

УДК 582.475.2(497.2):576.316

ЧИСЛО ХРОСОМ И ХРОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ У ЕЛИ ОБЫКНОВЕННОЙ *Picea abies* (L.) Н. Karst. В ЛЕСАХ РИЛО-РОДОПСКОГО ГОРНОГО МАССИВА БОЛГАРИИ

© 2015 г. А. Н. Ташев¹, Т. С. Седельникова², А. В. Пименов²

¹ Лесотехнический университет

Республика Болгария, 1797, София, ул. Климента Охридски, 10

² Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: atashev@mail.bg, tss@ksc.krasn.ru, pimenov@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 05.03.2015 г.

Проведено сравнительное исследование числа хромосом и хромосомных перестроек в популяциях ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Н. Karst., произрастающих на южной границе видового ареала на территории государственных лесных хозяйств «Гърмен», «Елешница», «Якоруда», «Добриниште» в Рило-Родопском горном районе (Болгария) и охраняющихся в соответствии с Бернской конвенцией и Директивой 92/43ЕС о местообитаниях. Выявлено, что диплоидный набор семенного потомства исследованных популяций *P. abies* включает 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$). В отдельных проростках семян всех исследованных популяций *P. abies* выявлена миксоплоидия ($2n = 24, 36$; $2n = 24, 48$; $2n = 24, 36, 48$). В метафазных клетках проростков *P. abies* из лесхозов «Гърмен» и «Елешница» содержатся добавочные, или В-хромосомы, при этом наблюдается изменчивость их числа и встречаемости. В клетках проростков *P. abies* из лесхозов «Якоруда» и «Добриниште» В-хромосомы не найдены. У *P. abies* из лесхозов «Гърмен», «Елешница», «Добриниште» выявлены хромосомные перестройки, представленные фрагментами и кольцевыми хромосомами. Вероятно, наличие миксоплоидов, В-хромосом и хромосомных перестроек в популяциях *P. abies* из Рило-Родопского горного района связано с адаптацией деревьев к экстремальным условиям произрастания, а также с тем, что леса в исследованном регионе в настоящее время находятся в зоне повышенной естественной радиоактивности, а в прошлом подвергались значительному антропогенному воздействию уранодобывающей промышленности.

Ключевые слова: *Picea abies*, число хромосом, В-хромосомы, хромосомные перестройки, Болгария.

DOI: 10.15372/SJFS20150506

ВВЕДЕНИЕ

Ель обыкновенная *Picea abies* (L.) Karst. произрастает в Средней Европе от Западных Альп до государств Балтии, Украинских Карпат и юго-западных регионов России, а также от северной части Скандинавского п-ова до Родоп (Бобров, 1978). В Болгарии еловые леса естественного происхождения распространены главным образом в Рило-Родопском горном районе, где занимают около 75 тыс. га и играют важную экологическую и экономическую роль (Александров, Попов, 2009). Рило-Родопский район является южной границей

естественного ареала *P. abies*. Известно, что ель на Балканском полуострове имеет очень древнее происхождение. В настоящее время в результате антропогенного влияния автохтонные (первобытные) еловые леса в этом регионе имеют признаки сильной нарушенности (Правдин, 1975).

Установлено, что *P. abies*, произрастающая на Балканах, отличается высоким полиморфизмом, что может быть обусловлено смешением авто- и аллохтонных (иноземных) популяций (Fukarek, 1970; Александров, 1984). *P. abies* в Родопах представлена различными формами деревьев по характеру их ветвления,

окраске макростробилов, структуре корки, цвету коры, форме семенных чешуй, фенологическим срокам «пыления», встречаемость которых коррелирует с высотой их произрастания над уровнем моря (Александров, 1966). Биологическая поливариантность и фенотипическая дифференциация *P. abies* в Рило-Родопском районе показаны в ряде работ (Дакев, 1969; Стефанов, 1969; Александров, 1984; Александров, Попов, 2009).

Выявленный высокий полиморфизм *P. abies*, произрастающей в условиях Рило-Родопского горного района, наряду с другими причинами может быть связан с нарушениями основного числа хромосом и хромосомными перестройками в клетках деревьев. Это предположение базируется на полученных ранее данных о том, что изменчивость числа хромосом, а также структурные перестройки хромосом, сопряженные с фенотипическим полиморфизмом деревьев, распространены в популяциях видов семейства Сосновые *Pinaceae* Spreng. ex F. Rudolphi, произрастающих в естественно-экстремальных экотопах, в том числе в горах и в зонах влияния антропогенных факторов (Muratova, Sedelnikova, 2000; Sedelnikova et al., 2011).

