

Биоразнообразие лесообразующих видов древесных растений в бассейне Енисея

Л. И. МИЛЮТИН, Е. Н. МУРАТОВА, А. Я. ЛАРИОНОВА, Н. А. КУЗЬМИНА,
Г. В. КУЗНЕЦОВА, О. С. ВЛАДИМИРОВА, Н. В. ЯХНЕВА, Д. В. КОКОРИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

АННОТАЦИЯ

В статье представлены результаты изучения биоразнообразия основных лесообразующих видов древесных растений, произрастающих в бассейне р. Енисей: сосны обыкновенной, сосны кедровой сибирской, лиственниц сибирской и Гмелина, ели сибирской и пихты сибирской. Эти виды характеризуются изменчивостью морфологических, кариологических и биохимических признаков. Изучение биоразнообразия этих видов имеет большое значение для генетико-селекционных и лесоводственных исследований. Полученные данные будут использованы в работах по сохранению и рациональному использованию генофонда этих ценных видов.

Протяженность одной из крупнейших рек Сибири Енисея составляет около 3354 км, а площадь его бассейна - 2 605 000 км² [1]. На этой огромной территории, охватывающей различные лесорастительные зоны и провинции, лесообразующие виды древесных растений представлены разными географическими расами или климатипами. Они в свою очередь характеризуются изменчивостью многих признаков: морфологических, кариологических, биохимических и др. Биологическое разнообразие этих видов, занимающих обширные ареалы, проявляется в их внутривидовой изменчивости и полиморфизме. Поэтому изучение биоразнообразия лесообразующих видов в бассейне Енисея является важной научной и практической задачей.

Объектами исследований являлись хвойные лесообразующие виды: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский (*P. sibirica* Du Tour), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), лиственница Гмелина, или даурская (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.), лиственница Чекановского (*L. czekanowskii* Sz.), ель сибирская (*Picea obovatata* Ledeb.) и пихта сибирская (*Abies sibi-*

rica Ledeb.). Эти виды имеют большое народнохозяйственное значение, поэтому результаты их исследований важны для использования в лесоведении, прежде всего в лесной селекции и семеноводстве.

Сосна обыкновенная. На территории бассейна Енисея произрастают три подвида (географические расы) сосны обыкновенной [2]: сосна северная, или лапландская (*P. sylvestris* subsp. *lapponica* Fries); сосна сибирская (*P. sylvestris* subsp. *sibirica* Ledeb.); сосна кулундинская, или степная (*P. sylvestris* subsp. *kulundensis* Sukaczew). На данной территории выделено несколько климатипов: чулымско-енисейский, саянский, ангарский, среднеенисейский [3]. Многие закономерности морфологической изменчивости проявляются одинаково у разных внутривидовых таксонов, например, в европейских и сибирских популяциях. При движении с севера на юг увеличиваются размеры шишек, пыльников, хвои, число семенных чешуи. Однако в структуре популяций сосны в разных регионах, в том числе и в бассейне Енисея, наблюдается некоторая специфика. Так, в сосняках различных районов Красноярского края деревья с кону-

совидной формой кроны составляют: в южном Приангарье - 78%, в центральном Приангарье — 90%, в северных районах края — до 97% состава популяций [4].

Географическая изменчивость структуры популяций сосны хорошо проявляется по цвету пыльников, по форме апофиза семенных чешуи шишек, по структуре корки [4—8]. Как отмечает А. В. Сунцов [5], по окраске пыльников популяции сосны в Центральной Туве близки к популяциям Бурятии и Казахстана, но отличаются от других популяций бассейна Енисея, например Приангарья. В Приангарье основную массу (60-85%) составляют особи со слабобугорчатыми и бугорчатыми апофизами [8], а в Балгазынском бору Тувы - с крючковатыми, т. е. подтверждается известное мнение о возрастании частоты особей с крючковатым апофизом (*f. reflexa*) в южной части ареала сосны [5].

Кариологический анализ популяций сосны на рассматриваемой территории проводился в основном в ее южной части. В хромосомном наборе сосны обыкновенной ($2n = 24$) содержится 10 пар симметричных - 1-X пары и две пары слабо асимметричных хромосом — XI и XII пары [9, 10]. Вторичные перетяжки наблюдаются у 4-6 пар хромосом из неидентифицируемой группы I—IX; кроме того, они встречаются у хромосом X, XI, XII пар. Некоторые хромосомы имеют по несколько вторичных перетяжек.

