

УДК 576.312.35/37 : 582.475.2

© Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова, А. В. Пименов, С. П. Ефремов

**КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БОЛОТНЫХ
И СУХОДОЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *PICEA OBOVATA*
В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**T. S. SEDELNIKOVA, E. N. MURATOVA, A. V. PIMENOV, S. P. EFREMOV.
KARYOLOGICAL FEATURES OF BOG AND DRY VALLEY POPULATIONS
OF *PICEA OBOVATA* IN WEST SIBERIA

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила 17.04.2002

Окончательный вариант получен 22.10.2003

Кариотип *Picea obovata* (ели сибирской) в Западной Сибири характеризуется диплоидным числом хромосом, равным 24 ($2n = 2x = 24$). В популяциях данного вида, растущих на болоте, согре и суходоле, с различной частотой отмечаются изменения числа хромосом (миксоплоидия), а также появление В-хромосом. В исследованных популяциях ели индивидуально идентифицируются 4 пары хромосом — IX, X, XI и XII (из них IX и XII — субметацентрики, X и XI — метацентрики). Метацентрические хромосомы I—VIII пар образуют единую группу со сходными морфометрическими параметрами. Выявлен полиморфизм хромосом по числу и особенностям локализации вторичных перетяжек, максимальным числом и наиболее диффузным распределением которых характеризуются кариотипы ели с болота и согры. В кариотипе ели с болота впервые для вида выявлены хромосомы с 4 вторичными перетяжками. Среднее число ядрышек на ядро в популяции ели с болота выше, чем в согре и на суходоле. Во всех популяциях ели обнаружены структурные мутации, а также митотические нарушения.

Ключевые слова: *Picea obovata*, ель сибирская, кариотип, В-хромосомы, вторичные перетяжки, ядрышки, структурные перестройки хромосом.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) произрастает на обширной территории Евразии — от Скандинавского п-ова до Охотского моря. В северо-западной части ареала ель сибирская образует зону интрогрессивной гибридизации с елью европейской (*Picea abies* (L.) Karst). Изучение географической изменчивости различных по происхождению популяций данных видов елей, включающих переходные формы, выявило, что они характеризуются трансгрессивностью морфо-физиологических и генетических признаков (Правдин, 1975; Мамаев, Попов, 1989; Пальцев, 1989; Янбаев и др., 1997; Путенихин, Кармышева, 1999; Попов, 1999). Это затрудняет дифференциацию и классификацию елей сибирской и европейской, которые рассматриваются и как самостоятельные оформившиеся виды (Правдин, 1975; Бобров, 1978), и как отдельные интерградирующие популяционные системы в ранге единого политипического вида (Попов, 1999).

Как правило, при решении вопросов систематики, эволюции и дивергенции таксонов учитываются такие важные видовые характеристики, как число хромосом, их параметры и другие особенности кариотипа (Гриф, 1998). Карииологические исследования популяций елей европейской и сибирской проводились в Литве и в России — Карелии, Республике Коми, на Среднем и Южном Урале, Алтае, а также в Якутии и Средней Сибири (Круклис, 1971; Правдин, Шершукова, 1971; Габри-

лавичюс, 1972; Terasmaa, 1972; Скупченко, 1975; Pravdin et al., 1976; Медведева, Муратова, 1987; Herzog, 1987; Фарукшина и др., 1997; Владимирова, 2002).

Однако данные по внутри- и межпопуляционной изменчивости параметров хромосом сибирских популяций *P. obovata* являются неполными, поскольку этот вид кариологически совершенно не изучен в Западно-Сибирском регионе. Территория Западно-Сибирской низменности занята преимущественно лесоболотными экосистемами. Цель настоящей работы — сравнительное кариологическое изучение популяций ели сибирской, произрастающих в болотных (экстремальных) и суходольных условиях Западной Сибири.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили семена ели сибирской, собранные на территории Тимирязевского лесхоза Томской обл. Сбор семян осуществлялся на глубоководном (5.5—6.8 м) низинном болотном массиве, пересекаемом долиной и руслом р. Жуковки: с 9 деревьев на слабо дренированном правом береговом склоне болота в ельнике травяно-мшистом и с 38 деревьев в левобережной прирусловой зоне в кедрово-еловой согре осоково-разнотравно-мшистой. В качестве контроля были собраны семена с 18 деревьев в ельнике разнотравно-осочковом на прилегающем к болотному массиву суходоле.

Объекты исследования расположены в едином лесоболотном комплексе по градиенту проточности. В силу резко выраженных уклонов поверхности наибольшая проточность вод и, следовательно, лучшие условия аэрации формируются в прирусловой зоне, т. е. в кедрово-еловой согре. В то же время удаленные от реки участки (ельник травяно-мшистый) подвержены более слабой гидрологической разгрузке из-за меньших уклонов поверхности, в результате чего здесь сильнее выражены застойные явления и анаэробнозис в корненасыщенных слоях торфяной почвы.

Кариологический анализ проводился по общепринятой методике (Правдин и др., 1972). Проростки длиной около 1 см обрабатывали 1 %-м раствором колхицина в течение 4—6 ч, фиксировали спиртово-уксусной смесью (3 : 1) и окрашивали ацетогематоксилином. Давленные препараты, приготовленные стандартным способом, просматривали под микроскопом МБИ-6. Число изученных корневых меристем и клеток приведено в табл. 1. Для измерения фотографировали метафаз-

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость хромосомных нарушений в популяциях ели сибирской из различных условий произрастания

Показатели	Болото	Согра	Суходол
Число изученных корневых меристем, шт.	163	82	125
Число корневых меристем с 1 добавочной хромосомой (2п = 24 + 1В), шт./%	2/1.2	4/4.9	4/3.2
Число корневых меристем с 2 добавочными хромосомами (2п = 24 + 2В), шт./%	1/0.6	—	—
Число изученных клеток, шт., метафазы/ана-телофазы	356/—	334/95	146/76
Число тригаюидных клеток (2п = 36), шт./%	1/0.3	—	—
Число тетраплоидных клеток (2п = 48), шт./%	2/0.6	1/0.3	2/1.4
Число анеуплоидных клеток (2п = 22, 2п = 25), шт./%	4/1.1	—	—
Число клеток с хромосомными абберациями, шт./%	13/3.6	1/0.3	3/2.1
Число клеток с ана- телофазными нарушениями, шт./%	—	16/16.8	5/6.6

