

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*165.3

**ДИССИММЕТРИЧЕСКАЯ
И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
ПЛУСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ
В РАЗНЫХ ТИПАХ ЛЕСА**

© 2011 г. А. М. Голиков

Центр защиты леса Новгородской области
173008 Великий Новгород, ул. Большая С. Петербургская, 81, корп. 2
E-mail: czlno@lpm.nov.ru
Поступила в редакцию 05.03.2009 г.

Впервые изложены результаты эколого-диссимметрического и изоферментного анализа формовой и генетической структуры плюсовых деревьев *Pinus sylvestris* (L.). Установлено, что диссимметрическая и генетическая дифференциация плюсовых деревьев – явление не случайное, а обусловленное особенностями местопроизрастания. Показано достоверное влияние типа леса на взаимосвязь между индивидуальным уровнем гетерозиготности по аллозимным локусам и диссимметрической дифференциацией плюсовых деревьев.

Сосна обыкновенная, тип леса, гетерозиготность, диссимметрия, энантиоморфа, стереоморфа.

Во многих странах мира ведущая роль в создании постоянной лесосеменной базы на селекционной основе отводится плюсовым деревьям, которые обладают высокими фенотипическими показателями по росту. От их исходного состава в значительной степени зависит эффективность селекционной работы и продуктивность будущих лесных насаждений. Существенным недостатком плюсовой селекции является то, что семенное потомство многих плюсовых деревьев не всегда оказывается высокопродуктивным. Создание лесосеменных плантаций и оценка наследственных свойств плюсовых деревьев ведется, как правило, без учета их морфо-генетической структуры и эдафического происхождения, что в целом снижает эффективность селекционных работ. В селекции на продуктивность ключевой проблемой является повышение точности идентификации выдающихся генотипов. Для разработки методов этой оценки наибольший интерес представляет эколого-диссимметрический и изоферментный анализ. Имеются многочисленные данные, экспериментально подтверждающие существование эдафических экотипов сосны обыкновенной с характерными наследственными особенностями [13]. Изучение роста 8-, 17- и 22-летних испытательных культур сосны в Псковской обл. по-

казало, что эдафическое происхождение семян и экологические условия испытания оказывают существенное влияние на продуктивность потомства плюсовых деревьев и популяций [6, 8]. В то же время выявлено достоверное влияние типов леса на наследственную неравноценность диссимметричных форм плюсовых деревьев сосны, что позволяет существенно повысить точность идентификации лучших генотипов по фенотипу [8]. В генетических исследованиях особый интерес представляют изоферменты как генетические маркеры, которые могут быть полезными не только в познании закономерностей эколого-генетической дифференциации плюсовых деревьев, но и могут оказать важную роль в ранней диагностике наследственных свойств.

Основная цель работы – изучение генетической структуры плюсовых деревьев сосны по аллозимным локусам и окраске семян в связи с диссимметрией филлотаксиса и типами леса.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись 408 плюсовых деревьев сосны обыкновенной, отобранные в наиболее распространенных и хозяйственно значимых типах леса в 8 муниципальных районах

Псковской обл. (Плюсский 47 экз., Стругоокрасненский 129 экз., Порховский 65 экз., Опочецкий 18 экз., Пустошкинский 20 экз., Невельский 41 экз., Себежский 44 экз., Куньинский 44 экз.). В каждом районе выбранные плюсовые деревья сосны представлены из разных типов леса и находятся в пределах одного Северо-Западного лесосеменного района (лесосеменной подрайон – Псковско-Новгородский). Изученные плюсовые деревья сосны были сгруппированы по трем основным условиям местопроизрастания: 1) тип леса “сосняк брусничный” – 125 экз. (эдапот A_2 , почва песчаная, полнота насаждений 0.6–0.7, средний класс бонитета II.5); 2) сосняк кислично-черничный – 93 экз. (эдапот B_{2-3} , почва супесчаная, полнота насаждения 0.8–0.9, средний класс бонитета I.5); 3) сосняк черничный – 190 экз. (эдапоты A_3 и B_3 , почва песчаная и супесчаная влажная, полнота насаждений 0.7–0.8, средний класс бонитета I.3). Возраст плюсовых деревьев сосны колебался от 80 до 125 лет. Из многообразия по окраске семян плюсовых деревьев сосны выделено две основные группы: светлые (светло-серые, коричневые, светло-коричневые и коричнево-пестрые) и темные (черные, темно-серые, темно-коричневые и темно-коричневые пестрые). При изучении диссимметрии кроны у каждого плюсового дерева сосны в верхней части кроны обследовалось 40–50 боковых побегов первого порядка ветвления. Образцы побегов брались одновременно с заготовкой черенков и шишек, которые использовались для закладки лесосеменных плантаций и архивов клонов. Определение левизны (L) и правизны (D) филлотаксиса побегов проводилось по методике А.В. Хохрина [17]. Для электрофоретического анализа изоферментов использованы вегетативные почки 369 плюсовых деревьев сосны. Всего исследовано 26 аллозимных локусов: Adh-1, Adh-2, Fdh, Fe-2, Gdh, Got-1, Got-2, Idh, Lap-1, Lap-2, Mdh-1, Mdh-2, Mdh-3, Pgd-1, Pgd-2, Sod-1, SoD-2, SoD-3, Skdh-1, Skdh-2, Pepca, Pgi-1, Pgi-2, Pgm-1, Pgm-2, Sdh.

