

И.И. КОРШИКОВ, Е.А. МУДРИК, Н.С. ТЕРЛЫГА
Донецкий ботанический сад НАН Украины, Донецк

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ЗАРОДЫШЕЙ СЕМЯН У ДЕРЕВЬЕВ С РАЗНОЙ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ В ПОПУЛЯЦИИ СОСНЫ КРЫМСКОЙ (*PINUS PALLASIANA* D. DON) В КРЫМУ



*Проведен сравнительный анализ аллозимной изменчивости по десяти полиморфным локусам выборки зародышей семян и материнских растений с существенными отличиями в продуктивности полных и пустых семян в популяции *Pinus pallasiana* D. Don в Крыму. Установлено, что в семенном потомстве растений выделенных выборок в полной мере воспроизводится аллельное разнообразие, однако генотипическая структура смещена из-за недостатка гетерозигот.*

© И.И. КОРШИКОВ, Е.А. МУДРИК, Н.С. ТЕРЛЫГА. 2005

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2005. № 2

Введение. Для популяций многих бисексуально размножающихся видов растений характерны высокие индивидуальные отличия в семенной продуктивности. Как показывают многолетние наблюдения за отдельными деревьями в клоновых плантациях, насаждениях и популяциях видов рода *Pinus* L., эти индивидуальные отличия, как правило, сохраняются в разные по урожайности годы [1–4]. Отбор в естественных и искусственных лесонасаждениях деревьев, отличающихся стабильно повышенной продуктивностью фертильной пыльцы и полнозернистых семян — одно из главных генетико-селекционных условий создания высокопродуктивных лесосеменных плантаций хозяйственно ценных пород.

Семенная продуктивность растений зависит как от их генетических особенностей [5, 6], так и от условий внешней среды, влияющих на процесс опыления семян [1, 4]. В древостоях хвойных встречаются постоянные «самоопылители» и «перекрестники» [7], а также растения с повышенной и пониженной продуктивностью полных и нежизнеспособных (пустых и недоразвитых) семян [1]. Возникает вопрос: какой вклад в формирование генетической структуры последующих демографических элементов популяции вносят индивидумы с генетически предопределенной повышенной или пониженной продуктивностью полноценных и пустых семян. Генетические особенности деревьев с разной семенной продуктивностью, их систему скрещивания, а также степень воспроизводства у зародышей семян генетической структуры материнских растений можно успешно выяснить, используя изоферменты в качестве молекулярно-генетических маркеров. Параллельный электрофорез ферментов из эндоспермов и зародышей семян позволяет точно определить названные параметры [5, 7, 8].

Цель работы — сравнительный анализ генетической гетерогенности зародышей и выяснение особенностей системы скрещивания у растений с высокой и низкой продуктивностью полнозернистых и нежизнеспособных семян в популяции сосны крымской.

Материалы и методы. В ходе самостоятельной экспедиции были собраны женские шишки с 92 деревьев 80–100-летнего возраста в популяции *Pinus pallasiana* D. Don, находящейся на горном макросклоне возле поселка Никита в Крыму. Измеряли линейные параметры 10–20 шишек с каждого дерева, анализировали общее количество чешуй, а также число полных, пустых и недо-

Линейные размеры шишек, количество чешуй и семян в них, доля перекрестного опыления у выборок продуктивностью полнозернистых и нежизнеспособных семян в популяции сосны

Выборка растений по продуктивности семян	Линейные размеры шишки, мм		Количество чешуй, шт.	
	длина	ширина	общее	фертильных
Общая популяционная	66,37 ± 1,09	32,31 ± 0,87	78,64 ± 2,01	38,75 ± 1,06
Максимум полных	67,57 ± 0,41	33,67 ± 0,18	86,64 ± 1,40	42,13 ± 0,43
Минимум полных	60,13 ± 0,50	29,65 ± 0,23	65,13 ± 1,29	34,96 ± 0,72
Максимум пустых	66,78 ± 0,50	32,79 ± 0,25	82,50 ± 2,11	40,57 ± 0,48
Минимум пустых	65,53 ± 0,61	31,93 ± 0,33	76,94 ± 1,46	37,72 ± 0,62

развитых семян в фертильном ярусе. На основе этих данных рассчитывали семенную продуктивность и опыленность семяпочек [9]. В результате были выделены непересекающиеся выборки растений с максимальным или минимальным количеством полных или пустых семян (табл. 1).

