

Н.Н. Морозова, Я.В. Пирко

СВЯЗЬ АЛЛОЗИМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ФАКТИЧЕСКОЙ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ У ПИХТЫ БЕЛОЙ (*ABIES ALBA* MILL.) ИЗ УКРАИНСКИХ КАРПАТ*Abies alba* Mill., фактическая семенная продуктивность, гетерозиготность, Украинские Карпаты

Одной из важнейших проблем генетики и селекции растений является поиск взаимосвязей между хозяйственно-ценными полигенно наследуемыми количественными и моногенными качественными признаками. Особенно актуальным представляется поиск связей между уровнем генетической (аллозимной) изменчивости и семенной продуктивностью в природных популяциях видов хвойных, что может быть использовано в дальнейшем при селекции и в искусственном лесовосстановлении. У хвойных подобные исследования уже ранее проведены для видов родов *Pinus* L. и *Picea* Dietr. [1, 2, 4]. Представители же рода *Abies* Mill., в частности коренной в Украине вид – пихта белая (*Abies alba* Mill.), в этом отношении остаются малоизученными.

Целью работы был поиск взаимосвязи у *A. alba* между генотипическими особенностями растений и их семенной продуктивностью в расчете на одну женскую шишку.

Объектом исследования служили 50 деревьев пихты белой из природной популяции, расположенной в Украинских Карпатах (Ивано-Франковская область Осмолодское лесничество). Возраст деревьев составил приблизительно 170 лет. У изучаемых растений определяли потенциальную (общее количество семян) и фактическую (доля полномерных семян от общего количества) семенную продуктивность в расчете на одну шишку. На основании полученных данных изученные деревья были разделены на четыре группы: с высокой (доля полномерных семян составляет 0,74–0,83), средней (0,53–0,73), низкой (0,43–0,52) и очень низкой (0,30–0,37) фактической семенной продуктивностью. Для определения генотипа растений использовали в качестве молекулярно-генетических маркеров изоферменты 10 ферментных систем. Экстрагируемые из гаплоидных эндоспермов семян ферменты разделяли методом электрофореза в вертикальных пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля. Статистическую обработку морфометрических данных проводили по Г.Ф. Лакину [5], а генетических – используя компьютерную программу BIOSYS-1 [9].

У *A. alba* женская шишка представлена фертильным, нефертильным (стерильным) и переходным слоями семенных чешуй. Стерильный слой находится в базальной и апикальной частях шишки и содержит неотделяющиеся от чешуй крылатки. Фертильный слой обычно расположен в средней части шишки, где представлены полномерные нормально сформированные семена. В переходном же слое, между стерильным и фертильным, находятся чешуи с неполномерными семенами (их размер без крылатки обычно составляет до 5 мм), образование которых, возможно, связано с партеноспермией [6, 7]. В семенном воспроизводстве пихты белой могут принимать участие только семена из фертильного слоя шишки, то есть полномерные.

Выделенные группы деревьев с различной фактической семенной продуктивностью достоверно не различались между собой по общему количеству чешуй в женской шишке, количеству стерильных чешуй, а также по общему количеству семян всех категорий (табл. 1). В шишках изученных растений пихты белой среднее количество чешуй составило 158,7 штук, из них на долю фертильных приходилось 70,1%, переходных 19,8%, а стерильных 10,1%. Общее количество семян в одной шишке в среднем составило 284,5 штук. Количество полномерных

Таблица 1. Потенциальная и фактическая семенная продуктивность различных групп деревьев *Abies alba* Mill.

Фактическая семенная продуктивность	Количество деревьев, шт.	Показатель	Количество чешуй в одной шишке, штук				Количество семян в одной шишке, штук		
			общее	фертильные	переходные	стерильные	общее	полномерные	неполномерные
Высокая	24	M±m CV%	158,0±3,8 12,0	122,8±3,0 9,4	21,8±1,5 33,2	13,3±1,3 46,9	288,4±7,1 12,0	245,1±6,1 12,1	43,3±2,9 33,0
Средняя	22	M±m CV%	158,2±4,5 13,2	107,0±3,3 9,6	32,9±2,2 31,2	18,4±1,9 47,4	278,6±7,4 12,4	213,5±6,5 14,3	65,2±4,4 31,4
Низкая	2	M±m CV%	159,0±6,0 5,3	78,0±1,0 0,9	64,5±0,5 1,1	16,5±7,5 64,3	284,0±4,0 2,0	155,5±2,5 2,3	128,5±4,0 1,7
Очень низкая	2	M±m CV%	172,5±12,5 10,2	55,0±2,0 1,6	96,0±21,0 30,9	21,5±10,5 69,1	302,0±46,0 21,5	110,0±4,0 5,1	192,0±42 30,9
В целом для популяции	50	M±m CV%	158,7±2,7 12,1	111,3±3,0 19,1	31,4±2,6 59,5	16,0±1,1 50,4	284,5±4,9 12,2	222,2±6,0 19,1	62,3±5,3 60,0