Электрофоретический анализ изоферментов плюсовых деревьев сосны выполнен в Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Адаптивная ценность особей определяется множеством факторов, суммарное влияние которых находит отражение в частоте встречаемости того или иного генотипа [15]. Изучение L- и D-форм плюсовых деревьев сосны показало, что частота их встречаемости зависит от типов леса (табл. 1). Среди плюсовых деревьев сосны в брусничном типе леса преобладают L-формы (67.2%), а в черничном – D-формы (64.2%). Различия по встречаемости энантиоморф плюсовых деревьев статистически достоверны ($\chi^2_1 = 14.79 - 16.51 > \chi^2_{01} = 6.63$). В переходных кислично-черничных типах леса с оптимальной влажностью почвы соотношение L- и D-форм плюсовых деревьев сосны близко к 1:1. Аналогичная закономерность встречаемости диссимметричных форм плюсовых деревьев сосны в зависимости от условий местопроизрастания выявлена в Новгородской обл. [6, 9]. Неодинаковая встречаемость диссимметричных форм плюсовых деревьев сосны в различных по влажности местообитаниях свидетельствует об их экологической неравноценности.

Гетерозиготность по аллозимным локусам является одной из наиболее важных генетических характеристик особи, непосредственно влияющей на ее взаимоотношения со средой [1, 2, 4]. Вариационные ряды по индивидуальной гетерозиготности (H_0) плюсовых деревьев были разделены на три уровня: 1) низкий (менее $H_0 - \sigma$), 2) средний (в пределах $H_0 \pm \sigma$) и 3) высокий (более $H_0 + \sigma$). На рис. 1 показана генетическая структура L- и D-форм плюсовых деревьев в связи с их уровнем гетерозиготности и условиями местопроизрастания; встречаемость гомо-гетерозиготных генотипов сосны зависит от диссимметрии

Таблица 1. Встречаемость K- и D-энантиоморф плюсовых деревьев сосны в разных типах леса

Сосняк	Изучено деревьев, экз.			Декстральность $P(D)$	χ^2
	Всего	L	D		
Брусничный	125	84	41	0.33	14.79*
Кислично-черничный	93	44	49	0.53	0.27
Черничный	190	67	123	0.65	16.51*
Итого	408	195	213	0.52	31.57

Примечания. Общий критерий соответствия $\chi^2_1 = 0.79 < \chi^2_{05} = 3.84$. Критерий однородности $\chi^2_2 = 30.78 > \chi^2_{01} = 9.21$.

* Различия встречаемости L- и D-энантиоморф и теоретически ожидаемого распределения 1:1 достоверны при $p = 0.01$.

Таблица 2. Статистические показатели гетерозиготности у энантиоморф плюсовых деревьев сосны в разных типах леса

Энантиоморфа	Изучено деревьев, экз.	Статистические показатели гетерозиготности		
		$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	C.V.,%	t_d
Сосняк брусничный (A_2)				
L	84	0.171±0.0078	41.8	3.6**
D	41	0.215±0.0094	28.1	
L+D	125	0.185±0.0064	38.3	
Сосняк кислично-черничный (B_{2-3})				
L	44	0.211±0.0098	30.9	2.5*
D	49	0.176±0.0101	40.0	
L+D	93	0.193±0.0073	36.4	
Сосняк черничный (A_3, B_3)				
L	51	0.231±0.0100	31.2	5.3**
D	100	0.169±0.0063	37.1	
L+D	151	0.190±0.0059	37.9	

Примечание. t_d – фактическое значение критерия вероятности по Стьюденту.

* Различия достоверны при $p = 0.05$.

** Различия достоверны при $0.01 p = 0.01$.

филлотаксиса и типов леса. В брусничном типе леса у L-форм плюсовых деревьев обнаружено наибольшее число генотипов с низким уровнем гетерозиготности (34.5%), а у D-форм, наоборот, наблюдается пониженная их частота встречаемости (12.2%). В черничном типе леса проявляется зеркально-обратная закономерность: у L-форм чаще встречаются генотипы с высоким уровнем гетерозиготности (45.1%), а у D-форм их число в 3.5 раза меньше. В переходных кислично-черничных типах леса генетическая дифференциация диссимметричных форм плюсовых деревьев сходна с генетической структурой, наблюдаемой в черничном типе леса (рис. 1). Важно указать, что общий (L + D) состав гомо-гетерозиготных генотипов плюсовых деревьев в разных типах леса оказался практически равным, с постоянным и сбалансированным соотношением по типам гетерозигот (1:2:1).

