

УКРАЇНСЬКИЙ ОРДЕНА «ЗНАК ПОШАНИ» НАУКОВО-ДОСЛІДНИЙ
ІНСТИТУТ ЛІСОВОГО ГОСПОДАРСТВА І АГРОЛІСОМЕЛІОРАЦІЇ
ім. Г. М. ВИСОЦЬКОГО

На правах рукопису

ВОЛОСЯНЧУК Роман Тарасович

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМОВОЇ ТА ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ
ІЗОЛЬОВАНИХ ПОПУЛЯЦІЙ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ
В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

06.00.32 — лісові культури, селекція, насінництво
та озеленення міст

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук



00739557 (-)

Дисертацією є рукопис.

Роботу виконано в Українському науково-дослідному інституті лісового господарства і агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького.

Наукові керівники: доктор сільськогосподарських наук,
професор П. І. Молотков;
доктор біологічних наук,
професор Г. Г. ГончаренкоОфіційні опоненти: доктор біологічних наук
Коршиков І. І.;кандидат біологічних наук
Шерешевська Ц. М.Провідне підприємство — Український науково-дослідний
інститут гірського лісівництва
ім. П. С. ПастернакаЗахист дисертації відбудеться «7» Травня . . . 1996 р.
о . 10 . год. на засіданні спеціалізованої Вченої Ради К 23.02.01
при Українському ордена «Знак Пошани» науково-дослідному
інституті лісового господарства і агролісомеліорації ім. Г. М. Ви-
соцького за адресою:

310024, м. Харків, вул. Пушкінська, 86.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотечі інституту.

Автореферат розіслано «2» квітня . . . 1996 р.Вчений секретар спеціалізованої Ради,
кандидат сільськогосподарських наук А. П. Гавриленко

Актуальність теми. Одним із найважливіших завдань лісової селекції є створення нових високопродуктивних стійких насаджень. Однак застосування традиційних методів генетичного аналізу для деревних рослин практично неможливе. Тривалий, в кілька десятиліть, цикл розвитку дерев потребує розробки принципово нових експериментальних підходів до вирішення поставлених завдань.

Для останніх десятиріч характерне широке проникнення в біологічні науки сучасних генетико-молекулярних методів. Одним із них є метод електрофоретичного фракціонування білків і ферментів у гелях із наступним гістохімічним проявленням (Levontin, Hubby, 1966; Корочкин и др., 1977; Левонтин, 1978; Айала, 1984). Особливі перспективи має цей метод в лісовій генетиці і селекції (Adams, 1981; Cheliak et al., 1987).

Локальні популяції сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) в Карпатах тривалий час перебувають у певній ізоляції від основного ареалу і одна від одної. Р.М.Яциком (1977, 1981) виявлено значні морфолого-анатомічні відмінності цих популяцій від центрально-європейської раси сосни звичайної та між самими популяціями. Крім того, карпатські природні сосняки практично не зазнавали ніяких рубок. Тому процеси, що відбуваються в таких популяціях, становлять значний інтерес для досліджень з використанням методів молекулярної генетики.

Для глицевих порід України досліджень такого роду проводилось дуже мало (Гончаренко и др., 1991, 1991а; Духарев и др., 1992; Коршиков, 1994), а в Карпатах не було зовсім.

Мета і завдання досліджень. Головною метою досліджень було описати генофонд і визначити параметри генетичної мінливості і диференціації в локальних популяціях сосни звичайної в

Карпатах, особливості їх формової структури, а також виявити вплив на ці параметри ізоляції та специфіки лісорослинних умов.

Конкретними завданнями досліджень були:

1. Вивчення ступеню часової (фенологічної) ізоляції між карпатськими популяціями сосни звичайної.

2. Дослідження формової структури цих популяцій за кольором генеративних органів.

3. Опис генофондів популяцій *P. sylvestris*, виражений в частотах адельних варіантів.

4. Дослідження генетичної структури і визначення рівня генетичної мінливості даних популяцій.

5. Аналіз диференціації природних популяцій сосни звичайної в Українських Карпатах.

6. Аналіз генотипної структури популяцій.

7. Підбір пар для спрямованих схрещувань.

Наукова новизна. Вперше в Українських Карпатах здійснено дослідження популяцій сосни звичайної сучасними генетико-молекулярними методами з використанням достатньо репрезентативної вибірки локусів. Досліджено стан і структуру генофондів популяцій, рівень їх диференціації. Одержано 21-локусні ген-портрети дерев, на основі яких вивчено генотипну структуру популяцій та взаємозв'язки між генетичними і деякими господарчо-морфологічними характеристиками цих дерев. Досліджено формову структуру популяцій за кольором генеративних органів. Виявлено зв'язки особливостей генетичної і формової структур популяцій зі специфікою умов їх росту та ступенем ізоляції.

Практичне значення та реалізація результатів досліджень.

На основі 21-локусних ген-портретів дерев підібрано 37 пар для схрещувань, спрямованих на максимальну гетерозиготи-

зацію потомства. Схрещування здійснено протягом 1993 - 94 років. Гібридне насіння від схрещувань 1993 року висіяно навесні 1995 р. для подальших досліджень.

Виявлених 66 адельних варіантів 21 гена можна успішно використовувати в подальшій селекційній практиці для ідентифікації окремих дерев і клонів, паспортизації партій насіння, підбору пар для схрещувань, тощо.