В качестве молекулярно-генетических маркеров генотипа материнского дерева и зародышей его семян применяли изоферменты шести ферментных систем: глутаматдегидрогеназу (GDH), глутаматоксалоацетаттрансаминазу (GOT), супероксиддисмутазу (SOD), кислую фосфатазу (ACP), лейцинаминопептидазу (LAP) и малатдегидрогеназу (MDH). Электрофорез ферментов, экстрагируемых отдельно из эндосперма и зародыша каждого семени, проводили параллельно в вертикальных пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля. Условия экстракции ферментов, их электрофоретического разделения, гистохимического окрашивания, номенклатура локусов и аллелей подробно описаны в предыдущей нашей работе [10]. У каждого дерева анализировали по восемь эндоспермов и зародышей семян. По результатам электрофореза были определены частоты аллелей и генотипов десяти идентифицируемых полиморфных локусов в выборках растений и зародышей семян, а также частоты аллелей в пуле отцовских гамет зародышей. Аллельную и генотипическую гетерогенность материнских растений и зародышей семян, аллельную гетерогенность отцовских гамет оценивали с помощью χ^2 -теста. Мультилокусную оценку системы скрещивания проводили на основе анализа изменчивости трех локусов (Gdh, Got-2 и Got-3) у зародышей семян, вычисляя стандартный коэффициент доли перекрестного опыления (t_m) у изучаемых выборок растений. Расчеты

проводились в программах BIOSYS-1 [11] и MLTR [12].

Результаты исследований и их обсуждение. Выделенные выборки растений существенно различались между собой, а также в сравнении с общепопуляционной характеристикой не только по показателям продуктивности семян. Так, например, растения с высокой и низкой продуктивностью полных семян существенно отличались как по их количеству, так и по линейным размерам шишек, общему числу в них чешуй, включая продуктивные, а также по фактическому наличию пустых и недоразвитых семян (табл. 1). Для низкопродуктивных растений характерны меньшие значения этих показателей, за исключением количества пустых и недоразвитых семян. Эти растения в 2,2 раза уступают высокопродуктивным деревьям по количеству полных семян в шишках, но превосходят их в 2,8 и 2,2 раз соответственно по количеству пустых и недоразвитых семян. Растения с высокой продуктивностью пустых семян существенно превосходили по этому показателю деревья трех других выборок, в частности, альтернативную в 7,4 раза и в 4 раза — растения с высокой продуктивностью полных семян.

У выборок растений с высоким количеством полных или пустых семян в шишках показатели доли опыленных фертильных семяпочек [9] были очень близкими — 84,7 и 85 % соответственно. Опыленных семяпочек у растений с минимальным количеством пустых или полных семян было меньше в сравнении с предыдущими выборками на 10—11 %. Максимальный уровень перекрестного опыления согласно значениям t_m был свойствен растениям с минимальным количеством полных семян в шишках (табл. 1). Растения с максимумом пустых семян в сравнении с

растений с высокой и низкой крымской в Крыму

Таблица 1

	Количество семян, шт.			Коэффициент перекрестного опыления, t_n
	полных	пустых	недоразвитых	
	46,25 ± 2,03	8,70 ± 1,07	5,57 ± 0,65	0,657 ± 0,056
	61,71 ± 0,79	5,16 ± 0,33	4,51 ± 0,35	0,731 ± 0,102
	28,14 ± 0,93	14,30 ± 1,24	9,98 ± 1,13	0,782 ± 0,105
	43,31 ± 1,27	20,74 ± 1,15	5,09 ± 0,54	0,605 ± 0,104
	46,83 ± 0,91	2,80 ± 0,19	6,16 ± 0,43	0,658 ± 0,147

общепопуляционным уровнем и выборкой растений с максимальной продуктивностью полных семян характеризовались меньшей долей перекрестного опыления на 5,2 и 12,6 % соответственно. По всей видимости, избыточное образование пустых семян в шишках у растений *P. pallasiana* может быть связано как с повышенным частоты самоопыления (максимум пустых), так и с перекрестным опылением семяпочек пыльцой, вероятно, несущей летальные гены (минимум полных семян).

