7. *Малецкий С. И.* Эпигенетическая изменчивость признака раздельно-сростноцветковости у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Идентифицированный генофонд растений и селекция. — ГУ ГНЦ РФ ВНИИР. — 2005. — С. 110–124.

8. *Малецкий С. И., Малецкая Е. И.* Генетика. — 1996. — Т. 32, № 12. — С. 1643–1650.

9. *Малецкий С. И. и др.* Однорostковость свеклы. Эмбриология, генетика, селекция. — Новосибирск: Наука, 1988. — С. 79–131.

10. *Тырнов В. С.* Гаплоидия у растений. Научное и прикладное значение. — М.: Наука. — 1998. — 54 с.

11. *Юданова С. С.* Миксоплоидия клеточных популяций сахарной свеклы и ее связь с репродуктивными признаками. Диссерт. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Санкт-Петербург, Всероссийский НИИ растениеводства. — 2004. — 126 с.

12. *Юданова С. С., Малецкий С. И.* Миксоплоидия клеточных популяций и автосегрегация по локусу *Mm* в потомствах сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) при апозиготии // Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюцию Матер. межд. конф. Товарищество научных изданий КМК. — М.: 2010. — С. 140–143.

13. *Bosemark N. O.* Hereditas. — 1971. — V.69. — P. 193–204.

14. *Hosemans D., Bossoutrot D. Z.* Pflanzenzücht. — 1983. — Bd. 91. — № 1. — S. 74–77.

Резюме

При апозиготической репродукции доля РЦ растений у отобранных гаплоидов была выше, чем эта доля у дигаплоидных потомств. Теоретические модели сегрегации показали нестабильность по числу хроматид в хромосомах как у гаплоидных, так и у дигаплоидных растений.

Share of plants with uniflorous inflorencence in haploid plants was higher than in dihaploids plants. An estimation of segregation showed instability of chromatid numbers both in haploids and dihaploids.

НИКОЛАЕВА А. В., КОРШИКОВ И. И.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Украина, 83059, Донецк, пр-т. Ильича, 110, e-mail: dbsgenetics@gmail.com

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ВЫСОКОГО (*JUNIPERUS EXCELSA* BIEB.) В ГОРНОМ КРЫМУ

Малораспространенный в Горном Крыму реликтовый вид — можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* Bieb.) представлен на северном пределе своего естественного распространения небольшими изолированными популяциями. Они отличаются низкой плотностью растений, а поэтому получили название — можжевеловые редколесья. Многие годы эти редколесья подвергаются избыточным антропогенным нагрузкам, и особенно в последние 30 лет, приводящим как к ухудшению эколого-эдафических условий

произрастания растений, так и нередко к их гибели из-за вырубок и локальных пожаров. Учитывая биологические особенности пространственной структуры редколесий *J. excelsa* и нерациональное, а часто и не оправданное отношение к ним человека, представляется целесообразным и неотложным изучение состояния популяционного генофонда этого важного для дендрофлоры Крыма вида.

Цель работы — анализ популяционно-генетического полиморфизма *J. excelsa в* Горном Крыму для оценки разнообразия его генофонда на северном пределе естественного распространения.

Объектами исследований служили генеративные растения шести популяций *J. excelsa* в Крыму, расположенных от Мыса Айя до Карадага, охватывая весь крымский ареал. Исследуемые выборки из этих популяций насчитывали от 18 до 37 растений. Для определения генотипа растения в качестве молекулярных маркеров использовали изоферменты 9 ферментных систем (табл. 1.). Ранее для этих ферментов *J. excelsa* нами был установлен генетический контроль [1]. Электрофоретическое разделение ферментов проводили в вертикальных пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля с pH разделяющего геля 8,9 и трис-глициновым электродным буфером с pH 8,3 [2]. Гистохимическое проявление зон ферментативной

Таблица 1

Количество аллелей и генотипов в локусе, средняя полокусная гетерозиготность *Juniperus excelsa* в Горном Крыму