В оптимальных условиях интерфазные ядра сосны обыкновенной содержат от 3 до 10 ядрышек. В разных популяциях варьируют общая длина диплоидного набора и число нук-

леолярных районов. При окрашивании по Гимза гетерохроматин выявляется только в районах центромеры и ядрышкового организатора. В популяциях около южной границы ареала обнаружен широкий спектр хромосомных аномалий [9, 11]. Кариотип и хромосомные аномалии сосны обыкновенной из районов Красноярского края приведены на рис. 1.

Генетический полиморфизм сосны обыкновенной на рассматриваемой территории изучен слабо. Имеются данные лишь для двух популяций этого вида из центральных районов Красноярского края [12]. Оценка основных параметров генетического разнообразия по генам, кодирующим изоферменты, показала, что в среднем в популяциях в полиморфном состоянии находится 71,4% структурных генов при 99%-м критерии полиморфности. Среднее число аллелей на локус составляет 2,0; средняя наблюдаемая гетерозиготность - 0,254, ожидаемая гетерозиготность — 0,244. Это означает, что каждое дерево в исследованных популяциях сосны изменчиво по 24-25% своих генов. Наиболее высокие значения наблюдаемой ($H_o = 0,271$) и ожидаемой ($H_e = 0,261$) гетерозиготности обнаружены у сосны, произрастающей в окрестностях г. Красноярска.

Основные показатели генетической изменчивости сосны обыкновенной и некоторых других видов хвойных енисейской трансекты приведены в таблице. Выявленный в популяциях сосны обыкновенной из Красноярского края уровень генетической изменчивости сопоставим с уровнем изменчивости сосны на Южном Урале [13], в Западном и Восточном

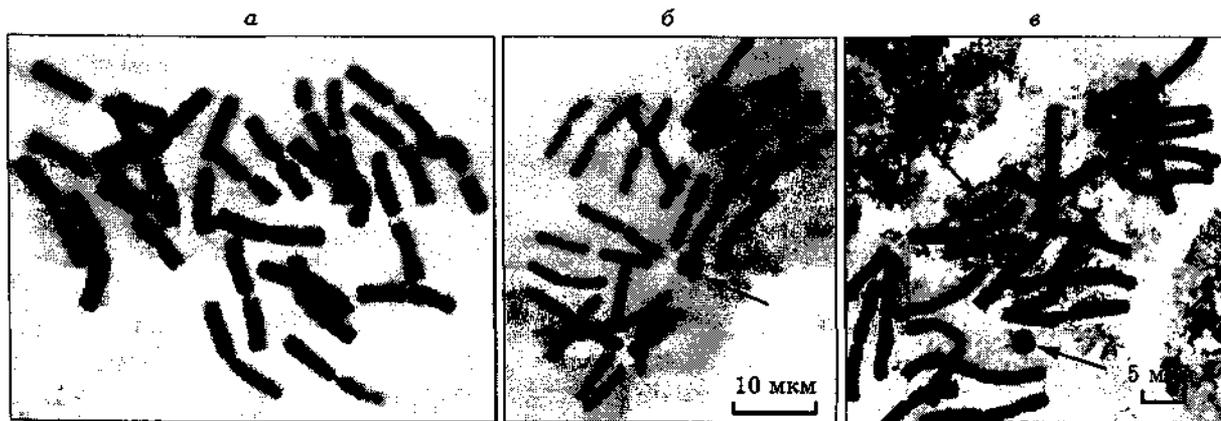


Рис. 1. Кариотип и хромосомные аномалии сосны обыкновенной из Красноярского края: а - нормальный кариотип ($2n = 24$); б - кольцевая хромосома; в - хромосома с резко укороченным плечом и хроматиновый фрагмент. Хромосомные аномалии показаны стрелками. Об. 90 х, ок. 10 х.

Значения основных показателей генетической изменчивости в природных популяциях некоторых видов хвойных, произрастающих в бассейне Енисея

Вид	%		A	H _о	H _с
	P ₉₅	P ₉₉			
<i>Pinus sylvestris</i>	64,3	71,4	2,00	0,254	0,244
<i>Pinus sibirica</i>	53,4	63,1	1,60	0,155	0,155
<i>Larix sibirica</i>	42,8	50,0	1,71	0,164	0,175
<i>Larix gmelinii</i>	50,9	78,4	2,00	0,092	0,125
<i>Picea obovata</i>	43,8	62,5	1,69	0,106	0,168

Примечание. P₉₅ - доля полиморфных локусов при 95%-м критерии полиморфности; P₉₉ - доля полиморфных локусов при 99%-м критерии полиморфности; A - среднее число аллелей на локус; H_о - средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_с - средняя ожидаемая гетерозиготность.

