

УДК 634.0.165.4: 576.312.35/37

## Кариологические и молекулярно-цитогенетические исследования древесных растений в Институте леса им. В. Н. Сукачева

Елена Н. Муратова, Тамара С. Седельникова\*, Александр В. Пименов, Ольга В. Горячкина  
Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН», Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28, Россия, e-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru; tss@ksc.krasn.ru; pimenov@ksc.krasn.ru; kvitko@ksc.krasn.ru  
ORCID0000-0002-5951-4968; ORCID0000-0002-6689-2369; ORCID0000-0002-8946-4199

\* tss@ksc.krasn.ru

### Реферат.

**Цель.** Выявление кариологических и цитогенетических особенностей древесных растений для изучения биотического разнообразия, решения таксономических проблем, вопросов эволюционной и популяционной генетики.  
**Методы.** Использовались классические методы с окрашиванием препаратов ацетогематоксилином и новый метод флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH). Результаты. Изучено более 250 популяций и местообитаний представителей разных родов голосеменных из семейств Pinaceae, Cupressaceae, Ephedraceae и покрытосеменных древесных растений из семейств Rosaceae, Aceraceae, Polygonaceae, Nitrariaceae, Rhamnaceae, Fabaceae, Ericaceae. Исследования проведены в оптимальных и экстремальных условиях произрастания, при интродукции в дендрариях, ботанических садах и парках; кроме того, изучены различные внутривидовые формы и уникальные экземпляры растений. Выявлены изменчивость хромосомных чисел и широкий спектр хромосомных мутаций. Использование флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) с пробамми 45S и 5S генов рибосомной РНК и DAPI позволяет идентифицировать гомологичные пары хромосом и проводить сравнительный анализ кариотипов хвойных. Анализ хромосомных чисел древесных покрытосеменных растений показал значительную роль полиплоидии в их эволюции. **Выводы.** Изучение кариотипов древесных растений выявило их разнообразие, изменчивость хромосомных чисел, более высокий уровень хромосомных аномалий и их широкий спектр в экстремальных условиях обитания, в интродукционных насаждениях, а также у культиваров и аномальных по габитусу форм деревьев. Использование молекулярно-цитогенетических маркеров дало возможность получить новую информацию о структуре хромосом хвойных. Показана роль полиплоидии в эволюции древесных покрытосеменных растений.

**Ключевые слова:** популяция, внутривидовые формы, интродукция, кариотип, хромосомы, изменчивость, хромосомные мутации, полиплоидия.

## Кариологічні і молекулярно-цитогенетичні дослідження деревних рослин в Інституті лісу ім. В. М. Сукачова

Олена М. Муратова, Тамара С. Седельнікова\*, Олександр В. Піменов, Ольга В. Горячкина  
Інститут лісу ім. В. М. Сукачова СВ РАН, Федеральний науковий центр «Красноярський науковий центр СВ РАН», Росія, 660036, Красноярськ, Академістечко, 50/28, Росія, e-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru; tss@ksc.krasn.ru; pimenov@ksc.krasn.ru; kvitko@ksc.krasn.ru  
ORCID0000-0002-5951-4968; ORCID0000-0002-6689-2369; ORCID0000-0002-8946-4199

\* tss@ksc.krasn.ru

### Реферат.

**Мета.** Виявлення каріологічних і цитогенетичних особливостей деревних рослин для вивчення біотичного різноманіття, вирішення таксономічних проблем, питань еволюційної та популяційної генетики. **Методи.** Використовували класичні методи з фарбуванням препаратів ацетогематоксином і новий метод флуоресцентної *in situ* гібридизації (FISH). **Результати.** Вивчено понад 250 популяцій і місць росту представників різних родів голонасінних з родин Pinaceae, Cupressaceae, Ephedraceae і покритонасінних деревних рослин з родин Rosaceae, Aceraceae, Polygonaceae, Nitrariaceae, Rhamnaceae, Fabaceae, Ericaceae. Дослідження проведені в оптимальних і екстремальних умовах, в умовах інтродукції в дендраріях, ботанічних садах і парках; крім того, вивчені різні внутрішньовидові форми й унікальні екземпляри рослин. Виявлено мінливість хромосомних чисел і широкий спектр хромосомних мутацій. Використання флуоресцентної *in situ* гібридизації (FISH) з пробрами 45S і 5S генів рРНК і DAPI дає змогу ідентифікувати гомологічні пари хромосом і проводити порівняльний аналіз каріотипів хвойних. Аналіз хромосомних чисел деревних покритонасінних рослин показав значну роль поліплоїдії в їхній еволюції. **Висновки.** Вивчення каріотипів деревних рослин виявило їх різноманіття, мінливість хромосомних чисел, більш високий рівень хромосомних аномалій і їх широкий спектр в екстремальних умовах росту, в інтродукційних насадженнях, а також у культурарів і аномальних за рабітусом форм дерев. Використання молекулярно-цитогенетичних маркерів дало можливість отримати нову інформацію про структуру хромосом хвойних. Показана роль поліплоїдії в еволюції деревних покритонасінних рослин.

*Ключові слова:* популяція, внутрішньовидові форми, інтродукція, каріотип, хромосоми, мінливість, хромосомні мутації, поліплоїдія.

## Karyological, Molecular and Cytogenetical Studies on Tree Plants in

### V. N. Sukachev Institute of Forest

Elena N. Muratova, Tamara S. Sedel'nikova\*, Alexander V. Pimenov,

Olga V. Goryachkina

V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center «Krasnoyarsk Science Center SB RAS», Russia, 660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28, Russia, e-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru; tss@ksc.krasn.ru; pimenov@ksc.krasn.ru;

kvitko@ksc.krasn.ru

ORCID0000-0002-5951-4968; ORCID0000-0002-6689-2369; ORCID0000-0002-8946-4199

\* tss@ksc.krasn.ru

### Abstract.

**Aim.** The article aimed at finding out the karyological features and conduct molecular and cytogenetic analysis on tree plants for biotic diversity studies, solve problems of taxonomics, evolutionary and population genetics. **Methods.** Classic methods with acetohematoxylin staining of slides and new method of fluorescent *in situ* hybridization (FISH) had been used. **Results.** More than 250 populations and provenances of representatives of different genera of gymnosperms from the families Pinaceae, Cupressaceae, Ephedraceae and tree angiosperms from the families Rosaceae, Aceraceae, Polygonaceae, Nitrariaceae, Rhamnaceae, Fabaceae, Ericaceae were studied. Investigations had been conducted in natural populations and during the introduction, in optimal and extreme conditions, in disturbed ecosystems, botanical gardens and parks; in addition, various intraspecific forms and unique trees had been studied. The variability of chromosome numbers and a wide range of chromosomal mutations had been revealed. Use of fluorescence *in situ* hybridization (FISH) with the 45S and 5S ribosomal RNA gene probes and DAPI staining allowed to identify of homologous chromosome pairs in the karyotypes of conifers and to facilitate the comparative karyotype analysis of those species. Analysis of the chromosome numbers of woody angiosperms showed a significant role of polyploidy in their evolution. **Conclusions.** The studies on karyotypes in tree species showed their diversity, variability of chromosome numbers, higher level of chromosomal anomalies

and their wide spectrum in extreme conditions, under introduction and also in cultivars and abnormal form of trees. The use of molecular cytogenetic markers made it possible to obtain new information on the structure of conifer chromosomes. The role of polyploidy in the evolution of woody angiosperms was shown.

