

9. Буторина Т.Н. Биоклиматическое районирование Красноярского края. - Новосибирск, Наука, Сиб. Отд. 1979. - 231 с.

10. Милютин И.Л., Судачкова Н.Е., Семенова Г.П., Стасова В.В., Кожевникова Н.Н. Влияние эдафических условий на рост и обеспеченность метаболитами лиственницы

Гмелина на мерзлотных почвах Центральной Сибири // Лесоведение.- 1998.- N 5- с. 3-9.

11. Измайлов С.Ф. Азотный обмен в растениях. - М, Наука, 1986. - 320с.

12. Satya Narayan V., Nair P. M. Metabolism, enzymology and possible roles of aminobutyrate in higher plants // Phytochemistry 1990,-V. 29.- P. 367-375.

Поступило в редакцию 6 июня 2003 г.

НАСЛЕДОВАНИЕ АЛЛОЗИМНЫХ ВАРИАНТОВ У ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА

©А.Я. Ларионова, Н.В. Яхнева
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск

УДК 575.1:582.475.2

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке СО РАН (интеграционный проект № 53) и РФФИ (грант № 03-04-49719)

Авторы выражают благодарность А.П. Абаймову за предоставленные для работы семена лиственницы Гмелина из Эвенкии

Методом электрофореза в 13% крахмальном геле исследованы ферменты эндоспермов семян 76 деревьев из трех природных популяций лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), произрастающей в Эвенкии. Дано подробное описание электрофоретической изменчивости 10 ферментов: MDH, IDH, GDH, G-6PD, 6-PGD, SkDH, ME, LAP, EST, GOT. Показано, что аллозимное разнообразие этих ферментов находится под контролем 17 ген-ферментных локусов. Один из них (Mdh-1) является мономорфным, остальные локусы (Mdh-2, Mdh-3, Mdh-4, Idh, Gdh, G-6pd, 6-Pgd, Skdh, Me-1, Me-2, Lap-1, Lap-2, Est-1, Got-1, Got-2, Got-3) обнаруживают изменчивость хотя бы в одной из исследованных популяций лиственницы. Анализы сегрегации подтверждают, что выявленные аллозимные варианты наследуются как моногенные признаки. Это позволяет использовать их в качестве маркеров структурных генов в генетико-популяционных исследованиях лиственницы Гмелина.

Using the 13% starch gel electrophoresis, the enzymes of seed endosperms, collected from 76 trees of three natural populations of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), were studied. A detailed analysis of electrophoretic variability of 10 enzymes: MDH, IDH, GDH, G-6PD, 6-PGD, SkDH, ME, LAP, EST, GOT is presented. It is shown that the allozyme diversity of the enzymes studied is coded 17 gene-enzyme loci. One of them (Mdh-1) is monomorphic, while the remaining loci (Mdh-2, Mdh-3, Mdh-4, Idh, Gdh, G-6pd, 6-Pgd, Skdh, Me-1, Me-2, Lap-1, Lap-2, Est-1, Got-1, Got-2, Got-3) appear polymorphic. Segregation data confirms the monogenic inheritance of the allozyme variants revealed. This allows one to use allozymes revealed in this work as a markers of structural genes in genetic and population studies of Gmelin larch.

Введение

Лиственница Гмелина является одним из основных лесообразующих видов рода *Larix* в Сибири. Она лучше других видов хвойных приспособлена к произрастанию на холодных почвах, хорошо адаптирована к суровым климатическим и почвенно-грунтовым условиям севера. Ареал лиственницы Гмелина почти полностью совпадает с зоной сплошного распространения вечной мерзлоты, а северная граница ареала повсеместно является климатическим пределом распространения древесной растительности, обусловленной недостатком тепла и коротким вегетационным периодом.

В высоких широтах Средней Сибири леса, образованные лиственницей Гмелина, составляют 81-90% покрытой лесом территории [Абаймов et al., 2000]. Они имеют важное биосферное значение и в недалеком будущем могут стать

крупной сырьевой базой лесной промышленности. Однако их генетические ресурсы практически не исследованы. Между тем знание уровня и характера распределения генетической изменчивости являются необходимой основой для разработки научно-обоснованных подходов к эксплуатации северных лесов, программ по их восстановлению и сохранению генетического разнообразия. Северные леса относятся к крайне неустойчивым экосистемам, поэтому любое, даже небольшое нарушение их экологического и генетического равновесия, может привести к необратимым отрицательным последствиям [Поздняков, 1986].

