посочени работите на Valevska and Alexandrov (1971), които изследват варирането на разтворимите форми на пероксидазата и естеразата при бялата мура, а по-късно и на Найденов (1998), Naydenov et al. (2002), Dobrev (1992) които прилагат различни варианти на терпенни съединения като генетични маркери за изследване на изменчивостта съответно на белия бор и бялата мура у нас.

Изменчивостта на белия бор от Родопите е изследвана с помощта на изоензимни генетични маркери (Желев, 1992; Longauer et al., 1992; Zhelev et al., 1994). Установена е сравнително висока хетерозиготност в шест популации, като междупопулационната изменчивост е сравнително ниска. Анализът на репродуктивния процес в две от популациите, разположени съответно при най-малка и най-голяма надморска височина, показва, че от 92 до 98 % от семената произхождат от кръстосано опрашване.

Допълнителна информация за междупопулационната изменчивост е получена на базата на полифенолни съединения, но тяхното използване като генетични маркери е проблематично. Авторите препоръчват те да се използват само като допълващ критерий (Желев и Едрева, 1991).

Изменчивостта на черния бор е изследвана на базата на анализа на терпени и микросателитни ДНК-маркери (Naydenov et al., 2006). В изследванията на Р. Добрев е анализирана и обобщена огромно количество информация за изменчивостта на бялата мура по отношение на терпенните съединения (Dobrev, 1992) и особено по отношение на адаптивните количествени признаци (Добрев, 2007).

Изменчивостта на обикновения смърч е изследвана в продължение на повече от половин век и е натрупана огромно количество информация относно показателите на изменчивостта в естествените популации, в географски култури и потомствени опити, като в много случаи резултатите са анализирани в контекста на международни серии от експерименти (Александров, 1984, вж. Alexandrov & Dobrev, 2012, 2015, за обобщение).

Изследването на изменчивостта на обикновената ела започва с работите на Гагов (1973) и включва широк набор от признаци, вкл. и изоензимни (Bergmann & Gagov, 1998, 2001, 2003) и ДНК-маркери (Гагов и др., 2013). Проучванията се допълват от информация за изменчивостта в семепроизводствена градина (Гагов и др., 2013).

Изследванията на изменчивостта в рамките на сем. Cupressaceae, представено у нас само от род *Juniperus*, също са провеждани с използване на различен тип маркери: фенотипни (Радукова, 2012), биохимични (Adams & Tashev, 2012, 2013; Adams et al., 2013). На базата на тези проучвания е установено, че у нас не се среща *Juniperus oxycedrus* L. в тесен смисъл, а *J. deltoides* R.P. Adams.

Изследвания върху изменчивостта на единствения представител у нас от сем. Taxaceae – обикновения тис (*Taxus baccata*) – са правени на ниво морфологични признаци

и изоензимни генетични маркери, но все още не са публикувани, с изключение на представен постер на конференция (Желев и др., 2011). Няколко наши находища на тиса са използвани също като референтен материал в изследване на постгласиалните миграции на вида (Mayol et al., 2015). Резултати, очакващи публикуването си, са получени и за други видове, като черната мура (Zhelev et al., in prep.).

Вижда се, че изменчивостта на повечето иглолистни видове у нас е изследвана през различни периоди и с достъпните за съответния период набор от методи. Отделните видове не са изследвани в еднаква степен и това отразява както тяхното значение, така и други причини, вкл. случайни.

В настоящата справка са представени приносите от изследвания върху някои от нашите иглолистни видове, които допълват досега проведените и в някои случаи издигат знанието за изменчивостта на ново, по-високо ниво. Тези приноси са отразени в 10 публикации, които са реферирани от световните бази данни за научна информация (Web of Science и Scopus). В някои случаи цялостната картина на проучванията не може да бъде разбрана без позоваване на други публикации на автора, които са извън вниманието на посочените бази данни. Такъв случай по-долу в текста е само един.

