

МУРАТОВА Е. Н., СЕДЕЛЬНИКОВА Т. С.[✉], ПИМЕНОВ А. В., ГОРЯЧКИНА О. В.

Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН»,

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

✉ tss@ksc.krasn.ru, (007) 391-249-44-47

КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ХВОЙНЫХ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ КЛАССИЧЕСКИМИ И НОВЫМИ МЕТОДАМИ

Цель. Выявление кариологических особенностей и проведение цитогенетических исследований хвойных растений для изучения биологического разнообразия, решения таксономических проблем, вопросов эволюционной и популяционной генетики. **Методы.** Использовались классические методы с окрашиванием препаратов ацетогематоксилином и флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH). **Результаты.** Изучено более 150 популяций и местобитаний представителей разных родов хвойных из семейств Pinaceae и Cupressaceae. Исследования проведены в природных популяциях и при интродукции, в оптимальных и экстремальных условиях, в нарушенных экосистемах, ботанических садах и парках; кроме того, изучены различные внутривидовые формы. Выявлена изменчивость хромосомных чисел и широкий спектр хромосомных мутаций. Флуоресцентная *in situ* гибридизация с пробамми 5S и 45S рРНК генов позволила идентифицировать отдельные хромосомы в кариотипах хвойных и провести сравнительно-кариологический анализ этих видов. **Выводы.** Изучение хромосом у видов семейств сосновых и кипарисовых выявило кариотипическое разнообразие и хромосомные аномалии в экстремальных условиях обитания и при интродукции. Использование молекулярно-цитогенетических маркеров дало возможность получить новую информацию о структуре хромосом хвойных.

Ключевые слова: хромосомы, нуклеоларные локусы, хромосомные мутации, Pinaceae, Cupressaceae.

Кариологические и цитогенетические исследования видов хвойных растений вносят большой вклад в познание их биологического разнообразия, решение таксономических проблем, 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.) [1]. В конце 60-х – начале 70-х гг. большой вклад в развитие кариологических исследований внесла М. В. Круклис. Она изучила кариотипы лиственниц – сибирской, Гмелина и Чекановского (*Larix sibirica* Ledeb., *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. sibirica* × *L. gmelinii* = *Larix czekanowskii* Szaf.), мейоз у этих видов, кариотип ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), впервые обнаружила В-хромосомы у хвойных [2–3]. С 70-х гг. и по настоящее время в Институте проводятся кариологические исследования хвойных бореальной зоны Евразии.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили семена различных видов хвойных, собранные в природных популяциях и в условиях интродукции. Предварительную обработку материала, фиксацию, окрашивание ацетогематоксилином проводили по стандартным для хвойных методикам [4–5]. Флуоресцентную *in situ* гибридизацию (FISH) проводили в соответствии с имеющейся методикой и модификациями применительно к объектам [6].

Результаты и обсуждение

Исследуемые виды хвойных относятся к четырём родам семейства сосновые Pinaceae (Spreng. ex F. Rudolphi): пихта (*Abies* Mill.), лиственница (*Larix* Mill.), ель (*Picea* A. Dietr.), сосна (*Pinus* L.) и 5 родам семейства кипарисовые (Cupressaceae Bartl.): кипарисовик (*Chamaecyparis* Spach), кипарис (*Cupressus* L.), можжевельник (*Juniperus* L.), микробиота (*Microbiota* Kom.), туя (*Thuja* L.). В общей сложности изучено более 150 популяций, про-

израстающих в оптимальных и экстремальных условиях, в нарушенных экосистемах, ботанических садах и парках. Исследованы внутривидовые формы, расы, культивары, а также встречающиеся в природе отдельные особи с отклоняющимися от нормального признаками габитуса и особенностями генеративных органов.

