

6. Дорошев С.А. Влияние антропогенных стрессоров на изменчивость цитогенетических показателей у сосны обыкновенной / Дорошев С.А.: автореф. дис. ... канд. биол. наук – Воронеж, 2004. – 23 с.
7. Буторина А.К., Черкашина О.Н., Ермолаева О.В., Чернодубов А.И., Авдеева И.А. Цитогенетический мониторинг аутохтонных лесов Усманского и Хреновского боров // Известия РАН: Серия биологическая. – 2007. – № 4. – С. 508–512.
8. Буторина А.К., Калаев В.Н. Шкала чувствительности критериев цитогенетического мониторинга // Цитология. – 1999. – Т. 41, № 12. – С. 1056–1057.
9. Муратова Е.Н., Седельникова Т.С. Структурные перестройки хромосом и полиморфизм нуклеолярных локусов как факторы устойчивости хвойных в экстремальных условиях / Методы оценки состояния и устойчивости лесных экосистем: тез. докл. междунар. совещания, 8–13 августа, Красноярск, 1999. – С. 116–117.

**PARDAYEVA E.Yu.<sup>1,2</sup>, MASHKINA O.S.<sup>1,2</sup>, KUZNETSOVA N.F.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Voronezh state university

Russia, 394006, Voronezh, Universitetskaya pl. 1, e-mail: elena.pardaeva@mail.ru

<sup>2</sup> Research institute of forest genetics and breeding

Russia, 394087, Voronezh, Lomonosov str. 105, e-mail: ilgis@lesgen.vrn.ru

#### **THE RESEARCH OF CYTOGENETIC CHARACTERISTICS OF SCOTS PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) SEED PROGENY IN DROUGHT AND TECHNOGENIC POLLUTION CONDITIONS**

**Aims.** To research the indices of seed productivity and cytogenetic variability of seed progeny of Scots pine-trees, which are exposed to weathering and technogenic stress factors, to assess the genome stability and to identify the specificity and reaction norms of different genotypes. **Methods.** The sensibility of generative sphere to stress factors was assessed by indices of seed productivity and cytogenetic parameters. **Results.** There were distinguished some groups of sensitive and resistant trees to stress factors based on the indices of seed productivity. It has been shown that cytogenetic indices for groups of sensitive and resistant trees are different. **Conclusions.** It has been found that the response of different genotypes to stress is different in both regions, that is reflected in the degree of their resistance to the adverse environmental conditions.

**Key words:** Scots pine, seed productivity, cytogenetic characteristics, extreme conditions, bioindication.

**САФРОНОВА Л.Д., ПЕТРОСЯН В.Г., СЫЧЕВА В.Б.**

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Москва, Ленинский проспект, 33, e-mail: ldsafronova@gmail.com

#### **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОДЕЛИ Т-КОМПЛЕКСНЫХ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ (*MUS MUSCULUS*) ДЛЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ БИОИНДИКАЦИИ**

В работе представлены новый подход для решения одной из задач экологической генетики на основе использования модели t-комплексных домовых мышей (*Mus musculus*). t-комплекс включает сложную систему генов, которые локализованы в околоцентромерном районе 17 хромосомы домовой мыши. Рассмотрены результаты изучения сравнительного анализ частот t-гаплотипов *M. musculus*, обитающих в природных популяциях на территории России и смежных государств, и особей, отобранных из лабораторной коллекции t-комплексных мышей, принадлежащей лаборатории микроэволюции

млекопитающих ИПЭЭ РАН. Кроме этого в работе особое внимание уделяется выявлению факторов, оказывающих влияние на частоту t-гаплотипов в дикой популяции мышей, обитающих в различных экологических условиях среды, изучение частот t-гаплотипов в городских популяциях, а также популяции мышей, подвергшихся действию радиации ЧАС. Полученные результаты помогут продвинуться в решении одной из интересных и значимых задач в биоиндикации экологических условий среды (экологической генетики).

#### **Введение**

t-комплекс локализован в проксимальной части 17-й хромосомы и представляет собой

набор из четырех неперекрывающихся инверсий общей протяженностью около 20 сМ, т.е.

примерно 0,7 % от всего генома *M. musculus* [15].