Таблица 2

Состав и частоты аллелей, средний уровень гетерозиготности в выборках зародышей (Зс) и материнских растений (Мр) с разной семенной продуктивностью в горной популяции сосны крымской в Крыму

Лocus	Аллель	Во всей популяции		Альтернативные выборки растений по продуктивности семян							
				полных				пустых			
				максимум		минимум		максимум		минимум	
		Мр	Зс	Мр	Зс	Мр	Зс	Мр	Зс	Мр	Зс
Gdh	0,90	0,021	0,007	0,023	0,014	0	0,005	0,038	0,014	0,033	0,008
	1,00	0,957	0,970	0,932	0,966	1,000	0,985	0,962	0,972	0,967	0,992
	1,12	0,022	0,023	0,045	0,020	0	0,010	0	0,014	0	0
Got-1	H ₀	0,076	0,064	0,136	0,068	0	0,029	0,077	0,058	0,067	0,017
	0,90	0,005	0,003	0	0	0	0	0	0	0,033	0,017
	1,00	0,995	0,997	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,967	0,983
Got-2	H ₀	0,010	0,012	0	0	0	0	0	0	0,067	0,033
	0,83	0,484	0,547	0,477	0,528	0,462	0,490	0,538	0,606	0,500	0,500
	1,00	0,516	0,453	0,523	0,472	0,538	0,510	0,462	0,394	0,500	0,500
Got-3	H ₀	0,511	0,410	0,500	0,409	0,462	0,324	0,308	0,365	0,733	0,400
	0,60	0,016	0,008	0,023	0,017	0	0	0	0	0	0
	1,00	0,908	0,930	0,886	0,906	1,000	1,000	0,962	0,971	0,800	0,838
Sod-4	H ₀	0,076	0,062	0,091	0,077	0	0	0,038	0,029	0,200	0,162
	1,00	0,989	0,999	0,977	0,997	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	1,08	0,011	0,001	0,023	0,003	0	0	0	0	0	0
Acp	H ₀	0,022	0,003	0,045	0,006	0	0	0	0	0	0
	0,94	0,163	0,133	0,182	0,170	0,231	0,187	0,154	0,135	0,133	0,087
	0,97	0,022	0,012	0,045	0,026	0,038	0,010	0,038	0,014	0	0
Lap-1	H ₀	0,043	0,060	0,045	0,085	0,038	0,058	0,077	0,067	0,033	0,025
	1,00	0,772	0,795	0,728	0,719	0,693	0,745	0,731	0,784	0,834	0,888
	1,02	0,043	0,060	0,045	0,085	0,038	0,058	0,077	0,067	0,033	0,025
Lap-2	H ₀	0,456	0,172	0,545	0,267	0,615	0,183	0,538	0,106	0,333	0,092
	0,95	0,038	0,048	0,045	0,048	0,115	0,111	0,038	0,077	0	0
	1,00	0,935	0,925	0,932	0,929	0,885	0,889	0,924	0,909	0,933	0,942
Mdh-2	H ₀	0,109	0,091	0,136	0,085	0,077	0,048	0,154	0,125	0,133	0,083
	1,05	0,027	0,027	0,023	0,023	0	0	0,038	0,014	0,067	0,058
	1,00	0,935	0,925	0,932	0,929	0,885	0,889	0,924	0,909	0,933	0,942
Mdh-3	H ₀	0,109	0,091	0,136	0,085	0,077	0,048	0,154	0,125	0,133	0,083
	0,96	0,005	0,003	0	0	0	0	0	0	0	0
	1,00	0,652	0,670	0,568	0,631	0,769	0,774	0,808	0,769	0,633	0,638
Mdh-3	H ₀	0,011	0,003	0	0	0,038	0,014	0	0	0,033	0,004
	1,00	0,919	0,919	0,955	0,938	0,924	0,909	0,962	0,947	0,800	0,879
	1,05	0,065	0,047	0,045	0,045	0	0,005	0,038	0,034	0,167	0,100
Mdh-3	H ₀	0,162	0,107	0,091	0,114	0,154	0,087	0,077	0,106	0,400	0,108
	1,00	0,989	0,996	0,977	0,991	1,000	1,000	0,962	0,986	1,000	1,000
	1,08	0,011	0,004	0,023	0,009	0	0	0,038	0,014	0	0
Mdh-3	H ₀	0,024	0,007	0,045	0,017	0	0	0,077	0,029	0	0
	1,12	0,011	0,006	0	0	0	0	0,038	0,029	0	0
	1,15	0,332	0,315	0,432	0,369	0,234	0,226	0,154	0,202	0,367	0,362
	H ₀	0,500	0,279	0,591	0,364	0,462	0,317	0,385	0,346	0,333	0,292