Ферменты	Локус	Количество		Средняя гетерозиготность	
		аллелей	генотипов	наблюдаемая	ожидаемая
Глутаматоксалоацетат-трансаминаза	Got-2	3	5	0,513	0,496
	Got-3	4	4	0,179	0,163
Глутаматдегидрогеназа	Gdh	2	3	0,346	0,380
Кислая фосфатаза	Acp-1	3	6	0,519	0,494
	Acp-2	4	6	0,648	0,529
	Acp-3	4	7	0,449	0,446
	Acp-4	3	6	0,442	0,408
Супероксиддисмутаза	Sod-1	2	3	0,372	0,398
	Sod-2	3	6	0,526	0,484
	Sod-3	3	5	0,404	0,380
Эстераза	Est	3	4	0,090	0,095
Лейцинаминопептидаза	Lap-1	3	6	0,654	0,548
	Lap-3	3	3	0,026	0,025
Малатдегидрогеназа	Mdh-2	3	5	0,647	0,458
	Mdh-3	3	4	0,622	0,468
Формиатдегидрогеназа	Fdh	3	3	0,083	0,081
Диафораза	Dia-1	3	6	0,340	0,353
	Dia-2	3	4	0,064	0,067
В среднем или всего		55	86	0,385	0,355

активности на гелевых образцах осуществляли по общепринятым методикам с небольшими модификациями [3]. У большинства растений анализировали ферменты из эндоспермов не менее чем 7 семян, а у деревьев с высокой пустосемянностью — все имеющиеся полнозернистые семена. Для оценки уровня изменчивости определяли частоты аллелей изучаемых локусов. Подразделенность популяций выясняли, используя показатели F-статистик Райта, а дифференциацию устанавливали с помощью генетической дистанции Нея [4]. Аллельную и генотипическую гетерогенность оценивали с помощью χ2-теста [5]. При статистической обработке электрофоретических данных использовали пакет компьютерных программ BIOSYS — 1 [6], GenAlEX V. 6 [7].

Результаты и обсуждение

Для 9 ферментных систем *J. excelsa* по результатам электрофоретического разделения их изоферментов установлено 55 аллелей. В отдельных популяциях было от 43 до 50 аллелей. Все 18 исследуемых локусов оказались полиморфными (см. табл. 1), а 13 из них отличались высоким уровнем изменчивости, для которых средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_O) была не ниже 34%. Только у трех из этих тринадцати локусов ожидаемая гетерозиготность была несколько выше наблюдаемой. В шести популяциях *J. excelsa* описано 86 генотипов 18 изученных локусов. Наибольшее количество генотипов (6–7) выявлено у семи локусов Acp-1, Acp-2, Acp-3, Acp-4, Sod-2, Lap-1, Dia-1. Фактическое распределение генотипов соответствовало теоретическому согласно закону Харди-Вайнберга только в двух популяциях — Ласпи и Байдарская долина. В остальных четырех популяциях отмечены случаи существенного расхождения в распределении генотипов по двум — трем локусам (Гаспра, Карадаг) и четырем локусам (Мартьян, Айя).

При сравнении шести популяций аллельная и генотипическая геторогенность установлена для восьми локусов (табл. 2). По остальным 10 локусам существенных отличий в генетической структуре популяций *J. excelsa* не установлено. Согласно значениям коэффициента F_{IS} для большинства исследуемых локусов свойствен избыток гетерозигот. В среднем для шести популяций *J. excelsa* он составляет 8,7%. Подразделенность исследуемых популяций невысокая. На межпопуляционные отличия согласно коэффициента F_{ST} приходится 3,2% от всей генетической изменчивости. Наибольший вклад в подразделенность популяций *J. excelsa* вносят два локуса — Est и Dia-2.

J. excelsa в Горном Крыму отличается высоким уровнем изменчивости. Так, доля полиморфных локусов (P_{99}) в шести исследуемых популяциях изменялась в пределах 83,3–100% (табл. 3).

Среднее количество аллелей варьировало от 2,333 до 2,778. Высокой во всех популяциях была средняя наблюдаемая гетерозиготность: 0,318–0,459. Для всех популяций характерен избыток гетерозигот: от небольшого — в 0,3% для Гаспра до значительного в 14,6% (Айя) и 28,9% (Мар-

Таблица 2

Значения показателей F — статистик Райта, существенная (*, **, *) аллельная и генотипическая гетерогенность *Juniperus excelsa* (χ2-тест)**