Проведенные исследования числа хромосом *P. abies* в горах Болгарии, основанные на анализе только двух ее естественных популяций (Ivanova et al., 2005; Petrova et al., 2006), представляются явно недостаточными. Цель данной работы – сравнительное исследование числа хромосом и хромосомных перестроек в семенном потомстве деревьев автохтонных популяций *P. abies* из лесхозов «Гърмен» и «Елешница» (Пименов и др., 2012; Tashev et al., 2014) и популяций *P. abies* из лесхозов «Якоруда» и «Добриниште», произрастающих в Рило-Родопском горном массиве.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами сравнительного исследования послужили четыре автохтонных происхождения (популяции) ели обыкновенной, произрастающие на территории Рило-Родопского горного массива (рис. 1). По климатическому районированию Болгарии исследованная территория находится в континентально-средиземноморской климатической области, южно-болгарской климатической подобласти,

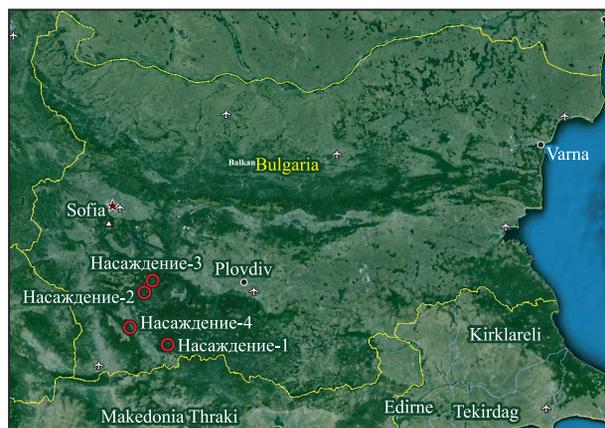


Рис. 1. Местоположение исследованных происхождений (насаждения 1–4) *Picea abies* в Рило-Родопском горном массиве Болгарии.

средней части горного климатического района (Събев, Станев, 1963).

Детальная характеристика условий произрастания *первого и второго происхождений P. abies*, расположенных на территории государственных лесных хозяйств (лесхозов) «Гърмен» и «Елешница», дана в ранее опубликованной работе Ташева и др. (Tashev et al., 2014).

Третье происхождение P. abies расположено на территории Государственного лесного хозяйства (лесхоза) «Якоруда» (координаты: 42°07'25.8" с. ш.; 23°46'55.6" в. д.). Флористический район: Рила. Насаждение находится на территории охраняемой зоны Европейская экологическая сеть Natura 2000: BG 0000495 Рила. Характеристика экотопа. Высота над ур. м.: 1800 м; экспозиция: юго-запад; часть рельефа: склон, верхняя часть; наклон: 18°; почва: бурая лесная, темная (*Eutric Cambisols*), богатая, свежая до влажной, глубина 61–120 см, среднекаменистая, супесчаная; материнская скальная порода: южно-болгарский гранит. Тип лесного местообитания: 84 Т–II–3 СД–2,3 – расшифровка – Фракийско-Рильская лесорастительная подобласть, почва влажная, на бурых почвах. Состав насаждения: первый ярус: *P. abies* – (70 % в насаждении, возраст – 100 лет, высота – 26 м, диаметр – 32 см, полнота – 0.7, класс бонитета – II, запас – 324 м³/га); *Pinus sylvestris* L. – (30 % в насаждении, возраст – 100 лет, высота – 26 м, диаметр – 32 см, полнота – 0.7, класс бонитета – II, запас – 104 м³/га).

Четвертое происхождение P. abies расположено на территории Государственного лес-

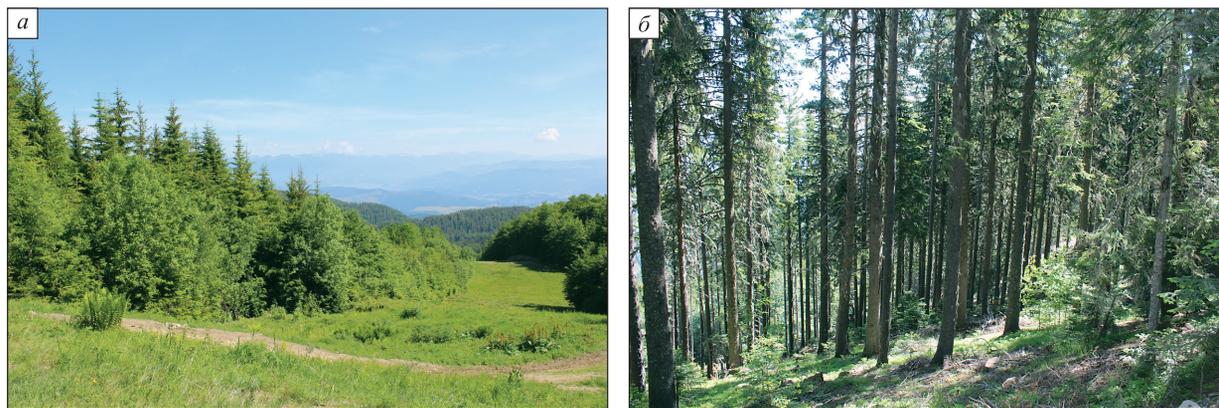


Рис. 2. Исследованные происхождения *Picea abies* на территории Рило-Родопского горного района: а – Государственное лесное хозяйство «Гърмен», Западные Родопы; б – Государственное лесное хозяйство «Добриниште», Северный Пирин.