*Key words:* population, intraspecies forms, introduction, karyotype, chromosomes, variability, chromosomal mutations, polyploidy.

**Введение/Introduction.** Кариологические и цитогенетические исследования древесных растений вносят большой вклад в познание их биотического разнообразия, решение проблем систематики, вопросов эволюционной и популяционной генетики. В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН исследования кариотипов древесных растений начаты Л. Ф. Правдиным в 60-х гг. XX в. с изучения сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (Pravdin, 1964). В конце 60-х — начале 70-х гг. большой вклад в развитие кариологических исследований внесла М. В. Круклис. Она исследовала кариотипы видов лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb., Гмелина *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. и Чекановского *Larix czekanowskii* Szaf. (*L. sibirica* × *L. gmelinii*), мейоз у этих видов, кариотип ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). М. В. Круклис одной из первых обнаружила добавочные, или В-хромосомы у хвойных (Krukliis, 1971; Krukliis & Milyutin, 1977). С 70-х гг. и по настоящее время в Институте проводятся кариологические исследования разных видов древесных растений, произрастающих в различных климатических зонах, преимущественно в бореальных лесах Евразии.

**Материалы и методы/Materials and Methods.** Материалом для исследований послужили семена различных видов древесных растений, собранные в природных популяциях и в условиях интродукции. Предварительную обработку материала, фиксацию, окрашивание ацетогематоксилином проводили по стандартным для хвойных методикам (Pravdin et al., 1972; Muratova, 1995). Флуоресцентную *in situ* гибридизацию (FISH) проводили в соответствии с ранее опубликованной методикой (Badaeva et al., 1996; Goryachkina et al., 2013).

**Результаты и обсуждение/Results and Discussion.** Исследуемые виды древесных растений включали 4 рода семейства сосновых (Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi): пихта (*Abies* Mill.), лиственница (*Larix* Mill.), ель (*Picea* A. Dietr.), сосна (*Pinus* L.); 6 родов семейства кипарисовых (Cupressaceae Bartl.): кипарисовик (*Chamaecyparis* Spach), кипарис (*Cupressus* L.), можжевельник (*Juniperus* L.), микробиота (*Microbiota* Kom.), секвойядендрон (*Sequoiadendron* Buchh.), туя (*Thuja* L.); род эфедра (*Ephedra* L.) семейства эфедровых (Ephedraceae Dumort.). Кроме того, исследованы 4 рода семейства розоцветных (Rosaceae Juss.): роза (*Rosa* L.), спирея (*Spiraea* L.), миндаль (*Amygdalus* L.) и абрикос (*Armeniaca* Mill., в настоящее время виды обоих родов включены в род *Prunus* L.), роды курчавка (*Atraphaxis* L.) семейства гречишных (Polygonaceae Juss.), жостер (*Rhamnus* L.) семейства крушиновых (Rhamnaceae Juss.), карагана (*Caragana* Lam.) семейства бобовых (Fabaceae Lindl.), клен (*Acer* L.) семейства кленовых (Aceraceae Juss.), рододендрон (*Rhododendron* L.) семейства вересковых (Ericaceae Juss.), селитрянки (*Nitraria* L.) семейства селитрянковых (Nitrariaceae Lindl.). В общей сложности изучено более 250 популяций и насаждений в оптимальных и экстремальных условиях, нарушенных экосистемах, ботанических садах, дендрариях и парках. Исследованы внутривидовые формы, расы, культивары, а также встречающиеся в природе отдельные особи с отклоняющимися от нормы морфологическими признаками.

Исследование видов пихты, проведенное для популяций из России и сопредельных стран — пихты сибирской *A. sibirica* Ledeb., белой *A. alba* Mill., цельнолистной *A. holophylla* Maxim., субальпийской *A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt., сахалинской *A. sachalinensis* (F. Schmidt) Mast., Семенова *A. semenovii* B. Fedtsch., Вича *A. veitchii* Lindl. — показало, что их диплоидный набор включает 24 хромосомы ( $2n = 24$ ). Кариотипы содержат 7 пар метацентрических и 4 пары субмета- и субacroцентрических хромосом (Muratova, 1995; Sedel'nikova, 2008; Kvitko, 2009; Sedel'nikova et al., 2011). Разные виды пихты различаются по числу и локализации нуклеолярных районов. Наибольшее внимание уделено кариологическому изучению пихты сибирской. Исследование разных популяций *A. sibirica* выявило сравнительно низкий уровень внутривидового кариологического полиморфизма и небольшие различия по количеству и особенностям локализации нуклеолярных районов (Muratova, 1995; Sedel'nikova, 2008; Kvitko, 2009; Kvitko & Muratova, 2010). Изучен мейоз у *A. sibirica* в естественном древостое и в условиях дендрария (Bazhina et al., 2008, 2011). Установлено, что большинство

наблюдаемых на разных стадиях аномалий мейоза относится к общему типу. В условиях интродукции по сравнению с естественными насаждениями частота встречаемости нарушений значительно выше, а их спектр значительно шире.