Багатий генофонд досліджених популяцій дає можливість використовувати їх як генетичну базу при залісненні кам'янистих росяниц, котрих тільки в Горгонах є понад 14 тис. га.

Окрім того, карпатські популяції сосни звичайної, практично не порушені діяльністю людини, можна використовувати як свого роду "точку відліку" при подальших генетичних дослідженнях популяцій сосни в інших частинах ареалу.

Особиста участь автора. Дисертаційна робота є самостійною працею автора, написаною на основі досліджень, здійснених протягом навчання в аспірантурі УкрНДІЛГА в 1991-93 рр. та подальшої роботи в тому ж інституті. Матеріали дисертації включено до звіту по темі "Розробити методи і технології насінництва лісових деревних і горіхоплодих порід для реалізації програми створення в Україні насінної бази на генетико-селекційних засадах", № держреєстрації 0193V009694.

Апробація роботи. Основні положення дисертації було викладено в доповідях на наукових конференціях в м. Івано-Франківську (1993 р.) і Донецьку (1995 р.), а також опубліковано в матеріалах наукової конференції в м. Кривий Ріг (1994 р.) і міжнародного конгресу EURECO-95 в м. Будапешт (Угорщина, 1995).

Публікації. За матеріалами роботи опубліковано 6 праць.

Структура і об'єм дисертації. Робота складається із вступу, 6 розділів, висновків, списку літератури із 218 найменувань (у тому числі 110 - іноземними мовами) і додатків. Основний текст викладено на 96 сторінках, ілюстровано 11 таблицями і 5 малюнками. Додатки на 43 сторінках.

ЗМІСТ РОБОТИ

1. СТАН ПИТАННЯ

З лісівничої точки зору безсумнівною є необхідність вивчення популяцій лісових порід, форм і ступеню ізоляції між ними (Санников и др., 1976). На даний час в країнах Західної та Північної Європи, а також у США, Канаді, Австралії, Ізраїлі, Японії, Білорусі та Росії розгорнуто широкі генетико-біохімічні дослідження понад 50 видів глицевих порід (Гончаренко и др., 1987, 1991a,б, 1992a,б; Гончаренко, Потенко, 1991a,б; Rudin, Ekberg, 1978; Brown, Moran, 1981; Hamrick et al, 1981; Furnier, 1986; Ledig, 1986; Muller-Starck, Gregorius, 1986; Schiller et al., 1986; Shiraishi, 1988; Goncharenko et al., 1992, 1993a,b; Boscherini et al., 1994), що дозволило впритул підійти до вирішення ряду складних лісогосподарських завдань. Ізоферментні маркери дозволили встановити індивідуальні генетичні портрети плюсових і елітних дерев; провести ідентифікацію клонів і вибракування нетипових варіантів на лісонасінних плантаціях; визначити ступінь забруднення насінних плантацій стороннім пилом; дослідити системи схрещування глицевих порід. З'явилася можливість порівняти запаси генної різноманітності на лісонасінних плантаціях і в природних популяціях; оцінити чистоту насінних наборів; контролювати точність спрямованих схрещувань і т.д. (Падутов и др., 1989; Muller, 1976, 1977; Conkle, Adams, 1977; Rudin, Lindgren, 1977; Adams, Joly,

1980; Adams, 1981,1983; Eckert et al.,1981; Ekberg, 1982; Cheliak, 1984; Szmidt, 1984; Friedman, Adams, 1985; Cheliak, Pitel, 1985; Rudin et al.,1986; Cheliak et al.,1987; Muller-Stark, Gregorius, 1988; Moran et al.,1988; Moran, Bell, 1987).

Окрім цього, використовуючи ізоферменти як генетичні маркери, вдалося вирішити кілька важливих загальнобіологічних питань - визначення рівня мінливості і поліморфізму в популяціях глицевих, ступеню їх підрозділеності (Крутовский и др., 1989; Гончаренко, Потенко, 1991а,б; Гончаренко и др., 1991а, 1992а, б, 1994; Nei, 1973, 1975; Brown, Moran, 1981; Guries, Ledig, 1982; Gullberg et al.,1982, 1985; Dancik, Yeh, 1983; Steinhoff et al.,1983; Muller-Starck, Gregorius, 1986; Furnier, Adams, 1986; Millar et al., 1988); встановлення внутрішньо- і міжвидових еволюційно - філогенетичних взаємовідносин (Гончаренко и др., 1987, 1989, 1991а, 1992а,б, 1994; Крутовский и др., 1989; Падутов и др., 1989; Гончаренко, Потенко, 1991а; Nei, 1972; Yeh, El-Kassaby, 1980; Yeh, O'Malley, 1980; Guries, Ledig, 1982; Dancik, Yeh, 1983; Wheeler et al., 1983; Jacobs et al., 1984; Schiller et al.,1986; Yeh, Arnott, 1986; Yeh et al., 1986; Boyle, Morgenstern, 1987; Merkle, Adams, 1987; Cheliak et al., 1988а,б; Conkle et al.,1988; Millar et al., 1988; Moran et al.,1988; Lagercrantz, Ryman, 1990; Niebling, Conkle, 1990; Goncharenko et al.,1992, 1993а,б; Boscherini et al.,1994); розпочато складання генних карт (Гончаренко и др., 1991а; Wheeler et al., 1983; Conkle et al., 1988;).