2. Основни научни приноси

2.1. Изменчивост на белия бор (*P. sylvestris*)

Генетичната изменчивост на белия бор е проучена с помощта на изоензимни генетични маркери. Като продължение на проведените по-рано изследвания (Longauer et al., 1992; Zhelev et al., 1994) в набора от изследвани популации са включени нови, покриващи целия ареал на вида у нас. Установено е разпределението на индивидуалната хетерозиготност в 15 естествени популации (Doncheva et al., 2003, публ. No 25). Сравнено е действителното разпределение на индивидуалната хетерозиготност (т.е., брой индивиди, хетерозиготни в 0, 1, 2 и т.н. от изследваните 12 генни локуса) с теоретично очакваното при панмиксия (свободно и случайно кръстосване). Установено е, че във всички изследвани 15 популации няма статистически достоверно отклонение на действителните от теоретично очакваните стойности. Това показва, че кръстосването в естествените популации на белия бор е свободно, доближаващо се до теоретично очакваното за идеална популация. Получената информация е полезна както от гледна точка на ползването на естествените популации за добив на семена, така и във връзка с опазването на генетичните ресурси на вида.

Представителни български популации са поставени в международен контекст, като са включени в изследване на географската изменчивост на белия и черния бор (Scaltsoyiannes et al., 2009, публ. No 4). Установено е високо ниво на вътрепопулационно генетично разнообразие и ниско ниво на междупопулационна диференциация, което се съгласува с обобщените стойности за видове с подобни биологични особености (Hamrick et al., 1992). Генетичните дистанции са ниски, дори между географски значително отдалечени популации. Изключение правят популациите от Иберийския полуостров, които вероятно представляват терциерен генетичен фонд. Резултатите се съгласуват с известната информация за следледниковите миграции на вида в Европа.

2.2. Изменчивост на черния бор (*P. nigra*)

При международното изследване на черния бор е установено високо вътрепопулационно разнообразие и сравнително ниска междупопулационна диференциация, но по-висока от

тази на белия бор. По всички показатели, характеризиращи вътрепопулационното разнообразие българският черен бор е на второ или първо място. Статистическият анализ ясно разграничава западна и източна група от популации при вида, западната включваща популациите от Франция, Испания и Италия (вътревидовите таксони *corsicana*, *callabrica*, вероятно и някои други), а източната – Балканския полуостров, като черният бор от Австрия заема междинно положение, повече доближаващо се до западната група (Scaltsoyiannes et al., 2009, публ. No 4).

При проучване на репродуктивния процес на черния бор от естествена популация (Триград) и семепроизводствена градина (Сливен) са изследвани: 1) наследяването на изоензимните варианти, 2) степента на неродствено кръстосване и 3) разпределението на индивидуалната хетерозиготност. За всички 10 локуса е установено, че наследяването на изоензимните варианти се подчинява на Менделовите закони. Степента на неродствено кръстосване е висока и практически еднаква за естествената популация и семепроизводствената градина. Получените стойности показват, че около 95-96 % от семенната реколта е в резултат на кръстосано опрашване. Действителното разпределение на индивидуалната хетерозиготност се доближава до теоретично очакваното, като единственото достоверно отклонение е в семенната реколта (т.е. потомството) на семепроизводствената градина в Сливен. Вероятно това се дължи на факта, че градината е млада (в момента на изследването на 12 години) и не всички клонове са започнали да залагат репродуктивни органи и да участват в репродуктивния процес (Zhelev et al., 2010, публ. No 27).

2.3. Изменчивост на бялата мура (*P. peuce*)

Изследвана е изменчивостта на изоензимните генетични маркери в 13 ензимни системи (Zhelev et al., 2002, публ. No 2). За пет от тях е установено, че са мономорфни, т.е., без вариране, а осем са полиморфни. Установено е наследяването на изоензимните варианти в осемте полиморфни ензимни системи, като е направено заключението, че те се кодират от 11 генни локуса. В осем локуса са установени по два алела, в два локуса – по три и в един локус- четири алела. Анализът на разпадането в полиморфните локуси съответства на Менделов тип на наследяване. Не са установени значими отклонения от очакваното съотношение както на индивидуално ниво, така и на ниво обобщени данни. Установени са две групи със статистически значимо скачено наследяване при *P. peuce*: *FEST-2:LAP-2* и

6PG-1:6PG-2, което е в съответствие с резултатите, получени при други видове бор. Моделът на наследяване на изоензимните варианти е използван за изследване на вътрепопулационната и междупопулационната изменчивост (публикация No 66 от списъка на публикациите), което изследване е публикувано в сборник от конференция и поради това не е включено в настоящата хабилитационна справка.