Виды лиственницы, включенные в анализ, представлены лиственницей европейской *L. decidua* Mill., сибирской *L. sibirica*, Гмелина *L. gmelinii*, Чекановского (*L. ×czekanowskii*) — гибридным комплексом между лиственницей сибирской и лиственницей Гмелина, а также спорными в таксономическом отношении лиственницей Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis), Каяндера (*L. cajanderi* Mayr), гибридными группами под названием лиственница амурская *L. ×amurensis* Kolesn. (предположительно возникла в результате скрещивания *L. gmelinii*, *L. maritima* Suk. и *L. olgensis* A. Henry) и лиственница охотская *L. ×ochotensis* Kolesn. — вероятный гибрид между *L. cajanderi* и *L. kurilensis* Mayr (Muratova, 1995; Sedel'nikova, 2008; Muratova et al., 2007; Sedel'nikova et al., 2011; Sedel'nikova & Pimenov, 2017a, b, 2019). Исследовали числа хромосом в семенном потомстве деревьев *L. sibirica* типичного габитуса, внутривидовых форм, выделенных по окраске женских шишек — красношишечных (f. *rubriflora* Szaf.), розовошишечных (f. *rosea* Szaf.), зеленошишечных (f. *viridiflora* Szaf.), а также морфотипов, отклоняющихся от нормальных — с «ведьмиными метлами», кустовидных, с крупными и мелкими шишками и др.

Диплоидный набор видов лиственницы включает 24 хромосомы ( $2n = 24$ ). В кариотипах содержится шесть пар метацентрических и шесть пар субмета- или интерцентрических хромосом. Проведены детальные кариологические исследования разных популяций широко распространенных бореальных видов *L. sibirica* и *L. gmelinii*. Разные виды и популяции *Larix* различаются по числу и локализации вторичных перетяжек. Нами впервые у представителей данного рода были обнаружены добавочные, или В-хромосомы. По одной В-хромосоме ( $2n = 24+1В$ ) было найдено у лиственницы Гмелина в Восточной Сибири (Читинская обл.) и лиственницы сибирской на севере Средней Сибири (окрестности г. Норильска) и в Южной Сибири (Республика Хакасия).

Кариотипы изученных видов рода *Picea* — ель, включают 24 хромосомы ( $2n = 24$ ): 8 пар длинных метацентрических, две пары коротких метацентрических и 2 пары коротких субметацентрических хромосом. Проведены кариологические исследования ели сибирской (*P. obovata*) из популяций различных регионов Сибири. Во многих популяциях данного вида обнаружены добавочные хромосомы ( $2n = 24+1-4В$ ). Кроме ели сибирской, одну или несколько В-хромосом включают и другие исследованные нами виды ели из России, Беларуси, Казахстана, Канады, Киргизии, Китая, США, Франции Чехии, Японии: ель обыкновенная *P. abies* (L.) Karst. — 1–4В, аянская *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carg. — 1–3В, Бревера *P. breweriana* S. Wats. — 1В, финская *P. ×fennica* (Regel) Kom. (гибрид ели обыкновенной и ели сибирской) — 1В, Глена *P. glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. — 1–5В, Коямы *P. koyamae* Shiras. — 1В, Мейера *P. meyeri* Rehder & E. H. Wilson — 1–3В, колючая *P. pungens* Engelm. — 1В, пурпурная *P. purpurea* Mast. — 1В, Шренка *P. schrenkiana* Fisch. et C. A. Mey — 1В. К настоящему времени в роде *Picea* найден 21 вид с добавочными хромосомами, включая межвидовой гибрид *P. ×fennica* (Vladimirova, 2002; Карпуук, 2004; Goryachkina et al., 2013; Tashev et al., 2014; Muratova, 2018).

Изученные виды рода *Pinus* — сосна, относятся к двум под родам: *Strobis* (секция *Strobi*, подсекция *Cembrae* — кедровые сосны) и *Pinus* (секция *Pinus*, подсекция *Sylvestres* — обыкновенные сосны). В группе кедровых сосен проанализированы сосна сибирская *P. sibirica* Du Tour, корейская *P. koraiensis* Siebold et Zucc., кедровый стланик *P. pumila* (Pall.) Regel, произрастающие в России, сосна кедровая европейский *P. cembra* L. в происхождениях Украины и Чехии. В группе *Sylvestres* подробно изучена сосна обыкновенная *P. sylvestris*, произрастающая в России, Болгарии и Чехии. У сосны обыкновенной исследованы не только типичные деревья, но и особи с отклоняющимся от нормального габитусом — карлики, с плакучей формой кроны, несущие «ведьмины метла» и др. Проанализированы и другие виды сосны — близкородственные виды: сосна пицундская *P. pitysusa* Steven и эльдарская *P. eldarica* Medw. из Грузии, горная *P. mugo* Turra из Чехии и Болгарии, сосна Джеффри *P. jeffreyi* Grev. et Balf. из США, приморская *P. pinaster* Aiton из Абхазии, Гельдрейха *P. heldreichii* Christ. и черная *P. nigra* Arnold из Болгарии. Кариотипы сосен содержат 24 хромосомы ( $2n = 24$ ). У кедровых сосен имеется 11 пар метацентрических и одна пара субметацентрических или близких к ним хромосом. У сосен группы *Sylvestres* имеется десять пар метацентрических и две

пары субметацентрических хромосом. Виды сосны и популяции в пределах видов различаются по числу и локализации вторичных перетяжек (Muratova, 1995; Sedel'nikova, 2008; Sedel'nikova et al., 2011; Pimenov et al., 2012; Sedel'nikova, 2016).

Увеличение изменчивости числа хромосом у видов сосны, как и других представителей семейства сосновые, может происходить при их интродукции, а также у гибридных особей. Миксоплоидия выявлена в семенном потомстве некоторых видов из дендрария «Софронка» (окрестности г. Пльзень, Чехия): интродуцированных из Сербии сосны приморской (*P. pinaster*), из Испании сосны горной древовидной (*P. uncinata* Mill. ex Mirb.), межвидового гибрида сосны скрученной и Банкаса *P. contorta* Dougl. ex Loud. × *P. banksiana* Lamb. (Sedel'nikova et al., 2008).

Геномные мутации, такие как анеуплоидия, миксоплоидия и, в отдельных случаях, полиплоидия, выявлены у изученных видов сосны, лиственницы, ели и пихты, преимущественно в экстремальных условиях произрастания. Миксоплоидия найдена у аномальных по габитусу форм деревьев *L. sibirica* и *P. sylvestris*. В популяциях у границ ареалов, в экстремальных условиях, отмечены изменения морфологии хромосом, повышенная встречаемость вторичных перетяжек и хромосомных перестроек. У сосны обыкновенной около южной и северной границ ареала выявлен широкий спектр хромосомных мутаций — кольцевые и полицентрические хромосомы, делеции, фрагменты, множественные нарушения. У этих же деревьев имеются нарушения митоза и мейоза. Хромосомные перестройки найдены у лиственницы сибирской в Казахстане, Монголии, на Таймыре в условиях воздействия техногенных эмиссий, у лиственницы Сукачева на Южном Урале, в северных популяциях лиственницы Гмелина, кедрового стланика, ели сибирской, у пихты сибирской в горах Хамар-Дабана и высокогорья Западного Саяна (Muratova, 1995; Sedel'nikova, 2008).

