

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОТОМСТВ ПРОСТРАНСТВЕННО УДАЛЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. В УСЛОВИЯХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУР

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ 11-04-92226_монг_а.

Поскольку использование метода «географических культур» очень широко и разнообразно, необходимо проводить исследования на предмет изменения генетической структуры экспериментальных популяций. Для этого была изучена аллозимная изменчивость потомств различных «климатипов» сосны в географических культурах, созданных в лесостепной зоне Новосибирской области. Выявлено, что уровень генетической изменчивости и характер межпопуляционной дифференциации «климатипов» на исследуемой части ареала (Западная Сибирь и прилегающие к ней территории) близки к аналогичным показателям, полученным другими авторами для природных популяций сосны. Основным выводом заключается в том, что отбор и дрейф генов не существенно трансформируют генетическую структуру экспериментальных популяций при географических испытаниях, искусственно концентрирующих географически обособленные части генофонда на одной территории.

Ключевые слова: сосна обыкновенная; географические культуры; аллозимный анализ; генетическая изменчивость; климатип; популяция.

Введение. Один из старейших методов разграничения экологических и генотипических эффектов в изменчивости признаков древесных растений – выращивание потомств из природных популяций в однородных экологических условиях. В частности, для оценки генотипического компонента географической изменчивости большое распространение получил метод «географических культур» [1]. Создание географических культур лесообразующих видов древесных растений позволяет не только выявлять особенности популяционно-географической дифференциации генофондов лесообразующих видов, но и оценивать перспективность использования популяций различных происхождений в программах селекции и интродукции. Однако существует возможность трансформации генетической структуры исследуемых популяций в пунктах испытаний, что может быть вызвано прежде всего дрейфом генов и отбором.

Для изучения этой проблемы возможны два пути: 1) прямое сопоставление особенностей генетической структуры у природных популяций и их конкретных потомств, выращиваемых в географических культурах; 2) опосредованное сравнение опубликованных данных по оценкам меж- и внутривидовых параметров генетической изменчивости в выборке случайно отобранных природных популяций, с одной стороны, с

экспериментальными оценками тех же генетических параметров, полученных на случайной выборке «климатипов» в географических культурах – с другой. В настоящем исследовании мы ограничились вторым подходом и сопоставили данные об аллозимной изменчивости потомств популяций сосны из различных регионов Западно-Сибирской равнины и прилегающих территорий, выращиваемых в однородных условиях географических культур в Новосибирской области, с аналогичными опубликованными в литературе данными по природным популяциям Западной Сибири. При этом полагали, что отсутствие принципиальных различий между сравниваемыми выборками будет свидетельствовать об отсутствии существенного влияния дрейфа генов и отбора на генофонд экспериментальных популяций, а противоположная ситуация – о наличии этих эффектов.

Материалы и методы исследования. Объектами исследования являются географические культуры сосны обыкновенной, заложенные весной 1976 г. в Сузунском леспромхозе (Новосибирская обл.), расположенном в лесостепной зоне Западной Сибири. Культуры создавались посадкой двухлетних сеянцев 37 происхождений из европейской части страны, Урала, Сибири и Казахстана. Для исследования были взяты только культуры из Западной Сибири и Казахстана (табл. 1) [2].

Т а б л и ц а 1

Происхождение исследованных географических культур

№ по реестру	Происхождение		Географические координаты	
	Край, область, округ	Лесхоз	Широта	Долгота
81	Ханты-Мансийский	Сургутский	61°25′	73°20′
86	Новосибирская	Сузунский	53°50′	82°20′
87	Новосибирская	Болотнинский	55°36′	84°10′
88	Томская	Колпашевский	58°20′	83°00′
103	Красноярский	Енисейский	58°20′	93°00′
123	Кустанайская	Карагайский	52°80′	63°50′
125	Семипалатинская	Долонский	50°40′	80°33′

Материалом для исследования послужили вегетативные почки, собранные с отдельных деревьев. В каждую выборку входило 30 случайных деревьев. Изучение генетического разнообразия географических культур проводилось методом аллозимного анализа. Гомогенизацию почек осуществляли в 1–2 каплях

экстрагирующего буфера. Разделение экстрактов проводили методом горизонтального электрофореза в 13%-ном крахмальном геле. В анализ включено 20 локусов, кодирующих аллозимное разнообразие 11 ферментов (MDH, GOT, SkDH, LAP, 6-PGD, IDH, FDH, PGM, GDH, ADH, FL-EST). Статистическая об-

работка полученных результатов проведена в программе GenAlex 6 [3].

Результаты исследования и обсуждение. Анализ основных параметров генетической изменчивости (табл. 2) показал, что изученные географические культуры сосны обыкновенной характеризуются высоким

уровнем генетического разнообразия ($P = 74,29$; $N_a = 2,386$; $N_e = 1,396$; $H_o = 0,233$; $H_e = 0,231$). Самый высокий уровень изменчивости у климатипа № 81 (Сургут), самый низкий – у климатипа № 86 (Сузун). Среднее значение полиморфности проанализированных локусов 74%.

