

© Е.Н. МУРАТОВА

ДОБАВОЧНЫЕ ХРОМОСОМЫ У ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА
LARIX GMELINII (RUPR.) RUPR.

(Представлено академиком А.С. Исаевым 11IV1991)

Кариотипы растений обычно состоят из А-хромосом — постоянных хромосом основного набора. В то же время ряд видов включает в свой набор дополнительно к основным еще и В-хромосомы. Между этими двумя группами хромосом цитогенетическая гомология почти полностью отсутствует. Несмотря на то, что со времени открытия добавочных хромосом прошло много лет, вопросы, связанные с их происхождением и ролью в эволюции и адаптации организмов, остаются окончательно не решенными.

Известно, что В-хромосомы широко распространены как у беспозвоночных, так и у позвоночных животных; они имеются у печеночников, мхов и покрытосеменных растений [1, 2]. Среди голосеменных число видов, у которых уже найдены добавочные хромосомы, приближается к 15 [3], причем у многих из них В-хромосомы обнаружены в последние годы. Наибольшее число представителей с добавочными хромосомами обнаружено в роде *Picea* A. Dietr. (ель), у которого к настоящему времени описано 7 видов, имеющих В-хромосомы. У лиственницы (род *Larix* МШ) добавочные хромосомы до сих пор были не известны.

Род *Larix* включает около 20 видов, многие из которых имеют гибридное происхождение [4]. Лиственница, как и большинство других родов хвойных, характеризуется постоянным числом хромосом, составляющим $2n = 24$ в диплоидном наборе [3]. Морфология хромосом также сходна в пределах рода (хотя лиственница в этом отношении исследована недостаточно, особенно на внутривидовом уровне): кариотипы изученных видов *Larix* состоят из шести пар длинных метацентрических и шести пар коротких субметацентрических хромосом [5].

Целью настоящей работы является кариологическое изучение лиственницы Гмелина — *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., из семейства Pinaceae Lindl. Ареал данного вида охватывает Среднюю и Восточную Сибирь; за пределами СССР он встречается в Северной Монголии и в Сельго-Восточном Китае [4]. Исследованы две популяции лиственницы Гмелина. Одна из них расположена в Читинской области, в окрестностях пос. Карымское; другая — в Хэнтэйском аймаке МНР, северо-восточнее с. Баян-Ула. Кариологический анализ проводился на проростках семян по общепринятой методике цитологического изучения хвойных пород [6].

В результате исследований установлено, что кариотип лиственницы Гмелина сходен с кариотипами других видов рода *Larix*. В диплоидном наборе *L. gmelinii* содержится 24 хромосомы ($2n = 24$). Из них 6 пар длинных хромосом являются метацентрическими (длина 10,0—18,0 мкм, центромерный индекс 40,0—50,0%); 6 пар коротких хромосом — субметацентрическими (длина 6,5—11,0 мкм, центромерный индекс - 25,0-38,0%).

Две пары средних по размеру метацентрических хромосом имеют вторичные перетяжки в дистальной части плеча. Вторичная перетяжка наблюдается также на длинном плече одной из самых крупных субметацентрических хромосом. В интер-

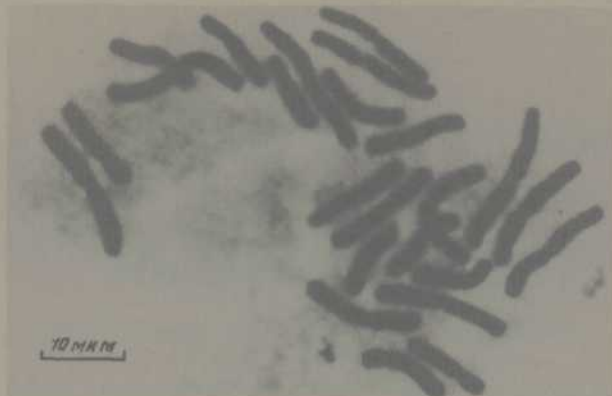


Рис. 1. Кариотип лиственницы Гмелина *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. без добавочной хромосомы. $2n = 24$

фазных ядрах *L. gmelinii* содержится от 1 до 6 ядрышек. Максимальное их число (6) положительно коррелирует с количеством вторичных перетяжек, постоянно выявляющихся на метафазных хромосомах (коэффициент корреляции $0,52 \pm 0,04$). Хромосомный набор лиственницы Гмелина представлен на рис. 1.

В образцах из МНР (популяция Баян-Ула) обнаружены структурные мутации типа кольцевых и полицентрических хромосом. Хромосомные перестройки у представителей рода *Larix* были найдены нами впервые [7] и уже описаны в кариотипах четырех видов: *L. sibirica* Ledeb., *L. sukaczewii* Dylis, *L. ochotensis* Kolesn., *L. gmelinii*. В результате исследования 24 растений лиственницы Гмелина из популяции Баян-Ула (МНР) добавочных хромосом не выявлено. При изучении семенного потомства *L. gmelinii* из второй популяции (пос. Карымское Читинской обл.) обнаружены В-хромосомы. У данного вида отмечена только одна добавочная хромосома в 2 из 30 проанализированных проростков семян. В-хромосомы хорошо отличаются от хромосом основного кариотипа (А-хромосом) меньшей величиной; их длина составляет примерно 35% от длины А-хромосом. По морфологии В-хромосомы являются мета- или слабо субметацентрическими и обнаруживаются во всех доступных для определения числа хромосом клетках. По этим признакам добавочная хромосома лиственницы сходна с В-хромосомой ели [8]. Кариотип *L. gmelinii* с добавочной хромосомой представлен на рис. 2 а—в.

