

И.В. Макогон

АЛЛОЗИМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ РАСТЕНИЙ *PICEA ABIES* (L.) KARST., РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ В ИНТРОДУКЦИОННОМ НАСАЖДЕНИИ*Picea abies* (L.) Karst., семенная продуктивность, гетерозиготность**Введение**

Изменчивость качественно-количественных характеристик в пределах одного древостоя в связи с аллозимным полиморфизмом растений недостаточно изучена. Об адаптивности части аллозимной изменчивости свидетельствует наблюдаемая в популяциях хвойных связь гетерозиготности с показателями приспособленности [1–6]. Однако подобная связь проявляется не всегда, и объяснением этому может быть то, что она отсутствует или слабо выражена в оптимальных условиях среды, и усиливается в субоптимальных [7].

У хвойных, и в частности ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), пустые семена составляют неотъемлемую и довольно существенную часть урожая [8–10]. Формирование пустых семян исследователи связывают с генотипическими особенностями растений, в частности, уровнем их гетерозиготности [8, 11]. Считается, что пустые семена формируются вследствие гомозиготизации рецессивных эмбриональных леталей [12]. По мнению В. Коски, в популяциях *P. abies* и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) существует некоторый оптимум количества рецессивных леталей, определяемый соотношением самоопыления и перекрестного опыления [13]. И, возможно, более гетерозиготные деревья несут большее количество рецессивных леталей и полулеталей. Не противоречит этому и предположение, основанное на концепции оптимума гетерозиготности [7]. Высокая индивидуальная гетерозиготность, обеспечивая адаптивным преимуществом отдельные особи, может оказаться неблагоприятной для популяции в целом, так как значительное количество выщепляемых генотипов оказывается неадаптивным. В то же время и значительное снижение гетерозиготности ведет к гомотизации и проявлению инбредной депрессии. Об этом свидетельствует установленная коррелятивная связь между индивидуальной гетерозиготностью материнских деревьев и числом нежизнеспособных семян в популяции *P. abies*. Деревья с пониженной и повышенной гетерозиготностью, определенной по шести полиморфным аллозимным локусам, характеризовались избыточным количеством в шишках нежизнеспособных семян, а оптимум полноценных семян был свойственен растениям, гетерозиготным по 2–3 локусам [8]. С этих позиций интересны исследования *P. abies* в условиях интродукции в степной зоне.

Цель и задачи исследований

Цель исследований – определение генетических особенностей деревьев *P. abies*, характеризующихся стабильными отличиями по продуктивности полных и нежизнеспособных (пустых и недоразвитых) семян в условиях интродукции.

Объекты и методики исследований

Насаждение *P. abies* заложено в дендрарии Донецкого ботанического сада в 1977 г. Пятилетние саженцы (≈ 200 растений) были переданы опытно-селекционной станцией декоративных культур (с. Мещерское, Липецкая обл., Россия). На сегодняшний день насаждение насчитывает 60 растений, возрастом ≈ 45 лет. Многолетние исследования (с 2000 по 2013 гг.) семенной продуктивности *P. abies* показали, что в условиях интродукции наблюдается регулярное формирование женских шишек. Урожайные годы (2000, 2003, 2006,

2008 гг.) чередуются с годами среднего урожая (2001 и 2004 гг.) и неурожайными или слабоурожайными (2002, 2005, 2007 гг., 2009–2013 гг.) [14]. Показатели семенной продуктивности в урожайные годы составляют близкие значения [15]. При этом у растений в насаждении незначительно снижается показатель выхода полных семян в сравнении с природной популяцией [16]. На основании пятилетних данных (урожайных лет и года среднего урожая) из общей выборки деревьев с регулярным семеношением выделены две альтернативные группы растений: с высоким процентом полных семян и высоким содержанием пустых и недоразвитых семян [15].