Примечание: M±m – среднее арифметическое ± ошибка; CV – коэффициент вариации признака.

Таблица 2. Значения основных показателей генетического полиморфизма в группах деревьев *Abies alba* Mill. с разной фактической семенной продуктивностью

Фактическая семенная продуктивность	Количество деревьев, шт.	Доля полиморфных локусов (P ₉₉)	Среднее число генотипов на локус (P _k)	Среднее число аллелей на локус (A)	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта (F)
					ожидаемая (He)	наблюдаемая (Ho)	
Высокая	24	0,476	1,904	1,619	0,122±0,012	0,141±0,011	-0,156
Средняя	22	0,524	1,904	1,619	0,124±0,012	0,115±0,012	0,073
Низкая	2	0,190	1,143	1,238	0,089±0,033	0,145±0,024	-0,629
Очень низкая	2	0,286	1,286	1,333	0,119±0,040	0,167±0,038	-0,403
В целом для популяции	50	0,619	2,190	1,810	0,124±0,008	0,130±0,008	-0,048

семян в шишках у изучаемых растений варьировало от 110 до 245 штук, составив в среднем 222,2 семени. На долю полномерных семян в шишке приходилось 78,1% от их общего количества. Количество неполномерных семян в шишках пихты белой изменялось в пределах от 43,3 до 192 штук. Все выделенные нами группы растений существенно различались по количеству фертильных и переходных чешуй, полномерных и неполномерных семян.

У выделенных групп деревьев с различной фактической семенной продуктивностью обнаружены различия в значениях основных показателей генетического полиморфизма (табл. 2). Так, доля полиморфных локусов по 99%-ному критерию (P_{99}) у изученных групп варьировала от 19 до 52%, составив в целом для вида 62%. Наибольшим этот показатель оказался у выборки деревьев со средним уровнем фактической семенной продуктивности – 52,4%. Наименьшее количество полиморфных локусов в геноме растений отмечено у деревьев с низкой и очень низкой фактической семенной продуктивностью, соответственно 19,0% и 28,6%. Эти же деревья были представлены меньшим аллельным и генотипическим разнообразием, что, вероятно, связано с малочисленностью этих выборок. Достоверных различий между выборками деревьев в значениях наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности не обнаружено, хотя можно отметить, что у наиболее представленных выборок отличия в наблюдаемой гетерозиготности составили 22,6%. Проведенный анализ наиболее репрезентативных групп (высокий и средний уровень фактической семенной продуктивности) на соблюдение в них равновесия Харди-Вайнберга показал недостаток гетерозигот по локусу *Got-2* в выборке деревьев со средней и их избыток в локусе *Asp-2* у выборки с высокой фактической семенной продуктивностью. Причем, у деревьев этой группы наблюдается 15,6%-ный избыток, а у деревьев со средней фактической семенной продуктивностью – недостаток гетерозиготных генотипов, о чем свидетельствует значение индекса фиксации Райта (см. табл.2). У особей с низким и очень низким выходом полномерных семян уровни наблюдаемой гетерозиготности оказались наибольшими. Хотя доля полномерных семян в урожае пихты белой зависит от многих факторов, играющих определенную роль при опылении и оплодотворении, тем не менее, прослеживается закономерность, ранее установленная для других видов хвойных [1, 2]: с увеличением индивидуальной гетерозиготности особей повышается в их урожае доля нежизнеспособного потомства. У пихты белой – это неполномерные семена.