Использование изоферментов (изоэнзимов) в качестве генных маркеров позволило получить данные о состоянии генетических ресурсов широкого ряда видов хвойных, включая информацию о генотипическом составе популяций, аллельном разнообразии, параметрах

Хвойн
генети
внутри
[4]. В
что
систе
объек
анали
семян
ткань.
(алло:
скрещ
лишь
эндос
гетери
встре
облег
иссле
возмс
измет
непос
инфо
элект
изоэн
наиб
мето
иссле
отме
могу
подт
выяв
изоэ
опис
элек
ферм
прои
изоэ
приг
иссл
семе
разн
Гме
Сред
рад
Ниж
лиш
рек
«Ба
прои
удал
мод
восп
Гео
100
тол
шт.
от 8

генетической изменчивости, степени внутривидовой дифференциации популяций [3-14]. В значительной степени это обусловлено тем, что хвойные благодаря особенностям своей системы размножения являются идеальным объектом для применения изоэнзимного метода анализа генетической изменчивости. Эндосперм семян хвойных представляет собой гаплоидную ткань, поэтому выявление аллельных изоэнзимов (аллозимов) не требует выполнения специальных скрещиваний и анализа потомства. Достаточно лишь проверить расщепление изоэнзимов среди эндоспермов семян отдельных деревьев. У гетерозиготных деревьев аллозимы будут встречаться в соотношении 1:1. Это значительно облегчает и ускоряет проведение генетических исследований в популяциях хвойных.

В последние годы появились новые возможности для изучения генетической изменчивости, основанные на анализе непосредственного носителя генетической информации - ДНК. Однако метод электрофоретического фракционирования изоэнзимов продолжает оставаться одним из наиболее удобных и широко используемых методов в генетико-популяционных исследованиях хвойных. Следует однако отметить, что преимущества данного метода могут быть реализованы лишь в том случае, если подтверждено менделевское наследование выявленных в процессе электрофореза изоэнзимных вариантов ферментов.

В задачи данного исследования входило описание и изучение механизмов наследования электрофоретического разнообразия десяти ферментов лиственницы Гмелина, произрастающей в Эвенкии, с целью выявления изоэнзимных маркеров структурных генов, пригодных для генетико-популяционных исследований этого вида.

Материалы и методы исследования.

Материалом для исследования послужили семена, собранные с отдельных деревьев в 3-х разновозрастных популяциях лиственницы Гмелина, расположенных в центральной части Среднесибирского плоскогорья в пределах 25 км радиуса от места впадения реки Кочечум в Нижнюю Тунгуску (окрестности пос. Тура).

Популяция I - лиственничник бруснично-лишайниковый локализован на правом берегу реки Кочечум в долине так называемого «Баженого» ручья. Этот лиственничник произрастает на вершине останцевой горы, удаленной от берега реки Кочечум на 3 км. Отбор модельных деревьев производился на склоне юго-восточной экспозиции крутизной 6-10°. Географические координаты: 64° 19' с.ш. и 100° 07' в.д. В древесном пологе представлен только один вид: 10 Лц. Густота древостоя - 250 шт./га. Возраст отобранных деревьев варьировал от 183 до 336 лет, составляя в среднем 174 года.

Популяция II - лиственничник бруснично-зеленомошный расположен на левом берегу реки Кочечум в 5 км от кромки берега в средней части горы на склоне юго-восточной экспозиции крутизной 10-12°. Географические координаты: 64° 19' с.ш. и 100° 13' в.д. В этой популяции лиственница произрастает совместно с березой (*Betula pendula* Both). Состав древостоя: 6Лц4Б. Возраст деревьев колеблется от 36 до 73 лет, составляя в среднем 50 лет. Густота древостоя: 750-800 шт./га.

Популяция III - лиственничник лишайниково-зеленомошный расположен в 25 км от устья реки Кочечум вверх по течению реки Нижняя Тунгуска. Отбор деревьев производился на склоне юго-восточной экспозиции крутизной 10-15°. Географические координаты: 64° 17' с.ш. и 100° 14' в.д. Характерной особенностью этой популяции является преобладание в ней деревьев перестойного типа, а также присутствие в составе сообщества единичного кедра (*Pinus sibirica* Du Tour): 10Лц+К. Средний возраст деревьев составляет 204 года. Густота древостоя: 400-450 шт./га.

