

УДК 630*2:674.032.477.624.2+575.174.015.3

О.С. Барзут, М.В. Сурсо

Поморский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Институт экологических проблем Севера УрО РАН

Барзут Оксана Степановна родилась в 1967 г., окончила в 1989 г. Архангельский лесотехнический институт, кандидат сельскохозяйственных наук, старший преподаватель кафедры географии и геоэкологии Поморского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Имеет около 20 печатных работ в области исследования морфологии и экологии можжевельника обыкновенного.

E-mail: Barzut@agtu.ru

Сурсо Михаил Вольдемарович родился в 1961 г., окончил в 1983 г. Архангельский лесотехнический институт, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической биологии Института экологических проблем Севера УрО РАН. Имеет около 50 печатных работ в области исследования эмбриологии голосеменных и генетики популяций.

E-mail: surso@iepn.ru



ДРЕВОВИДНЫЙ МОЖЖЕВЕЛЬНИК НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ*

Приведены результаты изучения редкой древовидной формы можжевельника обыкновенного на Европейском Севере России. Дано морфометрическое описание растения и высказано предположение о природе данного явления.

Ключевые слова: можжевельник обыкновенный, древовидная форма, биометрические показатели, прирост, аллозимный полиморфизм.

Общие описания внешнего облика и хода роста древовидной формы можжевельника обыкновенного в литературе представлены единично [3, 5, 6]. Вероятнее всего, признак древовидной формы контролируется редкими рецессивными генами. Поскольку у можжевельников гейтоногамия исключена конституционно, для проявления признака в фенотипе теоретически необходимо наличие хотя бы одного такого гомологического аллеля в гено- типе как материнского, так и отцовского индивидуумов. Пыльца у можже- вельников, лишенная воздушных мешков, не может разлетаться слишком далеко, и вероятность успешного опыления уменьшается в геометрической прогрессии с удалением модулятора пыльцы от реципиента. Получить диплоид с двумя редкими рецессивными аллелями одного гена можно в случае произрастания двух разнополых особей, несущих такие аллели, в не- посредственной близости друг от друга. Вероятность такого события во много раз ниже по сравнению с частотой встречаемости данного аллеля в по- пуляции. Кроме того, необходимо, чтобы потенциальные родители, пережив цепь событий в ювенильном возрасте, преодолев всевозможные риски, благо- получно достигли зрелости и, возможно, при благоприятном стечении ряда обстоятельств сформировали полноценные генеративные органы с жизнеспособными гаметам. Только после этого, спустя долгие годы, вокруг роди-

* Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 09-04-00371-а.

тельской пары может появиться компактная группа особей с заданным генотипом признаком, если, конечно, условия произрастания позволят ей реализовать свой потенциал. Очевидно, что все древовидные особи в такой группе будут *de facto* являться родными братьями и сестрами, или их потомками. Если допустить почти невероятный случай совместного произрастания трех родительских особей, имеющих в генотипе рецессивный ген (гены) древовидности (две женские особи и одна мужская, или наоборот), то все произведенное ими потомство будет либо такими же полноценными сибсами, либо полусибсами. Несмотря на кажущуюся простоту проверки исходного предположения, его доказательство представляет значительные экспериментальные трудности, поскольку процессы роста и дифференциации сложного многоклеточного индивидуума являются продуктом реализации деятельности не одного, но многих генов, а также взаимодействия генотипа и среды обитания. Поэтому в настоящем исследовании делается лишь попытка приблизиться к решению одной из загадок, предложенных природой.

Можжевельники (обыкновенный, сибирский и их спонтанные гибриды) с разной степенью выраженности древовидной формы в границах своего ареала распространены почти повсеместно на территории Европейского Севера России. Однако типичные взрослые древовидные особи встречаются крайне редко.