Установлены генотипы этих растений по 19 аллозимным локусам с использованием изоферментов девяти ферментных систем в качестве молекулярно-генетических маркеров. Условия проведения электрофореза ферментов в вертикальных пластинках 7,5%-го полиакриламидного геля подробно описаны ранее [17]. Для альтернативных выборок растений рассчитаны значения основных показателей генетического полиморфизма. В расчетах использовали пакет компьютерных программ: BIOSYS-1 [18], GenAlEx V.6 [19] и Statistica 6.0 [20].

Результаты исследований и их обсуждение

У 20 деревьев *P. abies* в ходе пятилетних исследований стабильно формировалось значительное количество полных семян в расчете на одну шишку (от 58 до 77%). Для 11 деревьев установлен достаточно высокий выход пустых и недоразвитых семян (в 2 раза выше, чем в альтернативной выборке) и меньшее количество полных семян (от 31 до 45%) (рис. 1).

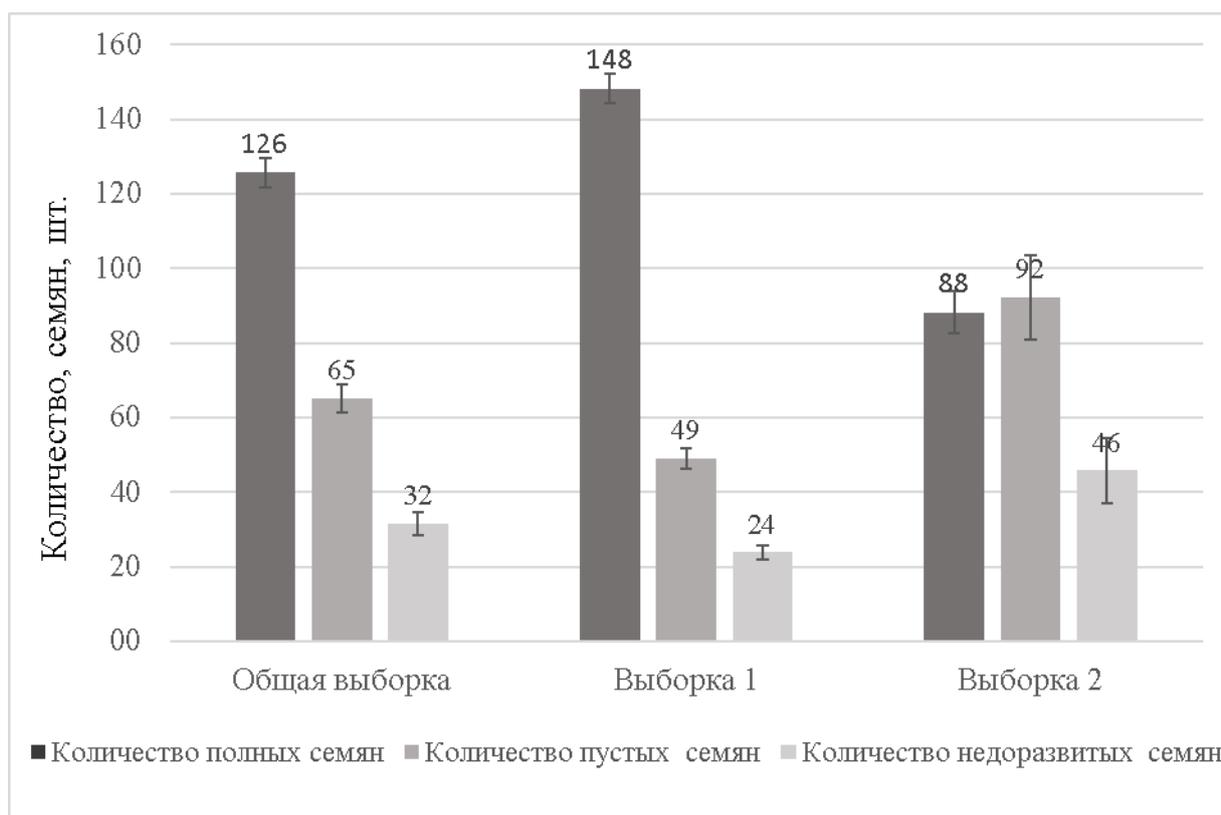


Рис. 1. Среднее количество семян в одной шишке в альтернативных по семенной продуктивности выборках растений *Picea abies* (L.) Karst. в условиях интродукции

