

© Н. В. Екимова<sup>1</sup>,  
Е. Н. Муратова<sup>1,2</sup>, П. П. Силкин<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Сибирский федеральный университет, Красноярск

<sup>2</sup> Учреждение Российской академии наук Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск

✿ Приведены числа хромосом для некоторых видов степных кустарников Центральной Азии: *Rhamnus erythroxylon* Pall. (*Rhamnaceae*), *Caragana buriatica* Peschk. (*Fabaceae*), *Amygdalus pedunculata* Pall., *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. (*Rosaceae*), *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach. и *A. frutescens* (L.) C. Koch (*Polygonaceae*). Числа хромосом ряда видов определены впервые. Проведен сравнительный анализ адаптивных свойств полиплоидных и диплоидных видов. Установлено, что естественные полиплоиды являются более приспособленными к существованию в экстремальных условиях. Они обладают высоким потенциалом для выживания и характеризуются более высоким уровнем внутривидового полиморфизма, обильным цветением и плодоношением, способностью размножаться не только генеративным, но и вегетативным способом, высокой всхожестью семян.

✿ **Ключевые слова:** полиплоидия, адаптация; степные кустарники; число хромосом; расселение; устойчивость; экстремальные условия.

Поступила в редакцию 01.06.2010.  
Принята к публикации 10.09.2010.

## РОЛЬ ПОЛИПЛОИДИИ В АДАПТАЦИИ И РАССЕЛЕНИИ СТЕПНЫХ КУСТАРНИКОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

На территории Южного Забайкалья и примыкающей к нему Монголии произрастают уникальные степные кустарниковые сообщества. В их формировании определяющую роль играют следующие виды кустарников: миндаль черешковый — *Amygdalus pedunculata* Pall. и абрикос сибирский — *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. (*Rosaceae*), жестер краснодревесный — *Rhamnus erythroxylon* Pall. (*Rhamnaceae*), курчавки колючая и кустарниковая *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach, *A. frutescens* (L.) C. Koch (*Polygonaceae*), караганы карликовая и бурятская — *Caragana pygmaea* (L.) DC., *C. buriatica* Peschk. (*Fabaceae*).

По мнению Камелина (1973), некоторые из этих кустарников сохранились на данной территории с миоцен-плиоцена и являются реликтами древнесредиземноморской ксерофильной флоры. Часть вышеперечисленных видов являются редкими (*A. pedunculata*, *A. sibirica*, *R. erythroxylon*) и занесены в Красную книгу Республики Бурятия (2002); у ряда видов наблюдается сокращение численности и они нуждаются в охране. Основными характеристиками ультраконтинентального климата Южного Забайкалья и монгольских степных ландшафтов являются жаркое и сухое лето, холодная ветреная и бесснежная зима, бедные песчаные с накоплением карбонатов почвы. В настоящем сообщении представлены результаты кариологических исследований этих видов в связи с их адаптивной стратегией и расселением по различным местообитаниям.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

За период с 1994 по 2008 гг. на территории Южного Забайкалья и северо-западной части Монголии в ходе маршрутов было заложено 68 трансект и 354 площадки; в общей сложности изучено 39 популяций вышеперечисленных видов. Ранее были проведены геоботанические описания, изучены морфологические признаки и семенная продуктивность, проведены фенологические наблюдения и проанализирована структура популяций этих видов (Екимова, Беловежец, 2008; Екимова, Рудых, 2007; Паррай, 2000).

Семенной материал для кариологических исследований был собран в природных популяциях в Южном Забайкалье (окр. пос. Новоселенгинск, Селендума, Биллютай; Кяхтинского и Селенгинского районов Республики Бурятия, горные хребты Боргойский, Моностой, отроги Яблоневого хребта, левобережье и правобережье р. Чикой). Кроме того, семена абрикоса сибирского были собраны в дендрарии Института леса СО РАН им. В. Н. Сукачева (г. Красноярск) для проведения сравнительного анализа. Семена абрикоса и жестера предварительно стратифицировались, а затем проращивались во влажном песке при комнатной температуре.