Большое внимание уделено кариологическому изучению видов семейства Pinaceae на суходолах и болотах различного типа в южно-таежной подзоне Западной Сибири (Sedel'nikova, 2008). У всех изученных видов выявлена миксоплоидия и анеуплоидия. Спектр геномных и хромосомных мутаций в метафазах и ана-телофазах у деревьев на болоте шире, чем на суходоле. Аберрации представлены кольцевыми и полицентрическими хромосомами, фрагментами, нарушениями спирализации. Отмечены многополюсные митозы, отстающие хромосомы, одиночные и парные мосты, фрагменты, выбросы хромосом за пределы пластинки, агглютинация хромосом. У деревьев *P. sylvestris* с «ведьминой метлой» наблюдались необычные формы ядрышек и «остаточные ядрышки» в метафазе митоза, митотические нарушения, с-митоз.

Кариологическое изучение можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) на болотах и суходолах Западной Сибири показало, что кариотип данного вида содержит 22 хромосомы ( $2n = 22$ ). Все хромосомы метацентрические, одна пара близка к субметацентрическому типу. Существенных различий в кариотипах болотных и суходольных популяций не обнаружено (Mikheeva et al., 2005).

Среди представителей семейства Cupressaceae исследованы числа хромосом у достаточно большого количества видов (Sedel'nikova et al., 2011; 2014; Sedel'nikova, 2016). Изучены широко распространенные в интродукции виды: кипарисовик Лаусона *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Parl., кипарис аризонский *Cupressus arizonica* Greene, кипарис вечнозеленый *C. sempervirens* L., секвойядендрон гигантский *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh. (syn. *Sequoia gigantea* Torr.), туя восточная (*Thuja orientalis* L.), культивары туи западной (*T. occidentalis* L.) с различной окраской хвои и формой кроны — 'Лютеа' ('Lutea'), 'Вареана' ('Wareana'), 'Вареана желтеющая' ('Wareana Lutescens'), 'Шаровидная' ('Globosa'). Сбор семян производился в парковых насаждениях и дендрариях России, Болгарии, Кыргызстана, Украины, США: курортном парке г. Эссендуки, дендрарии Лесотехнического университета (г. София), Национальном дендрологическом парке «Софиевка» НАН Украины (г. Умань), Национальном парке «Секвойя» и Кингз Каньон (окр. г. Висейлия, США). У всех исследованных видов имеется 22 хромосомы ( $2n = 22$ ). Для данных представителей семейства Cupressaceae характерна миксоплоидия, встречаются хромосомные аномалии (рис. 1). Изучение числа хромосом у единственного представителя рода микробиота (*Microbiota*) — микробиота перекрестнопарная (*M. decussata* Kom.) из Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН, показало, что этот вид также характеризуется числом хромосом  $2n = 22$  (Kvitko et al., 2009).

При изучении одного из видов рода эфедра (*Ephedra*) — эфедры двухколосковой (*E. distachya* L.) из Франции (Muratova et al., 2001) установлено, что данный вид является тетраплоидом ( $2n = 4x = 28$ ).

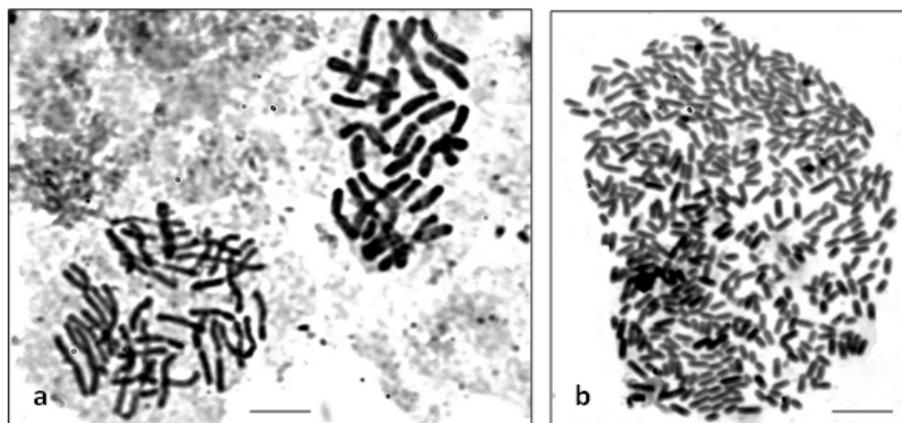


Рисунок 1. Метафазные пластинки культиваров *Thuja occidentalis* в дендропарке «Софиевка»: а — миксоплоидия ( $2n = 22, 33$ ) у *T. occidentalis* 'Wareana'; б — фрагментация хромосом у *T. occidentalis* 'Lutea'. Масштабная линейка — 10 мкм  
 Figure 1. Metaphase plates of *Thuja occidentalis* cultivars in Dendrological park "Sofiyivka": a — mixoploidy ( $2n = 22, 33$ ) in *T. occidentalis* 'Wareana'; b — fragmentation of chromosomes in *T. occidentalis* 'Lutea'. Scale bar 10 µm.

Большинство видов семейств сосновых и кипарисовых в норме являются диплоидами со стабильными основными числами хромосом и сходными кариотипами. При работе с такими геномами новую информацию можно получить, используя молекулярно-цитогенетические маркеры. Это дает возможность идентифицировать хромосомы в кариотипе, подбирать гомологичные пары, выявлять хромосомные перестройки. К настоящему времени флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) с пробями 5S и 45S рРНК генов успешно применяется для изучения хромосом основных лесообразующих видов хвойных Сибири и некоторых других регионов.

Проведено сравнительное изучение кариотипов трех видов лиственницы — *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (Goryachkina et al., 2013). Исследование показало, что мажорные локусы 45S рДНК расположены в районах вторичных перетяжек на хромосомах III и IV у *L. sibirica*, III, IV и VII у *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. Кроме того, у всех видов выявлено четыре минорных локуса 45S рДНК в перицентромерных районах хромосом I, II, VI, XII (рис. 2). Гены 5S рРНК локализованы на хромосоме III. Близкородственные виды *L. gmelinii* и *L. cajanderi* не различаются по рисунку гибридизации.

