ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2005, № 3, с. 72-80

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

*УДК 630*165.4:57631237:582.477*

ХАРАКТЕРИСТИКА КАРИОТИПА МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО

© 2005 г. Н. А. Михеева, Е. Н. Муратова, С. П. Ефремов

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 07.06.2004 г.

Кариотип, можжевельник обыкновенный, хромосомы, вторичные перетяжки, ядрышки.

Род *Juniperus* L. от всех остальных родов сем. *Cupressaceae* отличается значительным морфологическим разнообразием видов. Это дало основание разным авторам выделить в пределах рода несколько более мелких подразделений (подвидов и разновидностей) и выявило спорные вопросы о классификации рода [9, 11, 28].

Можжевельник обыкновенный *(.Juniperus communis* L.) - наиболее широко распространенный и древний вид рода. Встречается в самых разнообразных экологических условиях, что обусловливает его изменчивость и формовое разнообразие. Можжевельник обыкновенный произрастает циркумполярно в северном полушарии между 30 и 70° с.ш. [1,5, 13]. На территории России его ареал охватывает Европейскую часть, Урал и Сибирь. За пределами России он произрастает в Средней Европе и Северной Америке. В восточной части ареала данный вид изучен слабо. По мнению И. Ю. Коропачинского и Т.Н. Встовской [14], на большей части территории Сибири произрастает близкий вид/, *sibirica,* очень сходный с /. *communis* по морфологическим признакам. Типичный /. *communis* найден лишь в Томской обл. и некоторых районах Предуралья. На всей остальной части Сибири произрастает/, *sibirica* [14].

До сих пор нет единого мнения по поводу подвидовой таксономической классификации можжевельника обыкновенного; ряд его форм описан как отдельные виды [4, 7]. Больше всего спорных вопросов у отечественных исследователей вызывает таксономическое положение двух видов: /. *communis* и ./. *sibirica.* Исследования свидетельствуют о сильной изменчивости многих морфологических признаков двух видов в зависимости от условий местообитания даже в пределах небольшой территории. Некоторые авторы считают его угнетенными особями /. *communis* [16], другие утверждают, что /. *sibirica* (= subsp. /. *alpina)* является горной вариацией или его экотипом [8, 11, 14]. В классификациях Е. Янхена и П. Палласа /. *sibirica* рассматривается как синоним/, *communis* L. var. *saxatilis* Pall. [цит. по 27]. Тем не менее во многих определителях и сводках /. *sibirica* признается самостоятельным видом [1, 5, 14].

В связи с противоречивостью сведений о таксономических отношениях с другими видами, особенно /. *sibirica,* и с выделением подвидовых рангов вида, изучение кариологических признаков является весьма актуальным. Работы по кариологическому изучению/, *communis* до сих пор были ограничены определением числа хромосом [7,* 12, 26, 29-30, 35-38, 41]. В настоящем сообщении представлены результаты изучения кариотипа можжевельника обыкновенного из южной тайги Западной Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Можжевельник обыкновенный является компонентом подлеска сосновых лесов Западной Сибири. Объектом исследований послужили 22 растения, произрастающие в суходольных сосновых лесах Тимирязевского лесхоза Томской обл. (междуречье Оби и Томи). В связи с трудностями семенного размножения и длительным периодом стратификации семян, были получены корешки у черенков при вегетативном размножении экспериментальных особей /. *communis.* Образцы для исследования брали из разных участков локального ареала. В популяции можжевельник представлен разнообразными жизненными формами: дерево с колонновидной кроной, кустарник с пучковатой и узкоколонновидной кроной, куртина с шаровидной или полушаровндной кроной. Все исследованные особи являются разнополыми.

Анализ кариотипа проводился по общепринятой для хвойных методике [21] с собственными модификациями. Для получения метафазных пластинок с оптимальным сокращением и разбросом хромосом корешки черенков выдерживали в 1%-м растворе колхицина в течение 7-9 ч. Окрашивание производили 1%-м ацетогематоксинном. приготовленным по методике Ю.А. Смирнова [24]. Для морфометрического анализа использовали микрофотографии метафазных пластинок. **Хромосомы *Juniperus*** меньше хромосом представителей сем. *Pinaceae,* но также хорошо окрашиваются и четко дифференцированы на два плеча.

