

Л.А. Калафат¹, А.В. Николаева¹, С.Я. Волошанская².

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ИЗОФЕРМЕНТОВ *JUNIPERUS COMMUNIS* L. В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Juniperus communis L., изоферменты, генетический контроль, Украинские Карпаты

Введение

Можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) – наиболее широко распространенный и древний вид рода *Juniperus* L. Полиморфизм и высокая экологическая пластичность позволяют этому виду произрастать в разных экологических условиях, приобретая порой очень важное биоценотическое значение в растительных сообществах [13, 15]. Вид имеет обширный ареал распространения и произрастает циркумполярно в северном полушарии между 30 и 70° с.ш. [2, 8]. В Российской Федерации (РФ) популяции *J. communis* фрагментарны, отделены друг от друга большими расстояниями. На территории Украины этот вид встречается спорадически в лесной зоне (Полесье и Расточье) и одиночно в Лесостепи и Степи [6]. Усиливающееся антропогенное воздействие приводит к сокращению популяций *J. communis* на территории Украины и, как следствие, сообщество *Pineta (sylvestris) juniperosa (communis)* занесено в «Зеленую книгу Украины». Сокращение численности популяций и их разобщенность может привести к потере генного потока между ними и уменьшению генетической изменчивости в популяциях и в дальнейшем к снижению адаптивного потенциала вида [1].

Несмотря на то, что в разных частях ареала активно и разносторонне проводятся исследования популяций *J. communis*, включая и изучение его генетической структуры [7, 16–19, 23–26, 35], они почти не охватывают популяции в лесной зоне Украины, расположенные на его южной границе. Поэтому необходимо изучение генетической структуры, подразделенности и дифференциации *J. communis* на Украине для оценки генетических процессов, происходящих в популяциях и дальнейшего прогноза. Удобным и точным методом изучения популяционно-генетического разнообразия хвойных является электрофоретический анализ изоферментов [1, 5].

Первым этапом таких исследований является установление генетического контроля ферментных систем путем определения их аллельного разнообразия [4, 10]. У хвойных эндосперм в семенах является гаплоидной тканью, произошедшей путем митоза из одной гаплоидной мегаспоры. Это позволяет без предварительных скрещиваний анализировать у материнского растения сегрегационные отношения аллелей одного локуса непосредственно по эндоспермам, гаплотипы которых соответствуют гаплотипам яйцеклетки [5].

Цели исследований

Цель работы – исследование аллельного разнообразия изоферментов девяти ферментных систем *J. communis* из природных популяций Украинских Карпат с помощью изоферментного анализа для дальнейшего его использования в популяционно-генетических исследованиях этого вида.

Объекты и методики исследований

Для исследования генетической структуры был собран семенной материал с деревьев *J. communis* двух популяций Украинских Карпат, расположенных в Львовской области: окрестности городов Дрогобыч (11 шт.) и Трускавец (18 шт.).

Для электрофореза использовали экстракты ферментов из эндоспермов семян. Электрофоретическое разделение ферментов проводили в вертикальных пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля с рН разделяющего геля 8,9 и трис-глициновым электродным буфером рН 8,3 [21]. Гистохимическое проявление зон ферментативной активности на гелевых пластинках осуществляли по общепринятым методикам с небольшими модификациями [9]. Для обозначения ферментов, локусов, аллелей использовали систему С. Пракаша [33]. У большинства растений анализировали ферменты из эндоспермов не менее чем семи семян, а у деревьев с высокой пустосемянностью – все имеющиеся полнозернистые семена. Степень соответствия полученных сегрегационных отношений аллозимов ожидаемым анализировали с помощью стандартного критерия χ^2 .

Результаты исследований и их обсуждение

В ходе проведенного электрофоретического анализа 9 ферментных систем эндоспермов семян *J. communis* интерпретировано 19 локусов, и идентифицировано для них 48 аллельных варианта. Их схематическое изображение представлено на рисунке.