Как уже отмечалось, ареал лиственницы Гмелина в СССР охватывает Среднюю и Восточную Сибирь. На северо-востоке произрастает другой близкородственный вид — *L. cajanderi* Maug [4], который является спорным и некоторыми ботаниками не признается. В результате цитологического изучения лиственниц Гмелина и Каяндера другими авторами В-хромосомы не обнаружены. Проведено [9] детальное кариологическое исследование *L. gmelinii* в некоторых районах Читинской области (юго-западная часть) и *L. cajanderi* в Центральной Якутии.

Не найдено В-хромосом при изучении мейоза у лиственницы даурской (в широком понимании данного вида, который включает *L. gmelinii* и *L. cajanderi*), произрастающей в Южной, Центральной и Северной Якутии [10]. Диплоидное число хромосом $2n = 24$ приведено также в [11] для лиственницы даурской на севере Амурской области, где, по всей вероятности, встречаются естественные гибриды *L. cajanderi* с другими видами дальневосточных лиственниц. Не обнаружили добавочных хромосом зарубежные исследователи [12, 13] и у *L. gmelinii* в Китае, а также у *L. gmelinii* var. *japonica* (= *L. kamtschatica* Carr.) и *L. gmelinii* var. *principis-ruppre-*

chitii (= *L. principis-rupprechtii* Mayr). Все это свидетельствует, с одной стороны, о редкой встречаемости В-хромосом в кариотипе лиственницы Гмелина, с другой — о необходимости более широкого исследования данного вида по всему его ареалу.

До настоящего времени нет единого мнения о механизмах образования В-хромосом растений. Наиболее распространена гипотеза возникновения добавочных хромосом в результате структурных перестроек из А-хромосом основного набора [2, 14]. Установлено, что В-хромосомы оказывают большое влияние на адаптацию и жизнеспособность организмов. Они поддерживают вариабельность популяций, увеличивают количество ДНК и продолжительность митотического цикла в клетке, изменяют рекомбинационную способность и многие другие процессы.

Изучение некоторых видов покрытосеменных растений позволило высказать предположение о связи между наличием добавочных хромосом и примитивностью содержащих их таксонов [15]. Хвойные в этом отношении изучены пока слабо. Если для них подобная точка зрения верна, то наибольшее число представителей с В-хромосомами будет наблюдаться у восточноазиатских видов. Тем не менее исследование *L. griffithiana* Carr., *L. principis-rupprechtii*, *L. potaninii* Batal. из Восточной Лзии не показало присутствия добавочных хромосом у этих видов [3, 13]. Однако нужно отметить, что род *Larix*, особенно его юго-восточные представители, на популяционном уровне практически не изучены, а у такого вида, как *L. mastersiana* Rend, et Wils., неизвестно даже число хромосом. Возможно, более детальное изучение видов лиственницы позволит выявить различные хромосомные отклонения, в том числе и добавочные хромосомы.

Автор благодарит Л.И. Милютину за обсуждение результатов исследования, А.И. Ирошникову — за предоставление семян лиственницы Гмелина, собранных в МНР, Н.И. Дворецкого — за сбор семян в Читинской области.

Институт леса и древесины, им. В.Н. Сукачева
Сибирского отделения Академии наук СССР
Красноярск

Поступило
22 IV 1991

ЛИТЕРАТУРА

1. Battaglia E. - Caryologia, 1964, vol. 17, № 1, p. 245-299.
2. Мошкович А.М. Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1979. 163 с.
3. Муратова Е.Н., Круклис М.В. Хромосомные числа голосеменных растений. Новосибирск: Наука, 1988. 117 с.
4. Бобров Е.Г. - Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с.
5. Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). Л.: Наука, 1986. 193 с.
6. Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В., Шершуква О.М. - Лесоведение, 1972, № 2, с. 67-75.
7. Муратова Е.Н., Чубукина Н.Е. - Цитология и генетика, 1985, т. 19, № 6, с. 419-425.
8. Круклис М.В. - ДАН, 1971, т. 196, № 5, с. 1213-1216.
9. Круклис М.В. В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974, с. 11-19.
10. Карпель Б.А., Медведева Н.С. Плодоношение лиственницы даурской в Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 119 с.
11. Гурзенков Н.Н. В кн.: Комаровские чтения. Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, 1973, вып. 20, с. 47-62.
12. OM D., Khoshoo T.N. - Plant Systemat. and Evol., 1986, vol.153, №1-2, p. 119-132.
13. Hizume M. - Mem. faculty of education Ehime Univ., ser. III, Natural Sci., 1988, vol 8, № 2, p. 1-108.
14. Брока М.В. В кн.: Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига: Зинатне, 1990, с. 105-118.
15. Miintzing A. In: Proc. X Intern. Congr. Genet., 1958, vol 1, p. 453-467.