

С. И. Ивановская, науч. сотрудник; В. Е. Падутов, зав. лабораторией
ГНУ «Институт леса НАН Беларуси»

УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) В БЕЛАРУСИ

The investigations were carried out by starch-gel electrophoresis of isozymes. The data obtained show that the level of genetic diversity in natural populations of Norway spruce in Belarus is high.

В настоящее время очень большое внимание уделяется всестороннему изучению генетических ресурсов природных популяций в связи с тем, что особую актуальность приобрела проблема сохранения биологического и генетического разнообразия вследствие воздействия комплекса антропогенных факторов, радикально изменяющих естественную среду обитания. Особое значение это имеет для ели европейской в связи с проблемой массового усыхания ельников.

Материал для исследования был собран с 416 деревьев ели европейской из 10 природных популяций, расположенных в разных лесосеменных районах и подрайонах. В Белорусском лесосеменном районе: в Северном подрайоне – Городокский (Гр), Полоцкий (Пл), Глубокский (Гл) и Бегомльский (Бг) лесхозы; в Центральном подрайоне – Бельничский (Бл) и Могилевский (Мг) лесхозы. В Полесском лесосеменном районе – Гомельский (Гм) и Барановичский (Бр) лесхозы, Государственный национальный парк «Припятский» (Пр) и Государственный национальный парк «Беловежская пуца» (Бп).

Электрофоретический анализ *P. abies* проводился по пятнадцати ген-ферментным системам [1]. В ходе проведенных исследований было установлено, что 91 различных электрофоретический вариант, обнаруженный у ели европейской, кодируется 25 локусами. Для оценки генетической структуры были рассчитаны частоты встречаемости аллелей во всех проанализированных популяциях.

Следует отметить, что все локусы у *P. abies* оказались полиморфными, причем в каждом локусе преобладал наиболее общий аллель 1,00, за исключением 6-Pgd-2 и Dia-4 (в этих локусах частота аллеля 1,10). Факт преобладания в исследованных насаждениях одних и тех же аллелей указывает на сходство генетических структур проанализированных популяций. Исходя из значений средней ожидаемой гетерозиготности, рассчитанной для ели европейской в целом, наиболее изменчивыми в проанализированных популяциях оказались восемь локусов: Aat-2, Mdh-3, Lap-1, Lap-2, 6-Pgd-2, 6-Pgd-3, Dia-4 и Gri. Их средняя ожидаемая гетерозиготность у ели европейской составляет более 30%. По восьми локусам (Aat-1, Gdh, Idh-1, Sdh, Fl-Est, Me, Hk и Pgm-2) это значение колеблется от 7% до 20%, что позволяет отнести их к локусам

со средним полиморфизмом. Наименее изменчивыми являются Adh, Idh-2, Mdh-1, Mdh-2, Skdh, 6-Pgd-1, Dia-1, Dia-2 и Pgm-1, средняя гетерозиготность которых не превышает 4%.

Наряду с часто встречающимися аллелями в насаждениях выявлено 22 редких (частота менее 1% для совокупной выборки проанализированных деревьев), причем 10 из них являются уникальными («частными»), т. е. встречаются только в какой-либо одной популяции. Такие аллели были обнаружены в насаждениях Беловежской пуцы, Барановичского, Бельничского, Бегомльского и Глубокского лесхозов. Наличие большого количества редких и уникальных аллелей, по-видимому, является отражением микроэволюционных процессов, протекающих в настоящий момент в популяциях ели европейской.

Для определения уровня генетического разнообразия в 10 исследованных популяциях *P. abies* были рассчитаны значения основных показателей генетического полиморфизма по 25 локусам: доля полиморфных генов, среднее число аллелей на локус, а также ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность. Величины этих параметров приведены в таблице.