Подсчеты хромосомных чисел проводились на давленных препаратах по модифицированной нами методике Смирнова (1968). Проростки длиной 1,0–1,5 см обрабатывали 0,2%-м колхицином, время обработки подбирали экспериментально для каждого вида (2–5 час). В качестве фиксатора использовали уксуснокислый спирт (1:3). Материал протравливали 4%-ми железоммонийными квасцами и окрашивали ацетогематоксилином. Проростки выдерживали в красителе 24 ч. После этого

отрезали 1,5–2,0 мм от кончика корешка и помещали на предметное стекло в каплю насыщенного раствора хлоралгидрата; накрывали покровным стеклом и делали препарат. Препараты изучались и фотографировались с помощью световых микроскопов МБИ-6, Axioskop 20 (Carl Zeiss) и AxioImager.D1 (Carl Zeiss). Два последних представляют собой компьютеризированные микроскопы проходящего света, позволяющие проводить фотографирование микрообъектов и цифровую обработку полученных изображений с помощью программ KS300 и AxioVision 4.6 соответственно.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные ареалы *Amygdalus pedunculata* и *Armeniaca sibirica* находятся на территории Монголии и Северного Китая; в России эти виды произрастают в Южном Забайкалье и прилегающих территориях. Чаще всего они выступают в роли доминант и со-доминант в реликтовых кустарниковых сообществах степного и лесостепного пояса. Ареалы других видов этих родов (*Amygdalus nana*, *A. triloba*, *A. petunnicowii*, *A. georgica*, *Armeniaca mandshurica*, *A. tume*) находятся южнее, где нет таких низких температур зимой, как в Восточной Сибири (Алтай, Малая Азия, Кавказ, Китай, Казахстан). Там они также занимают каменистые склоны южной экспозиции и имеют более продолжительный вегетационный период.

Кариотип миндаля черешкового в Южном Забайкалье содержит 32 хромосомы (рис. 1 а) и является тетраплоидом ( $2n = 4x = 32$ ) с основным числом  $x = 8$  (Муратова и др., 2003). Это был первый случай обнаружения тетраплоидии в роде *Amygdalus*. У данного вида установлены еще более высокие числа хромосом —  $2n = 88$  в Монголии и  $2n = 96$  в Северном Китае (Měšiček, Soják, 1969; Shang, Su, 1985), где проходит южная граница его ареала. Еще у одного китайского вида *A. triloba* также обнаружено полиплоидное число хромосом  $2n = 64$  (Shang, Su, 1985). Кариотип *Armeniaca sibirica* содержит 16 хромосом (рис. 1 б) и является диплоидом ( $2n = 16$ ) с основным числом  $x = 8$  (Екимова и др., 2004). У абрикоса сибирского в дендрарии Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН обнаружена миксоплоидия — встречаются отдельные клетки с числом хромосом  $2n = 4x = 32$  среди диплоидных, что, возможно, является адаптивной реакцией в условиях интродукции.

В сообществах, где миндаль и абрикос произрастают совместно на территории Забайкалья и Монголии, установлено, что популяции абрикоса являются популяциями инвазионного типа, в то время как популяции миндаля — регрессивного. В таких сообществах быстрыми темпами происходит замена доминанта *Amygdalus pedunculata* на *Armeniaca sibirica* (Екимова и др., 2007). Абрикосники и миндальники развиваются на

маломощном щебнисто-глыбовом субстрате склонов крутизной 25–35° и на скальных выходах (отвесные склоны), где растения укоренились в широких трещинах скальных пород. Миндальники в большей степени приспособлены к дефициту почвенной влаги и поэтому спускаются в подгорные шлейфы, где в щебнистом субстрате довольно много мелкозема. Абрикосники менее холодоустойчивы и не заходят так далеко в низкогорье, как миндальники, располагаясь гипсометрически выше миндальников.