2.4. Изменчивост на клека (*Pinus mugo*)

Установена е вътрепопулационната и междупопулационната изменчивост на клека в България (Slavov and Zhelev, 2004, публ. No 4). Анализирани са 15 български популации, а за сравнение са използвани две полски. Получените резултати за полиморфизма и генетичното разнообразие в българските популации са сравними със средните стойности, получени за други голосеменни видове, но малко по-ниски от тези на боровете с големи и непрекъснати ареали. Установена е сравнително ниска междупопулационна диференциация, което показва, че преносът на гени между популациите е съществен, или че времето от фрагментиране на ареала на вида е било твърде късо, за да възникне генетична диференциация чрез генетичен дрейф. Установени са средни и статистически значими нива на инбридинг при всички локуси от всички популации. Предложена е хипотеза за причините за установеното неравновесие, свързана с особената форма на репродуктивна биология на *P. mugo*, която благоприятства опрашване между съседни индивиди. Популациите във Витоша (Комините) и Западна Стара планина (Копрен и Миджур) са с най-високо ниво на инбридинг и най-ниско вътрепопулационно разнообразие. Тези популации са малки и изолирани, но никоя от тях не е под специален режим на защита, което предполага преоценка на техния конзервационен статут.

2.5. Изменчивост на обикновената ела (*A. alba*, вкл. *A. borisii-regis*)

Изменчивостта на обикновената ела е изследвана в контекста на нейното разпространение на Балканите и участието ѝ в предполагаема интрогресивна хибридизация с гръцката ела (*A. cephalonica*), резултат от което е *A. borisii-regis*.

Във връзка с проучването на хибридизацията в рода е изследвана сравнително неотдавнашната миграция и обмен на гени между генетични линии на обикновената ела (*Abies alba* Mill.) в Украинските Карпати (Gömöry et al., 2012, публ. No 28). Независимо, че

популации от България не са включени в изследването, поне за една от генетичните линии се предполага, че произхожда от Балканския полуостров и поне индиректно от България. Проучванията са концентрирани в хибридна зона на генетични линии, произхождащи от различни ледникови убежища. Като генетични маркери са използвани ядрени микросателити. Изследваните индивиди са класифицирани към източната или към западната генетична линия с помощта на Бейсова статистика. Филогенетичният анализ показва съществуването на три генетични групи в изследвания район, структурирани повече или по-малко според генетичната линия и географските особености.

Изследването на хибридизацията е допълнено с приложение на митохондриален *nad5-4* генетичен маркер (Volekova et al., 2014, публ. No 30). Изследваните популации от Балканския полуостров са класифицирани *a priori* към един от трите таксона (*A. alba*, *A. cephalonica*, *A. borisii-regis*) на базата на географското разпространение и фенотипна преценка. От общия набор от 29 популации, българските са 13, а за сравнение са използвани три популации от Южна Италия (Калабрия). Установени са три хаплотипа: 230 bp в Калабрийските популации на *A. alba*, 150 bp в популациите на *A. alba* от България и Македония и 341 bp в популациите на *Abies cephalonica*. Популациите от централната и северната част на Гърция, класифицирани като *A. borisii-regis* споделят хаплотипове 150 bp и 341 bp с най-близките им съседни популации, а честотата на хаплотиповете се променя клинално по протежение на градиента на географската ширина. Това географско разпространение на хаплотиовете на митохондриалната ДНК подкрепя хипотезата, че *A. borisii-regis* представлява резултат от сравнително скорошна хибридизация.

Финалното проучване на хибридизацията на елите на Балканския полуостров е направено с приложение на набор от генетични маркери, включващ майчино наследяване и съответно разпространяване само чрез семената (митохондриална ДНК) и наследяване чрез двата родителя (ядрени микросателити) и разпространяване и чрез семената, и чрез полена.

На базата на митохондриална ДНК са установени три генетични линии – едната представяща Калабрийските популации, а другите две на Балканския полуостров, съвпадащи с *A. alba* и *A. cephalonica*. Границата между линиите е рязка; установени са само две популации със смес от хаплотипове. На базата на седемте ядрени микросателитни локуса е установено съществуване на две групи, чието съотношение се обяснява със

съществуването на клин по протежение на географската ширина с широчина до 255 km. Получените резултати за разпределението на генетичното вариране не подкрепят хипотезата, че *Abies borisii-regis* е монофилетичен таксон, или стабилизиран хибридогенен вид, резултат от древна хибридизация. Резултатите подкрепят по-скоро предположението, че таксонът е продукт от интрогресия от по-близкото минало.