Забайкалье [14, 15], однако существенно ниже уровня, установленного в центральных и краевых популяциях этого вида из европейской части бывшего СССР [12].

Кедр сибирский. Исследования морфобиологической изменчивости проводились главным образом в южных горных районах бассейна Енисея, т. е. в оптимуме произрастания данного вида. В этих районах встречаются следующие экологические формы (экоотипы) кедра сибирского: f. *coronata* (Litw.) Kryl. - горный кедр; var. *humistrata* (Middend.) Litw. - высокогорная форма; f. *depressa* Kom. - полустелющаяся, бесплодная форма в высокогорьях, выше границы леса.

Популяции кедра в указанных районах представлены особями с генетически обусловленными разными ритмами формирования репродуктивных структур в многолетнем цикле. По этому признаку выделены три основные формы: неравномерно формирующие женские шишки (основная часть популяции); обладающие сравнительно равномерным семяношением; неравномерно семяносящие, но дающие высокие урожаи семян в неурожайные годы [16]. Описаны также формы кедра сибирского по ряду других признаков: по расположению хвои на побегах, по конфигурации и величине шишек, по типу апофиза; скоро- и позднеспелая фенологические формы [16-19]. Особый интерес представляет форма кедра с ускоренным развитием шишек, впервые обнаруженная в Западном Саяне [19].

Кариотип кедра сибирского (2n = 24) содержит 11 пар симметричных хромосом, к которым относятся I—XI пары, и одну пару слабо асимметричных хромосом — XII пара (рис. 2). Шесть пар симметричных хромосом имеют вторичные перетяжки, локализован-

ные в различных районах плеча; некоторые хромосомы содержат больше одной перетяжки. Вторичные перетяжки имеются на обоих плечах XII пары хромосом. Интерфазные ядра включают от 4 до 14 ядрышек. В разных популяциях варьируют суммарная длина диплоидного набора и число нуклеолярных районов; наибольшее значение этих признаков наблюдается в северных популяциях [20,21].

Исследования, проведенные в Западном Саяне, выявили достаточно высокий уровень внутривидовой генетической изменчивости кедра сибирского по генам, кодирующим ферменты [22, 23]. В среднем в каждой популяции изменчивость обнаруживают более 50% проанализированных структурных генов (53,4% при 95%-м и 63,1% при 99%-м критериях полиморфности), а каждое дерево гетерозиготно по 15,5% своих генов. Среднее число аллелей на локус на популяцию равно 1,6 (см. таблицу). Полученные оценки основных показателей генетической изменчивости оказались очень близкими к средним значениям, установленным на основании анализа



Рис. 2. Кариотип кедра сибирского из южных районов Красноярского края (2n = 24). Об. 90 х, ок. 10 х.

14 и более структурных генов у большого числа видов хвойных.

С помощью коэффициента генетической дистанции D по М. Ней [24], достаточно хорошо отражающего степень дивергенции популяций, была произведена количественная оценка степени генетических различий между пятью популяциями кедров сибирского, расположенными в предгорьях Западного Саяна. Значения D между сравниваемыми парами популяций, рассчитанные по частотам аллелей 19 структурных генов, варьировали от 0,0015 до 0,0068, составляя в среднем 0,0039 [20]. В большей степени различались между собой популяции кедров сибирского из горно-таежного пояса Западного Саяна. Генетическая дистанция между ними равнялась 0,014 [23]. Установленные величины генетической дистанции свидетельствуют о слабой межпопуляционной дифференциации кедров сибирского по частотам аллелей генов, кодирующих ферменты. Различия между популяциями наблюдаются в основном по аллельному составу и частотам редких аллелей.

Высокопродуктивные и уникальные по генетическим качествам насаждения кедров сибирского из области экологического оптимума относительно слабо затронуты воздействием антропогенных факторов. Изученные черновые низко- и среднегорные популяции кедров сибирского перспективны в селекционном плане. Наиболее ценные участки насаждений оформлены в генетические резерваты, общая площадь которых в Западном Саяне составляет 2556 га [25].

