

УДК 575.224:582.475:630.233

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА PINACEAE В ЭКОСИСТЕМАХ ЛЕСНЫХ БОЛОТ И СУХОДОЛОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2014 г. Т. С. Седельникова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: tss@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 13.11.2013 г.

Приведены результаты исследования внутривидовой дифференциации пяти основных лесообразующих видов семейства Pinaceae, произрастающих на болотах различных типов водно-минерального питания и суходолах Западной Сибири, на основе анализа популяционной структуры и морфофизиологических признаков репродуктивной сферы, числа и морфологии хромосом, особенностей нуклеолярных локусов в хромосомах, хромосомных мутаций и патологий митоза. Дивергенция болотных и суходольных популяций видов Pinaceae, определенная по репродуктивным и цитогенетическим признакам, может быть обусловлена различными направлениями естественного отбора в контрастных условиях произрастания древостоев.

Ключевые слова: Pinaceae, болота, суходола, репродуктивные признаки, хромосомы, мутации, дифференциация.

Одно из основных направлений развития исследований популяций хвойных – анализ их генофонда, включающий выявление особенностей внутривидовой структуры и оценку факторов, определяющих полиморфизм, дифференциацию и адаптацию в различных условиях произрастания. Известно, что генотипическая структура популяций в основном обусловлена спецификой их происхождения, путей и темпов миграции, степенью репродуктивной изоляции от смежных поселений вида, мутационными процессами, а также устойчивостью к флуктуациям среды (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Уникальными модельными объектами для изучения внутривидовой изменчивости и дифференциации природных популяций хвойных, принадлежащих к семейству Pinaceae (Spreng. ex F. Rudolphi), являются экосистемы лесоболотных ландшафтов Западной Сибири. Западно-Сибирская равнина отличается исключительно высокой и прогрессирующей заболоченностью, достигающей 36 % от всей площади, а также масштабностью территорий, заня-

тых лесами гидроморфного ряда развития (Исследование..., 2012). В микроэволюционном плане болота являются специфическими экологически контрастными по отношению к смежным суходолам гетерогенными «нишами» для популяций хвойных, в которых происходит постепенное векторизованное изменение их генотипического состава (Санников, Петрова, 2010; Седельникова и др., 2010). Поэтому исследование форм и степени дивергенции, отражающих фенотипические и генетические различия, а также направлений адаптации и возможных эпигенетических эффектов в болотных и суходольных популяциях видов Pinaceae представляет значительный интерес.

История формирования болотных популяций видов Pinaceae связана с развитием процесса заболачивания участков земной поверхности. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) расселилась из своих рефугиумов по мере потепления климата на возникающие болота в голоцене в течение последних 10–11 тыс. лет (Петрова, Санников, 1996). В настоящее время

на болотах образовались интразональные сообщества рямов – сосняков кустарничково-сфагновых. Различия между болотными и суходольными сообществами сосны обыкновенной проявляются прежде всего на фитоценологическом уровне. Рямы – низкобонитетные сосняки – представляют собой переходную подгруппу ассоциаций между суходольными сосняками и сфагновыми болотами (Шумилова, 1962).

Морфологическое своеобразие и полиморфизм сосны обыкновенной, произрастающей на болотах, давно привлекали внимание исследователей (Gmelin, 1747; Pallas, 1784; Литвинов, 1905). В. Н. Сукачевым (1905) и Р. И. Аболиным (1915) выделены четыре морфологические формы сосны, отражающие разнообразие экологических условий болотных местообитаний. Формирование различных морфологических вариантов болотной сосны и особенностей их габитуса связывают с возрастом деревьев и густотой древостоя, в котором они развиваются (Ефремов, 1980), темпами роста деревьев и формирования годичных колец (Ваганов, Качаев, 1992).

Вопрос о наследовании болотных форм сосны обыкновенной поднимался В. Н. Сукачевым (1905) и Н. П. Кобрановым (1912). Длительное время сосна, произрастающая на болотах, рассматривалась систематиками как модификационный «почвенный экотип» сосны обыкновенной, не имеющий генетических отличий от ее смежных суходольных форм (Правдин, 1964; Бобров, 1978). Проведенные позднее эксперименты показали, что болотные и суходольные формы сосны, выращенные на одинаковом эдафическом фоне, достоверно различаются между собой по основным показателям роста и развития (Поджарова, 1970; Долголиков, 1983; Санников, Петрова, 2003).

В исследованиях последних десятилетий выявлены существенные отличия болотных форм сосны обыкновенной от суходольных по ряду морфологических, биохимических и генетических параметров. Показаны различия ряда фенотипических признаков (грунтовая всхожесть и энергия прорастания семян, окраска семян, хвои) болотных и суходольных популяций сосны Западной Сибири и Русской равнины (Абатурова, 1981; Санников, Петро-

ва, 2003). Адаптация сосны к условиям болотных местообитаний сопровождается значительным изменением активности ферментов, катализирующих ростовые процессы у деревьев, повышением интенсивности биохимических и физиологических процессов (Балмаева, 1984).