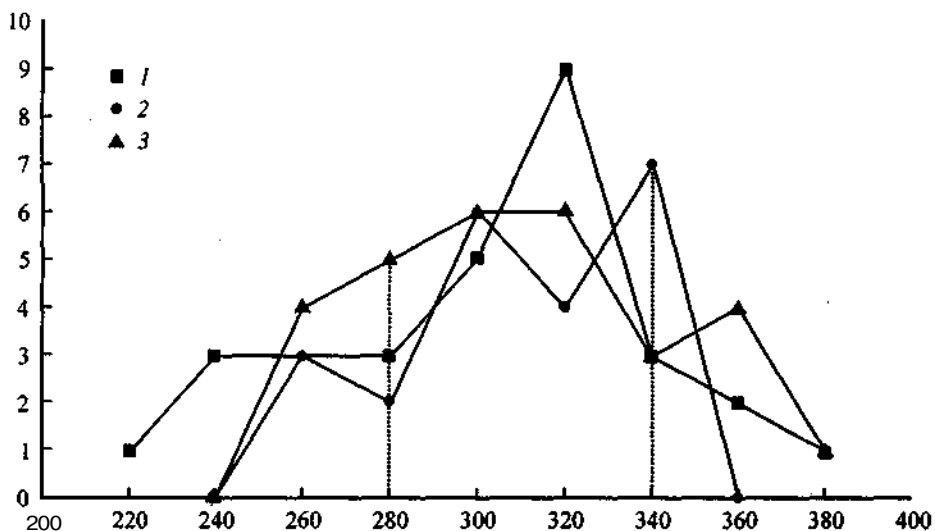


Рис. 1. Изменчивость суммарной длины хромосомного набора ели сибирской.

/ — согра, 2 — суходол, 3 — болото. Пунктирной линией обозначен интервал, в котором отбирались метафазные пластинки для статистического анализа. По оси абсцисс — суммарная длина диплоидного набора, мкм; по оси ординат — частота встречаемости.

ные пластинки с полным набором и хорошим разбросом хромосом (29 метафазных пластинок из образцов с болота, 30 — с согры и 22 — с суходола). На микрофотографиях измеряли абсолютную длину хромосом (L'' , мкм), определяли относительную длину (L^r , %), центромерный индекс (I^c , %), локализацию вторичных перетяжек (sc , %). Классификацию типов хромосом производили согласно рекомендациям В. Г. Грифа и Н. Д. Агаповой (1986).

Выборка пластинок для статистического анализа хромосомных параметров, построения поликариограмм и идиограмм проводилась по модальному классу в соответствии со значениями общей длины хромосомных наборов (SL^* , мкм), укладываемых в интервале спирализации $x \pm 1st$. Этот интервал, оказавшийся одинаковым для 3 изученных популяций ($ZL^a = 280-340$ мкм), включает 19 пластинок из образцов с болота, 19 — с согры и 15 — с суходола (рис. 1).

Ядрышки окрашивали 50%-м раствором азотнокислого серебра в течение 4—6 ч при температуре 60 °С. Число ядрышек подсчитывали в 532 интерфазных ядрах ели с болота, в 402 — с согры и в 450 — с суходола. Условная площадь ядер и ядрышек определялась по весу их проекций. Хромосомные aberrации учитывали с помощью ана-телофазного и метафазного методов (Бочков и др., 1972).

Результаты и обсуждение

Кариотипы ели сибирской с болота, согры и суходола характеризуются диплоидным числом хромосом, равным 24 ($2n = 2x = 24$, рис. 2, а). В некоторых проростках наряду с диплоидными содержатся полиплоидные ($2n = 3x = 36$, $2n = 4x = 48$) клетки (табл. 1). В отдельных корневых меристемах 3 изученных популяций ели обнаружены добавочные или В-хромосомы, выявляющиеся в каждом хромосомном наборе (табл. 1). В корневых меристемах ели с болота имеются 1 или 2 добавочные хромосомы, в проростках ели с согры и суходола — только 1 В-хромосома. По од-



Рис. 2. Метафазные пластинки ели сибирской.

a — хромосомный набор ели сибирской с горы ($2n = 2x = 24$); *б* — полиплоидная клетка ели сибирской с болота ($2n = 4x = 48 + 1B$), добавочная хромосома типа *B* указана стрелкой; *в* — фрагмент метафазной пластинки ели сибирской с горы, добавочная хромосома типа *B*, указана стрелкой.

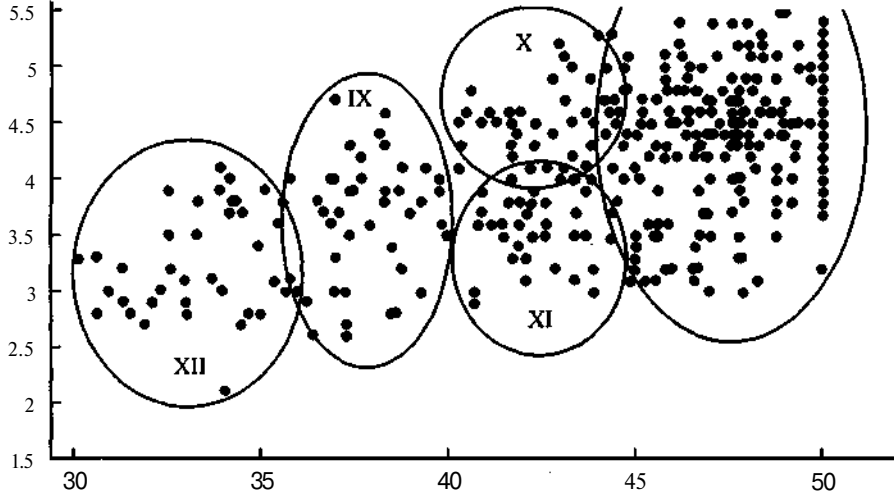


Рис. 3. Поликариограмма ели сибирской, произрастающей на болоте.

