

И.И. Коршиков, А.Р. Багдасарова

**ГЕТЕРОЗИГОТНОСТЬ ДЕРЕВЬЕВ ПОПУЛЯЦИИ *PINUS SYLVESTRIS* L.
VAR. *CRETACEA* KALENICZ. EX KOM., РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО
ИНТЕНСИВНОСТИ РАДИАЛЬНОГО РОСТА СТВОЛА**

популяция, Pinus sylvestris L. var. cretacea Kalenicz. ex Kom., аллозимы, гетерозиготность, диаметр ствола

Введение

Важнейшей задачей селекции лесных культур является получение высокопродуктивных быстрорастущих деревьев. Однако в ходе селекционных работ сложно оценить передачу хозяйственно ценных признаков потомству от индивидуально подобранных по фенотипу деревьев. Для этих целей использовали ряд косвенных показателей, отражающих хозяйственную ценность потомства, например, соотношение энантиоморфов [3]. Однако эти показатели не дают вполне объективной картины в отношении потомства, так как интенсивность роста растений меняется с возрастом. Предварительные прогнозы сохранности у потомства плюсовых деревьев показателей роста рекомендуют делать лишь к концу второго десятилетия их жизни. В целом, признаки продуктивности деревьев, такие как скорость роста в высоту и увеличение диаметра ствола, для многих видов хвойных имеют умеренный уровень наследования, различающийся от вида к виду [8].

Открытие белкового полиморфизма живых организмов позволило генетикам и селекционерам начать поиск и разработку способов ранней диагностики проявления наследственных свойств в потомстве, в том числе и разной интенсивности роста деревьев. Разделяемые с помощью электрофореза аллозимы регулируют в клетках растений разные физиологические процессы, в том числе и рост растений [17, 18]. Особое внимание в 80–90-е годы XX века уделялось выявлению взаимосвязи продуктивности древесных растений с их гетерозиготностью [11, 15, 22]. Влияние гетерозиготности на продуктивность устанавливали на основе поиска корреляционных связей с радиальным приростом деревьев [16, 17, 15]. Также изучали взаимосвязь гетерозиготности древесных растений с их общей биомассой, объемом ствола и другими параметрами.

У сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) выделяют деревья пяти классов роста. В одновозрастном сосновом насаждении на Алтае у деревьев II класса роста диаметр ствола составлял 77,4% от такового деревьев I класса, а у IV класса – лишь 35,9% [2]. Это связано не только с различиями в микроусловиях произрастания, но и с генетическими особенностями растений. Прирост по диаметру ствола у *P. sylvestris* продолжается в течение всей жизни, но наиболее активно это происходит в первые 20 лет. С увеличением возраста радиальный прирост у *P. sylvestris* снижается, особенно интенсивно у растений I класса. В частности, к 120-летнему возрасту он составляет 13,7% от величины прироста в 20-летнем возрасте [2]. Надо отметить, что динамику изменения ростовых показателей в группах деревьев разного возраста в природных популяциях довольно сложно проследить, так как молодые особи встречаются лишь в «окнах», возникающих в результате природных катаклизмов. Для таких исследований более подходят популяции, которые восстанавливаются после разрушительных воздействий. В отделении «Меловая флора» Украинского степного природного

заповедника, созданном в 1988 году, активно возобновляются популяции сосны меловой (*Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom.), которые в предыдущие десятилетия вырубались и деградировали из-за выпаса скота и пожаров. В этих популяциях можно найти все возрастные группы растений, начиная от молодняка до перестойных деревьев.

Цели и задачи исследований

Цель работы – в популяции *P. sylvestris* var. *cretacea* выяснить отличия в гетерозиготности особей, отличающихся по интенсивности радиального роста ствола.

Объекты и методы исследований

Проведено исследование 76 случайных деревьев из природной популяции *P. sylvestris* var. *cretacea* в «Меловой флоре». На основании лесоводческих материалов заповедника анализируемые деревья были разделены на пять классов по возрасту (табл.1).

Таблица 1. Средний диаметр ствола деревьев различных возрастных классов в природной популяции *Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. заповедника «Меловая флора»

Класс возраста	Количество деревьев	Средний диаметр ствола, см
21–40 лет	10	20,1±1,2
41–60 лет	16	25,4±1,2
61–80 лет	20	25,7±0,7
81–120 лет	20	35,9±1,3
>120 лет	10	50,2±2,0

У каждого дерева измеряли диаметр на высоте 1,3 м. При обработке данных деревья условно разбили на две группы в зависимости от диаметра ствола: первая группа – деревья с меньшим диаметром, вторая группа – с большим диаметром (табл. 2).