Анализ географических культур кедровых сосен, созданных в районах Красноярского края, показал, что у северной границы этого вида (Туруханский район) все инорайонные климатотипы адаптируются очень слабо. В южной горной части Красноярского края (Ермаковский район) кроме местного климатотипа хорошей адаптацией характеризовался кедр из Томской области. В этом же районе, оптимальном для произрастания кедров сибирского, отмечены хороший рост и устойчивость корейского кедров (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) из Хабаровского и Приморского краев [26]. Опыт выращивания кедров корейского в культуре позволяет рекомендовать его как декоративное дерево для массовой интродукции в южные районы Средней Сибири.

Лиственница. На территории бассейна Енисея произрастают два вида рода *Larix*: лиственница сибирская и лиственница даурская, или Гмелина, а также гибридный комплекс в зоне контакта ареалов указанных видов — лиственница Чекановского. Анализ структуры популяций по цвету молодых женских шишек показал некоторую видоспецифичность встречаемости красно- и зеленошишечных особей. В насаждениях сибирской лиственницы преобладают красношишечные особи, которые у границы с ареалом лиственницы Чекановского составляют свыше 90 %.

Для лиственницы Гмелина характерно значительно меньшее участие в составе популяций красношишечных особей, в то время как зеленошишечные деревья наблюдаются во всех популяциях. В некоторых районах, в частности в горах Путорана, по данным В. Б. Куваева [27], популяции *L. gmelinii* характеризуются преобладанием зеленошишечных деревьев. Дифференциация по окраске пыльников у лиственницы изучена очень слабо [28, 29]. Однако имеющиеся материалы показывают, что структура популяций по цвету пыльников в северных и южных районах различается. Возможно, что у лиственницы, как и у сосны, при продвижении на север в более холодные районы увеличивается встречаемость деревьев с розово-красными пыльниками.

Хромосомный набор лиственниц сибирской и Гмелина ($2n = 24$) содержит 6 пар метацентрических (I—VI пары) и 6 пар субметацентрических хромосом (VII—XII пары). Две пары метацентрических хромосом *L. sibirica* имеют вторичные перетяжки в дистальных районах. У *L. gmelinii*, кроме двух пар метацентриков, вторичная перетяжка есть на длинных плечах одной пары субметацентрических хромосом [30—31]. Окраска азотнокислым серебром выявляет дополнительные нуклеолярные локусы на длинном плече субметацентрической хромосомы лиственницы сибирской, а также в теломерных районах обоих видов лиственницы [32]. В интерфазных ядрах лиственницы сибирской имеется от 1 до 4 ядрышек (очень редко 5), лиственницы Гмелина — от 1 до 6.

У лиственницы Гмелина впервые для рода *Larix* найдена В-хромосома [33]. У лиственниц сибирской и Гмелина обнаружены мик-

соплоиды и хромосомные мутации типа кольцевых и полицентрических хромосом. Повышена частота встречаемости хромосомных аномалий в популяциях южной части ареала этих видов. Наибольшим кариологическим разнообразием характеризуется одна из популяций *L. gmelinii* из Южного Забайкалья. Впервые для хвойных у нее описана перичентрическая инверсия [33]. Лиственница Чекановского специфичного кариотипа не имеет. Поскольку она является гибридом, одни деревья имеют кариотип лиственницы сибирской, другие - лиственницы Гмелина [30]. На рис. 3 приведены кариотип лиственницы Гмелина и некоторые типы хромосомного разнообразия *L. sibirica* и *L. gmelinii*.

Изучение генетического разнообразия сибирской лиственницы в Приангарье показало, что произрастающая в этом районе лиственница обладает достаточно большим запасом генетической изменчивости. Изменчивость обнаруживается у 50 % проанализированных в популяции структурных генов, кодирующих ферменты, а каждое дерево в среднем гетерозиготно по 17,5% своих генов. Среднее число аллелей на локус составляет 1,71 [34]. Полученные значения основных параметров генетического разнообразия оказались более высокими, чем у сибирской лиственницы из европейской части России и Западной Сибири [35, 36]. В то же время они были достаточно близки к показателям, установленным для популяций этого вида из Восточной Сибири [37].

На основе анализа 17 генов, кодирующих аллозимное разнообразие 10 ферментов (GDH, IDH, G-6-PD, 6-PGD, SKDH, MDH,

ME, LAP, AAT, EST), получены данные о генетическом разнообразии, популяционной структуре и дифференциации популяций лиственницы Гмелина в Эвенкии. Установлено, что в среднем в каждой популяции лиственницы при 99%-м критерии полиморфности 78,4 % исследованных структурных генов являются полиморфными. Среднее число аллелей на локус составляет 2,00; эффективное число аллелей на локус - 1,18; средняя наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности соответственно 0,092 и 0,125. Полученные значения гетерозиготности значительно ниже, чем в изученных ранее популяциях этого вида из Восточной Сибири [37] и Хабаровского края [38].