Выявлены различия болотных и суходольных популяций сосны по изоферментному полиморфизму, наличие между ними репродуктивных барьеров, поддерживаемых естественным отбором (Gullberg et al., 1985; Петрова и др., 1989; Семериков и др., 1993; Белоконь и др., 1998; Дворник и др., 1998; Санников, Петрова, 2003; Ларионова, Экарт, 2010). У сосны на болоте увеличивается встречаемость мутантных форм изоферментов (Духарев, Правдин, 1983). С. Н. Санниковым и И. В. Петровой (2003, 2010) выдвинута гипотеза о дифференциации болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной, основанная на верификации фактов длительной изоляции и отбора в контрастных условиях произрастания. Генетическая дистанция Неи и градиенты генетических дистанций между смежными болотными и суходольными популяциями сосны достигают популяционного ранга, что, по мнению авторов, свидетельствует о процессах их генетической дивергенции. Предполагается, что генетическая дифференциация болотных популяций сосны начинается одновременно с их развитием в условиях жесткого альтернативного отбора, связанного с быстротой специализации по спектру изоферментов (Романовский, Морозов, 1991).

Следует отметить, что изучение дифференциации хвойных в гидроморфных экотопах в сравнении со смежными суходолами проводилось преимущественно для популяций сосны обыкновенной на олиготрофных болотах. Исследованиями подобного плана не охвачены болотные популяции других видов хвойных из родов *Pinus* L., *Picea* A. Dietr., *Larix* Mill. и *Abies* Mill., которые формируют древостой на болотах евтрофного типа.

В настоящей работе изложены результаты проведенного нами многолетнего (1985–2013) изучения дифференциации популяций пяти видов семейства Pinaceae – *Pinus sylvestris* L., *Pinus sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb.,

Picea obovata Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., произрастающих на олиго- и евтрофных болотах Западно-Сибирской равнины, а также на прилегающих к болотам минеральных суходолах, на основе оценки морфофизиологических признаков репродуктивной сферы, кариологических и цитогенетических параметров, анализа хромосомных перестроек.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследовали хвойные и хвойно-лиственные леса различных типов водно-минерального питания, а также суходольные древостои, расположенные в южно-таежной подзоне Западной Сибири на территории Бакчарского, Шегарского и Томского районов Томской области. В соответствии с болотным районированием (Кац, 1971), избыточно увлажненные площади данных районов относятся к Западно-Сибирской провинции южной тайги, березовых лесов и ев(мезо)трофных болот с участием олиготрофных сосново-сфагновых.

Типичной особенностью пространственного соподчинения изучаемых категорий болотных древостоев является их приуроченность к различным гипсометрическим уровням (мезо-элементам) рельефа, обуславливающим тот или иной тип водно-минерального питания. По характеру растительности и водно-минерального питания изучены контрастные типы болотных популяций хвойных: 1) на евтрофных болотах грунтового и грунтово-напорного водно-минерального питания; 2) на олиготрофных болотах атмосферно-застойного питания. В качестве контроля использовали смежные участки лесов на суходолах. В пределах каждого типа условий местопроизрастания или экологического ряда изучаемые популяции характеризовались приведенными далее группами ассоциаций (типами леса).

Леса на олиготрофных болотах (Киргизное, Круглое, Погодинский рям, Кирсановское, Припоселковое, Цыганово, Газопроводное, Бакчаро-Иксинское). Бакчаро-Иксинское болото осушено в 1974–1976 гг. Состав древостоя: 10С, типы леса и группы ассоциаций: сосняки кустарничково-сфагновые, сосняки сфагновые, сосняки кустарничково-сфагну-

осоковые с пушицей, сосняки сфагнуво-осоковые с кустарничками.

Леса на евтрофных болотах (Суховское, Большое и Малое Жуковские, Клюквенное, Таган, частично осушены в 1960–1964 гг.). Состав древостоя: 10С ед. Б, типы леса и группы ассоциаций: сосняки крапивно-кипрейные, вейниково-крапивные, вейниково-осоково-гипновые, осоково-гипновые с кустарничками. Состав древостоя: 3КЗЕЗБ1Л ед. П, 4КЗЕ1П1Л1Б, 6Е1К1С1Л1Б ед. П, типы леса и группы ассоциаций: кедровник кочкарно-болотный, кедрово-елово-пихтовая согра травяно-болотная кочкарная, ельник травяно-мшистый.