Для определения генотипа каждого дерева в качестве молекулярно-генетических маркеров использовали изоферменты восьми ферментных систем: диафоразы (DIA, К.Ф. 1.8.1.4), глутаматдегидрогеназы (GDH, К.Ф. 1.4.1.2), малатдегидрогеназы (MDH, К.Ф. 1.1.1.37), кислой фосфатазы (ACP, К.Ф. 3.1.3.2), глутаматоксалоацетаттрансаминазы (GOT, К.Ф. 2.6.1.1), супероксиддисмутазы (SOD, К.Ф. 1.15.1.1), формиатдегидрогеназы (FDH, К.Ф. 1.2.1.2), алкогольдегидрогеназы (ADH, К.Ф. 1.1.1.1). В исследованиях использовали вегетативные почки, собранные с отдельных деревьев в период покоя. Для выделения ферментов ткань почек гомогенизировали в 100 мкл экстрагирующего буфера, приготовленного по методике [8] с некоторыми модификациями. Электрофоретическое разделение ферментов проводили в вертикальных пластинах 7,5%-ного полиакриламидного геля с рН разделяющего геля 8,9 и трис-глициновым электродным буфером (рН 8,3) [14]. Гистохимическое окрашивание зон ферментативной активности на геле после

электрофореза осуществляли по стандартным прописям [14]. Для обозначения аллелей использовали номенклатуру S. Prakash [22].

Таблица 2. Различия по диаметру ствола деревьев различных возрастных классов в природной популяции *Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. заповедника «Меловая флора»

Класс возраста	Группы в зависимости от диаметра ствола	Средний диаметр ствола, см
21–40 лет	1	17,2±0,7
	2	23,0±1,3
41–60 лет	1	22,1±1,0
	2	29,7±1,1
61–80 лет	1	23,1±0,4
	2	28,2±0,5
81–120 лет	1	30,8±1,0
	2	40,9±0,8
>120 лет	1	47,0±1,6
	2	57,7±0,3

Примечание: различия достоверны при $P \geq 0,95$

Были рассчитаны частоты аллелей и генотипов, наблюдаемая (H_0) и ожидаемая (H_E) гетерозиготность, среднее количество аллелей (A) на локус, доля полиморфных локусов по 99% (P_{99}) критерию. Статистическую обработку данных проводили при помощи пакета компьютерных программ BIOSYS-1 [25] и GenAlex [20]

Результаты и обсуждение

В исследовании были задействованы 17 аллозимных локусов, 12 из которых оказались полиморфными. Локусы *Got-1*, *Sod-1*, *Sod-2*, *Sod-3*, *Sod-4* были мономорфными, что свойственно *P. sylvestris* var. *cretacea* [6]. Для трех классов возраста: 21–40 лет, 81–120 лет и >120 лет гетерозиготность деревьев с большим диаметром ствола несколько выше, чем гетерозиготность деревьев с меньшим диаметром (табл. 3). Для двух классов возраста: 41–60 лет и 61–80 лет отмечена обратная тенденция. В объединенных выборках деревьев различных классов возраста между двумя группами растений с меньшим и большим диаметром ствола особых отличий в наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности не выявлено. Для обеих групп растений характерен значительный недостаток гетерозигот – 23,2% и 21,6% соответственно. Этого и следовало ожидать, так как небольшое число сохранившихся в популяции старовозрастных деревьев, мозаично разбросанных по популяции, вследствие избыточного самоопыления могут давать инбредное потомство.

Отсутствие однозначных отличий в гетерозиготности деревьев с разной интенсивностью радиального роста может быть вызвано тем, что восстановление

популяции в заповеднике «Меловая флора» фактически проходит через «бутылочное горлышко», что связано с массовыми вырубками в предыдущие десятилетия. По этой причине возможны заметные потери генетического разнообразия, что снижает взаимосвязь между гетерозиготностью и интенсивностью роста растений. Этому также может способствовать действие различных эволюционных сил в численно ограниченной, изолированной популяции *P. sylvestris* var. *cretacea*.

