

СЕДЕЛЬНИКОВА Т.С.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»,

Российская Федерация, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28, e-mail: tss@ksc.krasn.ru, (007) 391-249-44-47

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРА ГЕНОМА ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Отдел хвойные (Pinophyta) является самым многочисленным из современных голосеменных и включает более 600 видов из 68 родов 8 разных семейств [1]. Хвойные, занимающие обширные географические ареалы, обладают большим по размерам (6.500–37000 Mb), сложно организованным геномом. Как и почему хвойные растения в ходе своего развития приобрели столь большой геном, остается неясным до настоящего времени. Предполагается, что изменчивость величины генома хвойных определяется совместным глобальным воздействием стрессовых факторов окружающей среды, естественного отбора и мутагенеза на отдельные генетические элементы или их совокупность [2]. К наиболее информативным признакам, отражающим не только величину и уровень сложности генома, но и являющимся компонентами эпигенетической системы, которая определяет адаптивность происходящих в онтогенезе преобразований в норме и, особенно, при воздействии стрессовых факторов среды, относятся вариабельность числа хромосом, изменения содержания ядерной ДНК и различных повторяющихся последовательностей ДНК [3, 4].

Число хромосом. Хвойные в основном развивались на диплоидном уровне. Большинство родов в семействе Сосновые (Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi), например, Ель (*Picea* A. Dietr.), Лиственница (*Larix* Mill.), Сосна (*Pinus* L.), Пихта (*Abies* Mill.) – диплоиды, содержащие 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$). Роды Туя (*Thuja* L.), Кипарис (*Cupressus* L.), Кипарисовик (*Chamaecyparis* Spach) и другие в семействе Кипарисовые (Cupressaceae Bartl.) также представляют собой диплоиды, включающие 22 хромосомы ($2n = 2x = 22$). Лишь 1,5 % хвойных являются полиплоидными или имеют полиплоидные расы. Естественные полиплоиды у хвойных встречаются только в семействе Cupressaceae. Это можжевельник китайский (*Juniperus chinensis* L. 'Pfitzeriana'), являющийся

аллотетраплоидом ($2n = 4x = 44$), фицройя кипарисовидная (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnst.), представляющая собой автотетраплоид ($2n = 4x = 44$) и единственный природный гексаплоид ($2n = 6x = 66$) среди хвойных – секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl.) [5]. Некоторые авторы допускают, что древняя полиплоидия, сопровождающаяся увеличением размера генома, может являться одним из факторов эволюции хвойных, в частности видов рода *Pinus* [3, 5].

Среди современных хвойных в семействах Кипарисовые, Сосновые, Подокарповые (Podocarpaceae Endl.), Тисовые (Taxaceae S.F. Gray) наблюдается онтогенетическая вариабельность числа хромосом – миксоплоидия, анеуплоидия [6, 7]. Миксоплоидия и анеуплоидия наиболее распространены в популяциях видов Pinaceae, произрастающих на границах ареалов в естественно экстремальных экотопах, в зонах антропогенного загрязнения. При этом прослеживается связь степени экстремальности условий произрастания с уровнем вариабельности хромосомных чисел и встречаемости клеток с числом хромосом, отличным от диплоидного, в семенном потомстве деревьев [8–10]. Высокий уровень миксоплоидии выявлен у видов семейств Pinaceae и Cupressaceae при интродукции в различных регионах, далеких от их естественных ареалов [11, 12]. Миксоплоидия рассматривается в числе факторов, обеспечивающих устойчивость хвойных к стрессовым условиям произрастания [13], поскольку сочетание клеток разной пloidности повышает изменчивость генома [3].