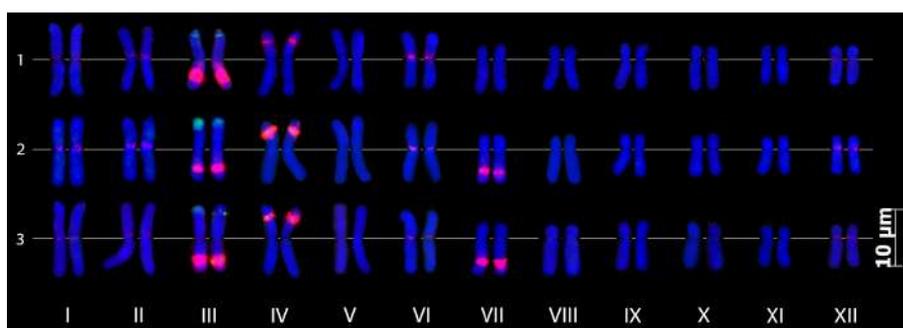


Рисунок 2. Картирование генов 45S рРНК (красные сигналы) и 5S рРНК (зеленые сигналы) на метафазных хромосомах трех видов *Larix*: *L. sibirica* (1), *L. gmelinii* (2) и *L. cajanderi* (3). Масштабная линейка — 10 мкм.  
 Figure 2. Physical mapping of 45S rRNA (red) and 5S rRNA (green) on metaphase chromosomes of three *Larix* species: *L. sibirica* (1), *L. gmelinii* (2) и *L. cajanderi* (3). Scale bar 10 µm.

У ели сибирской мажорные сайты генов 45S рРНК имеются на шести парах хромосом, у ели Шренка (*Picea shrenkiana* Fisch. et C. A. Mey.) — на пяти (Goryachkina et al., 2018). В кариотипе *Abies sibirica* мажорные локусы 45S рДНК выявлены у четырех пар метацентриков. В кариотипе *Pinus sylvestris* выявлено наибольшее число локусов 45S рДНК, они имеются на всех хромосомах, за исключением одной пары метацентриков.

Семь метацентрических хромосом содержат мажорные сайты этих генов в дистальном районе и минорные в области центромеры.

У видов рода *Larix* хромосома III, несущая локусы двух семейств рибосомных генов, очевидно, является маркерной. Ортологичная хромосома представителей рода *Picea* содержит дополнительный локус 5S рДНК на длинном плече метацентрической хромосомы рядом с локусом 45S рДНК. У видов *Pinus* на хромосоме III, содержащей локусы 5S и 45S рДНК, наблюдается дополнительный минорный сайт 45S рДНК в перицентромерном районе короткого плеча (Hizume et al., 2002; Liu et al., 2003; Cai et al., 2006; Shibata et al., 2016). Проведенные исследования показывают, что кариотипы разных видов хвойных значительно различаются по числу и распределению локусов рибосомных генов. Использование метода флуоресцентной гибридизации *in situ* открывает новые возможности при анализе генетического разнообразия, путей микроэволюции, внутривидовой и межвидовой дивергенции хвойных.

Кроме большого числа видов голосеменных, исследованы представители нескольких семейств покрытосеменных древесных растений. Определены числа хромосом у двух видов *Rosa* (семейство Rosaceae): *R. acicularis* Lindl. (шиповника иглистого) из северных и центральных районов Красноярского края и *R. majalis* Hermm. (шиповника майского) из Красноярского и Алтайского краев. У *R. majalis* установлены две хромосомные расы — диплоидная ( $2n = 2x = 14$ ) и триплоидная ( $2n = 3x = 21$ ), а у *R. acicularis* — гекса- ( $2n = 6x = 42$ ) и октоплоидная ( $2n = 8x = 56$ ); кроме того, у этого вида встречается миксоплоидия (Muratova et al., 1998). По литературным данным, у этих видов встречаются также тетраплоидные расы с  $2n = 4x = 28$  (Jičínská, 1976; Poppek et al., 1991).

Установлены числа хромосом четырех видов рода *Spiraea*: спиреи березолистной *S. betulifolia* Pall., спиреи уссурийской *S. ussuriensis* Pojark., спиреи извилистой *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess из Приморского края, а также спиреи средней *S. media* F. Schmidt из Иркутской и Амурской областей (Polyakova & Muratova, 2015). Из них три вида — *S. betulifolia* Pall., *S. ussuriensis* Pojark. и *S. media* оказались диплоидами с  $2n = 2x = 18$ , *S. flexuosa* — тетраплоидом с  $2n = 4x = 36$ . Для *S. flexuosa* известно также диплоидное число хромосом  $2n = 2x = 18$  (Hara, 1952), а для *S. media*, кроме диплоидного, отмечены триплоидное  $2n = 3x = 27$  и тетраплоидное  $2n = 4x = 36$  числа хромосом (Krasnoborov et al., 1980; Probatova et al., 2006). *S. betulifolia* и *S. ussuriensis* в кариологическом отношении были изучены впервые.

Впервые определены числа хромосом миндаля черешкового *Amygdalus pedunculata* Pall., syn. *Prunus pedunculata* (Pall.) Maxim., и абрикоса сибирского *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., syn. *Prunus sibirica* L. также входящих в семейство розоцветных. Миндаль черешковый является тетраплоидом с числом хромосом  $2n = 4x = 32$  (Muratova et al., 2003). У абрикоса сибирского в природных популяциях число хромосом диплоидное —  $2n = 2x = 16$ , в интродукционных посадках этого вида обнаружена миксоплоидия: среди диплоидных клеток обнаружены тетраплоидные —  $2n = 4x = 32$  (Екимова et al., 2004). Тетраплоидное число хромосом новое, как для рода *Amygdalus*, так и *Armeniaca*: большая часть изученных к настоящему времени видов этих родов являются диплоидами (Chromosome counts database: CCDB. — URL: <http://ccdb.tau.ac.il/>; Index to Plant Chromosome Numbers. — URL: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>).

Установлены числа хромосом двух видов курчавки (*Atraphaxis*) из природных популяций Республики Бурятия: колючей *A. pungens* (Vieb.) Jaul. et Spach и кустарниковой *A. frutescens* (L.) Koch из семейства *Polygonaceae* (Екимова et al., 2009). *A. pungens* характеризуется числом хромосом  $2n = 6x = 48$  и представляет собой гексаплоид, *A. frutescens* — диплоид с числом хромосом  $2n = 2x = 16$ . Число хромосом *A. pungens* определено впервые. Число хромосом  $2n = 16$  оказалось новым не только для *A. frutescens*, но и для всего рода *Atraphaxis*.