В результате электрофоретического анализа шести ферментов из эндоспермов и зародышей семян в общепопуляционной выборке идентифицировано 29 аллелей десяти полиморфных локусов (табл. 2). У выделенных четырех выборок растений с разной семенной продуктивностью количество аллелей было меньшим за счет редких аллелей, частота которых, как пра-

вило, не превышала 0,05. Во всех выборках растений и зародышей частоты преобладающего аллеля (1,00) были выше 0,5 по всем десяти локусам, за исключением четырех случаев для локуса Got-2.

Выделенные выборки растений характеризовались выровненной аллельной и генотипической однородностью. При попарном сравнении

Таблица 3

Внутривыборочная генотипическая гетерогенность зародышей семян и материнских растений с разной семенной продуктивностью в популяции сосны крымской в Крыму

Локус	Во всей популяции	Альтернативные выборки растений по продуктивности семян			
		полных		пустых	
		максимум	минимум	максимум	минимум
Got-2	6,72*(2)	n.s.	n.s.	n.s.	6,04*(2)
Got-3	7,82* (3)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Sod-4	5,81* (1)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Lap-1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Lap-2	16,34** (5)	n.s.	n.s.	n.s.	15,30**(4)
Asp	62,37** (5)	18,37** (6)	17,56**(5)	18,71**(5)	n.s.

Примечание. В скобках указаны числа степеней свободы. Различия достоверны при * P < 0,05, ** P < 0,01, *** P < 0,001, n.s. — различия незначительны.

Таблица 4

Попарная межвыборочная гетерогенность аллелей (А) и генотипов (Г) у зародышей семян, а также в пуле их отцовских гамет (П) у выборок материнских растений с разной семенной продуктивностью в популяции сосны крымской в Крыму, стандартный χ^2 -тест

Локус	Сравниваемые альтернативные выборки растений по продуктивности семян								
	Максимум полных — минимум полных			Максимум полных — максимум пустых			Максимум полных — минимум пустых		
	А	Г	П	А	Г	П	А	Г	П
Got-1	—	—	—	—	—	—	6,0*(1)	6,4***(1)	—
Got-2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Got-3	20,8***(2)	16,9***(3)	6,1*(1)	9,2***(2)	9,0*(3)	n.s.	14,1***(2)	11,8***(3)	7,2***(1)
Lap-1	12,3***(2)	9,5*(3)	7,5*(2)	n.s.	n.s.	8,4*(2)	16,2***(2)	12,8*(4)	8,6*(2)
Lap-2	22,6***(3)	20,9***(5)	8,2*(2)	n.s.	n.s.	n.s.	8,4*(3)	n.s.	n.s.
Asp	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	20,6**(6)	7,8*(3)	27,1***(3)	23,8***(6)	17,5***(3)
Mdh-3	12,4***(1)	10,6***(2)	n.s.	25,7***(2)	23,6***(4)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Локус	Минимум полных — минимум пустых			Минимум полных — максимум пустых			Минимум пустых — максимум пустых		
	А	Г	П	А	Г	П	А	Г	П
Got-1	n.s.	n.s.	—	—	—	—	n.s.	n.s.	—
Got-2	n.s.	n.s.	n.s.	5,6*(1)	n.s.	5,8*(1)	5,1*(1)	n.s.	5,2*(1)
Got-3	36,9***(1)	28,8***(2)	16,9****(1)	6,1*(1)	n.s.	n.s.	21,8****(1)	18,5****(2)	9,6****(1)
Lap-1	39,0****(2)	26,7****(4)	22,5****(2)	n.s.	n.s.	n.s.	24,3****(2)	19,8****(4)	23,7****(2)
Lap-2	11,2*(3)	18,9***(5)	9,6***(2)	13,9***(3)	12,5*(4)	n.s.	8,4*(3)	n.s.	n.s.
Asp	16,5****(3)	12,2*(5)	7,1*(2)	n.s.	n.s.	n.s.	11,6***(3)	n.s.	n.s.
Mdh-3	31,7****(3)	10,2***(2)	4,2*(1)	6,3*(2)	n.s.	n.s.	19,6****(2)	19,6****(4)	n.s.

