

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 обуславливает 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. Корпачинского и Т.Н. Ветовской [14], на большей части территории Сибири произрастает близкий вид *J. sibirica*, очень сходный с *J. communis* по морфологическим признакам. Типичный *J. communis* найден лишь в Томской обл. и некоторых районах Предуралья. На всей остальной части Сибири произрастает *J. 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: *J. communis* и *J. 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 *J. communis* [16], другие утверждают, что *J. sibirica* (= subsp. *J. alpina*) является горной вариацией или его экотипом [8, 11, 14]. В классификациях Е. Янхена и П. Палласа *J. sibirica* рассматривается как синоним *J. communis* L. var. *saxatilis* Pall. [цит. по 27]. Тем не менее во многих определителях и сводках *J. sibirica* признается самостоятельным видом [1, 5, 14].

В связи с противоречивостью сведений о таксономических отношениях с другими видами, особенно *J. sibirica*, и с выделением подвидовых рангов вида, изучение кариологических признаков является весьма актуальным. Работы по кариологическому изучению *J. 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 ис-

следований 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 *J. 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 полушаровидной кроной. Все исследованные особи являются разнополами.

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 ацетогематоксидом, 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 ($И'$, %) как отношение абсолютной длины короткого плеча к длине всей хромосомы; локализацию вторичной перетяжки (яг, %) как отноше-

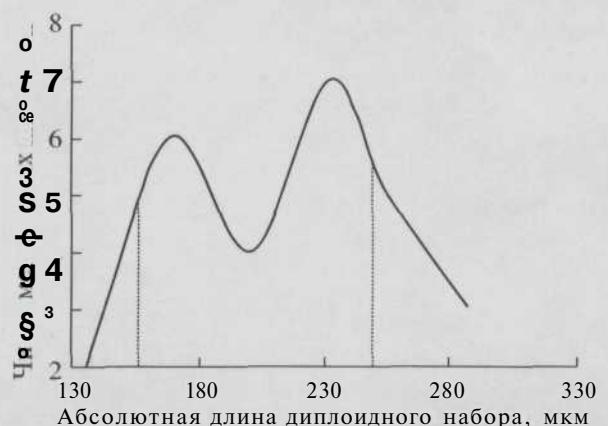


Рис. 1. Вариация степени спирализации хромосом можжевельника обыкновенного.

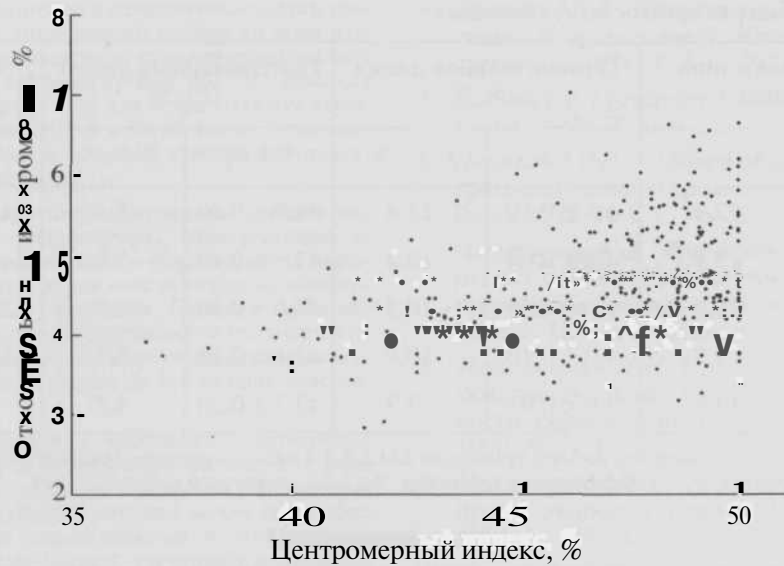


Рис. 2. Поликариограмма можжевельника обыкновенного.

