

И.И. КОРШИКОВ, И.В. МАКОГОН, Н.Н. МОРОЗОВА, Я.В. ПИРКО

Донецкий ботанический сад НАН Украины,  
Украина, 83059 г. Донецк, просп. Ильича, 110

## ГЕТЕРОЗИГОТНОСТЬ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДОЛИ ПОЛНЫХ И ПУСТЫХ СЕМЯН У ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) В ПЕРВИЧНОМ ИНТРОДУКЦИОННОМ НАСАЖДЕНИИ

*В первичном интродукционном насаждении ели европейской в дендрарии ботанического сада у 41 дерева изучена индивидуальная изменчивость доли полных и пустых семян. Выделены группы деревьев с высокой долей полных семян (87%) и с наибольшей пустоосеменностью (81%). Исследованы генотипические особенности этих деревьев по 20 аллозимным локусам девяти ген-ферментных систем. Для деревьев с максимальным количеством полных семян свойственен 11%-ный избыток гетерозигот, а уровень гетерозиготности (21,7%) превышает среднее значение этого показателя по насаждению (18,4%). Низкогетерозиготные особи (5%) характеризовались высокой долей пустых семян (58%).*

Интродукцию растений можно рассматривать как эффективный способ сохранения генетического разнообразия вследствие расширения ареалов вида [7]. С этой точки зрения интродукция древесных растений в степную зону Украины представляет большой научный и практический интерес. Занимающая около 51% лесов Европейского субконтинента [3], ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) при содействии человека была распространена на больших площадях за пределами естественного ареала [2, 3], а в степной зоне этот вид проходит только первичное интродукционное испытание [6].

Важнейшей предпосылкой широкого использования интродуцентов является фор-

мирование надёжной семенной базы, которую можно создать на основе изучения особенностей биологии семеношения вида в новых условиях существования. При этом необходимо учитывать, что для многих видов хвойных характерно образование пустых семян, составляющих неотъемлемую и довольно существенную часть урожая [13]. В числе основных причин формирования пустых семян многие исследователи называют генотипические особенности материнских растений, в частности, уровень их гетерозиготности [1, 5]. У ели европейской пустые семена, в отличие от представителей рода *Pinus* L., могут образовываться и в результате партеноспермии.

Целью настоящей работы было определение доли полных и пустых семян у растений



*Picea abies* в первичном интродукционном насаждении и выяснение взаимосвязи между их количеством и гетерозиготностью материнских растений.

Объекты исследований — 41 растение ели европейской в дендрарии Донецкого ботанического сада. Данное насаждение было заложено в 70-х годах XX века на небольшом участке, и растения уже вступили в фазу половой репродукции. В женских шишках, собранных с каждого растения, определяли число полных и пустых семян, а также вес 100 полнозернистых семян. Методом электрофореза в вертикальных пластинках 7,5% полиакриламидного геля, с использованием в качестве молекулярно-генетических маркеров изоферментов девяти ген-ферментных систем, экстрагируемых из эндоспермов семян, установлены генотипические особенности материнских деревьев по 20 аллозимным локусам. Условия электрофоретического разделения ферментов и идентификация изоферментных локусов подробно описаны нами ранее [8, 9, 14].

Доля полных семян в урожае изучаемых деревьев сильно варьировала (17–90%), составляя в среднем для данной выборки 53,0%. У 17 деревьев (табл. 1) доля полных

семян составила более 75% от общего числа семян, а у шести деревьев количество полных семян оказалось ещё выше и равнялось 86,8%. У четырех деревьев доля пустых семян в изучаемой выборке составила более 50%, а у двух — больше 75%. Причём семена, собранные с этих деревьев, обладали и наименьшей всхожестью — 8%. Многие авторы отмечают, что для ели европейской характерно образование высокого количества пустых семян в древостоях естественного ареала [10, 11, 13]. Так, в популяциях *P. abies* пустые семена составляли 37–70% [1]. Доля пустых семян в шишках ели европейской иногда достигает 80%, и даже при благоприятных условиях роста их доля составляет около 15% [11].