По оси абсцисс — центромерный индекс, %; по оси ординат — относительная длина хромосом, %.

ной добавочной хромосоме зарегистрировано в полиплоидных клетках ели с болота. При этом добавочные хромосомы в кариотипах ели с болота и согры относятся как к мета- (B_1), так и к субметацентрическому (B_2) типам. Хромосомные наборы ели с суходола содержат только B_1 -хромосомы. Отмечены хромосомные наборы ели сибирской, включающие добавочные хромосомы B_1 и B_2 -типов (рис. 2, б, в).

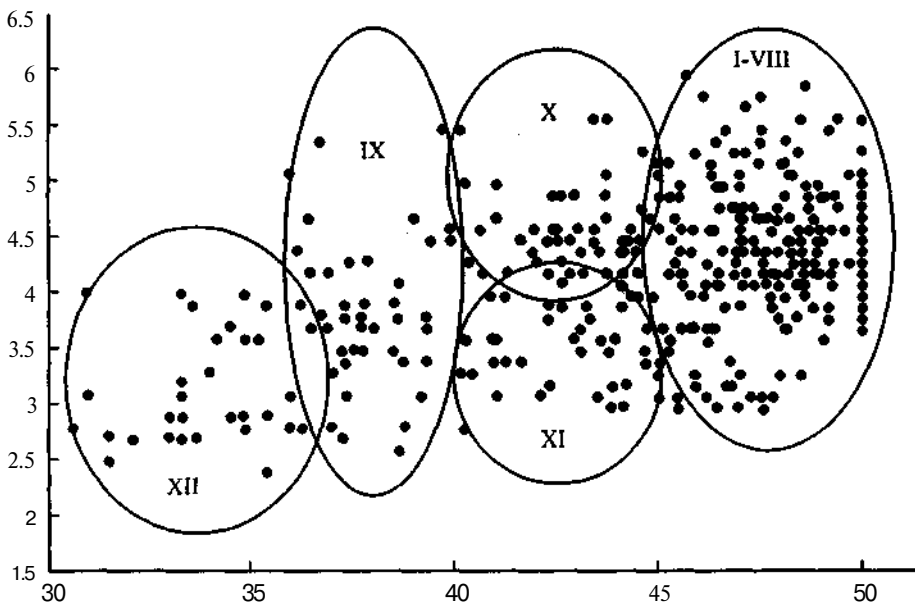


Рис. 4. Поликариограмма ели сибирской, произрастающей на согре.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

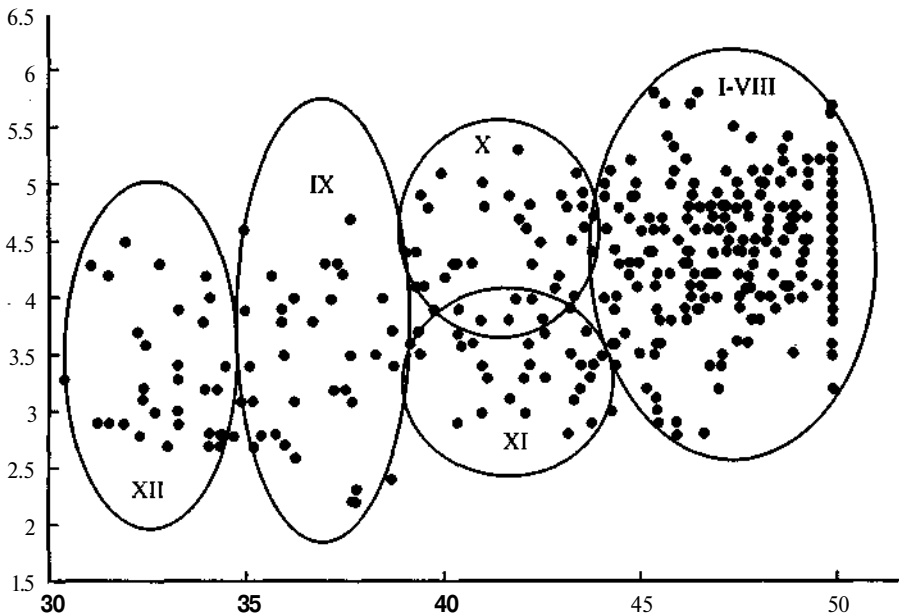


Рис. 5. Поликариограмма ели сибирской, произрастающей на суходоле.
Обозначения те же, что и на рис. 3.

При сравнении поликариограмм (рис. 3—5) в 3 изученных хромосомных наборах выявляется сходный характер распределения отдельных групп точек. Это позволяет индивидуально идентифицировать 2 пары субметацентриков (IX и XII), достоверно отличающихся между собой по длине и центромерному индексу. Кроме того, отдельно идентифицируются также X и XI пары метацентрических хромосом, не различающихся по центромерному индексу, но имеющих достоверные различия по относительной длине ($tr = 6.86, 10.29, 8.73$ для кариотипов ели соответственно болота, согры и суходола). Остальные 8 пар хромосом (I—VIII) образуют на поликариограммах более или менее равномерное скопление точек, отражающее внутри- и межпопуляционное сходство их параметров. Достоверно идентифицировать гомологи в этой группе хромосом не представляется возможным.

Изучены морфометрические параметры хромосом (табл. 2). Различия между 3 изученными популяциями по относительной длине и центромерному индексу I—VIII, X, XI и XII пар хромосом недостоверны. Только IX пара хромосом кариотипа ели с болота и согры имеет статистически достоверные отличия по относительной длине от IX пары хромосомного набора ели с суходола ($t_f = 3.44$ и $t_f = 2.37$ соответственно).

