

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ

© О. В. Квитко, Е. Н. Муратова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск;
электронный адрес: kvitko@ksc.krasn.ru

Приведены данные о структуре кариотипа пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. из пяти популяций Средней Сибири. Хромосомный набор ($2n = 24$) содержит 7 пар метацентрических (I—VII), 4 пары субметацентрических (VIII и X—XII) и 1 пару интерцентрических (IX) хромосом. Морфометрические параметры выделенных групп хромосом в изученных популяциях имеют близкие значения. Коэффициенты вариации хромосомных показателей соответствуют очень низкому и низкому уровням изменчивости. Внутривидовой хромосомный полиморфизм у пихты сибирской связан главным образом с вариацией числа и особенностями локализации ядрышкообразующих районов хромосом. На территории с повышенной техногенной нагрузкой в семенном потомстве пихты сибирской наблюдался широкий спектр геномных мутаций типа миксоплоидии, обнаружен триплоидный проросток, а также выявлены отдельные случаи соматической редукции хромосом.

Ключевые слова: пихта сибирская, кариотип, вторичные перетяжки, ядрышки, миксоплоидия, полиплоидия, соматическая редукция хромосом.

Кариологические исследования являются составной частью изучения генетических ресурсов и необходимы для использования генофонда мирового разнообразия хвойных. К настоящему времени достаточно подробно изучена межпопуляционная кариотипическая изменчивость основных лесообразующих видов хвойных Сибири и Дальнего Востока, главным образом представителей родов *Pinus*, *Picea* и *Larix* (Муратова, 1995а; Муратова и др., 2005; Седельникова, 2008, и др.). Пихта сибирская, несмотря на широкое распространение и важную лесообразующую роль, в кариологическом отношении изучена слабо. Кариотип данного вида исследовался в двух популяциях из Казахстана (Бударагин, 1972, 1974), в трех популяциях из Восточной Сибири (Муратова, Матвеева, 1996), в болотной и суходольной популяциях из Западной Сибири (Седельникова, Пименов, 2005). Между тем для выявления межпопуляционной кариотипической изменчивости вида с таким обширным ареалом, как пихта сибирская, необходимо более подробное изучение структуры кариотипа в различных районах его естественного распространения, в том числе с экологически гетерогенными условиями среды.

Настоящая работа посвящена изучению внутривидового кариологического полиморфизма пихты сибирской в Средней Сибири. В исследование включены популяции, произрастающие в оптимальных и стрессовых условиях, а также усыхающее насаждение пихты из высокогорья Западного Саяна.

Материал и методика

Исследование кариотипа пихты сибирской проводили в южнотаежных районах Красноярского края: в равнинных темнохвойных лесах левобережья р. Енисей (Енисейское и Козульское лесничества), в горных лесах Восточного (территория заповедника «Столбы») и Западного (Ермаковское лесничество) Саяна. Равнинные популяции произрастают в относительно благоприятных экологических условиях. В заповеднике «Столбы» сбор материала проводили в долине р. Б. Сынжул — на территории, испытывающей влияние аэротехногенных выбросов г. Красноярск (Степень и др., 1996). Популяции из Западного Саяна расположены на разных высотах над уровнем моря на северном макросклоне Ойского хребта (табл. 1). Особый интерес представляет исследование семенного потомства усыхающих деревьев из высокогорной популяции (Третьякова, Бажина, 1994).

Для кариологического анализа использовали популяционные смеси семян. Проросшие семена предварительно обрабатывали 1%-ным водным раствором колхицина в течение 6 ч, после чего помещали в фиксатор (3 части 96%-ного этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты). Окрашивание производили 1%-ным ацетогематоксилином в течение 24 ч при комнатной температуре. Перед окрашиванием материал выдерживали в 4%-ном растворе железосамонийных квасцов в течение 10—15 мин. Цитологические исследования меристемной ткани кончиков корешков проросших семян проводили на временных давленных препаратах с помощью микроскопа МБИ-6. Для микрофотосъемки метафазных пластинок использовали цифровую камеру-окуляр DCM 130.