Fig. 1. Average number of seeds per cone in alternative (i.e. differing by seed production) Karst. seed samples of *Picea abies* (L.) in conditions of introduction

В альтернативных по семенной продуктивности выборках растений обнаружены отличия в количестве аллелей и генотипов. Наибольшее количество аллелей и генотипов установлено в группе с максимумом полных семян на одну шишку – 35 аллелей и 38 генотипов, в выборке с максимумом пустых и недоразвитых семян – 32 и 36 соответственно.

Анализ аллельной и генотипической гетерогенностей по критерию χ^2 не выявил достоверных отличий ни по одному из полиморфных локусов у сравниваемых выборок растений. Это указывает на однородность генетической структуры деревьев, несмотря на значимые их отличия по показателям семенной продуктивности.

Альтернативные выборки растений отличались по основным показателям генетического полиморфизма (таблица). Отметим, что выборка деревьев с максимумом пустых и недоразвитых семян в два раза меньше выборки с максимумом полных семян. По всей видимости, небольшой численностью этой группы обусловлено более низкое значение доли полиморфных локусов и меньшее среднее число аллелей на локус.

Таблица. Значения основных показателей аллозимного полиморфизма в альтернативных выборках растений *Picea abies* (L.) Karst.

Выборки растений	Количество растений	Доля полиморфных локусов P_{99}	Среднее число аллелей на локус А	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта F
				ожидаемая H_E	наблюдаемая H_o	
Среднее для всей выборки	52	0,632	2,158	0,139±0,009	0,138±0,009	0,007
С максимальным количеством полных семян на одну шишку	20	0,579	1,842	0,129±0,015	0,137±0,015	-0,062
С максимальным количеством пустых, недоразвитых семян на одну шишку	11	0,474	1,684	0,140±0,020	0,158±0,020	-0,128

В то же время у растений с максимальным количеством пустых и недоразвитых семян наблюдается тенденция к увеличению уровня наблюдаемой гетерозиготности в сравнении с альтернативной выборкой и средневывборочным значением. Деревья с высоким выходом полных семян отличаются близким к средневывборочному уровню гетерозиготности.

При распределении всех исследуемых растений по уровню индивидуальной гетерозиготности видно, что 80% деревьев *P. abies* в насаждении имеют уровень наблюдаемой гетерозиготности в пределах от 0,105 до 0,211, т.е. гетерозиготны по 2–3 локусам (рис. 2). Только два растения гетерозиготны по 5 локусам ($H_o = 0,263$). Восемь растений характеризуются низким уровнем гетерозиготности ($H_o = 0,053$), т.е. гетерозиготны по одному локусу, и одно растение гомозиготное.

Однако тесной корреляционной связи между индивидуальной гетерозиготностью деревьев и количеством полных семян не установлено (см. рис. 2). У двух высокогетерозиготных растений количество полных семян составило 36 и 69%. У гомозиготного растения формировалось 59 % полных семян. Подобная тенденция обнаружена и у растений с гетерозиготностью 0,105, 0,158 и 0,211. Количество полных семян в среднем составило 58%, 54% и 59% соответственно.