ного хозяйства (лесхоза) «Добриниште» (координаты: 41°44'59.0" с. ш.; 23°32'48.0" в. д.). Флористический район и подрайон: Северный Пирин. Насаждение находится на границе с территорией Национального парка «Пирин», который является частью Европейской экологической сети Natura 2000: BG 0000209 Пирин. Характеристика экотопа. Высота над ур. м.: 1680 м; экспозиция: юго-запад; часть рельефа: склон, верхняя часть; наклон: 24°; почва: бурая лесная, темная (*Eutric Cambisols*), богатая, свежая до влажной, глубина 61–120 см, слабокаменистая; материнская скальная порода: южно-болгарский гранит. Тип лесного местообитания: 114 Ю–II–2 CD–2,3 – расшифровка – Южно-Пиринская лесорастительная подобласть, почва влажная, на бурых почвах. Состав насаждения: первый ярус: *P. abies* – 80 % в насаждении, возраст – 110 лет, высота – 30 м, диаметр – 40 см, полнота – 0.6, класс бонитета – I, запас – 391 м³/га; *P. sylvestris* – 10 % в насаждении, возраст – 110 лет, высота – 26 м, диаметр – 38 см, полнота – 0.6, класс бонитета – II, запас – 30 м³/га; *Abies alba* Mill. – 10 %, возраст – 110 лет, высота – 30 м, диаметр – 40 см, полнота – 0.6, класс бонитета – II. Единично встречаются *Pinus peuce* Grsb. и *Fagus sylvatica* L. – возраст 110 лет. Второй ярус – подрост *A. alba* (70 %, возраст – 15 лет, высота – 2 м, полнота – 0.3); подрост *P. abies* (20 %) и *F. sylvatica* (10 %). Единично встречаются *P. sylvestris*, *P. peuce* и *Sorbus aucuparia* L.

Исследованные насаждения *P. abies* – семенные, естественные, являются охраняемыми в качестве семенных баз, что оказалось

решающим фактором для их сохранения до настоящего времени. Природные местообитания этих насаждений включены в новое издание Красной книги Республики Болгарии, т. 3. Природные местообитания (Biserkov et al., 2011; <http://e-ecodb.bas.bg/rdb/bg/vol3/texts.html/>) – Еловые леса (34G3) – EUNIS: G3.1E Southern European [*Picea abies*] forests; PAL. CLASS.: 42.24 Southern European Norway spruce forests; HD 92/43: 9410 Acidophilous *Picea* forests of the montane to alpine levels (*Vaccinio-Piceetea*) с категорией «под потенциальной угрозой» [NT – A1, 2 B1 C3 D1 E1 F1 G1 H1 I L3]. Они также находятся на территории охраняемых зон, расположенных в Европейской экологической сети Natura 2000, под шифрами BG 0001030 Западные Родопы, BG 0000495 Рила и BG 0000209 Пирин. Эти местообитания охраняются в соответствии с Законом о биоразнообразии (Закон..., 2002) и Законом об изменении и дополнении Закона о биоразнообразии (Закон за изменение..., 2007) и находятся под строгой охраной Бернской конвенции (Convention..., 1979) и Директивы 92/43ЕС о местообитаниях (Council Directive..., 1992). На рис. 2 представлены фотографии изученных происхождений *P. abies* в Рило-Родопском горном регионе.

Семена собирали в 2008 г. не менее чем с 10 деревьев в каждом из четырех происхождений *P. abies* и проращивали на влажной фильтровальной бумаге при 24 °С. Проростки семян с корешками длиной 1–2 см подвергали предобработке 1%-м раствором колхицина в течение 4–6 ч при 24 °С, фиксировали в смеси чистого этилового спирта/ледяной уксусной

кислоты и хранили при $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Образцы окрашивали 1%-м раствором ацетогематоксилина. Для изучения использовали клетки кончиков корневых меристем. Давленные препараты готовили стандартным способом: после окрашивания кончики корешков раздавливали в капле 60%-го раствора хлоралгидрата. Исследование числа хромосом и хромосомных перестроек осуществляли в метафазных клетках с полным набором и хорошим разбросом хромосом. Препараты просматривали и фотографировали в масляной иммерсионной системе под микроскопом AxioStar-plus (Carl Zeiss) с системой формирования изображений AxioVision. Всего проанализировано 55 проростков и 340 метафазных клеток.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что диплоидный набор *P. abies* из четырех происхождений (лесхозы «Гърмен», «Елешница», «Добриниште», «Якоруда») Рило-Родопского горного района Болгарии включает 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$). В результате изучения числа хромосом *P. abies* в Болгарии ранее выявлено, что в диплоидном наборе данного вида из горных массивов Западные Родопы (местность Беглика) и Витоша (местность Меча поляна) также содержится 24 хромосомы (Ivanova et al., 2005; Petrova et al., 2006). Проведенные исследо-

вания числа хромосом *P. abies* из различных происхождений в Эстонии, Литве, Румынии, Чехии и Канаде позволили установить, что данный вид является стабильным диплоидом с числом хромосом, равным $2n = 24$ (Terasmaa, 1971; Габрилавичюс, 1972; Pravdin et al., 1976; Nkongolo, 1999).

В семенном потомстве всех четырех изученных нами происхождений *P. abies* в Рило-Родопском районе обнаружена миксоплоидия – наличие в одном проростке как диплоидных, так и полиплоидных клеток. Отдельные метафазные клетки в проростках имеют триплоидные ($2n = 3x = 36$) или тетраплоидные ($2n = 4x = 48$) наборы хромосом, в то время как остальные клетки содержат диплоидное число хромосом ($2n = 2x = 24$). Встречаемость миксоплоидных проростков высокая (табл. 1).