Хромосомы измеряли на микрофотографиях. Определяли абсолютную длину хромосом *(L",* мкм); суммарную длину хромосом набора *(1L",* мкм); относительную длину *(И, %)* как отношение абсолютной длины хромосомы к суммарной длине набора; центромерный индекс (/', %) как отношение абсолютной длины короткого плеча к длине всей хромосомы; локализацию вторичной перетяжки (яг, %) как отноше-

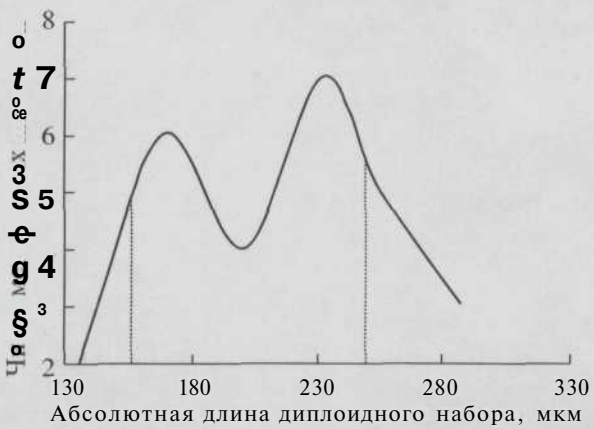

Рис. 1. Вариация степени спнрализацни хромосом можжевельника обыкновенного.

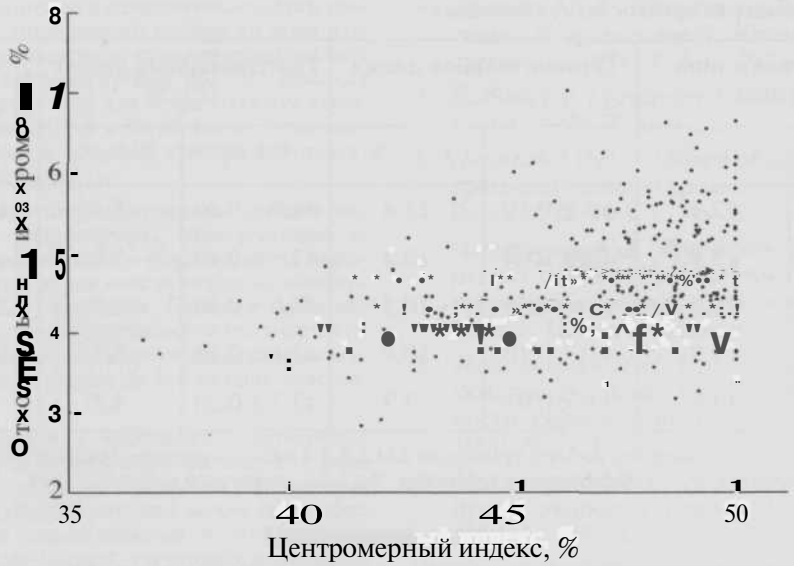

Рис. 2. Поликариограмма можжевельника обыкновенного.

Рис. 3. Кариотип /. ***communis*** **L.,** систематизированный по результатам поликариограммного анализа и локализации вторичных перетяжек: I-XI - номера хромосом.

нне расстояния от центромеры до перетяжки к длине плеча. Частоту встречаемости перетяжек определяли во всех изученных пластинках.

Кариотип можжевельника обыкновенного изучали методом построения полнкариограмм [6]. Классификацию хромосом по центромерному индексу производили в соответствии с рекомендациями В.Г. Грифа и Н.Д. Агаповой **[3].** Уровень изменчивости признаков устанавливали по шкале С.А. Мамаева **[15].** При анализе ядрышек в интерфазных ядрах использовали азотнокислое серебро в соответствии с методикой Е.Н. Муратовой [19]. Подсчет ядрышек проводили в 500 интерфазных ядрах. По средним данным абсолютной длины и центромерного индекса с учетом распределения вторичных перетяжек и выделенных на поликариограммах групп хромосом построены ндиограммы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Диплоидный набор можжевельника обыкновенного в исследуемой популяции состоит из 22 хромосом (2л = 22). Полиплоидных особей не обнаружено. Данные по числу хромосом этого вида совпадают с данными других исследователей [7, 12, 26, 29-30, 35-38, 41]. Суммарная абсолютная длина хромосомного набора в 28 метафазных пластинках варьиру-