2. ПРИРОДНО-ІСТОРИЧНІ УМОВИ РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

На основі літературних даних (Вернандер, 1947,1951; Цьсь, 1951, 1957, 1962; Андрианов, 1957; Здражевский, 1957, 1967; Андрущенко, 1957, 1958; Пастернак, 1958, 1967; Котов, Чопик,

1960; Козий, 1963; Стойко, 1965; Молотков, 1966; "Палеогеографія Європи за последние сто тысяч лет", 1982 та ін.) висвітлено питання фізико-географічного, кліматичного і лісівничо-геоботанічного районування Українських Карпат. Охарактеризовано геологічні, геоморфологічні, ґрунтові та лісорослинні особливості регіону. Відмічено, що в поясах буково-ялицево-смерекових гірських і смерекових високогірних лісів (Молотков, 1966) збереглись до наших часів азональні деревостани сосни звичайної, зосереджені головним чином на північному мегасхилі Карпатських гір. Дано коротку лісівничо-геоботанічну характеристику цих сосняків, які й були об'єктом наших досліджень.

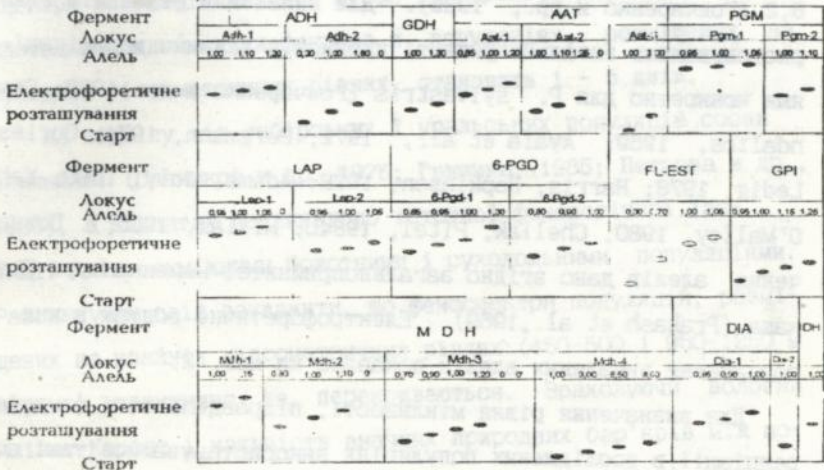
3. ОБСЯГ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження проводились у п'яти популяціях: Вигодській (кв. 18, д. 27 Мало-Тур'янського л-ва Вигодського лісокомбінату), Мізуньській (кв. 19, д. 23 Мізуньського л-ва того ж ЛК), Туровій Дачі (кв. 8 Краснянського лісництва ЛК "Осмолода"), Зеленській (кв. 5, дд. 21 - 25 Зеленського л-ва Надвірнянського ЛК) і Горганській (кв. 70, дд. 7, 7а Горганського л-ва Надвірнянського ЛК). Розташування популяцій показано на мал. 1.

Фенологічні дослідження провадились в 1991-93 рр. у Вигодській, Мізуньській, Зеленській та Горганській популяціях шляхом безпосередніх спостережень у природі. За основу виділення фенологічних фаз чоловічих і жіночих стробілів взято класифікації Котельової (1956) і Некрасової (1983). Колір стробілів у всіх популяціях визначали: для чоловічих - у фенофазах "скидання лусок" і "розділення колосків", для жіночих - у рецептивних фенофазах (Правдин, 1964; Мамаев, 1965, 1973; Гришина, 1985). Для спостережень вибірку використовували не менше 50 дерев із кожної популяції.



Мал. 1. Розташування досліджених популяцій *Pinus sylvestris* в Карпатах



Мал. 2. Схематичне зображення і позначення електрофоретичних варіантів 21 локуса сосни звичайної в Карпатах

Насіння для досліджень було зібрано зі 155 дерев протягом 1991-93 років і аберігалось при $t=0 - +5^{\circ}\text{C}$. Ізоферментний аналіз провадився в лабораторії молекулярної генетики та селекції Інституту Лісу АН РБ. Електрофорез 6 - 20 ендоспермів з кожного дерева проводився у вертикальних камерах в 13-14% крохмальному гелі. У дослідженнях було використано 11 ген-ферментних систем, кодованих 21-м геном.

Електрофоретичне фракціонування ген-ферментних систем - аспаратамінотрансферази (AAT), алкогольдегідрогенази (ADH), глутаматдегідрогенази (GDH), фосфоглюкомутази (PGM) проводилось в трис-ЕДТА-боратній буферній системі рН 8,6; ген-ферментних систем - малатдегідрогенази (MDH), лейцинамінолептидази (LAP), діафрази (DIA), флуоресцентної естерази (FL-EST), ізоцитратдегідрогенази (IDH) - в трис-цитрат рН 6,2 / трис-НСІ рН 8,0 переривчастій буферній системі; ген-ферментних систем - глюкозофосфатаізомерази (GPI) і 6-фосфоглюконатдегідрогенази (6-PGD) - в трис-цитратній буферній системі рН 6,2 (Гончаренко и др., 1989). Для виявлення ферментів використовувались загальноприйняті прописи з деякими модифікаціями конкретно для *P. sylvestris* (Гончаренко и др., 1989; Scandalios, 1969; Ayala et al., 1972; Bergmann, 1974; Guries, Ledig, 1978; Harris, Hopkinson, 1978; Adams, Joly, 1980; Yeh, O'Malley, 1980; Cheliak, Pitel, 1984b; Millar, 1985;). Позначення алелів дано згідно загальноприйнятої номенклатури Пракаша (Prakash et al., 1969). Електрофоретичне розташування і позначення виявлених алелів показано на мал. 2.