Статистические данные, представленные в табл. 2, свидетельствуют, что условия произрастания оказывают достоверное влияние на изменчивость индивидуальной гетерозиготности у L- и D-форм плюсовых деревьев ($t_d = 2.5 - 5.3$). На более сухих почвах L-формы плюсовых деревьев чаще встречаются и обладают наименьшей средней гетерозиготностью, тогда как у D-форм этот показатель на 25.7% выше (при вычислении процента превышения за 100% принимался наименьший показатель гетерозиготности). На влажных

почвах, наоборот, частота встречаемости L-форм плюсовых деревьев оказалась в 2 раза меньше, а уровень гетерозиготности на 36.7% больше, чем у D-форм. Генетическая неоднородность энантиоморф плюсовых деревьев сосны, очевидно, связана с их адаптивной разнокачественностью. Известно, что L-формы сосны и ели отличаются большим светолюбием и ксерофитностью, а D-формы, наоборот, более требовательны к влаге и обладают большей теневыносливостью [3, 5, 10, 17, 19]. Обладая противоположными адаптивными свойствами, энантиоморфы сосны испытывают на себе разнонаправленное действие естественного отбора. Установлено, что в благоприятных для той или иной энантиоморфы условиях местопроизрастания селективным преимуществом обладают генотипы с более низким уровнем гетерозиготности. Очевидно, это тот случай, когда фенотипические проявления энантиоморф наиболее образом соответствуют их генотипам, что имеет большое значение для селекции. Высокая частота встречаемости и продуктивности L-форм плюсовых деревьев в брусничных типах леса, а D-форм – в черничных, очевидно, связана с теми гомозиготными локусами, которые в результате длительного естественного отбора вошли в состав коадаптированного генома. Вероятно, L-формы плюсовых деревьев в брусничных и D-формы в черничных типах леса с низким уровнем гетерозиготности обладают высоким внутренним гомеостазом и являются

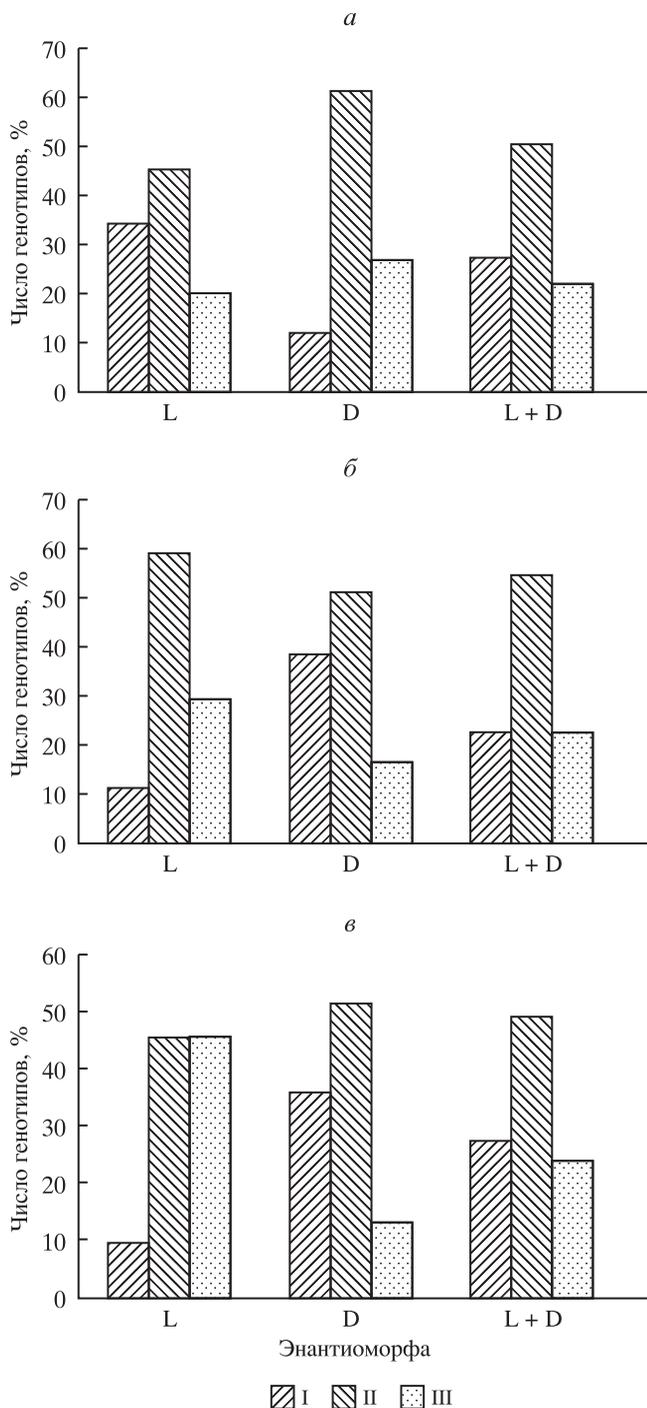


Рис. 1. Распределение левых (L) и правых (D) энантиоморф плюсовых деревьев сосны по уровням гетерозиготности (I – низкий, II – средний, III – высокий) в сосняках брусничном (а), кислично-черничном (б) и черничном (в).