В каждой из популяций было отобрано по 24-27 деревьев с наиболее обильным семеношением. Всего в исследование было включено 76 деревьев.

Перед анализом семена замачивали в дистиллированной воде в течение 24 часов. Затем эндоспермы отделяли от зародышей и растирали в 1-2 каплях экстрагирующего буфера: трис-НС1 рН 7.5, в который были добавлены р-меркаптоэтанол до концентрации 0.2% и тритон X-100 до 1% концентрации. Продолжительность экстракции - 1 час. У одного дерева исследовали от 10 до 40 эндоспермов на каждый фермент.

Электрофоретическое разделение экстрактов проводили методом горизонтального электрофореза в 13% крахмальном геле в 2-х буферных системах: I - трис-цитратной рН 6.2 [15] и II - трис-цитратной рН 8.5 / гидроокись лития-боратной рН 8.1 [16]. Гистохимическое выявление ферментов после электрофореза осуществляли по стандартным прописям [17-18] с некоторыми модификациями. Включенные в анализ ферменты и использованные для их электрофоретического фракционирования буферные системы приведены в таблице 1.

Аллельный характер обнаруженных в процессе электрофореза вариантов ферментов устанавливали на основании изучения их сегрегации среди гаплоидных эндоспермов семян отдельных деревьев. В соответствии с менделевскими закономерностями при моногенном наследовании у деревьев, гетерозиготных по какому-либо локусу аллельные варианты ферментов (аллозимы) должны сегрегировать в соотношении 1:1. Степень соответствия наблюдаемых соотношений аллозимов ожидаемым проверяли с помощью критерия хи-квадрат (χ^2).

Таблица 1 - Ферменты и буферные системы, использованные в работе

Ферменты	Аббревиатура	Кодовый Номер	Буферная система
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	G-6PD	1.1.1.49.	I
Изоцитратдегидрогеназа	ИОН	1.1.1.42.	I
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37.	I
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGD	1.1.1.44	I
Шикиматдегидрогеназа	SkDH	1.1.1.25.	I
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.2.3.	II
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.1.1.	II
Эстераза	EST	3.1.1.1.	II
Малик энзим	ME	1.1.1.40	II
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза	GOT	2.6.1.1.	II

При оценке уровня полиморфизма локусов использовали два обычно применяемых критерия полиморфности: 99%-ный (частота наиболее распространенного аллеля не превышает 99%) и 95%-ный (частота наиболее распространенного аллеля не превышает 95%). Ожидаемую гетерозиготность (частоту гетерозиготных генотипов) рассчитывали для каждого локуса по частотам аллелей [19].

Результаты и обсуждение

В ходе электрофоретического анализа десяти ферментов в эндоспермах семян лиственницы Гмелина, произрастающей в Эвенкии, обнаружено 40 различных электрофоретических вариантов. Схема, демонстрирующая расположение выявленных вариантов на геле, представлена на рисунке.

Шикиматдегидрогеназа (SkDH).

На гелях, окрашенных на SkDH, выявляется одна зона активности фермента. В ней обнаружено два различающихся по подвижности однополосных варианта SkDH, сегрегирующих среди эндоспермов семян гетерозиготных деревьев в соотношении 1:1, что соответствует поведению вариантов, кодируемых аллелями одного генного локуса (таблица 2). Однолокусный контроль электрофоретического разнообразия SkDH установлен также у лиственницы западной (*Larix occidentalis* Nutt), европейской (*L. decidua* Mill.), курильской (*L. kurilensis* Mair), японской (*L. kaempferi* Sarg.), Сукачева (*L. sukaczewii* Dyl.) [20-23]. У лиственницы американской (*L. laricina* (Du Roi) K. Koch) выявлено 2 зоны активности фермента, кодируемые 2-мя независимыми локусами: Skdh-1 и Skdh-2 [24]. Локус Skdh-1 мономорфен, локус Skdh-2 обнаруживает изменчивость. У лиственницы сибирской (*L. sibirica* Ledeb.) из 2-х выявленных зон SKDH стабильно проявлялась лишь медленномигрирующая зона, контролируемая локусом Skdh-2 [25].

Глутаматдегидрогеназа (GDH).

Выявляется на геле в виде узкой хорошо окрашивающейся полосы фермента, кодируемой локусом Gdh. В исследованных популяциях лиственницы Гмелина локус Gdh представлен 2-мя аллелями, продуцирующими однополосные варианты, различающиеся по электрофоретической подвижности. У

большинства видов рода *Larix* генетический контроль GDH также осуществляется одним локусом, как правило мономорфным или слабополиморфным [22,25-30].