Различные варианты t-комплекса являются структурными мутациями, которые широко распространены в природных популяциях домашней мыши и передаются самцами-гетерозиготами с частотой, превышающей ожидаемую при простом менделевском наследовании (50 %) [10, 16]. Встречаемость носителей t-гаплотипов среди потомков может достигать 90 %. К настоящему времени, благодаря многочисленным исследованиям составлена достаточно полная картина распространения t-гаплотипов в пределах ареала домашней мыши [14, 9, 2, 11] [7]. (рис. 1).

Целью данного исследования является разработка и применение нового метода в биоиндикации экологических условий среды на

основе использования модели t-комплексных мышей [6]. Кроме того, работа включает совершенствование методики и проведение сравнительного анализа частот t-гаплотипов, домашних мышей, обитающих в природных популяциях на территории России и смежных государств, и особей из лабораторной коллекции t-комплексных мышей, принадлежащей лаборатории микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ РАН.

Вместе с тем, необходимо выявление факторов, которые оказывают влияние на частоту t-гаплотипов в дикой популяции мышей, обитающих в различных экологических условиях среды, а также популяции мышей, подвергшихся действию радиации (ЧАС), и изучение частот t-гаплотипов в городских популяциях.

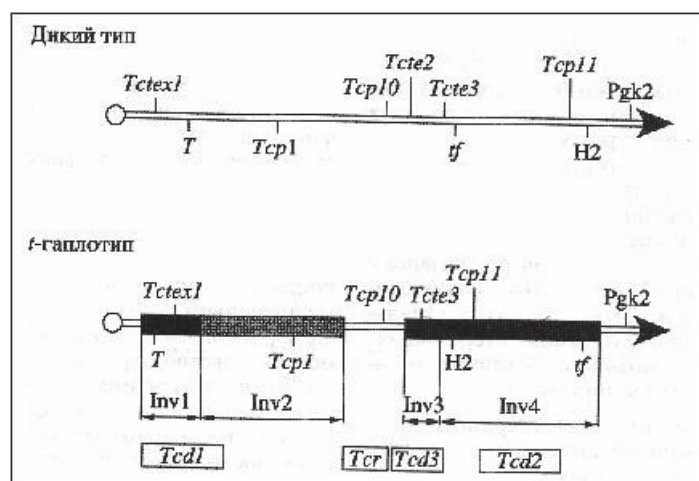


Рис. 1. Схема расположения t-комплекса на проксимальной части 17-й хромосомы мыши. Обозначения: *Tcd1*, *Tcd2*, *Tcd3* – гены-дистортеры, *Tcr* – ген-респондер, *T* – *Brachyury*, *tf* – *tufted* – маркерные мутации, *Tcp1*, *Tctex1*, *Tcpte2*, *Tctei* – кандидаты в дистортерные гены, H2 – главный комплекс гистосовместимости мыши. *Pgc2* – фосфоглицераткиназы, Inv 1, 2, 3, 4 – инверсии (обозначены блоками)

### Материалы и методы

Основными методическими подходами являются: комплементационный анализ, определение частот t-аллелей в природных популяциях, цитогенетический анализ (электронно-микроскопический анализ синаптонемных комплексов мейотических хромосом).

Были использованы лабораторные мыши из стоков, несущих t-комплекс. Данная коллекция лаборатории проблем микроэволюции ИПЭЭ РАН насчитывает шесть полных и два частичных t-гаплотипа, относящихся к семи основным группам комплементации (t0, t9, t12, tw1, tw5, tw73, twPa\_1) [2].

Характеристика особей из природных популяций *M. musculus* Москвы и Московской обл. (1 экз.), Таджикистана, Литвы, Монголии и

*M. m. spicilegus* Молдавии опубликована ранее. Частоты t-аллелей в обследованных природных популяциях вычисляли по формуле Харди-Вайнберга, но при этом была введена поправка на преимущественное наследование t-аллелей от гетерозиготных самцов.

Комплементационный анализ. Для комплементационного анализа использовались лабораторные мыши из стоков, несущих t-комплекс аллелей. Принадлежность t-аллеля к определенной группе комплементации устанавливается скрещиванием гетерозиготных T/t X самцов-носителей tx аллелей – с самками тестированных линий, сбалансированных по леталем.