Глутаматдегидрогеназа (GDH, К. Ф. 1.4.1.2). При окрашивании на гелевых пластинках проявляется в виде одной изменчивой зоны активности, контролируемой одним локусом Gdh. Выявлено три аллеля этого локуса – Gdh^{1.05}, Gdh^{1.00}, Gdh^{0.94}. Один полиморфный локус GDH выявлен и при анализе хвои *J. communis* из горно-лесной зоны Республики Башкортостана (РФ) [14]. У других представителей рода *Juniperus* также обнаружен один локус GDH и два аллеля этого локуса: в популяциях *J. Phoenicea* L. на территории Испании и Португалии и *J. sabina* L. в популяциях башкирского Зауралья (РФ) [20, 29], а у *J. excelsa* M. Vieb. в популяциях горного Крыма обнаружено три аллеля этого локуса [11].

Форматдегидрогеназа (FDH, К. Ф. 1.2.1.2). На электрофореграммах этот фермент проявляется в виде одной полиморфной зоны активности. В изученных популяциях *J. communis* для локуса Fdh описано два аллельных варианта – Fdh^{1.00} и Fdh^{0.94}. При изучении 22 популяций *J. communis* на территории РФ данная ферментная система была представлена четырьмя аллельными вариантами [19]. При анализе хвои *J. sabina* в популяциях башкирского Зауралья (РФ) также обнаружен один локус FDH, который кодировался тремя аллелями [20]. На электрофореграммах эндоспермов семян *J. oxycedrus* L. фермент проявлялся в виде одной мономорфной зоны активности Fdh [12].

Глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, К. Ф. 2.6.1.1). На гелевых пластинках фермент проявлялся в виде двух зон активности. Быстро мигрирующая зона кодируется одним локусом Got-1, представленным двумя аллельными вариантами Got-1^{1.04}, Got-1^{1.00}. Медленно мигрирующая зона Got-2 была мономорфна и представлена единственным трехполосным аллелем. В исследованиях генетического полиморфизма природных северотаежных популяций на территории РФ *J. communis* описывали два локуса, из которых только локус Got-1 является полиморфным и насчитывает до пяти аллелей; для локуса Got-2 полиморфизм также не был выявлен [17]. При анализе хвои этого вида 12 нидерландских популяций обнаружили один полиморфный локус [26]. В эндоспермах семян *J. oxycedrus*, *J. excelsa* и *J. phoenicea* обнаружено две изменчивые зоны активности, при этом у крымских популяций *J. oxycedrus* они обе оказались