У хвойных формирование полноценных семян во многом зависит от особенностей системы переопыления, в частности, соотношения самоопыления и перекрёстного опыления [13, 14]. Обнаружено, что доля пустых семян при самоопылении у хвойных резко возрастает, что объясняют гибелью зародыша на поздних эмбриональных стадиях [12, 13]. При искусственном самоопылении урожай семян снижается на 54% по сравнению с урожаем при опылении чужой пылью.

Таблица 1

**Выборки деревьев с разной долей полных семян в насаждении ели европейской в дендрарии Донецкого ботанического сада и средний уровень их гетерозиготности**

Выборки деревьев с разной долей полных семян, %	Кол-во деревьев, шт.	Доля семян, %				Масса 100 семян, г		Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта (F)
		Полных M ± m	CV, %	Пустых M ± m	CV, %	M ± m	CV, %	ожидаемая (H <sub>e</sub> )	наблюдаемая (H <sub>o</sub> )	
≥ 75	17	81,8 ± 1,1	5,7	18,2 ± 1,1	25,5	0,63 ± 0,05	30,4	0,200	0,194	0,03
из них										
≥ 85	6	86,8 ± 0,9	2,5	13,2 ± 0,9	16,2	0,66 ± 0,04	14,3	0,195	0,217	-0,11
≥ 54–74	18	66,0 ± 1,6	10,0	34,0 ± 1,6	19,4	0,68 ± 0,03	17,8	0,191	0,175	0,08
≥ 50	4	44,8 ± 2,7	11,9	55,2 ± 2,7	9,6	0,61 ± 0,05	15,4	0,205	0,200	0,02
≥ 25	2	19,5 ± 2,5	18,1	80,5 ± 2,5	4,4	0,71 ± 0,10	2,8	0,150	0,150	0
среднее	41	53,0 ± 13,5	51,0	47,0 ± 13,5	57,5	0,66 ± 0,02	6,0	0,194	0,184	0,05

Потомство от самоопыления на ювенильных стадиях развития отличается и худшим ростом [4, 10]. Для ели, как и для лиственницы, пихты, можжевельника, характерно также явление партеноспермии, то есть образование семян без опыления [13]. У изученных деревьев ели европейской без специальных исследований довольно трудно установить, образовались ли пустые семена в результате партеноспермии или вследствие отмирания зародышей при самоопылении.

Масса 100 полных семян ели европейской в дендрарии ботанического сада варьировала в пределах 0,61–0,71 г, составив в среднем  $0,66 \pm 0,02$  г. Следует отметить, что у деревьев с наибольшей долей полных семян этот показатель близок к среднему значению для данной выборки деревьев ( $0,66 \pm 0,04$  г). При исследовании семян *Pinus sylvestris* L. было показано, что деревья, выросшие из средних по массе семян, оказываются наиболее жизнеспособными [15].

В результате электрофоретического разделения девяти ферментных систем были установлены ген-портреты каждого изученного растения и определён уровень гетерозиготности по 20 аллозимным локусам. Отметим, что деревья с наибольшим количест-

вом пустых семян характеризовались наиболее низким уровнем гетерозиготности — 5% (табл. 1). У этих деревьев наблюдаемая гетерозиготность была меньше на 31%, а ожидаемая — на 13% по сравнению с группой деревьев, характеризующихся наибольшей долей полных семян. Только деревьям с максимальной долей полных семян был присущ 11%-ный избыток гетерозигот, а уровень наблюдаемой гетерозиготности был выше на 8,5–44,7%, чем у остальных групп и на 17,9% выше, чем среднее значение по изучаемой выборке растений. Можно предположить, что низкая гетерозиготность материнских деревьев способствует усилению инбредной депрессии в семенном потомстве, что проявляется на ранних стадиях эмбриогенеза.