Отклонения от диплоидного числа хромосом у многих видов хвойных, произрастающих в условиях экстремальности, как правило, сопровождаются морфологическими аномалиями деревьев. Исследованные экземпляры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с нарушениями роста, габитуса и аномалиями развития кро-

ны, растущие в болотных экотопах Западной Сибири и на границе ареала в Южном Забайкалье, являются миксоплоидами [8, 14]. Декоративные формы хвойных, полученные в процессе селекции, часто представляют собой полиплоиды и миксоплоиды. Многие культивары туи западной (*Thuja occidentalis* L.), отличающиеся по высоте, форме кроны, окраске хвои – миксоплоиды, некоторые расы и сорта можжевельника китайского – триплоиды или тетраплоиды [6, 12]. Связь размера генома с жизненной формой деревьев выявлена у 20 эндемичных видов голосеменных из Новой Зеландии. В целом, наибольший размер генома свойственен крупным деревьям, наименьший – кустарникам, промежуточный – небольшим деревьям, несмотря на широкий диапазон его изменчивости в каждой категории [15].

Появление добавочных, или В-хромосом, в популяциях хвойных может быть связано с неблагоприятными факторами произрастания. Предполагается, что эффекты присутствия В-хромосом обуславливают рост уровня изменчивости генома при воздействии стрессовых факторов [16]. В-хромосомы найдены в популяции лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в Восточной Сибири и в популяции лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb. f. *polaris*) на Крайнем Севере в зоне техногенного загрязнения. У представителей рода *Picea*, в котором особенно распространены В-хромосомы (24 + 1-6В), их встречаемость повышается на границах ареалов и на экологических пределах произрастания видов. В-хромосомы обнаружены в болотных популяциях ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), в высокогорных популяциях ели тянь-шаньской (*Picea shrenkiana* Fisch. et C.A. Mey.) и ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) [9, 10, 17, 18]. Показано, что у особей ели сизой (*Picea glauca* (Moench) Voss) наличие одной В-хромосомы увеличивает количество ДНК на 2,7 % [19].

Содержание ядерной ДНК. Обосновывается адаптивное значение межвидовой и внутривидовой изменчивости размера генома хвойных и ее ассоциированность с градиентами факторов среды – широтой, высотой над уровнем моря, количеством осадков [2, 20, 21]. Для сосен установлена корреляционная связь между климатическими параметрами и количеством ядерной ДНК – увеличение ее содержания отмечается у деревьев в более аридных экотопах по

сравнению с тропическими [22]. При определении количества ДНК у видов семейства Pinaceae вдоль градиента широты выявлено, что ее содержание в северных популяциях выше, чем в южных [21–24]. Однако не обнаружено межпопуляционных различий в содержании ДНК у сосны жесткой (*Pinus rigida* Mill.) и пихты белой из различных условий произрастания (*Abies alba* L.) [25, 26].

Для видов рода *Pinus* установлено, что определяемые факторами окружающей среды биологические особенности деревьев (широтные и высотные диапазоны произрастания, масса семян, минимальное время генерации, интервал между высокими урожаями семян, режим распространения семян, относительная скорость роста, мера потенциальной и фактической инвазийности, уровень «редкости») опосредованно, но стабильно связаны с размером генома [21]. Длина хромосом у хвойных также коррелирует с размером их генома. Лиственница Гмелина, ареал которой расположен северо-восточнее области распространения лиственницы сибирской, имеет более длинные хромосомы и больший размер генома [27]. Произрастающая преимущественно в условиях экстремальности краснопыльничковая форма сосны обыкновенной (*P. sylvestris* f. *erythrantera* Sanio) отличается от характерной для оптимальных условий произрастания желтопыльничковой формы (*P. sylvestris* f. *sulfuranthera* Kozubow) большими размерами хромосом, а также более высокими значениями содержания ДНК [28].

Повторяющиеся последовательности ДНК. Повторяющиеся последовательности ДНК, совместно с высококопийными семействами ретроэлементов, составляют до 90 % огромного генома хвойных растений [29, 30]. Некоторые классы tandemно повторяющейся ДНК – микросателлиты, гены рибосомной ДНК (рДНК), мобильные генетические элементы – рассматриваются в качестве важнейших ресурсов расширения генома хвойных [2].