Определение частот t-аллелей в природных популяциях. Частоты t-аллелей в обследо-

ванных природных популяциях определяются с помощью модифицированной формулы Харди – Вайнберга [3] с учетом поправок на преимущественное наследование t-аллелей от гетерозиготных самцов. Степень соответствия ожидаемой численности генотипов эмпирическим величинам определяется по критерию  $\chi^2$ . Анализ частоты носителей t-гаплотипов в природных популяциях *M. musculus* из различных регионов России позволяет установить уровень генетических вариантов t-гаплотипов и идентифицировать факторы, воздействующие на их частоту.

### Результаты и обсуждение

Представлен анализ оценок частот генотипов (эмпирических и ожидаемых) в природных популяциях, обитающих на территории России и сопредельных стран с привлечением лабораторной коллекции t-комплексных мышей, поддерживаемых более 30 лет.

Сравнение по критерию  $\chi^2$  теоретически ожидаемой численности генотипов +/+, +/t и t/t с величинами, определенными при анализе природных популяций, показало, что это различие недостоверно. Отсутствие статистически значимой разницы между эмпирическими и теоретическими частотами исследуемых генотипов в выборках не отклоняет гипотезу о панмиксности популяций из всех регионов.

Наибольшая частота t-аллелей отмечена в выборке *M. m. wagneri* из Монголии (0.44), наименьшая – в популяции этого же вида из Тигровой балки, Таджикистана (0.12). Несмотря на это различие, нулевая гипотеза о панмиксности популяций из всех регионов не отклоняется.

Анализ показал высокую частоту t-гаплотипов в городских популяциях Москвы, связанную с расселением в урбанизированных местах обитания. Например, полиморфизм t-комплекса показан для 4 тестированных участков Москвы, где средняя частота t-гаплотипов для популяций из этих участков составляет 0.57%. Хотя для диких популяций из московской области такой показатель значительно ниже и составляет 0,28% [1, 7].

Это непосредственно связано со значением и ролью экологических условий, а именно, влиянием антропогенных воздействий на частоту t-гаплотипов в городских популяциях. В городских районах обитания мышей роль колонизируемых стадий могут выполнять участки, подвергшиеся регулярной дератизации. Это хотя может и не привести к полной гибели грызунов, но ведет к нарушению демной социальной структуры популяции, способной противостоять иммигра-

Цитогенетический анализ. Поведение мейотических хромосом у самцов *M. musculus*, несущих t-гаплотипы, проводился с использованием электронно-микроскопического (ЭМ) анализа синаптонемных комплексов (СК) мейотических хромосом. Для ЭМ анализа синаптонемных комплексов сперматоцитов из разных популяций домовых мышей на стадии средней пахитены получены препараты распластанных на поверхности гипотонического раствора сперматоцитов с последующей окраской азотнокислым серебром [13, 5].

ции, которое сопровождается некоторым понижением частот t-носителей. В то же время такое понижение могло бы иметь адаптивное значение для популяции в целом, так как уменьшение частоты преимущественно наследуемых леталей приводит к увеличению скорости восстановлений численности. В этом случае изменение частоты t-гаплотипов можно рассматривать как реакцию генофонда популяций домовых мышей на внешние, в данном случае – антропогенное, воздействия.

Оценка действия радиации на структуру и функции t-комплекса проведена с использованием в качестве генетической системы индикации комплементационного анализа. t-гаплотипы в соответствии со свойствами их летальных факторов подразделяются на ряд комплементационных групп, из которых наиболее изучены t0, t12, tw1, tw5. С помощью данного метода оказалось возможным выявить возникшие под действием радиации летальные мутации, относящиеся к известным или новым комплементационным группам. Было показано влияние повышенного радиационного фона на мышей, несущих летальные t-гаплотипы. На протяжении 1987–1989 гг. животные экспонировались ежегодно в течение месяца в тридцатикилометровой зоне Чернобыльской АЭС на участках с различной степенью загрязненности. Последующий генетический анализ показал снижение фертильности, плодовитости и показателя преимущественной передачи t-несущей хромосомы у облученных животных и отчасти у их потомства, а также различия в степени влияния разных доз радиации на эти показатели у животных с разными t-гаплотипами. Выявлены случаи отсутствия комплементации и снижения комплементационного эффекта в ряде скрещиваний с участием потомства облученных самцов. Частота случаев нарушения комплементации составляет около  $8 \cdot 10^{-2}$  и превышает обычную для данных t-гаплотипов рекомбинант-

ную частоту более чем на порядок [4].