Морфометрические параметры хромосом./. *communis*

№ хромосом	Абсолютная длина (L[a]), мкм		Относительная длина		Центромерный индекс (/[c]), %		Локализация вторичной перетяжки *(sc),%*	
	$\bar{X}$ 1 *,	*C.V., %*	$\bar{X} \pm S_i$	*C.V., %*	$\bar{X} \pm S_i$	*C.V., %*	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	*СУ., %*
I	12.0 ±0.40	*22A*	4.8 ±0.10	15.8	46.7 ± 0.40	5.4	64.7 ± 1.20	10.7
II-VI	11.4 ±0.10	18.9	4.9 ± 0.04	10.4	47.9 ±0.10	3.7	-	-
VII	10.7 ±0.30	22.6	4.6 ± 0.06	10.5	47.0 ± 0.30	4.9	42.5 ± 0.90	15.2
VIII	9.4 ±0.30	17.7	4.0 ±0.10	10.9	41.1 ±0.20	3.7	53.2 ±9.80	32.0
IX-XI	9.2 ±0.10	17.9	3.9 ± 0.03	7.7	47.7 ± 0.20	4.2	-	-

Примечание. Суммарная длина диплоидного набора хромосом 234.1 ± 8.4 мкм; *x* - средняя арифметическая величина; $\bar{x} \pm y_{\bar{x}}$ – средняя арифметическая ошибка; *C.V.* — коэффициент вариации, %; "-" - вторичной перетяжки нет.

ет от 135.5 до 305.8 мкм. Средний показатель этой величины равен 229.5 ± ± 8.6 мкм *(C.V.* 19.2%). Для построения поликариограммы на основании степени спирализации хромосом (рис. 1) было отобрано 20 метафазных пластинок с длиной диплоидного набора 168.0-277.7 мкм (рис. 2).

В кариотипе можжевельника обыкновенного можно четко идентифицировать только одну пару слабоасимметричных хромосом (по средним параметрам это VIII пара). Остальные пары составляют одно большое неоднородное облако точек. Подобная картина наблюдается в кариотипах кедровых сосен [17]. Хромосомы многих видов хвойных характеризуются гомеоморфностью (морфологическим сходством), что затрудняет подбор гомологов. Поэтому одним из основных видовых различий является локализация и частота встречаемости вторичных перетяжек. Эти признаки часто используются в качестве дополнительных маркеров при выделении хромосомных пар.

Анализ распределения вторичных перетяжек у можжевельника обыкновенного дает основание для выделения трех пар хромосом. Локализация и частота встречаемости этих перетяжек в разных хромосомах различна. По средним параметрам они занимают I, VII и VIII места. Вторичные перетяжки наблюдаются на этих парах с частотой 81.5, 100.0 и 14.8 % соответственно. Остальные хромосомы объединяются в две группы: II—VI (рис. 3, *а)* и IX-XI (рис. 3, о).

На хромосомах I пары перетяжка наблюдается у одного из гомологов в дистальной части плеча *(sc* = 64.7 ± 1.2%). У хромосом VIII пары перетяжка встречается менее регулярно на длинном плече и расположена в середине плеча (sc = 53.2 ± ± 9.8%). У VII пары хромосом вторичная перетяжка локализована в проксимальной части плеча *(sc* = 42.5 ± 0.9%). Она встречалась во всех изученных пластинках у обоих гомологов. По-видимому, эту хромосому можно считать одним из маркеров кариотипа *J. communis.* Аналогичную роль играет VII пара в кариотипах различных разновидностей./. *chinensis* и /. *virginiana* (хромосома *G* по терминологии авторов), VI пара (хромосома *F)* в кариотнпах./. *rigida* и *J. horizontalis,* V пара (хромосома *E)* в кариотнпе *J. lutchuensis* [31-34, 39-40,42].