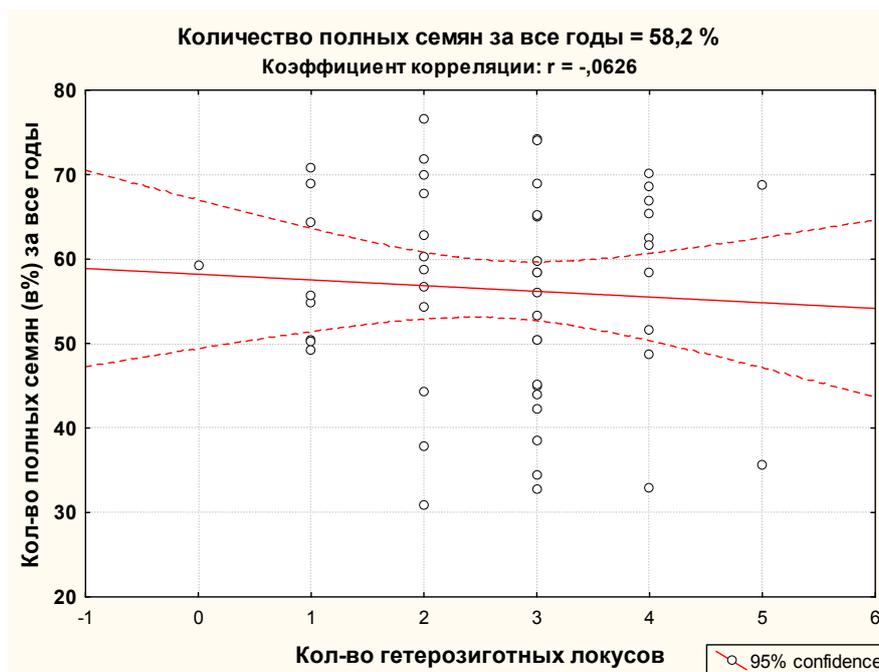


Рис. 2. Распределение растений *Picea abies* (L.) Karst. по количеству полных семян (%) в зависимости от уровня индивидуальной гетерозиготности

Fig. 2. Distribution of plants of *Picea abies* (L.) Karst. by the number of full seeds (%), depending on the level of individual heterozygosity

Полученные данные указывают на адаптивное значение для успешного самовоспроизведения среднего уровня аллозимного полиморфизма. Наличие в древостоях низко- и высокогетерозиготных особей – свидетельство того, что действие естественного отбора непосредственно не направлено против них, что обеспечивает поддержание генного разнообразия. Например, у 85 плюсовых деревьев *P. abies*, индивидуальный уровень гетерозиготности которых был оценен по 24 локусам, наиболее высоким выходом полнозернистых семян характеризовались среднегетерозиготные, меньшим – высокогетерозиготные и наименьшим – низкогетерозиготные деревья [21]. На примере *P. sylvestris* также показано, что с увеличением гетерозиготности от 5 до 25% средняя потенциальная семенная продуктивность линейно возрастает втрое, а фактическая продуктивность полных семян увеличивается вдвое [11]. Анализ роста одно- и трехлетних сеянцев плюсовых деревьев *P. abies* показал, что повышенный уровень гетерозиготности материнских растений, произрастающих в оптимальных условиях, не способствует передаче их наследственных свойств семенному потомству. Для потомства более гомозиготных плюсовых деревьев свойственны высокие показатели роста и более низкая внутрисемейная изменчивость по высоте и числу семядолей. Не выявлено достоверного влияния уровня гетерозиготности на рост потомства у плюсовых деревьев *P. abies*, отобранных в менее оптимальных экологических и ценологических условиях [22].

Можно предположить, что генетические причины пустосемянности связаны не столько с высокой или низкой индивидуальной гетерозиготностью, сколько с наличием леталей и полuletалей в гетерозиготных локусах материнского растения. Переход определенного числа этих генов в гомозиготное состояние у зародышей способствует формированию пустых семян.

Выводы

Растения *P. abies*, отличающиеся стабильно высокой продуктивностью полных семян, имеют близкий к среднему по насаждению уровень гетерозиготности. У растений с высоким

содержанием пустых и недоразвитых семян прослеживается тенденция к увеличению уровня наблюдаемой гетерозиготности. Тесной корреляционной связи между уровнем индивидуальной гетерозиготности и семенной продуктивностью не установлено. Растения со стабильно высокой продуктивностью полных семян и средним уровнем гетерозиготности рекомендованы для размножения *P. abies* в степной зоне семенами местной репродукции.