При распределении материнских деревьев по уровню индивидуальной гетерозиготности отметим, что у 62,3% деревьев ели европейской в данном интродукционном насаждении этот показатель был в пределах 0,147–0,238 (табл. 2), лишь одно дерево имело очень высокую гетерозиготность — 40% и двум растениям была свойственна низкая (5%) гетерозиготность. Для деревьев с низким уровнем гетерозиготности характерно

Таблица 2

**Изменчивость показателей семеношения и массы семян ели евразийской в зависимости от уровня гетерозиготности материнских деревьев**

Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта (F)	Кол-во деревьев, шт.	Доля семян, %				Масса 100 семян, г	
наблюдаемая (H <sub>o</sub> )	ожидаемая (H <sub>e</sub> )			полных M ± m	CV, %	пустых M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
0,050	0,080	0,38	2	42,0 ± 20,0	67,3	58,0 ± 20,0	48,8	0,68 ± 0,04	9,2
0,108	0,157	0,31	7	72,3 ± 4,6	16,8	27,7 ± 4,6	43,8	0,65 ± 0,04	17,8
0,147	0,176	0,17	16	69,4 ± 3,1	18,0	30,6 ± 3,1	40,8	0,67 ± 0,03	17,6
0,192	0,168	-0,14	6	74,8 ± 5,1	16,7	25,2 ± 5,1	50,0	0,70 ± 0,04	15,4
0,238	0,195	-0,22	4	53,0 ± 15,0	56,5	47,0 ± 15,0	63,7	0,66 ± 0,05	16,2
0,300	0,250	-0,20	5	71,8 ± 7,3	22,6	28,2 ± 7,3	17,5	0,67 ± 0,04	11,6
0,400	0,200	-1,00	1	76,0		24,0		0,71 ± 0,01	1,6



наибольшее количество пустых семян — 58%, что подтверждается и данными табл. 1. У остальных выделенных групп деревьев доля пустых семян изменяется в пределах 24–30%, за исключением группы деревьев с гетерозиготностью 23,8%. Доля пустых семян у этой группы из четырех деревьев составила в среднем 53%. Отметим, что в данную группу входит дерево с максимальной пустосемянностью (83%). Возможно, для этой группы деревьев присущ эффект партеноспермии, чем и объясняется избыточное образование пустых семян. По крайней мере, у деревьев с более высокой гетерозиготностью (30–40%) не обнаружено избыточного образования пустых семян. Анализ данных показывает, что между гетерозиготностью материнских деревьев и числом полных семян в данной выборке деревьев отсутствует тесная корреляционная связь.

Таким образом, в интродукционном насаждении ели европейской в дендрарии ботанического сада отдельные деревья (15%) характеризуются высокой продуктивностью полных семян (более 85%), у большинства же растений (85%) доля нормальных семян в урожае составляет 50–85%. Такую высокую продуктивность полнозернистых семян можно объяснить небольшой площадью интродукционного насаждения и очень близким расположением деревьев, что способствует более успешному их переопылению. По доле полных семян изучаемое насаждение не уступает природным популяциям ели европейской, однако урожаи семян формируются не ежегодно. В отдельные годы женские шишки отсутствовали у всех изучаемых экземпляров. Среди изученных деревьев можно выделить экземпляры с высокой долей полных семян и экземпляры с максимальным количеством пустых семян (более 75%), которые к тому же характеризуются низким уровнем гетерозиготности. В перспективе растения с наибольшей семенной продуктивностью и высокой всхожестью можно использовать как маточ-

ные для более широкого распространения данного вида в степной зоне Украины.

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. — 22, № 12. — С. 2825–2830.

2. Белобородов В.М., Ширяев В.И., Патлай И.Н. Интродуценты в лесных культурах Европейской части страны // Лесн. хоз-во. — 1992. — № 8–9. — С. 38–39.

3. Голубец М.А. Ельники Украинских Карпат. — К.: Наук. думка, 1978. — 264 с.

4. Духарев В.А. Частота самоопыления и отбор в популяциях сосны обыкновенной // Лесоведение. — 1985. — № 3. — С. 35–40.

5. Духарев В.А., Романовский М.Г., Рябоконт С.М. Гетерозиготность и семенная продуктивность особей сосны обыкновенной // Там же. — 1987. — № 2. — С. 87–90.

6. Каталог растений Донецкого ботанического сада: Справочное пособие / Под ред. Е.Н. Кондратюка — К.: Наук. думка, 1988. — 528 с.

7. Коршиков И.И. Теоретические основы популяционно-генетического подхода в интродукции растений // Эколого-біологічні дослідження на природних та антропогенно-зміненіх територіях: Матеріали наук. конф. молодих вчених (Кривий Ріг, 13–16 травня 2002 р.). — Кривий Ріг, 2002. — С. 177–181.