Таблица 3. Значения основных показателей генетического полиморфизма по 17 аллозимным локусам в выборках растений *Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. различных классов возраста, отличающихся по диаметру ствола в заповеднике «Меловая флора»

Группа деревьев по диаметру ствола	Количество деревьев	Доля полиморфных локусов, P ₉₉	Среднее число аллелей, A	Средняя гетерозиготность, M ± m		Индекс фиксации Райта, F
				ожидаемая, H _E	наблюдаемая, H _O	
21–40 лет						
1	5	0,471	1,471	0,126±0,032	0,129±0,032	-0,024
2	5	0,588	1,706	0,220±0,039	0,212±0,036	0,036
41–60 лет						
1	9	0,588	1,588	0,203±0,028	0,203±0,027	0,000
2	7	0,588	1,588	0,206±0,033	0,185±0,030	0,102
61–80 лет						
1	10	0,471	1,588	0,195±0,025	0,165±0,024	0,154
2	10	0,412	1,412	0,146±0,023	0,135±0,021	0,075
81–120 лет						
1	10	0,529	1,588	0,181±0,025	0,153±0,022	0,155
2	10	0,529	1,647	0,193±0,026	0,182±0,024	0,057
>120 лет						
1	7	0,588	1,588	0,170±0,030	0,193±0,029	-0,135
2	3	0,412	1,412	0,160±0,043	0,216±0,032	-0,350
Деревья с меньшим диаметром ствола (группа 1)						
Среднее	41	0,706	1,941	0,228±0,014 ±0,014	0,171±0,013	0,232
Деревья с большим диаметром ствола (группа 2)						
Среднее	35	0,706	2,059	0,222±0,015	0,176±0,014	0,216
В целом для популяции						
Среднее	76	0,706	1,822	0,227±0,010	0,173±0,009 ,173	0,238

Распределение деревьев по индивидуальной наблюдаемой гетерозиготности показало, что в группе 1 преобладают растения (78,1%), имеющие 1–3 гетерозиготных локуса в своем генотипе. В группе 2 доминируют растения (77,2%) с 2–4 гетерозиготными локусами. Гетерозиготные индивиды, как правило, отличаются более

высокими адаптивными возможностями. По утверждению Ю.П. Алтухова, высокая индивидуальная гетерозиготность определяет высокие темпы развития и полового созревания растений, ранний возраст первой репродукции, однако замедляет пострепродуктивный рост, сокращает продолжительность жизни [1].

Отличия в интенсивности роста деревьев в пределах небольшой локальной популяции, как в случае *P. sylvestris* var. *cretacea*, могут определяться неодинаковым вкладом в их генотип материнских и отцовских аллелей разных генов вследствие избыточного самоопыления. Подтверждением этого является тот факт, что семенное потомство в таких популяциях в различные годы отличается по уровню генетической изменчивости [6].

В подобных исследованиях трех популяций *P. sylvestris* также не найдено значимой взаимосвязи между гетерозиготностью, определенной по 12 аллозимным локусам, и шестью количественными признаками [23]. Если и возникают такие ассоциации, то только у отдельных растений. Позитивная корреляция между годичным радиальным приростом и уровнем гетерозиготности по 14 полиморфным аллозимным локусам была установлена у 156 клонов тополя осинообразного (*Populus tremuloides* Michx.) только в случае разделения клонов по классам гетерозиготности [15]. Вероятно, это связано с тем, что в одной популяции или насаждении могут быть деревья с разным типом роста: ускоренным ростом в молодом возрасте и замедленным к возрасту спелости и наоборот [5]. Это часто затрудняет выявление взаимосвязи их роста с гетерозиготностью. В некоторых исследованиях установлена положительная связь между гетерозиготностью и скоростью роста в отдельных популяциях древесных растений [15, 18]. Однако эта связь не является универсальной [24]. Так, например, ни высота, ни площадь сечения ствола у F₂ гибридов *Populus trichocarpa* Torr. & A.Gray ex Hook. × *Populus deltoides* W. Bartram ex Marshall не коррелировала с гетерозиготностью, определенной с помощью RELP маркеров, и не один из коэффициентов корреляции не превышал 0,16 [13]. При разделении аллозимных маркеров на группы, в зависимости от их значимости в метаболизме растений, обнаруживается значительная разница между локусами, относящимися к основным цепям метаболизма, и к побочным метаболическим путям у плюсовых и случайных деревьев. Так, например, по среднему уровню и распределению индивидуальной гетерозиготности плюсовые деревья ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) отличались от случайных деревьев популяций по трем локусам, контролирующим ферменты пентозофосфатного цикла [11]. В исследованиях с *P. sylvestris* var. *cretacea* нам также удалось установить, что объединенные выборки деревьев с меньшим и большим диаметром ствола значительно различаются по среднему уровню гетерозиготности отдельных локусов (табл. 4).