Оценка влияния радиации на поведение мейотических хромосом у самцов *Mus musculus*, несущих t-гаплотипы, проводится с использованием электронно-микроскопического (ЭМ) анализа синаптонемных комплексов (СК) мейотических хромосом. Было изучено влияние радиации на поведение мейотических хромосом у самцов

*M. musculus* несущих t-гаплотипы. Мышей экспонировали в течение полутора месяцев в 30-км зоне Чернобыльской АЭС. С помощью электронно-микроскопического анализа синаптонемных комплексов (СК) исследовали структуру распластанных сперматоцитов у самцов (мышей-родителей), несущих t-гаплотипы, и их потомства ( $F_1$  и  $F_2$ ) (табл. 1, рис. 2, 3).

Таблица 1. Частота различных типов повреждений СК сперматоцитов мышей родителей, подвергшихся влиянию увеличенного радиоационного фона Чернобыльской АЭС, и их потомства ( $F_1$ ,  $F_2$ )

№ живот-ных	Т-гаплотипы	Количество клеток	Типы нарушений (%)					Ассоциация аутосом с половыми хромосомами
			Аутосомы			Х-У половые хромосомы		
			разрывы фрагменты	петли	асинаптические конфигурации	асинапсис	кольца	
48	P tw5	33	80	5	20	25	20	3 5
59	P tw12		25	23	38	46	15	
55	$F_1$ tw5	38	38	21	7	45	36*	9
44	$F_1$ tw12		36	9	9	38	45**	8
50	$F_1$ tw12		40	45	15		23* 8*	
58	$F_2$ tw5	80	14	10	11	14	5	14
56	$F_2$ tw12		13	13	14	13	5	
57	$F_2$ tw12		32	9		27	18*	
	Контроль	44	27 %	16 %	7 %	25 %	11 %	7 %
	Среднее	38	34	26	11	26	18* 16**	

Примечания: \* – кольцевая х-хромосома, \*\* – кольцевая у-хромосома.

Продемонстрированы результаты электронно-микроскопического анализа синаптонемных комплексов (СК) на препаратах мейотических хромосом на стадии раннего мейоза [8]. С помощью электронно-микроскопического анализа синаптонемных комплексов (СК) исследована структура распластанных сперматоцитов у самцов. Показано, что длительное хроническое облучение существенно влияет на структуру мейотических хромосом. Идентифицированы различные типы повреждения аутосом и половых бивалентов. Для аутосомных бивалентов характерны разрывы (бреши), фрагменты, микропетли, асинаптические конфигурации; тогда как у половых хромосом наблюдались униваленты и кольцевые конфигурации. У экспонированных мышей частота повреждений хромосом по ряду признаков выше, чем у потомства и умень-

шается от первого поколения ко второму. Полученные данные подтверждают роль повреждающего действия радиации на структуру мейотических хромосом, выявленного посредством электронно-микроскопического анализа СК, что согласуется с результатами других исследователей.

В основном, результаты анализа повреждения СК у облученных мышей-самцов, подвергшихся воздействию радиации в зоне ЧАЭС, совпадают с описаниями других авторов. В наших исследованиях мы наблюдали почти весь спектр повреждений синаптонемного комплекса, за исключением цепочек мультивалентов и мостов, описанных Масамбуко с соавт. [17]. Эти аномалии СК отражают структурные нарушения, которые обусловлены индуцированными хромосомными повреждениями.