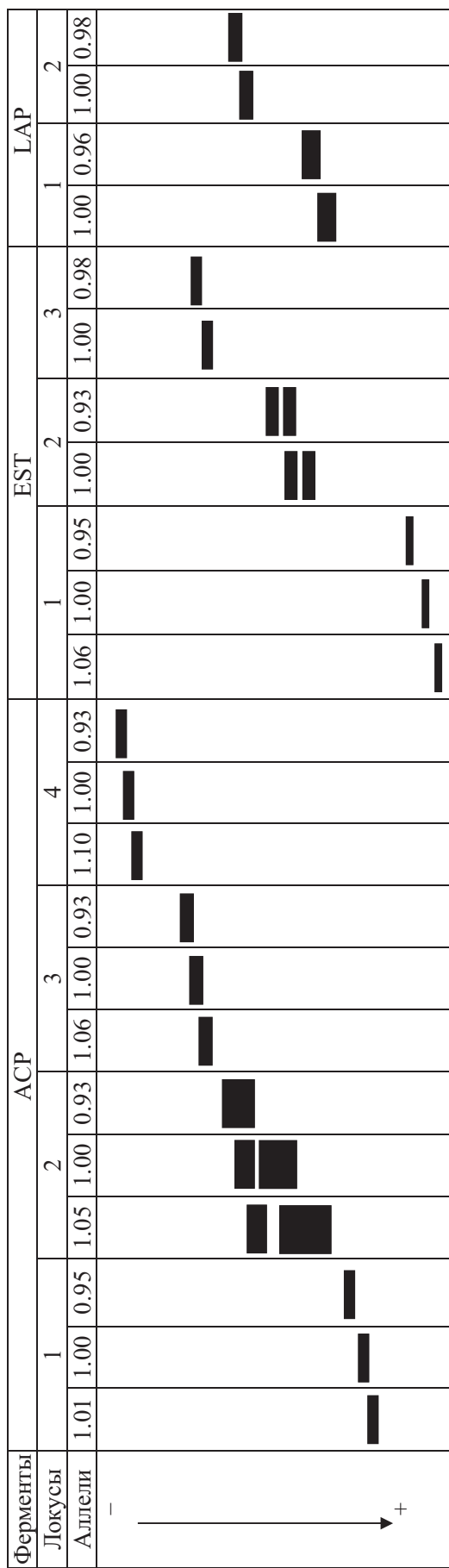
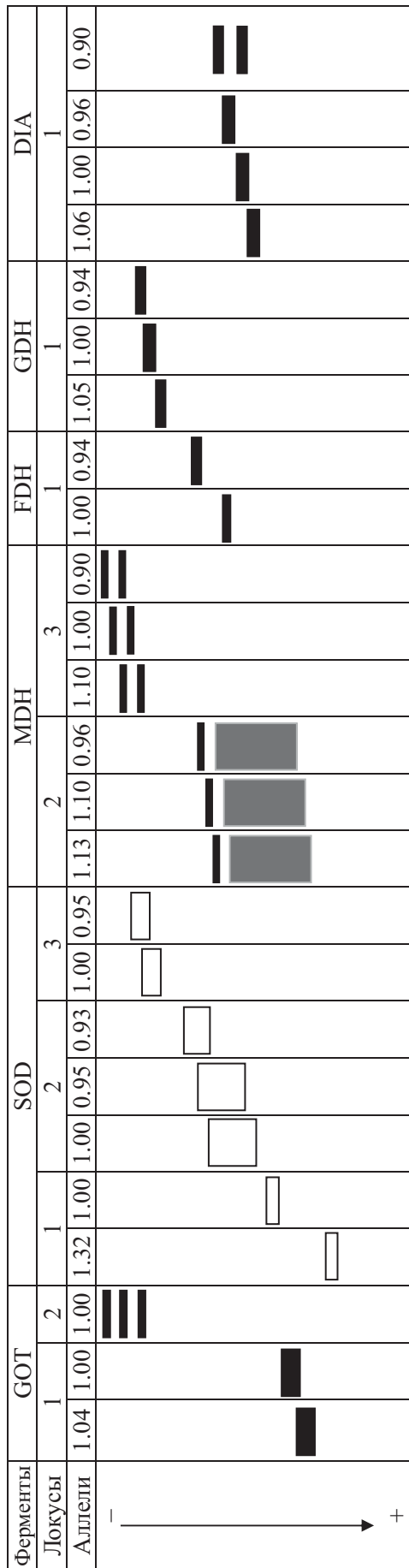


Рис. Схематическое изображение и обозначение электрофоретических аллельных вариантов 19 локусов *Juniperus communis* L.
 Fig. A scheme and symbols of the electrophoretic bands corresponding to 19 loci from *Juniperus communis* L

мономорфными, а у *J. excelsa* в первом локусе наблюдали три аллеля, а во втором – два [11, 12, 29]. Два полиморфных локуса GOT также идентифицированы в хвое *J. rigida* Sieb. et Zucc и *J. coreana* Nakai в популяциях Кореи [31].

Лейцинаминопептидаза (LAP, 3.4.11.1). При окрашивании гелей обнаружено две зоны активности этого фермента, контролируемые двумя локусами – Lap-1, Lap-2. Исследуемые локусы оказались полиморфными и имели по два аллельных варианта: Lap-1^{0,96}, Lap-1^{1,00}, и Lap-3^{0,98}, Lap-3^{1,00}, соответственно.

При анализе экстракта хвои этого вида в популяциях Нидерландов было также обнаружено два локуса этого фермента [26].

Диафороза (DIA, К. Ф. 1.6.4.3). Электрофоретический спектр этого фермента представлен двумя зонами активности, кодируемыми соответственно локусами – Dia-1, Dia-2. Однако локус Dia-2 проявлялся нерегулярно и только при достаточно большой нагрузке субстратом, поэтому в дальнейшем его не анализировали. В исследуемом локусе Dia-1 идентифицировали 4 аллеля – Dia-1^{1,06}, Dia-1^{1,00}, Dia-1^{0,96} и Dia-1^{0,90}. Два локуса этой ферментной системы были описаны и при анализе хвои *J. communis* из горно-лесной зоны Республики Башкортостана и *J. sabina* в популяциях башкирского Зауралья [14, 20]. Один мономорфный локус описан в исследованиях хвои *J. communis* нидерландских популяций [26].