Л ш и ж к я

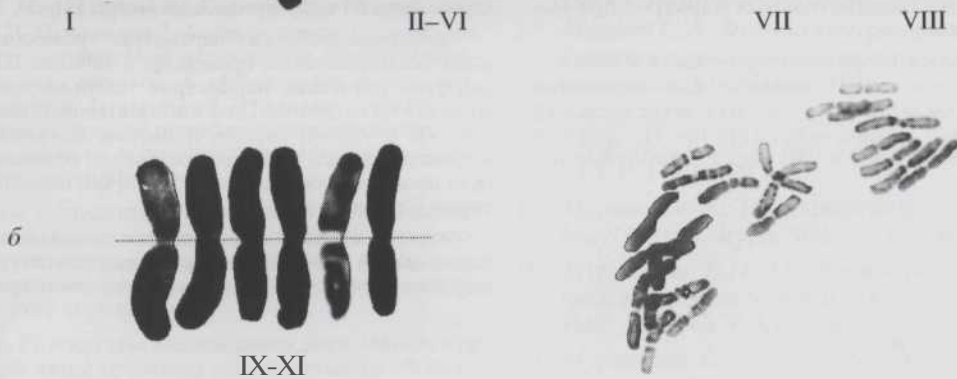


Рис. 3. Кариотип *M. edulis* L., систематизированный по результатам поликариограммного анализа и локализации вторичных перетяжек: I-XI - номера хромосом.

не 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 азотнокислосое 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 ($2n = 22$). 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-

№ хромосом	Абсолютная длина (L ^a), мкм		Относительная длина		Центромерный индекс (i ^a), %		Локализация вторичной перетяжки (sc), %	
	$\bar{x} \pm s_x$	C.V., %	$\bar{x} \pm s_x$	C.V., %	$\bar{x} \pm s_x$	C.V., %	$\bar{x} \pm s_x$	C.V., %
I	12.0 ± 0.40	22.4	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; \bar{x} - средняя арифметическая величина; s_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 пе-

ретяжки 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, б).

На хромосомах I пары перетяжка наблюдается у одного из гомологов в дистальной части плеча ($sc = 64.7 \pm 1.2\%$). У хромосом VIII пары перетяжка встречается менее регулярно на длинном плече и расположена в середине плеча ($sc = 53.2 \pm 9.8\%$). У VII пары хромосом вторичная перетяжка локализована в проксимальной части плеча ($sc = 42.5 \pm 0.9\%$). 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 *J. chinensis* и *J. virginiana* (хромосома G по терминологии авторов), VI пара (хромосома F) в кариотипах *J. rigida* и *J. horizontalis*, V пара (хромосома E) в кариотипе *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.

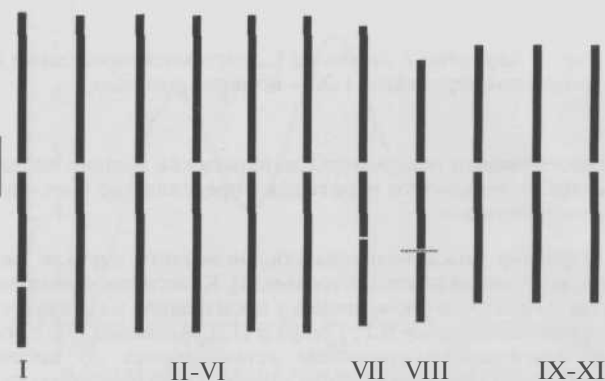


Рис. 5. Идиограмма *J. communis*: I-XI номера хромосом, масштабная линейка 5 мкм.

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 хромосома 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^{го} асимметричных хромосом наблюдается у представителей чешуйчатых можжевельников (*J. chinensis* var. *sargentii*, *J. chinensis* var. *horizontalis*, *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 *J. 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 *Сembra 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., Бударягин В.А., Круклис М.В., Шершуква 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 С.П. 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. Kromosomilukumääarityksiä 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., Kjellqvist E. Cytotaxonomy of Spanish plant. I. Introduction. Pteridophyta and Gymnospermae // Lagasalia. 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 Modellanden 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 *J. communis* contains 22 chromosomes ($2n = 22$). 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. Коптев¹, О. Н. Ежов^{1,2}

¹Архангельский государственный технический университет
163007 Архангельск, нею. Северной Двины, 17

²Институт экологических проблем Севера УрО РАН
163061 Архангельск, наб. Северной Двины, 23

дано 03.03.2004 г.

Поступила в редакцию 03.03.2004 г.

Сосна, гнили, закономерности, товарность.
Сосна, гнили, закономерности, товарность.