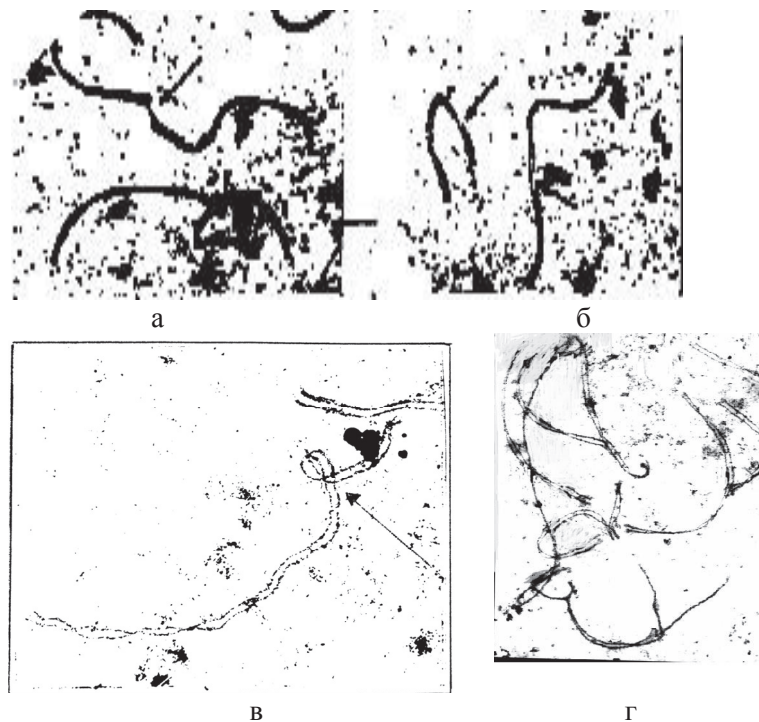


Рис. 2. Электронно-микроскопического фото нарушений СК в сперматоцитах мышей, подвергшихся действию радиации ЧАЭС аутомомных бивалентов в районе: а) разрывы (бреши) одной из осей боковых элементов СК ( $F_1$ ) (указано стрелкой  $\times 2.600$ ; б) одновременно двух осей боковых элементов СК (указано стрелкой)  $\times 3.300$ ; в) инверсионная петля в структуре осей боковых элементов СК (указано стрелкой ( $F_2$ )  $\times 2.600$ ) г) гетероморфный бивалент асинатические конфигурации (с участками асинатиса различной протяженности) с интенсивно окрашенными и утолщенными участками бокового элемента

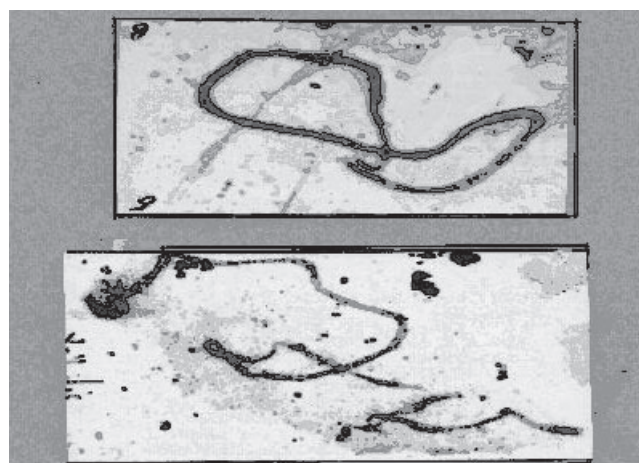


Рис. 3. Разные типы поведения половых хромосом: а) униваленты замкнуты в кольца (кольцевая конфигурация ( $\times 3.300$ ); б) десинапсис (унивалентность) X–Y хромосом ( $\times 3.300$ )

Несмотря на проведенные многочисленные исследования организационной структуры популяций, поведения самцов, несущих t-гаплотипы, гаметического отбора, конверсии генов, и др., в дальнейшем требуется расширение базы данных и анализ различных моделей для понимания факторов и механизмов, контро-

лирующих нарушение менделеевского соотношения TRD в различных экологических условиях обитания домовых мышей. Экспериментальные данные, полученные на диких мышах, отловленных из различных природных популяций России и сопредельных территорий, представлены оригинальными результатами [7].

Полученные результаты по выявлению факторов, оказывающих влияние на частоту t-гаплотипов в дикой популяции мышей, обитающих в различных экологических условиях среды, изучение частот t-гаплотипов в городских попу-

ляциях, а также популяции мышей, подвергшихся действию радиации ЧАС, дают возможность продвинуться в решении одной из интересных и значимых задач в биоиндикации экологических условий среды (экологической генетики).

