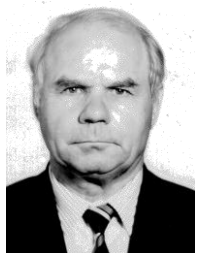


УДК 630*165.51

*А.А. АФОНИН, Е.Н. САМОШКИН*Брянский государственный педагогический университет
Брянская государственная инженерно-технологическая академия

Афонин Алексей Алексеевич родился в 1959 г., окончил в 1981 г. Брянский педагогический институт, ассистент Брянского государственного педагогического университета по курсам генетики, цитологии и дарвинизма. Область научных интересов – популяционная биология.



Самошкин Егор Никитич, родился в 1934 г., окончил в 1960 г. Всесоюзный заочный лесотехнический институт, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой дендрологии и лесной селекции Брянской государственной инженерно-технологической академии, академик РАЕН. Имеет более 100 научных работ по генетике и селекции древесных растений.

АНАЛИЗ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК ИВЫ ПЕПЕЛЬНОЙ

Показана определяющая роль генотипа в формировании качественных и количественных признаков генеративных почек ивы пепельной. Установлен диаллельный характер наследования длины почек, обоснована гипотеза об аллополиплоидном происхождении вида.

The determining genotype role is shown in forming qualitative and quantitative attributes of generative buds of ashy willow. The diallell character of inheriting the buds length is stated, the hypothesis on allopolyploidic origin of this species is substantiated.

Ива пепельная – наиболее распространенный вид ив средней полосы России. Ее кора широко используется для дубления кож, листья – на корм

скоту, однолетние побеги – для плетения; она ранний медонос, пластична, увеличивает биологическое разнообразие природных ландшафтов.

Ввиду большой изменчивости морфологических признаков отнесение конкретных особей к данному виду представляет некоторые трудности. Особенно сложно определять этот вид в безлистном состоянии.

Возможно, одной из причин большой морфологической изменчивости вида является его полиплоидность. Известно [7], что гаплоидное число хромосом (n) в роде ива равно 19, а диплоидное ивы пепельной – 76 [5]. Следовательно, этот вид является тетраплоидом.

В большинстве определителей [2, 4, 6 и др.] важным диагностическим признаком является морфология генеративных почек и их размеры, однако описаны они крайне неполно: часто конкретные особи трудно отнести к данному виду.

Задача исследования состояла в том, чтобы определить для ивы пепельной пределы изменчивости генеративных почек, закономерности наследования размеров и формы почек в популяции, а также соотношение их генотипической и паратипической изменчивости.

Исследования проводили на второй надпойменной террасе левобережья р. Десны в зеленой зоне г. Брянска на площади 4 км². Было заложено три пробных участка с выравненными экологическими условиями: первый – на южной опушке смешанного леса (совместно с пепельной произрастают ивы трехтычинковая, пятитычинковая, белая, шерстистопобеговая), отличается высокой освещенностью, почвы болотные торфянисто-глеевые, имеют проточное увлажнение; второй – на северной опушке черноольшаника (обнаружены также ивы мирзинолистная, ушастая), имеет слабую освещенность, почвы – те же; третий – на южной экспозиции осокового болота (встречаются ивы ушастая, розмаринолистная), характеризуется высокой освещенностью, почвы болотные торфянистые с застойным увлажнением.

В середине зимы с каждого куста на всех трех участках отбирали хорошо развитые верхние однолетние замещающие побеги с генеративными почками. На первом участке исследовали 89 кустов, на втором – 25, на третьем – 51. Описывали морфологию и определяли с точностью до 1 мм модальную длину 3-4 верхних генеративных почек. Классовый интервал принят 1 мм. Установлено, что почки этой серии однородны по морфологическим признакам, а их длина изменяется очень мало (в пределах 1 мм).

Для анализа отбирали следующие морфологические признаки: треугольность формы почки, заостренность верхушки и ее отогнутость от стебля. Корреляция между этими признаками определяли как коэффициент контингенции Пирсона ϕ^2 для качественных признаков [1], достоверность корреляционных отношений оценивали с помощью критерия χ^2 (табл. 1).

Анализ результатов показывает, что во всех случаях корреляция недостоверна, т.е. признаки наследуются независимо, однородны в пределах клона, а их комбинации дают восемь основных морфологических типов

Таблица 1

Пара признаков	φ^2	χ^2
Заостренность – треугольность	0,0213	1,90
Заостренность – отогнутость	0,0402	3,54
Отогнутость – треугольность	0,0188	1,67

Примечание. $\chi^2_{\text{табл}} = 3,84$ при уровне значимости $P = 0,05$ и числе степеней свободы $k = 1$.