Таким образом, норма реакции по экологическим требованиям у миндаля черешкового, который является полиплоидом, значительно шире. За счет этого он вытесняется в менее благоприятные для других видов экологические условия, закрепляется на непригодных для роста и развития других кустарников рубежах. Кроме того, миндаль черешковый, по результатам наших наблюдений, самый устойчивый к чрезмерному выпасу скота. Когда проективное покрытие травянистого яруса достигает 10–15%, и другие виды кустарников гибнут, миндаль существует в депрессивном состоянии десятилетиями, принимая лепешковидную форму кроны. Как только пресс спадает, вновь восстанавливается, а под его пологом поселяются другие древесные и травянистые растения (Екимова, 2007). *Amygdalus pedunculata*, как оказалось, обладает наибольшим внутривидовым полиморфизмом по морфологическим признакам среди всех изученных нами видов кустарников (Екимова, Беловежец, 2008; Екимова, Рудых, 2007).

*Rhamnus erythroxylon*, *Atraphaxis pungens*, *Cargana pygmaea* и *C. buriatica* часто являются сопутствующими видами в степных сообществах с миндалем черешковым и абрикосом сибирским; иногда их популяции весьма многочисленны. В Южном Забайкалье и Монголии на песках встречаются чистые заросли караганников с *C. pygmaea* и *C. buriatica* и курчавников с *A. frutescens*. Заросли *A. pungens* и *R. erythroxylon* занимают в основном южные, хорошо инсолируемые каменистые склоны хребтов на высоте 600–1200 м, покрытые щебнем и глыбами. Они спускаются также на щебнистые делювиальные и пролювиальные шлейфы и песчаники террасной части.

Популяции *A. frutescens* отмечены только на песчаных дюнах в сухой степи Забайкалья, где имеют подушковидную форму кроны куста. *A. frutescens* никогда не поднимается на склоны, в отличие от *A. pungens*, который прекрасно адаптируется на склонах, скалах и песках. Изучение кариотипов двух видов курчавки показало, что *A. pungens* имеет число хромосом  $2n = 48$ , а *A. frutescens*  $2n = 16$  (рис. 1 в, г). *A. pungens* является гексаплоидным видом, а *A. frutescens* — диплоидным, причем диплоидное число оказалось новым не только для *A. frutescens*, но и для всего рода *Atraphaxis* (Екимова и др., 2009).