основными генетическими радикалами эдафических экотипов, объединяющих в себе специализированный адаптационный потенциал. Вместе с тем среди плюсовых деревьев сосны встречаются энантиоморфы с высоким уровнем гетерозиготности. В основном это наблюдается у энантио-

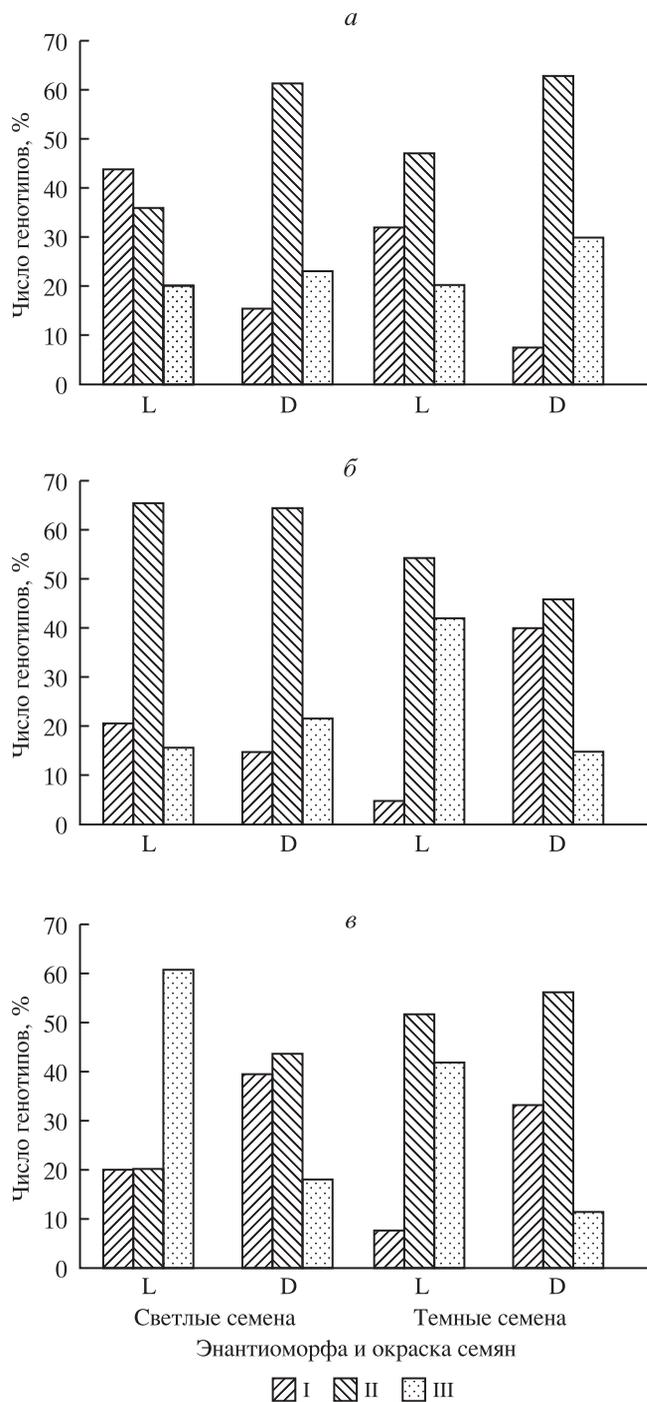


Рис. 2. Дифференциация по уровню гетерозиготности (I – низкий, II – средний, III – высокий) энантиоморф плюсовых деревьев сосны со светлой и темной окраской семян в сосняках брусничном (а), кислично-черничном (б) и черничном (в).

морф плюсовых деревьев, произрастающих в менее комфортной среде. В брусничных типах леса к такой категории относятся D-формы плюсовых деревьев сосны, в черничных – L-формы. Высокая их продуктивность, вероятно, обусловлена аллельным взаимодействием с эффектом сверх-

Таблица 3. Изменчивость при светлой и темной окраске семян в разных типах леса

Энан- тиоморфа	Темная окраска семян				Светлая окраска семян			
	<i>n</i> , экз.	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	<i>C.V.</i> , %	t_d	<i>n</i> , экз.	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	<i>C.V.</i> , %	t_d
Сосняк брусничный (A_2)								
L	55	0.175±0.010	39.3	3.7*	29	0.160±0.013	48.7	1.7
D	28	0.224±0.009	21.9		13	0.203±0.021	37.8	
Сосняк кислично-черничный (A_{2-3} и B_{2-3})								
L	24	0.222±0.011	25.1	3.3*	20	0.198±0.016	37.8	0.1
D	35	0.169±0.012	43.9		14	0.195±0.016	30.6	
Сосняк черничный (A_3 и B_3)								
L	41	0.230±0.010	28.2	5.0*	10	0.234±0.032	42.9	2.0
D	72	0.169±0.007	37.1		28	0.167±0.012	37.7	

t_d – фактическое значение критерия вероятности по Стьюденту

* Различия достоверны при $P = 0.01$.

доминирования. Из приведенных данных следует, что проявление гетерозиса у энантиоморф сосны зависит от взаимодействия “генотип – среда”. При этом наибольшей продуктивностью обладают те генотипы, которые отличаются наиболее высокими адаптивными свойствами. Более того, проявления гетерозиса чаще наблюдаются у генотипов с пониженным и средним уровнем гетерозиготности.