Участок древовидных можжевельников обследован на территории Плесецкого района Архангельской области (средняя подзона тайги). Растения здесь произрастают компактными группами на пологих склонах с проточным увлажнением на месте старой вырубki. Тип леса до рубки древостоя – ельник травяно-сфагновый. Почва – торфяно-глеявая низинная на песке. На высокую трофность почвы указывают ее генетические горизонты, характеризующиеся средней и сильной степенью разложения торфа, наличием гумусового горизонта, встречаемостью углей до 31 см по глубине профиля. Проточный характер увлажнения, обогащение почвы зольными элементами после пожаров, наличие карбонатов в нижних минеральных горизонтах обусловили здесь богатое видовое разнообразие растений напочвенного покрова и подлесочных пород.

Биометрические показатели можжевельников древовидной формы, достигших на высоте груди диаметра 5 см и более, по высоте и диаметру определены для живых и сухостойных растений, а по всем другим параметрам только для живых (табл. 1). Все учтенные растения распределились по 2-сантиметровым ступеням толщины от 6 до 24 см. Средняя высота можжевельника составила $7,6 \pm 0,4$ м (максимальная 13,3 м у растения с диаметром 18 см). Средний диаметр $10,7 \pm 0,7$ см (максимальный 23,0 см у растения высотой 8,8 м). Связь между диаметром ствола и высотой очень тесная ($r = 0,897$). Возраст растений, установленный по спилам сухостойных деревьев и кернам, колеблется от 35 до 156 лет (средний 94 года), что свидетельствует о разновозрастной структуре данного сообщества.

Таблица 1

Биометрические показатели можжевельника обыкновенного

Ступень толщины, см	Высота, м	Диаметр кроны, м	Протяженность кроны		Высота прикрепления первой ветви, см	
			абсолютная, м	относительная, %	сухой	живой
6	5,1	1,3	3,7	77,5	40	236
8	6,5	2,1	3,8	56,8	58	233
10	7,0	2,0	5,3	72,1	60	290
12	8,8	2,5	7,3	82,8	44	239
14	9,3	1,9	6,7	73,9	37	224
18	11,8	2,6	1,9	14,0	180	700
24	8,8	3,9	7,0	80,0	42	220

Текущий средний прирост по высоте можжевельника (см в год) имеет следующие значения по возрастным периодам (лет):

≤ 30	12,6	60...70	7,1	100...110	4,8
30...40	16,3	70...80	6,9	110...120	3,7
40...50	6,8	80...90	6,4	120...130	2,3
50...60	7,0	90...100	5,7	130...140	0,6

Анализ динамики хода роста свидетельствует о цикличности его интенсивности. Наиболее интенсивный линейный прирост наблюдается у деревьев до 40 лет, максимальный в 30...40 лет (в среднем 16,3 см в год). У 40–90-летних растений прирост снижается более чем в два раза, но отличается стабильностью (от 6,4 до 7,1 см в год). С достижением 90–100-летнего возраста нарастание верхушечного побега заметно замедляется (менее 5,7 см в год).

Ход роста можжевельников древовидной формы по высоте и диаметру изучали Д.Н. Данилов в Республике Марий Эл [2], А.П. Шиманюк и Л.М. Перелыгин [5] в Костромской области, А.П. Шиманюк и В.А. Жанет [6] в Нижегородской области. Исследованные нами экземпляры, произрастающие значительно севернее, не уступают по темпам роста особям из указанных регионов.

А.П. Шиманюк и Л.М. Перелыгин [5] указывают на максимальный текущий прирост по высоте и диаметру у растений в возрасте до 50 лет, при этом средний прирост в высоту составляет около 12,9 см, что ниже полученных нами значений. Радиальный прирост с возрастом равномерно увеличивается. Зависимость между высотой деревьев и возрастом аппроксимируется уравнением параболы третьего порядка: $y = -0,0004x^3 + 0,0738x^2 + 2,5653x + 243,8$, а между диаметром и возрастом подчиняется линейной функции: $y = 0,0959x + 2,0839$.