1. Тихонова И.В. О связи гетерозиготности сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с половым типом и чувствительностью деревьев к воздействию факторов окружающей среды // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, N 4. С. 555–562.
Tikhonova I.V. O svyazi geterozigotnosti sosny obyknovennoy (*Pinus sylvestris* L.) s polovym tipom i chuvstvitelnostyu derevyev k vozdeystviyu faktorov okruzhayushchey sredy [On the relation of heterozygosity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to the sexual type and trees sensitivity to the influence of environmental factors] // Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2015. Vol. 22(4). P. 555–562.
2. Исаков Ю.Н., Кузнецова Н.Ф. Анализ взаимодействия генотип-годы при оценке семенной продуктивности сосны обыкновенной // Проблемы лесоведения и лесоводства (Ин-ту леса НАН Беларуси – 75 лет): сб. науч. тр. ИЛ НАН Беларуси. Вып. 63. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2005. С. 201–203.
Isakov Yu.N., Kuznetsova N.F. Analiz vzaimodeystviya genotip-gody pri otsenke semennoy produktivnosti sosny obyknovennoy [Analysis of the genotype-years correlation in assesment of seed production in Scots pine] // Problemy lesovedeniya i lesovodstva (In-tu lesa NAN Belarusi – 75 let): sb. nauch. tr. IL NAN Belarusi. N 63. Gomel: IL NAN Belarusi, 2005. P. 201–203.
3. Калнин В.В., Калнина О.В. Изучение связи различных компонент морфологической изменчивости с гетерозиготностью аллозимных локусов. Обоснование общего подхода и анализ внутривыборочной компоненты // Генетика. 1991. Т. 27, N 7. С. 1212–1228.
Kalnin V.V., Kalnina O.V. Izuchenie svyazi razlichnykh komponent morfologicheskoy izmenchivosti s geterozigotnostyu allozimnykh lokusov. Obosnovanie obshchego podkhoda i analiz vnutrivyborochnoy komponenty [Study of the relationship of various components of morphological variability with heterozygosity of allozyme loci. Substantiation of the general approach and analysis of the in-sample component] // Genetika. 1991. Vol. 27(7). P. 1212–1228.
4. *Hosius B., Bergmann F., Konnert M., Henkel W.* A concept for seed orchards based on isoenzyme gene markers // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 131. P. 143–152.
5. *Bush M.R., Smouse P.E.* Evidence for the adaptive significance of allozymes in forest trees // New Forests. 1992. N 6. P. 179–196.
6. *Lagercrantz U., Ryman N.* Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation // Evolution. 1990. Vol. 44(1). P. 38–53.
7. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях; [3-е изд.]. Москва: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
Altukhov Yu.P. Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh; [3-e izd.]. [Genetic processes in populations; [3rd ed.]. Moscow: IKTs «Akademkniga», 2003. 431 p.
8. Алтухов Ю.П., Гафаров Н.И., Крутовский К.В., Духарев В.А. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). Сообщение III. Корреляция между уровнем индивидуальной гетерозиготности и относительным количеством нежизнеспособных семян // Генетика. 1986. Т. 22, N 12. С. 2825–2830.
Altukhov Yu.P., Gafarov N.I., Krutovskiy K.V., Dukharev V.A. Allozimnyi polimorfizm v prirodnoy populyatsii eli evropeyskoy (*Picea abies* (L.) Karst.). Soobshchenie III. Korrelyatsiya mezhdou urovnem individualnoy geterozigotnosti i otnositelnym kolichestvom

nezhiznesposobnykh semyan [Allozyme polymorphism in a natural population of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). IIIrd communication. Correlation between the level of individual heterozygosity and the relative number of non-viable seeds // *Genetika*. 1986. Vol. 22(12). P. 2825–2830.

