

УДК 581.154+575.224.46: 582.542.1

## **ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ РАСТЕНИЙ *FESTUCA PRATENSIS* HUDS. С СУПРЕССИРОВАННОЙ ХЛОРОФИЛЛДЕФЕКТНОСТЬЮ И ДЕЙСТВИЕ СТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА**

**О. Н. Лебедева, А. Ф. Титов, Т. С. Николаевская**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Выявлены закономерности формирования компонентов приспособленности (выживаемости и плодовитости) у растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью, которые связаны с механизмами фенотипических изменений окраски проростков в ювенильной стадии развития при ресупрессии (репопуляция, реверсия) и их скоростью (быстрая, медленная).

Ключевые слова: *Festuca pratensis* Huds., компоненты приспособленности, супрессированная хлорофиллдефектность, стабилизирующий отбор.

### **O. N. Lebedeva, A. F. Titov, T. S. Nikolaevskaya. ADAPTATION OF *FESTUCA PRATENSIS* HUDS. PLANTS WITH SUPPRESSED CHLOROPHYLL DEFICIENCY, AND STABILIZING NATURAL SELECTION**

We investigated the formation patterns of the components of fitness (survival and fecundity) in meadow fescue plants with suppressed chlorophyll deficiency, which are associated both with the mechanisms of phenotypic changes in the color of seedlings at the juvenile stage of their development under resuppression (repopulation, reversion) and with their rate (fast, slow).

Key words: *Festuca pratensis* Huds., components of fitness, suppressed chlorophyll deficiency, adaptation, stabilizing natural selection.

#### **Введение**

Эволюция стратегии выживаемости включает в себя множество генетических механизмов, благоприятствующих увеличению численности популяции и повышению ее приспособленности. В этом отношении хорошо известны эффекты доминантности, гетерозиготности, полиплоидии, компенсаторного комплекса генов [Алтухов, 2003; Хедрик, 2003]. В меньшей степени изучены генетическая супрессия отдельных генов и генных систем, а также регуляторных генов и псевдогенов, селективная роль которых в эволюционном процессе активно обсу-

ждается [Суходолец, 1991, 1995, 2000; Инге-Вечтомов, 2004]. Однако, опираясь на общие генетические закономерности, иногда невозможно объяснить часто наблюдаемые случаи высокой устойчивости (или чувствительности) и приспособленности биологических систем, которые сравнительно легко переживают естественные и антропогенные нагрузки (световой, температурный, водный, солевой и другие стрессы), или, напротив, оставляют малочисленное и слабо жизнеспособное потомство в достаточно комфортных условиях. Основной экспериментальный подход в таких исследованиях базируется на анализе маркерных при-

знаков, связанных не только с нормальными, но также и с дефектными генетическими системами. Изучение последних вносит наибольший вклад в познание биологических механизмов выживаемости как в процессе онтогенетического развития, так и в сфере эволюционных изменений. У растений, важнейшим свойством которых является фотосинтез, наиболее информативным может быть изучение различного рода хлорофиллдефектности: от ядерных пигментных мутаций, консервативно блокирующих те или иные звенья биохимического синтеза пигментов, до лабильного изменения структуры хлоропласта в результате его повышенной термо- или светочувствительности.

Известно, что генетическая основа температурозависимой хлорофиллдефектности базируется на действии генов-супрессоров, которые способствуют сохранению первичных мутаций от действия отбора и расширению генетического разнообразия. Обладая широкой плейотропией, они могут повышать адаптивные свойства и выживаемость индивидуумов и популяций [Инге-Вечтомов и др., 1994; Инге-Вечтомов, 2004]. Учитывая, что роль супрессорных систем у высших растений изучена очень слабо, использование генетических особенностей объекта исследования *Festuca pratensis* Huds. позволит сформулировать стратегии выживаемости и экологической устойчивости высших растений с генетическим грузом. Такие знания расширяют теоретические представления о роли супрессорных мутаций в поддержании адаптивного потенциала популяций растений, сохраняющих высокий уровень естественного генетического груза, и показывают их селективную ценность.