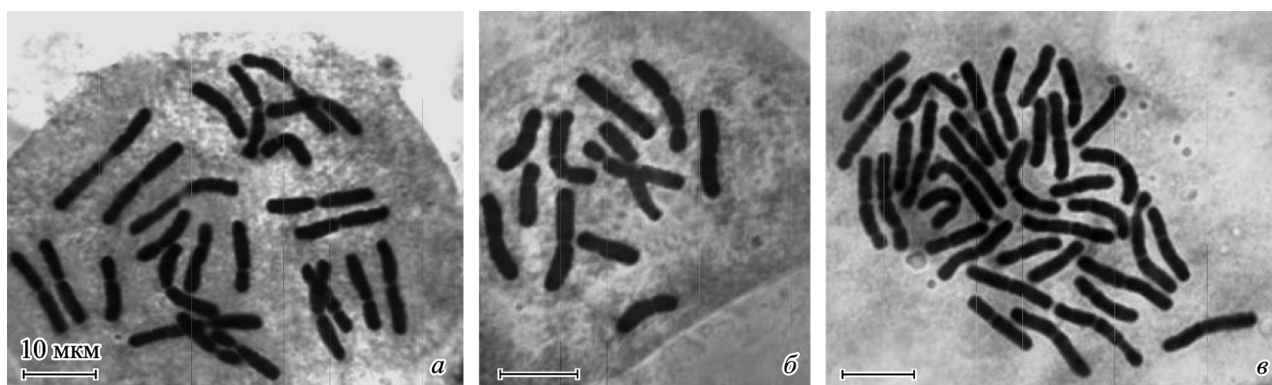


Рис. 1. Метафазные пластинки пихты сибирской.

а — $2n = 24$, б — $2n = 12$, в — $2n = 36$.

Исследовали 40—50 проросших семян из каждой популяции, определяли число хромосом в 300—700 метафазных пластинках. Для морфометрического анализа отбирали 40—50 метафазных пластинок с хорошим разбором хромосом. Характеристику кариотипа проводили по следующим признакам: соматическое число хромосом ($2n$); абсолютная длина хромосом (L^a , мкм); относительная длина хромосом (L^r , % — отношение абсолютной длины хромосомы к суммарной длине набора); центромерный индекс (I^c , % — отношение абсолютной длины короткого плеча к длине всей хромосомы); локализация вторичной перетяжки (sc , % — отношение расстояния от центромеры до перетяжки к общей длине плеча). Для сравнения морфометрических показателей выделенных групп хромосом использовали t -критерий Стьюдента (Лакин, 1990).

Окрашивание материала для анализа ядрышек в интерфазных ядрах проводили 50%-ным раствором азотнокислого серебра ($AgNO_3$) в течение 5—6 ч при 60 °С (Муратова, 1995б). После этого проростки промывали водой и готовили временные давленные препараты стандартным способом в капле 2%-ного ацетокармина. Для подсчета ядрышек анализировали не менее 1000 интерфазных ядер для каждой популяции.

Использованные реактивы: колхицин и кармин (Merck, Германия), гематоксилин (Sigma-Aldrich, Герма-

ния), хлоралгидрат (Sigma-Aldrich, Швейцария), азотно-кислое серебро (Уральский завод химреактивов, Россия), железоаммонийные квасцы (Мосреактив, Россия).

Результаты и обсуждение

Число хромосом. В диплоидном наборе пихты сибирской содержится 24 хромосомы (рис. 1, а). Проведенные исследования показали, что у данного вида часто встречается миксоплоидия (табл. 1). Миксоплоидные проростки наблюдали во всех изученных популяциях с частотой 9.1—14.3 %. Присутствие клеток разного уровня плоидности достаточно часто наблюдается у растений (Буторина, 1989; Кунах, 1995; Муратова, 1995а; Муратова и др., 2005; Седельникова, 2008). Одним из последствий клеточной полиплоидизации является увеличение уровня клеточного метаболизма. Поэтому миксоплоидию часто связывают с изменением и особенно с ухудшением условий произрастания растений, полагая, что таким образом выражается их адаптация к неблагоприятным факторам среды.

У проростков из популяций 1, 2, 4 и 5 наблюдали тетраплоидные ($2n = 48$) клетки, составляющие 0.4—1.8 % от общего числа исследованных метафаз. Анеуплоидные клетки с $2n = 25$ были отмечены единично (частота встре-

Таблица 1

Районы сбора материала и характеристика семенного потомства пихты сибирской в популяциях Средней Сибири

Номер популяции	Район сбора материала	Число изученных проростков, шт.	Число миксоплоидных проростков, шт. (%)	Число полиплоидных проростков, шт. (%)
1	Енисейское лесничество, окр. д. Плотбище (100 м над ур. м.)	55	5 (9.1)	—
2	Козульское лесничество, ст. Веселая (300 м над ур. м.)	53	7 (13.2)	—
3	Заповедник «Столбы», долина р. Б. Сынжул (440—480 м над ур. м.)	43	5 (11.6)	1 (2.3)
4	Ермаковское лесничество, окр. пос. Танзыбей (400 м над ур. м.)	42	6 (14.3)	—
5	Ермаковское лесничество, окр. метеостанции «Оленья речка» (1500 м над ур. м.)	37	4 (10.8)	—

Таблица 2

Средние значения морфометрических параметров хромосом пихты сибирской в популяциях Средней Сибири