Исследование представителей рода *Abies* показывает, что их диплоидный набор включает 24 хромосомы ($2n=24$). Кариотипы пихт содержат 7 пар метацентрических и 4 пары субмета- и субacroцентрических хромосом [5, 7, 8]. Разные виды пихты различаются по числу и локализации нуклеолярных районов. Наибольшее внимание уделено кариологическому изучению пихты сибирской (*A. sibirica* Ledeb.) как одному из основных компонентов темнохвойной формации лесов Сибири. Исследование разных популяций *A. sibirica* выявило сравнительно низкий уровень внутривидового кариологического полиморфизма и небольшие различия по количеству и особенностям локализации нуклеолярных районов. Изучен мейоз у *A. sibirica* в естественном древостое и в условиях дендрария. 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.

Лиственницы, включенные в анализ, представляют две родственные группы видов: первая включает лиственницу сибирскую и лиственницу Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis), вторая – лиственницу Гмелина и лиственницу Каяндера (*L. cajanderi* Mayr), а также родственные им виды [5, 7, 9–11]. Исследовали числа хромосом в семенном потомстве деревьев *L. sibirica* типичного габитуса, а также внутривидовых форм, выделенных по окраске женских шишек – красношишечных (*f. rubriflora* Szaf.), розовошишечных (*f. rosea* Szaf.), зеленошишечных (*f. viridiflora* Szaf.), и форм, отклоняющихся от нормальных – с «ведьмиными метлами», кустовидных, с крупными и мелкими шишками и др. Диплоидный набор лиственниц включает 24 хромосомы ($2n=24$). В кариотипах лиственниц содержится шесть пар симметричных (метацентрических) и шесть пар асимметричных (субмета- или интерцентрических) хромосом. Проведено кариологическое исследование широко распространенных бореальных видов *L. sibirica* и *L. gmelinii* в разных популяциях. Виды и по-

пуляции изученных видов лиственниц различаются по числу и локализации вторичных перетяжек. Нами впервые у представителей данного рода были обнаружены добавочные, или В-хромосомы. По одной В-хромосоме ($2n=24+1B$) было найдено у лиственницы Гмелина в Восточной Сибири (Читинская обл.), лиственницы сибирской на севере Средней Сибири (окрестности г. Норильска) и в Южной Сибири (Республика Хакасия).

Кариотипы изученных видов рода *Picea* включают 24 хромосомы ($2n=24$): 8 пар длинных метацентрических, две пары коротких метацентрических и 2 пары коротких субметацентрических хромосом [2, 5, 7, 12, 13]. Проведены детальные кариологические исследования ели сибирской из различных популяций Сибири. Во многих популяциях данного вида обнаружены добавочные хромосомы ($2n=24+1-4B$). Кроме ели сибирской, одну или несколько В-хромосом имеют и другие исследованные нами виды ели: ель обыкновенная (*P. abies* (L.) Karst.) – 1-4B, ель аянская (*P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) – 1-3B, ель Бревера (*P. breweriana* S. Wats.) – 1B, ель финская (*P. × fennica* (Regel) Kom.) – 1B, ель Гленна (*P. glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. – 1-5B, ель Коямы (*P. koyamae* Shiras.) – 1B, ель Мейера (*P. meyeri* (Rehder & E.H. Wilson) – 1-3B, ель колочая (*P. pungens* Engelm.) – 1B, ель пурпурная (*P. purpurea* (Mast.) – 1B, ель Шренка (*P. schrenkiana* Fisch. et C.A. Mey) – 1B. К настоящему времени в роде *Picea* найдено 20 видов с добавочными хромосомами, включая межвидовой гибрид *P. × fennica*.

Изученные виды сосен относятся к двум под родам рода *Pinus*: *Strobus* (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), сосна корейская (*P. koraiensis* Siebold et Zucc.) и кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel). В группе *Sylvestres* подробно изучена сосна обыкновенная. Кариотипы сосен содержат 24 хромосомы ($2n=24$). У кедровых сосен имеется 11 пар симметричных (метацентрических) и одна пара асимметричных хромосом – субметацентрических или близких к ним. У сосен группы *Sylvestres* имеется десять пар симметричных и две пары асимметричных хромосом. Виды сосен и популяции в пределах видов различаются по числу и локализации вторичных перетяжек [5, 7].