Примечание. В скобках указаны числа степеней свободы. Различия достоверны при * P < 0,05, ** P < 0,01, *** P < 0,001, n.s. — различия незначительны.

Таблица 5

Значимые несоответствия наблюдаемого распределения генотипов от ожидаемого согласно правилу Харди-Вайнберга у зародышей семян выборок растений с разной семенной продуктивностью в популяции сосны крымской в Крыму

Лocus	Во всей популяции	Альтернативные выборки растений по продуктивности семян			
		полных		пустых	
		максимум	минимум	максимум	минимум
Gdh	59,13*** (0,67)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Got-2	65,53*** (1,00)	5,68*(1,00)	12,53***(1,01)	5,82*(1,00)	4,83*(1,01)
Got-3	44,79*** (0,90)	12,41***(0,91)	n.s.	11,21***(0,26)	19,73*** (0,94)
Lap-1	161,13*** (2,31)	21,71*** (1,17)	50,52***(0,84)	n.s.	4,59*(0,62)
Lap-2	11,06*** (0,58)	n.s.	1,42*(0,19)	15,43*** (1,51)	1,89*(0,16)
Asp	404,80*** (3,68)	115,83*** (3,71)	8,88***(0,84)	32,99***(1,39)	23,77*** (1,14)
Mdh-3	n.s.	14,53***(1,00)	n.s.	n.s.	16,51*** (1,00)

Примечание. В скобках указаны числа степеней свободы. Различия достоверны при * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; n.s. — различия несутественны.

состава и частот аллелей обнаружено лишь два случая достоверной гетерогенности по χ^2 -критерию, а в случае генотипов — ни одного. Общее число генотипов у изучаемых растений составило 38, а у зародышей их семян — 41. Сравнительный анализ состава и частот аллелей растений и зародышей десяти полиморфных локусов показывает, что в общепопуляционной выборке обнаружен один, а в четырех отдельных выборках — ни одного случая достоверных различий по χ^2 -критерию. Значимые различия по составу и частоте генотипов материнских растений и зародышей установлены по пяти локусам в общепопуляционной выборке и по одному-двум локусам в отдельных выборках (табл. 3). Следовательно, как во всей популяции, так и у групп растений с разной семенной продуктивностью воспроизводится аллельное и в заметно меньшей степени — генотипическое разнообразие.

Если анализируемым выборкам растений свойственна высокая аллельная и генотипическая однородность, то выборкам зародышей их семян и пулу отцовских гамет — высокая степень гетерогенности (табл. 4). Максимальная аллельная гетерогенность зародышей присуща выборкам растений с низким и высоким количеством пустых семян (6 локусов), а минимальная — зародышам растений с высокой долей полных и пустых семян (2 локуса). В остальных четырех сравниваемых парах аллельная неоднородность зародышей проявлялась в четырех-пяти локусах. Повышенная генотипическая гетерогенность отмечена у зародышей растений, которые харак-

теризуются низким количеством полных или пустых семян (пять локусов), а минимальные отличия (один locus) обнаружены у выборок зародышей растений с минимальным количеством полных или максимальным числом пустых семян. Эти две пары выборок отличались в таких же числовых параметрах в отношении неоднородности гаплотипов пыльцы (табл. 4). В формировании генетического разнообразия зародышей вносят вклад материнские и отцовские гаметы. Считается, что гены, передаваемые по материнской линии, вносят больший вклад в дивергенцию популяции, чем гены, привносимые отцовскими гаметами [13]. Из десяти анализируемых локусов в формирование генотипической гетерогенности наибольший вклад вносят пять — Got-3, Lap-1, Lap-2, Asp и Mdh-3. Из них только два локуса — Asp и Mdh-3 — характеризуются высокой изменчивостью (табл. 2) у материнских растений ($H_0 = 0,333-0,615$) и зародышей их семян ($H_0 = 0,203-0,446$). Locus Got-2, которому также свойствен высокий уровень изменчивости (растения — $H_0 = 0,308-0,733$, зародыши — $H_0 = 0,478-0,500$), не относится к их числу.