Для визначення рівня мінливості, підроділеності та диференціації в досліджених популяціях використовувалися такі показники: середня кількість алелів на локус (A), поліморфність

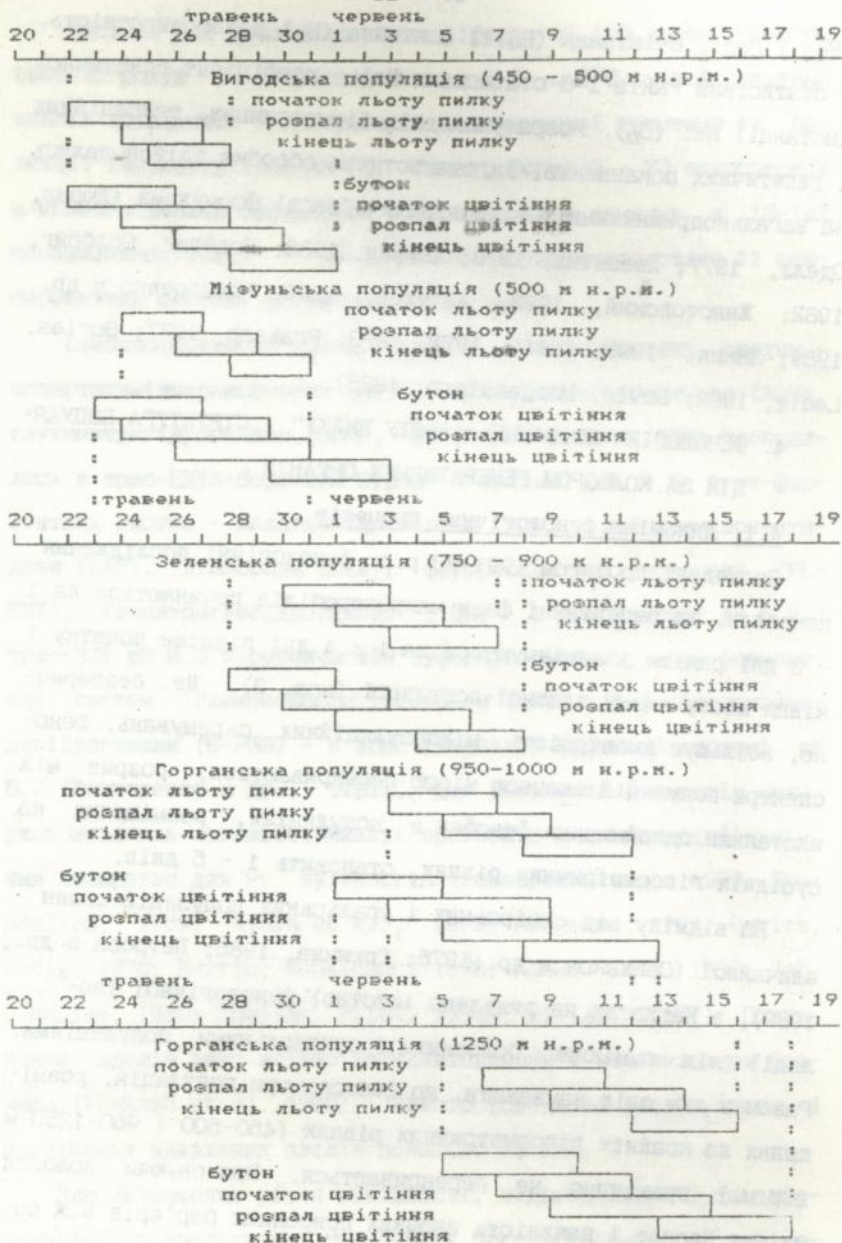
(P_{95} і P_{99}), очікувана (H_e) і фактична (H_o) гетерозиготність, F-статистики Райта і G-статистики Неї; коефіцієнт генетичної дистанції Неї (D_n). Розрахунок всіх біометричних, таксаційних і генетичних показників, їх статистична обробка здійснювались за загальноприйнятими у відповідній області формулами (Дюран, Оделл, 1977; Левонтин, 1978; Анучин, 1982; Солбриг, Солбриг, 1982; Животовский, 1983; Алтухов, 1989; Гончаренко и др., 1989; Лакин, 1990; Nei, 1972, 1973; Prakash, 1977; Guries, Ledig, 1982; Boyle, Morgenstern, 1985).

4. ФЕНОЛОГІЯ "ЦВІТІННЯ - ЛЬОТУ ПИЛКУ" І СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ЗА КОЛЬОРОМ ГЕНЕРАТИВНИХ ОРГАНІВ

4.1. Динаміка фенологічних процесів

Проведені протягом 1991-93 р.р. фенологічні дослідження показали, що рецесивні фази макростробілів починаються на 1 - 3 дні раніше і закінчуються на 1 - 4 дні пізніше початку і кінця льоту пилку власної популяції (мал. 3). Це, безперечно, збільшує ймовірність міжпопуляційних схрещувань. Феноспектри популяцій значною мірою перекриваються, розрив між настанням однойменних фенофаз в популяціях, розміщених на сусідніх гіпсометричних рівнях, становить 1 - 5 днів.