Увеличение изменчивости числа хромосом сосен, как и других хвойных, часто происходит при их интродукции в различных географических регионах, далеких от естественных ареалов. Миксоплоидия ($2n=24,25$; $2n=24,36$; $2n=24,48$; $2n=24,25,48$) выявлена в семенном потомстве некоторых видов сосен-интродуцентов из дендрария «Софронка» (окрестности г. Пльзень, Чехия): сосны приморской (*P. pinaster* Aiton), сосны горной древовидной (*P. uncinata* Mill. Ex Mirb.), межвидового гибрида сосны скрученной и сосны Банка (*P. contorta* Dougl. ex Loud. x *P. banksiana* Lamb.) [14].

Геномные мутации, в частности такие, как анеуплоиды, миксоплоиды и в отдельных случаях полиплоиды, выявлены у изученных видов сосны, лиственницы, ели и пихты преимущественно в экстремальных условиях произрастания. Наибольший спектр изменчивости числа хромосом ($2n=19,20,24,48$; $2n=21,23,24,27$; $2n=24,25,36$; $2n=24,36$; $2n=24,36,48$; $2n=24,48$) отмечен у полярной формы лиственницы сибирской (*L. sibirica* f. *polaris* Dylis), произрастающей на Таймыре в условиях техногенного загрязнения. Миксоплоидия найдена у отклоняющихся от нормального габитуса форм деревьев *L. sibirica* и *P. sylvestris*. В популяциях у границ ареалов (в экстремальных условиях существования) имеются изменения морфологии хромосом, повышается 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 сернистых 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.

Большое внимание уделено кариологическому изучению хвойных на суходолах и болотах различного типа в южно-таежной подзоне Западной Сибири [7]. У всех изученных видов выявлена миксоплоидия ($2n=24,36,48$) и анеуплоидия. Спектр геномных и хромосомных мутаций в метафазах и анна-телофазах у деревьев на болоте шире, чем на суходоле. Аберрации пред-

ставлены кольцевыми и полицентрическими хромосомами, фрагментами, нарушениями спирализации. Встречались многополюсные митозы, отстающие хромосомы, одиночные и парные мосты, фрагменты, выбросы хромосом за пределы пластинки, агглютинация хромосом. У *P. sylvestris* с «ведьминой метлой» наблюдались необычные формы ядрышек и «остаточные ядрышки», 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. Все хромосомы метацентрические, одна пара близка к субметацентрическому типу. Существенных различий в кариотипах болотных и суходольных популяций не обнаружено. Среди представителей семейства кипарисовых исследовано еще несколько видов [15–17]. Изучены широко распространенные в интродукции виды: кипарисовик Лаусона (*Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Parl.), кипарис арizonский (*Cupressus arizonica* Greene), кипарис вечнозеленый (*Cupressus sempervirens* L.), туя восточная (*T. orientalis*), культивары туи западной (*T. occidentalis*) 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 Болгарии, России, Украины. У всех исследованных видов имеется 22 хромосомы ($2n=22$). Для данных представителей семейства Cupressaceae характерна миксоплоидия ($2n=19,22,44$; $2n=22,24,33$; $2n=22,33$; $2n=22,33,44$; $2n=22,44$). Микробиота перекрестнопарная (*Microbiota decussata* Kom.) характеризуется числом хромосом $2n=22$ [18].

Большинство видов хвойных 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 отдельные хромосомы в кариотипе, подбирать гомологичные пары, выявлять хромосомные перестройки. К настоящему времени с помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) с пробамми 5S и 45S рРНК генов изучены хромосомные наборы основных лесобразующих видов хвойных Сибири и некоторых других регионов – пихты сибирской, видов лиственницы, ели сибирской,

ели Шренка (*Picea shrenkiana* Fisch. et С.А. Мей.), сосны обыкновенной.