Номер популяции	Номер хромосомы	L ^a , мкм		L ^r , %		I ^c , %	
		M ± m	CV, %	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
1	I—VII	17.3 ± 0.1	9.1	4.71 ± 0.02	8.3	47.4 ± 0.1	4.3
	VIII	13.8 ± 0.1	5.0	3.76 ± 0.03	4.5	36.0 ± 0.4	7.3
	IX	13.4 ± 0.2	7.6	3.64 ± 0.03	6.1	28.9 ± 0.2	5.6
	X—XII	11.8 ± 0.1	7.4	3.21 ± 0.02	6.5	34.0 ± 0.2	7.0
	Σ	355.3 ± 4.9	10.5				
2	I—VII	15.3 ± 0.1	10.1	4.69 ± 0.02	7.3	47.7 ± 0.1	3.8
	VIII	12.4 ± 0.1	7.2	3.80 ± 0.02	3.9	36.0 ± 0.4	7.5
	IX	11.7 ± 0.2	10.7	3.58 ± 0.04	6.8	29.7 ± 0.2	3.7
	X—XII	10.7 ± 0.1	8.5	3.28 ± 0.02	5.9	34.6 ± 0.2	6.6
	Σ	337.7 ± 5.4	10.9				
3	I—VII	15.3 ± 0.1	10.6	4.77 ± 0.03	10.0	47.5 ± 0.1	4.1
	VIII	12.2 ± 0.1	8.3	3.78 ± 0.03	5.5	36.7 ± 0.3	6.2
	IX	11.5 ± 0.2	8.8	3.57 ± 0.04	7.5	28.4 ± 0.2	4.9
	X—XII	10.3 ± 0.1	8.6	3.18 ± 0.02	6.9	34.7 ± 0.2	6.6
	Σ	320.1 ± 4.8	10.6				
4	I—VII	15.2 ± 0.1	10.0	4.70 ± 0.03	8.1	48.0 ± 0.1	3.4
	VIII	12.3 ± 0.1	6.1	3.79 ± 0.03	4.4	35.9 ± 0.4	6.1
	IX	11.8 ± 0.2	7.5	3.61 ± 0.04	5.3	29.0 ± 0.3	4.7
	X—XII	10.4 ± 0.1	6.9	3.23 ± 0.02	4.3	34.8 ± 0.2	6.2
	Σ	327.1 ± 7.9	16.1				
5	I—VII	16.0 ± 0.1	9.0	4.71 ± 0.02	7.7	47.5 ± 0.1	4.0
	VIII	13.1 ± 0.1	5.5	3.86 ± 0.02	4.0	36.9 ± 0.3	6.4
	IX	12.0 ± 0.1	6.2	3.56 ± 0.02	3.8	29.3 ± 0.1	3.1
	X—XII	10.9 ± 0.1	7.2	3.23 ± 0.02	6.2	34.9 ± 0.2	6.8
	Σ	337.2 ± 4.4	9.2				

Примечание. L^a — абсолютная длина хромосом, L^r — относительная длина хромосом, I^c — центромерный индекс, CV — коэффициент вариации, Σ — суммарная длина хромосомного набора.

чаемости 0.1—0.3 %) у проростков из популяций 1, 4 и 5. Наиболее широкий спектр геномных мутаций был отмечен в семенном потомстве пихты сибирской на территории заповедника «Столбы», испытывающей влияние техногенного загрязнения г. Красноярска. Здесь были отмечены метафазные пластинки, содержащие 12, 25, 27 и 40 хромосом.

Среди представителей сем. *Pinaceae* растения, содержащие гаплоидный ($2n = 1x = 12$) набор хромосом во всех или отдельных клетках, встречаются крайне редко. Ранее они были обнаружены в семенном потомстве *Picea abies* и *Pinus sylvestris* (Simak et al., 1968; Исаков и др., 1981). Наиболее вероятным механизмом образования таких клеток является соматическая конъюгация хромосом в митозе, сопровождающаяся выпадением репликации в отдельных клеточных циклах (Буторина и др., 1984). Случай соматической редукции хромосом у пихты сибирской был установлен впервые: два миксополиидных проростка из заповедника «Столбы» содержали единичные гаплоидные клетки (рис. 1, б). У первого сеянца обнаружена одна гаплоидная метафазная пластинка из 10 проанализированных, у второго — две из 13.

Кроме того, в этой же популяции был обнаружен триплоидный проросток с $2n = 3x = 36$ (рис. 1, в). Анализ его кариотипа выявил наличие трех гаплоидных хромосомных наборов, характерных для пихты сибирской: метафазные пластинки содержали 21 метацентрическую, 12 субметацентрических и 3 интерцентрические хромосомы. Вторичные перетяжки содержали 11 хромосом. Данное семя, вероятно, являлось автополиплоидом первого поколения и сформировалось при слиянии редуцированной и нередуцированной гамет. Известно, что у пихты сибирской в заповеднике «Столбы» в небольшом количестве (менее 1.0 %) образуются пыльцевые зерна с нередуцированным набором хромосом, и в год формирования исследуемого урожая семян они также были обнаружены (Бажина и др., 2007).