Леса на суходолах (вокруг болот Клюквенное, Таган, Киргизное, Погодинский рям, Газопроводное, Цыганово, Припоселковое, Кирсановское, между болотами Киргизное и Малое Жуковское, культуры по старым вырубкам сосняков). Состав древостоя: 10С, 10С ед. К, 10С ед. Л, типы леса и группы ассоциаций: сосняки лишайниково-зеленомошные с брусникой, сосняки разнотравно-зеленомошные, сосняки лишайниковые. Состав древостоя: 4Л2П2Е1С1Б ед. К, типы леса и группы ассоциаций: лиственничник разнотравно-зеленомошный с кустарниками. Состав древостоя: 5ЕЗП1К1Б ед. Л, С, типы леса и группы ассоциаций: ельник разнотравно-зеленомошный, ельник разнотравно-осочковый.

Исследование структуры популяций и полиморфизма репродуктивных признаков хвойных выполнялось на популяционных выборках, включающих 30–200 деревьев, с использованием методических положений, разработанных Л. Ф. Правдиным (1964), М. В. Круклис и Л. И. Милютиным (1977), В. Л. Черепниным (1980), С. Н. Санниковым и И. В. Петровой (2003), П. П. Поповым (2005). Кариологический анализ проведен по общепринятой методике (Правдин и др., 1972) с некоторыми модификациями. Классификацию типов хромосом проводили в соответствии с рекомендациями В. Г. Грифа и Н. Д. Агаповой (1986). Окраска ядрышек в интерфазных ядрах и их подсчет выполнялись согласно методике Е. Н. Муратовой (1995). Хромосомные мутации анализировали на стадиях метафазы и анателофазы митоза как на индивидуальном

(деревья с аномалиями развития), так и на популяционном уровнях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ результатов сравнительного изучения признаков репродуктивной сферы и карбиологических особенностей болотных и суходольных популяций видов семейства Pinaceae позволил выявить закономерности их дифференциации, связанные с условиями произрастания в контрастных экотопах.

Дифференциация болотных и суходольных популяций хвойных по количественным признакам репродуктивной сферы. В болотных и суходольных популяциях видов Pinaceae в соответствии с общим ухудшением условий произрастания (суходолы – евтрофные болота – олиготрофные болота) снижаются количество формирующихся макростробилов и их раскрываемость, уменьшаются размеры женских и мужских репродуктивных структур и повышается их изменчивость. Группа популяций *Pinus sylvestris*, произрастающих на олиготрофных болотах, по сравнению с популяциями евтрофных болот и суходолов характеризуется скоррелированным уменьшением размеров макростробилов, семян, семенных крылаток, микростробилов (Седельникова и др., 2004б, 2007; Исследование..., 2012). Популяции *Pinus sibirica* на евтрофных болотах отличаются от суходольных популяций этого вида макростробилами мелких размеров, а деревья с нарушениями развития типа «ведьмины метлы» продуцируют аномально мелкие шаровидные макростробилы (Седельникова и др., 2003). Анализ межпопуляционной изменчивости параметров макростробилов *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea obovata* показывает, что по мере усиления экстремальности условий произрастания по градиенту суходол – болотная согра – евтрофное болото размеры макростробилов уменьшаются (Седельникова, Пименов, 2006). Установлено, что уменьшение размеров репродуктивных структур хвойных, связанное с ухудшением условий произрастания, определяется прежде всего температурным лимитированием (Круклис, Милютин, 1977; Путенихин, 2003; Попов, 2005).

Несмотря на годовые колебания показателей качества семян (массы, всхожести и энер-

гии прорастания), наблюдается их четкая сопряженность с условиями местопроизрастания. Характерной особенностью семян, собранных в болотных древостоях, являются неравномерные и в целом нестабильные по годам показатели качества (Седельникова, Муратова, 1991; Пименов и др., 2004; Седельникова, Пименов, 2006; Седельникова и др., 2007). Пустые или недоразвитые семена, образующиеся вследствие неблагоприятных условий произрастания на болотах, в большинстве случаев содержатся в нераскрывающихся макростробилах. Изучение качественных характеристик семян и встречаемости хромосомных нарушений у отдельных особей и групп деревьев *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на болотах и на суходолах свидетельствует, что растения с высокой встречаемостью мутаций в метафазных клетках отличаются низкой массой и всхожестью семян (Пименов и др., 2009).

Образование нежизнеспособных семян и варибельность их качества в болотных популяциях хвойных могут быть сопряжены с высокой индивидуальной гетерозиготностью материнских деревьев (Алтухов и др., 1986). Выявлено, что у деревьев, произрастающих в болотной популяции сосны обыкновенной, при всех значениях гетерозиготности происходит высокая гибель семян. Предполагается, что это связано с модифицирующими воздействиями почвенно-гидрологических факторов среды на болоте (Духарев и др., 1987). При этом низкое качество семян у высокогетерозиготных деревьев может сочетаться со значительным числом редких аллелей, обуславливающих селективное преимущество подобных генотипов в экстремальных условиях произрастания (Малюченко, Алтухов, 2002).