Анализ литературных данных показывает, что IX пара хромосом характеризуется наибольшей изменчивостью по сравнению с остальными хромосомами набора в популяциях елей сибирской и европейской. По своим параметрам она представляет собой мета- и субметацентрику и в определенной степени варьирует по длине (Круклис, 1971; Скупченко, 1975; Шершуква, 1978; Медведева, Муратова, 1987; Фарушкина и др., 1997). Интересно, что изменчивость параметров IX пары хромосом проявляется в популяциях ели, произрастающих хотя и в различных экологических условиях (болотные местообитания, суходол), но в пределах одного фи-

ТАБЛИЦА 2

Морфометрические параметры хромосом ели сибирской в различных условиях произрастания

Номера хромосом	Абсолютная длина		Относительная длина		Центромерный индекс		Локализация вторичных перетяжек	
	$x \pm T_x$, мкм	CV, %	$x \pm T_x$, %	CV, %	$x \pm T_x$, %	CV, %	$x \pm T_x$, %	CV, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Осушенное евтрофное болото								
I	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	28.6 ± 1.53 56.9 ± 2.20 44.8 ± 1.39 69.9 ± 1.04	17.7 12.8 9.9 4.5
II	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	32.9 ± 1.12	13.6
III	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	44.6 ± 0.87	6.7
IV	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	53.8 ± 0.55	5.0
V	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	61.9 ± 0.76	3.3
VI	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	78.6 ± 6.45	11.6
VII-VIII	14.5 ± 1.73	11.2	4.5 ± 0.56	11.1	46.8 ± 3.02	6.4	Перетяжек: нет	
IX	12.3 ± 1.12	8.9	3.9 ± 0.29	5.1	37.0 ± 3.44	9.2	53.5 ± 3.28	12.3
							27.0 единично	—
							56.8 »	—
X	11.5 ± 0.90	7.8	3.7 ± 0.34	8.1	44.6 ± 4.24	9.4	55.4 ± 1.36	7.0
XI	10.3 ± 1.03	9.7	3.3 ± 0.25	6.1	43.7 ± 3.21	7.3	54.5 единично	—
XII	9.2 ± 0.78	7.6	2.9 ± 0.26	6.9	34.3 ± 3.18	9.0	43.9 ± 3.22	16.4
							68.4 единично	—
Сорра								
I	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	35.5 ± 1.65 49.7 ± 2.58 64.5 ± 2.37	18.5 14.7 14.7
II	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	32.9 ± 1.43	16.3
III	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	45.7 ± 0.69	6.8
IV	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	53.1 ± 0.51	5.7
V	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	64.7 ± 0.86	4.6
vi	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	73.5 ± 0.97	4.0
VII-VIII	14.5 ± 1.73	11.7	4.5 ± 0.51	11.1	46.8 ± 2.74	5.8	Перетяжек нет	
ix	12.8 ± 1.24	9.4	3.9 ± 0.63	15.3	38.1 ± 3.16	8.1	49.1 ± 2.43	12.1
							35.3 единично	—
							60.0 »	—
X	11.8 ± 1.01	8.5	3.8 ± 0.38	7.9	43.3 ± 3.36	7.6	51.4 ± 2.37	15.3
XI	10.3 ± 0.80	7.8	3.2 ± 0.27	6.3	43.3 ± 3.87	8.8	Перетяжек нет	
XII	9.1 ± 0.95	9.9	2.9 ± 0.28	6.9	35.3 ± 3.86	10.8	48.6 единично	—
Суходол								
I	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	55.7 ± 2.81 40.5 ± 2.67 67.3 ± 2.92	10.1 14.7 10.6
II	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	35.0 ± 4.55	21.5
III	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	45.2 ± 1.19	7.5
IV	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	53.5 ± 0.70	4.9
V	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	61.6 ± 0.72	1.9
VI	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	73.3 ± 0.20	0.4
VII-VIII	14.6 ± 1.71	11.6	4.5 ± 0.44	8.8	47.3 ± 2.96	6.1	Перетяжек нет	
IX	13.5 ± 1.70	12.6	4.2 ± 0.53	11.9	36.8 ± 4.22	11.4	61.5 ± 5.37 32.2 ± 0.59 60.6 ± 6.10	15.3 12.2 14.2
X	11.7 ± 0.98	7.8	3.6 ± 0.26	5.6	43.2 ± 3.91	9.0	49.9 ± 6.61	26.5
XI	10.4 ± 0.97	8.7	3.2 ± 0.21	6.3	43.1 ± 4.09	9.3	Перетяжек нет	
XII	9.3 ± 1.15	11.8	2.9 ± 0.33	10.3	34.9 ± 1.18	3.2	48.0 ± 7.55	28.1

В качестве дополнительных маркеров при выделении отдельных пар хромосом использовались вторичные перетяжки (табл. 3). В хромосомном наборе ели с болота содержатся 32 вторичные перетяжки, согры и суходола — по 26 перетяжек как постоянного, так и нерегулярного характера. К нерегулярным были отнесены вторичные перетяжки, встречаемость которых не превышает 15 %.

Сравнительный анализ показывает, что расположение одних перетяжек сходно в 3 изученных хромосомных наборах, в то время как локализация других индивидуальна для каждого кариотипа. Так, I пара хромосом кариотипа ели с болота содержит 4 вторичные перетяжки, кариотипов ели с согры и суходола — по 3 перетяжки. Локализация этих перетяжек сходна, но в кариотипе ели с согры не выявляется перетяжка sc₂, а в кариотипе ели с суходола — перетяжка sci, характерные для кариотипа данного вида с болота (табл. 3). II—VI, а также X пары хромосом имеют близкую локализацию вторичных перетяжек во всех 3 наборах. У VII—VIII пар хромосом вторичных перетяжек не отмечено.