Структура кариотипа пихты сибирской. Суммарная длина хромосомного набора (ΣL^a) пихты в изученных популяциях варьирует от 231.6 до 461.1 мкм. Наибольшее среднее значение данного признака установлено в популяции 1, наименьшее — в популяции 3 (табл. 2). Можно предположить, что суммарная длина хромосомного набора увеличивается от южных широт к

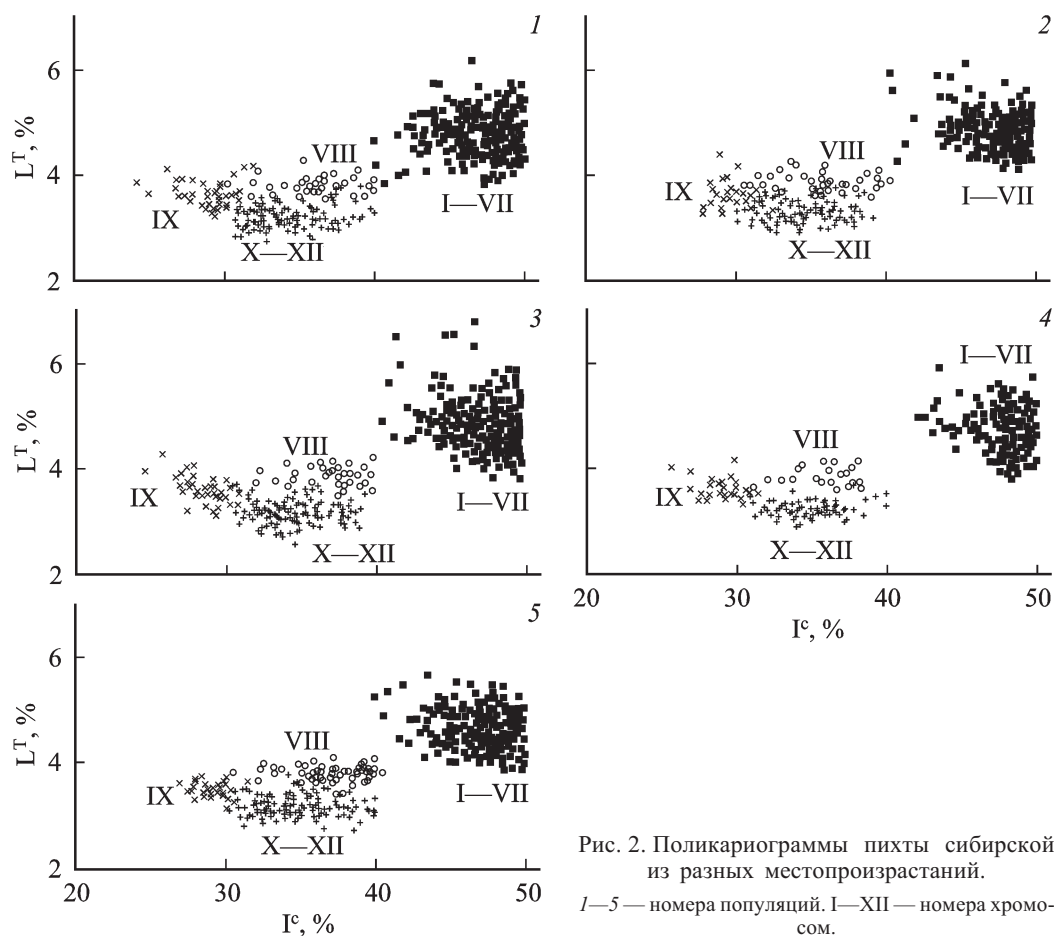


Рис. 2. Поликариограммы пихты сибирской из разных местопроизрастаний.

1—5 — номера популяций. I—XII — номера хромосом.

северным, а также в неблагоприятных условиях существования. Сравнение изученных популяций пихты по ΣL^a показало, что значение данного признака достоверно увеличивается от популяции 3 в северном направлении (табл. 2). Увеличение ΣL^a в популяциях 4 и 5, вероятно, обусловлено специфическими экологическими условиями горной местности. Популяции пихты, изученные другими авторами (Томская обл., Емельяновский р-н Красноярского края), расположены на близкой к заповеднику «Столбы» (популяция 3) широте, что обуславливает сходные значения ΣL^a их хромосомных наборов (Муратова, Матвеева, 1996; Седельникова, Пименов, 2005).

Отбор метафазных пластинок для построения поликариограмм проводили по суммарной длине хромосомного набора. Для каждой популяции использовали от 13 до 23 пластинок в узком интервале спирализации хромосом, диапазон варьирования ΣL^a которых составлял 50 мкм (рис. 2).

В кариотипе пихты сибирской длинные метацентрические хромосомы образуют одну группу со сходными морфометрическими параметрами (I—VII пары). Абсолютная длина хромосом I—VII пар варьирует от 11.5 до 23.0 мкм, относительная длина — от 3.8 до 6.1 %, центромерный индекс — от 40.0 до 50.0 %. Как правило, хромосомы VI—VII пар более короткие и симметричные по сравнению с хромосомами I—V пар, однако достоверно идентифицировать отдельные пары гомологов в данной группе не представляется возможным.