Изследвана е локалната адаптация на популациите на обикновената ела от Южна Европа към екологичните условия (Brousseau et al., 2016, публ. No 16). За целта са избрани 9 двойки (суб)популации от различни райони, като всяка двойка е представена от (суб)популация от малка надморска височина и такава от голяма надморска височина. Анализът е проведен в южната част на ареала на вида, където се очаква влиянието на отбора в резултат на промените в климата да е най-силно. За сравнение е избрана една двойка популации от близък вид, *A. cephalonica* от Пелопонес, Гърция. За България е избрана двойка популации, разположени по северните склонове на Пирин – едната при 1175, а другата – при 1750 m н.в. Използвани са генетични маркери от типа „полиморфизъм на единични нуклеотиди“ (SNPs), като в анализа са приложени 177 SNPs. Приложените съвременни статистически методи за анализ не позволяват установяване на трайна тенденция, валидна за всички двойки популации, за адаптация към условията, определени от надморската височина. При някои двойки популации, обаче, са установени сигнали за локална адаптация, като българската двойка популации не е сред тях. Резултатите от изследването още веднъж демонстрират трудностите за свързване на генетичната изменчивост на молекулярно ниво с изменчивостта по отношение на адаптивни признаци.

2.6. Изменчивост на червената хвойна (*Juniperus oxycedrus*)

Установена е изменчивостта на листата и шишарките на *Juniperus oxycedrus* L. subsp. *oxycedrus* в 12 естествени популации по протежение на ареала на вида на Балканския полуостров (Brus et al., 2011, публ. No 6). Независимо, че според Adams (2004, 2014), Adams et al. (2005) в България се среща *J. deltooides*, това схващане не е било съвсем утвърдено по време на писането на статията. От всяка популация са отбрани по 8 женски и 8 мъжки индивида. На базата на признаците на листата и шишарките е установена висока фенотипна изменчивост, но не е регистрирана географска структурираност или клин по отношение на всички изследвани признаци. Установен е полов диморфизъм в листната морфология, но

той е разпространен равномерно в рамките на изследвания район и обяснява само до 3 % от общото вариране. Разликите между популациите (2–23%) са значими за всички изследвани признаци, с изключение на един, но статистическият анализ (РСА) не показва ясна географска диференциация на изследваните популации. Предложена е хипотеза за установената картина на варирането, свързана с историческото развитие и миграции на вида в близко и по-далечно минало.

ЦИТИРАНА ЛИТЕРАТУРА

- Александров А.Х., 1968. Изучавания на формовото разнообразие на смърча (*Picea excelsa* Link.) в Централните Родопи. Дисертация (кссн), С., ИГ-БАН
- Александров А.Х., 1984. Селекционно-генетични проучвания върху *Picea abies* (L.) Karst. в България и запазване на неговите генетични ресурси”. Дисертация (дсн), С., ИГ-БАН, 309 с.
- Гагов В., 1973. Изменчивост на естествените популации на обикновената ела (*Abies alba* Mill.) в НР България. Дисертация, С., ВЛТИ, 191 с.
- Гагов В., Желев П., Евтимов И., Бергман Ф., 2013. Проучване генетичните особености на клоновете и потомствата от вегетативната семепроизводствена градина от обикновена ела от първо стъпало и създаване на семепроизводствена градина от второ стъпало. Научен отчет, ИАГ (договор № 344/08.10.2009 г.)
- Добрев Р., 1986. Проучване на радиоустойчивостта на семената от някои популации на черния бор в България. Дисертация, С., ИГ-БАН.
- Добрев Р., 2007. Количествена генетика и селекция на бялата мура (*Pinus peuce* Griseb.) от Пирин, Рила и Централен Балкан. – Автореферат на дисертация за присъждане на научната степен „Доктор на селскостопанските науки“, С., ИГ-БАН, 47 с.
- Добринов И., 1960. Проучване върху някои екологични форми при белия бор (*Pinus silvestris* L.) в България. Дисертация, С., ВЛТИ
- Добринов И., Дойков Г., Гагов В., 1982. Горски генетичен фонд в НРБ. С., Земиздат, 260 с.
- Желев П., 1992. Еколого-биологични и селекционно-генетични проучвания в бялборовите популации от Родопите. Дисертация, С., ВЛТИ, 129 с. + приложения.