Известно, что у хвойных миксоплоиды нестабильны и могут обеспечивать генетический материал для хромосомных перестроек, в результате которых возникают новые генотипы и в отдельных случаях – виды (Ahuja, 2005). Показано, что миксоплоидия в популяциях хвойных может быть сопряжена с их формовой поливариантностью (Sedelnikova et al., 2011). Приводятся данные о том, что миксоплоидия обеспечивает устойчивость хвойных к экстремальным условиям среды (Муратова, Круклис, 1982). Наличие миксоплоидов среди

Таблица 1. Изменчивость числа хромосом в проростках *Picea abies* из Западных Родоп (Болгария)

Хромосомный набор	Количество проростков, шт. / %			
	«Гърмен»	«Елешница»	«Якоруда»	«Добриниште»
$2n = 24$	6/20.0	9/60.0	–	4/57.1
$2n = 24; 24 + 1В$	1/3.3	–	–	–
$2n = 24 + 1В$	8/26.7	2/13.3	–	–
$2n = 24 + 2В$	2/6.7	–	–	–
$2n = 24 + 1В; 24 + 2В$	2/6.7	1/6.7	–	–
$2n = 24 + 1В; 24 + 3В$	1/3.3	–	–	–
$2n = 24 + 2В; 24 + 4В$	1/3.3	–	–	–
$2n = 24 + 1В; 24 + 2В; 24 + 4В$	1/3.3	–	–	–
$2n = 24 + 1В; 24; 36$	2/6.7	–	–	–
$2n = 24 + 1В; 48$	2/6.7	–	–	–
$2n = 24; 48$	3/10.0	2/13.3	–	2/28.6
$2n = 24; 36; 48$	1/3.3	1/6.7	1/33.3	1/14.3
$2n = 24; 36$	–	–	2/66.7	–
Всего	30/100	15/100	3/100	7/100

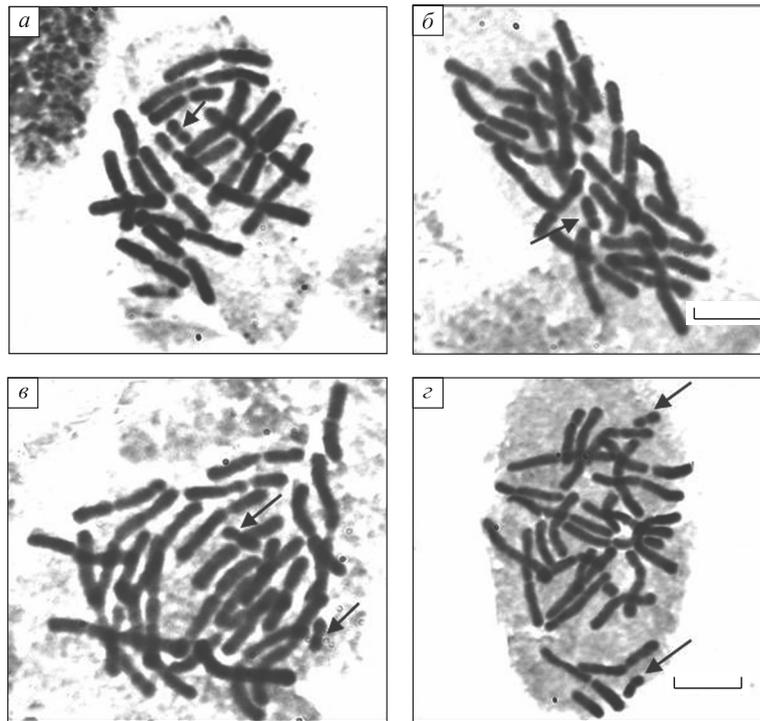


Рис. 3. Метафазные клетки с В-хромосомами у *Picea abies* в происхождениях из лесхозов «Елешница» и «Гърмен»: а, б – $2n = 24 + 1B$; в, з – $2n = 24 + 2B$. В-хромосомы указаны стрелками. Масштабная линейка – 10 мкм.

отдельных деревьев *P. abies* и их семенного потомства описано для происхождений этого вида из Швеции, Чехии и Франции (Kiellander, 1950; Седельникова и др., 2005, 2008). В популяциях близкородственного вида – ели сибирской *Picea obovata* Ledeb., произрастающих в экстремальных экотопах (болотах) Западной Сибири и в условиях резко континентального климата Восточной Сибири, также выявлена миксоплоидия. Изменчивость числа хромосом типа миксоплоидии обнаружена в семенном потомстве деревьев ели Шренка *Picea schrenkiana* Fisch. et C. A. Mey. из горного массива Кульбастау (Карпюк и др., 2009).

У *P. abies* из происхождений лесхозов «Гърмен» и «Елешница» впервые для данного вида нами описаны добавочные, или В-хромосомы (Пименов и др., 2012; Tashev et al., 2014). Микрофотографии метафазных клеток *P. abies*, содержащих В-хромосомы, приведены на рис. 3.