Следует отметить, что по наиболее изменчивым локусам (Gdh, Got-2, Got-3 и Mdh-3) заметных отличий в средней гетерозиготности между двумя группами деревьев не выявлено, и только по локусу Asp-1 гетерозиготность деревьев в группе 1 была в 1,5 раза выше, чем у деревьев группы 2 (см. табл. 4). Заметными были отличия между деревьями группы 2 и группы 1 по наблюдаемой гетерозиготности по локусам: Fdh (в 1,8 раза), Dia-1 (в 4,3 раза), Adh-2 (в 2,5 раза) и Dia-2 (в 1,5 раза). На примере годичного прироста ствола *P. tremuloides* показано, что он коррелировал с гетерозиготностью растений по локусам: G6PD и ADH, хотя статистически значимых корреляций между средней гетерозиготностью и годичным радиальным приростом для этого вида не выявлено [15]. В анализе количественной и генетической изменчивости предлагается проводить поиск ассоциаций не с гетерозиготностью, а с коадаптивными генными комплексами [21].

Таблица 4. Средняя наблюдаемая гетерозиготность по 12 полиморфным локусам в выборках деревьев *Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. с меньшим и большим диаметром ствола в популяции заповедника «Меловая флора»

Локусы	Наблюдаемая гетерозиготность		
	деревья с меньшим диаметром ствола (группа 1)	деревья с большим диаметром ствола (группа 2)	В целом для популяции
Gdh	0,512	0,543	0,526
Got-2	0,488	0,600	0,539
Got-3	0,390	0,343	0,368
Mdh-2	0,024	0,000	0,013
Mdh-3	0,317	0,314	0,316
Acp-1	0,341	0,229	0,289
Acp-2	0,195	0,143	0,171
Fdh	0,049	0,086	0,066
Adh-1	0,220	0,257	0,237
Adh-2	0,073	0,029	0,053
Dia-1	0,073	0,314	0,184
Dia-2	0,220	0,143	0,184

Надо отметить, что при определении гетерозиготности отдельной особи обычно используют 18–22 локуса, т.е. очень небольшой объем ее генома. Поэтому найти локусы, которые контролируют продуктивность растений, довольно сложно. Однако анализируемые локусы могут быть сцеплены с генами, реально влияющими на интенсивность роста. Диаметр ствола дерева является результатом кумулятивных, интегрированных функциональных процессов, контролируемых большим числом генов, каждый из которых имеет относительно небольшой вклад в формирование фенотипа [12]. Так как в геноме растений имеется несколько тысяч экспрессирующих генов, которые проявляют себя в разные периоды онтогенеза, то, несмотря на то, что уровень гетерозиготности отдельного организма является основным организующим принципом в природных популяциях, не следует ожидать тесной ассоциации между продуктивностью и средней гетерозиготностью древесных растений [18]. Семенное потомство высокогетерозиготных деревьев слабо наследует их хозяйственно-ценные признаки. По данным А.Н. Голикова, одно-трехлетние сеянцы плюсовых деревьев *P. abies* с низким и средним уровнем гетерозиготности ($H_o = 0,210–0,213$) превосходили по высоте в 1,2–1,5 раза потомство высокогетерозиготных деревьев ($H_o = 0,236$) [3]. Эколого-генетическая природа сложного, хозяйственно важного количественного признака не может быть описана языком исследований биометрической и молекулярной генетики. В.А. Драгавцевым с сотрудниками разработана теория эколого-генетической организации количественных признаков, главное положение которой гласит, что спектр и число генов, определяющих один и тот же генетический признак, изменяются в растениях в ходе онтогенеза при смене лимитирующих их рост и развитие факторов внешней среды [4]. Отсутствие тесной взаимосвязи между гетерозиготностью деревьев *P. sylvestris* var. *cretacea* и ростовыми показателями ствола можно объяснить также эпигенетическими эффектами, так как фенотип – это продукт взаимодействия генотипа, эпигенетики и условий среды.