Изоцитратдегидрогеназа (IDH).

Представлена на геле 2-мя аллозимными вариантами, контролируемые локусом Idh. В изученных ранее популяциях лиственницы Гмелина [29, 31], а также у ряда других видов лиственницы [22,25,30-33] локус Idh мономорфен. У лиственницы западной он обнаруживает изменчивость практически во всех исследованных популяциях [20].

Малик энзим (ME).

Локализуется на геле в 2-х пространственно разобщенных зонах ферментативной активности, каждая из которых контролируется отдельным полиморфным локусом. Оба выявленных локуса: Me-1и Me-2 имеют по два аллеля. У лиственницы американской также обнаружено 2 зоны активности фермента, однако изменчивость наблюдалась только в медленномигрирующей зоне, кодируемой локусом Me-2 [24]. У лиственницы сибирской удалось идентифицировать лишь один локус, кодирующий ME [26].

Малатдегидрогеназа (MDH).

Электрофоретический спектр этого фермента состоит из 4-х пространственно разделенных зон активности, кодируемых 4-мя независимыми локусами: Mdh-1, Mdh-2, Mdh-3, Mdh-4. Локус Mdh-1, контролирующий наиболее быстромигрирующую зону фермента, является мономорфным. Остальные локусы полиморфны. Локусы Mdh-2 и Mdh-3 диаллельны. Локус Mdh-4 представлен в популяциях лиственницы Гмелина 4-мя аллелями, два из которых кодируют однополосные варианты, различающиеся по подвижности, один - двухполосный вариант, а один - фенотипически не выраженный вариант. У всех исследованных до настоящего времени видов лиственницы идентифицируется 4 локуса, кодирующих MDH [20-22, 29, 32-35].

Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (G-6PD).

При гистохимическом окрашивании фермента на геле выявляется одна зона ферментативной активности, которая как и у других видов лиственницы [20-21, 26, 34-36] контролируется локусом G-6pd. В исследованных популяциях лиственницы Гмелина локус G-6pd представлен 2-мя аллелями, продуцирующими

однополосные варианты, различающиеся по подвижности. В популяциях этого вида из Хабаровского края обнаружено 4 аллеля, один из которых кодирует вариант, не имеющий ферментативной активности [29].

6-Фосфоглюконатдегидрогеназа(6-РйР).

В результате генетического анализа электрофоретической изменчивости 6-PGD обнаружено три различающихся по подвижности однополосных варианта фермента, контролируемых аллелями одного полиморфного локуса 6-Pgd. Самый медленный из вариантов является редким. Он обнаружен лишь в одной популяции лиственницы Гмелина с частотой менее 2%. Однолокусный контроль электрофоретического разнообразия 6-PGD был установлен и при изучении других популяций этого вида [31], а также лиственницы сибирской [25]. У американской лиственницы идентифицированы 2 локуса, кодирующие 6-PGD, причем оба локуса полиморфны [24].

Эстераза (EST).

На гелях, окрашенных на EST, выявляется до 4-х зон ферментативной активности. Однако в условиях нашего эксперимента четко и стабильно проявлялась только быстромигрирующая зона Est-1. В этой зоне обнаружено 4 варианта фермента, сегрегирующих среди эндоспермов семян в соотношении близком 1:1. Один из вариантов, обозначенный на рис. цифрой 1 - двухполосный, три других - однополосные, различающиеся по подвижности. На основании данных по сегрегации предполагается, что выявленные варианты находятся под контролем независимого полиморфного локуса Est-1. У хвойных, включая и некоторые виды рода *Larix*, описано от 1 до 5 локусов, кодирующих

электрофоретическое разнообразие неспецифических эстераз [5, 32-33,37-39].

Лейцинаминопептидаза (LAP).

У лиственницы Гмелина, как и у других видов лиственницы [22-24,25-26, 30, 32-33], LAP локализуется на геле в 2-х зонах, контролируемых локусами Lap-1 и Lap-2. Оба локуса изменчивы. Каждый из них представлен в изученных популяциях 2-мя аллелями, один из которых является нуль - аллелем. У лиственницы Гмелина из Хабаровского края [29] оба локуса имеют по 2 аллеля, а нуль - аллель обнаружен лишь по локусу Lap-1.