Наличие В-хромосом и их число в проростках в популяциях *P. abies* из лесхозов «Гърмен» и «Елешница» варьируют (см. табл. 1). Проростки из популяции *P. abies* лесхоза «Елешница» содержат 0–2 В-хромосомы,

лесхоза «Гърмен» – 0–4 В-хромосомы. Кроме того, популяция *P. abies* из лесхоза «Гърмен» характеризуется более высокими значениями числа и встречаемости В-хромосом в проростках. У проростков с добавочными хромосомами наиболее часто встречались клетки с одной В-хромосомой ($2n = 24 + 1B$), реже – с двумя В-хромосомами ($2n = 24 + 2B$), с наименьшей частотой встречались клетки с тремя ($2n = 24 + 3B$) и четырьмя ($2n = 24 + 4B$) В-хромосомами. В отдельных случаях число В-хромосом варьировало в одном и том же проростке. В некоторых проростках, содержащих В-хромосомы, одновременно наблюдались три- и тетраплоидные клетки (см. табл. 1).

У *P. abies* из происхождений лесхозов «Якоруда» и «Добриниште» В-хромосомы не выявлены.

Известно, что В-хромосомы растений представляют собой необязательные сверхкомплектные хромосомы меньших по сравнению с А-хромосомами размеров, встречающиеся в популяциях различных систематических групп только у отдельных особей и имеющие менделевский характер наследования (Jones, 2012). Среди хвойных В-хромосомы наиболее

широко распространены у видов рода *Picea* A. Dietr. (Ель), причем впервые они обнаружены почти одновременно у ели ситхинской *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. и ели сибирской (Круклис, 1971; Moir, Fox, 1972). К настоящему времени В-хромосомы выявлены у 18 видов рода *Picea*.

В соответствии с полученными ранее данными о числе В-хромосом у видов ели наибольшее отмечено у ели сизой *Picea glauca* (Moench) Voss – до 6, у ели Глена *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. и ели ситхинской – до 5, а также у ели сибирской – до 4, однако особи более чем с одной–двумя В-хромосомами встречаются очень редко (Moir, Fox, 1977; Teoh, Rees, 1977; Kean et al., 1982; Брока, 1990). Возможно, это связано с тем, что фенотипические эффекты большого числа В-хромосом могут быть неблагоприятными: у особей *P. obovata*, содержащих 3–4 В-хромосомы, выявлена низкая фертильность пыльцы (Брока, 1990). У деревьев *P. sitchensis* по мере возрастания числа В-хромосом наблюдалось прогрессирующее замедление развития женской генеративной сферы (Kean et al., 1982). В то же время, по некоторым данным, наличие В-хромосом может иметь определенное положительное значение. Так, у семян *P. glauca* и *P. obovata* с В-хромосомами ускоряется процесс прорастания (Teoh, Rees, 1977; Муратова, Владимирова, 2001). Семена *P. abies* с В-хромосомами из происхождений в лесхозах «Гърмен» и «Елешница» также прорастали на 3–4 дня быстрее, чем семена без них (Tashev et al., 2014).

В-хромосомы, вероятно, могут влиять на адаптивный потенциал особей, который про-

является ростом уровня изменчивости генома и повышением полиморфизма популяции (Кунах, 2010; Борисов, 2013). Накапливаются данные о том, что у видов рода *Picea* распространение и встречаемость В-хромосом связаны с флуктуациями факторов среды. Так, северная граница распространения В-хромосом у *P. sitchensis* в Северной Америке совпадает с границей залегания вечной мерзлоты, а наибольшая их встречаемость характерна для территорий с низким количеством осадков и высокой инсоляцией (Moir, Fox, 1977). Для *P. glauca* из регионов Северной Америки наблюдается снижение встречаемости В-хромосом с востока на запад. Такая вариативность рассматривается как адаптивная, являющаяся причиной неодинаковой выживаемости растений, содержащих и не содержащих В-хромосомы, в различных условиях среды (Teoh, Rees, 1977). Максимальная встречаемость и наибольшее число В-хромосом наблюдаются в популяциях *P. obovata* из восточной части ареала, особенно из регионов с суровым климатом – Центральной и Восточной Сибири (Брока, 1990; Муратова, 2000; Муратова, Владимирова, 2001). Появление В-хромосом в популяциях *P. obovata* отмечено в экстремальных условиях произрастания на болотах Западной Сибири, в популяциях ели Шренка *Picea schrenkiana* Fisch. et C. A. Mey. в горах Кунгей Алатау (Седельникова и др., 2004; Карпюк и др., 2009).

В табл. 2 приведены результаты исследования распределения метафазных клеток по числу хромосом в популяциях *P. abies* из лесхозов «Гърмен», «Елешница», «Добриниште» и «Якоруда». Преимущественно диплоидные

Таблица 2. Распределение метафазных клеток по числу хромосом в проростках *Picea abies* из Западных Родоп (Болгария)

Хромосомный набор	Количество клеток, шт./%			
	«Гърмен»	«Елешница»	«Якоруда»	«Добриниште»
2n = 24	75/39.9	51/71.8	28/82.4	42/89.4
2n = 36	4/2.1	1/1.4	3/8.8	1/2.1
2n = 48	12/6.4	4/5.6	3/8.8	4/8.5
2n = 24 + 1В	61/32.5	14/19.7	–	–
2n = 24 + 2В	28/14.9	1/1.4	–	–
2n = 24 + 3В	1/0.5	–	–	–
2n = 24 + 4В	7/3.7	–	–	–
Всего	188/100	71/100	34/100	47/100