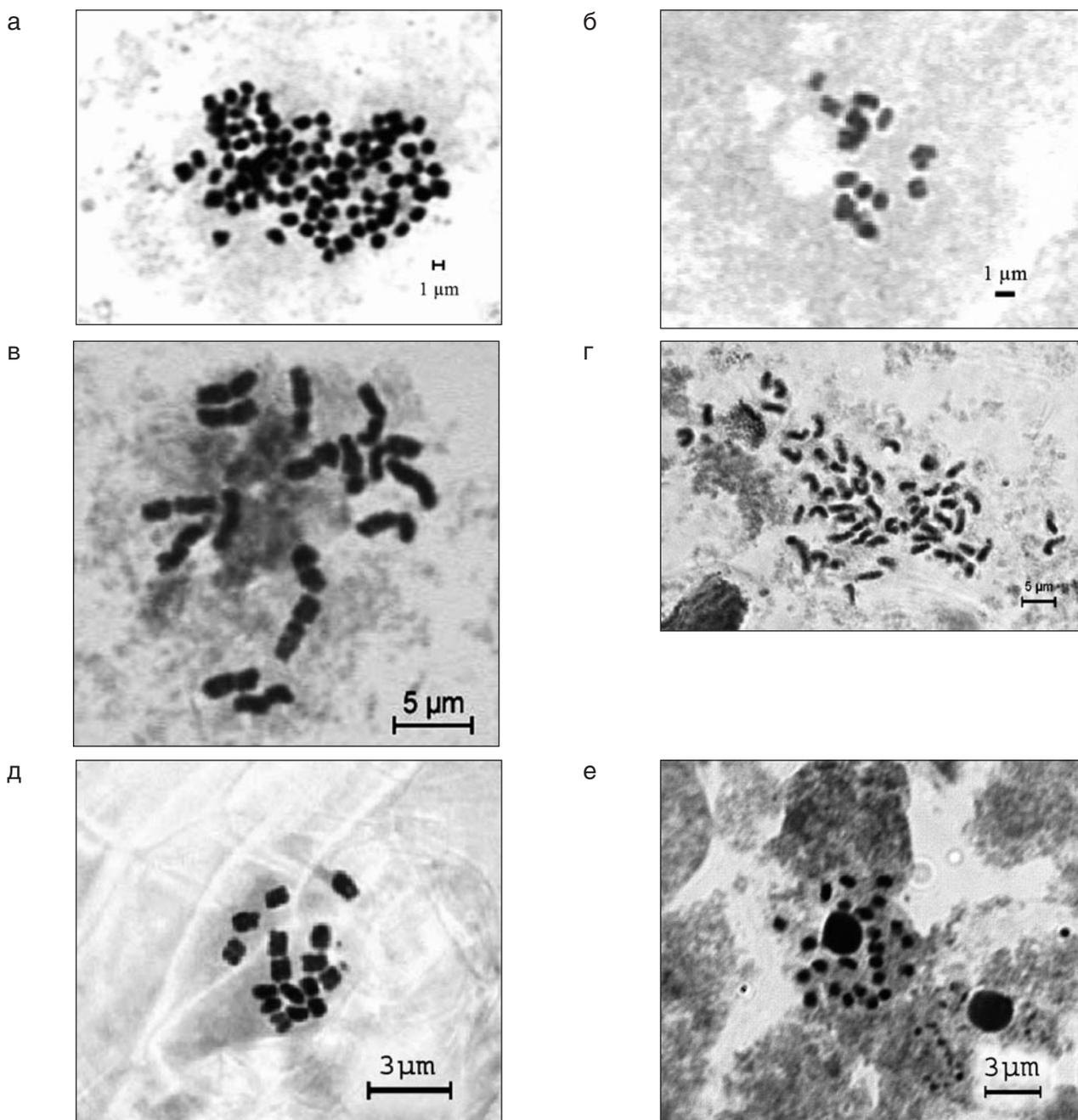


Рис. 1. Кариотипы: а — *Amygdalus pedunculata* ( $2n=32$ ), б — *Armeniaca sibirica* ( $2n=16$ ), в — *Atraphaxis frutescens* ( $2n=16$ ), г — *A. pungens* ( $2n=48$ ), д — *Caragana buriatica* ( $2n=16$ ), е — *Rhamnus erythroxylon* ( $2n=24$ )

Число хромосом *Caragana pygmaea* в Монголии было установлено ранее и составляет  $2n=16$  (Měsíček, Soják, 1995). Нами впервые определено число хромосом и изучен кариотип *C. buriatica* (рис. 1д). Вид оказался диплоидом с числом хромосом ( $2n=16$ ). Этот вид интересен еще и тем, что на его систематическое положение имеются разные взгляды. По мнению Коропачинского и Встовской (2002), следует рассматривать его в качестве подвида полиморфного вида *C. microphylla* Lam. Оба

этих вида произрастают в одинаковых экологических условиях, имеют один ареал, сходные морфологические признаки, морфогенез, одинаковую популяционную структуру. *C. microphylla* также является диплоидом с  $2n=16$  (Чехов, 1935; Li, 1988; Yan et al., 1989). Для выделения *C. buriatica* как отдельного вида, требуются, по нашему мнению, дополнительные исследования. Все три рассматриваемых вида по числу хромосом не различаются.

В роде *Caragana* известны полиплоидные виды с  $2n=32$  (тетраплоиды), ареалы которых заходят на территорию Сибири и Монголии: *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *C. stenophylla* Pojark., *C. spinosa* (L.) DC. (Красникова и др., 1983; Чехов, 1935; Zhang, 1988; Yan et al., 1995; Yan et al., 1989). Анализ литературных материалов показывает, что эти виды произрастают в достаточно суровых местообитаниях — поднимаются высоко в горы, занимают там каменистые и скальные склоны.