Различия по локализации вторичных перетяжек проявляются у IX пары хромосом, хотя встречаются они нерегулярно, за исключением постоянной перетяжки sc₂ в кариотипе ели с согры. В кариотипах ели с болота и согры локализация вторич-

ТАБЛИЦА 3
Характеристика вторичных перетяжек в хромосомах ели сибирской в различных условиях произрастания

Номер хромосом	Локализация вторичной перетяжки на плечах хромосомы, %				Частота встречаемости, %			
	sc1	sc2	sc3	sc4	sci	sc ₂	sc3	sc ₄
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Осушенное евтрофное болото								
I	28.6 ± 1.53 на длинном	56.9 ± 2.20 на длинном	44.8 ± 1.39 на коротком	69.9 ± 1.04 на коротком	37.9	37.9	34.5	31.0
II	32.9 ± 1.12 на длинном	—	—	—	55.2	—	—	—
III	44.6 ± 0.87 на длинном	—	—	—	41.4	—	—	—
IV	53.8 ± 0.55 на длинном	—	—	—	79.3	—	—	—
V	61.9 ± 0.76 на длинном	—	—	—	24.1	—	—	—
VI	78.6 ± 6.45 на длинном	—	—	—	6.9	—	—	—
VII— VIII IX	Перетяжек нет							
X	—	—	27.0 единично на коротком	56.8 единично на коротком	13.8	—	3.5	3.5
XI	—	—	55.4 ± 1.36 на коротком	—	—	—	27.6	—
XII	43.9 ± 3.22 на длинном	68.4 единично на длинном	—	—	17.2	3.5	—	—

И пара хромосом	Локализация вторичной перетяжки на плечах Хромосомы, %				Частота встречаемости, %			
	sci	sc2	sc3	sc4	«С1»	«С2»	«С3»	«m»
1	2	3	4	5	6	7	8	9

Согра								
I	35.5 ± 1.65 на длинном	—	49.7 ± 2.58 на коротком	64.5 ± 2.37 на коротком	53.3	53.3	26.7	—
II	32.9 ± 1.43 на длинном	—	—	—	46.7	—	—	—
III	45.7 ± 0.69 на длинном	—	—	—	66.7	—	—	—
IV	53.1 ± 0.51 на длинном	—	—	—	92.1	—	—	—
V	64.7 ± 0.86 на длинном	—	—	—	40.0	—	—	—
VI	73.5 ± 0.97 на длинном	—	—	—	30.0	—	—	—
VII— VIII IX	Перетяжек нет							
X	49.1 ± 2.43 на длинном	—	35.3 ± 10.25 на коротком	60.0 единично на коротком	20.0	—	6.7	33
XI	—	—	51.4 ± 2.37 короткое	—	—	—	37.9	—
XII	48.6 единично на длинном	—	—	—	4.6	—	—	—
Суходол								
I	—	55.7 ± 2.81 на длинном	40.5 ± 2.67 на коротком	67.3 ± 2.92 на коротком	—	13.6	22.7	27.2
II	35.0 ± 4.55 на длинном	—	—	—	13.6	—	—	—
III	45.2 ± 1.19 на длинном	—	—	—	36.3	—	—	—
IV	53.5 ± 0.70 на длинном	—	—	—	63.6	—	—	—
V	61.6 ± 0.72 на длинном	—	—	—	27.2	—	—	—
VI	73.3 ± 0.20 на длинном	—	—	—	9.1	—	—	—
VII— VIII IX	Перетяжек нет							
X	32.2 ± 0.59 на длинном	61.5 ± 5.37 на длинном	—	60.6 ± 6.10 на коротком	13.6	13.6	—	9.1
XI	—	—	49.9 ± 6.61 на коротком	—	—	—	18.2	—
XII	37.9 единично на длинном	—	—	—	9.1	—	—	—

...ифы хромосом сходная, в то врем* как кариотип ели с суходола имеет одре их расположение (табл. 3). Вероятно, особенности локализации вторичных перетяжек у DC пары хромосом в изученных кариотипах ели с болота, согры и суходола также свидетельствуют о ее повышенной изменчивости.

Единично выявляется вторичная перетяжка в медиальной зоне короткого плеча у XI пары хромосом в кариотипе ели с болота; в кариотипах ели с согры и суходола перетяжек у данной пары хромосом не обнаружено. XII пара хромосом кариотипа ели с болота содержит 2 вторичные перетяжки на длинном плече (из них постоянная расположена в медиальной зоне), кариотипов ели с согры и суходола — по одной, нерегулярного характера. Данные поликариограммного анализа и результаты изучения вторичных перетяжек позволили построить сравнительную идиограмму популяций ели сибирской с болота, согры и суходола (рис. 6). Постоянные вторичные перетяжки, обнаруженные в изученных кариотипах ели, обозначены пробелом, нерегулярные — штриховой линией.

Таким образом, дифференциация хромосомных наборов ели с болота, согры и суходола проявляется в различном количестве и особенностях локализации вторичных перетяжек. В наиболее пессимальных условиях произрастания на болоте в кариотипе ели сибирской содержится максимальное число вторичных перетяжек; впервые для вида выявлены хромосомы с 4 постоянными перетяжками. Предполагается, что наличие в хромосомах растений «смежных» перетяжек на одном плече и перетяжек на обоих плечах диагностирует структурные перестройки хромосомных районов, включающих ядрышкообразующие организаторы (ЯОР), или характеризует различную транскрипционную активность некоторых из ЯОР (Nicoloff et al., 1977; Буторина, 1989).

Известно, что нуклеолярный полиморфизм как проявление регуляторной функции генома получил широкое распространение у видов с кариотипом, стабильным по числу и основным морфологическим типам хромосом, к которым относятся и представители сем. *Pinaceae* (Муратова, 1983; Козубов, Муратова, 1986). Эволюционное значение этого явления для данной группы растений связано с особой ролью вторичных перетяжек в регулировании белкового метаболизма клеток, поскольку ядрышкообразующие районы хромосом являются зонами локализации генов рибосомной РНК. Так, методами гибридизации *in situ* (FISH) показано, что у различных видов елей в районах вторичных перетяжек локализованы гены 18S и 25–26S рРНК (Brown et al., 1993; Brown, Carlson, 1997). Как правило, в экстремальных условиях произрастания в хромосомах хвойных число вторичных перетяжек увеличивается. Так, в популяциях сосен (*Pinus sylvestris* L. и *P. sibirica* Du Tour), произрастающих на болотах Западной Сибири, число хромосом с вторичными перетяжками значительно выше, чем в суходольных популяциях этих видов (Седельникова и др., 2000, 2001).