Целью настоящей работы было изучение на примере растений овсяницы луговой с супрессорной хлорофиллдефектностью закономерностей формирования компонентов приспособленности (выживаемости и плодовитости), которые связаны как с механизмами фенотипических изменений окраски проростков в ювенильной стадии развития при ресупрессии (репопуляция, реверсия), так и с их скоростью (быстрая, медленная).

## Материал и методы

Объектом исследования является представитель многолетних злаков – *Festuca pratensis* Huds. (Poaceae). Выбор объекта в качестве модельного при изучении механизмов выживаемости у многолетних перекрестноопыляющихся злаков с естественным и индуцированным генетическим грузом обусловлен целым рядом

его особенностей и достоинств. Важная биологическая особенность ряда видов многолетних злаков (овсяница луговая, овсяница красная, ежа сборная, тимофеевка луговая) состоит в том, что у них обнаружена система температурозависимой депигментации проростков, окраска листа которых восстанавливается до зеленой (нормальный фенотип) после изменения экстремальных температурных условий культивирования на оптимальные [Land et al., 1971; Олимпиенко и др., 1976; Титов, Олимпиенко, 1976; Титов и др., 1978]. Генетическая основа температурозависимой хлорофиллдефектности базируется на действии генов-супрессоров и сопровождается комплексом компенсаторных эффектов, распространяющихся на широкий спектр анатомических, морфологических и физиологических признаков [Олимпиенко и др., 2005; Лебедева и др., 2007].

Для выявления мутантных, дефектных по хлорофиллу растений семена *Festuca pratensis* Huds. проращивали на фильтровальной бумаге в течение 10 дней в фитотроне при круглосуточном освещении ( $96\text{--}130\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ ) и температуре  $35\ ^\circ\text{C}$ . В массиве проростков регистрировали зеленые и депигментированные растения. При последующем проращивании в течение 4 суток и температуре  $25\ ^\circ\text{C}$  часть проростков восстанавливали полностью или частично зеленую окраску листа. Маркированные по хлорофиллдефектности и восстановлению пигментации растения-ревертанты культивировали на протяжении 6 лет в полевых условиях в виде клонов (8 растений в клоне). При описании хлорофиллдефектных фенотипов использовали общепринятые для хлорофилльных мутаций обозначения [Калам, Орав, 1974]: светло-зеленые (*viridsi*, V), желтые (*xantha*, X), белые (*albian*, A). Комбинированные фенотипы обозначались как зелено-светло-зеленые (NV), светло-зелено-зеленые (VN), светло-зелено-желтые (VX), светло-зелено-белые (VA), желто-зеленые (XN), желто-светло-зеленые (XV), желто-белые (XA), бело-зеленые (AN), бело-светло-зеленые (AV), причем первая буква соответствовала окраске верхней половины листа, а вторая – нижней. Обозначения фенотипов образовывались из начальных латинских букв соответствующего типа депигментации, знака > и начальных букв соответствующего типа восстановления, например,  $V>N$ ,  $V>VX$  и т. п.

Оценку приспособленности проводили на основе анализа выживаемости и плодовитости растений [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Алтухов, 2003]. Выживаемость исследовали на разных этапах онтогенетического развития растений (фертильность пыльцы, фертиль-

ность соцветия, всхожесть семян, доля выживших проростков, доля растений, достигших репродуктивной фазы развития) и вычисляли общую выживаемость путем умножения долей каждого показателя. Плодовитость особей оценивали на основе показателей массы семян на растение и массы 1000 семян.

Приспособленность рассчитывали как произведение общей выживаемости и плодовитости по формуле:

$$W = v \cdot \kappa, \quad (1)$$

где  $v$  – выживаемость,  $\kappa$  – плодовитость,  $W$  – приспособленность в долях относительно  $w$ -type или контрольной популяции.

Элиминирующее действие отбора рассчитывали по формуле:

$$S = 1 - W, \quad (2)$$

где  $S$  – показатель элиминирующего отбора.