### Литература

1. Демин Ю.С., Мазин С.М. Сафронова Л.Д. Результаты анализа t – гаплотипов, выделенных из генофонда московской популяции домашней мыши. // Докл. Академии наук СССР. – 1986. – Т. 285, №3. – С. 507–510.
2. Демин Ю.С., Сафронова Л.Д., Шустрова И.В., Орлов В.Н. Описание коллекции t-аллелей домашней мыши (*Mus musculus*) // Успехи сов. генетики. – 1989. – Вып. 16. – С. 90–95.
3. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. – М.: Мир, 1978. – 555 с.
4. Сафронова Л.Д., Шустрова И.В., Митрофанов В.Г. Влияние повышенного радиационного фона на мышей, несущих летальные t-гаплотипы // Генетика. – 1998. – Т. 34, N. 5. – С. 682–687.
5. Сафронова Л.Д. Электронно-микроскопический анализ синаптонемных комплексов у самцов-гибридов // Онтогенез. – 1999. – Т. 30, №4. – С. 255–266.
6. Сафронова Л.Д., Петросян В.П., Сафронов В.А. Математическая модель для оценки TRD на основе многолетних данных коллекции T-комплексных мышей. (Mathematical model for TRD evolution on the basis of long term data of T-complex mice collection.) // Информационные системы и WEB – порталы по разнообразию видов и экосистемы. Материалы международного симпозиума. 28 ноября – 1 декабря 2006. – КМК Москва. – С. 256–257.
7. Сафронова Л.Д., Петросян В.Г. t-комплекс – модельная система для экологической генетики (доклад). // «Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики». Материалы XI международной научно-практической экологической конференции. 20-25 сентября 2010.
8. Сафронова Л.Д., Шустрова И.В. Электронно-микроскопический анализ синаптонемных комплексов мейоцитов мышей, экспонированных в зоне Чернобыльской АЭС // Вестник Украинского товарищества генетиков и селекционеров. – 2012. – Т. 10, №1. – С. 78–85.
9. Ardlie K.G., Silver L.M. Recent evolution of mouse t-haplotypes at polymorphic microsatellites associated with the t complex responder (Tcr) locus // Genet. Re. – 1996. – Vol. 87. – P.1–10.
10. Bennett D. The T-locus of the mouse // Cell. – 1975. – Vol. 6. – P. 441–446.
11. Ben-Sholomo R., Neufeld E., Berger D., Levington S., Ritte U. The dynamic of t-haplotype in wild populations of the house mouse *Mus musculus domesticus* in Israel // Mamm. Genome. – 2007. – Vol. 18, №3. – P. 164–172.
12. Dod B., Lithel C., Makoundou P., Ort A., Boursot P. Identification and characterization of t-haplotypes in Wild mice populations using molecular markers *M.m.musculus – M.m.domesticus* // Genet. Res. – 2003. – Vol. 81. – P. 103–114.
13. Dresser M.E., Moses M.J. Synaptonemal complex karyotyping in spermatocytes of the Chinese hamster (*Cricetulus griseus*).IV. Light and electron microscopy of synapsis and nucleolar development by silver staining // Chromosoma. – 1980. – Vol.76, №1. – P.1–22.
14. Figueroa F., Neufeld E., Ritte U., Klein J. t-specific DNA polymorphism among wild mice from Israel and Spain // Genetics. – 1988. – Vol. 119. – P. 157–160.
15. Hammer M.F. Molecular and chromosomal studies on the origin of t-haplotypes in mice // Amer. Nat. – 1991. – Vol. 137. – P. 359–365.
16. Lyon M. F. Transmission Ratio Distortion in mice // Ann. Rev. Genet. – 2003. – Vol. 37. – P. 393–408.
17. Masumbuko M.B., Freund M.B., Meuer R.D. Sinaptonemal complex alteration in X-irradiation and in oestrogen-treated mice: a comparative study // Mutation Res. – 1992. – Vol. 282. – P. 3–12.
18. Safronova L.D., Riabov I.N. The electron-microscopic analysis of synaptonemal complexes of mice meiocytes exposed in Chernobyl Atomic Station region // Mutation Res. – 1997. – Vol. 379, №1. – P. 108.