Подробный анализ ядрышкообразующих хромосом *P. obovata* проведен для якутских, уральских и средне-сибирских популяций этого вида (Медведева, Муратов, 1987; Фарушкина и др., 1997; Владимирова, 2002); для *P. abies* такие сведения отсутствуют. Сравнение имеющихся в литературе данных с полученными нами результатами свидетельствует, что западно-сибирские популяция ели отличаются максимальным числом постоянных вторичных перетяжек на кариотип (включая хромосомы с 3 и 4 нуклеолярными районами), а также более диффузной зоной их локализации. Сходство уральских, якутских, средне- и западно-сибирских кариотипов ели проявляется в наличии вторичных перетяжек в идентифицируемых IX и X парах хромосом, а также в некоторых парах хромосом неидентифицируемой группы. Появление вторичной перетяжки в XII паре хромосом наблюда-

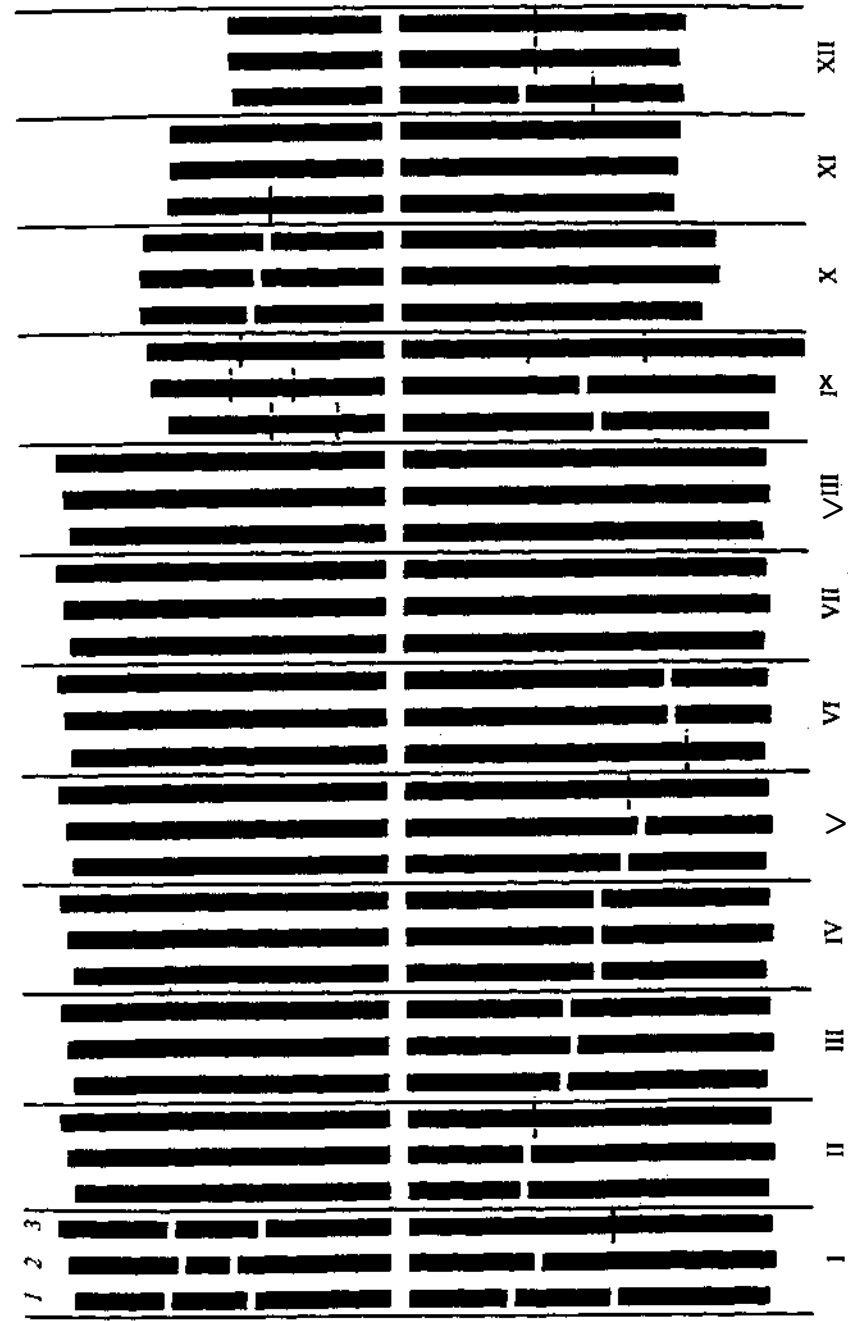


Рис. 6. Сравнительная идиограмма хромосом ели сибирской.

1 — болото, 2 — согра, 3 — суходол; 1—XII — номера хромосом; пробелами обозначены перетяжки с частотой встречаемости свыше 15%, пунктирной линией — непостоянные перетяжки.

ТАБЛИЦА 4

Частота встречаемости ядрышек и параметры ядер и ядрышек у ели сибирской в различных условиях произрастания

Место произрастания	Максимальное число ядрышек на ядро	Среднее число ядрышек ($X \pm t^*$)	Площадь ядра, $\mu\text{км}^2$	Площадь ядрышка, $\mu\text{км}^2$	Ядерно-ядрышковое отношение
Осушенное эвтрофное болото	16	6.9 ± 0.08	5.5 ± 0.24	0.9 ± 0.04	6.2 ± 0.11
Согра	10	5.7 ± 0.07	5.0 ± 0.19	0.8 ± 0.02	6.2 ± 0.09
Суходол	10	6.5 ± 0.07	5.2 ± 0.18	0.7 ± 0.02	7.0 ± 0.09

ется в уральской высокогорной и западно-сибирской болотной популяциях ели, что, вероятно, связано с их произрастанием в экстремальных условиях среды.

Для оценки функционирования ядрышкообразующей системы, связанной с особенностями адаптации растений, были определены число ядрышек в клетках, а также ядерно-ядрышковое отношение в популяциях ели с болота, согры и суходола (табл. 4). В интерфазных ядрах ели с болота зафиксировано наибольшее число ядрышек по сравнению с интерфазными ядрами других популяций ели. Среднее число ядрышек на ядро в популяции ели с болота также выше, чем в согре и на суходоле.