Микросателлиты представляют собой обильный класс повторов у хвойных, индицируя их генетический полиморфизм в различных условиях произрастания [2]. С помощью микросателлитных маркеров проведен генетический анализ популяций сосны Банкса (*Pinus banksiana* Lamb.) и сосны смолистой (*Pinus resinosa* Sol.), произрастающих в районе техногенного стресса [31]. Генетическая дифференциация, выявленная по ядерным микросател-

литным локусам между популяциями близкородственных видов сосен – китайской красной сосны (*Pinus tabulaeformis* Carr.) и сосны Генри (*Pinus henryi* Mast.), возможно, связана с их адаптацией к разным местопроизрастаниям [32]. По данным анализа микросателлитных и межмикросателлитных маркеров обнаружены существенные внутривидовые различия и высокая степень генетической дифференциации популяций сосны обыкновенной и сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) на суходолах и болотах, определяемые контрастными экологическими условиями их произрастания [33, 34].

В отношении хвойных растений предполагается, что число копий рибосомной ДНК (рДНК) у них ассоциировано с размером генома, хотя и зависит от влияния стрессовых факторов среды. Однако механизм рДНК-опосредованной изменчивости размера генома до сих пор остается неясным. Варьирование длины повтора рДНК обусловлено различным количеством интергенной ДНК, которая разделяет соседние транскрипционные единицы в тандемных массивах [2]. Показано, что внутривидовая вариабельность числа копий единиц повторов рДНК между особями в популяциях видов *Pinus* и *Picea* может достигать 3–16-кратной величины в зависимости от условий произрастания [35, 36]. В популяциях сосны черной (*Pinus nigra* Arn.) из различных географических регионов методом флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) 5S рДНК, 18S рДНК подтверждена их значительная кариотипическая вариабельность [37], но в размере генома различий не выявлено [38].

Роль мобильных генетических элементов и их производных в процессах эволюции уровня сложности организации и величины генома у хвойных очень велика [2, 30, 39–42]. В целом геномы голосеменных растений отличаются от геномов покрытосеменных более древним происхождением, а также распространением, многообразием и степенью дивергенции LTR-содержащих ретротранспозонов [41, 42]. Для хвойных к настоящему времени описано большое количество семейств

LTR-содержащих ретроэлементов из суперсемейств *Ty1/copia*, *Ty3/gypsy* [29, 39, 40, 43]. Обосновывается гипотеза экспансии ретротранспозонов в обеспечении эволюции размера генома у сосен [40].

Мобильные генетические элементы, возрастание активности которых в экстремальных условиях может играть адаптивную роль, провоцируют появление хромосомных перестроек [44]. Структурные перестройки хромосом, обуславливающие возникновение делеций или дупликаций, приводят к изменениям количества ДНК у голосеменных и, в частности, у хвойных растений [45]. Эволюция генома видов семейства Pinaceae сопровождается в основном двумя типами хромосомных перестроек – инверсиями и реципрокными транслокациями [26]. Показано, что в популяциях видов Pinaceae, произрастающих в естественно экстремальных экотопах и в условиях различного по характеру и степени антропогенного воздействия, мутационные процессы усиливаются. У видов из родов *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, произрастающих на границах ареалов и за их пределами в естественно экстремальных экотопах, а также в условиях антропогенного стресса, с высокой частотой встречаются хромосомные перестройки, диагностирующие делеции, инсерции, инверсии, транслокации [8, 14, 46, 47], которые могут иметь различное значение для эволюции геномов хвойных.

Выводы

Произрастание в разнообразных условиях среды в целом способствовало формированию у хвойных генома очень больших размеров. Трансформация размера генома современных хвойных особенно проявляется в экстремальных условиях их существования. К ресурсам модификации размера генома хвойных относятся изменения числа хромосом (полиплоидия, миксоплоидия, анеуплоидия), появление В-хромосом, вариабельность содержания ядерной ДНК, повторяющихся последовательностей ДНК, включая микросателлиты, гены рибосомной ДНК, мобильные генетические элементы, а также хромосомные перестройки.