- Желев П., Едрева А., 1991. Изменчивост по съдържание на полифенолни компоненти в някои популации на бял бор (*Pinus sylvestris* L.) от Родопите. Научни трудове на ВЛТИ, серия Горско стопанство, т. XXXIV: 43-54.
- Желев П., Маркова А., Найденова Ц., 2011. Морфометрично проучване на естествените популации на тиса в България. В: Седма Национална Конференция по ботаника, София, октомври 2011 г. (непубликуван постер).
- Иванов, И., 1971. Полиморфизъм на черния бор в Западните Родопи. Дисертация, С. ИГ-БАН.
- Михайлов В., 1993. Биологични и морфологични особености на семената на черния бор (*Pinus nigra* Arn.) в зависимост от произхода и селекционната структура на популациите му от Пирин и Славянка. С., Дисертация.
- Михайлов В., 1998. Изменчивост на черния бор (*Pinus nigra* Arn.) по размери, тегло, форма и апофиза на шишарките от Пирин и Славянка. Наука за гората, 1-2: 24-37.
- Найденов К., 1998. Химиофенотипно разнообразие на белия бор (*Pinus sylvestris* L.), определено по метода газ-хроматография на терпени. Дисертация, ИГ-БАН.
- Радукова, 2012. Еколого-биологични особености на *Juniperus sibirica* върху територията на НП “Централен Балкан”. Дисертация, Пловдивски университет “Паисий Хилендарски“.
- Юруков С., 1988. Проучване върху биологията и екологията на клека в някои популации то Рила планина. Дисертация, С., ВЛТИ
- Adams R.P., 2004. *Juniperus deltoides*, a new species, and nomenclatural notes on *Juniperus polycarpus* and *J. turcomanica* (Cupressaceae). *Phytologia* 86:49–53
- Adams, R.P. (2014). Morphological comparison and key to *J. deltoides* and *J. oxycedrus*. *Phytologia*, 96 (2): 58-62.
- Adams R.P., Morris J.A., Padney R.N., Schwarzbach A.E., 2005. Cryptic speciation between *Juniperus deltoides* and *Juniperus oxycedrus* (Cupressaceae) in the Mediterranean. *Biochemical Systematics and Ecology*, 33:771–787.
- Adams, R. P., Tashev, A. N., 2012. Geographic variation in leaf oils of *Juniperus deltoides* from Bulgaria, Greece, Italy and Turkey. *Phytologia*, 94(3): 310-318.
- Adams R. P., Tashev A.N., 2013. The volatile leaf oils of *Juniperus communis* from Bulgaria *Phytologia*, 95(4): 302-307.

- Adams, R. P., Tashev A. N., Baser K. H. C., Christou A. K., 2013. Geographic variation in the volatile leaf oils of *Juniperus excelsa* M. Bieb. *Phytologia*, 95(4): 279-285.
- Alexandrov A.H., Dobrev R., 2012. State of forest genetic resources in Bulgaria. *Nauka za Gorata*, 1-2: 1-22.
- Alexandrov A.H, Dobrev R., 2015. The state of the world's forest genetic resources. Country Report Bulgaria, FAO, Rome, 60 pp.
- Bergmann F., Gagov V., 2001. Detection of hybrid populations between fir species in the southern Balkan Peninsula. *Nauka za Gorata*, 1-2: 21-27.
- Bergmann F., Gagov, V., 1998. Comparison of genetic structure between clones and their progenies (embryos) in Staro Oryahovo Silver Fir (*Abies alba* Mill.) seed orchard. *Forestry Ideas*, 3, 136–143.
- Bergmann F., Gagov, V., 2003. The detection of hybrid populations between fir species in the southern Balkan Peninsula. In: I. Raev (Ed.), *Proceedings of the International Scientific Conference "Study, Conservation and Utilization of Forest Resources"* (01–05.10.2001), Sofia, pp. 97–102.
- Dobrev R, 1992. Monoterpene composition of the essential oil in some populations of Macedonian pine (*Pinus peuce* Griseb.) in Bulgaria [in Bulgarian with English summary]. *Nauka za gorata* 2: 8–16.
- Giertych M., Oleksyn J., 1992. Studies on genetic variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) coordinated by IUFRO. *Silvae Genetica*, 41: 133–143.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W., Sherman-Broyles S.L., 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6(1-4): 95-124.
- Langlet O., 1971. Two hundred years genecology. *Taxon*, 20 (5-6): 653-721.
- Lewontin R.C., 1991. Twenty-five years ago in Genetics: Electrophoresis in the development of evolutionary genetics: milestone or millstone? *Genetics*, 148: 657-662.
- Longauer R., Zhelev P., Paule L., and Gömöry D., 1992. The mating system, outcrossing rate and genetic differentiation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations from Bulgaria. *Biologia (Bratislava)*, 47, 7: 539-547.
- Mátyás C., 1996. Climatic adaptation of trees: Rediscovering provenance tests. *Euphytica*, 92(1): 45-54.