Форма ствола у всех растений строго прямая (рис. 1, 2). Интересен тип ветвления и угол прикрепления ветвей, которые отходят от ствола под углом 90° или более, как бы прижимаясь к нему снизу. У отдельных деревьев обнаружено спиралевидное расположение ветвей (рис. 3).

Средняя продолжительность жизни хвои у древовидных форм можжевельника ($6,9 \pm 0,2$ лет) чуть выше, чем у кустарниковых, произрастающих в том же районе (от $5,5 \pm 0,1$ до $6,0 \pm 0,2$ лет), и характеризуется низким уров-

нем изменчивости ($CV = 11,8 \%$). Относительная протяженность кроны, как и у кустарниковых форм, в среднем составляет около 80 %. У большинства деревьев (85,4 %) кроны ажурные, но при более плотном стоянии среди елей изреживаются до рыхлых (4,9 %) и легких сквозистых (7,3 %). Лишь 2,4 % растений, произрастающих в основном на более или менее открытых участках, формируют густую крону. У древовидных можжевельников форма кроны несколько иная, чем у кустарниковых в подлеске. У первых наиболее типична конусовидная форма (31,8 %) и ее различные вариации, в основном узкоконусовидная (26,8 %) и ширококонусовидная (2,4 %).



Рис. 1. Прямой угол прикрепления ветвей у можжевельника древовидной формы



Рис. 2. Форма ствола древовидного можжевельника

Яйцевидная (19,5 %) и широкояйцевидная (17,1 %) кроны характерны для молодых растений высотой до 3 м. На данном участке обнаружен экземпляр (женский), резко отличающийся по внешнему виду. Это густоохвоенное деревце с колонновидной формой кроны высотой 3,87 м и диаметром 5,7 см, с мягкой, слегка прижатой к побегам хвоей темно-зеленого цвета. Хвоя всех других можжевельников более длинная и жесткая, сизовато-зеленая, отстоит перпендикулярно побегам, охвоен-



ность которых значительно ниже, чем у колонновидного растения.

Согласно классификации А.И. Колесникова [3], по общему габитусу исследованных древовидных можжевельников выделены три их формы: *Juniperus communis* f. *cracovica* Gord. (краковицкая) – быстрорастущие деревья (95,2 % от всех исследованных); *J. communis* f. *hibernica* Gord. (исландская) – экземпляры с густой колонновидной кроной и менее колючей хвоей (2,4 %); *J. communis* f. *suecica* Loud. Ait. (шведская) – деревья менее интенсивного роста, ширококолонновидной формы, типичные для европейской части России (2,4 %).

Рис. 3. Спиралевидный тип ветвления можжевельника древовидной формы

Все обследованные деревья семенного происхождения. Как и у кустарниковых форм, доминируют стерильные (не плодоносящие) особи. На данном участке соотношение мужских и женских особей одинаково (по 26,8 %), а стерильные составляют большинство – 46,4 %. Характерно, что у женских экземпляров преобладают конусовидная и широкояйцевидная формы кроны (по 36,4 %), а у мужских – конусовидная (54,5 %) и яйцевидная (18,2 %). Стерильные растения чаще имеют узкоконусовидные кроны (47,4 %), хотя и другие формы представлены достаточно широко. Женские особи древовидных можжевельников отличаются крайне низким репродуктивным потенциалом (2...72 шишкочагоды на особь).

Исследованный участок был пройден низовым пожаром неизвестной давности, а также подвергался ветровалу. На момент обследования осталось 41 живое растение (77,4 %), отпад в виде сухостойных деревьев и валежника составил 22,6 % от всех учтенных. Летом 2008 г. много деревьев погибло из-за так называемой зимней засухи 2007/08 гг.