8. Коршиков И.И., Бычков С.А. Окраска крылаток семян *Pinus pallasiana* (Pinaceae) как генетически предопределённый признак // Ботан. журн. — 2002. — 87, № 3. — С. 99–106.

9. Коршиков И.И., Терлыга Н.С. Генетическая изменчивость сосны крымской в природных популяциях Крыма и искусственных насаждениях Кривбасса // Цитология и генетика. — 2000. — 34, № 6. — С. 21–29.

10. Коски В. Пустые семена — часть выраженного генетического груза // Половая репродукция хвойных: Материалы 1-го Всесоюз. симпозиума. — Новосибирск: Наука, 1973. — Ч. II. — С. 23–30.

11. Кочкарь Н.Т. Определение спелости семян ели // Лесн. хоз-во. — 1977. — № 4. — С. 59–60.

12. Кузнецова И.Ф., Исаков Ю.Н. Ультраструктурные аспекты физиологической несовместимости у сосны обыкновенной // Лесоведение. — 1987. — № 3. — С. 11–15.

13. Некрасова Т.П. Партеноспермия и партенокония у пихты сибирской // Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. науки. — 1978. — Вып. 2, № 10. — С. 100–103.

14. Терлыга Н.С., Коршиков И.И., Мазур А.Е. Проблемы первичного селекционного семеноводства сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) в насаждениях техногенно загрязнённых территорий Кривбасса // Интродукция растений. — 1999. — № 3–4. — С. 95–100.

15. Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. — Новосибирск: Наука, 1980. — 182 с.

ГЕТЕРОЗИГОТНІСТЬ ТА ІНДИВІДУАЛЬНА  
МІНЛИВІСТЬ ЧАСТКИ ПОВНОГО  
ТА ПОРОЖНЬОГО НАСІННЯ У ЯЛИНИ  
ЄВРОПЕЙСЬКОЇ (*PICEA ABIES* (L.) KARST.)  
У ПЕРВИННОМУ ІНТРОДУКЦІЙНОМУ  
НАСАДЖЕННІ

*І.І. Коршиков, І.В. Макогон, Н.М. Морозова,  
Я.В. Пирко*

Донецький ботанічний сад НАН України,  
Україна, Донецьк

У первинному інтродукційному насадженні ялини європейської в дендрарії ботанічного саду у 41 дерева вивчено індивідуальну мінливість частки повного та порожнього насіння. Виділено групи дерев з високою часткою повного насіння

(87%) та з найбільшою кількістю порожнього насіння (81%). Досліджено генотипові особливості цих дерев за 20 аллозимними локусами дев'яти ген-ферментних систем. Для дерев з максимальною кількістю повного насіння властивий 11%-ий надлишок гетерозигот, а рівень гетерозиготності (21,7%) перевищує середнє значення цього показника у насадженні (18,4%). Низькогетерозиготні особини (5%) відзначалися високою часткою порожнього насіння (58%).

HETEROZYGOSITY AND INDIVIDUAL  
VARIATION OF FULL AND EMPTY SEEDS  
PERCENTAGE IN *PICEA ABIES* (L.) KARST.  
IN A PRIMARY INTRODUCTIIONAL STAND

*I.I. Korshikov, I.V. Makogon, N.N. Morozova,  
Ya.V. Pirko*

The Donetsk Botanical Gardens,  
National Academy Sciences of Ukraine,  
Ukraine, Donetsk

Individual variability of natural and empty seeds percentage in 41 *Picea abies* trees has been studied on the basis of the Donetsk botanical gardens primary artificial tree-stand. The groups of trees characterized by a high full-seeds percentage (87%) and by the large portion of empty seeds (81%) have been singled out. Genotypic peculiarities of these trees have been revealed using 20 allozyme loci encoded 9 gene-enzymous systems. An excess of heterozygotes of 11% and the heterozygosity level of 21,7% — higher then the mean value for the population (18,4%) — were characteristic of the trees with the maximum amount of full seeds. The individuals with a low heterozygosity (5%) were characterized by a high percentage of empty seeds (58%).