- Mayol M., Riba M., González-Martínez S.C., Bagnoli F., de Beaulieu J.L., Berganzo E., Burgarella C., Dubreuil M., Krajmerová D., Paule L., Romšáková I., Vettori C., Vincenot L., Vendramin G.G., 2015. Adapting through glacial cycles: insights from a long-lived tree (*Taxus baccata*). *New Phytologist*, 208(3): 973-986.
- Mirov N.T., 1967. The genus *Pinus*. Roland Press, N.Y.
- Naydenov K., Alexandrov A., Tremblay M., 2002. Terpene composition of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in the eastern part of Balkan peninsula. 1. Provenance tests. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 16 (2): 99-108.
- Naydenov K., Tremblay F., Ganchev P., 2003. Karyotypic diversity in European Black Pine (*Pinus nigra* Arn.) from Bulgarian provenances. *Phyton*, 43 (1): 19-28.
- Naydenov K., Tremblay F.M., Fenton N.J., Alexandrov A.H., 2006. Structure of *Pinus nigra* Arn. populations in Bulgaria revealed by chloroplast microsatellites and terpenes analysis: Provenance tests. *Biochemical Systematics and Ecology* 34(7): 562-574.
- Naydenov K.D., Naydenov M.K., Tremblay F., Alexandrov A., Aubin-Fournier L.-D., 2011. Patterns of genetic diversity that result from bottlenecks in Scots Pine and the implications for local genetic conservation and management practices in Bulgaria. *New Forests*, 42(2): 179-193.
- Naydenov KD, Tremblay FM, Alexandrov A., Fenton NJ, 2005. Structure of *Pinus sylvestris* L. populations in Bulgaria revealed by chloroplast microsatellites and terpenes analysis: Provenance tests. *Biochemical Systematics and Ecology*, 33: 1226-1245.
- Balevska L., Alexandrov A.H., 1975. O polimorfizmu rastvorljivih belacevina esterazi i peroksidazi u seminu munice sa Pirina i Slavjanke, Sbornik, Belgrad.
- Tashev, A. 2003. *Pinus brutia* Ten.: a new species for Bulgarian flora. *Phytologia Balcanica*, 9(1): 41-52.
- Wright J.W., 1976. *Introduction to Forest Genetics*, Academic Press, N.Y.
- Yurukov S, Zhelev P., 2001. The woody flora of Bulgaria: a review. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 152, No 2: 52-60.
- Zhelev P., Longauer R., Paule L., and Gömöry D., 1994. Genetic structure of indigenous Scots pine populations from Rhodopi Mountains. *Nauka za gorata (Bulgarian Forest Science)*, 3: 68-76.

3. БИБЛИОГРАФИЯ

1. За белия бор (*Pinus sylvestris*)

Doncheva N., Gagov V., ZHELEV P., 2003. Individual heterozygosity distribution in natural Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations. *Genetics and Breeding*, 32 (1-2): 61-67. (SJR Импакт ранг = 0.1) (Публикация No 25 от представения списък на публикациите).

Scaltsoyiannes A., Tsaktsira M., Pasagiannis G., Tsoulpha P., ZHELEV P., Iliev I., Rohr R., 2009. Allozyme variation of European Black (*Pinus nigra* Arnold) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations and implications on their evolution: A comparative study. *Journal of Biological Research*, 11: 95–106. ISSN: 2241-5793 (Online) (Импакт фактор за 2009 г. = 0.583) (Публикация No 4 от представения списък на публикациите).