Различались изучаемые выборки растений и по количеству редких аллелей. Так, в выборке деревьев с высокой семенной продуктивностью отмечено три, не встречающиеся в других группах растений, редкие аллели. У деревьев со средней семенной продуктивностью таких аллелей также оказалось три. Аллель, который не встречался в других выборках, был отмечен в выборке деревьев с очень низкой семенной продуктивностью. Анализ гетерогенности частот аллелей и генотипов, проведенный по совокупности выборок с использованием стандартного χ^2 -теста [3], показал наличие достоверных отличий по частотам аллелей и генотипов в локусе *Got-3*. При попарном сравнении наиболее репрезентативных выборок (с высокой и средней фактической семенной продуктивностью) по частотам аллелей и генотипов достоверных отличий не было обнаружено и генетическая дистанция Нея (1972) [8] между ними оказалась очень низкой, составив всего 0,002.

В целом можно сделать вывод, что между выборками деревьев с высоким и средним уровнем фактической семенной продуктивности генетические различия не очень существенны. Эти отличия были обнаружены при сравнении групп деревьев с низкой и очень низкой семенной продуктивностью. Однако количество этих деревьев в изучаемой популяции малочисленно, поэтому весьма проблематично интерпретировать полученные результаты. Необходимы дальнейшие исследования взаимосвязи семенной продуктивности пихты белой с генотипическими особенностями растений за счет увеличения выборок деревьев с низкой и очень низкой фактической семенной продуктивностью путем привлечения для анализа растений из других популяций пихты белой в Украинских Карпатах.

1. Алтухов Ю.П., Гафаров Н. Н., 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, № 12. – С. 2825–2830.
2. Духарев В. А., Романовский М. Г., Рябоконт С. М. Гетерозиготность и семенная продуктивность особей сосны обыкновенной // Лесоведение. – 1987. – № 2. – С. 87–90.
3. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
4. Коршиков И. И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. – Киев: Наук. думка, 1996. – 272 с.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк. – 1973. – 343 с.
6. Морозова Н.Н. Семенная продуктивность *Abies alba* Mill. в природных популяциях Украинских Карпат // Промышленная ботаника. – 2002. – Вып. 2. – С. 211–214.
7. Некрасова Т.П. Партеноспермия и партеноколония у пихты сибирской // Изв. Сиб. Отд. АН СССР. Сер. Биол. науки, 1978. – Вып. 2, №10. – С. 100–103.
8. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. – 1972. – 106. – P. 283–292.
9. 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.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 17.03.2003

УДК 581.15:581.141:582.475.2

Связь аллозимной изменчивости и фактической семенной продуктивности у пихты белой (*Abies alba* Mill.) из Украинских Карпат / Н.Н. Морозова, Я.В. Пирко // Промышленная ботаника. – 2003. – Вып. 3. – С. 104–107.

Изучались генетические особенности групп деревьев *Abies alba* Mill. с различной фактической семенной продуктивностью. Не отмечено четкой взаимосвязи между выходом полномерных семян и некоторыми генетическими показателями. При сравнении изученных групп деревьев не обнаружено достоверных различий в значениях наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности. Хотя у наиболее представительных выборок (с высокой и средней фактической семенной продуктивностью) отличия в наблюдаемой гетерозиготности составили 22,6%, у группы деревьев с высокой семенной продуктивностью наблюдается 15,6%-ный избыток, а у группы деревьев со средней фактической семенной продуктивностью – недостаток гетерозиготных генотипов. Растения с низкой и очень низкой семенной продуктивностью имели наименьшее количество полиморфных локусов (19,0% и 28,6%), а также были представлены меньшим аллельным и генотипическим разнообразием.

UDC 581.15:581.141:582.475.2

Relationship of allozyme variation and the actual seed production of *Abies alba* Mill. in the Ukrainian Carpathians / N.N. Morozova, Ya.V. Pirko // Industrial botany. – 2003. – V. 3. – P. 104–107.

Genetic peculiarities of the groups of *Abies alba* Mill. trees with the different actual seed productivity were studied. No pronounced interrelation between the number of full-sized seeds and some genetic indices was noted. When comparing the studied groups of trees there were no valid differences in the values of the observed and expected heterozygosity. Though the differences in the observed heterozygosity were 22,6% for the most representative (with a high and medium actual seed production) samples, a 15,6% surplus of heterozygous genotypes was indicated in the group of trees with a high seed productivity, the deficiency of heterozygous genotypes being characteristic of the trees groups with the average seed production. Plants with a low and a very low productivity had the least amount of polymorphic loci (19,0 % and 28,6 %) and were reported to have the least allele and genotypic diversity.