Литература

1. Farjon A. World Checklist and bibliography of conifers. – The Royal Botanic Garden, Kew. – 1998.
2. Ahuja M.R., Neale D. Evolution of genome size in conifers // *Silvae Genet.* – 2005. – V. 54, № 3. – P. 126–137.
3. Гамалей Ю.В., Шереметьев С.Н. Направления эволюции генома наземных и вторично-водных трав // *Цитология.* – 2012. – Т. 54, № 6. – С. 449–458.

4. Кунах В.А. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений // Молекулярная и прикладная генетика. – 2011. – Т. 12. – С. 7–14.
5. Ahuja M.R. Polyploidy in gymnosperms: revisited // *Silvae Genet.* – 2005. – V. 54, № 2. – P. 59–69.
6. Муратова Е.Н., Круклис М.В. Полиплоидия, анеуплоидия и гаплоидия у голосеменных растений // Цитология и генетика. – 1982. – № 6. – С. 56–66.
7. Муратова Е.Н., Круклис М.В. Хромосомные числа голосеменных растений. – Новосибирск: Наука, 1988. – 117 с.
8. Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В. Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и суходольных популяций видов *Pinaceae* // Ботан. журн. – 2010. – Т. 95, № 11. – С. 1513–1520.
9. Sedel'nikova T.S., Muratova E.N., Pimenov A.V. Variability of chromosome numbers in Gymnosperms // *Biol. Bull. Rev.* – 2011. – V. 1, № 2. – p. 100–109.
10. Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V. Chromosomal mutations in Siberian Larch (*Larix sibirica* Ledeb.) on Taimyr Peninsula // *Biol. Bull.* – 2007. – V. 34, № 2. – P. 198–201.
11. Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ташев А.Н. Числа хромосом видов *Cupressaceae* при интродукции в Болгарии // Ботан. журн. – 2011. – Т. 96, № 7. – С. 974–975.
12. Седельникова Т.С., Пименов А.В., Грабовой В.Н., Пономаренко В.А. Числа хромосом культиваров *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) в Национальном дендрологическом парке «Софиевка» // Ботан. журн. – 2014. – Т. 99, № 8. – С. 941–944.
13. Буторина А.К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи соврем. биол. – 1989. – Т. 108, Вып. 3 (6). – С. 342–357.
14. Muratova E.N., Sedelnikova T.S. Karyotypic variability and anomalies in populations of conifers from Siberia and Far East // *Cytogenetic Studies of Forest Trees and Shrubs – Review, Present Status, and Outlook on the Future. Special issue of the Forest Genetics. Zloven, 2000.* – P. 129–141.
15. Murray B.G. When does intraspecific C-value variation become taxonomically significant? // *Ann. of Bot.* – 2005. – V. 95. – P. 119–125.
16. Кунах В.А. Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення // Вісник Українського тов. генетиків і селекціонерів. – 2010. – Т. 8, № 1. – С. 99–139.
17. Муратова Е.Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи соврем. биол. – 2000. – Т. 120, № 5. – С. 452–465.
18. Tashev A.N., Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V. Supernumerary (B) chromosomes in populations of *Picea abies* (L.) H. Karst. from Western Rhodopes (Bulgaria) // *Cytology and Genetics.* – 2014. – V. 48, Issue 3. – P. 160–165. doi: 10.3103/S0095452714030116.
19. Teoh S.B., Rees H. B-chromosomes in white spruce // *Proc. Roy. Soc. London. B.* – 1977. – V. 198 (1133). – P. 325–344.
20. Murray B.G. Nuclear DNA amounts in gymnosperms // *Ann. of Bot.* – 1998. – V. 82. – P. 3–15.