($2n = 24$) клетки, частота встречаемости которых составляет 71–90 %, выявляются в семенном потомстве деревьев из лесхозов «Елешница», «Добриниште» и «Якоруда», в то время как в потомстве деревьев из лесхоза «Гърмен» клетки с диплоидным набором хромосом составляют всего около 40 %. Тетраплоидные ($2n = 48$) клетки в исследованных популяциях *P. abies* встречаются чаще, чем триплоидные ($2n = 36$). Среди хромосомных наборов с добавочными хромосомами с высокой частотой встречаются клетки с одной В-хромосомой ($2n = 24 + 1В$), составляющие третью часть всех клеток в семенном потомстве деревьев в лесхозе «Гърмен» и пятую часть – в лесхозе «Елешница». Доля клеток с двумя В-хромосомами ($2n = 24 + 2В$) ниже – от 1.4 до 15 %. Клетки с тремя ($2n = 24 + 3В$) и четырьмя ($2n = 24 + 4В$) добавочными хромосомами встречаются только в популяции *P. abies* из лесхоза «Гърмен» с частотой, не превышающей 3.8 %.

В метафазных клетках исследованных происхождения *P. abies* в Рило-Родопском районе выявлены хромосомные перестройки, представленные фрагментами и кольцевыми хромосомами. Частота встречаемости клеток с хромосомными нарушениями в проростках ели из лесхоза «Гърмен» составляет 3.6 %, «Елешница» – 8.0 %, лесхоза «Добриниште» – 4.3 %. В семенном потомстве деревьев из лесхоза «Якоруда» хромосомные перестройки не выявлены, что, возможно, связано с малой выборкой исследованных семян. По имеющимся данным, в популяциях других видов рода *Picea* – *P. obovata*, *P. glehnii*, *P. shrenkiana*, ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch ex Carr. также обнаружены хромосомные перестройки, увеличение встречаемости которых наблюдалось в экстремальных лесорастительных условиях (Muratova, Sedelnikova, 2000; Муратова, 2000; Седельникова и др., 2004; Карпюк и др., 2009).

Можно предположить, что высокая доля миксоплоидов, наличие В-хромосом и хромосомных перестроек в семенном потомстве *P. abies* из Рило-Родопского региона связаны не только с выраженным фенотипическим разнообразием деревьев, но и с их адаптацией к экстремальным условиям произрастания в высокогорье на южной границе видовой ареала. Значимой причиной может являться и тот

факт, что район произрастания исследованных местообитаний *P. abies* расположен в зоне повышенной естественной радиоактивности и подвержен значительному антропогенному воздействию уранодобывающей промышленности. Исследования показали, что на территории Государственного лесного хозяйства «Елешница» в почве увеличены концентрации естественных радионуклидов U238 и Ra226 и повышена бета-активность, являющаяся эманацией Rn222 из устьев горных отвалов и от горных пород, формирующих окружающие склоны (Петрова, Николов, 1994; Табаков и др., 2011).

В последние годы получены сходные данные о влиянии антропогенных факторов (в частности, сброса высокотоксичного компонента ракетного топлива (гептила) в Горном Алтае и отходов ядерно-химического производства в окрестностях г. Железногорска Красноярского края, где расположен горно-химический комбинат) на «взрывной» рост числа В-хромосом в популяциях мелких млекопитающих (Borisov, Muratova, 2010; Борисов, 2013). Среди видов хвойных В-хромосомы, а также хромосомные мутации выявлены в семенном потомстве популяций *P. sylvestris*, произрастающих на территории так называемого «уральского ядерного следа», лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. из районов, подверженных интенсивным техногенным выбросам, в окрестностях г. Норильска (Красноярский край) и пос. Туим (Республика Хакасия), а также в насаждениях *P. glauca* и *P. obovata*, испытывающих влияние промышленных и автотранспортных эмиссий, в городах Воронеже и Красноярске (Буторина и др., 1979; Буторина, Богданова, 2001; Муратова, Владимирова, 2005; Сизых и др., 2006; Седельникова, Пименов, 2007).

ВЫВОДЫ

Проведенное сравнительное исследование числа хромосом и хромосомных перестроек в четырех происхождениях *P. abies* в Рило-Родопском горном регионе Болгарии позволило сделать следующие выводы:

1. Диплоидный набор *P. abies* из четырех происхождений (лесхозы «Гърмен», «Елешница», «Добриниште», «Якоруда») включает 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$).

2. В семенном потомстве деревьев *P. abies*, произрастающих на территориях лесхозов «Гърмен», «Елешница», «Добриниште», «Якоруда», выявлена миксоплоидия ($2n = 24, 36; 2n = 24, 48; 2n = 24, 36, 48$).

3. В метафазных клетках семенного потомства деревьев *P. abies* из лесхозов «Гърмен» и «Елешница» обнаружены В-хромосомы ($2n = 24 + 1-4В$), в то время как в потомстве деревьев из лесхозов «Добриниште», «Якоруда» они не выявлены.

4. В семенном потомстве деревьев *P. abies* из лесхозов «Гърмен», «Елешница» и «Добриниште» найдены хромосомные перестройки.

5. Нарушение числа хромосом (миксоплоидия), появление В-хромосом и хромосомные перестройки в семенном потомстве *P. abies* в Рило-Родопском горном регионе Болгарии могут быть связаны с адаптацией популяций данного вида, произрастающих в высокогорье на южной границе ареала в зоне естественной радиоактивности и антропогенного воздействия уранодобывающей промышленности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров А. Х. Изучавания върху формового разнообразие на смърча (*Picea excelsa* Link.) в централни Родопи. Акад. на селскостопанските науки: автореф. канд. дис. София: Ин-т за гората, 1966. 34 с.