Т а б л и ц а 2

Параметры генетической изменчивости изученных климатипов сосны обыкновенной

№	Климатип	Полиморфность (P), %	Среднее число аллелей (N_a)	Эффективное число аллелей (N_e)	Гетерозиготность	
					Наблюдаемая (H_o)	Ожидаемая (H_e)
81	Сургут	70,00	2,400	1,459	0,242	0,242
86	Сузун	75,00	2,300	1,352	0,207	0,209
86	Новосибирск	75,00	2,450	1,383	0,246	0,239
88	Томск	80,00	2,400	1,405	0,233	0,238
103	Енисейск	75,00	2,600	1,388	0,232	0,225
123	Кустанай	75,00	2,350	1,417	0,252	0,242
125	Семипалатинск	70,00	2,200	1,364	0,223	0,220
	В среднем	$74,29 \pm 1,30$	$2,386 \pm 0,102$	$1,396 \pm 0,033$	$0,233 \pm 0,018$	$0,231 \pm 0,016$

Во всех изученных культурах сосны наблюдаемое соотношение генотипов по большинству полиморфных локусов не отличалось от ожидаемого по Харди–Вайнбергу. Статистически достоверные различия (по критерию χ^2) были обнаружены у двух климатипов по одному локусу (Кустанай и Енисейск – *Fe-2*), а у Сузунского климатипа по трем локусам (*Got-2*, *6-Pgd-2*, *Adh-2*).

Уровень полиморфизма естественных популяций из Западной Сибири по литературным источникам близок к полученным нами оценкам, но варьирует в зависимости от источника. Это может быть обусловлено различиями в методиках. Например, в исследованиях [4] приводятся несколько более низкие оценки: Нижневартовская популяция ($64^{\circ}20'$ с.ш., $76^{\circ}50'$ в.д.) имеет следующие данные: $P = 61,1$; $N_a = 2,200$; $H_o = 0,224$; $H_e = 0,233$; Междуреченская популяция ($59^{\circ}36'$ с.ш., $65^{\circ}54'$ в.д.): $P = 66,7$; $N_a = 2,300$; $H_o = 0,250$; $H_e = 0,271$. Хотя есть и более изменчивые популяции: Пурпе ($64^{\circ}20'$ с.ш., $77^{\circ}50'$ в.д.): $P = 77,8$; $N_a = 2,300$; $H_o = 0,260$; $H_e = 0,250$; Томская ($56^{\circ}13'$ с.ш., $64^{\circ}84'$ в.д.): $P = 77,8$; $N_a = 2,200$; $H_o = 0,193$; $H_e = 0,222$.

Генетическое расстояние D между климатипами варьирует от 0,000 до 0,014, составляя в среднем 0,007 (табл. 3). Анализ значений D показал, что, как и следовало ожидать, наиболее сильно дифференцированы

потомства наиболее удаленных друг от друга по широте Семипалатинской и Енисейской популяций, относящиеся к различным подвидам [5]. Также достаточно сильно по генетической структуре отличаются между собой климатипы из Енисейского, Кустанайского и Семипалатинского лесхозов ($D = 0,012$).

Объяснить различия между казахстанскими климатипами можно тем, что они находятся в зоне островного распространения сосны, в которой имеет место более выраженная пространственная изоляция. Вероятно, кулундинский подвид сосны обыкновенной, выделяемый Л.И. Правдиным [5] для территории остепненных боров, весьма неоднороден. Относительной пространственной изоляцией можно объяснить различия и между климатипами из Новосибирской области: Болотнинским (южная тайга) и Сузунским (лесостепь) ($D = 0,09$). Различия между климатипами сибирского подвида из таежной зоны, как и следовало ожидать, значительно ниже (рис. 1). Другими словами, степень генетической дифференциации между потомствами географических популяций в целом коррелирует со степенью их пространственной удаленности, особенно по широте. Судя по статистике Райта F_{st} , доля межпопуляционной изменчивости в среднем составляет 2,3%, варьируя по локусам в пределах 0,5–4,2%.



Рис. 1. Проекция изученных климатипов сосны обыкновенной на плоскости двух координат по данным PCA-анализа матрицы генетических расстояний М. Неи

Генетические расстояния D между климатипами по данным М. Нен

Климатип	Кустанай	Енисейск	Семипалатинск	Сузун	Томск	Новосибирск	Сургут
Кустанай	0,000						
Енисейск	0,012	0,000					
Семипалатинск	0,012	0,014	0,000				
Сузун	0,009	0,011	0,003	0,000			
Томск	0,010	0,006	0,009	0,009	0,000		
Новосибирск	0,004	0,011	0,009	0,009	0,011	0,000	
Сургут	0,011	0,006	0,010	0,011	0,006	0,010	0,000

В целом полученные данные соответствуют о картине межпопуляционных различий, выявленной в весьма немногочисленных опубликованных работах для рассматриваемой и близлежащих территорий при изучении природных популяций сосны [6].

Заключение. Основной вывод из полученных результатов исследований заключается в том, что наблюдается близкое соответствие между данными по изучению аллозимной изменчивости в природных популяциях и аналогичными данными в географических культурах.