2. За черния бор (*Pinus nigra*)

Scaltsoyiannes A., Tsaktsira M., Pasagiannis G., Tsoulpha P., ZHELEV P., Iliev I., Rohr R., 2009. Allozyme variation of European Black (*Pinus nigra* Arnold) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations and implications on their evolution: A comparative study. *Journal of Biological Research*, 11: 95–106. ISSN: 2241-5793 (Online) (Импакт фактор за 2009 г. = 0.583) (Публикация No 4 от представения списък на публикациите).

ZHELEV P., Hadzhiyski V., Gagov V., 2010. The reproductive process in a natural stand and in a seed orchard of *Pinus nigra* Arn. *Genetics and Breeding*, 39(1): 93-101. (SJR Импакт ранг = 0.1) (Публикация No 27 от представения списък на публикациите).

3. За бялата мура (*Pinus peuce*)

ZHELEV P., Gömöry D., Paule L., 2002. Inheritance and linkage of allozymes in a Balkan endemic, *Pinus peuce* Griseb. *Journal of Heredity*, 93: 60-63. Online ISSN 1465-7333 Print ISSN 0022-1503 (Импакт фактор за 2002 г. = 1.436)

4. За клека (*Pinus mugo*)

Slavov G.T., ZHELEV P., 2004. Allozyme variation, differentiation, and inbreeding in populations of *Pinus mugo* in Bulgaria. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 (12): 2611-2617. ISSN: 0045-5067 (print) 1208-6037 (online) (Импакт фактор за 2004 г. = 1.446)

(Публикация No 3 от представения списък на публикациите).

5. За обинковената ела (*Abies alba*) (вкл. и *Abies borisii-regis*)

Gömöry D., Paule L., Krajmerová D., **ZHELEV P.**, 2012. Natural hybridization in the genus *Abies*: I. Gene exchange in a suture zone of postglacial migration of *Abies alba*. *Folia Oecologica*, 39 (2): 107-114. (SJR Импакт ранг за 2012 г. = 0.178)

(Публикация No 28 от представения списък на публикациите).

Krajmerová D., Paule L., **ZHELEV P.**, Voleková M., Evtimov I., Gagov V. & Gömöry D., 2016. Natural hybridization in eastern-Mediterranean firs: The case of *Abies borisii-regis*. *Plant Biosystems*, 150(6): 1189-1199. Online ISSN: 1126-3504 (Импакт фактор за 2016 г. = 1.390)

(Публикация No 12 от представения списък на публикациите).

Voleková M., Krajmerová D., Paule L., **ZHELEV P.**, Gömöry D., 2014. Natural hybridization in the genus *Abies*: II. Mitochondrial variation in the hybridogenous complex *Abies alba* – *A. borisii-regis* – *A. cephalonica*. *Folia Oecologica*, 41(1): 100-105. (SJR Импакт ранг за 2014 г. = 0.190)

(Публикация No 30 от представения списък на публикациите).

Brousseau L., Postolache D., Lascoux M., Drouzas A.D., Källman T., Leonarduzzi C., Liepelt S., Piotti A., Popescu F., Roschanski A.M., **ZHELEV P.**, Fady B., Vendramin G.G., 2016. Local adaptation in European firs assessed through extensive sampling across altitudinal gradients in southern Europe. *PLoS ONE*, 11(7): e0158216. ISSN: 1932-6203. (Импакт фактор за 2016 г. = 2.806)

(Публикация No 16 от представения списък на публикациите).

6. За червената хвойна (*Juniperus oxycedrus*; *J. deltoides*)

Brus R., Ballian D., **ZHELEV P.**, Pandža M., Bobinac M., Acevski J., Raftoyannis Y., Jarni K., 2011. Absence of geographical structure of morphological variation in *Juniperus oxycedrus* L. subsp. *oxycedrus* in the Balkan Peninsula. *European Journal of Forest Research*, 130 (4): 657-670. ISSN: 1612-4669 (print version); ISSN: 1612-4677 (electronic version) (Импакт фактор за 2011 г. = 1.982)

(Публикация No 6 от представения списък на публикациите).