Анализ генетической структуры и подразделенности популяций с помощью F-статистик Райта [39] показал, что во всех изученных популяциях лиственницы Гмелина из Эвенкии наблюдается дефицит гетерозиготных генотипов. Инбридинг отдельной особи относительно популяции (F^i) составляет в среднем 26,6%, относительно изученной группы популяций (F_{it}) - 27,8%. Более 98% выявленной изменчивости реализуется внутри популяций и только 1,66% (F_{st}) - между популяциями. Это свидетельствует о слабой генетической дифференциации популяций лиственницы Гмелина в Эвенкии. Генетическая дистанция между популяциями, рассчитанная по частотам аллелей 17 локусов по методу, предложенному М. Ней [24], варьирует от 0,0025 до 0,0042, составляя в среднем 0,0035. Согласно классификации К. В. Крутовского и др. [22], такая степень генетических различий обычно выявляется у выборки из одной популяции или у тесно связанных между собой географически близких популяций.

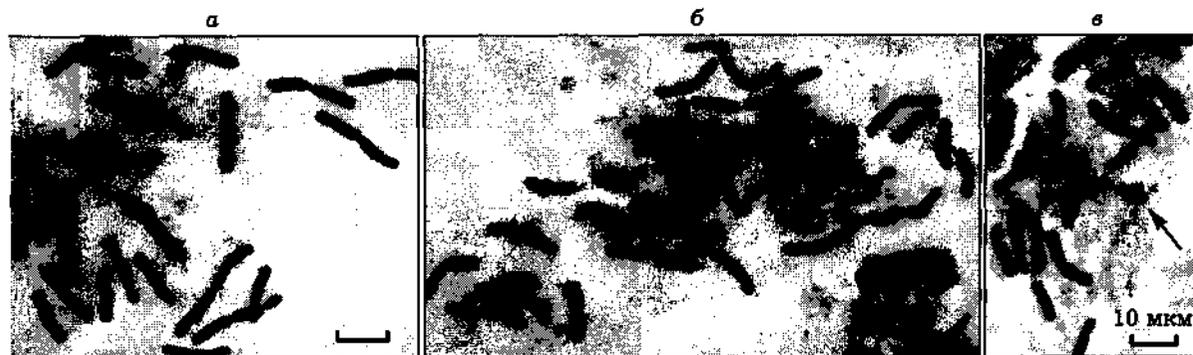


Рис. 3. Кариотип и хромосомное разнообразие лиственниц сибирской и Гмелина: а - нормальный кариотип лиственницы Гмелина ($2n = 24$); б - хромосомная пластинка лиственницы сибирской с тетраплоидным набором хромосом ($2n = 48$); в - ацентрическое кольцо (указана стрелкой) лиственницы сибирской. Об. 90x, ок. Юх.

Ель сибирская. Этот вид, хотя и не имеет широкого распространения на данной территории, характеризуется довольно высокой изменчивостью. Наиболее детальные исследования морфологической изменчивости ели сибирской в бассейне Енисея проведены Г. М. Говориным [40], который изучил структуру 15 популяций этого вида от Туруханска на севере до Балгазына (Тува) на юге. У ели сибирской в данном районе не наблюдается клинальной изменчивости размеров шишек, а в ряде популяций в северных районах средние размеры шишек заметно превышают эти показатели в южных популяциях. Такая необычная географическая изменчивость размеров шишек может объясняться тем, что данный вид произрастает в южных районах в более увлажненных и холодных местообитаниях, на бедных, часто заболоченных почвах.

Анализ структуры популяций по цвету молодых женских шишек показал, что почти половину из них составляет красношишечная форма. Зеленошишечная и переходная встречаются значительно реже. Отмечено некоторое возрастание доли красношишечной формы по мере продвижения с севера на юг. Интересно, что в популяциях ели европейской наблюдается обратная зависимость. По мнению Г. М. Говорина [40], такие различия могут объясняться разными путями эволюции этих видов. Выявлена высокая встречаемость деревьев с компактным типом ветвления и очень низкая — с плоскветвистым; редко встречаются ели гребенчатого и щетковидного типов ветвления.