Малатдегидрогеназа (MDH, 1.1.1.37). На электрофореграммах отмечено много зон активности фермента. Идентифицировано три локуса – Mdh-1, Mdh-2 и Mdh-3. Локус Mdh-1 проявлялся нестабильно, поэтому его в дальнейших исследованиях не использовали. Второй и третий локусы представлены тремя аллельными вариантами Mdh-2^{1,00}, Mdh-2^{1,13}, Mdh-2^{0,96} и Mdh-3^{1,10}, Mdh-3^{0,90}, Mdh-3^{1,00}. Два локуса данного фермента описано при исследовании 12 популяций *J. communis* на территории Нидерландов [26]. Также по два локуса малатдегидрогеназы описаны для других представителей семейства Cupressaceae – *Juniperus phoenicea*, *Metasequoia glyptostroboides*, Hu et Cheng., *Cupressus sempervirens* L. [28, 29, 34]. Три локуса обнаружено при исследовании эндоспермов у *Austrocedrus chilensis* D. Don. и *J. oxycedrus* subsp. *macrocarpa* (Sm.) Ball. с острова Корфу однако, все они были мономорфными [30, 32].

Кислая фосфатаза (ACP, 3.1.3.2). Спектр этого фермента довольно сложен и имеет множество полос. Для анализа нами были взяты четыре четкие зоны активности, кодирование которых осуществлялось четырьмя генными локусами (Acp-1, Acp-2, Acp-3 и Acp-4). Все исследуемые локусы имели по три аллельных варианта (Acp-1^{0,95}, Acp-1^{1,00}, Acp-1^{1,01}; Acp-2^{0,93}, Acp-2^{1,00}, Acp-2^{1,05}; Acp-3^{0,93}, Acp-3^{1,00}, Acp-3^{1,06}; Acp-4^{1,00}, Acp-4^{0,93}, Acp-4^{1,10}) соответственно. В наших исследованиях *J. oxycedrus* обнаружено три локуса данной ферментной системы, при этом в локусах Acp-2 и Acp-4 обнаружено по четыре аллельных варианта, а в локусе Acp-3 – три [12]. При анализе АСР экстрактов хвои *Metasequoia glyptostroboides* установлено два мономорфных локуса [28].

Супероксиддисмутаза (SOD, 1.15.1.1). Электрофоретический спектр этого фермента представлен тремя зонами активности, которые кодируются локусами Sod-1, Sod-2 и Sod-3. Локусы представлены следующими аллелями: Sod-1^{1,00}, Sod-1^{1,32}, Sod-2^{0,95}, Sod-2^{1,00}, Sod-2^{1,03}, Sod-3^{0,95}, Sod-3^{1,00}. У *J. communis* из горно-лесной зоны Республики Башкортостан обнаружен лишь один мономорфный локус Sod-1 [14]. В другой работе при изучении 9 популяций *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxalitis* было идентифицировано два локуса Sod-A и Sod-B, при этом второй локус был полиморфным [18].

Эстераза (EST, 3.1.1.1) локализуется на геле в трех зонах активности – Est-1, Est-2, Est-3. Каждый исследуемый локус представлен двумя аллелями – Est-1^{1,00}, Est-

1^{0.95}, Est-2^{1.00}, Est-2^{0.93}, Est-3^{1.00} и Est-3^{0.98} соответственно. Три полиморфных локуса описывают для иранских популяций *J. excelsa* [27]. У *Austrocedrus chilensis* (анализ зародышевых корешков) наблюдали до трех зон активности фермента, при этом в локусе Est-1 отмечены два аллеля, а локус Est-2 кодировался тремя аллелями. Инвариантным у данного вида был локус Est-3 [22].

Анализ сегрегации аллельных вариантов гетерозиготных деревьев этого вида подтверждает то, что выявленные варианты наследуются как моногенные признаки (таблица). У 2 из 28 обнаруженных гетерозиготных генотипов отмечены нарушения сегрегации от ожидаемого менделевского соотношения 1:1, что составило 7,1 % от количества выявленных генотипов. Нарушение сегрегации аллелей встречается в природных популяциях многих видов хвойных [3, 36] и может встречаться до 25 % генотипов [10].