Для объяснения влияния гетерозиготности на рост растений выдвигают две гипотезы. Первая из них – доминирования, согласно которой аллели полиморфных локусов селективно нейтральны, а гетерозиготность отражает всего лишь общий уровень генетической изменчивости в геноме. В ауткроссинговых популяциях отличия в росте растений связаны с редкими вредными или рецессивными аллелями, которые появляются в случае инбридинга. Согласно второй гипотезе – сверхдоминирования, сам фермент или тесно связанные с ним локусы непосредственно участвуют в выражении того или иного количественного признака. В этом случае гетерозиготность растений имеет большую физиологическую эффективность, потому что кодируются два варианта изофермента для особи, а в популяции – и больше двух вариантов одного и того же фермента, которые могут отличаться между собой по каталитическому оптимуму [26].

С 80-тых годов XX века в практике селекции начали использовать ДНК маркеры [19]. Широко задействованные в генетико-селекционных проектах сельскохозяйственных растений ДНК-технологии, такие как MAS-отбор по молекулярным маркерам и МАВ-селекция с помощью молекулярных маркеров, в отношении лесных древесных растений пока развиты слабо, а в Украине вообще не разрабатывались. Несмотря на то, что многие генетические маркеры селективно нейтральны, они все же широко используются в селекционных программах по изучению лесных пород в западных странах и у наших соседей [10, 27]. Так, например, плюсовые деревья *P. sylvestris* в учебно-опытном лесничестве Республики Мари Эл (Россия), оцененные по шести ISSR-праймам, заняли промежуточное положение между продуктивными и минусовыми деревьями [9].

Выводы

В возобновляемой после значительных рубок, выпаса скота и пожаров популяции *P. sylvestris* var. *cretacea* в заповеднике «Меловая флора» деревья разных возрастных классов, отличающиеся по интенсивности радиального роста ствола, не имеют явно выраженных различий в наблюдаемой гетерозиготности. Объединенные выборки исследуемых возрастных классов деревьев с меньшим и большим диаметром ствола характеризовались практически одинаковым уровнем гетерозиготности (0,171 и 0,176) соответственно, хотя у первых преобладали генотипы с 1–3 (78,1%), а у вторых – с 2–4 (77,2%) гетерозиготными локусами. Эти две группы деревьев имели отличия в гетерозиготности отдельных локусов: Fdh, Dia-2, Adh-2 и Dia-1. Дальнейшее исследование с увеличением объема выборок растений в возрастных классах, а также посемейный анализ потомства старовозрастных деревьев с разным уровнем гетерозиготности позволят выяснить возможность применения такого показателя, как гетерозиготность, для ранней диагностики ростовых потенциалов молодых деревьев.

1. **Алтухов Ю.П.** Гетерозиготность генома, скорость полового созревания и продолжительность жизни / Ю.П. Алтухов // Доклады РАН. – 1996. – Т. 348, №6. – С. 842–845.
Altukhov, Y.P., Genome heterozygosity, puberty speed and life span, *Doklady RAN* (Reports of the Russian Academy of Sciences), 1996, vol. 348, no 6, pp. 842–845.
2. **Ананьев М.Е.** Влияние класса роста деревьев сосны на качество семян / М.Е. Ананьев, Е.Г. Парамонов // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2009. № 7 (57). – С. 19–23.
Ananyev, M.E., and Paramonov, E.G., Growth class effect on seed quality of pine trees, *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteya* (Altai University Bulletin), 2009, vol. 7, no 57, pp. 19–23.