Исследование структуры популяций ели по характеру коры показало, что в среднем

примерно половина деревьев — это особи с чешуйчатой корой, а другая половина представлена деревьями со слабо- и сильночешуйчатой корой. Гладкокорая форма в изученных популяциях сибирской ели не отмечена. На рассматриваемой территории у ели сибирской (как и у других видов ели) отмечены фенологические формы: рано- и позднезацветающая [41]. Эти формы различаются не только по датам отдельных фаз фенологии и роста в высоту, но и по продолжительности этого роста.

Хромосомный набор ели сибирской ($2n = 24$) содержит 10—11 пар метацентрических и 1—2 пары субметацентрических хромосом [21, 42]. К метацентрическим относятся I—VIII, X, XI пары, иногда IX пары хромосом, к субметацентрическим — XII и в большинстве случаев IX пары. Семь пар метацентрических и одна пара субметацентрических хромосом имеют вторичные перетяжки; некоторые хромосомы имеют больше одной перетяжки. В интерфазных ядрах наблюдается от 1 до 14 ядрышек. Окраска азотнокислым серебром выявила Ag-блоки не только в районах вторичных перетяжек, но и в теломерах [21]. Карриотип северной популяции из Туруханска характеризуется повышенным числом нуклеолярных районов и мутациями типа кольцевых и полицентрических хромосом.

В Красноярском крае у ели сибирской (впервые не только у этого вида, но и в целом у голосеменных) были обнаружены добавочные, так называемые В-хромосомы [43]. Наибольшая частота В-хромосом отмечается в центральных популяциях вида, а также в городских и интродуцированных популяциях



Рис. 4. Кариологическое разнообразие ели сибирской из Красноярского края: а — фрагмент; б — кариотип с одной добавочной хромосомой ($2n = 24 + 1B$); в — кариотип с двумя добавочными хромосомами ($2n = 24 + 2B$). Кольцевая и добавочные хромосомы указаны стрелками. Об. 90 х, ок. 10 х.

[42-44]. Имеющиеся в литературе данные и собственные исследования позволяют высказать предположение об адаптивной роли В-хромосом. На рис. 4 приведены кольцевые и добавочные хромосомы ели сибирской.

Использование изоферментов в качестве биохимических маркеров генов позволило получить количественные оценки уровня генетической изменчивости в двух популяциях ели сибирской, произрастающей в окрестностях г. Красноярск. Изученные популяции ели обнаруживают достаточно высокий уровень внутривидовой генетической изменчивости по генам, кодирующим ферменты. В среднем в исследованных популяциях в полиморфном состоянии находится 62,5% структурных генов. Среднее число аллелей на локус составляет 1,69, эффективное число аллелей на локус - 1,28. Средние значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности равны соответственно 0,106 и 0,168 [45]. В обеих популяциях отмечен незначительный дефицит гетерозиготных генотипов. Значения основных параметров генетической изменчивости для ели сибирской из Красноярского края были несколько ниже значений, установленных для популяций этого вида из районов Алтая, Казахстана, Южного Урала [46, 47].

Пихта сибирская. Пихта сибирская является наименее изученной с точки зрения внутривидового разнообразия среди других лесобразующих хвойных видов. Исследования структуры популяций пихты сибирской, проведенные в южно-таежных равнинных и горных районах Красноярского края, выявили формовое разнообразие этого вида по ряду морфологических признаков [48]. Например, по характеру коры выделены: гладко-, трещиновато- и чешуйчатокорая (еловидная) формы. Во всех изученных популяциях преобладают деревья гладкокорой формы (до 95%), некоторые популяции мономорфны по данному признаку.

По окраске коры во всех изученных популяциях выделены формы с темно-серой и серой корой. Чаще всего встречаются деревья с серой корой (до 76%), но их участие снижается с увеличением высоты над уровнем моря. В отличие от пихты кавказской, у сибирской пихты в районе исследований не выявлен полиморфизм по типу окончания хвоинок. У изученных деревьев окончания хвоинок вы-

емчатые, особи с цельнокрайними хвоинками не отмечены.

Генетический полиморфизм пихты сибирской не исследован. Хромосомный набор пихты сибирской ($2n = 24$) содержит 7 пар метацентрических (I—VII пары), 4 пары субметацентрических (VIII—XI пары) и одну пару интерцентрических хромосом (XII пара). Пять пар метацентрических и одна пара субметацентрических хромосом имеют вторичные перетяжки; в некоторых хромосомах наблюдается более одной перетяжки [49]. В интерфазных ядрах содержится от 1 до 8 ядрышек. Наибольшее число хромосом с вторичными перетяжками и самое высокое число хромосомных аномалий обнаружены у границ ареала. Примеры хромосомных аномалий даны на рис. 5.