Таблица. Сегрегация аллельных вариантов в эндоспермах гетерозиготных деревьев *Juniperus communis* L. в популяциях Украинских Карпат

Генотип дерева	Число гетерозигот	Соотношение аллелей	χ^2 -тест (1:1)
Gdh-1 ^{1.05/1.00}	3	9:14	1.09
Gdh-1 ^{1.00/0.94}	11	38:36	0.05
Gdh-1 ^{1.05/0.94}	1	2:3	0.2
Got-1 ^{1.04/1.00}	1	3:2	0.2
Lap-1 ^{1.00/0.96}	12	37:25	2.32
Lap-3 ^{1.00/0.98}	2	5:5	0.47
Mdh-2 ^{1.13/1.00}	1	2:3	0.2
Mdh-2 ^{1.00/0.96}	8	28:13	5.49*
Mdh-3 ^{1.10/1.00}	3	8:7	0.07
Mdh-3 ^{1.00/0.90}	3	11:4	3.27
Acp-1 ^{1.01/1.00}	2	5:5	0
Acp-1 ^{1.00/0.95}	1	3:3	0
Acp-2 ^{1.05/0.93}	3	5:6	0.09
Acp-2 ^{1.00/0.93}	6	16:17	0.03
Acp-3 ^{1.06/1.00}	3	7:9	0.25
Acp-3 ^{1.00/0.93}	2	5:4	0.11
Acp-4 ^{1.00/0.93}	5	13:14	0.04
Dia-1 ^{1.06/1.00}	4	8:12	0.8
Dia-1 ^{1.00/0.96}	1	1:4	1.8
Dia-1 ^{1.00/0.90}	3	9:8	0.06
Fdh ^{1.00/0.94}	8	26:21	0.53
Sod-1 ^{1.32/1.00}	7	21:20	0.02
Sod-2 ^{0.95/0.93}	3	10:5	1.67
Sod-2 ^{1.00/0.95}	6	18:16	0.12
Sod-3 ^{1.00/0.95}	7	17:20	0.24
Est-1 ^{1.06/1.00}	1	3:3	0
Est-1 ^{1.00/0.95}	10	28:23	0.49
Est-2 ^{1.00/0.93}	10	36:19	5.25**
Est-3 ^{1.00/0.98}	4	14:6	3.2

Примечание: достоверные отличия при: * – $P < 0,95$; ** – $P < 0,99$.

Выводы

Анализ сегрегации подтверждает, что обнаруженные аллозимные варианты 19 генных локусов наследуются, как моногенные признаки и могут быть использованы в качестве молекулярных маркеров для изучения особенностей генетической структуры и дифференциации природных популяций *J. communis* в Украинских Карпатах. Сравнительный анализ полученных результатов с исследованиями других авторов популяций данного вида из других частей ареала, а также с другими видами одного рода и разных родов одного семейства показал, что в большинстве изученных ферментных систем выявлены сходные локусы. Отмечено меньшее аллельное разнообразие в изученных популяциях *J. communis* по сравнению с популяциями на территории РФ и Нидерландов, что, вероятно, объясняется небольшими выборками. При этом аллельное представительство изученного вида большинства ферментных систем более разнообразно, чем у *J. oxycedrus*.

1. **Алтухов Ю.П.** Генетические процессы в популяциях / Юрий Петрович. Алтухов. – 3-е изд. – М.: ИКЦ "Академкнига", 2003. – 431 с.
Altukhov, Yu.P., *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh* (Genetic processes in populations), Moscow: Akademkniga, 2003.
2. **Ареалы** деревьев и кустарников СССР. – Л.: Наука, 1977. – Т. 1. – 163 с.
Arealy derevyev i kustarnikov SSSR (Ranges of trees and shrubs in the USSR), Leningrad: Nauka, vol. 1, 1977.
3. **Белоконь Ю.С.** Генетический контроль изоферментов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) из Зауралья / Ю.С. Белоконь, Д.В. Политов, М.М. Белоконь, К.В. Крутовский // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 11. – С. 1521–1528.
Belokon, Yu.S., Polotov, D.V., Belokon, M.M., and Krutovskii, K.V., Genetic control of isozymes of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from Zauralye, *Genetika* (Genetics), 1995, vol. 31, no. 11, pp. 1521–1528.
4. **Гончаренко Г.Г.** Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов. – Гомель: Изд-во Ин-та леса НАН Беларуси, 2001. – 197 с.
Goncharenko, G.G., and Padutov, V.E., *Populyatsionnaya i evolyutsionnaya genetika eley Palearktiki* (Population and evolutionary genetics of Palearctic firs), Gomel: Izd. Inst. lesa NASB, 2001.
5. **Динамика** популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю.П. Алтухов, Е.А. Салменкова, О.Л. Курбатова и др. – М.: Наука, 2004.
Dynamiika populyatsionnykh genofondov pri antropogennom vosdeystviy (Population dynamics of gene pools under anthropogenic impacts), Altukhov, Y.P., Salmenkova, E.A., Kurbatova O.L., Eds., Moscow: Nauka, 2004.
6. **Екофлора** України. Том 1 / відпов. ред. Я.П. Дідух // Київ: Фітосоціоцентр, 2000 – 284 с.
Ekoflora Ukrainy (Ekoflora of Ukraine), vol. 1, Didukh, Ya.P., Ed., Kyiv: Fitosotsiocenter, 2000.
7. **Князева С.Г.** Внутрипопуляционная изменчивость можжевельника обыкновенного / С.Г. Князева // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. 27, № 1–2. – С. 91–96.
Knyazeva, S.G., Intrapopulation variability in *Juniperus communis*, *Khvoynye borealnoy zony* (Boreal conifers), 2010, vol. 27, no. 1–2, pp. 91–96.
8. **Козубов Г.М.** Современные голосеменные / Г.М. Козубов, Е.Н. Муратова. – Л.: Наука, 1986. – 191 с.
Kozubov, G.M., and Muratov, E.N., *Sovremennnie golosemennie* (Modern Gymnosperms), Leningrad: Nauka, 1986.