Морфометрические параметры хромосом можжевельника обыкновенного приведены в таблице. При сравнении морфометрических параметров установлены достоверные отличия по относительной и абсолютной длине между I-VI и VII, VII и VIII-XI парами хромосом. По значению центромерного индекса VIII пара достоверно отличается от других (для проверки достоверности различий использовался г-критерий Стьюдента).

Анализ степени изменчивости признаков показал, что наименьший коэффициент вариации соответствует центромерному индексу (3.7-5.4%). На низком и среднем уровнях

Рис. 4. Частота встречаемости ядрышек *(1)* и хромосом с вторичными перетяжками (2) в популяции можжевельника обыкновенного.

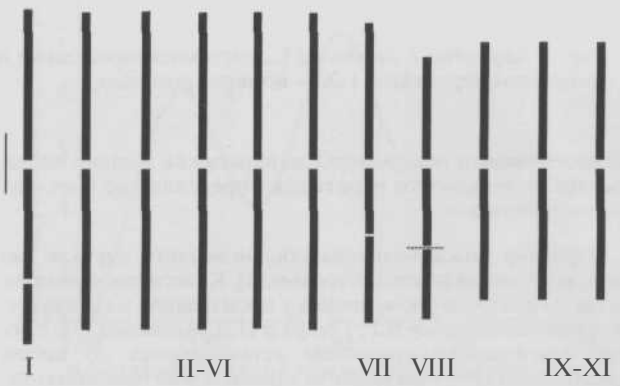

Рис. 5. Идпограмма *J. communis:* I-XI номера хромосом, масштабная линейка 5 мкм.

варьируют признаки абсолютной и относительной длин хромосом. Суммарная длина диплоидного набора по всем изученным пластинкам в зависимости от степени спирализации хромосом, варьирует на среднем уровне (20.7%). Высокая степень изменчивости характерна для встречаемости ядрышек и вторичных перетяжек **(35.5** и 39.9% соответственно). Эти признаки, по-видимому, в большой степени обусловлены влиянием внешних факторов.

В районе вторичной перетяжки у большинства видов расположены ядрышковые организаторы, ответственные за синтез рРНК, образование рибосом и формирование ядрышек [10, 25]. В интерфазных ядрах можжевельника обыкновенного наблюдалось 1-4 ядрышка (среднее значение 1.6 ± 0.6). Наибольшая частота встречаемости приходится на ядра, содержащие 1-2 ядрышка, в то время хромосомы с вторичными перетяжками встречались по 3-4 на одну пластинку (рис. 4).

Вероятно, не все вторичные перетяжки в кариотипах хвойных являются нуклеолярными; с другой стороны, одно ядрышко может быть образовано несколькими перетяжками [18, 22]. Появление вторичных перетяжек может быть обусловлено и структурными перестройками в этих районах [2, 23]. Наличие перетяжки во всех изученных пластинках на хромосомах VII пары *J. communis,* по-видимому, свидетельствует о расположении на этом участке ядрышкового организатора.

На рис. 5 представлена идиограмма можжевельника обыкновенного. Для видового кариотипа характерно наличие лишь одной слабоасимметричной хромосомы. Вторичные перетяжки на хромосомах I и **VII** пар отмечались в разных пластинках как на коротком, так и на длинном плечах. Вероятно, как и в случае с кариотипами сосен, имеет место "перестановка плеч" [18, 20]. На идиограмме локализация перетяжек на плечах хромосом показана в соответствии с большей частотой встречаемости.

Немногочисленные детальные кариологические исследования рода *Juniperus* показывают, что для большинства представителей характерны симметричные кариотипы [31-34, 39, 40, 42]. Появление *3^i* асимметричных хромосом наблюдается у представителей чешуйчатых можжевельников *(J. chinensis* var. *sargentii. J. chinensis* var. *honzontalis, J. chinensis* var. *globosa, J. virginiana).* Это может служить доказательством как древности происхождения можжевельников, так и более раннего появления игольчато хвойных видов по сравнению с чешуйчатыми.