Для оценки действия естественного отбора (стабилизирующей формы) вычисляли среднюю арифметическую, а также разность между средним и конкретным значением соответственно для каждого признака. Полученные ряды разностей ранжировали. По диаграммам рядов разностей от средней вычисляли тренды (линии рассеивания) и по углу их наклона (крутизны) устанавливали степень различий между группами индивидуумов (особей) в отношении действия стабилизирующего отбора. При этом использовали формулу:

$$y = a + bx, \quad (3)$$

где  $y$  – разность между средним и конкретным значением признака;  $a$  – значение пересечения линии тренда с осью  $Y$ ;  $b$  –  $\text{tg}$  угла наклона линии тренда,  $x$  – номер ранга особи. Отклонения от средних в большинстве случаев значительно отличались друг от друга при  $p < 0,05$ , что вместе с высокими значениями коэффициента детерминации позволяет считать результаты статистически достоверными. Все результаты обработаны с помощью общепринятых методов вариационной статистики [Зайцев, 1984].

## Результаты и обсуждение

Восстановление различных фенотипических изменений у растений происходит различными путями – через реверсию и репопуляцию. В общих чертах, реверсия – это восстановление изменений (в нашем случае окраски листа) у мутантного организма до дикого типа, которое осуществляется в результате перехода мутировавшего гена в ген исходного или дикого типа (обратная, или возвратная, мутация). Репопуляция выражается в замещении пула поврежденных клеток неповрежденными, деление которых происходит после прекращения действия по-

вреждающего фактора [Гродзинский, 1989]. Полагают, что это процесс функционирования генетически детерминированной системы, возникшей в процессе эволюции и обеспечивающей приспособительную реакцию семени к изменению внешних условий [Kondo, 1988]. В отличие от ферментативной репарации ДНК, которая часто бывает неполной, репопуляция всегда приводит к полной элиминации повреждения. Важно, что ген-супрессор лишь частично подавляет действие мутантного гена, и это существенно отражается на уровне приспособленности и ее компонентов – выживаемости и репродуктивной способности растений с супрессированной хлорофиллдефектностью.

В ходе экспериментов было обнаружено, что у хлорофиллдефектных растений овсяницы луговой система супрессии хлорофиллдефектности оказалась мультивалентной. Ресупрессия в период температурной релаксации происходит множественными альтернативными путями: быстро – медленно; через репопуляцию клеток базальной части проростка или реверсию с использованием физиологических ресурсов для восстановления структуры хлоропластов и синтеза пигментов. Возможны различные сочетания скорости и механизмов восстановления (быстрая реверсия – медленная реверсия и быстрая репопуляция – медленная репопуляция). Еще одной феноменологической чертой температурозависимой депигментации является тот факт, что восстановление может протекать двумя путями: каноническое восстановление (от окраски проростка с более выраженной депигментацией к менее выраженной) в 1–2 этапа и неканоническое (часто с усилением хлорофиллдефектности или с фенотипическими повторениями на первых этапах восстановления, зеленая окраска проявляется у последующих листьев) и только медленное (табл. 1).

Таблица 1. Фенотипический спектр проростков *Festuca pratensis* в зависимости от скорости и механизма восстановления функции гена-супрессора (температура проращивания семян 25 °C)

| Скорость и механизмы восстановления функции гена-супрессора | Фенотип проростка            |
|---|------------------------------|
| Быстрая реверсия (каноническое)                             | V>N, X>N, X>V, A>N, A>V      |
| Медленная реверсия (каноническое)                           | V>V>N, X>X>N, A>A>N          |
| Медленная реверсия (неканоническое)                         | V>X>N, X>A>N                 |
| Быстрая репопуляция (каноническое)                          | VN>VN, XN>XN, XV>XV          |
| Быстрая репопуляция + быстрая реверсия (каноническое)       | VN>N, XN>N, XV>N, XV>XN      |
| Медленная репопуляция (каноническое)                        | V>VN, X>XN, X>XV, A>AN, A>AV |
| Медленная репопуляция (неканоническое)                      | V>XN>N, X>AV>N, X>AN>N       |

Примечание. Здесь и в табл. 2–5: сокращенные названия хлорофиллдефектных фенотипов обозначены в разделе «Материал и методы».

