

хорологические и биологические предпосылки для формирования гибридных форм, их длительного существования в пределах смешанных популяций и стабилизации вследствие формирования клонов и клоновых популяций.

Исследование частично финансируется грантами РФФИ 10-04-00989-а и РФФИ урал 10-04-96012-р\_урал\_a.

#### Литература

1. *Беляев А.Ю., Вержбицкий И.Б.* Аллозимный полиморфизм в популяциях солодки в районе среднего течения реки Урал // Природные и городские экосистемы: Проблемы изучения разнообразия. Екатеринбург.— 2003.— С. 18–23.

2. *Беляев А.Ю., Васфилова Е.С.* Популяционный подход к оценке и сохранению биоразнообразия солодки в Урало-Сибирском регионе // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Улан-Удэ.— 2004.— С. 24–25.

3. *Зимницкая С.А.* Состояние репродуктивной системы популяций видов рода *Glycyrrhiza* L.(Fabaceae)/ Сибирский экологический журнал.— №4.— 2009.— С. 629–634.

4. *Мусаев И.Ф.* Ареаграфическая характеристика видов солодки // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1976.— С. 85–111.

5. *Пономарев А. Н.* Экология цветения и опыления злаков / Биол. науки. 1960.— С. 80–86.

#### Резюме

Проведено исследование системы размножения видов рода *Glycyrrhiza* L., произрастающих на Урале. Выявлены особенности функционирования системы опыления, которые лежат в основе межвидовой гибридизации, гейтеногамии и формирования смешанных и клоновых популяций.

Проведено дослідження системи розмноження видів ріді *Glycyrrhiza* L., які зростають на Уралі. Виявлено особливості функціонування системи запилення, які лежать в основі міжвидової гібридизації, гейтеногамії та формування змішаних, гібридних та клонових популяцій.

The reproductive systems of *Glycyrrhiza* species from Ural were investigated. It was shown that the notes of pollination system are base of geitonogamy and interspecies hybridization and formation of mixed, hybrid and clonal Ural populations.

#### КВИТКО О.В.

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН*

*Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, e-mail: kvitko@ksc.krasn.ru*

### ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Генетические ресурсы основных лесообразующих хвойных Сибири и Дальнего Востока изучены недостаточно (Ирошников, 1998; Милютин, 2006). Кариологические и цитогенетические исследования являются составной частью изучения генетических ресурсов и необходимы для использования генофонда мирового разнообразия хвойных. Оценка уровня хромосомных aberrаций и патологий митоза используется для цитогенетического

мониторинга состояния экосистем. Повышенная чувствительность пихты сибирской, как и других видов хвойных, к экстремальным факторам различной природы определяет перспективность ее использования в качестве объекта для анализа и прогноза состояния экосистем (Шафикова, Калашник, 1997; Калашник, 2008). Повышенный уровень хромосомных мутаций у пихты сибирской ранее отмечался в экстремальных районах произрастания — в горах, на экологически неблагоприятных и заболоченных территориях и на границе ареала вида (Муратова, Матвеева, 1996; Седельникова, Пименов, 2003; Калашник, 2008).

### **Материалы и методы**

Материалом для исследований служили семена пихты сибирской, собранные в районах Средней Сибири с различными экологическими условиями. На территории заповедника “Столбы” сбор семян проводился на трех пробных площадях: долина р. Б. Сынжул (440–480 м над ур.м.), долина р. Каменка (520–550 м над ур.м.), Кайдынский хребет (800–830 м над ур.м.). Лесные насаждения в этих районах заповедника испытывают воздействие аэротехногенных выбросов г. Красноярска (Коловский, Бучельников, 2001). Высокой степенью нарушенности характеризуются пихтовые древостои в высокогорье Западного Саяна (окр. метеостанции “Оленья речка”, 1500 м над ур.м.), где наблюдается интенсивное усыхание пихты. Низкогорная популяция из Западного Саяна (окр. пос. Танзыбей, 400 м над ур.м.) произрастает в относительно благополучной экологической обстановке и может выступать в качестве контроля. Для характеристики естественного уровня мутагенеза, свойственного данному виду, в исследование также были включены равнинные популяции пихты сибирской из Енисейского (окр. д. Плотбище, 100 м над ур.м.) и Козульского (ст. Веселая, 300 м над ур.м.) районов Красноярского края.