В дальнейшем исследовании планируется изучить кариотипы *./. communis* и *J. sibirica* из разных популяций и произвести сравнение этих видов по кариологическим признакам, что, возможно, позволит разрешить спор о таксономическом положении этих двух видов.

Заключение. Результаты исследования показывают, что морфологические типы хромосом можжевельника обыкновенного достаточно однообразны, как и у большинства видов *Juniperus.* Полиморфизм нуклеолярных районов не выражен так ярко, как у видов сем. *Pinaceae.* С эволюционной точки зрения структура кариотипа подтверждает древнее происхождение можжевельника обыкновенного.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 1. 163 с.
2. *Буторина А.К.* Факторы эволюции кариотипов древесных//Успехи соврем, биологии. 1989. Т. 108. Вып. 3 (6). С. 342-357.
3. *Гриф В.Г., Агапова Н.Д.* К методике описания кариотипов растений // Ботан. журн. 1986. № 4. С. 550-553.
4. *Денисова Г.А., Пилипенко Ф.С.* Семейство кипарисовые (Cupressaceae)// Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 393^09.
5. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 1.462 с.
6. *Дерягин Г.В., Перельцвайг Ю.М.* Поликариограммный анализ хромосом // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 1.С. 46-52.
7. *Дмитриева С.А., Парфенов В.И.* Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга (на примере Березинского биосферного заповедника). Минск: Наука и техника, 1991. 230 с.
8. *Имханицкая Н.Н.* Критическая заметка о кавказских видах секции *Juniperus* рода *Juniperus* L. // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1990. № 27. С. 5-16.
9. *Исмаилов М.И.* О системе рода *Juniperus* L. // Вопросы экологии и географии растений. Душанбе, 1974. С. 138-168.
10. *Кикнадзе И.И.* Функциональная организация хромосом. Л.: Наука, 1972. 211 с.
11. *Князева С.Г.* Изменчивость и морфоструктура природной популяции можжевельника сибирского: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск, 2000. 21 с.
12. *Козубов Г.М.* Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 136 с.
13. *Козубов Г.М., Муратова Е.Н.* Современные голосеменные. Л.: Наука, 1986. 191 с.
14. *Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.* Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, фил. "Гео", 2002. 708 с.
15. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 283 с.
16. *Мамаев С.А.* Виды хвойных на Урале и их использование в озеленении. Свердловск: Урал. НЦ АН СССР, 1983. 109 с.
17. *Муратова Е. Н.* Кариотипы сосен группы *Cembra II* Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1130-1138.
18. *Муратова Е.Н.* Особенности ядрышкообразующих хромосом у представителей рода *Pinus* L. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1983. № 5. С. 700-712.
19. *Муратова Е.Н.* Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 82-86.
20. *Муратова Е.Н.. Седельникова Т.С.* Кариологическое исследование болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной *(Pinus sylvestris* L.) // Экология. 1993. № 6. С. 41-50.
21. *Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В.. Шершукова О.П.* Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67-75.
22. *Седельникова Т.С, Муратова Е. Н.* Кариологические особенности сосны кедровой сибирской *(Pinus sibirica* Du Tour) на болотах Западной Сибири // Экология. 2002. № 5. С. 323-328.
23. *Седельникова Т.С.. Муратова Е.Н., Ефремов СП.* Кариологические особенности видов хвойных на

болотах и суходолах Западной Сибири // Krylovia. 2000. Т. 2. № 1.С. 73-80.

24. *Смирнов Ю.А.* Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. 1968. № 12. С. 1601-1602.

25. *Челидзе П.В.* Ультраструктура и функции ядрышка интерфазной клетки. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 118 с.

26. *Arohonka T.* Kromosomilukumäärityksiä Naunon Seilin saaren putkilokasveista//Turin Yliopiston Biol. Laitoksen Julkaisuja. 1982. V. 3. P. 1-12.

27. *Farjon A.* World checklist and bibliography of conifers. England. The Royal Botanic Gardens.: Kew. 2-nd ed., 2001.309 p.

28. *Gaussen H.* Les gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. 10. Chap. 13. Les Cupressacees //Trav. Lab. Forest. Toulouse, 1968.326 p.