Полученные материалы о биоразнообразии лесобразующих видов хвойных древесных растений в бассейне Енисея являются основой для составления базы данных по рассматриваемой проблеме с целью сохранения

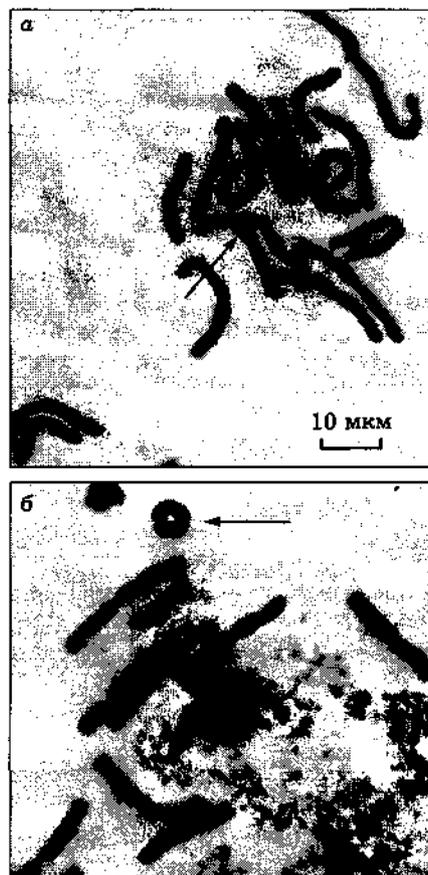


Рис. 5. Хромосомные аномалии (показаны стрелками) у пихты сибирской: а — надетое кольцо; б — кольцевая хромосома. Об. 90 х, ок. 10 х.

и рационального использования генофонда этих ценных видов.

Исследования поддержаны Интеграционными проектами СО РАН № 66 и 53, Красноярским краевым фондом науки, грант 11F0035С, Российским фондом фундаментальных исследований, грант 03-04-49719.