Проведено сравнительное изучение кариотипов трех видов лиственницы – *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* [16]. У *L. sibirica* выявлено 2 мажорных локуса 45S рДНК в дистальных районах хромосом III и IV и 4 минорных локуса семейства этих генов в перичентромерных районах хромосом I, II, VI, XII. Близкородственные виды *L. gmelinii* и *L. cajanderi* не различаются по рисунку гибридизации: оба вида содержат дополнительный мажорный локус 45S рДНК в хромосоме VII, которого нет у *L. sibirica*. У всех изученных видов лиственницы хромосома III на одном плече несет мажорный локус 45S рДНК, а на другом – мажорный локус 5S рДНК. Установлено, что данная хромосома, содержащая локусы двух семейств рибосомных генов, является маркером для видов рода *Larix*. В перичентромерных районах хромосом лиственниц выявляются DAPI-бэнды, рисунок которых у этих видов сходен (рис.).

У *P. obovata* мажорные сайты генов 45S рРНК имеются у шести пар хромосом, у *P. schrenkiana* – в пяти [19]. В кариотипах исследованных видов *Abies*, *Larix*, *Picea* и *Pinus* выявлены локусы 5S рДНК у одной пары хромосом. У видов *Larix* и *P. sylvestris* наблюдается сходная локализация этих генов на коротких плечах одного из длинных метацентриков. Ортологичная хромосома *P. obovata* и *P. schrenkiana* содержит дополнительный локус 5S рДНК на длинном плече метацентрической хромосомы рядом с локусом 45S рДНК. У *A. sibirica* минорный сайт 5S рДНК находится в

перичентромерном районе короткого плеча хромосомы XII. Р. В кариотипе *A. sibirica* мажорные локусы 45S рДНК выявлены у четырех пар метацентриков. В кариотипе *P. 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. Таким образом, 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.

Выводы

Изучение хромосом у видов семейств сосновых и кипарисовых выявило кариотипическое разнообразие и хромосомные аномалии в экстремальных условиях обитания и при интродукции. Использование молекулярно-цитогенетических маркеров дало возможность получить новую информацию о структуре хромосом хвойных.

Исследования выполнены в рамках базового проекта № АААА-А17-117101820003-0 при частичной финансовой поддержке Междисциплинарного интеграционного проекта СО РАН № 45 «Взаимосвязь климатических и экосистемных процессов на территории лесоболотных комплексов Западной Сибири».

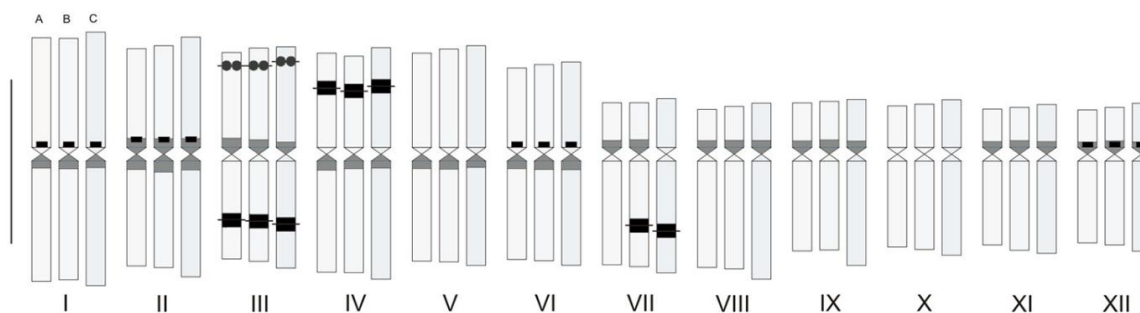


Рис. Сравнительная идиограмма *L. sibirica* (А), *L. gmelinii* (В) и *L. cajanderi* (С). Черными полосками показаны локусы 45S рДНК, черными кружками – локусы 5S рДНК, серыми полосками – DAPI-бэнды. Масштабная линейка – 10 мкм.