Хромосомы VIII—XII пар более короткие и неравноплечие. Согласно рекомендациям (Гриф, Агапова, 1986), хромосомы данной группы идентифицировали по значе-

нию центромерного индекса как интерцентрические (I^c от 20.1 до 30.0 %) и субметацентрические (I^c от 30.1 до 40.0 %). Выделена IX пара интерцентрических хромосом, остальные хромосомы (VIII и X—XII пары) являются субметацентриками (табл. 2). Различия между выделенными группами хромосом статистически достоверны во всех популяциях ($P < 0.001$).

Хромосомы пихты сибирской, как и многих других видов хвойных, характеризуются большим количеством вторичных перетяжек (Муратова, 1995а; Муратова, Матвеева, 1996; Седельникова, Пименов, 2005; Седельникова, 2008). Наименьшее число хромосом со вторичными перетяжками наблюдалось у проростков из высокогорной популяции 5 — от 3 до 8, в среднем 5.1 ± 0.2 хромосомы на метафазную пластинку. В равнинных популяциях 1 и 2 также наблюдалось не более 8 хромосом со вторичными перетяжками на пластинку, в среднем 5.4 ± 0.1 и 5.7 ± 0.2 хромосомы соответственно. От 3 до 10 нуклеолярных хромосом содержали пластинки пихты сибирской из низкогорных популяций 3 (в среднем 6.1 ± 0.3 хромосомы) и 4 (в среднем 6.4 ± 0.3 хромосомы). Как правило, на одной хромосоме наблюдали не более двух вторичных перетяжек, локализованных в разных районах хромосомных плеч.

С помощью морфометрического анализа были выявлены наиболее часто встречающиеся вторичные перетяжки и идентифицированы отдельные пары гомологичных хромосом (табл. 3). I и II пары метацентрических хромосом, как правило, содержат вторичную перетяжку в дистальном районе более длинного плеча. Хромосомы III пары в большинстве популяций характеризуются на-

Таблица 3

Характеристика распределения вторичных перетяжек в хромосомах у пихты сибирской

Номер хромосомы	Частота встречаемости вторичной перетяжки, %; локализация, %				
	1	2	3	4	5
I	37.2; 67.2 ± 1.4 — l	—	60.0; 70.7 ± 0.6 — l	65.8; 65.9 ± 0.9 — l	41.5; 67.6 ± 1.0 — l
II	90.2; 69.7 ± 0.4 — l	47.5; 72.0 ± 0.8 — l	—	80.5; 69.1 ± 0.5 — l	75.6; 67.5 ± 0.6 — l
III	72.5; 56.8 ± 0.5 — l	65.2; 58.9 ± 0.9 — l	95.6; 56.4 ± 0.8 — l	87.8; 56.5 ± 0.4 — l	85.4; 57.2 ± 0.4 — l
IV	27.4; 62.6 ± 2.6 — l 63.1 ± 2.6 — s	28.3; 61.0 ± 3.4 — l 68.2 ± 2.0 — s	28.9; 65.6 ± 2.4 — l 60.3 ± 2.5 — s	26.8; 68.0 ± 1.2 — l 60.2 ± 2.4 — s	12.2;
V	—	—	—	31.7; 40.0 ± 2.2 — l	—
VI	70.6; 68.8 ± 0.4 — l	100.0; 67.1 ± 0.6 — l	93.3; 69.8 ± 0.3 — l	80.5; 68.4 ± 0.5 — l	82.9; 69.3 ± 0.4 — l
VII	—	43.5; 63.1 ± 2.6 — l	—	—	—
VIII, IX	—	—	—	—	—
X	—	—	22.2; 48.9 ± 3.2 — l	29.3; 59.1 ± 2.8 — l	26.8; 55.6 ± 3.4 — l
XI, XII	—	—	—	—	—

Примечание. l — длинное плечо хромосомы, s — короткое; 1—5 — номера популяций.

личием постоянной вторичной перетяжки в медиальном районе. Для IV пары метацентриков характерно наличие двух вторичных перетяжек на разных плечах хромосомы. Частота встречаемости таких перетяжек достаточно низкая — 12.2—42.2 %, но наблюдаются они во всех популяциях. Еще одна постоянная вторичная перетяжка наблюдается в дистальном районе VI пары хромосомом.

В кариотипах пихты из некоторых популяций были выявлены хромосомы с дополнительными вторичными перетяжками (табл. 3). Так, в метафазных пластинках проростков из популяции 4 наблюдалась вторичная перетяжка в проксимальном районе длинного плеча V пары хромосом. В пластинках из популяции 2 VII пара хромосом имеет непостоянную вторичную перетяжку в дистальном районе плеча. Субметацентрические хромосомы со вторичными перетяжками наблюдали только у проростков из горных местопроизрастаний.