Для изучения аллельного состава генов популяции древовидных можжевельников использовали метод электрофоретического анализа изоферментов. Всего было исследовано 18 ген-ферментных систем: алкогольдегидрогеназа (ADH, 1.1.1.1), α -амилаза (α -AMY, 3.2.1.1), аспартатаминотрансфераза (AAT, 2.6.1.1), глутаматдегидрогеназа (GDH, 1.4.1.2), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (G-6-PD, 1.1.1.49), глюкозофосфатизомеразы (GPI, 5.3.1.9), диафараза (DIA, 1.6.4.3), изоцитратдегидрогеназа (IDH, 1.1.1.42), каталаза (CAT, 1.11.1.6), лейцинаминопептидаза (LAP, 3.4.11.1), малатдегидрогеназа (MDH, 1.1.1.37), малик-энзим (ME, 1.1.1.40), супероксид-дисмутаза (SOD, 1.15.1.1), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD, 1.1.1.44), фосфоглюкомутаза (PGM, 2.7.5.1), фосфоорилаза (PHO, 2.4.1.1), шикиматдегидрогеназа (SkDH, 1.1.1.25), эстераза (EST, 3.1.1.1).

Анализ выполнен с использованием соматических тканей (хвои), имеющих материнский диплотип. Гомогенизация проведена в стеклянных гомогенизаторах на льду. Состав экстрагирующего буфера зависел от выявляемых ферментов и обычно представлял собой гелевый буфер или 0,05М трис-НСl буфер, рН 8,0, в которые добавляли 0,00363М дитиотрейтола для защиты SH-групп ферментов, 0,00318М аскорбиновой кислоты, 0,5814М сахарозы, 0,000456М динатриевой соли ЭДТА для связывания ионов двухвалентных металлов [4]. Для нейтрализации фенолов в состав буфера вво-

дили небольшое количество поливинилпирролидона. Объем экстрагирующего и навеска хвои для анализа каждого индивидуума были постоянными. Гомогенаты оставляли на ночную экстракцию в холодильнике. Для электрофореза использовали супернатанты, полученные в результате центрифугирования при 8000 об/мин в течение 20 мин. Их хранение допускалось при $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ не более 7 дн., при $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ не более 1 мес. Перед электрофорезом супернатанты (гомогенаты) разбавляли в соотношении 1:1 60 %-м забуференным раствором сахарозы, слегка подкрашенным БФС.

Электрофорез проводили в камерах с вертикальной ориентацией параллельных пластин полиакриламидного геля (ПААГ) конструкции Трувеллера – Нефедова [4]. При использовании трис-глицинового буфера, pH 8,7, применяли методику формирования двухслойного ПААГ (8,0 %-й разделяющий и 2,5 %-й концентрирующий гели), составленную на основе прописи C.R. Shieldes, T.J. Orton и S.W. Stuber [8]. Если использовали трис-ЭДТА-боратный буфер, pH 8,4, электрофоретическое фракционирование проводили в однослойном 8,0 %-м ПААГ. Режимы электрофоретической разгонки для каждого фермента подбирали эмпирически. В качестве источника постоянного тока для электрофореза использовали трансформатор производства СЭЛТА Лтд., программируемый по напряжению, силе тока и мощности, автоматически стабилизирующийся по одному из указанных параметров. Скорость электрофореза определяли визуально по скорости движения полосы БФС. Число треков устанавливали эмпирически, оно зависело от тех ферментов, которые выявлялись при последующем инкубировании гелей.

По окончании электрофореза гелевые пластины помещали в кюветы с инкубирующими растворами, в которых окрашивали на соответствующие ферменты. Для приготовления инкубирующих растворов использовали общеизвестные прописи, данные в обзорах [1, 7, 8]. Основой инкубирующих растворов, компонентов гелей и буферных растворов стали свежие сертифицированные реактивы и препараты производства Sigma-Aldridge, ICN, AppliChem и других фирм. Окрашенные пластины промывали, фиксировали в совместимых фиксаторах и зарисовывали.