References

1. Pravdin L.F. Scots pine. Variability, intraspecies systematics and breeding. Moskva: Nauka, 1964. 191 s. [in Russian] / Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
2. Krukliis M.V. Supernumerary chromosomes in gymnosperms (a study case of *Picea obovata* Ldb.). *Doklady Akademii Nauk SSSR*. 1971. Vol. 196, № 5. P. 1213–1216. [in Russian] / Круклис М.В. Добавочные хромосомы у голосеменных (на примере *Picea obovata* Ldb.). *Докл. АН СССР*. 1971. Т. 196, № 5. С. 1213–1216.
3. Krukliis M.V., Milyutin L.I. Chekanovsky larch. Moskva: Nauka, 1977. 211 s. [in Russian] / Круклис М.В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
4. Pravdin L.F., Budaragin V.A., Krukliis M.V., Shershukova O.P. Methods of karyologic investigation of conifers. *Lesovedenie (Russian Journal of Forest Sciences)*. 1972. № 2. P. 67–75. [in Russian] / Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В., Шершукова О.П. Методика кариологического изучения хвойных пород. *Лесоведение*. 1972. № 2. С. 67–75.
5. Muratova E.N. Kariosistematika semejstva Pinaceae Lindl. Sibiri i Dalnego Vostoka: avtoref. dys. dokt. biol. nauk. Novosibirsk, 1995. 32 p. [in Russian] / Муратова Е.Н. Кариосистематика семейства Pinaceae Lindl. Сибири и Дальнего Востока: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1995. 32 с.
6. Goryachkina O.V., Badaeva E.D., Muratova E.N., Zelenin A.V. Molecular cytogenetic analysis of Siberian *Larix* species by fluorescence *in situ* hybridization. *Plant Systematics and Evolution*. 2013. Vol. 299, issue 2. P. 471–479. doi: 10.1007/s00606-012-0737-y.
7. Sedel'nikova T.S. Differencivciya bolotnyh i suходольnyh populyacij vidov semejstva Pinaceae Lindl.: avtoref. dys. dokt. biol. nauk. Tomsk, 2008. 35 p. [in Russian] / Седельникова Т.С. Дифференциция болотных и суходольных популяций видов семейства Pinaceae Lindl.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2008. 35 с.
8. Kvitko O.V. Citogeneticheskaya i kariologicheskaya karakteristika pithy sibirskoj (*Abies sibirica* Ledeb.): avtoref. dys. kand. biol. nauk. Krasnoyarsk, 2009. 19 p. [in Russian] / Квитко О.В. Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2009. 19 с.
9. Muratova E.N., Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Karpyuk T.V., Kvitko O.V., Syzikh O.A. Karyological polymorphism of larches. Larch biodiversity of Asian Russia. Novosibirsk: Academic publishing "GEO", 2010. P. 34–49. [in Russian] / Муратова Е.Н., Седельникова Т.С., Пименов А.В., Карпюк Т.В., Квитко О.В., Сизых О.А. Кариологический полиморфизм лиственниц. Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. Новосибирск: академическое изд-во ГЕО, 2010. С. 34–49.
10. Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V. Chromosome numbers of *Larix sibirica* (Pinaceae) forms in the Shira steppe of the Republic of Khakassia. *Botanicheskiy Zhurnal (Russian Botanical J.)*. 2017. Vol. 102, № 5. P. 693–697. [in Russian] / Седельникова Т.С., Пименов А.В. Числа хромосом форм *Larix sibirica* (Pinaceae) в Ширинской степи Республики Хакасия. *Ботанический журнал*. 2017. Т. 102, № 5. С. 693–697.
11. Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V. Chromosome numbers of *Larix* (Pinaceae) species in forest-steppe and forest-tundra of Middle Siberia. *Botanicheskiy Zhurnal (Russian Botanical J.)*. 2017. Vol. 102, № 12. P. 1694–1697. [in Russian] / Седельникова Т.С., Пименов А.В. Числа хромосом видов рода *Larix* (Pinaceae) в лесостепи и лесотундре Средней Сибири. *Ботанический журнал*. 2017. Т. 102, № 12. С. 1694–1697.