На відміну від сибірських і уральських популяцій сосни звичайної (Санников и др., 1976; Гришина, 1985; Петрова и др., 1989), в Карпатах не виявлено істотної фенологічної ізоляції між суміжними болотними і суходольними популяціями. Разом з тим слід зауважити, що феноспектри популяцій, розміщених на крайніх гіпсометричних рівнях (450-500 і 950-1250 м н.р.м.), практично не перекриваються. Враховуючи вологий клімат Карпат і наявність значних природних бар'єрів між популяціями (гірські хребти, віддаленість популяцій), схрещу-



Мал. 3. Проходження фенофаз "цвітіння - льоту пилку" в карпатських популяціях *Pinus sylvestris* L. в 1992 році.

вання між особинами в цих популяції малоімовірно.

Динаміка процесів "цвітіння - льоту пилку" значною мірою обумовлюється температурним режимом. Використовуючи дані найближчих метеостанцій, визначено суму ефективних температур (вищих за 5°C), накопичених до початку льоту пилку і перших рецептивних фаз у популяціях. Для всіх років характерним є збільшення необхідної суми ефективних температур із зростанням висоти над рівнем моря, особливо чітко виражене в 1992 і 1993 роках. Строки настання фенофаз обумовлюються не тільки сумою ефективних температур, але й динамікою їх накопичення.

4.2. Формова структура популяцій за кольором генеративних органів

Одночасно із фенологічними спостереженнями було проведено вивчення формової структури популяцій за кольором генеративних органів (табл. 1). За кольором мікростробілів структури Вигодської і Мізуньської популяцій практично ідентичні. Близька до них за структурою популяція "Турова Дача". Структури Зеленської і Горганської популяцій значно відрізняються як від передгірних популяцій, так і одна від одної. Характерним є збільшення частки дерев з мікростробілами пурпурового забарвлення і зменшення частки дерев з мікростробілами жовтого забарвлення зі зростанням висоти над рівнем моря. Відсоток дерев з мікростробілами перехідного забарвлення практично однаковий в усіх п'яти популяціях.

Аналізуючи структуру популяцій за кольором жіночих генеративних органів, необхідно виділити болотні популяції, в яких дуже низька частка дерев з макростробілами зеленого забарвлення. В суходольних популяціях спостережено більші розбіжності у структурі за кольором макростробілів, хоча струк-

Таблиця 1. Формова структура карпатських популяцій *P. sylvestris* L. за кольором генеративних органів

Назва популяції	Форми за кольором стробілів		
	жовті/зелені*	перехідні	пурпурові
мікростробіли			
Вигодська	65,6	34,4	-
Мізуньська	64,3	35,7	-
Турова Дача	58,0	38,0	4,0
Зеленська	41,2	31,4	27,4
Горганська	23,3	31,1	45,6
макростробіли			
Вигодська	28,1	50,0	21,9
Мізуньська	-	56,8	43,2
Турова Дача	2,0	54,6	43,4
Зеленська	10,2	42,9	46,9
Горганська	13,6	49,6	36,8

* мікростробіли - жовтого кольору, макростробіли - зеленого

тури гірських популяцій досить близькі.

5. РІВЕНЬ ГЕНЕТИЧНОЇ МІНЛИВОСТІ І ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ КАРПАТСЬКИХ ПОПУЛЯЦІЙ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ

5.1. Адельна структура популяцій

У процесі аналізу одержаних даних було розраховано частоти трапляння алелів 21 локуса в кожній із досліджених популяцій. Найбільш мінливими виявились локуси Aat-2, Aat-3, Adh-1, Adh-2, Dia-1, Fl-Est, Gdh, Mdh-3, Mdh-4, 6-Pgd-1 і 6-Pgd-2, середня очікувана гетерозиготність (H_e) в яких для всього комплексу досліджених популяцій разом перевищувала 40%. До високополіморфних можна зарахувати також Dia-1, H_e в якому для всього комплексу популяцій становила 36,4%. До середньополіморфних слід зарахувати локуси Lap-2, Mdh-3, Pgm-1 і Gpi, середня H_e яких коливалася в межах від 13 до 26%. Невисокий

поліморфізм виявлено в локусах Aat-1, Lap-1, Mdh-1, Mdh-2 і Pgm-2, середня H_e в яких не перевищувала 9%. Локуси Dia-2 та Idh виявились мономорфними в усіх популяціях.

В результаті досліджень в популяціях виявлено 14 рідкісних, з частотою трапляння не більше 1%, алелів. Такі алелі знайдено в 9 локусах: Aat-1; Adh-1; Adh-2; Gpi; Lap-1; Mdh-2; Mdh-3; Mdh-4; 6-Pgd-1. Слід підкреслити, що 10 із 14 рідкісних алелів є ще й маркерними, тобто зустрічаються тільки в одній конкретній популяції. До маркерних належать також алелі Lap-1⁰ і Fl-Est^{1.05}, частоти яких перевищували 1%.