Вторичные перетяжки, как правило, являются ядрышкообразующими районами хромосом и местом локализации рибосомных локусов ДНК (Кикнадзе, 1972; Челидзе, 1985). Непосредственное участие в белковом метаболизме клетки определяют их важную адаптивную роль. Вполне вероятно, что изменчивость ядрышкообразующих районов связана с ответной реакцией кариотипа на воздействие условий окружающей среды. Отмечено, что у многих видов хвойных наиболее высокой частотой вторичных перетяжек характеризуются популяции, произрастающие в экстремальных условиях (Муратова, 1995а; Седелникова и др., 2000; Седелникова, 2008).

Среднее количество ядрышек в интерфазных ядрах сходно в большинстве изученных популяций пихты сибирской (рис. 3). Больше количество ядрышек содержали интерфазные ядра проростков из горных популяций, особенно выделялась популяция 4 (в среднем 5.50 ± 0.04

ядрышка на ядро). В остальных популяциях этот показатель был ниже и варьировал от 4.10 ± 0.04 до 4.50 ± 0.04 ядрышка на ядро. В проростках из популяции 3 интерфазные ядра содержали до 14 ядрышек, однако среднее их количество составило 4.20 ± 0.05 . Увеличение количества ядрышек наблюдалось у единичных проростков, однако сопровождалось значительным уменьшением их размеров. Возможно, в таких клетках происходило фракционирование исходных ядрышек на более мелкие вторичные ядрышки, что имеет место в некоторых случаях при высокой активности метаболических процессов (Кикнадзе, 1972; Челидзе, 1985). Значительно чаще наблюдали слияние ядрышек, образованных разными ядрышковыми организаторами, которое можно было наблюдать в прометафазе (рис. 3, б, в).

В результате исследований по средним значениям абсолютной длины и центромерного индекса с учетом выделенных на поликардиограмме групп хромосом и распределения вторичных перетяжек построена сравнительная идиограмма хромосом пихты сибирской (рис. 4).

Полученные данные в целом согласуются с результатами исследований кариотипа данного вида другими авторами (Бударагин, 1972, 1974; Муратова, Матвеева, 1996; Седелникова, Пименов, 2005), однако имеются и некоторые различия. Соотношение морфологических типов хромосом в наборе (7 пар длинных метацентрических и 5 пар коротких субмета- и интерцентрических хромосом) сходно во всех изученных популяциях. В кариотипе пихты сибирской из Казахстана нуклеолярными являются 3 пары хромосом (I, II и III пары в популяции из Рудного Алтая; II, III и IV пары в Джунгарском Алатау). Кариотипы пихты из Сибири содержат большее число нуклеолярных хромосом. Так, в кариотипе пихты из Томской обл. I—IV пары хромосом содержат по одной

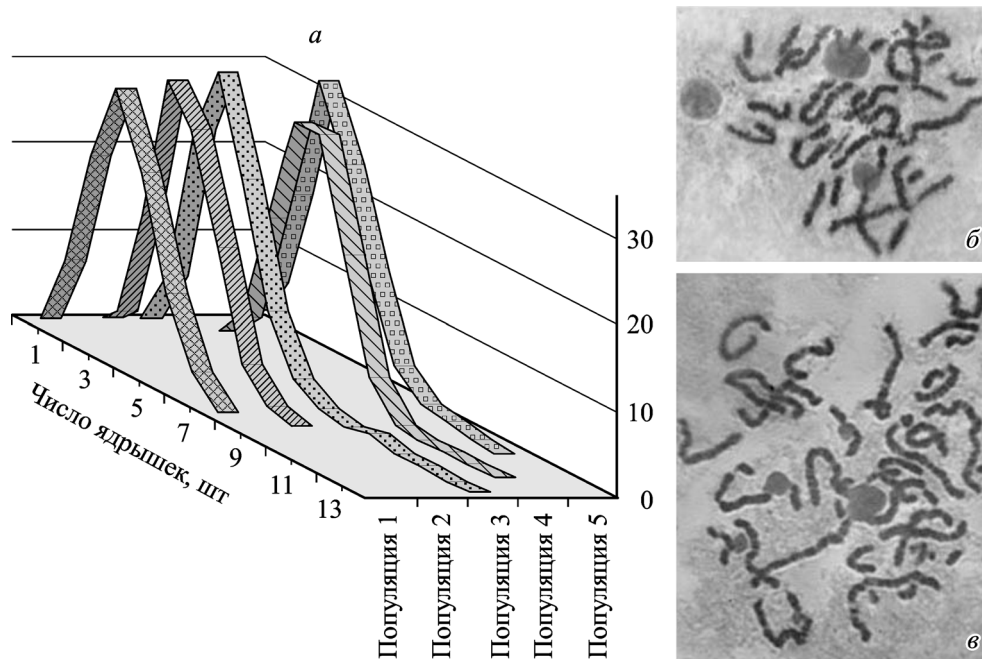


Рис. 3. Распределение ядрышек в интерфазных ядрах пихты сибирской из разных местопроизрастаний (а) и связь ядрышек с районами вторичных перетяжек хромосом (б, в).