21. Grotkopp E., Rejmanek M., Sanderson M., Rost T. Evolution of genome size in pines (*Pinus* spp.) and its life-history correlates: supertree analysis // *Evolution.* – 2004. – V. 58. – P. 1705–1729.
22. Ohri D., Khoshoo T.N. Genome size in gymnosperms // *Pl. Syst. Evol.* – 1986. – V. 153. – P. 119–132.
23. Mikshe J.P. Quantitative study of intraspecific variation of DNA per cell in *Picea glauca* and *Pinus banksiana* // *Can. J. Genet. Cytol.* – 1968. – V. 10. – P. 590–600.
24. El-Lakany M.H., Sziklai O., Berney J.L., De-Vescovi M.A. Possible causes and applications of intraspecific variation in DNA contents of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) // *Fgypt. J. Genet. and Cytol.* – 1975. – V. 4, № 2. – P. 478.
25. Dhillon S.S., Berlyn G.P., Mikshe J.P. Nuclear DNA content in populations of *Pinus rigida* // *Amer. J. Bot.* – 1978. – V. 65. – P. 192–196.
26. Puizina J., Sviben T., Krajačić-Sokol I., Zoldos-Pećnik V., Siljak-Yakovlev S., Papes D., Besendorfer V. Cytogenetic and molecular characterization of the *Abies alba* genome and its relationship with other members of the *Pinaceae* // *Plant Biol.* – 2008. – № 10. – P. 256–267. doi: 10.1111/j.1438-8677.2007.00018.x.
27. 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 Syst. Evol.* – 2013. – V. 299. – P. 471–479.
28. Sedelnikova T.S., Pimenov A.V. Ecotopic differentiation of yellow-anthered and red-anthered forms of Scots pine by karyological and traits and nuclear DNA content // *Biology Bulletin.* – 2015. – V. 42, N 5. – P. 401–410.
29. Kossak D.S., Kinlaw C.S. *IFG*, a gypsy-like retrotransposon in *Pinus* (*Pinaceae*), has an extensive history in pines // *Plant Mol. Biol.* – 1999. – V. 39. – P. 417–426.
30. Elsik C.G., Williams C.G. Retroelements contribute to the excess low-copy-number DNA in pine // *Mol. Genet. and Genom.* – 2000. – V. 264. – P. 47–55.
31. Vandelight K.K., Nkongolo K.K., Mehes M., Beckett P. Genetic analysis of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* populations from stressed sites contaminated with metals in Northern Ontario (Canada) // *Chemistry and Ecol.* – 2011. – V. 27, № 4. – P. 369–380. doi: 10.1080/02757540.2011.561790.
32. Liu Z-L., Cheng Ch., Li J. High genetic differentiation in natural populations of *Pinus henryi* and *Pinus tabulaeformis* as revealed by nuclear microsatellites // *Biochem. Syst. and Ecol.* – 2012. – V. 42. – P. 1–9. doi: 10.1016/j.bse.2011.07.005.
33. Шейкина О.В., Демаков Ю.П., Гладков Ю.Ф., Унженкина О.В. Генетическая изменчивость и дифференциация суходольной и болотной ценопопуляций сосны обыкновенной в Республике Марий Эл // Научн. журн. КубГАУ. – 2013. – № 94 (10). – С. 1–12.
34. Oreshkova N.V., Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., and Efremov S.P. Analysis of genetic structure and differentiation of the bog and dry land populations of *Pinus sibirica* Du Tour based on nuclear microsatellite loci // *Russ. J. Gen.* – 2014. – V. 50, № 9. – P. 934–941. doi: 34/S1022795414090105.
35. Govindraju D.R., Cullis C.A. Ribosomal DNA variation among populations of *Pinus rigida* Mill. (pitch pine) ecosystem. I. Distribution of copy numbers // *Heredity.* – 1982. – V. 69. – P. 133–140.