Следовательно, отбор и дрейф генов не существенно трансформируют генетическую структуру экспериментальных популяций при географических испытаниях, искусственно концентрирующих географически обособленные части генофонда на одной территории. Это может быть обусловлено относительно небольшим возрастом культур (непродолжительным действием естественного отбора), репрезентативностью выборок из природных популяций и относительно «нейтральным» характером аллозимной изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И. и др. Селекция лесных пород. М.: Лес. пром., 1982. 224 с.
2. Rogovcev P.B., Tarakanov V.B., Ilyich Y.N. Продуктивность географических культур сосны в условиях Среднеобского бора // Лесное хозяйство. 2008. № 2. С. 36–38.
3. Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. 2006. № 6. Р. 288–295.
4. Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 248 с.
5. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). М.: Наука, 1964. 189 с.
6. Семириков В.Л., Подогас А.В., Шурхал А.В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 26 ноября 2013 г.

GENETIC DIFFERENTIATION OF DESCENDANTS OF SPATIALLY REMOTE POPULATIONS OF *PINUS SYLVESTRIS* L. IN THE CONDITIONS OF PROVENANCE TRIALS

Tomsk State University Journal. No. 382 (2014), 221–224. DOI: 10.17223/15617793/382/36

Zatsepina Kseniya G. West-Siberian Branch of V.N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation). E-mail: kseniya-zatsepina@yandex.ru

Keywords: *Pinus sylvestris*; provenance trials; allozyme analysis; genetic variability; climate-type; population.

The method of provenance trials is the one of the oldest methods of differentiation of genotypical and ecological effects in variability of traits of wood plants and assessment of prospects of various populations use in breeding and introduction programs. However, there is a possibility of transformation of the genetic structure of the studied populations in points of tests, which can be caused, first of all, by the drift of genes and selection. Therefore, it is necessary to conduct researches on the existence of these processes in experimental populations. The objects of research are provenance trials of the *Pinus sylvestris* L. located in the forest-steppe zone of Western Siberia. These trials were created by planting of seedlings of 37 sources from the European part of the country, the Urals, Siberia and Kazakhstan. Western Siberia and Kazakhstan provenance were taken for the research. The study of the genetic variety of provenance trials was carried out by allozyme analysis. In the analysis 20 loci are included that code the allozyme variety of 11 enzymes (MDH, GOT, SkDH, LAP, 6-PGD, IDH, FDH, PGM, GDH, ADH, FL-EST). Statistical processing of the received results is carried out in the GenAlex 6 program. The analysis of the main parameters of genetic variability showed that the studied provenance trials of the *Pinus sylvestris* L. are characterized by a high level of genetic variety. The mean value of the analyzed loci polymorphism is 74%. The level of polymorphism of the natural populations from Western Siberia according to references is close to the estimates received, but varies depending on the source. The extent of genetic differentiation between the progeny of geographical populations as a whole correlates with the degree of their spatial remoteness, especially in latitude. Generally, the obtained data correspond to the picture of the interpopulation distinctions revealed in the few published works on natural pine populations in the examined and nearby territories. The main conclusion from the conducted research is that close compliance between the data on the study of allozyme variability in natural populations and similar data in provenance trials is observed. Consequently, selection and genetic drift insignificantly transform the genetic structure of experimental populations at the geographical tests that artificially concentrate the geographically isolated parts of the genofond in one territory. It can be caused by the rather small age of cultures (short period of natural selection), representativeness of selections of natural populations, and rather "neutral" nature of allozyme variability.

This work has been performed under the support of the RFBR project 11-04-92226_mong_a.

REFERENCES

1. Molotkov P.I., Patlay I.N., Davydova N.I. et al. *Seleksiya lesnykh porod* [Breeding forest trees]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ., 1982. 224 p.
2. Rogovtsev R.V., Tarakanov V.V., Il'ichev Yu.N. Produktivnost' geograficheskikh kul'tur sosny v usloviyakh Sredneobskogo bora [Productivity of geographical cultures of pines in the Middle Ob pine wood]. *Lesnoe khozyaystvo*, 2008, no. 2, pp. 36-38.
3. Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 2006, no. 6, pp. 288-295. doi: 10.1093/bioinformatics/bts460
4. Sannikov S.N., Petrova I.V. *Differentsiatsiya populyatsiy sosny obyknovennoy* [Differentiation among populations of Scots pine]. Ekaterinburg: Ural Branch of RAS Publ., 2003. 248 p.
5. Pravdin L.F. *Sosna obyknovennaya (izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i seleksiya)* [Scots pine (variability, intraspecific taxonomy and selection)]. Moscow: Nauka Publ., 1964. 189 p.
6. Semerikov V.L., Podogas A.V., Shurkhal A.V. Struktura izmenchivosti allozimnykh lokusov v populyatsiyakh sosny obyknovennoy [Allozyme loci variability structure in populations of Scots pine]. *Ekologiya – Russian Journal of Ecology*, 1993, no. 1, pp. 18-25.

Received: July 18, 2013