Одним из важных морфологических показателей популяционной изменчивости сосны обыкновенной является окраска семян, так как полиморфизм по данному признаку – явление не случайное, а обусловленное адаптивной разноразличностью деревьев с различно окрашенными семенами [18]. Об этом свидетельствуют и наши данные по генетической дифференциации энантиоморф плюсовых деревьев сосны в связи с окраской семян и типами леса (рис. 2, табл. 3). Из рис. 2 видно, что генетическая структура энантиоморф плюсовых деревьев сосны по аллелим локусам связана с окраской семян. В брусничном типе леса у L-форм плюсовых деревьев со светлой окраской семян доминируют генотипы с низким уровнем гетерозиготности (44.0%), а в черничнике – с высоким уровнем гетерозиготности (60.0%). Среди L-форм плюсовых деревьев с темными семенами во влажных условиях произрастания преобладают генотипы со средним (51.2%) и высоким (41.6%) уровнями гетерозиготности. У D-форм плюсовых деревьев с темными и светлыми семенами в брусничном типе леса доминируют генотипы со средним уровнем гетерозиготности (61.5–63.0%). В черничном типе леса у D-форм с различной окраской семян чаще встречаются генотипы с низким

(33.3–39.2%) и средним (42.9–51.2%) уровнями гетерозиготности.

Вместе с тем данные табл. 3 свидетельствуют о различной взаимосвязи окраски семян и среднего уровня гетерозиготности энантиоморф плюсовых деревьев. Светлая окраска семян вносит некоторые генетические «помехи» в достоверность различий по уровню гетерозиготности у L- и D-энантиоморф плюсовых деревьев, тогда как темная окраска семян, наоборот, повышает достоверность этих различий. Самый низкий ($H_0 = 0.160 \pm 0.013$) и наиболее высокий ($H_0 = 0.234 \pm 0.032$) средние уровни гетерозиготности обнаружены у светлосеменных L-энантиоморф плюсовых деревьев, произрастающих, соответственно, в брусничном и черничном типах леса.

Особое значение в исследовании плюсовых деревьев имеет диссимметрия кроны, изменчивость которой обусловлена различным количественным соотношением левых и правых форм боковых побегов первого порядка ветвления кроны. Установлено, что диссимметрия кроны взаимосвязана с ростом сосны и является важным диагностическим признаком наследственных свойств плюсовых деревьев [6, 17]. Из разнообразия диссимметрии крон плюсовых деревьев выделено три группы: 1) левая (L) крона – численное соотношение диссимметричных побегов достоверно отклоняется в пользу L-побегов ($\chi^2_1 > \chi^2_{0.05}$, где χ^2_1 – фактическое значение – χ^2 при одной степени свободы, $\chi^2_{0.05} = 3.84$ – теоретически ожидаемое значение при 5%-ном уровне значимости); 2) симметричная, или рацемическая (R) крона – численное соотношение диссимметричных побегов достоверно не отклоняется от теоретически ожидаемого 1:1 (χ^2_1

Таблица 4. Встречаемость стереоморф плюсовых деревьев сосны в разных типах леса, %

Сосняк	Изучено деревьев, экз.	LL	LR	DD	DR
Брусничный	125	45.6	21.6	26.4	6.4
Кислично-черничный	93	32.3	15.0	44.1	8.6
Черничный	190	18.4	16.8	45.3	19.5
Итого	408	29.9	17.9	39.2	13.0

Таблица 5. Встречаемость стереоморф плюсовых деревьев сосны в связи с уровнем гетерозиготности и типами леса, %

Стереоморфа	Изучено деревьев, экз.	Уровень гетерозиготности		
		низкий	средний	высокий
Сосняк брусничный				
LL	58	39.7	44.8	15.5
DD	33	15.1	45.5	39.4
LR	26	26.9	38.5	34.5
DR	8	–	25.0	75.0
Сосняк кислично-черничный				
LL	30	10.0	50.0	40.0
DD	41	26.8	51.2	22.0
LR	14	14.3	50.0	35.7
DR	8	50.0	37.5	12.5
Сосняк черничный				
LL	27	7.4	44.4	48.2
DD	68	32.4	54.4	13.2
LR	24	4.2	54.1	41.7
DR	32	37.5	50.0	12.5

$< \chi_{05}^2$); 3) правая (D) крона – численное соотношение диссимметричных побегов отклоняется в пользу D-форм ($\chi_1^2 > \chi_{05}^2$). Исследования показали, что у плюсовых деревьев сосны доминируют несимметричные кроны с гомотромным типом ветвления: L-энантиоморфы сосны образуют больше левых побегов, а D – правых (табл. 4). Наибольшее число L-форм плюсовых деревьев с гомотромными кронами обнаружено в брусничном типе леса (45.6%). На влажных почвах, наоборот, данный тип кроны чаще встречается у D-форм плюсовых деревьев (45.3%). Частота встречаемости плюсовых деревьев сосны с рацемическими кронами в различных типах леса колеблется от 23.6 до 36.3%. Следует отметить, что рацемические кроны в 1.4 раза чаще встречаются у L-форм плюсовых деревьев сосны. Ранее было установлено, что наиболее высокое наследование численных признаков в семенном