Цитогенетические исследования проводились на меристематических тканях кончиков корешков проросших семян. Для анализа хромосомных перестроек на стадии метафазы проросшие семена обрабатывали 1% водным раствором колхицина в течение 6 ч. В качестве фиксатора использовали уксуснокислый этанол, проростки окрашивали ацетогематоксилином. Хромосомные аберрации в метафазных пластинках классифицировали по общепринятой методике (Бочков и др., 1972).

Для анализа митоза на стадиях метафазы и ана-телофазы и учета клеток с микроядрами дополнительно изучали по 30–50 проростков из каждого местопроизрастания без обработки колхицином. Учитывали размеры микроядер, а также среднее их количество в аберрантной клетке. Классификацию типов микроядер проводили согласно рекомендациям Л.Ю. Жулевой и Н.П. Дубинина (1994).

### **Результаты и обсуждение**

В диплоидном наборе пихты сибирской содержится 24 хромосомы ( $2n=2x=24$ ). Во всех изученных популяциях зарегистрированы геномные мутации типа миксоплоидии, такие проростки составляли 9,1–14,6% и со-

держали единичные клетки с измененным числом хромосом ( $2n=12, 25, 27, 36, 40, 48$ ). Кариотипы изученных популяций характеризуются сходными морфометрическими параметрами хромосом и содержат 7 пар длинных метацентрических (I–VII) и 5 пар более коротких субметацентрических (VIII, X–XII) и интерцентрических (IX) хромосом (Квитко, Муратова, 2010).

Проведенные исследования показали, что в популяциях, произрастающих в относительно благополучной экологической обстановке (д. Плотбище, ст. Веселая, пос. Танзыбей) уровень хромосомных перестроек довольно низкий — 2,1–2,9%. В спектре нарушений преобладали хромосомные фрагменты, ацентрические кольца и кольцевые хромосомы, значительно реже наблюдались дицентрики (рис. 1). Кроме того, при проведении морфометрического хромосомного анализа были обнаружены метафазные пластинки, содержащие одну или две нетипичные для кариотипа данного вида хромосомы. Это может свидетельствовать о внутривидовом обмене в результате перичентрической инверсии (при появлении одной нетипичной хромосомы) или о межхромосомном обмене в результате симметричной транслокации (в случае двух таких хромосом). Крайне редко наблюдались последствия нерасщепленного межхромосомного обмена — укороченные и дицентрические хромосомы.

Появление большинства хромосомных мутаций, таких как фрагменты, кольцевые и полицентрические хромосомы, имеет негативные последствия — приводит к потере генетического материала и формированию анеуплоидных клеток, большинство из которых впоследствии погибает. Инверсионный полиморфизм, напротив, играет важную адаптивную роль, которая обусловлена изменением функционирования генетических систем (эффект положения).

Цитогенетические показатели семенного потомства пихты сибирской из заповедника “Столбы” практически не отличаются от нормальных. Так, хромосомные перестройки были отмечены в 1,9–4,2% клеток, частота встре-