Дополнительным критерием активности ядрышковых организаторов является ядерно-ядрышковое отношение. Уменьшение этого показателя связано с возрастанием объема ядрышек в ядре и усилением интенсивности биосинтетических процессов в клетке (Шахбазов, Шестопалова, 1971). Данные по величине ядерно-ядрышковых отношений, а также по числу ядрышек позволяют предположить, что у ели на болоте в результате увеличения общего количества ядрышкового материала в ядре белковый метаболизм в клетках активизируется.

Во всех изученных популяциях ели обнаружены метафазные пластинки со структурными перестройками типа фрагментов, кольцевых и дицентрических хромосом. Наибольший процент перестроек, зафиксированный у ели с болота, вероятно, связан с адаптивной реакцией растений и более интенсивными микроэволюционными преобразованиями в данной популяции, произрастающей в экстремальных экологических условиях. При изучении митозов в популяции ели с согры, выявлены такие анафазные нарушения, как отстающие и забегающие хромосомы, мосты, фрагменты, неравномерное и хаотическое расхождение хромосом, в том числе, в полиплоидных клетках. В популяции ели с суходола зарегистрированы фрагменты в анафазе, остаточное ядрышко. Встречаемость хромосомных aberrаций и ана-телофазных нарушений представлена в табл. 1.

Предполагается, что уровень мутирования хромосом основного набора в различных систематических группах растений может быть связан с наличием добавочных хромосом (Назарова, 1990). Так, в средне-сибирских популяциях *P. obovata* встречаемость клеток с нарушениями в ана-телофазах увеличивается у форм с добавочными хромосомами (Владимилова, 2002). Наиболее распространена гипотеза происхождения В-хромосом из А-хромосом в результате структурных перестроек (Teoh, Rees, 1977; Агапова, Васильева, 1987; Брока, 1990).

Экспериментально установлено, что внутри- и межпопуляционная изменчивость числа и размеров хромосом основного набора, а также добавочных хромосом связана с изменением количества ДНК в геноме. Например, у ели серебристой (*P. glauca* (Moench) Voss) 1 В-хромосома увеличивает количество ДНК в клетке на 2.7 % (Teoh, Rees, 1977). Количество 4С ДНК, варьирующее от 34.2 до 120.5 пг, определе-

но для популяций ели европейской различного происхождения; данные о размере генома имеются только для 1 популяции ели сибирской — 25.9 пг (Miksche, 1971; Price et al., 1973; Dhillon, 1987). Вероятно, содержание ДНК в геноме ели сибирской может повышаться за счет присутствия В-хромосом (в различном количестве и концентрации) во многих популяциях этого вида, в то время как у ели европейской их не найдено (Муратова, 2000).

Предполагается, что размер генома у голосеменных, в том числе у различных видов елей, может быть связан с относительными параметрами роста и морфологией растений и климатическими факторами (Ohri, Khoshoo, 1986; Berlyn et al., 1993; Wakamiya et al., 1996; Murray, 1998). Это может иметь адаптивное значение и играть определенную роль в эволюции голосеменных (Муратова, Круклис, 1981). Предполагается, что таксоны с большим количеством ДНК на геном обладают более высокой интенсивностью видо- и формообразования (Гриф, 1998).

Выводы

1. Кариотип ели сибирской в Западно-Сибирском регионе характеризуется постоянным диплоидным числом хромосом, равным 24 ($2n = 2x = 24$). В популяциях данного вида с болота, согры и суходола с различной частотой отмечаются изменения числа хромосом (миксоплоидия), а также появление В-хромосом.

2. В исследованных популяциях ели индивидуально идентифицируются 4 пары хромосом — IX, X, XI и XII (из них IX и XII — субметацентрики, X и XI — метацентрики). Метацентрические хромосомы I—VIII пар образуют единую группу со сходными морфометрическими параметрами.

3. В изученных популяциях ели наблюдается полиморфизм хромосом по числу и особенностям локализации вторичных перетяжек. Максимальным числом вторичных перетяжек и наиболее диффузным их распределением на плечах хромосом характеризуются популяции ели с болота и согры, произрастающие в экстремальных условиях среды. В кариотипе ели с болота впервые для вида выявлены хромосомы с 4 вторичными перетяжками.

4. Данные по числу ядрышек, а также по величине ядерно-ядрышкового отношения позволяют сделать предположение о более интенсивных процессах белкового обмена в популяции ели с болота по сравнению с популяциями с согры и суходола.

5. Во всех изученных популяциях ели обнаружены структурные мутации типа фрагментов, кольцевых и дицентрических хромосом. Наибольший процент перестроек зафиксирован у ели с болота. Выявленные ана-телофазные нарушения представлены отстающими и забегающими хромосомами, мостами, фрагментами, неравномерным и хаотическим расхождением хромосом, остаточными ядрышками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агапова Н. Д., Васильева М. Г. Кариосистематика // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. 1987. Сер. ботаника. Т. 6: Современные методы систематики высших растений. Вып. 1. С. 96—137.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.
- Бочков Н. П., Демин Ю. С., Лучник Я. В. Классификация и методы учета хромосомных aberrаций в соматических клетках/Генотипка. 1972. Т. 8. № 5. С. 133—141.
- Брока А.: в В-хривооомный полиморфизм:» природных популяциях *Picea obovata* Зейдль f. Роз селекции и улучшения лесной ели. Лита, 1990. С. 105—117.