Найбільшу кількість маркерних алелів (5) виявлено в популяції Турова Дача. В Мізуньській популяції знайдено 3 маркерних алелі, у Вигодській і Зеленській - по 2 алелі. В Горганській популяції маркерні алелі не виявлено. Наявність у досліджених популяціях такої великої кількості маркерних і рідкісних алелів, очевидно, пов'язана з дією генетичного дрейфу і є непрямым свідченням тривалої істотної ізоляції між карпатськими популяціями сосни звичайної. З рідкісні і, що більш істотно, з нерідкісні алелі є маркерами болотних популяцій. В суходольних популяціях ці алелі відсутні. Можливо, ці алелі мають пристосовче значення до конкретних лісорослинних умов.

5.2. Стан генофонду популяцій

На основі алельних частот 21 гена розраховано основні показники генетичного поліморфізму в карпатських популяціях сосни звичайної (табл. 2). Незважаючи на ізоляцію та невеликі розміри, популяції зберегли досить багатий генофонд. У поліморфному стані (за 99% критерієм) перебувають понад 90 % генів, середня гетерозиготність популяцій становить 25,8%. Найвищий рівень поліморфності виявлено в болотних популяціях

Таблиця 2. Основні показники генетичного поліморфізму в карпатських популяціях сосни звичайної.

Назва популяції	Частка поліморфних локусів		Середнє число алелів на локус	Середня гетерозиготність	
	95% критерій	99% критерій		очікувана	фактична
Вигодська	0.619	0.810	2.333	0.271	0.284
Мізуньська	0.810	0.905	2.524	0.262	0.273
Турова Дача	0.762	0.905	2.619	0.302	0.267
Зеленська	0.714	0.762	2.143	0.254	0.236
Горганська	0.667	0.714	2.143	0.224	0.231
В середньому	0.667	0.905	3.143	0.272	0.258

(Мізуньській і Туровій Дачі) - по 0,905. Найвищий рівень середньої фактичної гетерозиготності виявлено у Вигодській популяції (28,4 %). Відмічено тенденцію до зниження всіх показників генетичної різноманітності зі збільшенням висоти над рівнем моря. В цілому можна припустити, що таке зменшення поліморфізму відображається певною мірою за рахунок зникнення нечастих алелів у слабopolіморфних локусах.

За 95% критерієм поліморфності з висотного ряду, випадає Вигодська популяція, найменш поліморфна за цим критерієм серед досліджених ($P_{95} = 0,619$). Виявлено також досить значну нестачу гетерозигот (3,5%) в популяції "Турова Дача", що може бути ознакою наявності сімейної структури в цій популяції.

Показник середньої очікуваної гетерозиготності в цілому для досліджених популяцій становить 27,3%, що на 2,4% перевищує їх середню фактичну гетерозиготність. Ймовірно, це пов'язано з деякою відособленістю популяцій, розділених гірськими хребтами, внаслідок чого затруднено обмін генами між ними і можлива підрозділеність популяцій.

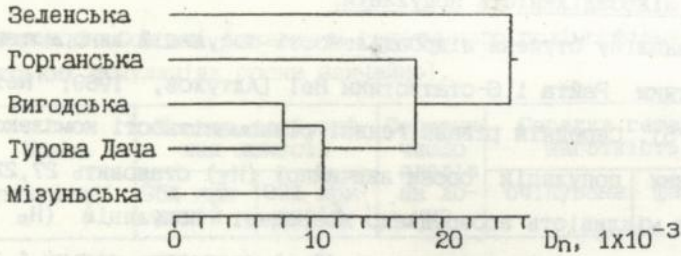
5.3. Підрозділеність популяцій.

Для аналізу ступеня підрозділеності популяцій використано F-статистики Райта і G-статистики Неї (Алтухов, 1989; Nei, 1973, 1975). Середній рівень генної різноманітності комплексу карпатських популяцій сосни звичайної (H_t) становить 27,2%. Майже всю мінливість зосереджено всередині популяцій (H_s - 26,1%). Міжпопуляційна мінливість (D_{st}) становить тільки 1,1%, або 3,6% (G_{st}) від загальної. Середнє значення коефіцієнту інбридингу особини відносно популяції (F_{is}) становить 0,007, особини відносно комплексу популяцій (F_{it}) - 0,030, популяцій відносно всього комплексу (F_{st}) - 0,023. Такі значення F-статистик показують незначну нестачу гетерозигот і в цілому невелику підрозділеність популяцій.

5.4. Ступінь диференціації популяцій.

Для більш точної оцінки генетичних відмінностей між окремими популяціями використано коефіцієнт генетичної дистанції Неї D_n (Nei, 1972). Генетичні дистанції між популяціями коливаються від 0,008 до 0,032 (табл. 3). Методом парногрупового кластерного аналізу побудовано дендрограму, яка ілюструє величину генетичної дистанції між популяціями (мал. 4). Найближчими на дендрограмі виявились передгірні популяції. Гірські популяції розмістились відособлено як від передгірних, Таблиця 3. Матриця генетичних коефіцієнтів дистанції за Неї (1972)

ПОПУЛЯЦІЯ		1	2	3	4	5
1 вигодська	30	0.000	0.012	0.008	0.024	0.015
2 мізуньська	30	0.012	0.000	0.010	0.031	0.017
3 турова дача	30	0.008	0.010	0.000	0.029	0.022
4 зеленьська	31	0.024	0.031	0.029	0.000	0.021
5 горганська	34	0.015	0.017	0.022	0.021	0.000



Мал.4. Дендрограма, що ілюструє ступінь генетичної диференціації карпатських популяцій *P. sylvestris*.