Кариологическое изучение *Rhamnus erythroxylon* проведено нами впервые; данный вид характеризуется числом хромосом  $2n=24$  (рис. 1e). В Восточной Сибири встречаются и другие представители рода *Rhamnus* (*R. parvifolia* Bunge, *R. davurica* Pall., *R. diamantica* Nakai, *R. ussuriensis* Ya. Vassil., *R. cathartica* L.). Для большинства видов числа хромосом до сих пор не установлены, что не дает возможности провести их сравнение по этому признаку и местам обитания. Известно только число хромосом *R. cathartica* — вида с очень широким ареалом (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Числа хромосом цветковых растений флоры СССР, 1990; Index to plant chromosome numbers 1998–2000, 2003; Index to plant chromosome numbers 2001–2003, 2006), но данных по Забайкалью нет, и *R. davurica* (Пробатова и др., 1998; Li, 1988). Оба этих вида также имеют  $2n=24$ .

На основе анализа данных, полученных в результате секвенирования геномов, установлено, что многие виды, ранее считавшиеся диплоидными, на самом деле являются древними полиплоидами (Першина, 2009; Cui et al., 2006; Wolfe, 2001). Они возникли либо в результате дупликаций геномов, либо на основе гибридизации. У палеополиплоидов наследование проявляется по дисомному типу; они не могут быть идентифицированы цитологическими методами или ДНК-маркерами, а выявляются с помощью биоинформационных технологий. Возможно, к таким видам относятся и представители рода *Rhamnus*, имеющие достаточно высокое основное число хромосом  $x=12$  и считающиеся диплоидными. Интересно, что еще Комаров (1959) упоминал о переходящих друг в друга формах у *R. davurica*, что, вероятно, свидетельствует о гибридизации в роде *Rhamnus*.

Существование в Западном Забайкалье уникальных биогеоценообразующих степных кустарниковых сообществ с *Amygdalus pedunculata*, *Armeniaca sibirica*, *Rhamnus erythroxylon*, *Atraphaxis pungens*, *A. frutescens*, *Caragana pygmaea* и *C. buriatica* обусловлено расположением ареалов видов, их слагающих, в суровых условиях ультраконтинентального климатического сектора Северной Евразии. Изучаемые сообщества занимают, в основном, южные, хорошо инсолируемые каменистые склоны хребтов с присутствием карбонатов и скудным влагообеспечением

и песчаные дюны. Вероятно, эти условия наиболее близки к изначальным, в которых эти реликты возникли.

Изучение биологических особенностей этих видов показало, что полиплоиды *Amygdalus pedunculata* и *Atraphaxis pungens* являются более приспособленными к существованию в экстремальных условиях. Они более холодоустойчивые, чем другие представители этих родов и обладают высоким потенциалом для выживания: высоким уровнем внутривидового полиморфизма, способностью размножаться не только генеративным, но и вегетативным способом, обильным цветением и плодоношением, высокой всхожестью семян, долгим сроком жизни, максимальной устойчивостью к антропогенному прессу.

Известно, что полиплоидия является одним из механизмов адаптации растений к новым экологическим нишам. Полиплоиды обладают большей изменчивостью и приспособляемостью к экстремальным условиям существования, в том числе и к высокогорным. Они способны быстро осваивать новые территории (Бреславец, 1963; Лутков, 1966; Першина, 2009; Grant, 1981; Stebbins, 1967). Возможно, полиплоидия способствует адаптации растений за счет расширения экологического оптимума их существования и является определяющим эволюционным шагом для расселения вида и удержания им новых завоеванных территорий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00296а).