3. **Голиков А.М.** Рост и формовая структура ели европейской в зависимости от гетерозиготности деревьев и условий произрастания / А.М. Голиков // Лесоведение. – 2007. – №1. – С. 49–56.
Golikov, A.M., Spruce growth and form structure and its relation to tree heterozygosity and growing conditions, *Lesovedenie* (Forestry), 2007, no 1, pp. 49–56.
4. **Драгавцев В.А.** О путях создания теории селекции и технологий эколого-генетического повышения продуктивности и урожая растений / В.А. Драгавцев // Факторы экспериментальной эволюции организмов. – 2013. – Т. 12. – С. 38–44.
Dragavtsev, V.A., Ways of selection theory development and technologies of ecological and genetic productivity and plants yield increase, *Faktory eksperimentalnoyi evolytsiyi organizmiv* (Factors of experimental plant evolution), 2013, vol. 12, pp. 38–44.
5. **Исаков Ю.Н.** Оценка эффективности отбора плюсовых деревьев в испытательных культурах: обоснование типа контроля / Ю.Н. Исаков // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления на генетико-селекционной основе: матер. междунар. науч. конф. (8-10 сентября 2009) – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2009. – 248 с.
Isakov, Y.N., Evaluating efficiency of plus trees selection in test introductions: a study on the type of control required, in *Sovremennoe sostoyanie, problemy i perspektivy lesovosstanovleniya na genetiko-selektсионной основе* (Current state, problems and prospects of the genetic and selection-based reforestation): Proc. Intern. Sci. Conf. (Gomel, September 8–10, 2009), Gomel, 2009, pp. 248.
6. **Коршиков И.И.** Популяционная генетика и репродуктивная биология сосны крымской / Иван Иванович Коршиков. – Донецк, 2010. – 244 с.
Korshikov, I.I., *Populatsionnaya genetika i reproduktivnaya biologiya sosny krymskoy* (Population genetics and reproductive biology of Crimean pine), Donetsk, 2010.
7. **Ларионова А.Я.** Генетическая структура и дифференциация популяций пихты сибирской в Томской области / А.Я. Ларионова, А.К. Экарт // Вестник Томского государственного университета. – 2012. – № 354. – С. 183–181.
Larionova, A.Y., and Ekart, A.K., Genetic structure and differentiation in populations of Siberian fir in the Tomsk region, *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* (Tomsk University Bulletin), 2012, no. 354, pp. 183–181.
8. **Молотков П.И.** Селекция лесных пород / П.И. Молотков. – М: Лесная промышленность, 1982. – 221 с.
Molotkov, P.I., *Selektsiya lesnykh porod* (Forest species breeding) M.: Lesnaya promyshlennost, 1982.
9. **Новиков П.С.** ISSR-анализ деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) различных селекционных категорий / П.С. Новиков, О.В. Шейкина // Научный журнал КубГАУ. – 2012. – №82 (08) – Режим доступа к статье: <http://ej.kubagro.ru/2012/08/pdf/65.pdf>.
Novikov, P.S., and Sheykina, O.V., ISSR-analysis of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees, allocated in different categories for selection, *Nauchnyy zhurnal KubGAU* (Kuban Agrarian University Journal), 2012, no. 82 (08). <http://ej.kubagro.ru / 2012/08/pdf/65.pdf>.
10. **Политов Д.В.** Требуется изучение генов лесных древесных растений / Д.В. Политов // Лесная генетика, селекция и биотехнология в лесном хозяйстве.– 2008. – № 8. – С. 14–17.
Politov, D.V., Study of genes of forest woody plants is required, *Lesnaya genetika, selektsiya i biotekhnologiya v lesnom khozyaystve* (Forest genetics, breeding and biotechnology in agriculture), 2008, no. 8, pp. 14–17.
11. **Bergmann, F.,** and Ruetz, W., Isozyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations, *Forest Ecology and Management*, 1991, vol. 46, pp. 39–47.
12. **Bradshaw, H.D., Jr.,** and Stettled, R.F., Molecular genetics of growth and development in *Populus*. II. Segregation distortion due to genetic load, *Theor. Appl. Genet*, 1994, vol. 89, no 5, pp. 551–558.