9. **Корочкин Л.И.** Генетика изоферментов / Л.И. Корочкин, О.Л. Серов, А.И. Пудовкин и др. – М: Наука, 1977. – 275 с.
Korochkin, L.I., Serov, O.L., Pudovkin, A.I., Aronshtam, A.A., Borkin L.Ya., Maletskiy S.I., Polyakova E.V., and Manchenko G.P., *Genetika izofermentov* (Genetics of isoenzymes), Belyaev, D.K., Ed., Moscow: Nauka, 1977.
10. **Коршиков И.И.** Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской) / И.И. Коршиков, Н.С. Терлыга, С.А. Бычков. – Донецк: ООО «Лебедь», 2002. – 328 с.
Korshikov, I.I., Terlyga, N.S., and Bychkov, S.A., *Populyazionno-geneticheskie problemu dendrotekhnogennoy introduktsii (na primere sosnu krumskoy)* (Population genetic problems of introduction (by example of Crimean pine), Donetsk, Lebed, 2002.
11. **Коршиков И.И.** Генетический контроль аллозимов у можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Bieb.) в Крыму / И.И. Коршиков, А.В. Николаева // Цитология и генетика. – 2007. – Т. 41, № 4. – С. 15–19.
Korshikov, I.I., Nikolaeva, A.V., Genetic control of allozymes from the juniper tall (*Juniperus excelsa* Bieb.) of Crimea, *Tsytologiya i genetika* (Cytology and Genetics), 2007, vol. 41, no. 4, pp. 15–19.
12. **Коршиков И.И.** Генетический контроль аллозимов у можжевельника колючего (*Juniperus oxycedrus* L.) в Крыму / И.И. Коршиков, А.В. Николаева, Л.А. Калафат, А.В. Егорова, Т.А. Иваничко // Пром. бот. – 2011. – № 11. – С. 168–173.
Korshikov, I.I., Nikolaeva, A.V., Kalafat, L.A., Egorova, and A.V., Ivanichko, T.A., Genetic control of allozymes in Juniper (*Juniperus oxycedrus* L.) in the Crimea, *Prom. bot.* (Industrial botany), 2011, vol. 11, pp. 168–173.
13. **Мухамедшин К.Д.** Можжевеловые леса / К.Д. Мухамедшин, Н.К. Таланцев // М.: Лесн.пром-сть. – 1982. – 185 с.
Mukhamedshin, K.D., and Talantsev, N.K., *Mozhzhewelovyye lesa* (Juniper forests), Moscow: Lesn. prom-st, 1982.
14. **Редькина Н. Н.** Оптимизация сохранения биологического разнообразия лекарственных растений на популяционной основе: автореф. дис. на соискание уч. степени доктора биол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника» / Нина Николаевна Редькина. – Оренбург, 2008.
Redkina, N.N., Optimization of biodiversity conservation of medicinal plants on a population basis, *Extended abstract of D. Sc. (Bot.) dissertation*, Orenburg, 2008.
15. **Славкина Т.И.** Дендрология Узбекистана / Т.И. Славкина // Ташкент, 1968. – 497 с.
Slavkina, T.I., *Dendrologiya Uzbekistana* (Dendrology of Uzbekistan), Tashkent, 1968.
16. **Сурсо М.В.** Генетический полиморфизм популяций хвойных европейского севера / М.В. Сурсо // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т. 11, № 1 (3), – С. 389–393.
Surso, M.V., Genetic polymorphism of populations of coniferous in European North, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* (Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences), 2009, vol. 11, no. 1 (3). pp. 389–393.
17. **Сурсо М.В.** Генетический полиморфизм природных популяций можжевельника / М.В. Сурсо, О.С. Барзут // Вестник Поморского университета. Сер.: Естественные и точные науки. – 2006. – № 1. – С. 63–69.
Surso, M.V., and Barzut, O.S., Genetic polymorphism of natural populations of Juniper, *Vestnik Pomorskogo Universiteta. Ser. Estestvennye i tochnye nauki.* (Herald of the Pomor University, Ser.: Nature and Sciences), 2006, no. 1, pp. 63–69.
18. **Хантемирова Е.В.** Аллозимный полиморфизм разновидностей можжевельника обыкновенного / Е.В Хантемирова, В.Л Семериков // Лесоведение. – 2009. – № 1. – С. 74–79.
Khantemirova, E.V., and Semerikov, V.L., Allozyme polymorphism of Juniper varieties, *Lesovedenie* (Silviculture), 2009, no. 1, pp. 74–79.