В выборках растений наблюдаемое соотношение генотипов не отличалось от ожидаемого равновесия Харди-Вайнберга у всех десяти изучаемых полиморфных локусов, за исключением одного случая. У зародышей семян этих растений, как и следовало ожидать, случаев достоверных отклонений в равновесном распределении генотипов обнаружено гораздо больше (табл. 5). В общепопуляционной выборке зародышей та-

Значения показателей генетического полиморфизма в выборках зародышей и материнских деревьев с разной семенной продуктивностью в популяции сосны крымской в Крыму

Выборка	Объем выборки, шт.	Доля полиморфных локусов (P99)	Среднее число аллелей на локус	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта (F)
				ожидаемая (H_e)	наблюдаемая (H_o)	
Во всей популяции						
Взрослые деревья	92	0,800	2,200	$0,191 \pm 0,013$	$0,202 \pm 0,012$	-0,057
Зародыши	736	0,700	2,300	$0,179 \pm 0,004$	$0,125 \pm 0,004$	0,302
Максимальные полные						
Взрослые деревья	22	0,900	2,400	$0,206 \pm 0,024$	$0,232 \pm 0,024$	-0,126
Зародыши	176	0,700	2,300	$0,193 \pm 0,008$	$0,144 \pm 0,008$	0,254
Минимальные полные						
Взрослые деревья	13	0,500	1,800	$0,166 \pm 0,028$	$0,177 \pm 0,027$	-0,066
Зародыши	104	0,600	1,800	$0,165 \pm 0,010$	$0,099 \pm 0,008$	0,4
Максимальные пустые						
Взрослые деревья	13	0,800	2,200	$0,169 \pm 0,029$	$0,169 \pm 0,029$	0
Зародыши	104	0,800	2,400	$0,161 \pm 0,010$	$0,115 \pm 0,009$	0,286
Минимальные пустые						
Взрослые деревья	15	0,800	2,000	$0,215 \pm 0,030$	$0,233 \pm 0,030$	-0,084
Зародыши	120	0,700	1,900	$0,181 \pm 0,010$	$0,118 \pm 0,009$	0,348

ких случаев обнаружено 6 и по 4—6 — в выборках зародышей растений с разной семенной продуктивностью. Все эти случаи были связаны с дефицитом гетерозигот, который обычно образуется при избыточном самоопылении растений [7]. Неравновесное распределение генотипов по двум локусам — *Got-2* и *Asp* — выявлено во всех анализируемых выборках зародышей, а по локусам *Gdh* и *Mdh-3* — только в одной или двух выборках.

Во всех выборках у зародышей семян отмечен существенно более низкий уровень средней наблюдаемой (H_o) гетерозиготности в сравнении с материнскими растениями (табл. 6). Максимально высокий уровень гетерозиготности растений и зародышей свойствен выборке деревьев с высокой продуктивностью полных семян. Гетерозиготность деревьев с минимальным количеством пустых семян в шишке была такой же, однако уровень гетерозиготности зародышей был достоверно ниже, чем в первой выборке. Наиболее низкий уровень гетерозиготности отмечен в выборках растений и зародышей с минимальным количеством полных семян или максимальным количеством пустых семян в шишке. Между ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностью растений не бы-

ло существенных различий, и трем из четырех выборок растений свойствен небольшой избыток гетерозигот. У зародышей семян всех анализируемых выборок наблюдаемая гетерозиготность была существенно ниже ожидаемой, и для всех выборок зародышей характерен значительный — 25,4—40 %-ный недостаток гетерозигот.

Расчеты коэффициентов F-статистики Райта [13] показывают, что растениям изучаемой популяции сосны крымской свойствен избыток гетерозигот ($F_{IS} = -0,047$; $F_{IT} = -0,22$), а зародышам семян — значительный их недостаток ($F_{IS} = 0,193$; $F_{IT} = 0,203$). У растений на долю межвыборочной генетической изменчивости (G_{ST}) приходится 2,6, а у зародышей семян — 1,5 %. Коэффициент генетической дистанции Неи (D_N) между выборками растений сосны крымской варьировал в пределах 0,006—0,013, а между выборками зародышей — от 0,004 до 0,009. Снижение значений коэффициентов G_{ST} и D_N в выборках зародышей связано с их избыточной гомозиготизацией.

