

ОЦЕНКА НАСЛЕДУЕМОСТИ И ТОЧНОСТИ ИДЕНТИФИКАЦИИ ФЕНОВ ОКРАСКИ СЕМЯН У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

А.И. ВИДЯКИН (фото),

*доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник,
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*

В.В. ТАРАКАНОВ,

*доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник,
Западно-Сибирский филиал Института леса СО РАН*

Ключевые слова: *сосна обыкновенная, окраска семян, фены,
внутри- и межклоновая изменчивость, наследуемость.*

Дальнейший прогресс в области эволюционной систематики, микроэволюционного учения, селекции и со-

хранения генетических ресурсов лесных древесных растений во многом определяется успешностью решения

610035, г. Киров,
ул. Некрасова, 65;
тел. 8 (8332) 56-41-11



630082, г. Новосибирск,
ул. Жуковского, 100/1, а/я 45

***Pinus Silvestris, seed colour,
phenes, intra- and interclone
variability, hereditability.***

проблемы популяционно-хорологической структуры видов [1, 2, 3]. Несмотря на определенные успехи, достигнутые в последние десятилетия, слабо изученными и во многом дискуссионными остаются такие основополагающие аспекты этой проблемы, как объем, границы и специфика дифференциации популяций.

В литературе отмечается [1, 3, 4], что одной из возможных причин недостаточной изученности популяционно-хорологической структуры вида у древесных растений может являться преобладание одностороннего подхода в исследованиях: либо чисто фенотипического [5, 6, 7], либо популяционно-генетического [8, 9, 10]. С методологических позиций современной эволюционной биологии успешное решение проблемы может быть достигнуто на основе междисциплинарного подхода, основанного на синтезе популяционных, палеогеографических, биогеографических, экологических, фенотипических и генетических методов [1, 3, 4]. Данный комплексный подход к решению проблемы требует совершенствования существующих и разработки новых информационно более эффективных принципов и методов количественного фенотипического и генетического анализа.

Исследования показали, что фенотипические методы изучения популяционно-хорологической структуры сосны обыкновенной могут быть вполне информативными при соблюдении определенных принципов и методов выбора генетически детерминированных альтернативных признаков-маркеров (фенов) и достаточно высокой пространственной плотности популяционных выборок в исследуемой части ареала вида [11, 12]. На основе разработанных методических положений были выделены и ранжированы по уровням структурной организации вида фены окраски семян, микростробилов, типа развития апофиза семенных чешуй шишек [12, 13, 14].

Цель и методика исследований

Недостаточно разработанным положением в методике выделения фен-

нов является оценка их наследуемости. В связи с длительностью онтогенеза и сравнительно поздним началом генеративного цикла применение классических методов генетического анализа у сосны обыкновенной затруднено. Есть мнение, что оценку генотипической обусловленности фенов можно проводить без смены поколений [15]. Действительно, если признак стабилен в кроне дерева, то он независим от микрофлуктуаций среды внутри кроны, а развитие его определяется преимущественно генотипом особи. С другой стороны, существует классический подход к изучению степени генотипической детерминации признака, заключающийся в оценке коэффициента его наследуемости при вегетативном размножении деревьев [16]. На современном этапе применение последнего подхода облегчается наличием клоновых (прививочных) плантаций основных лесобразующих видов. При этом большое значение, особенно в отношении качественных признаков, имеет оценка точности экспериментальной идентификации морф на основе определения ошибок измерения. Решению этих задач на примере фенов окраски семян сосны обыкновенной и посвящено настоящее исследование.

Объектом исследований являются выборки семян, собранные с клонов сосны на плантации Озерского лесхоза Алтайского управления лесами, заложной 2-3-летними привитыми саженцами по стандартной технологии [17].

В эксперименте использованы семена с 28 рамет 10 клонов. Для анализа фенов из них были сформированы две партии образцов. В первой партии в каждый образец помещали по 7-10 семян с каждой раметы. Всего от 28 рамет 10 клонов создано 33 образца: от 23 рамет по 1 образцу и от 5 – по 2. Каждому образцу был присвоен условный номер.