Формирование компонентов приспособленности растения (выживаемость и плодовитость) оказалось закономерно связанным со скоростью и механизмами восстановления функции гена-супрессора.

Так, общая выживаемость растений с фенотипами *viridis* и *xantha* в 2–2,5 раза выше при репопуляции (медленной и быстрой соответственно) по сравнению с реверсией. Плодовитость растений с этими фенотипами, напротив, выше в 1,5–2,5 раза при реверсии (медленной и быстрой соответственно). У растений с фенотипом *albina* и выжи-

ваемость (в 7,5 раза), и плодовитость выше при медленной репопуляции по сравнению с быстрой и особенно медленной реверсией. При этом выживаемость растений с фенотипом *albina* при медленной репопуляции в 1,5–2 раза выше, чем у растений *w-type* и с фенотипами *viridis* и *xantha* (табл. 2–5). Различия в скорости восстановления хлорофилльного дефекта выявлены только для растений с фенотипом *albina*: при медленной реверсии общая выживаемость снижена в 1,6 раза по сравнению с быстрой реверсией (табл. 2–5).

Таблица 2. Выживаемость, плодовитость и приспособленность растений *Festuca pratensis* с супрессированной хлорофиллдефектностью, различающихся скоростью и механизмом восстановления пигментации при ресупрессии (**быстрое** восстановление фенотипов проростков к *w-type* путем **репопуляции**)

| Признак   | <i>w-type</i> | VN>VN        | XN>XN, XV>XV | AV>AV |
|---|---------------|--------------|--------------|-------|
| Фертильность пыльцы                               | 0,90 ± 0,01   | 0,70 ± 0,02  | 0,84 ± 0,02  | –     |
| Доля проросших семян                              | 0,62 ± 0,05   | 0,91 ± 0,02  | 0,86 ± 0,07  | –     |
| Доля выживших проростков                          | 0,91 ± 0,03   | 0,88 ± 0,04  | 0,99 ± 0,04  | –     |
| Доля жизнеспособных проростков                    | 0,49 ± 0,05   | 0,39 ± 0,08  | 0,35 ± 0,06  | –     |
| Доля растений, достигших репродуктивного развития | 0,96          | 0,97         | 1,00         | –     |
| Общая выживаемость                                | 0,370         | 0,208        | 0,247        | –     |
| Масса семян на растение                           | 11,76 ± 1,56  | 6,82 ± 1,12  | 6,16 ± 1,28  | –     |
| Масса 1000 семян                                  | 1,94 ± 0,03   | 1,93 ± 0,07  | 2,07 ± 0,1   | –     |
| Плодовитость растения                             | 6074          | <b>3527</b>  | <b>2967</b>  | –     |
| Относительная выживаемость                        | 1             | 0,562        | <b>0,669</b> | –     |
| Относительная плодовитость                        | 1             | 0,581        | 0,488        | –     |
| Относительная приспособленность                   | 1             | 0,326        | 0,327        | –     |
| Интенсивность элиминирующего отбора               |               | <b>0,674</b> | <b>0,673</b> | –     |

Примечание. Здесь и в табл. 3–5: стандартизованные величины общей выживаемости – *v*, плодовитости – *k*, приспособленности – *W*; интенсивности элиминирующего отбора – *S*.

Таблица 3. Выживаемость, плодовитость и приспособленность растений *Festuca pratensis* с супрессированной хлорофиллдефектностью, различающихся скоростью и механизмом восстановления пигментации при ресупрессии (**медленное** восстановление фенотипов проростков к *w-type* путем **репопуляции**)