19. **Хантемирова Е.В.** Генетическая изменчивость некоторых разновидностей можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*) / Е.В Хантемирова. В.Л. Семириков // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 5. – С. 622–630.
Khantemirova, E.V., and Semirikov, V.L., Genetic variability of some species of Common Juniper (*Juniperus communis*), *Genetika* (Genetics), 2010, vol. 46, no. 5, pp. 622–630.
20. **Янбаев Ю. А.** Аллозимная изменчивость можжевельника казацкого (*Juniperus sabina* L.) на Южном Урале / Ю. А. Янбаев, Н. Н. Редькина, Р. Ю. Муллагулов // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, № 2–3. – С. 325–328.
Yanbayev, Y.A., Redkina, N.N., and Mullagulov, R.Yu., Allozyme variability in Juniper (*Juniperus sabina* L.) from the South Urals, *Khvoynye borealnoy zony* (Boreal Conifers), 2007, vol. 24, no. 2–3, pp. 325–328.
21. **Davis, B.J.,** Disk electrophoresis. II. Methods and application to human serum proteins, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1964, vol. 121, pp. 404–427.
22. **Ferreya, L.L.,** Latino, A., Calderon, A., and Gardenal, C.N., Allozyme polymorphosm in *Auastrocedrus chilensis* (D. Don) Florin and Boutelje from Patagonia, Argentina, *Silvae Genetica*, 1996, vol. 45, no. 2–3, pp. 61–64.
23. **Filipowicz, N.,** Piotrowski, A., Ochocka, R., and Aszemborska, M., The phytochemical and genetic survey of common and dwarf juniper (*Juniperus communis* and *Juniperus nana*) identifies chemical races and close taxonomic identity of the species, *Planta Medica*, 2006, vol. 72, pp. 850–853.
24. **Garcia, D.,** Zamora, R., Gomez, J.M., and Hodar, J.A., Annual variability in reproduction of *Juniperus communis* L. in a Mediterranean mountain: relationship to seed predation and weather, *Ecoscience*, 2002, vol. 9, no. 2, pp. 251–255.
25. **Garcia, D.,** Zamora, R., Gomez, J.M., Jordano, P., and Hodar, J.A., Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe, Publisher: Wiley Online Library, *Journal of Ecology*, 2000, vol. 88, no. 3, pp. 436–446
26. **Gerard, J.,** Oostermeijer, B., and Knegt, B. De., Genetic population structure of the wind-pollinated, dioecious shrub *Juniperus communis* in fragmented Dutch heathlands, *Plant Species Biology*, 2004, vol. 19, pp. 175–184.
27. **Hojjati, F.,** Zarre, S., and Assadi, M., Isoenzyme diversity and cryptic speciation in *Juniperus excelsa* (Cupressaceae) complex in Iran, *Biochemical Systematics and Ecology*, 2009, vol. 37, pp. 193–200.
28. **Kuser, J.E.,** Sheely, D.L., and Hendricks, D.R., Genetic variation in two ex situ collections of the rare *Metasequoia glyptostroboides* (Cupressaceae), *Silvae Genetica*, 1997, vol. 46, no. 5, pp. 258–264.
29. **Lewandowski, A.,** and Samocko, J., Inheritance and linkage of allozymes in *Juniperus phoenicea* L. (Cupressaceae), *Acta societatis botanicorum poloniae*, vol. 2000, vol. 69, no. 3, pp. 201–205.
30. **Lewandowski, A.,** Boratynski, A., and Mejnartowicz, L., Low level of isoenzyme variation in an island population of *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* (sm. ex sibth.) ball, *Acta societatis botanicorum poloniae*, 1996, vol. 65, no. 3–4, pp. 335–338.
31. **Huh, M.K.,** and Huh, H. W., Genetic diversity and population structure of *Juniperus rigida* (Cupressaceae) and *Juniperus coreana*, *Evolutionary Ecology*, 2000, vol. 14, pp. 87–98.
32. **Pastorino, M.J.,** and Gallo, L.A., Linkage relationships as a useful tool to state interspecific gene homology: case study with isozyme loci in *Auastrocedrus chilensis* (Cupressaceae), *Silvae Genetica*, 2001, vol. 50, no. 5–6, pp. 233–239.
33. **Prakash, S.,** Lewontin, R.C., and Hubby, J.L., A molecular approach to the study of genetic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics*, 1969, vol. 61, pp. 841–858.
34. **Raddi, S.,** and Sumer, S., Genetic diversity in natural *Cupressus sempervirens* L. populations in Turkey, *Biochemical systematics and ecology*, 1999, vol. 27, pp. 799–814.
35. **Vanden-Broeck, An.,** Gruwez, R., Cox, K., Adriaenssens, S., Michalczyk, I.M., and Verheyen K., Genetic structure and seed-mediated dispersal rates of an endangered shrub in a