Вторая партия включала 3 образца, каждый из которых состоял из смеси семян от 8 клонов. Каждый клон был представлен строго определенным числом семян. В каждом образце соотношение семян от различных клонов

было неодинаковым.

Образцы семян с условной нумерацией были представлены для фенетического анализа автору методики выделения фенов окраски семян [13]. При этом предлагалось решить две задачи:

- в первой партии, состоящей из 33 образцов, дать фенетическую характеристику семян каждого образца и расклассифицировать образцы в соответствии с полученными результатами на однородные группы-клоны;

- во второй партии, включающей 3 образца, для каждого из них дать фенетическое описание отдельных семян и аналогичным образом расклассифицировать семена на однородные группы-клоны. Анализ фенов проведен по ранее разработанной методике [13].

Результаты исследований

Результаты клоновой идентификации рамет свидетельствуют о том, что на основании фенетического описания семян удается абсолютно точно установить клоновую принадлежность каждой раметы и определить общее количество предложенных для анализа клонов (табл. 1).

Из этого следует, во-первых, что экологическая (межраметная) изменчивость фенов окраски семян практически равна нулю, а их наследуемость в широком смысле достигает максимально возможного значения: $H^2=1$. Во-вторых, воспроизводимость оценок при данном способе анализа является идеальной, равной 100%.

Известно, что семена, как и другие метамерные органы дерева, подвержены эндогенной изменчивости [18]. При наличии массовой выборки исследователь имеет возможность отобрать наиболее типичные семена и по ним достаточно точно идентифицировать фенетические особенности дерева (клона). Мы убедились, что точность идентификации в этом случае очень высока (табл. 1). Можно предположить, что анализ фенетических особенностей клонов по единичным семенам окажется менее эффективным.

Это предположение, в принципе, подтвердилось, но точность идентификации клонов по отдельным семенам оказалась, тем не менее, очень высокой и составила, по усредненным данным, 97-98% (табл. 2). При этом следует подчеркнуть, что в связи с отсутствием независимых повторных оценок одних и тех же семян в данном случае невозможно разграничить дисперсию ошибки измерения от эндогенной изменчивости.

Заключение

Основные выводы из представленных данных заключаются в том, что фены окраски семян сосны обыкновенной отличаются очень высокой наследуемостью ($H^2=1$) и хорошей воспроизводимостью оценок (низкой ошибкой идентификации) фенетических особенностей деревьев даже при анализе по единичным семенам.

Таблица 1

Результаты идентификации клонов сосны по фенам окраски семян в однородных образцах первой партии, включающих семена отдельных рамет

№ клона	Номер раметы (индекс – число образцов данной раметы)	Число образцов, шт.	
		представленных для идентификации	точно идентифицированных
22	9 ² , 12 ¹ , 14 ¹	4	4
28	2 ² , 8 ¹ , 10 ¹	4	4
37	4 ¹ , 6 ¹	2	2
44	3 ¹ , 6 ¹ , 9 ¹	3	3
45	7 ² , 9 ¹ , 14 ¹	4	4
48	4 ² , 8 ¹ , 10 ¹	4	4
70	4 ¹ , 7 ¹	2	2
75	2 ¹ , 6 ¹ , 8 ¹	3	3
77	4 ² , 5 ¹ , 7 ¹	4	4
120	2, 4, 8 ¹	3	3
Итого		33	33

Таблица 2

Результаты идентификации клонов сосны по фенам окраски отдельных семян в смешанных образцах второй партии