Локусы	F_{IS}	F_{ST}	Локусы	F_{IS}	F_{ST}
	гетерогенность			гетерогенность	
	аллельная	генотипическая		аллельная	генотипическая
Gdh	0,065	0,020	Acp-3	-0,003	0,015
Got-2	-0,032	0,015	Acp-4	-0,090	0,018
Got-3	-0,083**	0,032**	Dia-1	0,061**	0,035*
Lap-1	-0,177*	0,038*	Dia-2	0,011***	0,069*
Lap-3	0,005	0,017	Fdh	-0,033	0,007
Mdh-2	-0,396*	0,030*	Sod-1	0,070	0,030
Mdh-3	-0,321***	0,044***	Sod-2	-0,084*	0,026
Acp-1	-0,053	0,020*	Sod-3	-0,052	0,009
Acp-2	-0,221	0,012	Est	0,074**	0,039

Таблица 3

Значения основных показателей генетического полиморфизма шести природных популяций для *Juniperus excelsa* в Горном Крыму

Название популяций	Кол-во деревьев, шт	Доля полиморфных локусов, P_{99}	Среднее число аллелей на локус, A	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта, F
				ожидаемая, H_E	наблюдаемая, H_O	
Ласпи	19	0,833	2,444	0,317±0,023	0,333±0,023	–0,050
Гаспра	22	0,889	2,389	0,317±0,021	0,318±0,021	–0,003
Карадаг	37	1,000	2,778	0,378±0,018	0,393±0,017	–0,040
Байд. дол	18	0,944	2,611	0,347±0,025	0,352±0,025	–0,014
Мартьян	30	0,889	2,333	0,356±0,019	0,459±0,018	–0,289
Айя	30	0,889	2,500	0,349±0,019	0,400±0,018	–0,146
среднее		1,00	2,778	0,355±0,008	0,385±0,08	–0,084

тьян). По уровню генетического полиморфизма *J. excelsa,* особенно по гетерозиготности, существенно превосходит аборигенные для Горного Крыма виды рода *Pinus* L. Так, например, у наиболее изменчивой сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don.) средняя наблюдаемая гетерозиготность составляла 20,1 % [8], а у *J. excelsa* она равнялась 38,5 %.

Изолированные популяции *J. excelsa* отличались невысоким уровнем генетической дифференциации. Значения коэффициента генетической дистанции Нея (D_N) варьировали 0,004 до 0,021, составив в среднем 0,015. Дендрограмма, построенная на основании значений D_N не показывала распределение популяций в соответствии с географическим местоположением (рис. 1).

Таким образом, *J. excelsa* в редколесьях Горного Крыма — на северном пределе естественного распространения — отличается высоким уровнем генетической изменчивости. Это, очевидно, эволюционно закрепленная

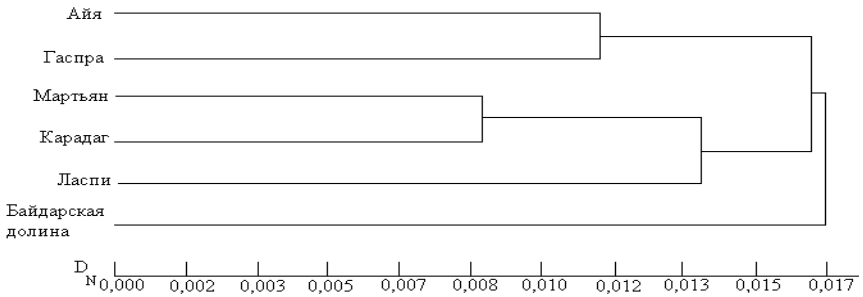


Рис. 1. **Дендрограмма, построенная на основании значений D_N шести природных популяций *Juniperus excelsa* в Горном Крыму**

биологическая особенность вида, позволяющая ему выживать в не очень благоприятных условиях краевой части его ареала. В популяциях *J. excelsa,* очевидно, не складываются необходимые условия для массового перекрестного опыления растений. Подтверждением этого является очень низкое количество в шишкоягодах полнозернистых и большое число пустых семян, которые, как правило, образуются от самоопыления растений [9]. Генеративного возраста в редколесьях *J. excelsa* достигают, как правило, высокогетерозиготные особи.

Литература

1. *Коршиков И. И., Николаева А. В.* Генетический контроль аллозимов у можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Bieb.) в Крыму // Цитология и генетика. — 2007. — Т. 41, № 4. — С. 15–19.