Как видно из таблицы, доля полиморфных генов у ели европейской по 95% критерию изменяется от 0,400 (Глубокский лесхоз) до 0,600 (Бегомльский лесхоз), а по 99% критерию – от 0,520 (Бельничский, Полоцкий лесхоз) до 0,760 (Глубокский лесхоз). Значения параметра, определяющего среднее число аллелей на локус (100% критерий), варьируется от 1,84 (Полоцкий лесхоз) до 2,64 (ГНП «Беловежская пуца»). Наиболее точной величиной, определяющей уровень генетической изменчивости в популяциях, является средняя гетерозиготность – наблюдаемая (фактическая) и ожидаемая (рассчитанная из аллельных частот). Если на точность определения средней наблюдаемой гетерозиготности оказывает влияние величина выборки исследуемых деревьев, то параметр средней ожидаемой гетерозиготности не имеет таких ограничений. Анализ полученных величин ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности показал, что они имеют относительно большой размах значений, так как H_e находится в пределах от 0,156 (Бельничский лесхоз) до 0,187 (ГНП «Припятский»), а H_o изменяется от 0,153 (Бельничский лесхоз) до 0,210 (Могилевский лесхоз).

Значения основных показателей генетического полиморфизма в природных популяциях *P. abies*

Популяция	Доля полиморфных локусов		Среднее число аллелей на локус		Средняя гетерозиготность	
	P_{95}	P_{99}	A	$A_{1\%}$	H_e	H_o
ГНП «Беловежская пуща»	0.560	0.720	2.640	2.240	0.181	0.183
ГНП «Припятский»	0.440	0.640	2.000	2.000	0.187	0.201
Лесхозы:						
Барановичский	0.480	0.720	2.360	2.360	0.170	0.178
Гомельский	0.520	0.720	2.240	2.240	0.177	0.180
Бельничский	0.440	0.520	1.960	1.960	0.156	0.153
Могилевский	0.440	0.640	2.160	2.160	0.181	0.210
Бегомльский	0.600	0.720	2.320	2.320	0.181	0.176
Глубокский	0.400	0.760	2.560	2.200	0.177	0.194
Полоцкий	0.440	0.520	1.840	1.840	0.177	0.190
Городокский	0.480	0.680	2.080	2.080	0.167	0.161
В целом по виду	0.440	0.760	3.320	2.400	0.181	0.184

На основании анализа генетического полиморфизма в белорусских природных популяциях *P. abies* следует, что в целом ель европейская в изученной части ареала обладает значительным запасом генетической изменчивости [1], так как у нее 76% генов находится в полиморфном состоянии, количество аллелей на локус достигает 3,32, а каждое дерево гетерозиготно в среднем более чем по 18% своих генов. Именно это, по-видимому, объясняет экологическую пластичность ели европейской, существование большого количества ее форм и наличие одного из самых высоких уровней изменчивости морфологических признаков [2] среди хвойных видов бывшего Советского Союза.

Прямой анализ частот встречаемости аллелей и расчет показателей генетического полиморфизма позволяют оценить уровень генетического разнообразия, однако остается нерешенным вопрос, насколько изученные популяции различаются между собой. Иными словами, существует ли в популяциях *P. abies* на территории Беларуси подразделенность и насколько они генетически дифференцированы друг от друга.

Степень подразделенности природных популяций ели европейской оценивалась посредством F_{IS} -статистик Райта и G -статистик Неи [3–5]. Величина F_{IS} (инбридинг особи относительно популяции) составляет в среднем $-0,007$, находясь в пределах от $-0,143$ по Dia-4 до $0,208$ по Нк. Отрицательное среднее значение говорит о незначительном избытке гетерозигот, существующем в популяциях *P. abies*. В то же время коэффициент F_{IT} (инбридинг особи относительно вида в целом) равнялся в среднем $0,008$, что указывает на $0,8\%$ -ный недостаток гетерозигот у ели европейской по виду в целом. Близкие к нулю значения этих показателей да-

ют основание предполагать, что изученные в данном исследовании популяции *P. abies* находятся практически в состоянии равновесия по Харди-Вайнбергу.