почек: 1) неотогнутые, незаостренные, нетреугольные; 2) неотогнутые, незаостренные, но треугольные; 3) неотогнутые, нетреугольные, но заостренные; 4) неотогнутые, но заостренные и треугольные; 5) незаостренные, нетреугольные, но отогнутые; 6) незаостренные, но отогнутые и треугольные; 7) нетреугольные, но отогнутые и заостренные; 8) отогнутые, заостренные, треугольные. Каждый из этих признаков – отогнутость, заостренность, треугольность – может считаться независимо наследуемым и детерминируемым не менее чем одной парой аллелей.

Измерение длины почек от прилистникового рубца до кончика верхушки показало, что заостренность верхушки почек увеличивает их длину, а отогнутость, напротив, уменьшает, однако это различие сопоставимо с величиной классового интервала (1 мм). Поэтому при распределении особей по классам длины почек кусты с заостренными почками (например длиной 8,0...8,9 мм) относились к предыдущему классу (от 7,0 до 7,9 мм), а с отогнутыми при той же длине – к последующему (от 9,0 до 9,9 мм). Во всех трех выборках (с участков 1, 2 и 3) отчетливо проявляется трехвершинный характер распределения особей по длине почек. Подобные распределения свидетельствуют о моногенном диаллельном характере наследования признака с неполным доминированием одного из аллелей (А или а). Было принято, что растения с короткими почками имеют генотип *aa* (гомозиготы), с почками средней длины – генотип *Aa* (гетерозиготы), с длинными почками – генотип *AA* (гомозиготы). Промежуточные фенотипы распределяли, исходя из предположения, что внутри каждого генотипического класса (*aa*, *Aa*, *AA*) существует распределение, близкое к нормальному. Данные о длине почек были сгруппированы для дисперсионного анализа (табл. 2).

Совокупность материалов по каждой выборке рассматривали как однофакторный неравномерный дисперсионный комплекс, т. е. учитывали влияние гена А. Для оценки действия экологических факторов был выполнен дисперсионный анализ пар выборок и всей совокупности данных в виде двухфакторных неравномерных дисперсионных комплексов: учитывали влияние генотипа и условий обитания [1].

Во всех случаях выявлено существенное влияние генотипа и незначительное – условий обитания на длину почек (табл. 3). Обращает на себя внимание довольно большая доля остаточной дисперсии, что может быть связано с высокой изменчивостью внутри клона.

Таблица 2

Длина почек, мм	Изменчивость длины генеративных почек в зависимости от условий обитания и генотипа в выборках														
	1					2					3				
	n_0	n_k	n_{aa}	n_{Aa}	n_{AA}	n_0	n_k	n_{aa}	n_{Aa}	n_{AA}	n_0	n_k	n_{aa}	n_{Aa}	n_{AA}
13,0...13,9	2	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12,0...12,9	1	3	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11,0...11,9	3	10	-	9	1	1	3	-	-	3	2	4	-	-	4
10,0...10,9	17	11	-	11	-	3	2	-	2	-	5	0	-	-	-
9,0...9,9	18	12	3	9	-	3	4	-	4	-	5	5	-	5	-
8,0...8,9	16	17	14	3	-	7	2	2	-	-	5	7	-	7	-
7,0...7,9	22	18	18	-	-	5	6	6	-	-	19	9	6	3	-
6,0...6,9	9	14	14	-	-	6	5	5	-	-	8	18	18	-	-
5,0...5,9	1	3	3	-	-	-	3	3	-	-	3	6	6	-	-
4,0...4,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	2	2	-	-

Примечание. n_0 , n_k – частота фенотипов фактическая и скорректированная с учетом заостренности и отогнутости почек; n_{aa} , n_{Aa} , n_{AA} – скорректированные частоты фенотипов в пределах генотипических классов aa, Aa, AA.