29. *Hall M.T., Mukherjee A.. Crowley W.R.* Chromosome counts in cultivated junipers // J. Arnold Arboretum. 1973. № 54. P. 369-376.

30. *Hall M.T., Mukherjee A., Crowley W.R.* Chromosome numbers of cultivated junipers // Bot. Gaz. 1979. V. 20. № 6. P. 364-370.

31. *Kim C.S., Chung W.K.. Ahn J.K., Jeong M.J., Han C.S.* Karyotype analysis of *Juniperus rigida* Sieb. et Zucc. of two different provenances in Korea // J. Korean Forestry Soc. 1986. №73. P. 9-13.

32. *Kim C.S., Kim Y.D., Chung W.K.* Cytological studies of seven varieties of *Juniperus chinensis I I* J. Korean Forestry Soc. 1985. № 71. P. 22-26.

33. *Kim C.S., Kim Y.D.. Jeong W.Y.* Karyotype analysis in seven *cultivated Juniperus chinensis* and a cultivated *Pinus densiflora II* J. Korean Forestry Soc. 1986. V. 75. P. 38^5.

34. *Kim S.I.* Studies on the karyotype analysis in conifers // Korea Science and Engineering Foundation Report 91-05-00-18. Taejon, 1996. P. 3^131.

35. *Löve A., Kjellquvist E.* Cytotaxonomy of Spanish planst. I. Introduction. Pteridophyta and Gymnospermae // Lagascalia. Univ. Sevilla. 1972. V. 2. № 1. P. 23-35.

36. *Löve A., Löve D.* Chromosome numbers of Scandinavian plant species // Bot. Notiser. 1942. V. 1. № 1. P. 19-59.

37. *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical conspectus of the Scelandik flora // Asta Horti Johburgensis Moddelanden fran Joteborgs botaniska tradgard. 1956. V. 20. № 4. P. 65-290.

38. *Mehra P.N.* Conifers of the Himalayas with particular reference to the Abies and Juniperus complexes // Nucleus. 1976. №2. P. 123-139.

39. *Nagano K., Nakamura M., Toda Y.* Chromosomes studies on *Cupressaceae*. **VIII.** Karyotype of *Juniperus //* Proc. Fac. Agr. Kyushu Tokai Univ. 1991. V 10. P. 75-87.

40. *Nagano K., Umeda T., Toda Y.* Karyomorphological study *of Juniperus I I* Cytogenetic Studies of Forest Trees and Shrubs. Review, Present Status, and outlook on the Future. 2000. P. 143^159.

41. *Sax K., Sax H.* Chromosome number and morphology in the conifer // J. Arnold Arboretum. 1933. № 4. P. 365-374.

42. *Toda Y., Kawabata K.* Karyological studies on *Juniperus chinensis* // Bull. Fac. Horticult. Minamikyushu Univ. 1980. № 10. P. 9-12.

Characterization of Common Juniper *(Juniperus communis* L.) Karyotype

N. A. Mikheeva, E. N. Muratova, and S. P. Efremov

The results of karyological study of the common juniper *(Juniperus communis* L.) are presented. A set of diploids in /. *communis* contains 22 chromosomes (2« = 22). A polykaryogram enables to identify only one pair (pair VIII) of asymmetric chromosomes close to the submetacentric type and a group of three pairs of short metacentric ones (pairs IX-XI). The identification of chromosomal pairs 1 and VII is possible by the localization of secondary constrictions. The other five pairs of chromosomes (II—VII) forms one group with similar parameters. Chromosomes of pair VIII also possess the secondary sonstriction.

*УДК 630*4433:630*525*

ТОВАРНОСТЬ ФАУТНЫХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ

© 2005 г. С. В. Коптев[1], О. Н. Ежов[1,2]

[1]Архангельский государственный технический университет
163007 Архангельск, наб. Северной Двины, 17
[2]Институт экологических проблем Севера УрО РАН
163061 Архангельск, наб. Северной Двины. 23

Поступила в редакцию 03.03. 2004 г.

Сосна, гнили, закономерности, товарность.