Такие характерные для болотных популяций хвойных явления, как сдвиг фенофаз пыления по сравнению с суходолами, ограниченная панмиксия, приводящая к самоопылению у деревьев и эффекту инбридинга, асинхронность развития мужских и женских стробилов, или протогиния, недостаточное количество пыльцы и ее низкое качество, аномалии пыльцевых зерен, вызванные нарушениями мейоза и возникающие в связи с неблагоприятной экологической обстановкой в период микроспорогенеза, также могут вызывать

гибель гамет и формирование нежизнеспособных семян (Рождественский, 1974; Авров, 1993; Санников, Петрова, 2003; Седельникова и др., 2004а; Пименов и др., 2011). Следовательно, изменчивость качества семян может отражать генетическую дифференциацию популяций хвойных, формирующихся в условиях альтернативного отбора в болотных и суходольных местопроизрастаниях.

Различия популяционной структуры болотных и суходольных популяций хвойных по качественным признакам репродуктивной сферы. Популяционная структура видов Pinaceae, произрастающих на олиго- и евтрофных болотах и суходолах, также отражает различные направления естественного отбора в данных экотопах, отличающихся по гидротермическим и эдафическим условиям. При этом единство происхождения популяций видов Pinaceae на олиго- и евтрофных болотах и суходолах подтверждается сходными значениями стабильных признаков (индексов) репродуктивной сферы – индексов формы женских шишек, или макростробилов, формы семенных крылаток и аэродинамических характеристик их полета (Исследование..., 2012).

Исследуемые болотные и суходольные популяции *Pinus sylvestris* в соответствии с условиями произрастания дифференцируются по качественным признакам репродуктивной сферы: соотношению деревьев с различными строением семенной чешуи (форме апофизов), окраской семян, семенных крылаток, микростробилов (Седельникова и др., 2007). Выявлено более высокое участие деревьев краснопыльничковой формы *Pinus sylvestris* на болотах по сравнению с суходолами и формирование у них более мелких по сравнению с желтопыльничковой формой микростробилов с меньшим числом микроспорофиллов (Седельникова и др., 2004а). Установлены достоверные отличия между желто- и краснопыльничковыми формами *Pinus sylvestris* по морфологии и качеству пыльцы в наиболее контрастных условиях произрастания – на олиготрофных болотах и суходолах. Параметры пыльцы диагностируют экотопические оптимумы изученных морфотипов *Pinus sylvestris*: краснопыльничковая форма имеет адаптивные преимущества на болотах в более низкотемпера-

турных условиях произрастания, а желтопыльничковая – на суходолах (Пименов и др., 2011; Ефремов и др., 2011). К биологическим особенностям краснопыльничковой формы сосны обыкновенной, отличающим ее от желтопыльничковой, относится значительное количество антоцианов в микростробилах, которые обеспечивают устойчивость к воздействиям низких температур. Поэтому процесс пыления у краснопыльничковой формы начинается раньше, а оптимальная температура прорастания ее пыльцы ниже, чем у желтопыльничковой (Некрасова, 1959).

Особенности структуры болотных и суходольных популяций *Larix sibirica* также проявляются в специфике распределения деревьев с различной окраской макростробилов, семян, семенных крылаток. Так, более высоким полиморфизмом по окраске макростробилов характеризуется популяция *Larix sibirica*, произрастающая в условиях кедрово-еловой согры, по сравнению с суходольной популяцией данного вида (Седельникова, Пименов, 2006; Ефремов и др., 2006).

Дифференциация кариотипов болотных и суходольных популяций хвойных. Впервые проведено изучение числа и морфологии хромосом деревьев в болотных и суходольных популяциях хвойных Западной Сибири (Седельникова, Муратова, 1992, 2002; Пименов, Седельникова, 2002; Седельникова и др., 2004б, 2010; Седельникова, Пименов, 2005а, б). Выявлено, что формирующие болотные и суходольные популяции виды Pinaceae являются диплоидами с основным числом хромосом $x = 12$ ($2n = 2x = 24$). У *Picea obovata* обнаружены добавочные хромосомы ($2n = 24 + 1B$, $2n = 24 + 2B$), с наибольшей частотой встречающиеся в популяции этого вида на кедрово-еловой согре. У всех изученных видов Pinaceae выявлена миксоплоидия, наиболее распространенная в болотных популяциях хвойных (Седельникова и др., 2004б).

Добавочные хромосомы могут обуславливать повышение полиморфизма популяций растений, в частности хвойных, при воздействии стрессовых условий среды (Кунах, 2010; Borisov, Muratova, 2010). Миксоплоидия рассматривается некоторыми авторами как фактор устойчивости лесных древесных видов в

условиях экологического пессимума (Буторина, 1989). Предполагается, что онтогенетические вариации числа хромосом в клетках, повышающие изменчивость генома, могут увеличивать адаптивный потенциал растений в неблагоприятных условиях произрастания (Кунах, 2011). Показано, что в популяциях хвойных, произрастающих в экстремальных экотопах, отклонения от диплоидного числа хромосом встречаются с высокой частотой (Sedelnikova et al., 2011).