Показатель, определяющий подразделенность, F_{ST} (инбридинг популяции относительно всего вида), подсчитанный для всех аллелей как средневзвешенный по 10 исследованным популяциям, варьировался от $0,003$ (Aat-2 и Mdh-1) до $0,036$ (Fl-Est). Среднее значение F_{ST} у *P. abies* равнялось $0,015$. Это указывает на то, что менее 2% приходится на межпопуляционную изменчивость, в то время как более 98% всей изменчивости находится внутри популяций ели европейской. Сходное значение, равное $0,018$, было получено и по второму показателю подразделенности G_{ST} (доля межпопуляционного разнообразия). Рассчитанные для 10 природных популяций значения F_{ST} и G_{ST} позволяют говорить об отсутствии существенной подразделенности у *P. abies* в изученной части ареала.

На основе коэффициентов генетической дистанции Неи [4] была установлена степень генетической дифференциации между всеми 10 исследованными популяциями ели европейской. Наименьшее значение D_N (коэффициент генетической дистанции Неи), равное $0,002$, выявлено между насаждениями из таких лесхозов, как Барановичский и Глубокский, Гомельский и Городокский, а также Могилевский и Глубокский. Наибольшее значение генетической дистанции Неи было получено между популяциями из ГНП «Припятский» и Бельничского лесхоза ($0,013$). Средняя величина D_N составила $0,006$.

Значения выявленной в исследовании генетической дистанции, которые оценивают степень дифференциации проанализированных

популяций *P. abies* на территории Беларуси, в целом имеют невысокие значения. По литературным данным, они характерны для географически связанных популяций в пределах одного вида [6, 7].

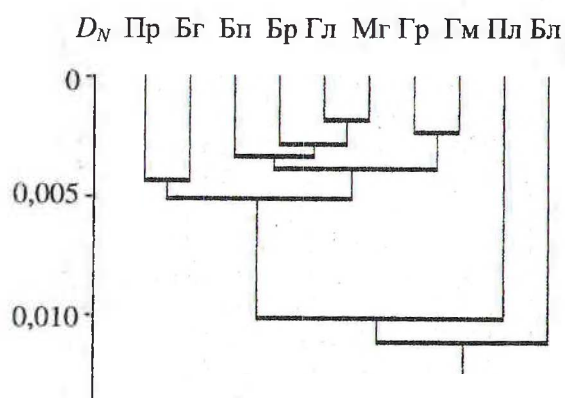


Рисунок. Дендрограмма, построенная на основании коэффициентов генетической дистанции Неи (D_N), показывающая степень генетической дифференциации 10 природных популяций *P. abies*

На основании значений коэффициентов генетической дистанции с использованием метода UPGMA построена дендрограмма (рисунок), позволяющая проиллюстрировать степень межпопуляционной дифференциации ели европейской на территории Беларуси. Из рисунка видно, что на дендрограмме не произошло четкого выделения обособленных групп популяций. При этом популяции из разных лесосеменных районов могут иметь меньшую генетическую дистанцию, чем популяции из одного лесосеменного района, например, насаждение

Гомельского лесхоза по своей генетической структуре ближе к насаждению из Городокского лесхоза, а не из ГНП «Припятский».

Исходя из полученных результатов, можно сделать заключение о том, что природные популяции ели европейской на территории Беларуси обладают значительным запасом генетического разнообразия и имеют низкий уровень межпопуляционной подразделенности и дифференциации.

Литература

1. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. – Гомель: ИЛ НАНБ, 2001. – 197 с.
2. Мамаев С. А., Махнев А. К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержание в лесных экосистемах // Лесоведение. – 1996. – № 5. – С. 3–10.
3. Wright S. The interpretation of population structure by F -statistics with special regards to systems of mating // Evolution. – 1965. – Vol. 19. – P. 395–420.
4. Nei M. Molecular Population Genetics and Evolution. – Amsterdam: Holland Press, 1975. – 278 p.
5. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
6. Tremblay M., Simon J.-P. Genetic structure of marginal populations of white spruce (*Picea glauca*) at its northern limit of distribution in Nouveau-Quebec // Can. J. For. Res. – 1989. – Vol. 19. – P. 1371–1379.
7. Wang Z., Macdonald S. Peatland and upland black spruce populations in Alberta, Canada: isozyme variation and seed germination ecology // Silvae Genet. – 1992. – Vol. 41. – P. 117–122.