Глутаматоксалоацетаттрансминаза(ЮОТ).

Выявляется на геле в 3-х пространственно разделенных зонах активности фермента, которые, как показал генетический анализ, контролируются 3-мя полиморфными локусами: Got-1, Got-2, Got-3. Локусы Got-1 и Got-3 имеют по 3 аллеля, локус Got-2 - два аллеля. Трех локусный контроль электрофоретической изменчивости GOT установлен и при изучении других популяций лиственницы Гмелина [29], а также у лиственницы западной [20], Сукачева [23,40], курильской и японской [22].

Анализы сегрегации подтверждают моногенное наследование выявленных у лиственницы Гмелина электрофоретических вариантов ферментов. Из представленных в таблице 2 данных по сегрегации, суммированные для каждого типа гетерозигот, видно, что ни у одного из идентифицированных нами полиморфных локусов не наблюдалось достоверного отклонения от ожидаемого для вариантов, кодируемых аллелями одного локуса, соотношения 1:1. Значение критерия соответствия хи-квадрат (χ^2) варьировало от 0.125 до 2.400.

Таблица 2 - Сегрегация аллозимов среди эндоспермов семян гетерозиготных деревьев лиственницы Гмелина

Локус	Аллозимы	Число деревьев	Соотношение	Критерий χ^2
Mdh-2	1:2	2	17:15	0.125
Mdh-3	1:2	21	153:167	0.612
Mdh-4	1:2	3	20:25	0.556
	2:3	5	63:59	0.524
	2:n	2	24:20	0.364
Skdh	1:2	5	72:78	0.240
G-6pd	1:2	10	106:94	0.720
6-Pgd	1:2	7	70:85	1.452
	2:3	1	13:8	1.190
Me-1	1:2	2	22:28	0.720
Me-2	1:2	7	71:83	0.935
Gdh	1:2	3	36:24	2.400
Got-1	1:2	1	13:17	0.534
	2:3	4	28:22	0.720
Got-2	1:2	9	130:140	0.370
Got-3	1:2	5	72:78	0.240
	2:3	2	25:20	0.556
Idh	1:2	5	79:88	0.485
Est-1	1:2	2	37:31	0.529
	1:3	13	95:100	0.128
	2:3	1	20:25	0.556
	3:4	2	52:47	0.253
Lap-1	1:n	5	80:63	2.020
Lap-2	1:n	2	50:45	0.263
Суммарно		119	1348:1362	0.072

Таблица 3 - Средние частоты аллелей и ожидаемая гетерозиготность (H_e) 17 ген-ферментных локусов лиственницы Гмелина

Локус	Аллель					Ожидаемая гетерозиготность (H _e)
	1	2	3	4	n	
Mdh-1	1.0000					0.0000
Mdh-2	0.9868	0.0123				0.0260
Mdh-3	0.2171	0.7829				0.3399
Mdh-4	0.0197	0.9342	0.0132		0.0329	0.1256
Skdh	0.0329	0.9671				0.0636
G-6pd	0.8684	0.1316				0.2285
Idh	0.0461	0.9539				0.0879
6-Pgd	0.0724	0.9211	0.0065			0.1464
Me-1	0.0132	0.9868				0.0260
Me-2	0.0592	0.9408				0.1114
Gdh	0.9803	0.0197				0.0387
Est-1	0.3355	0.0329	0.6184	0.0132		0.5037
Lap-1	0.9671				0.0329	0.0636
Lap-2	0.9868				0.0132	0.0260
Got-1	0.0197	0.9539	0.0264			0.0889
Got-2	0.0592	0.9408				0.1114
Got-3	0.0132	0.9013	0.0855			0.1801

Наиболее низкий уровень изменчивости эди полиморфных локусов обнаруживают) Kycbi: Mdh-2, Skdh, Lap-1, Lap-2, Got-1, Idh, Me-Gdh. Частоты наиболее распространенных шелей этих локусов варьируют от 0.9539 до 0.9868. Это означает, что к полиморфным их >жно отнести лишь при 99%-ном критерии ллиморфности. При 95%-ном критерии речисленные выше локусы следует считать шоморфными. Расчет средней ожидаемой герозиготности для каждого из этих локусов казал, что в исследованных популяциях :твенницы Гмелина они изменчивы не более, лу 8.8% проанализированных деревьев.