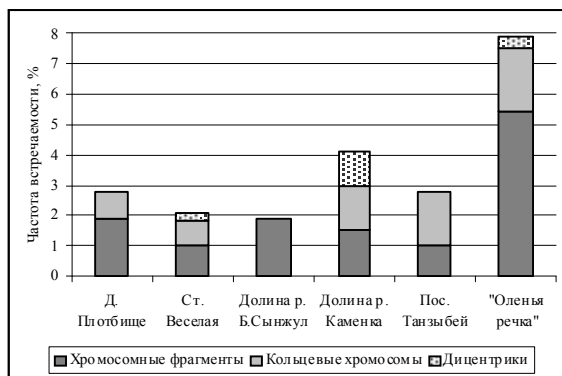


Рис. 1. Частота встречаемости хромосомных мутаций у пихты сибирской

чаемости патологий митоза варьировала от 0,8 до 1,5% на стадии метафазы и от 2,3 до 4,1% на стадии ана-телофазы. Полученные данные согласуются с результатами исследований естественного мутагенеза пихты сибирской на Южном Урале (Лихонос, Калашник, 2003; Калашник, 2008), однако ниже показателей, установленных в заболоченных и суходольных насаждениях Томской области (Седельникова, Пименов, 2003). Достоверно ( $p < 0,05$ ) повышенная частота нарушений отмечена только у семенного потомства усыхающих деревьев из окр. метеостанции “Оленья речка” — 7,5% клеток с хромосомными перестройками, 3,1% (метафаза) и 5,7% (ана-телофаза) патологических митозов.

Микроядерный тест использовался для исследования пихты сибирской впервые. У большинства проростков была выявлена низкая встречаемость клеток с микроядрами на стадии интерфазы: 0,03–0,10% от общего числа изученных клеток. В большинстве клеток наблюдалось не более одного микроядра, диаметр которого, как правило, составлял 14,7–23,5% диаметра основного ядра клетки.

В единичных случаях наблюдались очень крупные микроядра (60,9–69,4% диаметра основного ядра). Наиболее часто (0,20%) клетки с микроядрами наблюдались в семенном потомстве усыхающих деревьев пихты из

Таблица

#### Цитогенетические показатели семенного потомства пихты сибирской

Цитогенетические показатели	Плотбище	Веселая	Заповедник “Столбы”			Западный Саян	
			Сынжур	Каменка	Кайдый-ский	Танзыйбай	Оленья речка
Анализ митоза							
Кол-во метафаз, шт.	321	963	599	943	748	1278	554
Кол-во aberrантных метафаз, шт./%	5/1,56	12/1,25	11/1,84	8/0,85	6/0,80	8/0,63	16/2,89
Кол-во ана-телофаз, шт.	494	1830	1150	1779	1132	2077	947
Кол-во aberrантных ана-телофаз, шт./%	19/3,83	48/2,62	36/3,13	35/1,97	26/2,30	67/3,23	46/4,86
Средняя частота встречаемости патологических митозов, %	2,9±1,2	2,1±0,5	2,7±0,8	1,6±0,5	1,7±0,6	2,2±0,5	4,1±1,0
Микроядерный тест (интерфаза)							
Изучено клеток, шт.	20 000	25 000	31 000	42 000	20 000	44 000	50 000
Кол-во клеток с микроядрами, шт./%	2/0,01	26/0,10	12/0,04	13/0,03	12/0,06	12/0,03	99/0,20

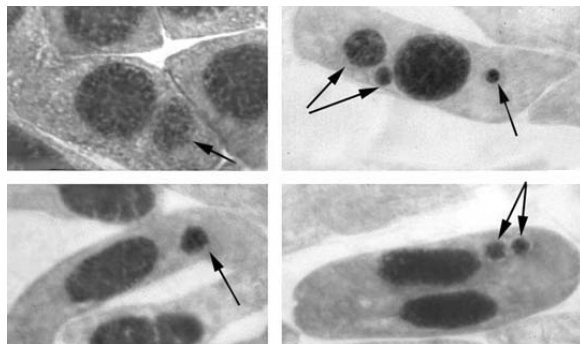


Рис. 2. Микроядра в интерфазных клетках пихты сибирской

окрестностей метеостанции “Оленья речка”. Проростки из данного место-произрастания содержали от 1 до 65 таких клеток из 1000 просмотренных. В некоторых клетках наблюдалось до 3 микроядер, часто различных по размеру (рис. 2).

Считается, что механизм постмитотической микронуклеации обеспечивает перевод накопившихся в течение некоторого времени латентных повреждений генома в морфологически идентифицируемые клеточные формы (Ильинских и др., 1986). Наличие в клетках микроядер является результатом длительного воздействия на организм генотоксических факторов различной природы и отражает степень нарушенности экосистем в районе его обитания.

Таким образом, пихта сибирская характеризуется низким уровнем изменчивости цитогенетических показателей в большинстве исследованных местопроизрастаний, однако присутствие микроядер в интерфазных клетках, вероятно, следует рассматривать как сигнал о накоплении латентных повреждений генома и начале патологических процессов в пихтовых насаждениях.