| Признак   | <i>w-type</i> | V>VN         | X>XN (XV)    | A>AN (AV)    |
|---|---------------|--------------|--------------|--------------|
| Фертильность пыльцы                               | 0,90 ± 0,01   | 0,82 ± 0,02  | 0,86 ± 0,02  | 0,93 ± 0,01  |
| Доля проросших семян                              | 0,62 ± 0,05   | 0,92 ± 0,02  | 0,90 ± 0,07  | 0,88 ± 0,06  |
| Доля выживших проростков                          | 0,95 ± 0,02   | 0,92 ± 0,01  | 0,97 ± 0,02  | 0,87 ± 0,08  |
| Доля жизнеспособных проростков                    | 0,49 ± 0,10   | 0,49 ± 0,10  | 0,33 ± 0,10  | 0,65 ± 0,09  |
| Доля растений, достигших репродуктивного развития | 0,96          | 1,00         | 0,97         | 1,00         |
| Общая выживаемость                                | 0,370         | <b>0,351</b> | <b>0,251</b> | <b>0,526</b> |
| Масса семян на растение                           | 11,76 ± 1,56  | 8,40 ± 1,87  | 7,48 ± 1,45  | 7,21 ± 1,23  |
| Масса 1000 семян                                  | 1,94 ± 0,03   | 2,0 ± 0,11   | 1,94 ± 0,08  | 2,15 ± 0,08  |
| Плодовитость растения                             | 6074          | 4191         | 3862         | <b>3350</b>  |
| Относительная выживаемость                        | 1             | <b>0,950</b> | <b>0,678</b> | <b>1,423</b> |
| Относительная плодовитость                        | 1             | 0,690        | 0,636        | <b>0,552</b> |
| Относительная приспособленность                   | 1             | 0,656        | <b>0,432</b> | <b>0,785</b> |
| Интенсивность элиминирующего отбора               |               | <b>0,344</b> | 0,568        | 0,215        |

Таблица 4. Выживаемость, плодовитость и приспособленность растений *Festuca pratensis* с супрессированной хлорофиллдефектностью, различающихся скоростью и механизмом восстановления пигментации при ресупрессии (**быстрое** восстановление фенотипов проростков к *w-type* путем **реверсии**)

| Признак   | <i>w-type</i> | V>N          | X>N          | A>N          |
|---|---------------|--------------|--------------|--------------|
| Фертильность пыльцы                               | 0,90 ± 0,01   | 0,92 ± 0,01  | 0,85 ± 0,01  | 0,91 ± 0,04  |
| Доля проросших семян                              | 0,62 ± 0,05   | 0,40 ± 0,01  | 0,45 ± 0,06  | 0,59 ± 0,07  |
| Доля выживших проростков                          | 0,91 ± 0,04   | 0,91 ± 0,02  | 0,71 ± 0,03  | 0,79 ± 0,02  |
| Доля жизнеспособных проростков                    | 0,49 ± 0,05   | 0,55 ± 0,10  | 0,40 ± 0,07  | 0,49 ± 0,02  |
| Доля растений, достигших репродуктивного развития | 0,96          | 0,94         | 0,97         | 1,00         |
| Общая выживаемость                                | 0,370         | <b>0,173</b> | <b>0,106</b> | 0,208        |
| Масса семян на растение                           | 11,76 ± 1,56  | 16,87 ± 0,00 | 13,25 ± 2,17 | 5,83 ± 0,76  |
| Масса 1000 семян                                  | 1,94 ± 0,03   | 1,82 ± 0,03  | 2,20 ± 0,05  | 1,90 ± 0,03  |
| Плодовитость растения                             | 6074          | <b>9293</b>  | <b>6036</b>  | <b>3066</b>  |
| Относительная выживаемость                        | 1             | <b>0,469</b> | <b>0,286</b> | <b>0,562</b> |
| Относительная плодовитость                        | 1             | <b>1,530</b> | <b>0,994</b> | 0,505        |
| Относительная приспособленность                   | 1             | <b>0,717</b> | <b>0,284</b> | <b>0,284</b> |
| Интенсивность элиминирующего отбора               |               | <b>0,283</b> | <b>0,716</b> | <b>0,716</b> |