Номер образца	Номер клона	Число семян в клоне		
		представлено для идентификации	правильно идентифицированных	
			шт.	шт.
1	22	1	1	100
	28	6	6	100
	44	7	7	100
	45	3	3	100
	48	9	9	100
	75	9	9	100
	77	5	5	100
	120	8	7	85,7
	итого	48	47	97,9
2	22	6	5	83,3
	28	5	5	100
	44	4	4	100
	45	8	8	100
	48	3	3	100
	75	2	2	100
	77	10	10	100
	120	1	0	0,0
итого	39	37	94,5	
3	22	5	5	100
	28	1	1	100
	44	2	2	100
	45	7	7	100
	48	8	8	100
	75	3	3	100
	77	9	9	100
	120	4	4	100
итого	39	39	100	
Итого по всем образцам		126	123	97,6

Полученный результат имеет большое методологическое значение. Он свидетельствует о принципиальной возможности выделения у сосны обыкновенной качественных морфологических признаков с очень высокой наследуемостью, которые являются маркерами генетической структуры популяций. Они могут эффективно применяться при изучении популяционно-хорологической структуры вида и специфики формирования пространственной внутривидовой изменчивости, а также при проверке точности маркировки родословных на клоновых семенных плантациях сосны.

В заключение подчеркнем, что выделению фенов в классическом понимании этого термина [19] предшествует кропотливая методическая работа [12, 13, 14]. Результаты ее в совокупности с выводами данной работы позволяют предложить следующий алгоритм успешного поиска фенов.

· Тщательное изучение особенностей сложного качественного признака и выделение элементарных дискретных объективно существующих вариаций.

· Минимизация ошибки измерения.

· Оценка наследуемости (H^2) выделенной элементарной дискретной вариации (фена). У древесных растений удобным объектом для таких исследований являются клоновые (прививочные) плантации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №09-04-00177-а.

Литература

- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 248 с.
- Путенихин В. П., Шигапов З. Х., Фарушкина Г. Г. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье. М. : Наука, 2005. 180 с.
- Филиппова Т. В., Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С. Феногеогеография популяций сосны обыкновенной на Урале. Екатеринбург : УрО РАН, 2006. 123 с.
- Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и феногенетическая дифференциация равнинных и горных популяций сосны обыкновенной в Северной Евразии // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург : УрО РАН, 2001. С. 4-72.
- Попов П. П. Ель европейская и сибирская. М. : Наука, 2005. 231 с.
- Путенихин В. П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2000. 48 с.
- Видякин А. И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные boreальной зоны. 2007. XXIV. № 2-3. С. 159-166.
- Шурхал А. В., Подогас А. В., Животовский Л. А., Подгорный Ю. К. Изучение генетической изменчивости крымской сосны (*Pinus pallasiensis* Asch., Graebn.) // Генетика. 1988. Т. 24. № 2. С. 311-315.
- Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. и др. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщ. IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25. № 11. С. 2009-2032.
- Гончаренко Г. Г., Волосянчук Р. Т., Силин А. Е., Яцык Р. М. Уровень генетической изменчивости и дифференциации у сосны обыкновенной в природных популяциях Украинских Карпат : докл. АН Белоруссии. 1995. Т. 39. № 1. С. 71-76.
- Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной – основа генетико-селекционного улучшения вида // Генетико-селекционные основы улучшения лесов : сб. науч. тр. НИИЛГиС, 1999. С. 6-21.
- Видякин А. И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197-202.
- Видякин А. И. Выделение фенов окраски семян сосны обыкновенной // Лесоведение. 2003. № 2. С. 69-73.
- Видякин А. И. Методические аспекты выделения фенов растений на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Ученые записки Нижнетагильской гос. соц.-пед. академии : м-лы VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 29-35.
- Петров С. А. О генотипической обусловленности фенов в популяциях лесных древесных растений // Фенетика природных популяций : м-лы IV Всесоюз. совещ., ноябрь 1990, Борок. М. : Ин-т биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, 1990. С. 214-215.
- Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3-10.
- Демиденко В. П., Тараканов В. В., Волков Л. А. Состояние и перспективы селекции и семеноводства хвойных в Сибири // Генетика и селекция в лесоводстве : тр. Центр. науч.-иссл. ин-та лесной генетики и селекции. М., 1991. С. 224-231.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. : Наука, 1973. 283 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М. : Наука, 1973. 277с.