Локусы: Mdh-4, Got-2, Got-3, 6-Pgd, Me-2 (актеризуются средним уровнем изменчивости. тоты преобладающих в популяциях аллелей ных локусов колеблется от 0.9013 до 0.9408, адаемая гетерозиготность - от 0.1114 до Ю1. Три локуса (Mdh-3, G-6pd, Est-1) осятся к сильнополиморфным локусам. У этих усов частоты наиболее распространенных в уляциях аллелей не превышают значения >84, а ожидаемая гетерозиготность имеет ые высокие значения (0.3399; 0.2285 и 0.5037 •ветственно).

Закключение

В результате проведенных исследований 'ченые данные, свидетельствующие о гической природе электрофоретического ообразия 10 ферментных систем венницы Гмелина, произрастающей в [кии. Обнаруженные в процессе грофореза изоэнзимные варианты ферментов гдуются как моногенные признаки и могут использоваться в популяционно-генетических

исследованиях этого вида в качестве биохимических маркеров структурных генов.

Установлено, что генетический контроль выявленных аллозимов осуществляется 17-ю ген-ферментными локусами, один из которых (Mdh-1) мономорфен, остальные полиморфны, то есть представлены в популяциях несколькими аллелями. Среднее число аллелей на полиморфный локус составляет 2.44. Наиболее высокий уровень генетической изменчивости в исследованных популяциях лиственницы Гмелина обнаруживают локусы: Mdh-3, G-6pd и Est-1. Локусы: Mdh-4, Got-2, Got-3, 6-Pgd, Me-2 имеют средний уровень изменчивости, а локусы: Mdh-2, Skdh, Lap-1, Lap-2, Got-1, Idh, Me-1, Gdh относятся к слабополиморфным. Выявленные у этих локусов альтернативные аллели встречаются в популяциях с частотой не превышающей 5% .

Библиографический список

1. Abaimov A.P., Zyryanova O.A., Prokushkin S.G., Koike T, Matsuura Y. Forest ecosystems of the cryolithic zone of Siberia; regional features, mechanisms of stability and pyrogenic changes // Eurasian J. For. Res. 2000. V. 1. P. 1-10.
2. Поздняков Л.К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.
3. Yeñ F., El-Kassaby Y.A. Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). I Genetic variation patterns among trees from 10 IUFRO provenances // Can. J. For. Res. 1980. V.10.N.5.P.415-422.
4. Guries R.P., Ledig F.T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evoluton. 1982. V.36. P.387-402.
5. Loukas M., Vergini Y., Krimbas G.B. Isozyme variation and heterozygosity in *Pinus*

У
Р
Ф
Р
G
R
су
Н
ра
J.
Ж
ге
(P
T.:
А
Ир
Ге
со
Ге
ген
по
20
И
ло
// Г
Па.
стр
су
Вос
T.2
П
Д
(P
Ген
vari
НО
USA
alloz
V.71
R.D.
harr
151.
tech
Пуд
Наук
попу
Пер.