Таблица 5. Выживаемость, плодовитость и приспособленность растений *Festuca pratensis* с супрессированной хлорофиллдефектностью, различающихся скоростью и механизмом восстановления пигментации при ресупрессии (**медленное** восстановление фенотипов проростков к *w-type* путем **реверсии**)

| Признак   | <i>w-type</i> | V>V          | X>X          | A>A          |
|---|---------------|--------------|--------------|--------------|
| Фертильность пыльцы                               | 0,90 ± 0,01   | 0,94 ± 0,01  | 0,90 ± 0,01  | 0,54 ± 0,02  |
| Доля проросших семян                              | 0,62 ± 0,05   | 0,48 ± 0,01  | 0,53 ± 0,09  | 0,26 ± 0,05  |
| Доля выживших проростков                          | 0,91 ± 0,04   | 0,74 ± 0,05  | 0,67 ± 0,06  | 1,00 ± 0,02  |
| Доля жизнеспособных проростков                    | 0,49 ± 0,05   | 0,42 ± 0,15  | 0,45 ± 0,07  | 0,62 ± 0,03  |
| Доля растений, достигших репродуктивного развития | 0,96          | 0,84         | 0,92         | 0,82         |
| Общая выживаемость                                | 0,370         | <b>0,118</b> | <b>0,133</b> | <b>0,071</b> |
| Масса семян на растение                           | 11,76 ± 1,56  | 12,44 ± 3,21 | 8,81 ± 1,77  | 4,57 ± 0,81  |
| Масса 1000 семян                                  | 1,94 ± 0,03   | 2,14 ± 0,02  | 2,06 ± 0,04  | 1,97 ± 0,09  |
| Плодовитость растения                             | 6074          | <b>5813</b>  | <b>4277</b>  | <b>2320</b>  |
| Относительная выживаемость                        | 1             | <b>0,319</b> | <b>0,359</b> | <b>0,193</b> |
| Относительная плодовитость                        | 1             | <b>0,957</b> | <b>0,704</b> | <b>0,382</b> |
| Относительная приспособленность                   | 1             | <b>0,305</b> | <b>0,253</b> | <b>0,074</b> |
| Интенсивность элиминирующего отбора               |               | <b>0,695</b> | <b>0,747</b> | <b>0,926</b> |

Показатели относительной выживаемости и плодовитости растений с супрессированной хлорофиллдефектностью проявили фенотипическую зависимость экспрессии признака. Максимальные значения относительной выживаемости для растений всех фенотипических групп выявлены при медленной репопуляции, а минимальные – при медленной реверсии. Относительная плодовитость растений с фенотипом *viridis* характеризуется максимальными значениями при быстрой и медленной реверсии, с фенотипом *xantha* – при быстрой реверсии и с фенотипом *albina* – при медленной репопуляции. Максимальные значения относительной приспособленности растений с фенотипом *viridis* установлены при быстрой реверсии, с фенотипами *xantha* и *albina* – при медленной репопуляции.

Различия между механизмами восстановления пигментации проростков при ресупрессии по приспособленности растений с фенотипом

*xantha* выражены в меньшей степени (в 1,7 раза), чем с фенотипами *viridis* (в 2,4 раза) и *albina* (в 10,6 раза). Этот эффект связан, как будет показано ниже, прежде всего с жестким давлением стабилизирующего отбора в отношении признаков растений, формирующих их приспособленность. Выявлен компенсаторный эффект (повышение компонентов приспособленности по сравнению с *w-type*) по относительной выживаемости у растений с фенотипом *albina* (в 1,4 раза) при медленной репопуляции и по относительной плодовитости у растений с фенотипами *viridis* (в 1,5 раза) при быстрой реверсии.

Оценка действия естественного отбора (стабилизирующей его формы) была проведена в отношении признаков, формирующих выживаемость и плодовитость, на основе анализа ранжированных отклонений от средних арифметических их значений. Установлено, что интенсивность действия стабилизирующего

отбора определяется как исследуемым признаком (компонентом приспособленности), так и хлорофиллдефектным фенотипом растений и в меньшей степени механизмами фенотипических превращений окраски проростков при ре-

супрессии (табл. 6). Сильное давление стабилизирующего отбора выявлено для фертильности пыльцы, для выживших и жизнеспособных проростков и значительно более низкое – для массы семян на растение и массы 1000 семян.