Кариотипы *Pinus sylvestris* и *Pinus sibirica* состоят из 12 пар хромосом метацентрического типа (I–XII). Кариотип *Larix sibirica* содержит 6 пар метацентрических хромосом (I–VI), одну пару хромосом интерцентрического типа (VII), 5 пар субметацентрических хромосом (VIII–XII). Кариотип изученных западно-сибирских популяций лиственницы по морфологическим типам хромосом является переходным (трансгрессивным) между кариотипами *Larix sibirica* и *Larix sukaczewii*. Кариотип *Picea obovata* включает 10 пар метацентрических (I–VIII, X–XI) и две пары субметацентрических хромосом (IX, XII). Кариотип *Abies sibirica* состоит из семи пар метацентрических (I–VII) и пяти пар субметацентрических хромосом (VIII–XII).

Отличительной особенностью кариотипов деревьев из болотных популяций Pinaceae по сравнению с суходольными является увеличение числа и встречаемости вторичных перетяжек в хромосомах за счет их диффузного распределения на плечах хромосом и возникновения «дополнительных» перетяжек. Методами гибридизации *in situ* (FISH) установлено, что у представителей родов *Pinus*, *Picea*, *Larix* в районах вторичных перетяжек локализованы гены 18S-26S и 5S рРНК (Hizume et al., 1995; Lubaretz et al., 1996; Brown, Carlson, 1997; Cai et al., 2006). Общее количество вторичных перетяжек, включая «дополнительные», в кариотипах болотных популяций хвойных, особенно в хромосомных наборах отдельных особей, имеющих аномалии развития («ведьмины метлы»), наиболее высокое по сравнению со всеми ранее изученными популяциями Pinaceae (Седельникова и др., 2001, 2010). Распределение локусов рДНК у видов Pinaceae может быть связано со структурными перестройками хро-

мосом (Puizina et al., 2008). Предполагается, что образование «дополнительных» перетяжек в хромосомах хвойных диагностирует перестройки ядрышковых организаторов типа инверсий или транслокаций (Буторина, 1989). В некоторых работах показано, что число копий единиц повторов рДНК у хвойных варьирует в соответствии с условиями произрастания (Bobola et al., 1992; Govindraju, Cullis, 1992).

Поскольку синтез рРНК осуществляется при участии ядрышек, связанных с ядрышковым организатором, увеличение их числа в интерфазных ядрах болотных популяций Pinaceae по сравнению с суходольными может интерпретироваться в качестве адаптации, регулирующей белковый метаболизм в клетках деревьев в экстремальных условиях произрастания (Седельникова и др., 2010). В интерфазных ядрах деревьев с аномалиями типа «ведьмины метлы», произрастающих на болоте, впервые для хвойных наблюдалась трансформация морфофункциональных типов ядрышек, свидетельствующая о возможном воздействии факторов, ингибирующих синтез белка (Седельникова, Муратова, 2001).

Установлено, что болотные популяции хвойных по сравнению с суходольными характеризуются высокой встречаемостью и широким спектром хромосомных мутаций, диагностирующих инверсии, транслокации и делеции, а также патологий митоза, включающих комплексные аномалии и редкие типы повреждений. Так, в болотной популяции *P. sibirica* хромосомные перестройки найдены впервые для данного вида. В болотной популяции *Abies sibirica* также впервые для вида описана периферическая инверсия. У деревьев *Pinus sylvestris*, произрастающих на болотах, выявлены хромосомы аномальных размеров, а у особей с «ведьмиными метлами» обнаружен С-митоз (Седельникова и др., 1999, 2000; Седельникова, Муратова, 2001; Седельникова, Пименов, 2003; Пименов, Седельникова, 2006; Sedelnikova, Pimenov, 2010). Закрепление инверсий и транслокаций в популяциях, вероятно, является одним из факторов их репродуктивной изоляции. В популяциях хвойных, произрастающих в природных и антропогенных экстремальных условиях, в большинстве случаев наблюдается увеличение встречае-

мости хромосомных мутаций и митотических нарушений (Muratova, Sedelnikova, 2000; Sedelnikova, Pimenov, 2002; Калашник, 2008).

Возникновение различных типов мутаций и их высокая концентрация в популяциях Pinaceae на болотах свидетельствуют, с одной стороны, о деструктивных процессах в клетках растений, а с другой – могут рассматриваться как факторы увеличения их генетического разнообразия, определяющие высокую степень экологической пластичности. Полиморфизм по хромосомным перестройкам, как один из путей эволюции кариотипа, отличающий болотные популяции Pinaceae от суходольных, может обуславливать их дифференциацию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализ проведенных в последнее десятилетие исследований ряда авторов свидетельствует о том, что в соответствии с изменением направления естественного отбора на болотах по сравнению с суходолами, связанным с резким различием факторов среды в данных экотопах, произошло формирование фенотипически и генетически обособленных групп болотных популяций хвойных, которые достигли в процессе своего развития некоторой степени специализации. Установленная нами по репродуктивным и цитогенетическим признакам дифференциация болотных и суходольных популяций видов Pinaceae, произрастающих на территории Западно-Сибирской равнины, свидетельствует об их дивергенции, которая обусловлена различиями микроэволюционных процессов в контрастных условиях произрастания древостоев.