2. *Davis B. J.* Disk electrophoresis. II. Methods and application to human serum proteins // Ann. N. Y. Acad. Sci. — 1964. — Vol. 121. — P. 404–427.

3. *Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И.* и др. Генетика изоферментов. — Москва. — 1977. — 275 с.

4. *Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. — 1972. — Vol.106. — P. 283–292.

5. *Животовский Л. А.* Популяционная биометрия. — Москва. — 1991. — 271 с.

6. *Swofford D. L., Selander R. B.* BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. Hered. — 1981. — Vol.72, № 4. — P. 281–283.

7. *Peakall R., Smouse P. E.* GenAlexV 6: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research//Molecular Ecology Notes. — 2006. — Vol. 6. — P. 288–295.

8. *Коршиков И. И.* Популяционная генетика и репродуктивная биология сосны крымской. — Донецк, 2010. — 244 с.

9. *Коршиков И. И., Николаева А. В.* Изменчивость семенной продуктивности можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Bieb.) в Горном Крыму в разные годы // Автохтонні та інтродуковані рослини. — 2011. — Вып. 7. — С. 78–82.

Резюме

С использованием 18 аллозимных локусов изучено популяционно-генетическое разнообразие *Juniperus excelsa* в пределах его ареала в Горном Крыму. Уста-

новлен высокий уровень изменчивости этого вида от Карадага до м. Айя. В шести исследуемых популяциях доля полиморфных локусов варьировала соответственно от 83,3 % — 100 %, а уровень наблюдаемой гетерозиготности составлял 31,8–45,9 %.

З використанням 18 алозимних локусів досліджено популяційно-генетичне різноманіття *Juniperus excelsa* в межах ареалу у Гірському Криму. Встановлено високий рівень генетичної мінливості цього виду від Карадагу до м. Айя. В шести популяціях, що досліджувались, доля поліморфних локусів і наявна гетерозиготність варіювали відповідно 83,3–100 % та 31,8 –45,9 %.

The population-genetic diversity of *Juniperus excelsa* was studied using 18 allozyme loci within the limits of its range in the Crimean Mountains. The high level of variability of this type was established shore from cape Aya to Karadag. Percentage of polymorphic loci ranged from 83.3 % — 100 %, and the observed heterozygosity was 31.8–45.9 % in the six study populations

ОКСЬОМ В. П., ОКСЬОМ Л. Л.

Інститут фізіології рослин та генетики НАН України, Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17, e-mail: oksem_vova@ukr.net

ЕФЕКТИВНІСТЬ ВИКОРИСТАННЯ ІНДУКОВАНИХ МІКРОМУТАЦІЙ ПРИ ПОЛІПШЕННІ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ПОКАЗНИКАМИ ЯКОСТІ ЗЕРНА

В структурі харчування людини найбільша доля припадає на вуглеводи і білки, основну частину яких постачають злаки. Одним із головних культивованих злаків є пшениця, що на 90 % представлена видом *Triticum aestivum* L. пшениця м'яка, щорічні валові збори якої в середньому складають близько 600 млн т [4]. Потреба в виробництві пшениці невпинно зростає, і за різними прогнозами до 2020 року складе від 840 до 1050 мільйонів тонн зерна на рік [16, 18], що свідчить про те, що врожайність, зважаючи на існуючі на сьогодні валові збори в світі, за цей період необхідно підвищувати на 1,6–2,6 % щорічно [3]. Особливо актуальним питання виробництва пшениці постає в Україні, де посівні площі озимої пшениці змінюються залежно від року в межах 4,5–7,6 млн га, що складає 38 % всього зернового клину. Валові збори зерна в Україні складають майже половину валових зборів усіх зернових і використовується головним чином для випікання хліба. А тому, підвищення продуктивності та поліпшення якості зерна пшениці на сьогодні залишається дуже актуальною проблемою [7]. Вихід України на світовий ринок спонукає до виробництва конкурентоспроможного якісного зерна. Як відомо, вартість зерна і рентабельність виробництва значно залежать від його якості, тому при виробництві зерна, як на експорт так і для внутрішнього ринку, проблема якості стає домінуючою [11]. Для генетичного поліпшення сортів за комплексом ознак, пов'язаних з якістю зерна, необхідна розробка принципово нових методик. Поліпшення якості зерна