12. Vladimirova O.S. Dobavochnye hromosomy hvoynnyh (na primere predstavitelej roda *Picea* A. Dietr.): avtoref. dys. kand. biol. nauk. Krasnoyarsk, 2002. 23 p. [in Russian] / Владимирова О.С. Добавочные хромосомы хвойных (на примере представителей рода *Picea* A. Dietr.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2002. 23 с.
13. Karpyuk T.V. Kariologiya roda *Picea* A. Dietr. v aziatskoj chasti areala: avtoref. dys. kand. biol. nauk. Krasnoyarsk, 2004. 16 p. [in Russian] / Карпюк Т.В. Кариология рода *Picea* A. Dietr. в азиатской части ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 16 с.
14. Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Onuchin A.A., Jankovska V. Chromosome numbers of some coniferous species in arboreta and recreation parks. *Botanicheskiy Zhurnal (Russian Botanical J.)*. 2008. Vol. 93, № 1. P. 157–158. [in Russian] / Седельникова Т.С., Пименов А.В., Онучин А.А., Янковская В. Числа хромосом некоторых видов хвойных в дендрариях и парковых насаждениях. *Ботанический журнал*. 2008. Т. 93, № 1. С. 157–158.
15. Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Tashev A.N. Chromosome numbers of Cupressaceae species under introduction in Bulgaria. *Botanicheskiy Zhurnal (Russian Botanical J.)*. 2011. Vol. 96, № 7. P. 974–975. [in Russian] / Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ташев А.Н. Числа хромосом видов Cupressaceae при интродукции в Болгарии. *Ботанический журнал*. 2011. Т. 96, № 7. С. 974–975.
16. Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Grabovyy A.N., Ponomarenko V.A. Chromosome numbers of *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) in the National dendrological park "Sofievka", Ukraine. *Botanicheskiy Zhurnal (Russian Botanical J.)*. 2014. Vol. 99, № 8. P. 941–944. [in Russian] / Седельникова Т.С., Пименов А.В., Грабовой В.Н., Пономаренко В.А. Числа хромосом *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) в Национальном дендрологическом парке «Софиевка», Украина. *Ботанический журнал*. 2014. Т. 99, № 8. С. 941–944.
17. Sedel'nikova T.S. Chromosome numbers of some species of Cupressaceae and Pinaceae in artificial and park stands *Botanicheskiy Zhurnal (Russian Botanical J.)*. 2016. Vol. 101, № 11. P. 1350–1352. [in Russian] / Седельникова Т.С. Числа хромосом некоторых видов семейств Pinaceae и Cupressaceae в искусственных и парковых насаждениях. *Ботанический журнал*. 2016. Т. 101, № 11. С. 1350–1352.
18. Kvitko O.V., Muratova E.N., Syzikh O.A., Vladimirova O.S. Chromosome numbers of some conifer species *Botanicheskiy Zhurnal (Russian Botanical J.)*. 2009. Vol. 94, № 2. P. 145–147. [in Russian] / Квитко О.В., Муратова Е.Н., Сизых О.А., Владимирова О.С. Числа хромосом некоторых видов хвойных. *Ботанический журнал*. 2009. Т. 94, № 2. С. 145–147.
19. Goryachkina O.V., Muratova E.N., Badaeva E.D. Karyological studies of *Picea schrenkiana* (Pinaceae) from Kirghizia. *Botanicheskiy Zhurnal (Russian Botanical J.)*. 2018. Vol. 103, № 4. P. 505–515. [in Russian] / Горячкина О.В., Муратова Е.Н.,

Бадаева Е.Д. Кариологическое исследование *Picea schrenkiana* (Pinaceae) из Киргизии. *Ботанический журнал*. 2018. Т. 103, № 4. С. 505–515. doi: org/10.1134/S0006813618040063.