- halepensis* L. // Biochem. Genet. 1983. V.21. N.5-6. P.497-510.
6. Woods J.H., Blake G.M., Allendorf F.W. Amount and distribution of isozyme variation in ponderosa pine from Eastern Montana // Silvae Genet. 1983. Bd.32. H.5-6. S.151-157.
7. Gullberg U., Yazdany R., Rudin D., Ryman N. Allozyme variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Sweden // Silvae Genet. 1985. Bd.34. H.6. S.193-201.
8. Furnier G.R., Adams W.T. Geographic patterns of allozyme variation in Jeffrey pine // Amer. J. Bot. 1986. V.73. P.1009-1015.
9. Шурхал А.В., Подогаз А.В., Животовский Л.А., Подгорный Ю.К. Изучение генетической изменчивости крымской сосны (*Pinus pallasiana* Asch., Graebn.) // Генетика. 1988. Т.24. №2. С.311-315.
10. Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П., Милютин Л.И., Кузнецова Г.В., Ирошников А.И., Воробьев В.Н., Воробьева Н.А. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25. № 11. С. 2009-2032.
11. Потенко В.В., Кривко В.Г. Изменчивость и сцепление изоферментных локусов у ели восточной *Picea orientalis* (L.) Link // Генетика. 1993. Т.29. №4. С.632-637.
12. Гончаренко Г.Г., Силин А.Е., Падутов В.Е. Исследование генетической структуры и уровня дифференциации *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири // Генетика. 1993. Т.29. №12. С.2019-2038.
13. Янбаев Ю. А., Шигапов З. Х., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на южном Урале // Генетика. 1997. Т.33. № 9. С.1244-1249.
14. Ettl G.J., Peterson D.L. Genetic variation of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (HOOK.) NUTT.) in the Olympic Mountains WA, USA // Silvae Genet. 2001. Bd.50. H.3-4. S. 145-153.
15. Adams W.T., Joly R.I. Genetics of allozyme variants in loblolly pine // Heredity. 1980. V.71. P.33-40.
16. Ridgway G.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphism in the esterases of atlantic herring // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. V.99. P. 147 - 151.
17. Brewer G.J. Introduction to isozyme techniques. N.Y.-L.: Academ. press., 1970. 186 p.
18. Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
19. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Пер.с англ.М.: Мир, 1984. 232 с.
20. Fins L., Seeb L.W. Genetic variation in allozymes of western larch // Can. J. Forest. 1986. V.16. P.1013-1018.
21. Lewandowski A., Berczyk J., Mejnartowicz L. Genetic structure and the mating system in an old stand of polish larch // Silvae Genet 1991. Bd.40. S.75-79.
22. Гончаренко Г.Г., Силин А.Е. К вопросу о генетической изменчивости у дифференциации лиственницы курильской (*Larix kurilensis* Mayr.) и лиственницы японской (*Larix kaempferi* Sarg.) // ДАН. 1997. Т.354. № 6. С.835-838.
23. Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Шигапова А.Ш., Уразбахтина К.А. Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачева // Генетика. 1998. Т.34. №1. С.65-74.
24. Ying L., Morgenstern E.K. Inheritance and linkage relationships of some isozymes of *Larix laricina* in New Brunswick, Canada // Silvae Genet. 1990. Bd.39. H.5-6. S.245-250.
25. Семериков В.Л., Матвеев А.В. Изучение генетической изменчивости лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) по изоферментным локусам // Генетика. 1995. Т.31. №8. С. 1107-1113.
26. Шурхал А.В., Подогаз А.В., Семериков В.Л., Животовский Л.А. Аллозимный полиморфизм лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) // Генетика. 1989. Т.25. № 10. С.1989-1901.
27. Тимерьянов А.Ш., Шигапов З.Х., Янбаев Ю.А. Генетическая изменчивость лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) на Южном Урале. I Механизм генного контроля изоферментных систем // Генетика. 1994. Т.30. № 9. С.1243-1247.
28. Ларионова А.Я. Генетическая изменчивость лиственницы сибирской из Южного Забайкалья // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья (тезисы докладов). Чита. 1997. С. 100-101.
29. Потенко В.В., Разумов П.Н. Генетическая изменчивость и популяционная структура лиственницы даурской на территории Хабаровского края // Лесоведение. 1996. №5. С.11-18.
30. Lewandowski A., Meinartowicz L. Inheritance of allozymes in *Larix decidua* Mill. // Silvae Genet. 1990. Bd.39. H.5-6. S.184-188.
31. Semerikov V.L., Semerikov L.F., Lascoux M. Intra - and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill, species // Heredity. 1999. V.82. P. 193-204.
32. Ларионова А.Я. Генетический полиморфизм и внутривидовая изменчивость лиственницы Сукачева // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве (тезисы докладов Всесоюзного научно-технического совещания). Москва, 1988 а. С.31-33.
33. Ларионова А.Я. Генетический полиморфизм и внутривидовая дифференциация

цы сибирской // Десятый конгресс ое. Современное состояние общего ния естественной дендрофлоры с лётом сохранения её генофонда. София, 239-244.

Cheliak W.L., Pitel J.A. Inheritance e of allozymes in *Larix laricina* // *Silvae* 5. Bd.34. S.142-147.

Ying L., Morgenstern E.K. The structure of *Larix laricina* in New ., Canada // *Silvae Genet.* 1991. Bd.40. -184.

Тимерьянов А.Ш., Шигапов З.Х., Ю.А. Генетическая изменчивость Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) на Урале. I Механизм генного контроля нтных систем // *Генетика.* 1994. N.30. :47.

Ларионова А.Я., Ларионова Н.А., а И.Л. и др. Сосна обыкновенная в

Южной Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1988. 150 с.

38. Yeñ F., El-Kassaby Y.A. Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). I Genetic variation patterns among trees from 10 IUFRO provenances // *Can. J. For. Res.* 1980. V.10.№5. P.415-422.