В дальнейшем будут продолжены исследования репродуктивной сферы болотных и суходольных популяций хвойных, акцентированные главным образом на кариологическом и цитогенетическом анализе их семенного потомства. Реализация данной задачи позволит разработать критерии эколого-генетической дифференциации болотных и суходольных популяций видов хвойных на уровне визуально диагностируемых экотипов, а также отдельных уникальных генотипов. Перспективным направлением, позволяющим выявлять закономерности воздействия факторов внешней сре-

ды на векторы генетической дифференциации популяций хвойных в лесных и лесоболотных экосистемах, представляется исследование внутривидового полиморфизма ДНК. Современные методы популяционной геномики с использованием молекулярно-генетических маркеров могут применяться для изучения процессов эволюции и адаптации в болотных и суходольных популяциях хвойных и анализа степени их генетического полиморфизма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатурова Г. А. Внутривидовый полиморфизм как способ выживания сосны обыкновенной в экстремальных условиях // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1981. С. 5–6.
- Аболин П. И. Болотные формы *Pinus silvestris* L. // Тр. Ботан. музея Акад. наук. 1915. Вып. 14. С. 62–84.
- Азров Ф. Д. Популяционная интеграция насаждений кедра сибирского в различных лесорастительных условиях // Лесоведение. 1993. № 4. С. 3–10.
- Алтухов Ю. П., Гафаров Н. И., Крутовский К. В. и др. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). 1. Системы полиморфизма и механизмы их генного контроля. 2. Частота редких аллелей и мутаций *de novo*. 3. Корреляция между уровнями индивидуальной гетерозиготности и относительным числом нежизнеспособных семян // Генетика. 1986. Т. 22, № 8. С. 2135–2147; № 9. С. 2310–2316; № 12. С. 2825–2830.
- Балмаева Л. И. Особенности биохимической адаптации сосны обыкновенной на верховом болоте // Лесоведение. 1984. № 6. С. 55–63.
- Белоконь Ю. С., Политов Д. В., Белоконь М. М., Крутовский К. В. Генетическая дифференциация болотной и суходольной популяций сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 2. С. 23–24.

- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 180 с.
- Буторина А. К. Цитогенетика лесных древесных растений (в связи с вопросами их эволюции и селекции): автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. Новосибирск: ЦСБС СО АН СССР, 1989. 30 с.
- Ваганов Е. А., Качаев А. В. Дендроклиматический анализ роста сосны в лесоболотных фитоценозах Томской области // Лесоведение. 1992. № 6. С. 3–10.
- Гриф В. Г., Агапова Н. Д. К методике описания кариотипов растений // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 4. С. 550–553.
- Дворник В. Я., Котов В. С., Михеенко В. П. Генетическая дифференциация соседних популяций сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), произрастающих в различных экотопах // Генетика. 1998. № 9. С. 1258–1263.
- Долголиков В. И. Рост потомства сосны обыкновенной болотного и суходольного происхождения // Восстановление и мелиорация лесов Карелии. Л., 1983. С. 40–42.
- Духарев В. А., Правдин Л. Ф. Естественный мутационный процесс в популяциях сосны обыкновенной // Лесоведение. 1983. № 4. С. 10–14.
- Духарев В. А., Романовский М. Г., Рябоконт С. М. Гетерозиготность и семенная продуктивность особей сосны обыкновенной // Там же. 1987. № 2. С. 87–90.
- Ефремов С. П. Экологическая обусловленность морфогенеза сосны обыкновенной на болотах // Проблемы лесной биогеоценологии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. С. 140–155.
- Ефремов С. П., Пименов А. В., Седельникова Т. С. и др. Морфология и жизнеспособность пыльцы желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах Западной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2011. Т. XXVIII, № 1–2. С. 126–129.
- Ефремов С. П., Седельникова Т. С., Пименов А. В. Морфологические особенности шишек лиственницы сибирской в условиях болотной сокры и суходола // Там же. 2006. Т. XXIII, № 2. С. 223–227.
- Исследование природно-климатических процессов на территории Большого Васюганского болота / Отв. ред. М. В. Кабанов. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 243 с.
- Калашник Н. А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология. 2008. № 4. С. 276–286.
- Кац Н. Я. Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 295 с.
- Кобранов Н. П. К вопросу о происхождении болотной сосны // Изв. Импер. Лесн. ин-та. СПб., 1912. Вып. 23. С. 79–156.
- Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 212 с.
- Кунах В. А. Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення // Вісник Українського тов. генетиків і селекціонерів. 2010. Т. 8, № 1. С. 99–139.
- Кунах В. А. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений // Молекулярная и прикладная генетика. 2011. Т. 12. С. 7–14.
- Ларионова А. Я., Экарт А. К. Генетическое разнообразие и дифференциация болотных популяций сосны // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII, № 1–2. С. 120–126.
- Литвинов Д. И. *Pinus silvestris* L. *nana* Pall. // Schedae ad Herb. Florae Ross. a Museo Bot. Academ. Imp. Petrop. editum. 1905. P. 156.
- Малюченко О. П., Алтухов Ю. П. Влияние индивидуальной гетерозиготности на характеристики плодоношения у кедрового стланика *Pinus pumila* // ДАН. 2002. Т. 384, № 3. С. 418–421.
- Муратова Е. Н. Методика окрашивания ядершек для кариологического анализа хвойных // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 2. С. 82–86.
- Некрасова Т. П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus* // Там же. 1959. Т. XLIV, № 7. С. 975–978.
- Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 160 с.
- Петрова И. В., Санников С. Н., Рябоконт С. М. и др. Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири // Экология. 1989. № 6. С. 39–44.
- Пименов А. В., Седельникова Т. С. Числа хромосом представителей семейства Pinaceae из Западной и Средней Сибири // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 9. С. 136–137.