## Литература

1. Бреславец Л. П., 1963. Полиплоидия в природе и опыте. М.: изд-во АН СССР, 364 с.
2. Екимова Н. В., 2007. Состояние природных популяций реликтовых кустарников Западного Забайкалья: проблемы и перспективы охраны // Трансграничные особо охраняемые природные территории: Матер. межд. науч. конф. Улан-Удэ. С. 120–127.
3. Екимова Н. В., Бажа С. Н., Дробышев Ю. И., Прищепина А. В., 2007. Современное состояние популяций *Amygdalus pedunculata* (Pall.) и *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. в Монголии и стратегия их выживания // Экосистемы внутренней Азии: вопросы исследования и охраны. Сб. научн. тр. М. С. 162–170.
4. Екимова Н. В., Беловежец Г. П., 2008. Морфогенез *Amygdalus pedunculata* (Rosaceae) в природе и при интродукции // Раст. ресурсы. Т. 44. Вып. 3. С. 8–15.
5. Екимова Н. В., Муратова Е. Н., Силкин П. П., 2004. Кариотип абрикоса сибирского *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. (Rosaceae) // Turczaninowia. 2004. Т. 7. № 3. С. 68–73.

6. Екимова Н. В., Рудых С. Г., 2007. Сезонный ритм развития *Armeniaca sibirica* и *Amygdalus pedunculata* в Западном Забайкалье / Раст. ресурсы. Т. 43. Вып. 2. С. 18–23.
7. Екимова Н. В., Хроленко Ю. А., Муратова Е. Н., Силкин П. П., 2009. Числа хромосом и кариотипы некоторых видов семейства *Polygonaceae* // Бот. журн. Т. 94. № 2. С. 308–313.
8. Камелин Р. В., 1973. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 355 с.
9. Комаров В. Л., 1950. Избранные сочинения. Т. 5. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Список растений Маньчжурской флористической области. Покрытосеменные (двудольные). Окончание. С. 17–21.
10. Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н., 2002. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, Филиал «Гео». 707 с.
11. Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов, 2002. 2-е изд., перераб. и доп. Новосибирск: Наука, 340 с.
12. Красникова С. А., Красников А. А., Ростовцева Т. С., Ханминчун В. М., 1983. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири // Бот. журн. Т. 68. № 6. С. 827–835.
13. Лутков А. Н., 1966. Полиплоидия в эволюции и селекции растений // Экспериментальная полиплоидия в селекции растений. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. С. 7–34.
14. Муратова Е. Н., Екимова Н. В., Карнюк Т. В., 2003. Кариотип миндаля черешкового *Amygdalus pedunculata* (*Rosaceae*) // Бот. журн. Т. 88. № 10. С. 137–141.
15. Паррай Н. В., 2000. Эколого-биологические особенности *Amygdalus pedunculata* Pall. в условиях Западного Забайкалья: Автореф. канд. дис. Улан-Удэ, 22 с.
16. Першина Л. А., 2009. О роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений // Вестник ВОГиС. Т. 13. № 2. С. 336–344.
17. Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П., 1998. Числа хромосом сосудистых растений с острова Залива Петра Великого и полуострова Муравьева Амурского (Приморский край) // Ботан. журн. Т. 83. № 5. С. 125–130.
18. Смирнов Ю. А., 1968. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. Т. 10. № 12. С. 1601–1602.
19. Хромосомные числа цветковых растений, 1969. Л.: Наука, 927 с.
20. Чехов В. П., 1935. Карносистематический очерк трибы *Galegeae* Bronn // Труды Биол. н.-и. (Томск). Т. 2. С. 71–88.
21. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР, 1990. Л.: Наука. Т. 1. Aceraceae–Menyanthaceae, 510 с.
22. Cui L., Wall P. K., Leebens-Mack J. H. et al., 2006. Widespread duplications throughout the history of flowering plants // Genome Research. Vol. 16. P. 738–749.
23. Grant V., 1981. Plant speciation. N. Y.: Columbia Univ. Press, 346 p.
24. Index to plant chromosome numbers 1998–2000, 2003. Ed. P. Goldblatt, D. E. Johnson. Monograph in Systematic Botany. Vol. 94. Missouri Botanical Garden Press, 297 p.
25. Index to plant chromosome numbers 2001–2003, 2006. Ed. P. Goldblatt, D. E. Johnson. Monographs in Systematic Botany. Vol. 106. Missouri Botanical Garden Press, 242 p.
26. Li S., 1988. Chromosome number report // International Organization of Plant Biosystematists Newsletter. Vol. 10. P. 11.
27. Měsíček J., Soják J., 1969. Chromosome counts of Mongolian plants // Folia Geobotanica and Phytotaxonomica. Vol. 4. N 1. P. 55–86.
28. Měsíček J., Soják J., 1995. Chromosome numbers of Mongolian Angiosperms // Folia Geobotanica and Phytotaxonomica. Vol. 30. N 4. P. 445–453.
29. Shang Z. Y., Su G. X., 1985. Chromosome numbers of six species in the genus *Amygdalus* from China // J. of Wuhan Botanical Research. Vol. 3. N 4. P. 363–366.
30. Stebbins G. L., 1967. Variation and evolution in plants. N. Y.: Columbia Univ. Press, 2-nd ed. 643 p.
31. Wolfe K. H., 2001. Yesterday's polyploidization and mystery of diploidization // Nat. Rev. Genet. Vol. 2. P. 333–341.
32. Zhang S.-Z., 1988. Preliminary report on the chromosomes of the genus *Caragana* in Inner Mongolia // Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Intramongolicae. Vol. 19. P. 552–553.
33. Yan G.-X., Zhang S.-Z., Xue F.-H., Yun J.-F., Wang L.-Y., Fu X.-Q., 1995. The chromosome numbers of 35 forage species and their geographical distribution // Grassland of China. N 1. P. 16–20.
34. Yan G.-X., Zhang S.-Z., Yun J.-F., Fu X.-Q., Wang L.-Y., 1989. Chromosome numbers and geographical distribution of 68 species of forage plants // Grassland of China. N 4. P. 53–60.