13. **Bradshaw, H.D., Jr.**, and Stettled, R.F., Molecular genetics of growth and development in *Populus*. IV. Mapping QTLs with large effects on growth, form, and phenology traits in a forest tree, *Genetics*, 1995, vol. 139, pp. 963–973.
14. **Davis, B.J.**, Disk electroforesis. II. Methods and applications to human serum proteins, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1964, vol. 121, pp. 67–75.
15. **Jelinski, D.E.**, Associations between environmental heterogeneity, heterozygosity, and growth rates of *Populus tremuloides* in a Cordilleran landscape, *Arctic and Alpine Research*, 1993, vol. 25, pp. 183–188.
16. **Knowles, P.**, and Grant, M.C., Genetics patterns associated with growth variability in Ponderosa pine, *American Journal of Botany*, 1981, vol. 68, pp. 942–946.
17. **Linhart, Y.B.**, and Mitton, J.B., Relationships among reproduction growth rates and protein heterozygosity in Ponderosa pine, *American Journal of Botany*, 1985, vol. 72, pp. 181–184.
18. **Mitton, J.B.**, and Grant, M.C., Association among protein heterozygosity, growth rare, and developmental homeostasis, *Annual Review of Ecology and Systematic*, 1984, vol. 15, pp. 479–499.
19. **Mullis, K.B.**, and Faloona, F.A., Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction, *Methods in enzymology*, 1987, vol. 255, pp. 335–350.
20. **Peakall, R.**, and Smouse, P.E., GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research, *Molecular Ecology Notes*, 2006, vol. 6, pp. 288–295.
21. **Petit, C.**, Freville, H., Mignot, A., Colas, B., Riba, M., Imbert, E., Hurterez-Boussès, S., Virevaire, M., and Olivieri, I., Gene flow and local adaptation in two endemic plant species, *Biol Cons*, 2001, vol. 100, pp. 21–34.
22. **Prakash, S.**, Lewontin, R.C., and Hubby, T.L., A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. 4. Patterns of genetic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics (USA)*, 1969, vol. 61, pp. 841–858.
23. **Savolainen, O.**, and Hedrick, P., Heterozygosity and fitness: no association in Scots pine, *Genetics*, 1995, vol. 140, no 2, pp. 755–766.
24. **Stutz, H.P.**, and Mitton, J.B., Genetic variation in Engelmann spruce associated with variation in soil moisture, *Arctic and Alpine Research*, vol. 20, no 4, pp. 461–465.
25. **Swofford, D.L.**, and 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), pp. 281–283.
26. **Watt, W.B.**, Bioenergetics and evolutionary genetics: opportunities for new synthesis, *American Naturalist*, 1985, no 125, pp. 118–143.
27. **Williams, C.G.**, Hamrick, J.L., and Lewis, P.O., Multiple-population versus hierarchical conifer breeding programs: a comparison of genetic diversity levels, *Theor. Appl. Genet.*, 1996, no 90, pp. 584–594.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 04.03.2014

УДК 575.123:634.942:581.143

ГЕТЕРОЗИГОТНІСТЬ ДЕРЕВ *PINUS SYLVESTRIS* L. VAR. *CRETACEA* KALENICZ. EX KOM. З ВІДМІННОСТЯМИ ЗА ІНТЕНСИВНІСТЮ РАДІАЛЬНОГО РОСТУ СТОВБУРА

І.І. Коршиков, А.Р. Багдасарова

Донецький ботанічний сад НАН України

За 17 алозимними локусами досліджено гетерозиготність вибірок різновікових дерев сосни крейдяної (*P. sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom), які суттєво різняться за інтенсивністю радіального росту, в популяції, що відновлюється в заповіднику «Крейдяна флора». Розбіжностей за рівнем середньої гетерозиготності між об'єднаними вибірками дерев з меншим

(група 1) та більшим (група 2) діаметром стовбура практично не було виявлено, однак ці групи відрізнялися тим, що у першій групі переважали генотипи з 1–3 (78,10%) гетерозиготними локусами, а в другій групі – з 2–4 (77,2%) гетерозиготними локусами. Встановлено, що дерева з відмінностями у радіальному рості стовбура значно відрізняються за рівнем наявної гетерозиготності за окремими локусами (Fdh, Adh-2, Dia-1, Dia-2).

популяція, Pinus sylvestris L. var. cretacea Kalen., алозими, гетерозиготність, діаметр стовбура

UDC 575.123:634.942:581.143

HETEROZYGOSITY OF *PINUS SYLVESTRIS* L. VAR. *CRETACEA* KALENICZ. EX KOM. TREES DIFFERING BY THEIR STEM RADIAL GROWTH RATES

I.I. Korshikov, A.R. Bagdasarova

Donetsk Botanical Garden of NAS of Ukraine

We investigated heterozygosity by 17 allozyme loci in different aged samples of *P. sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. These trees significantly differed in their radial growth rates and were sampled from a population being reestablished in the "Kreydyana Flora" Nature Reserve. Significant differences in average heterozygosity level between pooled samples of trees with smaller (group 1) and greater stem diameter (group 2) were not detected. However, these groups differed by prevailing genotypes: those characterized by 1–3 (78.10 %) heterozygous were dominant in the first group, while those with 2–4 (77.2%) heterozygous loci prevailed in the second group. The study has shown that the trees with differences in stem radial growth significantly differed by observed heterozygosity level at certain loci (Fdh, Adh-2, Dia-1, Dia-2).

population, Pinus sylvestris L. var. cretacea Kalenicz. ex Kom., isozymes, heterozygosity, stem diameter