Александров А. Х. Изменчивость ели (*Picea abies* (L.) Karst.) в Болгарии по форме чешуй // Горскостоп. Наука. 1984. Т. 21. № 6. С. 3–11.

Александров А., Попов П. Фенотипическое положение ели в Рило-Родопском районе Болгарии в видовом комплексе ели европейской и сибирской // Наука за гората. 2009. Кн. 2. Forest Science. № 2. С. 3–18.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 180 с.

Борисов Ю. М. В-хромосомы и пластичность вида // Экологическая генетика. 2013. Т. XI. № 2. С. 73–83.

Брока М. В. В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига, 1990. С. 105–117.

Буторина А. К., Богданова Е. В. Адаптивное значение и возможное происхождение

В-хромосом у ели колючей // Цитология. 2001. Т. 43. № 8. С. 809–814.

Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // ДАН СССР. 1979. Т. 248. № 4. С. 977–979.

Габрилавичюс Р. Б. Кариологическое исследование ели обыкновенной в Литовской ССР // Лесоведение. 1972. № 2. С. 76–78.

Дакев Т. О росте еловых саженцев на разном уровне моря, выращиваемых в питомниках на разном уровне моря // Горскостоп. Наука. 1969. Т. 6. № 3. С. 19–25.

Закон за биологичното разнообразие. ДВ, бр. 77/2002 г. С. 9–42. <http://lex.bg/laws/ldoc/2135456926>

Закон за изменение и допълнение на Закона за биологичното разнообразие. ДВ, бр. 94/2007 г. С. 2–44. <http://lex.bg/laws/ldoc/2135456926>

Карпюк Т. В., Муратова Е. Н., Владимирова О. С., Седельникова Т. С. Кариологический анализ ели Шренка // Лесоведение. 2009. № 1. С. 52–58.

Круклис М. В. Добавочные хромосомы у голосеменных (на примере *Picea obovata* Ledeb.) // ДАН СССР. 1971. Т. 196. № 5. С. 1213–1216.

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.

Муратова Е. Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи совр. биол. 2000. Т. 120. № 5. С. 452–465.

Муратова Е. Н., Владимирова О. С. Добавочные хромосомы кариотипа ели сибирской *P. obovata* // Цитол. и генет. 2001. № 4. С. 38–44.

Муратова Е. Н., Владимирова О. С. Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях антропогенного загрязнения г. Красноярска // Экол. генет. 2005. Т. III. № 1. С. 18–23.

Муратова Е. Н., Круклис М. В. Полиплоидия, анеуплоидия и гаплоидия у голосеменных растений // Цитол. и генет. 1982. № 6. С. 56–66.

Петрова Р., Николов П. Почвени и радио-екологични проучвания в района на село

- Елешница във връзка с рекултивацията на насипища от уранодобивната промишленост // Наука за гората. 1994. № 2. С. 47–57.
- Пименов А. В., Седельникова Т. С., Ташев А. Н. Числа хромосом видов *Pinaceae* в Болгарии // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 9. С. 1238–1241.
- Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с.
- 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. 2004. Т. 89. № 5. С. 718–733.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Хромосомные мутации у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Таймыре // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 244–247.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Вараксин Г. С., Янковска В. Числа хромосом некоторых видов хвойных // Ботан. журн. 2005. Т. 90. № 10. С. 1611–1612.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Онучин А. А., Янковска В. Числа хромосом некоторых видов хвойных в дендрариях и парковых насаждениях // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 157–158.
- Сизых О. А., Квитко О. В., Муратова Е. Н., Тихонова И. В. Формовое разнообразие и кариологические особенности лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) юга Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2006. Т. XXIII. № 2. С. 202–210.
- Стефанов Д. Результаты некоторых исследований шишек и семян ели // Горско стопанство. 1969. Т. 25. № 9. С. 42–49.
- Събев Л., Станев С. Климатичните райони на България и техният климат. София: Земиздат, 1963. 184 с.
- Табаков Б., Петрова Р., Колев Е., Фивек М. Оценка на екологичния риск – основно средство при избор на решения за опазване на околната среда при управление на минните отпадъци // Proc. Int. Sci. Techn. Conf. «Ecology Problems in Mineral Raw – Material Branch», 28 Aug. – 1 Sept., 2011, Varna, Bulgaria. P. 201–208.
- Ahuja M. R. Polyploidy in gymnosperms: revisited // Silv. Genet. 2005. V. 54. N. 2. P. 59–69.
- Biserkov V. et al. Red Data Book of the Republic of Bulgaria. V. 3. Natural Habitats. IBEI – BAS & MOEW, Sofia. 2011. P. 285–286. <http://e-codb.bas.bg/rdb/bg/vol3/texts.html>.
- Borisov Yu. M., Muratova E. N. Population mobility of animal and plant B-chromosomes in regions subject to technogenic impact // J. Sib. Fed. Univ. Ser. Biol. 2010. V. 2. N. 3. P. 146–158.
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Appendix I. 1979. <http://conventions.coe.int/Treaty/en/Treaties/Html/104.htm>
- Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the Conservation of Natural Habitats and Wild Fauna and Flora. <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:31992L0043>
- Fukarek P. Die Fichte und die Fichtenwälder an ihren südlichen Arealgrenzen in der Balkanländer // Rad. Akad. nauka i umjetn. BiH. Od. Prirod. I mat. Sarajevo: Nauka, 1970. Bd. 39 (I). P. 147–174.
- Ivanova D., Vladimirov V., Stanimirova P. Reports (1445–1456) // Mediterranean chromosome number reports / Eds. Kamari, Blanché and Garbari // Fl. Medit. 2005. V. 15. P. 719–728.
- Jones R. N. B chromosomes in plants // Plant Biosyst. 2012. V. 146. N. 3. P. 727–737.
- Kean V. M., Fox D. P., Faulkner R. The accumulation mechanism of the supernumerary (B-) chromosome in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and the effect of this chromosome on male and female flowering // Silvae Genet. 1982. V. 31 N. 4. P. 126–131.
- Kiellander C. L. Polyploidy in *Picea abies* // Hereditas. 1950. V. 36. N. 3. P. 513–516.
- Moir R. B., Fox D. P. Supernumerary chromosomes in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // Silvae Genet. 1972. V. 21. N. 5. P. 182–186.
- Moir R. B., Fox D. P. Supernumerary chromosome distribution in provenances of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // Silvae Genet. 1977. V. 26. N. 1. P. 26–33.
- Muratova E. N., Sedelnikova T. S. Karyotypic variability and anomalies in populations of conifers from Siberia and the Far East // Cytogenetic studies of forest trees and shrubs – review, present status, and outlook on the future / Eds. Guttenberger, Borzan, Schlarbaum and Hartman. Special Issue of the Forest Genetics. Zloven, Slovakia: Arbora Publ., 2000. P. 129–141.