- Владимиров/а О. С. Кариологическая особенность ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. из разных мест произрастания / Цитология. 2002. Т. 44. № 7. С. 712—718.
- Габриеличюс Р. Б. Кариологическое исследование ели обыкновенной в Литовской ССР // Лесоведение. 1972. № 2. С. 76—78.
- Гриф В. Г. Количество ДНК на геном в биосистематике растений / Цитология. 1998. Т. 40. № 7. С. 690—705.
- Гриф В. Г., Агапова Н. Д. К методике описания кариотипов растений // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 550—553.
- Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор кариология). Л., 1986. 192 с.
- Круклис М. В. Кариологические особенности *Picea obovata* / Лесоведение. 1971. Xs 2. С. 75—84.
- Мамаев С. А., Попов П. П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М., 1989. 104 с.
- Медведева Н. С., Муратова Е. Н. Кариологическое исследование ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из Якутской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. Вып. 1. № 6. С. 15—21.
- Муратова Е. Н. Особенности ядрышкообразующих хромосом у представителей рода *Pinus* L. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1983. № 5. С. 700—712.
- Муратова Е. Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи соврем. биол. 2000. Т. 120. № 5. С. 452—465.
- Муратова Е. К., Круклис М. В. Содержание ДНК у голосеменных растений в связи с их эволюцией // Успехи соврем. биол. 1981. Т. 91. Вып. 1. С. 29—48.
- Назарова Э. А. Кариосистематика латуковых Южного Закавказья (триба *Lactuceae*, семейство *ASTERACEAE*): Автореф. дис.... д-ра биол. наук. Ереван, 1990. 40 с.
- Пальцев А. М. Форма семенной чешуи шишек географических экотипов ели разной продуктивности в Московской области // Лесоведение. 1989. № 2. С. 36—43.
- Попов П. П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск, 1999. 169 с.
- Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 176 с.
- Правдин Л. Ф., Шершукова О. П. Сравнительный кариологический анализ двух форм ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. f. *europaea* Turp. и *P. a.* f. *deflexa* Tuzc. f // Лесоведение. 1971. № 5. С. 81—85.
- Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика хромосомного изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67—75.
- Путенихин В. П., Кармышева Н. И. Интрогрессивная гибридизация ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. 1999. № 1. С. 44—53.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Кариологические особенности видов хвойных на болотах и суходолах Западной Сибири // Сиб. бот. журн. Krylovia. 2000. № 1. С. 73—80.
- Седельникова Т. С., Ефремов С. П., Муратова Е. Н. Особенности ядрышкообразующих хромосом и структурные перестройки в кариотипе болотных популяций сосны обыкновенной // Сиб. экол. журн. 2001. № 6. С. 689—695.
- Скупченко Н. А. Кариотип ели сибирской на севере Коми АССР // Лесоведение. 1975. № 2. С. 70—74.
- Фарукишина Г. Г., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. Кариотипическая изменчивость ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. 1997. № 2. С. 78—84.
- Шахбазов В. Г., Шестопалова Н. Г. Некоторые особенности ядрышек в клетках гибридного лука // ДАН СССР. 1971. Т. 196. № 5. С. 1207—1208.
- Шершукова О. П. Кариотип ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. популяции Алтая // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М., 1978. С. 82—86.
- Ямбаев Ю. А., Шишапов 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.
- Berlyn G. P., Royte G. Z., Anorua O. O. Cytophotometric differentiation of high elevation spruces: physiological and ecological implications // For. Abstr. stain technology. 1993. Vol. 54. N 1. P. 1—14.
- Brown G. R., Amarasinghe V., Kiss G., Carlson J. B. Preliminary karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in White spruce using fluorescence in situ hybridization // Genome. 1993. Vol. 36. N 2. P. 261—267.
- Brown G. R., Carlson J. E. Molecular cytogenetics of the genes encoding 18S-5.8S-26S rRNA and 5S rRNA in two species of spruce (*Picea*) // Theor. and Appl. Genet. 1997. Vol. 95. N 1—2. P. 1—9.
- Dhillon S. S. DNA in tree species // Cellin tissue culture in forestry. Dordrecht, 1987. P. 298—313.
- Herzog S. Investigations on chromosomes of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) // Silvae Genet. 1987. Vol. H. N 1. P. 42—44.
- Murray J. P. Introspecific chromosome differences in *Picea sitchensis* (Bong.) Mill. // Chromosome. 1971. Vol. 32. P. 343—352.
- Murray B. G. Nuclear DNA amounts in gymnosperms // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. Suppl. A. P. 3—15.
- Nicoloff N., Anastassova-Kristeva M., Kunzell G. Changes in nucleolar organizer activity due to segmental interchange between satellite chromosomes in barley // Biol. Zentrbl. 1977. Bd 96. S. 223—227.
- Ohri D., Khoshoo T. N. Genome size in gymnosperms // Plant Syst. Evol. 1986. Vol. 153. N 1—2. P. 119—132.
- Pravdin L. F., Abaturova G. A., Shershukova O. P. Karyological analysis of European and Siberian spruce and their hybrids in the USSR // Silvae Genet. 1976. Vol. 25. N 3/4. P. 89—95.
- Price H. J., Sparrow A. H., Nauman A. F. Evolutionary and developmental considerations of the variability of nuclear parameters in higher plants. I. Genome volume, interphase chromosome volume, and estimated DNA content of 236 gymnosperms // Brookhaven Symposia in Biology. 1973. Vol. 25. P. 390—421.
- Teoh S. B., Rees H. B-chromosomes in white spruce // Proc. Roy. Soc. London. 1977. Vol. 198. N 1133. P. 325—344.
- Terasmaa T. A comparative karyomorphological study of Estonian and Lapland provenances of *Picea abies* (L.) Karst. // Ann. Bot. Fenn. 1972. Vol. 9. N 2. P. 97—101.
- Wakamiya J., Price H. J., Messina M. G., Newton R. J. Pine genome diversity and water relations // J. Physiol. Plant. 1996. Vol. 96. P. 13—20.

SUMMARY

Karyotype of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) from West Siberia is characterized by a constant diploid complement of 24 chromosomes ($2n = 2x = 24$). Mixoploids and B-chromosomes occur with a different frequency in populations of the species from bog, sogra and dry valley. In the studied Siberian spruce populations four pairs of chromosomes, namely IX, X, XI and XII, were identified individually. Chromosomes of I—VIII pairs form a unified group with equal morphometric parameters. Chromosomal polymorphism of secondary constriction number and their location has been revealed. The spruce karyotypes from the bog and the sogra are characterized by the highest number and diffuse location of secondary constrictions chromosomes with four secondary constrictions were first found for the species in the karyotype of spruce from the bog. Number of nucleoli in interphase nuclei and nuclei: nucleoli ration is higher in spruce populations from the bog. Chromosomal aberrations and mitotic irregularities occurred in spruce populations from the bog, the sogra and the dry valley.