потомстве наблюдается у высокогомотромных L- и D-форм плюсовых деревьев сосны, тогда как плюсовые деревья с рацемическими кронами продуцируют потомство с низкими значениями показателей роста и адаптивности [6]. Например, степень взаимосвязи между декстральностью кроны (доля правых побегов в кроне) у плюсовых деревьев сосны из кислично-черничного и черничного типов леса и ростом 8-, 17- и 22-летнего потомства составляет 38–56% с высокой долей вероятности ($F_{факт.} = 4.93–16.8$, $F_{05-01} = 3.28–3.63$, $P = 99\%$). Это позволяет сделать вывод о сильной материнской взаимосвязи диссимметрии кроны и быстроты роста потомства, что, вероятно, связано с аддитивным характером наследования. Очевидно, что с возрастанием гомотромности кроны плюсового дерева вклад в генотип аддитивно действующих генов повышается. Однако характер и степень проявления этого вклада в

Таблица 6. Встречаемость стереоморф плюсовых деревьев сосны в зависимости от окраски семян и типов леса

Стереоморфа	Изучено деревьев, экз.			Доля темно-семенных деревьев	χ^2
	всего	светлая	темная		
Сосняк брусничный					
LL	58	23	35	0.60	2.48
DD	33	10	23	0.70	5.12*
LR	26	6	20	0.77	7.53**
DR	8	3	5	0.63	0.50
Сосняк кислично-черничный					
LL	30	13	17	0.57	0.53
DD	41	13	28	0.68	5.49*
LR	14	7	7	0.50	0.00
DR	8	1	7	0.86	4.50*
Сосняк черничный					
LL	27	6	21	0.77	8.33**
DD	68	20	48	0.71	11.53**
LR	24	4	20	0.83	10.87**
DR	32	8	24	0.75	8.00**
Итого	369	114	255	0.69	64.68

* Достоверность отклонения в численном соотношении генотипов с темной и светлой окраской семян от теоретически ожидаемого 1:1 при вероятности 0.05, ** при вероятности 0.01.

Примечания. Общий критерий соответствия $\chi^2_1 = 53.88 > \chi^2_{01} = 6.63$. Критерий однородности $\chi^2_{11} = 10.70 < \chi^2_{05} = 19.74$

росте потомства зависит от местопроизрастания L- и D-форм плюсовых деревьев сосны и экологических условий испытания семей [6]. В связи с этим необходимо было выяснить связь между индивидуальным уровнем гетерозиготности по аллозимным локусам и диссимметрией кроны энантиоморф плюсовых деревьев. Структурный генетический анализ по уровням гетерозиготности, представленный в табл. 5, показал, что у стереоморф плюсовых деревьев сосны с R-кронами наблюдаются более сильные и частые нарушения баланса по типам гетерозигот в пользу низко- или высокогетерозиготных генотипов. Наиболее явно данное нарушение происходит у энантиоморф плюсовых деревьев с R-кронами, растущих в брусничном типе леса. Так, среди DR-форм преобладают высокогетерозиготные генотипы (75%), тогда как у DD-форм их в 1.9 раза меньше. Подобная закономерность наблюдается в данном типе леса и у L-энантиоморф плюсовых деревьев: среди LR-форм в 2.2 раза выше частота встречаемости генотипов с высоким уровнем гетерозиготности, чем у LL-форм. Средний уровень гетерозиготности у LR- и LL-форм плюсовых деревьев в брусничнике, соответственно, составил $H_0 = 0.196 \pm 0.0113$ и $H_0 = 0.162 \pm 0.0081$ при $t_d = 2.5$, $P = 95\%$. Важно отметить, что у L-энантиоморф

плюсовых деревьев независимо от типов леса рацемичность кроны чаще проявляется у генотипов с повышенным уровнем гетерозиготности. Для D-форм, наоборот, рацемичность кроны зависит от условий местопроизрастания: на хорошо дренированных почвах DR-формы обладают самым высоким уровнем гетерозиготности ($H_0 = 0.254 \pm 0.0123$), а на влажных почвах – наиболее низким ($H_0 = 0.159 \pm 0.0115$). Данные различия статистически достоверны ($t_d = 4.5$). Следовательно, рацемичность кроны у D-форм плюсовых деревьев может наблюдаться как у низко-, так и у высокогетерозиготных особей.

Исследования встречаемости стереоморф плюсовых деревьев сосны с различной окраской семян показали, что во всех типах леса преобладают темносеменные формы (табл. 6). Наибольшая их частота выявлена у стереоморф плюсовых деревьев, растущих в черничном типе леса (71–83%). Однако достоверное численное превосходство темносеменных над светлосеменными обнаружено не у всех стереоморф плюсовых деревьев. Из данных табл. 6 видно, что у LL-стереоморф плюсовых деревьев в брусничном и кислично-черничном типах леса соотношение светло- и темносеменных особей достоверно не отличается