ЛИТЕРАТУРА

1. Средняя Сибирь, М., Наука, 1964.
2. Л. Ф. Правдин, Сосна обыкновенная, М., Наука, 1964.
3. А. И. Ирошников, Географические культуры и плантации хвойных в Сибири, Новосибирск, 1977, 4-110.
4. Н. А. Кузьмина, *Лесоведение*, 1985, 2, 40-46.
5. А. В. Сунцов, Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири, Красноярск, 1984, 124-132.
6. Н. А. Кузьмина, Селекция хвойных пород Сибири, Красноярск, 1978, 96-120.
7. А. И. Ирошников, Проблемы лесоведения Сибири, М., 1977, 98-124.
8. Н. А. Кузьмина, Изменчивость сосны обыкновенной в Нижнем Приангарье, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Красноярск, 1990, 15.
9. Е. Н. Муратова, А. В. Сунцов, Сосна обыкновенная в Южной Сибири, Красноярск, 1988, 37-74.
10. Е. Н. Муратова, Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири. Тез. докл. межрегион. науч. конф., Красноярск, 1995, 71-74.
11. А. В. Сунцов, *Изв. СО АН СССР, сер. биол.*, 1982, 3: 15, 55-58.
12. G. G. Goncharenko, A. E. Silin, V. E. Padutov, *Silvae Genet*, 1994, 43, 119-132.
13. Ю. А. Янбаев, З. Х. Шигапов, Р. М. Бахтиярова, Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений (Материалы Междунар. симп.), М., 1989, 118-120.
14. А. Я. Ларионова, Гомеостаз и окружающая среда (Материалы Всерос. симп. с междунар. участием), Красноярск, 1997, 48-50.
15. А. Я. Ларионова, *Генетика*, 2002, 38: 12, 1641-1647.
16. А. И. Ирошников, Кедровые леса Сибири, Новосибирск, 1985, 8-40.
17. Л. Ф. Правдин, Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири, М., 1963, 15-21.
18. А. И. Ирошников, Селекция древесных пород в Восточной Сибири, М., 1964, 44-57.
19. А. И. Ирошников, Изменчивость древесных растений Сибири, Красноярск, 1974, 77-103.
20. Е. Н. Муратова, *Цитология*, 1978, 20:8, 972-976.
21. Е. Н. Муратова, Кариосистематика семейства *Piceae* Lindl. Сибири и Дальнего Востока, Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, Новосибирск, 1995, 32.
22. К. В. Крутовский, Д. В. Политов, Ю. П. Алтухов и др., *Генетика*, 1989, 25: 11, 2009-2032.
23. А. Я. Ларионова, Н. В. Яхнева, А. Н. Кравченко, Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений (Материалы 4-й Междунар. науч. конф.), Красноярск, СибГТУ, 2001, 62-65.
24. M. Nei, *Amer. Natur.*, 1972, 106, 283-291.
25. Г. В. Кузнецова, Классификация и динамика лесов Дальнего Востока (Материалы Междунар. конф.), Владивосток, Дальнаука, 2001, 242-243.
26. Г. В. Кузнецова, Особенности роста и развития кедровых сосен на лесосеменных объектах Средней Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Красноярск, 2001, 25.
27. В. Б. Куваев, Высотное распределение растений в горах Путорана, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1980.
28. А. И. Ирошников, А. И. Федорова, Тез. докл. VI симпозиума "Биологические проблемы Севера", Якутск, 1974, вып. 5, 5-13.
29. A. P. Abaimov, J. A. Lesinski, O. Martinsson, L. I. Milyutin, Variability and Ecology of Siberian Larch Species, Reports of Swedish Univ. of Agricult. Sci., Department of Silviculture, 1998, N 43.
30. М. В. Круклис, Л. И. Милютин, Лиственница Чекановского, М., Наука, 1977.
31. Е. Н. Муратова, *Ботан. журн.*, 1991, 76: 11, 1586-1595.
32. Е. Н. Муратова, *Генетика*, 1994, 30: приложение, 105 (Материалы 1-го съезда ВОГиС).
33. Е. Н. Муратова, *Цитология и генетика*, 1994, 28: 4, 14-22.
34. Н. В. Яхнева, А. Я. Ларионова, Классификация и динамика лесов Дальнего Востока (Материалы Междунар. конф.), Владивосток, Дальнаука, 2001, 312-314.
35. А. В. Шурхал, А. В. Подогас, В. Л. Семериков, Л. А. Животовский, *Генетика*, 1989, 25: 10, 1899-1901.
36. В. Л. Семериков, А. В. Матвеев, *Генетика*, 1995, 31: 8, 1107-1113.
37. V. L. Semerikov, L. F. Semerikov, M. Lascoux, *Heredity*, 1999, 82, 193-204.
38. В. В. Потенко, П. Н. Разумов, *Лесоведение*, 1996, 5, 11-18.
39. R. P. Guries, F. T. Ledig, *Evolution*, 1982, 36, 387-402.
40. Г. М. Говорин, *Лесоведение*, 1992, 5, 56-59.
41. В. И. Терентьев, Л. И. Милютин, Ботанические исследования в Сибири, Красноярск, 2000, вып. 8, 113-116.
42. О. С. Владимирова, Добавочные хромосомы хвойных (на примере представителей рода *Picea* A. Dietr.), Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Красноярск, 2002, 23.
43. М. В. Круклис, Докл. АН СССР, 1971, 196: 5, 1213-1216.
44. Е. Н. Муратова, О. С. Владимирова, Т. В. Карпюк, Т. С. Седелникова, Лесная генетика и селекция на рубеже тысячелетий (Материалы науч.-практ. конф.), Воронеж, 2001, 126-140.
45. А. Я. Ларионова, *Генетика*, 1995, 31: 9, 1261-1267.

46. Г. Г. Гончаренко, В. В. Потенко, Там же, 1991, 27: 10, 79-92.
47. К. В. Krutovskii, F. Bergmann, *Heredity*, 1995, 74, 464-480.
48. Д. В. Кокорин, Ботанические исследования в Сибири, Красноярск, 2002, вып. 10, 136-141.
49. Е. Н. Муратова, М. В. Матвеева, *Экология*, 1996, 2, 96-103.

Biodiversity of Forest-Forming Tree Species in the Yenisei Basin

L. I. MILYUTIN, E. N. MURATOVA, A. Ya. LARIONOVA, N. A. KUZMINA,
G. V. KUZNETSOVA, O. S. VLADIMIROVA, N. V. YAKHNEVA, D. V. KOKORIN

The results of biodiversity researches of the basic forest-forming tree species (*Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*) in the Yenisei basin are presented. The data on variability of morphological, karyological and biochemical features and polymorphism of these species are reported. Investigation of biodiversity of these species is important for genetic-selection and forestry research. The data obtained will be involved in the works aimed at conservation and efficient use of the gene pool of these valuable forest-forming tree species.