Полученные результаты свидетельствуют об аномально низком уровне генетического полиморфизма в микропопуляции древовидных можжевельников. Только для половины исследованных ген-ферментных систем удалось добиться удовлетворительного окрашивания изоферментных фракций при инкубировании гелевых пластин. Из 15 изученных локусов только два (Gdh и Est-A) оказались полиморфными, все остальные – мономорфные. Средняя наблюдаемая гетерозиготность по всем изученным локусам составила всего 3,5 %, среднее число аллелей на локус – 1,1.

Результаты изучения генетического полиморфизма пяти географически изолированных популяций можжевельника (обычной, не древовидной формы) в Архангельской области приведены в табл. 2. Для анализа использовали гаплоидные ткани (эндоспермы), т. е. фактически речь идет о генетической структуре женских субпопуляций можжевельника.

Таблица 2

Генетическая изменчивость можжевельника в природных популяциях

Популяция	Гетерозиготность, %	Среднее число	Коэффициент
-----------	---------------------	---------------	-------------

	наблю- даемая	ожидает- мая	аллелей на локус	инбридинга
Ижма	25,0	44,8	3,0	0,44
Плесецк	31,0	39,9	3,1	0,30
Соловецкие о-ва	17,2	37,9	2,5	0,48
Онега	27,5	40,5	2,9	0,48
Беломорско- Кулойское плато	30,4	28,0	2,3	0,13

Таким образом, можно говорить о гомозиготизации микропопуляций древовидных можжевельников. Очевидно, что природа этого явления кроется в гипертрофированном инцухте, когда на компактной, каким-то образом генетически изолированной территории среди группы индивидуумов в течение длительного времени осуществляется исключительно близкородственное скрещивание. При этом механизмы изоляции могут быть совершенно непредсказуемыми и поэтому требуют отдельного изучения. Вероятнее всего, причина такой изоляции кроется в каких-то особенностях женской или одновременно женской и мужской репродуктивных сфер лузусов, но не исключено, что может быть и иной, совершенно неожиданной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гончаренко, Г.Г. Руководство по исследованию хвойных видов методом электрофоретического анализа изоферментов [Текст] / Г.Г. Гончаренко, В.Е. Падутов, В.В. Потенко. – Гомель, 1989. – 164 с.
2. Данилов, Д.Н. К биологии можжевельника [Текст] / Д.Н. Данилов // Природа и социалистическое хозяйство. Ч. I. – М., 1941. – Т. 8. – С. 363–378.
3. Колесников, А.И. Декоративная дендрология [Текст] / А.И. Колесников. – М., 1974. – 705 с.
4. Трувелер, К.А. Многоцелевой прибор для вертикального электрофореза в параллельных пластинах полиакриламидного геля [Текст] / К.А. Трувелер, Г.Н. Нефедов // Докл. высш. школы. Сер. «Биол. науки». – 1974. – № 9. – С. 137–140.
5. Шиманюк, А.П. Эколого-лесоводственная характеристика и физико-механические свойства древесины можжевельника обыкновенного [Текст] / А.П. Шиманюк, Л.М. Перельгин // Тр. Ин-та леса. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 3. – С. 319–327.
6. Шиманюк, А.П. Ход роста можжевельника обыкновенного [Текст] / А.П. Шиманюк, В.А. Жанет // Работы по лесоведению: тр. Ин-та леса. – 1958. – Т. 37. – С. 163–170.
7. Brewer, C.J. Introduction to isozyme techniques [Text] / C.J. Brewer. – N.Y.; London: Acad. Press., 1970. – 186 p.
8. Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Pt. A [Text] / ed. S.D. Tanksley, T.J. Orton. – Amst.; Oxf.; N.Y., 1983. – 516 p.

Поступила 21.04.09

O.S. Barzut¹, M.V. Surso²

¹Pomor State University named after M.V. Lomonosov

²Institute of Ecological Problems of the North UB RAS

Arborescent Juniper in the Russian European North

The study results of rare arborescent form of common juniper in the European North of Russia are provided. The morphometric description of the plant is provided and the assumption is expressed on the nature of the given phenomenon.

Keywords: common juniper, arborescent form, biometric indices, increment, allozyme polymorphism.