Таблица 6. Интенсивность стабилизирующего отбора в отношении компонентов приспособленности растений *Festuca pratensis* с супрессированной хлорофиллдефектностью, различающихся скоростью и механизмом восстановления пигментации при ресупрессии

| Признак                        | Интенсивность стабилизирующего отбора |                |                |                |
|--------------------------------|---------------------------------------|----------------|----------------|----------------|
|                                | 1                                     | 2              | 3              | 4              |
| Быстрая репопуляция            |                                       |                |                |                |
| Фертильность пыльцы            |                                       | <i>viridis</i> | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Всхожесть семян                |                                       | <i>w-type</i>  | <i>viridis</i> | <i>xantha</i>  |
| Доля выживших проростков       |                                       | <i>viridis</i> | <i>xantha</i>  | <i>w-type</i>  |
| Доля жизнеспособных проростков |                                       | <i>w-type</i>  | <i>viridis</i> | <i>xantha</i>  |
| Масса семян на растение        |                                       | <i>viridis</i> | <i>xantha</i>  | <i>w-type</i>  |
| Масса 1000 семян               |                                       | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  | <i>viridis</i> |
| Медленная репопуляция          |                                       |                |                |                |
| Фертильность пыльцы            | <i>viridis</i>                        | <i>w-type</i>  | <i>albina</i>  | <i>xantha</i>  |
| Всхожесть семян                | <i>albina</i>                         | <i>w-type</i>  | <i>viridis</i> | <i>xantha</i>  |
| Доля выживших проростков       | <i>viridis</i>                        | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  | <i>albina</i>  |
| Доля жизнеспособных проростков | <i>viridis</i>                        | <i>w-type</i>  | <i>albina</i>  | <i>xantha</i>  |
| Масса семян на растение        | <i>viridis</i>                        | <i>albina</i>  | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Масса 1000 семян               | <i>albina</i>                         | <i>viridis</i> | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Быстрая реверсия               |                                       |                |                |                |
| Фертильность пыльцы            | <i>xantha</i>                         | <i>w-type</i>  | <i>albina</i>  | <i>viridis</i> |
| Всхожесть семян                | <i>albina</i>                         | <i>w-type</i>  | <i>viridis</i> | <i>xantha</i>  |
| Доля выживших проростков       | <i>viridis</i>                        | <i>albina</i>  | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Доля жизнеспособных проростков | <i>albina</i>                         | <i>viridis</i> | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Масса семян на растение        | <i>viridis</i>                        | <i>albina</i>  | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Масса 1000 семян               | <i>albina</i>                         | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  | <i>viridis</i> |
| Медленная реверсия             |                                       |                |                |                |
| Фертильность пыльцы            | <i>albina</i>                         | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  | <i>viridis</i> |
| Всхожесть семян                | <i>albina</i>                         | <i>w-type</i>  | <i>viridis</i> | <i>xantha</i>  |
| Доля выживших проростков       | <i>viridis</i>                        | <i>albina</i>  | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Доля жизнеспособных проростков | <i>albina</i>                         | <i>viridis</i> | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Масса семян на растение        | <i>viridis</i>                        | <i>albina</i>  | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  |
| Масса 1000 семян               | <i>albina</i>                         | <i>w-type</i>  | <i>xantha</i>  | <i>viridis</i> |

Примечание. 1–4 – степени интенсивности стабилизирующего отбора от слабой к сильной.

Сравнительный анализ интенсивности стабилизирующего отбора у растений трех фенотипических по хлорофиллдефектности групп показал, что его давление, как правило, наиболее сильно выражено у растений с фенотипом *xantha* и не зависит ни от скорости, ни от механизма восстановления хлорофилльного дефекта, тогда как для растений с фенотипами *viridis* и *albina* механизм и скорость восстановления хлорофилльного дефекта имеет значение в проявлении действия стабилизирующего отбора (табл. 6). Так, например, действие стабилизирующего отбора в отношении фертильности пыльцы наименее выражено для растений с фенотипом *viridis* при быстрой репопуляции, а с фенотипом *albina* – при медленной реверсии. Как видно, различия в относительной приспособленности растений с супрессированной хлорофиллдефектностью зависят от действия стабилизирующего отбора в отношении формирующих ее компонентов (выживаемость и плодовитость).