fragmented landscape: a case study for *Juniperus communis* in northwestern Europe, *BMC Genetics*, 2011, vol. 12. p. 73.

36. **Rudin, D.**, Linkage studies in *Pinus sylvestris* L. – using macro gametophyte allozymes, *Silvae Genetica*, 1978, vol. 27, pp. 1–12.

¹Донецкий ботанический сад НАН Украины

²Дрогобычский государственный педагогический университет им. И. Франка

Получено 14.05.2014

УДК 575.174.015.3:582.477.6(477.83)

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ІЗОФЕРМЕНТІВ *JUNIPERUS COMMUNIS* L. В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Л.О. Калафат¹, О.В. Ніколаєва¹, С.Я. Волошанская²

¹Донецкий ботаничний сад Національної академії наук України

²Дрогобицький державний педагогічний університет ім. І. Франка

Вивчено генетичний контроль ферментів *GOT*, *FDH*, *ACP*, *GDH*, *ADH*, *SOD*, *DIA*, *LAP*, *MDH* в мегагаметофітах насіння *Juniperus communis* L. з природних популяцій в Українських Карпатах. Отримано чітке електрофоретичне розділення для алельних продуктів 19 локусів. Дослідження сегрегації алелів гетерозиготних дерев в цілому підтверджує моногенне успадкування виявлених алозимних варіантів.

Juniperus communis L., ізоферменти, генетичний контроль, Українські Карпати

UDC 575.174.015.3:582.477.6(477.83)

GENETIC CONTROL OF *JUNIPERUS COMMUNIS* L. ISOENZYME SYSTEMS IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

L.A. Kalafat¹, A.V. Nikolaeva¹, S.Ya. Voloshanskaya²

¹Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine

²Drohobytsky State Pedagogical University. Franko

We studied genetic control of *GOT*, *FDH*, *ACP*, *GDH*, *ADH*, *SOD*, *DIA*, *LAP*, *MDH* enzymes in seed megagametophytes of *Juniperus communis* L. from natural populations in the Ukrainian Carpathians. Efficient electrophoretic separation has been determined for allele products at 19 loci. Segregation analysis of the revealed allele variants on the whole confirms their monogenic inheritance.

Juniperus communis L., isozymes, genetic control, Ukrainian Carpathians