вторичной перетяжке, на V паре наблюдали две перетяжки на разных плечах хромосомы (Седельникова, Пименов, 2005). В кариотипах пихты из Бурятии и Емельяновского р-на Красноярского края IV, V и VI хромосомы содержат одну вторичную перетяжку, III и VII — две перетяжки (Муратова, Матвеева, 1996). Кариотипы пихты из популяций Средней Сибири, включенных в настоящее исследование, также различались по числу и локализации ядрышкообразующих районов хромосом. Наиболее часто вторичные перетяжки наблюдали на I—IV и VI парах хромосом.

Хромосомы VIII—XII пар образуют одну группу со сходными морфометрическими параметрами в кариотипе пихты из Рудного Алтая (Бударагин, 1972). В других изу-

ченных популяциях (Джунгарский Алатау, Томская обл., Красноярский край, Бурятия) выделяются хромосомы VIII пары по абсолютной длине и соотношению плеч. Остальные субметацентрики слабо различаются по длине, но одна пара характеризуется меньшим значением центрального индекса (интерцентрические хромосомы). Разными авторами такие хромосомы выделялись как IX (Бударагин, 1974) или XII (Муратова, Матвеева, 1996; Седельникова, Пименов, 2005) пара. Проведенный нами детальный морфометрический анализ кариотипа пихты сибирской показал, что интерцентрические хромосомы, как правило, занимают промежуточное положение по длине между двумя группами субметацентриков, что позволяет выделить их как IX пару.

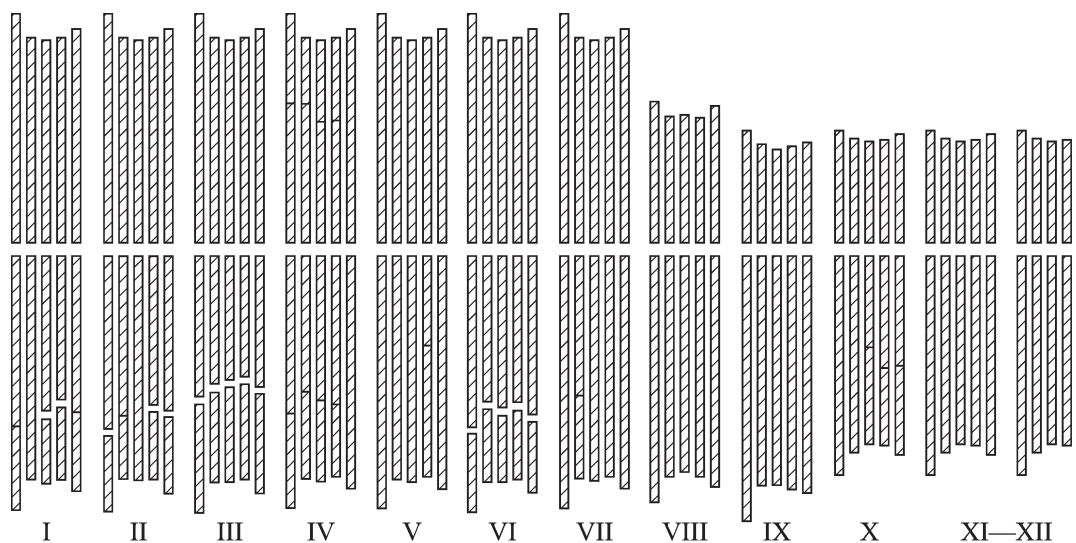


Рис. 4. Сравнительная идиограмма хромосом в 5 популяциях пихты сибирской из разных местопроизрастаний Средней Сибири. I—XII — номера хромосом. Черным показаны непостоянные вторичные перетяжки, отмеченные в 20—50 % метафазных пластинок; белым — постоянные вторичные перетяжки (с частотой встречаемости более 50 %).

Таким образом, кариологическое исследование пихты сибирской выявило низкий уровень кариологического полиморфизма данного вида, что согласуется с данными, полученными с помощью методов биохимической генетики (Экарт, 2006; Larionova et al., 2007). Внутривидовой хромосомный полиморфизм у пихты сибирской, как и у других видов хвойных, связан главным образом с вариацией числа и с особенностями локализации вторичных перетяжек. Нуклеолярный полиморфизм является одним из путей возникновения кариотипического разнообразия в популяциях и может служить дополнительным параметром для идентификации отдельных пар гомологов в пределах групп хромосом со сходной морфологией (Муратова, 1995а; Седельникова, 2008). В условиях техногенного загрязнения (заповедник «Столбы») у семенного потомства пихты сибирской наблюдается увеличение количества и расширение спектра геномных мутаций.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН к. б. н. Е. В. Бажиной и к. б. н. А. К. Экарту за помощь в сборе и частичное предоставление материала для исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-04-90001).