от 1:1. Вычисленный средний уровень гетерозиготности у LL-стереоморф плюсовых деревьев со светлой окраской семян, растущих в брусничном типе леса, оказался самым низким среди всех изученных стереоморф ($H_0 = 0.154 \pm 0.014$), а самый высокий – у светлосеменных LR-стереоморф в черничном типе леса ($H_0 = 0.305 \pm 0.035$). Изменчивость частоты встречаемости стереоморф плюсовых деревьев сосны с различной окраской семян свидетельствует об их экологической неравноценности. Вероятно, каждая из стереоморф плюсовых деревьев сосны с той или иной окраской семян обладает специфическими адаптивными и конкурентными свойствами, позволяющими ей быть более приспособленной к определенным условиям среды. Изменчивость диссимметрии кроны у плюсовых деревьев сосны, очевидно, связана с гомо-антидромным механизмом адаптации древесных растений в онтогенезе, открытым А.В. Хохриным [17]. Суть данного механизма состоит в том, что каждое дерево в онтогенезе образует гомодромные (сохранение направления спирали филлотаксиса при переходе со стебля на ветвь) и антидромные (изменение прежнего направления спирали на противоположное при таком переходе) побеги первого порядка ветвления кроны, но с различными вероятностями в зависимости от экологических условий и индивидуальных особенностей. При этом А.В. Хохрин [17] установил, что доля гомодромных побегов в кроне дерева резко возрастает с увеличением интенсивности освещения, повышением годовых осадков и понижением средней температуры июня. Из этого следует, что плюсовые деревья сосны с гомодромными кронами отличаются наибольшим светолюбием, а с рацемическими кронами – более теневыносливы. Для деревьев сосны, растущих в благоприятных условиях среды, в том числе и для плюсовых деревьев, характерен гомодромный тип ветвления [6, 12, 17]. Можно предположить, что гомодромный тип ветвления кроны преобладает у светолюбивых видов древесных растений, антидромный – у теневыносливых. В данном случае различие по диссимметрии кроны может являться видовым признаком. Известно, что ель европейская – теневыносливая порода, вероятно, поэтому 60–75% плюсовых деревьев данного вида обладают рацемическими кронами с доминированием антидромных побегов [7]. Вместе с тем в целом проявление рацемичности кроны плюсовых деревьев сосны чаще всего наблюдается у генотипов со средним и высоким уровнем гетерозиготности. В этом случае может иметь место нарушение генетической коадаптации генома, приводящее к возрастанию

числа антидромных побегов в кроне плюсового дерева. Нарушение гармоничных межлокусных взаимодействий может наблюдаться у гибридных особей, образованных в результате скрещивания генетически удаленных родителей [4]. Для объяснения гомо-антидромного механизма А.В. Хохриным [17] предложена гипотеза о различных изомерных состояниях генома в новообразующихся клетках и структурах. Данная гипотеза не противоречит эпигеномной наследственной изменчивости клеток, которая проявляется главным образом в сохранении тканевой специфичности в условиях культивирования клеток вне организма [11]. Однако при культивировании *in vitro* клеток высших растений обнаруживаются многочисленные спонтанные генетические изменения. При этом механизмы соматической генетической изменчивости остаются до сих пор неизвестными [4]. Можно полагать, что определенную роль в наследовании левизны-правизны филлотаксиса играют цитоплазматические гены. Анализируя процесс неравномерного деления цитоплазматических генов, Р. Сэджер пишет: “Каков бы ни был ее конкретный механизм, асимметричная передача является всеобщей особенностью цитоплазматической наследственности, поэтому кажется очевидным, что она должна быть результатом мощного давления отбора в процессе эволюции. Но почему это явление имеет селективную ценность? Одно из возможных объяснений то, что асимметричная передача ограничивает рекомбинацию” [16, с. 245]. Известно, что в строении спермиев у некоторых растений наблюдается отчетливый энантиоморфизм [11, 14]. С.Г. Навашин [14], открывший процесс двойного оплодотворения и энантиоморфизм клеточных ядер, выдвинул гипотезу о том, что при слиянии спермия с яйцеклеткой их хиральность совпадает. Несмотря на важность этой гипотезы, пока нет данных об ее экспериментальном подтверждении. Предполагается, что наследуемость диссимметрических признаков имеет многофакторный и сложный характер в силу преэмергентности структурной диссимметризации единиц морфогенеза всех уровней [11]. Познание закономерностей проявления левизны-правизны филлотаксиса и механизмов ее наследования у хвойных растений является задачей специальных дальнейших исследований. Тем не менее полученные данные по изменчивости диссимметрии кроны у плюсовых деревьев сосны свидетельствуют о влиянии на ее проявления индивидуального уровня гетерозиготности. Очевидно, что уровень гетеродромности кроны у плюсовых деревьев сосны определяется не только позиционной, но и генной информацией.

Заключение. Полученные результаты диссимметрического и изоферментного анализа формовой и генетической структуры плюсовых деревьев сосны указывают, что в различных типах леса под действием естественного отбора формируется специфичный генотипический состав энантиоморф плюсовых деревьев сосны. Показано, что генетическая неоднородность L- и D-форм плюсовых деревьев обусловлена их адаптивной разнокачественностью. В благоприятных эдафических условиях произрастания для той или иной энантиоморфы селективным преимуществом обладают генотипы с более низким уровнем гетерозиготности, а в неблагоприятных – с высоким уровнем гетерозиготности. Наиболее высокой жизнеспособностью и мощным развитием в брусничном типе леса отличаются высокогомодромные L-формы плюсовых деревьев сосны с невысоким уровнем гетерозиготности, а в сосняке черничном – D-формы. Основную роль в проявлении гетерозиса по росту у высокогомодромных энантиоморф плюсовых деревьев сосны с более низким уровнем гетерозиготности, вероятно, играют аддитивно взаимодействующие неаллельные гены, объединенные в хорошо скоординированные комплексы, контролирующие высокую адаптивность. Опытные данные по росту потомства показали, что эти формы плюсовых деревьев сосны обладают высокими аддитивными свойствами по скорости роста [6].