Впервые были определены числа хромосом двух представителей степных кустарниковых сообществ Южного Забайкалья: караганы бурятской *Caragana buriatica* Peschkova (Fabaceae) и жёстера краснодревесного *Rhamnus erythroxyton* Pall. (Rhamnaceae). Оба вида диплоиды — *C. buriatica* с числом хромосом  $2n = 2x = 16$ , *R. erythroxyton* —  $2n = 2x = 24$  (Екимова et al., 2012). Кариологическое изучение клена Гиннала (*Acer ginnala* Maxim.), из Центральных районов Красноярского края (семейство кленовые Aceraceae), показало, что число его хромосом составляет  $2n = 2x = 26$  (Muratova et al., 1998). Все изученные к настоящему времени

представители рода *Acer* (клен) имеют такое же число хромосом (Chromosome counts database: CCDB. — URL: <http://ccdb.tau.ac.il/>; Index to Plant Chromosome Numbers. — URL: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>).

Исследование двух видов селитрянки (*Nitraria*) — *N. schoberi* L. (селитрянка Шобера) и *N. sibirica* Pall. (селитрянка сибирская) из разных районов Сибири (Новосибирской обл., Алтайского края, Республик Алтай, Хакасия, Тыва) и Северо-Восточного Китая (провинция Цзылинь) показало, что они характеризуются миксоплоидией и вариабельностью хромосомных чисел при основном числе  $x = 12$  (Muratova et al., 2011b, 2013). У *N. sibirica* чаще встречается диплоидное число хромосом  $2n = 2x = 24$ , у *N. schoberi* преобладает тетраплоидное число  $2n = 4x = 48$ . У рододендрона Ледебурра *Rhododendron ledebourii* Pojark. (сем. Ericaceae) из дендрария Института леса установлено диплоидное число хромосом  $2n = 2x = 26$  и отмечены отдельные тетраплоидные клетки ( $2n = 4x = 52$ ). Полученные данные являются первым сообщением числа хромосом для этого вида (Muratova et al., 2011a). Хромосомы изученных видов древесных покрытосеменных мелкие, по морфологии могут быть двуплечими, точечными и с неопределенным положением центромеры.

Исследования и обзор литературных данных показывают, что многие виды покрытосеменных растений являются полиплоидными (обзоры: Goldblatt, 1980; Lewis, 1980; Pershina, 2009; Rodionov, 2013). Сравнительный анализ адаптивных свойств полиплоидных и диплоидных видов показывает, что естественные полиплоиды во многих случаях более приспособлены к существованию в экстремальных условиях. Миксоплоидия также отмечена у многих видов древесных растений, особенно в экстремальных условиях произрастания. Вполне возможно, что соотношение клеток с разным уровнем пloidности является одним из факторов адаптации растений к новым условиям обитания.

С развитием методов геномного секвенирования было установлено, что многие виды растений, считающиеся диплоидными, представляют собой древние полиплоиды или палеополиплоиды (Cui et al., 2006; Pershina, 2009; Soltis & Soltis, 2009; Rodionov, 2013; Soltis et al., 2014). Палеополиплоиды не выявляются цитологически или с помощью ДНК-маркеров; их можно идентифицировать только с помощью биоинформационных технологий. Результаты сравнительного исследования полностью секвенированных геномов показали, что полиплоидные таксоны цветковых растений формировались в несколько раундов (Soltis & Soltis, 2009). В большинстве случаев их образование сопровождалось дубликациями геномов или межвидовой гибридизацией. После этого в процессе эволюции происходила постепенная диплоидизация геномов, приводящая к образованию кариотипов неотличимых от диплоидных (Cui et al., 2006; Rodionov, 2013). Следы, по крайней мере, двух общегеномных дубликаций обнаружены и в геноме современных голосеменных растений (Pavy et al., 2012).

Вопрос о полиплоидном происхождении высоких основных чисел во многих семействах покрытосеменных обсуждается давно (Goldblatt, 1980; Lewis, 1980; Pershina, 2009; Rodionov, 2013). Среди исследованных нами, к таким видам относятся представители родов *Rhamnus* и *Nitraria*, имеющие основное число хромосом  $x = 12$ ; виды этих родов с  $2n = 24$  считаются диплоидными. Высокое основное число хромосом видов *Acer* и *Rhododendron* ( $x = 13$ ) могло возникнуть при гибридизации и способствовать видообразованию в этих родах.

**Выводы/Conclusions.** Кариологическое исследование древесных растений, как голосеменных, так и покрытосеменных, выявило большое разнообразие их кариотипов, изменчивость хромосомных чисел, более высокий уровень хромосомных аномалий и их широкий спектр у популяций в экстремальных условиях, в интродукционных насаждениях, а также у культиваров и аномальных по габитусу форм деревьев. Использование молекулярно-цитогенетических маркеров дало возможность получить новую информацию о структуре хромосом хвойных. Анализ хромосомных чисел и изучение кариотипов древесных покрытосеменных показало значительную роль полиплоидии в их эволюции.

**Благодарности/Acknowledgement.** Исследования выполнены в рамках бюджетного проекта ФГБНУ ИЛ СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН “Биоразнообразие коренных хвойных и производных лесных экосистем”, проект № 0356–2017–0741 (0356–2019–0024).

#### Список литературы/References

Badaeva, E. D., Friebe, B. & Gill, B. S. (1996). Genome differentiation in Aegilops: I. Distribution of highly repetitive DNA sequences on chromosomes of diploid species. *Genome*. Vol. 39. N2. P. 293–306. DOI: 10.1139/g96-0409.