39. Stewart S.C., Schoen J. Segregation at enzyme loci in megagametophytes of white spruce, *Picea glauca* // *Can. J. Genet. Cytol.* 1986. V.28. P.149-153.

40. Тимерьянов А.Ш., Старова Н.В., Бахтиярова Р.М. Генетическая изменчивость лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) на Южном Урале. II Уровни изоферментной изменчивости в природных популяциях // *Генетика.* 1996. Т.32. №2. С.267-27

о в редакцию 30 мая 2003 г.

ИЧЕСКИЙ УГЛЕРОД ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСОВ РОССИИ

А.И.Уткин¹, Д.Г.Замолодчиков², О.В.Честных². УДК 630*516/518:630*182.5:674.032.475.3(470> /т лесоведения РАН

ю проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

ормировании лиственничных лесов России участвуют 7 видов рода *Larix* ареалы 6 из них располагаются в на Дальнем Востоке. К основным лесообразователям относятся лиственница сибирская (*L. sibirica*) и даурская ина (*L. gmelinii*). Общая площадь насаждений с преобладанием лиственницы в стране 263*10⁶ га, запасы >1 30*10⁸ м³ (40% и 37% от общероссийского уровня). По материалам инвентаризации лесов 1993 и 1998 гг. и лй «фитомасса/запас» (Ph/S-ratio) для субъектов федерации определены: фитомасса, пул углерода в фитомассе , пул органического вещества в толще почвы 0-100 см (C_{soil}) и годовичное депонирование углерода. Расчеты :ы для 4 лесорастительных провинций: Европейско-Уральской, Западно-Сибирской, Восточно-Сибирской и сточной. Суммарный для всех провинций запас фитомассы лиственничных лесов на 1 января 1998 г. определен O³ т абсолютно сухого вещества. Пул C_{phytomass} равен 10.85*10⁹ т С, в том числе стволы 71.1%, ветви и побеги |Я 1.9%, корни 20.7%. Пул C_{soil} оценен в 39.81 *10⁹ т С, годовичное депонирование углерода в 44.99*10⁶ т С год⁻¹ г C_{phytomass}). Доля лиственничных лесов от общих для лесов России показателей составляет: для C_{phytomass} 26%. 31%, по депонированию 18%. Большое представительство спелых и перестойных насаждений в возрастной ; диственничных насаждений России (53% по площади и 66% по запасу) обуславливает их преимущественно онсервирующую роль в углеродном цикле.

orming larch forests of Russia, 7 species of genus *Larix* participate; with 6 of them situated in Siberia and the Far East, he species are the Siberian larch (*L. sibirica*) and the dahurian, or Gmelin, larch (*L. gmelinii*). The total area of larch the country is 263-10⁶ ha, stock volume is 30-10⁸ m³ (40% and 37% from the Russian level, respectively). In accordance iata of state forest inventories in 1993 and 1998, for ratios "phytomass / stock volume" (Ph / S-ratio) and for federation ie determined: phytomass, pool of carbon in phytomass (C_{phytomass}), pool of the organic matter within the soil layer 0-C_{soil}) and annual carbon accumulation. Estimates are done for 4 forest provinces: European-Ural, the Western Siberia, ;rn Siberia and the Far East. The total phytomass reserve for all larch forests on the January, 1, 1998 is determined as ⁹1 absolute dry matter. Pool C_{phytomass} is equal to 10.85*10⁹ t C, including stems 71.1%, branches and shoots 6.4%, .9%, roots 20.7%. Pool C_{soil} is estimated as 39.81 *10⁹ t C, annual carbon accumulation as 44.99*10⁶ t C year⁻¹ (0.41 ytomass)- The share of larch forests from the parameters for total Russian forests is 26% for C_{phytomass}, 31% for C_{soil} and carbon accumulation. The significant representation of mature and over-mature stands within the age structure of arch forests (53% by area and 66% by stock volume) determines their carbon-conserving role in the carbon cycle.

уника
покр
фонд
древ
40 и
Рос
листв
север
абсо.
напр
порс
лесо
Заур
листв
Запа
равн
листв
даур
кот
Кая
аре
хар
листв
Sza
неб
нес

лик
вы
исл
(ср
ни
дл
по
вы
ли
16
(т
др
ра
ни
гр
в

н
д
э
о
ф
л
р
г
г
э
с
л
с
л
.