так і одна від одної. В цілому значення дистанції Ne_i на дендрограмі не перевищують 0,025, тобто, незважаючи на ізоляцію, генетичні структури популяцій схожі між собою.

6. ГЕНОТИПНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ.

6.1. Аналіз розподілу частот генотипів.

В результаті ізоферментного аналізу одержано 21-локусні ген-портрети 155 дерев сосни звичайної всіх селекційних категорій. Гетерозиготність дерев коливається від 5,6 до 47,2%. У 108 дерев виявлено в гомозиготному стані нестандартні (відмінні від 1,00) алелі. Частоти деяких нестандартних гомозигот в окремих популяціях значно відрізняються від очікуваних згідно закону Харді-Вайнберга. В болотних популяціях в більшості таких локусів спостерігаються протилежні явища: якщо в Мізуньській популяції фактичні частоти гомоаигот більші від очікуваних, то в Туровій Дачі значно менші, і навпаки. Цілком імовірно, що, незважаючи на схожість умов місця росту, напрямки дії генетичних процесів у цих популяціях не співпадають.

6.2. Кореляційні залежності.

Використовуючи пакети програм SuperCalc і Statgrafix, проведено дослідження кореляційних залежностей між рівнем гетерозиготності дерев і їх деякими показниками (табл. 4).

Таблиця 4. Рівень кореляції між гетерозиготністю дерев і деякими їх морфологічними та селекційними показниками.

Показник	Коефіцієнт кореляції	Похибка, ±	Точність
Висота дерева	0,203	0,022	0,05
Діаметр дерева	0,298	0,020	0,05
Висота підняття грубої кори	-0,216	0,020	0,05
Висота першого живого сучка	0,187	0,023	0,05
Врожайність шишок	0,327	0,021	0,05
Селекційна категорія	-0,188	0,023	0,05

Найвища позитивна кореляція виявилася між рівнем гетерозиготності дерева і врожайністю шишок. Дещо нижчі коефіцієнти кореляції між гетерозиготністю і діаметром та висотою дерев. Між гетерозиготністю і висотою підняття грубої кори та селекційною категорією виявлено слабкий від'ємний зв'язок.

6.3. Особливості генотипів плюсових дерев.

Серед досліджених плюсових дерев тільки два мали рівень гетерозиготності генотипу значно вищий за середній по своїй популяції, одне - значно менший. Гетерозиготність більшості плюсових дерев не відрізнялась значно від середньопопуляційної. Для більшості плюсових дерев характерна наявність в генотипі як мінімум по одному алелю 6-Pgd-1^{0.95} і 6-Pgd-2^{0.90}. У трьох із шести плюсових дерев Зеленської популяції в локусі Lar-1 наявний нульовий алель.

6.4. Підбір пар для спрямованих схрещувань.

На основі ген-портретів підібрано пари дерев для спрямованих внутрішньо- і міжпопуляційних схрещувань. Підбір пар здійснювався з розрахунком на максимальне підвищення гетерозиготності генотипів нащадків. Всього підібрано 37 пар. Схре-

шування провадилися в 1992 - 94 роках. Насіння, одержане від схрещувань 1992 року, висіяно навесні 1995 р. для подальших досліджень.

ВИСНОВКИ.

1. Фенологічні дослідження показали, що рецептивні фази макростробілів починаються на 1 - 3 дні раніше і закінчуються на 1 - 4 дні пізніше відповідно початку і кінця льоту пилку власної популяції. Феноспектри популяцій значною мірою перекриваються, роарив між настанням однойменних фенофаз у популяціях на сусідніх гіпсометричних рівнях становить 1-5 днів. Разом з тим виявлено практично повну ізоляцію між популяціями при різниці альтитуд 350 - 400 м і більше. Не виявлено істотної фенологічної ізоляції між суміжними болотними і суходольними популяціями.

2. Виявлено істотну диференціацію у формовій структурі карпатських популяцій *P. sylvestris* L. за кольором генеративних органів. Особливості структури популяцій за кольором мікростробілів значною мірою корелюють з висотою розташування популяції над рівнем моря. В той же час за особливостями структури за кольором жіночих генеративних органів чітко виділяються болотні популяції.

3. Карпатські популяції сосни звичайної зберегли досить багатий генофонд. Рівень поліморфності в популяціях перевищує середній для *P. sylvestris*; рівень гетерозиготності в передгірних популяціях практично не відрізняється від середньовидового, в гірських популяціях він дещо нижчий. Відмічено тенденцію до зниження всіх показників генетичної різноманітності зі збільшенням висоти над рівнем моря.

4. Велика кількість рідкісних і маркерних алелів формують унікальну структуру кожної з популяцій. Найбільшу кількість таких алелів виявлено в болотних популяціях.

5. Майже вся генна різноманітність зосереджена всередині популяцій. На міжпопуляційну мінливість припадає 3,6% від загальної. Загалом для комплексу досліджених популяцій характерна невелика нестача гетерозигот і невисока підрозділеність.

6. Незважаючи на ізоляцію, генетичні структури всіх популяцій схожі між собою, про що свідчать невисокі значення коефіцієнтів генетичної дистанції H_eI . На дендрограмі, побудованій методом парногрупового кластерного аналізу, в один кластер об'єдналися передгірні популяції. Гірські популяції відособились як від передгірних популяцій, так і одна від одної.