#### Литература

1. Бочков Н.П., Демин Ю.С., Лучник Н.В. Классификация и методы учета хромосомных aberrаций в соматических клетках // Генетика.— 1972.— Т.8, №5.— С. 133–141.
2. Жулева Л.Ю., Дубинин Н.П. Использование микроядерного теста для оценки экологической обстановки в районах Астраханской области // Генетика.— 1994.— Т.30, №7.— С. 999–1004.
3. Ильинских Н.Н., Ильинских И.Н., Бочаров Е.Ф. Патогенетический гомеостаз и иммунитет.— Новосибирск: Наука, 1986.— 256 с.
4. Ирошников А.И. Состояние и проблемы сохранения генетического фонда древесных пород в лесах России // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в новых независимых государствах бывшего СССР: М-лы сов. Беловежа, Беларусь. Зволен: Арбора Публицерс и Межд. Ин-т раст. генет. ресурсов.— Рим, 1998.— С. 37–41.
5. Калашиник Н.А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология.— 2008.— №4.— С. 276–286.

6. Квитко О.В., Муратова Е.Н. Кариологическая характеристика пихты сибирской в Средней Сибири // Цитология.— 2010.— Т.52, №2.— С. 161–167.

7. Коловский Р.А., Бучельников М.А. Биоиндикация в заповеднике “Столбы”: оценка и прогноз // Тр. Гос. заповедника “Столбы”.— Красноярск, 2001.— Вып.17.— С. 226–244.

8. Лихонос Т.А., Калашиник Н.А. Характеристика естественного мутагенеза хвойных видов на Южном Урале // Актуальные проблемы генетики: Матер. 2-й конф. МОГиС им. Н.И. Вавилова, 20–21 февр. 2003.— Москва, 2003.— С. 318.

9. Милютин Л.И. Лесные генетические ресурсы Северо-Восточной Азии // Лесные экосистемы северо-восточной Азии и их динамика: Матер. межд. конф.— Владивосток: Дальнаука, 2006.— С. 208–210.

10. Муратова Е.Н., Матвеева М.В. Кариологические особенности пихты сибирской в различных условиях произрастания // Экология.— 1996.— №2.— С. 96–102.

11. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Хромосомные мутации в болотной и сухой дольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология.— 2003.— Т.45, №5.— С. 515–520.

12. Шафикова Л.М., Калашиник Н.А. Хромосомная индикация загрязнения окружающей среды // Тр. межд. конф. по анатомии и морфологии растений, посв. 150-летию со дня рождения И.П. Бородина.— Санкт-Петербург, 1997.— С. 328.

### Резюме

Проведено цитогенетическое исследование семенного потомства пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в различных экологических условиях. Установлены значения цитогенетических показателей, характерные для естественного уровня мутагенеза данного вида. Выявлено, что у потомства усыхающих деревьев пихты из высокогорья Западного Саяна частота хромосомных мутаций, патологических митозов и микроядер выше в 1,5–2,0 раза, что может являться результатом длительного воздействия экстремальных факторов, и отражает высокую степень нарушенности экосистем в данном регионе.

The cytogenetic study of *Abies sibirica* seed progeny in different ecological conditions was carried out. The cytogenetical characteristics of *Abies sibirica* at natural mutagenesis were determined. The chromosome and genome mutations, pathologies of mitotic cycle and cells with micronuclei were recorded with high frequency in decline fir stands of West Sayan High Mountains. The revealed irregularities might be result of long-term exposure of extreme environmental factors and they probably reflect of high level of forest ecosystems decline.

### КИРИЛЛОВА И.М., КАШИН А.С.

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,  
Россия, 410012 Саратов, ул. Астраханская, 83, E-mail: kashinas@sgu.ru

### ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *ANTENNARIA DIOICA* (L.) GAERTN. НА ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

В роде *Antennaria* (Asteraceae), в том числе, и у *A. dioica* (L.) Gaertn., широко распространен автономный гаметофитный апомиксис в регулярной форме (Хохлов и др., 1978; Bayer, Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; Carman,