Из полученных данных следует, что создание лесосеменных плантаций повышенной генетической ценности необходимо проводить на формовой и типологической основе, так как максимальный селекционный эффект можно получить при выведении разнообразных сортов, ориентированных на определенную экологическую нишу. Для получения семян сосны, обладающих высокими адаптивными и продуктивными свойствами, целесообразно выведение трех сортов популяций: L – брусничного, R – кисличного, D – черничного. Основу сорта «брусничный» должны составить отобранные в брусничном типе леса высокогомодромные L-энантиоморфы плюсовых деревьев сосны с низким и средним уровнями гетерозиготности, при количественном соотношении на лесосеменной плантации L- и D-клонов, равном 3:1. Для сорта «черничный» необходимо отбирать в черничных типах леса высокогомодромные D-формы плюсовых деревьев сосны с низким и средним уровнями гетерозиготности (соотношение клонов L:D = 1:3). Отобранные в кисличных типах леса высокогомодромные плюсовые деревья сосны с невысоким уровнем гетерозиготности и с равным соотношением L- и

D-форм являются основой для производства семян сорта «кисличный». Доля гомодромных побегов в кронах плюсовых деревьев сосны должна составлять не менее 75–80%. Для получения семян с гетерозисным эффектом предложена методика подбора пар плюсовых деревьев сосны с высокой специфической комбинационной способностью [9]. Ведущими признаками по подбору родительских пар являются индивидуальный уровень гетерозиготности, диссимметрия филлотаксиса побегов и генеративные признаки. В выделенных парах материнские деревья являются антиподами по многим признакам. Однако данная методика по подбору пар с высокой специфической комбинационной способностью должна получить экспериментальное подтверждение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 327 с.
2. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
3. Бакшаева В.И. К вопросу о явлении диссимметрии у сосны обыкновенной в Карелии // Повышение продуктивности хвойных лесов Карелии. Петрозаводск. Кар. фил. АН СССР, 1975. Т. 22. Вып. 3. С. 74–106.
4. Глазко В.И., Созинов И.А. Генетика изоферментов животных и растений. Киев: Урожай, 1993. 528 с.
5. Голиков А.М. Формы сосны обыкновенной и их селекционное значение в условиях Псковской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. Свердловск, 1985. 18 с.
6. Голиков А.М. Влияние экологических факторов на наследственную неравноценность диссимметричных форм плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Тр. СПбНИИЛХ. СПб., 2004. Вып. 2 (12). С. 117–131.
7. Голиков А.М. Диссимметрическая и генетическая разнокачественность фенологических форм плюсовых деревьев ели европейской // Лесоведение. 2007. № 1. С. 49–56.
8. Голиков А.М. Рост сосновых культур в связи с происхождением семян // Рациональное природопользование и перспектива устойчивого развития лесного сектора экономики: Тез. докл. конф., Великий Новгород: НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2008. С. 62–65.
9. Голиков А.М., Вереникин О.А. Создание лесосеменных плантаций сосны обыкновенной на формовой и типологической основе в Новгородской области // Рациональное природопользование и перспектива устойчивого развития лесного сектора экономики:

- Тез. докл. конф., Великий Новгород: НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2008. С. 57–60.
10. Голиков А.М., Карцев А.Д., Маслакова Т.Е. Особенности роста диссимметричных форм ели в культурах Псковской области // Лесн. журн. 1992. № 4. С.65–70.
 11. Касинов В.Б. Биологическая изомерия. Л.: Наука, 1973. 265 с.
 12. Маслаков Е.Л., Голиков А.М., Толстопятенко А.И. Формы сосны и их хозяйственное значение. Практические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. 35 с.
 13. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И., Щепотьев Ф.Л., Ирошников А.И., Мосин В.И., Пирагс Д.М., Милютин Л.И. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 224 с.
 14. Навашин С.Г. Опыт структурного изображения свойств половых ядер // Юбил. сб., посвящ. И.П. Бородину. Л.: Гос. рус. бот. об-во, 1927. С. 94–114.
 15. Роне В.М. Генетический анализ лесных популяций. М.: Наука, 1980. 160 с.
 16. Сэдджер Р. Цитоплазматические гены и органеллы. М.: Мир, 1975. С. 244–245.
 17. Хохрин А.В. Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.16. Свердловск, 1977. 49 с.
 18. Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980. 142 с.
 19. Golikov A.M. Adaptive disparity of dissymmetrical forms of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* L. Karst. in the north-west of Russian SFSR // Symmetry of structure. Interdisciplinary symmetry symposia, Budapest: The Hungarian Academy of Sciences, 1989. Part 1. P. 168–171.

Disymmetrical and Genetic Differentiation of Plus Scotch Pine Trees Related to Forest Types

A. M. Golikov

The results of the ecological dissymmetrical and isoenzyme analyses of the form and genetic structure of plus *Pinus sylvestris* (L.) trees are presented. The disymmetrical and genetic differentiation of plus trees were found to be a not accidental phenomenon; it is determined by specific features of their location. The significant effects of forest types on the interaction between the individual level of allozyme loci heterozygosity and dissymmetrical differentiation of plus trees are shown.