- Bazhina, E. V., Kvitko, O. V. & Muratova, E. N. (2008). Meiosis at microsporogenesis in Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in natural populations and in an Arboretum. *Eurasian J. of Forest Research*. Vol. 11. N1. P. 41–49.
- Bazhina, E. V., Kvitko, O. V. & Muratova, E. N. (2011). Specific features of meiosis in the Siberian fir (*Abies sibirica*) in the forest Arboretum of the V. N. Sukachev Institute, Russia. *Biodiversity and Conservation*. Vol. 20. N2. P. 415–428. DOI 10.1007/s10531-010-9958-y.
- Cai, Q., Zhang, D., Liu, Zh.-L. & Wang, X.-R. (2006). Chromosomal localization of 5S and 18S rDNA in five species of subgenus *Strobos* and their implications for genome evolution of *Pinus*. *Annals of Botany*. Vol. 97. N5. P. 715–722. DOI: 10.1093/aob/mcl030.
- Chromosome counts database: CCDB. URL: <http://ccdb.tau.ac.il/>.
- Cui, L., Wall, P. K., Leebens-Mack, J. H., Lindsay, B. G., Soltis, D. E., Doyle, J. J., Soltis, P. S., Carlson, J. E., Arumuganathan, K., Barakat, A., Albert, V. A., Ma, H. & de Pamphilis, C. W. (2006). Widespread duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Research*. Vol. 16. N6. P. 738–749. DOI: 10.1101/gr.4825606.
- Ekimova, N. V., Muratova, E. N. & Silkin, P. P. (2004). Karyotype of *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. (Rosaceae). *Turczaninowia*. N3. C. 96–100. (in Russian).
- Ekimova, N. V., Muratova, E. N. & Silkin, P. P. (2012). The role of polyploidy in adaptation and settling of steppe shrubs in Central Asia. *Russian J. of Genetics: Applied Research*. 2012. Vol. 2. N2. P. 105–109.
- Ekimova, N. V., Khrolenko, Yu. A., Muratova, E. N. & Silkin, P. P. (2009). Chromosome numbers and karyotypes of some family Polygonaceae species. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 94. N2. P. 148–153. (in Russian).
- Goldblatt, P. (1980). Polyploidy in Angiosperms: Monocotyledons. *Polyploidy: Biological Relevance* [Ed. W. H. Lewis]. N. Y.: Plenum Press. P. 219–239.
- Goryachkina, O. V., Badaeva, E. D., Muratova, E. N. & Zelenin, A. V. (2013). Molecular cytogenetic analysis of Siberian *Larix* species by fluorescence *in situ* hybridization. *Plant Systematics and Evolution*. Vol. 299. N2. P. 471–479. DOI: 10.1007/s00606-012-0737-y.
- Goryachkina, O. V., Muratova, E. N. & Badaeva, E. D. (2018). Karyological studies of *Picea schrenkiana* (Pinaceae) from Kirghizia. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 103. N4. P. 505–515. DOI: 10.1134/S0006813618040063. (in Russian).
- Goryachkina, O. V., Muratova, E. N. & Bezdelev, A. B. (2013). Chromosome numbers of some species from genera *Abies* and *Picea*. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 98. N5. P. 645–647. (in Russian).
- Hara, H. (1952). Contributions to the study of variations in the Japanese plants closely related to those of Europe or North America. Part I. *J. of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo. Sect. 3, Botany*. Vol. 6. N1–3. P. 29–96.
- Hizume, M., Shibata, F., Matsusaki, Y., Garajova, Z. (2002). Chromosome identification and comparative analysis of four *Pinus* species. *Theoretical and Applied Genetics*. Vol. 105. N4. P. 491–497. DOI: 10.1007/s00122-002-0975-4.
- Index to Plant Chromosome Numbers. — URL: <http://www.tropicos.org/Project/IPC�>.
- Jičínská, D. (1976). Autogamy in various species of the genus *Rosa*. *Preslia*. Vol. 48. P. 225–229.
- Karpyuk, T. V. (2004). Kariologiya roda *Picea* A. Dietr. v aziatskoj chasti areala. *Avtoreferat dyssrtatsii . ... kand. biol. nauk*. Krasnoyarsk. 16 p. (in Russian).
- Krasnoborov, I. M., Rostovtseva T. S. & Ligus S. A. (1980). Chromosome numbers of some plant species of South Siberia and the Far East. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 65. N5. P. 659–668. (in Russian).
- Krukliis, M. V. (1971). Supernumerary chromosomes in gymnosperms (a study case of *Picea obovata* Ldb.). *Dokladi Akademii Nauk SSSR*. Vol. 196. N5. P. 1213–1216. (in Russian).
- Krukliis, M. V. & Milyutin L. I. (1977). *Chekanovsky larch*. Moskva: Nauka. 211 p. (in Russian).
- Kvitko, O. V. (2009). Citogeneticheskaya i kariologicheskaya harakteristika pihty sibirskoj (*Abies sibirica* Ledeb.). *Avtoreferat dyssrtatsii . ... kand. biol. nauk*. Krasnoyarsk. 19 p. (in Russian).
- Kvitko, O. V. & Muratova, E. N. (2010). Karyological characteristics of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.)

in Central Siberia. *Cell and Tissue Biology*. Vol. 4. N2. P. 215–222. DOI: 10.1134/S1990519X10020124.

Kvitko, O. V., Muratova, E. N., Syzikh O. A. & Vladimirova O. S. (2009). Chromosome numbers of some conifer species *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 94. N2. P. 145–147. (in Russian).

Lewis, W. H. (1980). Polyploidy in Angiosperms: Dicotyledons. *Polyploidy: Biological Relevance* [Ed. W. H. Lewis]. N. Y.: Plenum Press. P. 241–268.

Liu, Z.-L., Zhang, D., Hong, D.-Y. & Wang, X.-R. (2003). Chromosome localization of 5S and 18S-5.8S ribosomal DNA sites in five Asian pines using fluorescence in situ hybridization. *Theoretical and Applied Genetics*. Vol. 106. N2. P. 198–204. DOI:10.1007/s00122-002-1024-z.

Mikheeva, N. A., Muratova, E. N. & Efremov S. P. (2005). Characterization of Common juniper (*Juniperus communis* L.) karyotype. *Lesovedenie (Russian J. of Forest Sciences)*. N3. C. 72–76. (in Russian).

Muratova, E. N. (1995). Kariostatematika semejstva Pinaceae Lindl. Sibiri i Dalnego Vostoka. *Avtoreferat dysertatsii ... dokt. biol. nauk*. Novosibirsk. 32 p. (in Russian).

Muratova, E. N. (2018). B-chromosomes in Gymnosperms — A review. *The International J. of Plant Reproductive Biology*. Vol. 10. N1. P. 14–25. DOI: 10.14787/ijprb.2018.10.1.14–25.

Muratova, E. N., Ekimova, N. V. & Karpjuk, T. V. (2003). The karyotype of *Amygdalus pedunculata* (Rosaceae). *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 88. N10. P. 137–141.

Muratova, E. N., Ekimova, N. V., Kvitko O. S., Silkin P. P. & Tikhonova N. A. (2011a). Karyological studies on small-sized chromosomal woody plant species. *Flora and vegetation of Siberia and Far East*. Proceedings of All-Russian conference with International participation. Krasnoyarsk. Vol. 2. P. 166–172.

Muratova, E. N., Goryachkina O. V. & Banaev, E. V. (2013). Karyological studies of Siberian species of *Nitraria* L. (Nitrariaceae). *Turczaninovia*. Vol. 16. N4. P. 50–54. (in Russian).

Muratova, E. N., Kvitko O. V., Banaev E. V., Zhang, J.-q. & Wang G.-zh. (2011b). Karyological studies of some *Nitraria* (Nitrariaceae). *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 96. N1. C. 108–115. (in Russian).