Список литературы

- Бажина Е. В., Квитко О. В., Муратова Е. Н. 2007. Мейоз при микроспорогенезе и жизнеспособность пыльцы у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в среднегорье Восточного Саяна. Лесоведение. 1 : 57—64.
- Бударрагин В. А. 1972. Кариотип пихты сибирской Казахского Алтая. Цитология. 14 (1) : 130—133.
- Бударрагин В. А. 1974. Кариотип пихты сибирской Джунгарского Алатау. В кн.: Леса и древесные породы Северного Казахстана. Л.: Наука. 81—84.
- Буторина А. К. 1989. Факторы эволюции кариотипов древесных. Успехи соврем. биол. 108 (3) : 342—357.
- Буторина А. К., Исаков Ю. Н., Мурая Л. С. 1984. Соматическая редукция хромосом у сосны обыкновенной. Цитология. 26 (7) : 852—855.
- Гриф В. Г., Аганова Н. Д. 1986. К методике описания кариотипов растений. Ботан. журн. 71 (4) : 550—553.
- Исаков Ю. Н., Буторина А. К., Мурая Л. С. 1981. Обнаружение спонтанных гаплоидов у сосны обыкновенной и перспективы их использования в лесной генетике и селекции. Генетика. 17 (4) : 701—707.
- Кикнадзе И. И. 1972. Функциональная организация хромосом. Л.: Наука. 211 с.
- Кунах В. А. 1995. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 2. Изменчивость в природе. Биополимеры и клетка. 11 (6) : 5—40.
- Лакин Г. Ф. 1990. Биометрия. Учебное пособие. М.: Высш. шк., 293 с.
- Муратова Е. Н. 1995а. Кариосистематика семейства *Pinaceae* Lindl. Сибири и Дальнего Востока: Автореф. докт. дис. Новосибирск. 32 с.
- Муратова Е. Н. 1995б. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных. Ботан. журн. 80 (2) : 82—86.
- Муратова Е. Н., Матвеева М. В. 1996. Кариологические особенности пихты сибирской в различных условиях произрастания. Экология. 2 : 96—102.
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С., Картюк Т. В., Владимирова О. С., Пименов А. В., Михеева Н. А., Бажина Е. В., Квитко О. В. 2005. Кариологические и цитогенетические исследования хвойных Сибири и Дальнего Востока. Сиб. экол. журн. 12 (4) : 573—583.
- Седельникова Т. С. 2008. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства *Pinaceae* Lindl. (репродуктивные и кариотипические особенности): Автореф. докт. дис. Томск. 36 с.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. 2000. Кариологические особенности видов хвойных на болотах и суходолах Западной Сибири. *Krylovia* (Сиб. ботан. журн.). 2 (1) : 73—80.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. 2005. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяции пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Изв. РАН. Сер. биол. 1 : 23—29.
- Степень Р. А., Коловский Р. А., Калачева Г. С. 1996. Влияние техногенных выбросов на состояние пригородных лесов Красноярска. Экология. 6 : 410—414.
- Третьякова И. Н., Бажина Е. В. 1994. Жизнеспособность пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири. Экология. 6 : 20—28.
- Челидзе П. В. 1985. Ультраструктура и функции ядрышка интерфазной клетки. Тбилиси: Мецниереба. 118 с.
- Экарт А. К. 2006. Эколого-генетический анализ популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.): Автореф. канд. дис. Красноярск. 18 с.
- Larionova A. Ya., Ekart A. K., Kravchenko A. V. 2007. Genetic diversity and population structure of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in Middle Siberia, Russia. *Eurasian J. Forest Res.* 10 : 165—192.
- Simak M., Gustafsson A., Ching K. 1968. Occurrence of a mosaic aneuploid in polyembryonic Norway spruce seed. *Stud. For. Suec.* 67 : 1—8.

Поступила 30 VI 2009

KARYOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *ABIES SIBIRICA* IN THE MIDDLE SIBERIA

O. V. Kvitko, E. N. Muratova

V. N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of RAS, Krasnoyarsk; e-mail: kvitko@ksc.krasn.ru

Data on *Abies sibirica* karyotype structure have been obtained in five populations of Middle Siberia. Chromosome set ($2n = 24$) consists of 7 pairs of metacentric (I—VII), 4 pairs of submetacentric (VIII, X—XII) and a pair of intercentric (IX) chromosomes. Morphometric parameters of chromosome groups are similar in the populations studied. Variation of *Abies sibirica* chromosome characteristics is low. Intraspecific chromosome polymorphism of *A. sibirica* is substantially connected with variation of the number of NOR-chromosome in the karyotype and with location of NOR in chromosome arms. Mixoploidy, somatic reduction of chromosomes, and a triploid seedling of *A. sibirica* have been registered on the territory with antropogenic press.

Key words: *Abies sibirica*, karyotype, second constrictions, nucleoli, mixoploidy, polyploidy, somatic reduction of chromosomes.