**SAFRONOVA L.D., PETROSYAN V.G., SYCHEVA V.B.**

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian academy of sciences (SIEE RAS)*

*e-mail: ldsafronova@gmail.com*

### USING OF T-COMPLEX MODEL (HOUSE MICE *MUS MUSCULUS*) FOR ECOLOGICAL BIO-INDICATION

The *arm* was solved one of the problems of ecological genetics, using t-complex (t-haplotypes) model of house mice *M. musculus*. The *methods* are complementary analysis and cytogenetic analysis (EM microscopic synaptonemal complexes of spreading meiotic chromosome). The *results and conclusions*. The results of the comparative analysis of the frequencies t-haplotypes, house mouse, spreading in natural popula-

tions in Russia and neighboring countries, and specimens taken from the laboratory collection of t-complex mice belonging to Mammals Microevolution Laboratory of SIEE RAS. These results showed the factors that influence the frequency of t-haplotypes in wild populations of mice spreading in different ecological conditions and the study of t-haplotype frequencies in urban populations, also populations of mice exposed to radiation in the CHAS. These results will progress in addressing one of the most interesting and important problems in the biological indication of environmental conditions of the environment (ecological genetics).

*Key words:* t-complex model of *Mus musculus*, complementation analysis, cytogenetic analysis, ecological indication.

**СЕДЕЛЬНИКОВА Т.С., ПИМЕНОВ А.В.**

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук*

*Российская Федерация, 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: tss@ksc.krasn.ru*

### **КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ДНК КРАСНО- И ЖЕЛТОПЫЛЬНИКОВОЙ ФОРМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В БОЛОТНЫХ И СУХОДОЛЬНЫХ ЭКОТОПАХ**

У сосны обыкновенной описаны две внутривидовые формы по окраске микростробилов – *Pinus sylvestris* L. f. (var.) *sulfuranthera* Kozubow – желтопыльниковая и *Pinus sylvestris* L. f. (var.) *erythranthera* Sanio – краснопыльниковая, но процент их участия в составе популяций в различных регионах не одинаков [9]. Установлено, что в микростробилах краснопыльниковой формы содержится значительное количество антоциана [4], наличие которого у растений имеет приспособительное значение в условиях экстремальных температур. Действительно, доля краснопыльниковой формы в сосновых древостоях повышается с нарастанием континентальности климата, а также в условиях интразонального пессимума, связанного с ухудшением температурных условий местообитания, особенно в северных и бо-

лотных экотопах [6, 11, 12]. Показано, что желтопыльниковая и краснопыльниковая формы сосны различаются по эмбриологическим, морфологическим, и селекционным признакам, а также по устойчивости к неблагоприятным факторам среды [1, 2, 8]. Однако кариологический полиморфизм и количественные характеристики генома этих форм сосны, отражающие особенности их адаптации в различных условиях произрастания, не изучались. В настоящей работе приводятся данные сравнительного исследования желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной, произрастающих в болотных и суходольных экотопах, по кариологическим признакам – числу хромосом, их морфологии, локализации вторичных перетяжек, а также по содержанию ядерной ДНК.

#### **Материалы и методы**

**Объекты исследования.** Исследования проводились в южно-таежной подзоне Западной Сибири на территории Томской области. Объектами исследования послужили экологически контрастные (в соответствии с температурными и почвенно-гидрологическими условиями среды) типы сосновых лесов: сосняки кустарничково-сфагновые Va класса бонитета (низкие ярымы) на глубокозалежных олиготрофных болотах («Киргизное», «Цыганово», «Бакчарское», «Инкинский ярым»); сосняки лишайниково-зеленомошные и зеленомошно-брусничные I-II классов бонитета на прилегающих к болотам минеральных суходолах. В исследованных популяциях сосны на олиготрофных болотах участие краснопыльниковой формы составляет в

среднем  $29 \pm 3.0\%$ , в суходольных популяциях данного вида –  $7 \pm 1.1\%$ .

**Методика кариологического исследования.** Для кариологического анализа использовали меристематические ткани кончиков корней. Проростки подвергали предфиксационной обработке 1% р-ром колхицина в течение 4-6 часов, промывали в дистиллированной воде, фиксировали спиртово-уксусной смесью (3:1). Окрашивали проростки 1% р-ром ацетогематоксилина после их предобработки 4% р-ром железоаммонийных квасцов в течение 10-15 мин. Для просмотра использовали «давленные» препараты, приготовленные стандартным способом. Препараты просматривали в проходящем свете под микроскопом Axiostar plus (Carl Zeiss), с использованием