9. *Кочкаръ Н.Т.* Определение спелости семян ели // *Лесное хоз-во*. 1977. N 4. С. 59–60.
Kochkar N.T. Opredelenie spelosti semyan eli [Determination of ripeness of spruce seeds] // *Lesnoe khoz-vo*. 1977. N 4. P. 59–60.
10. *Некрасова Т.П.* Изменчивость числа семян в шишках сосны от опыления // *Лесоведение*. 1986. N 1. С. 38–42.
Nekrasova T.P. Izmenchivost chisla semyan v shishkakh sosny ot opyleniya [The variability of the number of seeds in pine cones obtained by pollination] // *Lesovedenie*. 1986. N 1. P. 38–42.
11. *Духарев В.А., Романовский М.Г., Рябоконтъ С.М.* Гетерозиготность и семенная продуктивность особей сосны обыкновенной // *Лесоведение*. 1987. N 2. С. 87–90.
Dukharev V.A., Romanovskiy M.G., Ryabokon S.M. Geterozigotnost i semennaya produktivnost osobey sosny obyknovennoy [Heterozygosity and seed production of individuals of Scots pine] // *Lesovedenie*. 1987. N 2. P. 87–90.
12. *Koski V.* Embryonic lethals and empty seeds in *Picea abies* and *Pinus silvestris* // *Commun. Inst. Forest Fenn*. 1971. Vol. 75(3). P. 1–30.
13. *Коски В.* Пустые семена – часть выраженного генетического груза // *Матер. 1-го Всесоюзного симпозиума. Том 2. Новосибирск: Наука. Сибир. отделение*. 1973. С. 23–30.
Koski V. Pustye semena – chast vyrazhennogo geneticheskogo gruzha [Empty seeds – part of the expression of genetic load] // *Mater. 1-go Vsesoyuznogo simpoziuma. Tom 2. Novosibirsk: Nauka. Sibir. otdelenie*. 1973. P. 23–30.
14. *Коршиков И.И., Макогон И.В.* Генетические особенности неравноценных по стабильности формирования урожая шишек деревьев ели европейской // *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*. 2010. Т. 8, N 2. С. 238–242.
Korshikov I.I., Makogon I.V. Geneticheskie osobennosti neravnotsennykh po stabilnosti formirovaniya urozhaya shishek derevyev eli evropeyskoy [Genetic peculiarities of Norway spruce trees not equivalent in terms of stability of cone crop formation] // *Visnyk Ukrainського товариства genetykiv i selektsioneriv*. 2010. Vol. 8(2). P. 238–242.
15. *Макогон И.В., Привалихин С.Н.* Семенная продуктивность *Picea abies* (L.) Karst. в условиях интродукции в степной зоне Украины // *Промышленная ботаника*. 2013. Вып. 13. С. 228–234.
Makogon I.V., Privalikhin S.N. Semennaya produktivnost *Picea abies* (L.) Karst. v usloviyakh introduktsii v stepnoy zone Ukrainy [Seed productivity of *Picea abies* (L.) Karst. in conditions of introduction in the steppe zone of Ukraine] // *Promyshlennaya botanika*. 2013. N 13. P. 228–234.
16. *Макогон И.В., Привалихин С.Н.* Сравнительный анализ семенной продуктивности *Picea abies* (L.) Karst. в естественном и искусственном древостоях // *Промышленная ботаника*. 2010. Вып. 10. С. 106–109.
Makogon I.V., Privalikhin S.N. Sravnitelnyi analiz semennoy produktivnosti *Picea abies* (L.) Karst. v estestvennom i iskusstvennom drevostoyakh [Comparative analysis of seed productivity of *Picea abies* (L.) Karst. in natural and artificial stands] // *Promyshlennaya botanika*. 2010. N 10. P. 106–109.
17. *Коршиков И.И., Привалихин С.Н.* Популяционно-генетическая структура ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в Украинских Карпатах // *Генетика*. 2007. Т. 43, N 12. С. 1627–1636.
Korshikov I.I., Privalikhin S.N. Populyatsionno-geneticheskaya struktura eli evropeyskoy (*Picea abies* (L.) Karst.) v Ukrainskikh Karpatakh [Population and genetic structure of

- Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the Ukrainian Carpathians // *Genetika*. 2007. Vol. 43 (12). P. 1627–1636.
18. *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. Vol. 72(4). P. 281–283.
19. *Peakall R.*, Smouse P.E. GenAlex 6: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes*. 2006. Vol. 6. P. 288–295.
20. *Боровиков В.П.* *Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. 2-е изд.* СПб.: Питер, 2003. 688 с.
Borovikov V.P. *Statistica. Iskusstvo analiza dannykh na kompyutere [Statistica. The art of analyzing data on a computer]. 2-е изд.* SPb.: Piter, 2003. 688 p.
21. *Авдеев Э.А.*, Голиков А.М. Влияние уровня гетерозиготности на репродуктивную и наследственную неравноценность плюсовых деревьев ели европейской // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе: матер. междунар. науч. конф. (Гомель, 8–10 сентября 2009 г.). Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2009. С. 19–23.
Avdeev E.A., Golikov A.M. Vliyanie urovnya geterozigotnosti na reproductivnuyu i nasledstvennuyu neravnotsennost plyusovykh derevev eli evropeyskoy [Impact of heterozygosity on reproductive and genetic disparity of plus trees of Norway spruce] // *Sovremennoe sostoyanie, problemy i perspektivy lesovosstanovleniya i lesorazvedeniya na genetiko-selektsionnoy osnove: mater. mezhdunar. nauch. konf. (Gomel, 8–10 sentyabrya 2009 g.)*. Gomel: In-t lesa NAN Belarusi, 2009. P. 19–23.
22. *Голиков А.М.* Рост и формовая структура потомства ели европейской в зависимости от гетерозиготности деревьев и условий произрастания // *Лесоведение*. 2007. N 4. С. 51–58.
Golikov A.M. Rost i formovaya struktura potomstva eli evropeyskoy v zavisimosti ot geterozigotnosti derevev i usloviy proizrastaniya [Growth and form structure of Norway spruce, depending on the heterozygosity of trees and growth conditions] // *Lesovedenie*. 2007. N 4. P. 51–58.

Государственное учреждение
«Донецкий ботанический сад»

Поступила: 20.04.2017

УДК 575:582.475.2

АЛЛОЗИМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ РАСТЕНИЙ *PICEA ABIES* (L.) KARST., РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ В ИНТРОДУКЦИОННОМ НАСАЖДЕНИИ

И.В. Макогон

Государственное учреждение «Донецкий ботанический сад»

Растения *Picea abies* (L.) Karst., отличающиеся стабильно высокой продуктивностью полных семян, имеют близкий к среднему для насаждения уровень гетерозиготности. У растений с высоким содержанием пустых и недоразвитых семян прослеживается тенденция к увеличению уровня наблюдаемой гетерозиготности. Корреляционной связи между уровнем индивидуальной гетерозиготности и семенной продуктивностью не установлено.

Ключевые слова: *Picea abies* (L.) Karst., семенная продуктивность, гетерозиготность

UDC 575:582.475.2

ALLOZYME POLYMORPHISM OF THE PLANTS OF *PICEA ABIES* (L.) KARST.,
DIFFERENT IN TERMS OF SEED PRODUCTION IN THE INTRODUCED PLANTATIONS

I.V. Makogon

Public Institution «Donetsk Botanical Garden»

The plants of *Picea abies* (L.) Karst. with a stable high yield of full grain seeds had a level of heterozygosity close to the average in the plantation. The plants with a high content of empty and underdeveloped seeds show tendency to increased level of observed heterozygosity. No correlation between the level of individual heterozygosity and seed production was revealed.

Key words: *Picea abies* (L.) Karst., seed production, heterozygosity