Таким образом, в пуле зародышей семян деревьев природной популяции сосны крымской на заповедной территории Крыма воспроизводится аллельное разнообразие, присущее материнским

растениям, даже в потомстве растений с высокой продуктивностью пустых или низкой продуктивностью полных семян. Однако генотипический состав зародышей как в общепопуляционном пуле, так и у анализируемых выборок существенно смещен в сторону избытка гомозигот. Это приводит к снижению значений всех основных показателей генетической изменчивости у зародышей в сравнении с материнскими растениями. Очевидная причина этого — высокая самоопыляемость растений. Следовательно, при формировании лесосеменных плантаций сосны крымской на основе плюсовых деревьев необходим предварительный контроль их системы скрещивания и анализ воспроизводства в их потомстве уровня генетической изменчивости, характерной для природных популяций этого вида.

SUMMARY. A comparative analysis of allozyme variability has been conducted for 10 polymorphic loci of samples of seeds and maternal plants characterized by significant differences in productivity of empty and full-grained seeds in *Pinus pallasiana* D. Don population in Crimea. It has been determined that allele diversity is fully reproduced in seed progeny of plants of distinguished samples. However, their genetic structure is deviated because of heterozygote deficiency.

РЕЗЮМЕ. Проведено порівняльний аналіз аллозимної мінливості за десятьма поліморфними локусами вибірок зародків насіння та материнських рослин з істотною різницею у продуктивності повного і порожнього насіння у популяції *Pinus pallasiana* D. Don в Криму. Встановлено, що у насінневному потомстві вибірок рослин у повному обсязі відтворюється алельна різноманітність, але генотипічна структура відрізняється за рахунок нестачі гетерозигот.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Некрасова Т.П. Изменчивость числа семян в шишках сосны от опыления // Лесоведение. — 1986. — № 1. — С. 38—42.
2. Зеленьк А.К. Плодоношение лиственницы сибирской в Среднем Заволжье // Вопросы лесной биологии, экологии и охраны природы в степной зоне. — Куйбышев, 1983. — С. 60—67.
3. Попов В.Я., Тучин П.В. Семенная продуктивность

сосны обыкновенной в зависимости от подбора родительских пар // Вопросы искусственного лесовосстановления на Европейском Севере. — Архангельск, 1986. — С. 55—65.

4. Ефимов Ю.П. Итоги изучения закономерностей семенения сосны обыкновенной в семенных плантациях // Половое размножение хвойных растений. — Новосибирск, 1985. — С. 145—146.
5. Алтухов Ю.П., Гафаров Н.Н., Крутовский К.В., Духарев В.А. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях ели европейской *Picea abies* (L.) Karst. Сообщ. 3. Корреляция между уровнем индивидуальной гетерозиготности и относительным количеством нежизнеспособных семян // Генетика. — 1986. — 22, № 12. — С. 2825—2830.
6. Коршиков И.И., Калафат Л.А. Сравнительное изучение аллозимного полиморфизма в группах деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с разной семенной продуктивностью // Цитология и генетика. — 2004. — 38, № 2. — С. 9—14.
7. El-Kassaby Y.A., Meagher M.D., Davidson R. Temporal variation in the outcrossing rate in a natural stand of western white pine // Sylvae Genet. — 1993. — 42, № 2/3. — P. 131—135.
8. Шигапов З.Х., Тимерьянов А.Ш., Янбаев Ю.А., Шуганова А.И. Динамика генетической структуры потомства по годам на лесосеменной плантации и в природной популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Генетика. — 1996. — 32, № 10. — С. 1363—1370.
9. Романовский М.Г. Гаметофитная смертность семян сосны обыкновенной // Генетика. — 1989. — 25, № 1. — С. 99—107.
10. Коршиков И.И., Терлыга Н.С. Генетическая изменчивость сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) в природных популяциях Крыма и искусственных насаждениях Кривбасса // Цитология и генетика. — 2000. — 34, № 6. — С. 21—29.
11. 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.
12. Ritland K. Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci // Heredity. — 2002. — 88. — P. 221—228.
13. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. — М.: Академкнига, 2003. — 431 с.

Поступила 22.11.04