Таблица 3

Номер выборки	Влияние на длину генеративных почек								
	генотипа			условий обитания			прочих факторов		
	s_A^2	$F_{\text{факт}}$	h_A^2	s_E^2	$F_{\text{факт}}$	h_E^2	s_z^2	h_z^2	s_y^2
1	2,58	102	0,73	-	-	-	0,95	0,27	3,53
2	2,95	53	0,83	-	-	-	0,61	0,17	3,56
3	2,44	119	0,81	-	-	-	0,58	0,19	3,02
1, 2	4,49	168	0,82	0,17	9	0,03	0,90	0,16	5,56
2, 3	4,55	168	0,86	0,13	8	0,02	0,60	0,11	5,28
1, 3	4,13	83	0,56	1,09	33	0,15	2,12	0,29	7,34
1, 2, 3	5,70	284	0,81	0,48	24	0,07	0,80	0,11	6,98

Примечание. s_A^2 – генотипическая дисперсия по гену А; h_A^2 – степень влияния аллелей гена А (коэффициент наследуемости в узком смысле); s_E^2 – средовая (экологическая) дисперсия; h_E^2 – степень влияния условий обитания; $F_{\text{факт}}$ – фактическое значение критерия Фишера для генотипической и средовой дисперсий; s_z^2 – остаточная (внутригрупповая) дисперсия; h_z^2 – степень влияния неучтенных факторов; s_y^2 – общая дисперсия. Все результаты статистически достоверны: $F_{\text{факт}} > F_{\text{табл}}$ при $P = 0,01$.

В качестве гипотезы было принято, что в каждой из выборок (с участков 1, 2 и 3) и во всей совокупности исследованных растений существует равновесие в соответствии с законом Харди-Вайнберга. Частоту аллеля а (p_a) рассчитывали по формуле

Таблица 4

Номер выборки	Генотип	$n_{\text{факт}}$	p_a	q_A	$n_{\text{теор}}$	Отклонение	$\chi^2_{\text{факт}}$
1	aa	52	0,76	0,24	51,4	+ 0,6	0,2
	Aa	32			32,5	- 0,5	
	AA	5			5,1	- 0,1	
2	aa	16	0,76	0,24	14,5	+ 1,5	3,04
	Aa	6			9,1	- 3,1	
	AA	3			1,4	+ 1,6	
3	aa	32	0,77	0,23	30,2	+ 1,8	1,26
	Aa	15			18,1	- 3,1	
	AA	4			2,7	+ 1,3	
1, 2, 3	aa	100	0,77	0,23	97,8	+ 2,2	1,80
	Aa	53			58,4	- 5,4	
	AA	12			8,7	+ 3,3	

Примечание. $n_{\text{факт}}$ – фактическая частота генотипа в выборках; p_a , q_A – частоты аллелей а и А соответственно; $n_{\text{теор}}$ – частота генотипа, рассчитанная по формуле Харди-Вайнберга; $\chi^2_{\text{табл}} = 4,60$ при $P = 0,10$ и $k = 2$.

$$p_a = (n_{aa} + 1/2n_{Aa}) : N,$$

где n_{aa} – число гомозигот aa;

n_{Aa} – число гетерозигот;

N – общий объем выборки.

Частоту аллеля А определяли по формуле

$$q_A = 1 - p_a.$$

Ожидаемые частоты генотипов устанавливали по формуле Харди-Вайнберга [3]. Сравнение фактических и теоретических частот генотипов (табл. 4) показывает, что фактическое распределение хорошо аппроксимируется уравнением Харди-Вайнберга при $p_a = 0,76...0,77$, что подтверждает гипотезу о моногенном диаллельном характере наследования длины генеративных почек.

Выводы

1. Морфология и размеры генеративных почек ивы пепельной представляют собой совокупность генетически обусловленных признаков, наследуемых независимо друг от друга. Одна пара аллелей (а и А) обуславливает общую длину почек; не менее трех пар – их морфологию (заостренность, треугольность, отогнутость), причем заостренность и отогнутость оказывают модифицирующее влияние на длину.

2. Влияние условий обитания слабое, со степенью около 7 %, тогда как влияние генотипа, в частности аллелей гена А, на порядок выше (81 %).

3. Диаллельная схема наследования длины почек показывает, что ива пепельная имеет аллополиплоидное происхождение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. Лакин Г.Ф. Биометрия. - М.: Высш. шк., 1980.- 290 с. [2].
Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР.- Л.: Колос,
1964. - С. 193 - 196. [3]. Маттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и
эволюция. - М.: Мир, 1972. - 323 с. [4]. Рычин Ю.В. Древесно-кустарниковая
флора.- М.: Просвещение, 1972. - С. 203. [5]. Флора Европейской части СССР.- Л.:
Наука, 1981. - Т. 5. - С. 10 - 33. [6]. Чепик Ф.А. Определитель деревьев и
кустарников.- М.: Агропромиздат, 1985. - 125 с. [7]. Чуксанова Н.А. Эволюция
кариотипов растений// Успехи современной генетики.- М.: Наука, 1974. - Вып. 5. -
С. 200 - 209.

Поступила 11 мая 1995 г.