#### THE ROLE OF POLYPLOIDY IN ADAPTATION AND SETTLING OF STEPPE SHRUBS IN CENTRAL ASIA

Ekimova N. V., Muratova E. N., Silkin P. P.

✳ **SUMMARY:** Chromosome numbers for some species of Central Asia steppe shrubs are given: *Rhamnus erythroxylon* Pall. (*Rhamnaceae*), *Caragana buriatica* Peschk. (*Fabaceae*), *Amygdalus pedunculata* Pall., *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. (*Rosaceae*), *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach. and *A. frutescens* (L.) C. Koch (*Polygonaceae*). Chromosome numbers of some species were determined for the first time. Comparative analysis of adaptive properties of polyploid

and diploid species has been conducted. It was established that natural polyploids are more adaptive to existence in extreme conditions. They possess by high potential for survival and characterized by more high level of intraspecific polymorphism, abundant flowering and fruitification, ability of propagate both generative and vegetative means, high seed germination.

✿ **KEY WORDS:** polyploidy; adaptation; steppe shrubs; chromosome number; settling; steadiness; extreme conditions.

✿ Информация об авторах

**Екимова Наталья Викторовна** — к. б. н., докторант.  
Сибирский федеральный университет.  
660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79.  
E-mail: ekimova\_n@mail.ru.

**Муратова Елена Николаевна** — д. б. н., профессор, зав. лабораторией лесной генетики и селекции.  
Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.  
660036, Красноярск-36, Академгородок.  
E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru.

**Силкин Павел Павлович** — д. б. н., зав. лаборатории Функционирования лесных экосистем.  
Сибирский федеральный университет.  
660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79.  
E-mail: ppsilk@rambler.ru.

**Ekimova Natalja Viktorovna** — candidate of biological science.  
Siberian Federal University.  
660041, Krasnoyarsk, Svobodny Ave., 79.  
E-mail: ekimova\_n@mail.ru.

**Muratova Elena Nikolaevna** — doctor of biological science.  
V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS.  
660036, Krasnoyarsk, Academgorodok.  
E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru.

**Silkin Pavel Pavlovich** — doctor of biological science.  
Siberian Federal University.  
660041, Krasnoyarsk, Svobodny Ave., 79.  
E-mail: ppsilk@rambler.ru.