Muratova, E. N., Pimenov, A. V., Sedelnikova, T. S. & Nelyubina, M. I. (1998). Chromosome numbers of some woody plants. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 83. N2. P. 148–149. (in Russian).

Muratova, E. N., Sedelnikova, T. S., Pimenov, A. V., Karpjuk, T. V., Syzikh, O. A. & Kvitko, O. V. (2007). Karyological analysis of larch species from Siberia and the Far East of Russia. *Forest Science and Technology*. Vol. 3. N2. P. 89–94.

Muratova E. N., Vladimirova T. S. & Sedelnikova T. S. (2001). Chromosome numbers of some Gymnosperms. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 86. N8. P. 143–144 (in Russian).

Pavy, N., Pelgas, B., Laroche, J. Rigault Ph., Isabel N. & Bousquet J. (2012). A spruce gene map infers ancient plant genome reshuffling and subsequent slow evolution in the gymnosperm lineage leading to extant conifers. *BioMed Central Biology*. 2012. Vol. 10. Article Number 84. 18 p. DOI:10.1186/1741-7007-10-84.

Pershina, L. A. (2009). On the role of wide hybridization and polyploidy in plant evolution. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii (Vavilov J. of Genetics and Breeding)*. Vol. 13. N2. P. 336–344. (in Russian).

Pimenov, A. V., Sedelnikova, T. S. & Tashev A. N. (2012). Chromosome numbers of Pinaceae species from Bulgaria. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 97. N9. P. 1238a-1241. (in Russian).

Polyakova, T. A. & Muratova, E. N. (2015). Karyological study of some species of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae) of the Far East and Eastern Siberia flora. *Rastitel'nii mir Aziatskoi Rossii (Plant Life of Asian Russia)*. N2 (18). P. 22–26. (in Russian).

Popek, R., Facsar G. & Málacka, J. (1991). Cyto-taxonomische Untersuchungen an der Gattung *Rosa* (Rosaceae) — die Arten aus Ungarn und anderen Gebieten. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. Vol. 36. N1. P. 81–87. (in German).

Pravdin, L. F. (1964). *Scots pine. Variability, intraspecific systematics and breeding*. Moskva: Nauka. 191 p. (in Russian).

Pravdin, L. F., Budaragin, V. A., Krukliis, M. V. & Shershukova O. P. (1972). Methods of karyologic investigation of conifers. *Lesovedenie (Russian Journal of Forest Sciences)*. N2. P. 67–75 (in Russian).

Probatova, N. S., Barkalov, V. Y., Rudyka, E. G. & Pavlova, N. S. (2006). Further chromosome studies on

vascular plant species from Sakhalin, Moneron and Kurile Islands. *Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. Sapporo: Hokkaido University Museum. Vol. 2. P. 93–110.

Rodionov, A. V. (2013). Polyploidy and interspecies hybridization in the evolution of the flowering plants. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii (Vavilov J. of Genetics and Breeding)*. Vol. 17. N4/2. P. 916–929 (in Russian).

Sedel'nikova, T. S. (2008). Differenciatsiya bolotnyh i suhodolnyh populatsiy vidov semejstva Pinaceae Lindl. *Avtoreferat dyssrtatsii ... dokt. biol. nauk*. Tomsk. 35 p. (in Russian).

Sedel'nikova, T. S. (2016). Chromosome numbers of some species of Cupressaceae and Pinaceae in artificial and park stands. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 101. N11. P. 1350–1352. (in Russian).

Sedel'nikova, T. S., Muratova, E. N. & Pimenov, A. V. (2011). Variability of chromosome numbers in Gymnosperms. *Biology Bulletin Reviews*. Vol. 1. N2. P. 100–109. DOI: 10.1134/S2079086411020083.

Sedel'nikova, T. S. & Pimenov, A. V. (2017a). Chromosome numbers of *Larix sibirica* (Pinaceae) forms in the Shira steppe of the Republic of Khakassia. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 102. N5. P. 693–697 (in Russian).

Sedel'nikova, T. S. & Pimenov, A. V. (2017b). Chromosome numbers of *Larix* (Pinaceae) species in forest-steppe and forest-tundra of Middle Siberia. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 102. N12. P. 1694–1697 (in Russian).

Sedel'nikova, T. S. & Pimenov, A. V. (2019). Karyological study of Siberian larch species *Larix sibirica* and *Larix gmelinii* in Taimyr. *Cytology and Genetics*. Vol. 53. N3. P. 202–211. DOI: 10.3103/S0095452719030046.

Sedel'nikova, T. S., Pimenov, A. V., Grabovyy, A. N. & Ponomarenko V.A. (2014). Chromosome numbers of *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) in the National dendrological park “Sofievka”, Ukraine. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 99. N8. P. 941–944. (in Russian).

Sedel'nikova, T. S., Pimenov, A. V., Onuchin, A. A. & Jankovska, V. (2008). Chromosome numbers of some coniferous species in arboreturns and recreation parks. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 93. N1. P. 157–158. (in Russian).

Sedel'nikova, T. S., Pimenov A. V., Tashev A. N. (2011). Chromosome numbers of Cupressaceae species under introduction in Bulgaria. *Botanicheskii Zhurnal (Russian Botanical J.)*. Vol. 96. N7. P. 974–975 (in Russian).

Shibata F., Matsusaki Y. & Hizume M. (2016). A comparative analysis of multi-probe fluorescence *in situ* hybridization (FISH) karyotypes in 26 *Pinus* species (Pinaceae). *Cytologia*. Vol. 81. N4. P. 409–421. DOI: 10.1508/cytologia.81.409.

Soltis, P. S. & Soltis, D. E. (2009). The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology*. Vol. 60. P. 561–588.

Soltis, D. E., Visger, C. J. & Soltis, P. S. (2014). The polyploidy revolution then...and now: Stebbins revisited. *American J. of Botany*. Vol. 101. N7. P. 1057–1078. DOI: 10.3732/ajb.1400178.

Tashev A. N., Sedel'nikova T. S. & Pimenov A. V. (2014). Supernumerary (B) chromosomes in populations of *Picea abies* (L.) H. Karst. from Western Rhodopes (Bulgaria). *Cytology and Genetics*. Vol. 48. N3. P. 160–165. DOI: 10.3103/S0095452714030116.

Vladimirova, O. S. (2002). Dobavochnye hromosomy hvojnnyh (na primere predstavitelej roda *Picea* A. Dietr.). *Avtoreferat dyssrtatsii ... kand. biol. nauk*. Krasnoyarsk. 23 p. (in Russian).

Received: July, 17

Accepted: July, 31