Таким образом, как показывают наши многолетние исследования, генетическая супрессия, выполняющая охранную функцию, подавляет функциональную активность генетически дефектных и не отселектированных естественным отбором генных локусов и, следовательно, выполняет функцию системы, обеспечивающей эффективную защиту. Восстановление пигментации связано со скоростью этого процесса (быстрое – медленное) и со специфичностью путей фенотипических превращений (репопуляция – реверсия). Механизмы восстановления пигментации при ресупрессии являются главной составляющей в стратегии выживания растений с супрессированной хлорофиллдефектностью. Проведенное исследование позволило установить дифференциальную приспособленность растений с супрессированной хлорофиллдефектностью, что связано как со степенью хлорофилльного дефекта растений, так и с механизмами фенотипических

изменений окраски проростков при ресупрессии и их скорости; показать зависимость относительной приспособленности растений с супрессированной хлорофиллдефектностью от клеточных механизмов восстановления пигментации при ресупрессии; выявить приспособительный эпистаз в отношении относительной выживаемости и относительной плодовитости у растений отдельных фенотипических групп.

## Литература

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.

Гродзинский Д. М. Радиобиология растений. Киев, 1989. 380 с.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

Инге-Вечтомов С. Г. Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.; СПб.: Т-во научных изданий. КМК. 2004. С. 74–87.

Инге-Вечтомов С. Г., Миронова Л. Н., Тер-Аванесян М. Д. Неоднозначность трансляции: версия эукариот // Генетика. 1994. Т. 30, № 8. С. 1022–1035.

Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллин, 1974. 60 с.

Лебедева О. Н., Титов А. Ф., Стафеева Е. Б., Николаевская Т. С. О стратегии фотозащиты у высших растений // Доклады РАСХН. 2007. № 4. С. 15–19.

Олимпиенко Г. С., Титов А. Ф., Митрофанов Ю. А. Депигментация проростков овсяницы луговой под

влиянием температуры // Генетика. 1976. Т. 12, № 1. С. 153–155.

Олимпиенко Г. С., Лебедева О. Н., Николаевская Т. С. и др. Содержание пигментов и морфологический тип у овсяницы луговой // Доклады РАСХН. 2005. № 5. С. 15–17.

Суходолец В. В. Механизм вертикальной эволюции и теория нейтральности // Генетика. 1991. Т. 27, № 10. С. 1685–1696.

Суходолец В. В. Регуляторный отбор как альтернатива теории нейтральности // Генетика. 1995. Т. 31, № 12. С. 1589–1597.

Суходолец В. В. Приспособленность, экологическая устойчивость и эволюция диплоидных организмов // Генетика. 2000. Т. 36, № 1. С. 5–16.

Тимощев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977. 297 с.

Титов А. Ф., Олимпиенко Г. С. Частота хлорофиллдефектных проростков в селекционных потомствах овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) // Генетика. 1976. Т. 12, № 2. С. 162–164.

Титов А. Ф., Олимпиенко Г. С., Павлова Н. А. О возможности селективной ценности температурочувствительных хлорофильных мутаций у овсяницы луговой // Журн. общей биологии. 1978. Т. 39, № 4. С. 628–632.

Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 588 с.

Kondo S. Altruistic cell suicide in relation to radiation hormesis // Int. J. Radiat. Biol. 1988. Vol. 53, N 1. P. 95–102.

Land J. B., Whittington W. J., Norton G. Environment dependent chlorosis in mutant plant of *Festuca pratensis* Huds. // Ann. Bot. 1971. Vol. 35, N 141. P. 605–613.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Лебедева Ольга Николаевна

зам. директора по научной работе, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: lebedeva@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 774682

### Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: krcras@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 769710

### Николаевская Татьяна Сергеевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: nicoltn@mail.ru  
тел.: (8142) 573107

### Lebedeva, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: lebedeva@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 774682

### Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: krcras@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 769710

### Nikolaevskaya, Tatiana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: nicoltn@mail.ru  
tel.: (8142) 573107