MURATOVA E. N., SEDEL'NIKOVA T. S., PIMENOV A. V., GORYACHKINA O. V.

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

KARYOLOGICAL AND CYTOGENETIC RESEARCH OF THE CONIFERS OF BOREAL ZONE BY CLASSIC AND NEW METHODS

Aim. Establishing of karyological features and conducting of cytogenetic analysis on conifer plants for biological diversity studies, solving of problems of taxonomics, evolutionary and population genetics. **Methods.** Classic methods with acetohematoxylin staining of slides and fluorescent *in situ* hybridization (FISH). **Results.** More than 150 populations and provenances of representatives of different conifer genera from the Pinaceae and Cupressaceae families were studied. The studies were carried out in natural populations and during the introduction, in optimal and extreme conditions, in disturbed ecosystems, botanical gardens and parks; in addition, various intraspecific forms have been studied. The variability of chromosome numbers and a wide range of chromosomal mutations have been revealed. Fluorescence *in situ* hybridization (FISH) with the 45S and 5S ribosomal RNA gene probes and DAPI staining allows to identify of homologous chromosome pairs in the karyotypes of conifers and to facilitate the comparative karyotype analysis of these species. **Conclusions.** The studies of chromosomes in species of the Pinaceae and Cupressaceae families showed a karyotypic diversity and chromosomal anomalies in extreme conditions and under introduction. The use of molecular cytogenetic markers made it possible to obtain new information on the structure of conifer chromosomes.

Keywords: chromosomes, nucleolar loci, chromosome mutations, Pinaceae, Cupressaceae.

МУРАТОВА Е. Н., СЕДЕЛЬНИКОВА Т. С., ПИМЕНОВ А. В., ГОРЯЧКИНА О. В.

Институт лісу ім. Сукачева СО РАН, Федеральний науковий центр «Красноярський науковий центр СО РАН», Росія, 660036, м. Красноярськ, Академгородок, 50/28, e-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru, tss@ksc.krasn.ru

КАРІОЛОГІЧНІ І ЦИТОГЕНЕТИЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ХВОЙНИХ БОРЕАЛЬНОЇ ЗОНИ КЛАСИЧНИМИ Й НОВИМИ МЕТОДАМИ

Мета. Виявлення каріологічних особливостей і проведення цитогенетичних досліджень хвойних рослин для вивчення біологічного різноманіття, вирішення таксономічних проблем, питань еволюційної та популяційної генетики. **Методи.** Використовували класичні методи з фарбуванням препаратів ацетогематоксилином і флуоресцентної *in situ* гібридизації (FISH). **Результати.** Вивчено понад 150 популяцій і місцеперебувань представників різних родів хвойних з родин Pinaceae і Cupressaceae. Дослідження проведено у природних популяціях і за інтродукції, в оптимальних і екстремальних умовах, у порушених екосистемах, ботанічних садах і парках; крім того, вивчені різні внутрішньовидові форми. Виявлено мінливість хромосомних чисел і широкий спектр хромосомних мутацій. Флуоресцентна *in situ* гібридизація з пробами 5S і 45S рРНК генів дозволила ідентифікувати окремі хромосоми в каріотипі хвойних і провести порівняльно-каріологічний аналіз цих видів. **Висновки.** Вивчення хромосом у видів родин і кипарисових виявило каріотипічне різноманіття і хромосомні аномалії в екстремальних умовах проживання і за інтродукції. Використання молекулярно-цитогенетичних маркерів дало можливість отримати нову інформацію про структуру хромосом хвойних.

Ключові слова: хромосоми, нуклеоларні локуси, хромосомні мутації, Pinaceae, Cupressaceae.