7. Гетерозиготність дерев коливається в межах 5,6-47,6%. Ступінь лінійної кореляції між рівнем гетерозиготності генотипу і морфолого-анатомічними показниками дерев невисокий.

8. Аналіз очікуваних і фактичних частот нестандартних гомозигот показав, що в болотних популяціях вектори дії генетичних процесів не співпадають.

9. Серед досліджених плюсових дерев тільки два мали рівень гетерозиготності значно вищий за середній по своїй популяції, одне - значно менший. Гетерозиготність решти плюсових дерев не відрізнялась значно від середньопопуляційної.

10. У більшості плюсових дерев в генотипі є як мінімум по одному алелю 6-Pgd-1^{0,95} і 6-Pgd-2^{0,90}; у половини плюсових дерев Зеленської популяції наявний алель Lar-1⁰.

11. На основі ген-портретів підібрано 37 пар для спрямованих схрещувань. Схрещування провадилися в 1993 - 94 роках. Насіння, одержане від схрещувань 1993 року, висіяно навесні

1995 р. для подальших досліджень.

За матеріалами дисертації опубліковано такі праці:

1. Постоянная лесосеменная база основных лесообразующих и интродуцированных пород Украины на селекционно-генетической основе.: Обзорн. инф. М.: ВНИИЦлесресурс, 1994, - 32 с. (Лесоведение и лесоразведение, ISSN 0135-6178, вып. 1) (у співавторстві).

2. Структура карпатських популяцій сосни звичайної за кольором генеративних органів і фенологія: "цвітіння - льоту пилку". Лісівництво і агролісомеліорація, Вип. 90. ISSN 0459-1216. К., 1995, с. 19 - 22.

3. Уровень генетической изменчивости и дифференциации у сосны обыкновенной в природных популяциях Украинских Карпат. ДАН РФ, т. 39, № 1, 1995, с. 71 - 76 (у співавторстві).

4. Генетична структура і стан генофонду в реліктових популяціях сосни звичайної в Українських Карпатах. В кн.: Лісова селекція, насінництво та інтродукція в Українських Карпатах. Тези доп. наук.-практ. конф., Івано-Франківськ, вересень 1993, с. 51 - 52.

5. Структура і стан генофонду реліктових популяцій сосни звичайної в Українських Карпатах. В кн.: Охорона генофонду рослин в Україні. Тези доп. наук. конф., Кр.Ріг, травень 1994, с. 80 - 81.

6. Volossianchuk R. Gene diversity in *Pinus sylvestris* populations in Ukrainian Carpathians. Ecological Processes: Current Status and Perspectives. Abstracts of 7th European Ecological Congress. Hungarian Biological Society, Budapest, 1995. P.60.

Volosianchuk R.T. Peculiarities of the phenotypical and genetic structures of isolated Scots pine populations in the Ukrainian Carpathians. *Thesis for a philosophy doctor's degree (Biol.), speciality 06.00.32 - "forest cultures, breeding, seed breeding and town gardening". The Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration, Kharkiv, 1995.*

The thesis reports the results of the study of the Scots pine populations occurring in the Ukrainian Carpathians which are isolated from the continuous range of the species. The investigations were carried out by means of isozyme electrophoresis. The state and structure of the gene pools of the populations of interest are described and the levels of gene diversity and differentiation are estimated. The dependence of the genetic and phenotypical structures of the populations on the altitude and habital conditions is revealed. The pairs of trees to be mated are chosen.

Волосянчук Р.Т. Особенности формовой и генетической структуры изолированных популяций сосны обыкновенной в Украинских Карпатах. *Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 06.00.32 - "лесные культуры, селекция, семеноводство и озеленение городов". Украинский науч.-исслед. ин-т лесного хозяйства и агролесомелиорации, Харьков, 1995 г.*

В работе приводятся результаты исследований карпатских популяций сосны обыкновенной, изолированных от основного ареала, с применением методов изоферментного анализа. Описаны состояние и структура генофонда популяций, степень их подразделенности и дифференциации. Выявлена зависимость генетичес-

кой и формовой структуры популяций от высоты над уровнем моря и условий местопроизрастания. Подобраны пары для скрещиваний.

Ключові слова: популяції, фенофази, генофонд, альель, локус, поліморфізм.

Знако до 100000. Издавано до друку 1950 го. Страна 60x84/8
Обсет друш Умет друш бр. 1,8. Тираж 100. Зам. 80

Државна Уметностна галерија Скопје.
31000. Скопје, бр. Битова, 31

485400

кості в фізичній структурі поглинає стільки ж як у звичайній воді
в умовній містотопіграфії, але збільшує її на певний час.

Кількісний зміст: карбонати, фосфати, сульфати, аміак, азот,
кислород, кальцій.

Здано до набору 14.03.96. Підписано до друку 19.03.96. Формат 60×84¹/₁₆.
Офсет. друк. Умов.-друк. арк. 1,0. Тираж. 100. Зам. 85.

Друкарня Книжкової палати України.
310002. Харків, вул. Артема, 31.

496486

AB.34.5 (C)

AB 34.577

290601 Львів, МСП,
вул. Стефаника, 2,
Львівська наукова бібліотека
ім. В. Стефаника НАНУ