- Nkongolo K. K.* RAPD and cytological analyses of *Picea* ssp. from different provenances: genomic relationships among taxa // *Hereditas*. 1999. V. 130. N. 2. P. 137–144.
- Petrova A., Zieliński J., Natcheva R.* Reports (1584-1603) // *Mediterranean chromosome number reports* / Eds. Kamari, Blanché and Garbari // *Fl. Medit.* 2006. V. 16. P. 431–442.
- 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. V. 25. N. 3/4. P. 89–95.
- 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.
- Tashev A. N., Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V.* Supernumerary (B) chromosomes in populations of *Picea abies* (L.) H. Karst. from Western Rhodopes (Bulgaria) // *Cytol. Genet.* 2014. V. 48. N. 3. P. 160–165.
- Teoh S. B., Rees H.* B-chromosomes in white spruce // *Proc. Royal Soc. London.* 1977. V. 198. N. 1133. P. 325–344.
- Terasmaa T.* Karyotype analysis of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. // *Silvae Genet.* 1971. V. 20. N. 5/6. P. 179–182.

Number of Chromosomes and Chromosome Rearrangement of Norway Spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in the Forests of Rilo-Rhodope Mountain in Bulgaria

A. N. Tashev¹, T. S. Sedel'nikova², A. V. Pimenov²

¹ *University of Forestry*

Kliment Ohridski Blvd., 10, Sofia, 1797 Republic of Bulgaria

² *V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch*

Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: atashev@mail.bg, tss@ksc.krasn.ru, pimenov@ksc.krasn.ru

Comparative investigations of chromosome numbers and chromosome rearrangements in populations of Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) growing in the territory of State Forest Service «Garmen», «Eleshnitsa», «Yakoruda», «Dobrinishte» in Rila-Rhodope mountain region (Bulgaria). Populations are located at the southern border of species range, and protected according to Bern Convention and EC Habitat Directive 92/43. It was found that diploid set of seed progeny of *P. abies* from the 4 populations studied includes 24 chromosomes ($2n = 2x = 24$). Mixoploidy ($2n = 24, 36; 2n = 24, 48; 2n = 24, 36, 48$) was detected in some germinating seeds of all studied populations of *P. abies*. Metaphase cells of germinating seeds of *P. abies* from State Forest Service «Garmen» and «Eleshnitsa» contain supernumerary, or B-chromosomes, while the variability of their number and occurrence was observed. In cells of germinating seeds of *P. abies* from State Forest Service «Yakoruda», «Dobrinishte», B-chromosomes are not revealed. Some chromosome rearrangements such as fragments and ring chromosomes were revealed in metaphase cells of *P. abies* from populations of «Garmen», «Eleshnitsa» and «Dobrinishte». Probably occurrence of mixoploids, B chromosomes and chromosome rearrangements in *P. abies* populations growing in Rila-Rhodope mountain region is connected with adaptation of trees to the extreme environmental conditions and such a serious factor that presently forests in the studied region located in the zone of natural radioactivity and in the past, the region of study was subjected to substantial anthropogenic pressure due to uranium extraction industry.

Keywords: *Picea abies*, chromosome numbers, B-chromosomes, chromosome rearrangements, Bulgaria.

How to cite: *Tashev A. N.¹, Sedel'nikova T. S.², Pimenov A. V.² Number of chromosomes and chromosome rearrangement of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in the forests of Rilo-Rhodope mountain in Bulgaria // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 5: 77–86 (in Russian with English abstract).*