- Пименов А. В., Седельникова Т. С. Аномалии митоза в проростках *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на евтрофном осушенном болоте // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 10. С. 1537–1544.
- Пименов А. В., Седельникова Т. С., Ефремов С. П. Анализ посевных качеств семян и начальных этапов развития *Pinus sylvestris* L. в различных местообитаниях // Раст. ресурсы. 2004. Вып. 2. С. 42–52.
- Пименов А. В., Седельникова Т. С., Ефремов С. П. Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльничковой форм *Pinus sylvestris* в болотных и суходольных условиях произрастания (Томская область) // Ботан. журн. 2011. Т. 96, № 3. С. 367–376.
- Пименов А. В., Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Индивидуальная изменчивость качественных характеристик семенного потомства *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на евтрофном болоте // Там же. 2009. Т. 94, № 10. С. 1549–1554.
- Поджарова З. С. Наследственные особенности экотипов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в БССР: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.09.4. Минск: Ин-т эксп. ботан. АН БССР, 1970. 20 с.
- Попов П. П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 231 с.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
- Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершуква О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67–75.
- Путенихин В. П. Микроэволюционные аспекты внутривидовой дифференциации листовницы Сукачева на Урале // Хвойные бореальной зоны. 2003. Вып. 1. С. 21–27.
- Рождественский Ю. Ф. Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной на Урале и его зависимость от экологических факторов // Экология. 1974. № 1. С. 49–53.
- Романовский М. Г., Морозов Г. П. Дифференциация по высоте болотных и суходольных сосняков // Генетика. 1991. Т. 27, № 1. С. 88–98.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2003. 247 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Очерк теории генетической дивергенции суходольных и болотных популяций *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2010. № 5. С. 352–356.
- 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.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Генеративные органы и кариотип сосны обыкновенной на олиготрофных болотах Западной Сибири // Лесоведение. 1991. № 3. С. 34–43.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологическое исследование болотной формы сосны обыкновенной // Сиб. биол. журн. Изв. СО РАН. 1992. Вып. 5. С. 12–18.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (Pinaceae) с «ведьминой метлой», растущей на болоте // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 12. С. 50–60.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологические особенности сосны кедровой сибирской // Экология. 2002. № 5. С. 323–328.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Бартницкая Н. Ф. Хромосомные перестройки у кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в экстремальных условиях произрастания // Цитология и генетика. 1999. Т. 3, № 1. С. 10–14.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Морфологические и цитологические особенности «ведьминой метлы» сосны обыкновенной // Лесоведение. 2000. № 6. С. 78–81.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В. Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и суходольных популяций видов Pinaceae // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 11. С. 1513–1520.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах // Лесоведение. 2004а. № 6. С. 1–5.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В., Ефремов С. П. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири // Ботан. журн. 2004б. Т. 89, № 5. С. 718–733.

- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология. 2003. Т. 45, № 5. С. 515–520.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяций *Larix sibirica* (Pinaceae) из Западной Сибири // Ботан. журн. 2005а. Т. 90, № 4. С. 582–593.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) // Изв. РАН. Сер. биол. 2005б. № 1. С. 23–29.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Репродуктивные показатели хвойных в болотной согре и на суходоле // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006. № 7. С. 116–121.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П., Муратова Е. Н. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций // Лесоведение. 2007. № 4. С. 44–50.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Муратова Е. Н. Особенности генеративной сферы и кариотип болотной популяции сосны кедровой сибирской // Проблемы кедр. Вып. 7. Экология, современное состояние, использование и восстановление кедровых лесов Сибири: Сб. науч. ст. / Под ред. В. Н. Воробьева. Томск: Изд-во Ин-та оптики атмосферы СО РАН, 2003. С. 169–173.
- Семерилов В. Л., Подогаз А. В., Шурхал А. В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.
- Сукачев В. Н. О болотной сосне // Лесн. журн. СПб., 1905. Т. 35, вып. 3. С. 354–372.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977. 297 с.
- Черепнин В. Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 183 с.
- Шеришуква О. П., Абатурова Г. А. Характеристика кариотипов // Особенности формирования популяции сосны обыкновенной. М.: Наука, 1984. С. 38–42.
- Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1962. 439 с.
- Bobola M. S., Smith D. E., Klein A. S. Five major nuclear chromosome repeats represent a large and variable fraction of the genomic DNA of *Picea rubens* and *P. mariana* // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. P. 125–137.
- Borisov Yu. M., Muratova E. N. Population mobility of animal and plant B-chromosomes in region subject to technogenic impact // J. Sib. Fed. Univ. Biology 2. 2010. V. 3. P. 146–158.
- Brown G. R., Carlson J. E. Molecular cytogenetics of the genes encoding 18s-5.8-26s rDNA and 5s rRNA in two species of spruce (*Picea*) // Theor. & Appl. Genetics. 1997. V. 95. N. 1–2. P. 1–9.
- Cai Q., Zhang D., Liu Zh.-L., Wang X.-R. Chromosomal localization of 5S and 18S rDNA in five species of subgenus *Strobus* and their implications for genome evolution of *Pinus* // Ann. Bot. 2006. V. 97. P. 715–722.
- Gmelin G. I. Flora Sibirica. Petropolis. 1747. Т. 1. 178 p.
- Govindraj D. R., Cullis C. A. Ribosomal DNA variation among populations of *Pinus rigida* Mill. (patch pine) ecosystem. I. Distribution of copy numbers // Heredity. 1992. V. 69. P. 133–140.
- Gullberg U., Yazdani R., Rudin D., Ryman N. Allozyme variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Sweden // Sylvae genetica. 1985. V. 34. N. 6. С. 193–201.
- Hizume M., Kuzukawa Y., Kondo K., Yang Q., Hong D., Tanaka R. Localization of rDNAs and fluorescent bandings in chromosomes of *Larix potaninii* var. *macrocarpa* collected in Sichuan, China // Kromosomo II. 1995. V. 78. P. 2689–2694.
- Lubaretz O., Fuchs J., Ahne R., Meister A., Shubert I. Karyotyping of three *Pinaceae* species via fluorescent *in situ* hybridization and computer-aided chromosome analysis // Theor. & Appl. Genetics. 1996. V. 92. N. 3–4. P. 411–416.
- Muratova E. N., Sedelnikova T. S. Karyotypic variability and anomalies in populations of conifers from Siberia and Far East // Cytogenetic Studies of Forest Trees and Shrubs – Review, Present Status, and Outlook on the Future. Special issue of the Forest Genetics. Zloven: Arbora Publ., 2000. P. 129–141.
- Pallas P. S. Flora Rossica // Petropolis. 1784. Т. 1. P. 6.

- Puizina J., Sviben T., Krajačić-Sokol I., Zoldoš-Pećnik V., Siljak-Yakovlev S., Papeš D., Besendorfer V.* Cytogenetic and molecular characterization of the *Abies alba* genome and its relationship with other members of the Pinaceae // *Plant Biol.* 2008. N. 10. P. 256–267.
- Sedelnikova T. S., Muratova E. N., Pimenov A. V.* Variability of chromosome numbers in Gymnosperms // *Biol. Bull. Rev.* 2011. V. 1. N. 2. P. 100–109.
- Sedelnikova T. S., Pimenov A. V.* Cytogenetic features of woody plants adaptation in extreme environmental conditions // *Bul. State Nikitsky Bot. Gard.* 2002. N. 86. P. 61–62.
- Sedelnikova T. S., Pimenov A. V.* Chromosomal mutations in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growing in a hydromorphic environment: first case of a giant chromosome detection // *Biol. Bull.* 2010. V. 37. N. 4. C. 351–356.

Differentiation of the Pinaceae Family Species in Forest Bog and Dry Land Ecosystems of Western Siberia

T. S. Sedelnikova

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Academgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: tss@ksc.krasn.ru

Investigations of the processes of differentiation of five main forest-forming species of the Pinaceae family, growing in various types of wetlands and dry lands of Western Siberia, based on the analysis of population structure and morpho-physiological characteristics of the reproductive sphere, the number and morphology of chromosomes, features of nucleolar loci of chromosomes, chromosomal mutations, and abnormalities of mitosis are carried out. Divergence and isolation of wetland and dryland populations of Pinaceae species established on reproductive and cytogenetic traits are due to the different trends of natural selection in contrasting conditions of stands growth.

Keywords: *Pinaceae, wetlands, drylands, chromosomes, mutations, differentiation.*