36. Bobola M.S., Smith D.E., Klein A.S. Five major nuclear chromosome repeats represent a large and variable fraction of the genomic DNA of *Picea rubens* and *P. mariana* // *Mol. Biol. Evol.* – 1992. – V. 9. – P. 125–137.
37. Bogunić F., Muratović E., Ballian D., Siljak-Yakovlev S., Brownd S. Genome size stability among five subspecies of *Pinus nigra* Arnold s.l. // *Environ. Exp. Bot.* – 2007. – V. 59 (3). – P. 354–360.
38. Bogunić F., Siljak-Yakovlev S., Muratović E., Ballian D. Different karyotype patterns among allopatric *Pinus nigra* (Pinaceae) populations revealed by molecular cytogenetics // *Plant Biol.* – 2011. – V. 13 (1). – P. 194–200.
39. Friesen N., Brandes A., Heslop-Harrison J.S. Diversity, origin and distribution of retrotransposons (*gypsy* and *copia*) in conifers // *Mol. Biol. Evol.* – 2001. – V. 18, № 7. – P. 1176–1188.
40. Morse A.M., Peterson D.G., Islam-Faridi M.N., Smith K.E., Magbanua Z., Garcia S.A., Kubisiak T.L., Amerson H.V., Carlson J.E., Nelson C.D., Davis J.M. Evolution of genome size and complexity in *Pinus* // *PLoS ONE.* – 2009. – V. 4, № 2. – e4332. doi: 10.1371/journal.pone.0004332.
41. Сормачева И.Д., Блинов А.Г. LTR-ретротранспозоны растений // *Вавиловский журн. генет. и селекц.* – 2011. – Т. 15, № 2. – С. 351–381.
42. Кунах В.А. Мобільні генетичні елементи і пластичність геному рослин. – К.: Логос, 2013. – 288 с.
43. Kamm A., Doudrick R.L., Heslop-Harrison J.S., Schmidt T. The genomic and physical organization of *Ty1-copia*-like sequences as a component of large genomes in *Pinus elliotii* var. *elliotii* and other gymnosperms // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1996. – V. 93. – P. 2708–2713.
44. Feschotte C., Pritham E.J. DNA transposons and the evolution of eukaryotic genomes // *Annu. Rev. Genet.* – 2007. – V. 41. – P. 331–336.
45. Price H.J., Sparrow A.H., Nauman A.F. Evolutionary and development considerations of the variability of nuclear parameters in higher plants. I. Genome volume, interphase chromosome volume, and estimated DNA content of 236 gymnosperms // *Basic mechanisms in plant morphogenesis: Brookhaven Symposia in Biology.* – N.Y., 1974. – № 25. – P. 390–421.
46. Машкина О.С., Калаев В.Н., Мурая Л.С., Леликова Е.С. Цитогенетические реакции семенного потомства сосны обыкновенной на комбинированное антропогенное загрязнение в районе Новолипецкого металлургического комбината // *Экол. генет.* – 2009. – Т. VII, № 3. – С. 17–29.
47. Коршиков И.И., Ткачева Ю.А., Лаптева Е.В. Цитогенетические нарушения у проростков семян хвойных как комплексный индикатор влияния техногенно загрязненной среды // *Промышл. ботан.* – 2012. – Вып. 12. – С. 135–141.

SEDELNIKOVA T.S.

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

VARIABILITY OF THE GENOME SIZE IN CONIFEROUS PLANT IN EXTREME ENVIRONMENTAL CONDITIONS

Aim. The features of genome size transformation in conifers growing in extreme environmental conditions are reviewed. **Conclusions.** Conifers have a very large genome. The main resources of genome size modifications of conifers under extreme environmental conditions are: variability of the chromosome numbers (polyploidy, aneuploidy; mixoploidy), occurrence of B-chromosomes and increasing of its numbers, changes of the content of nuclear DNA, variation of the repetitive DNA sequences (microsatellites, ribosomal RNA genes, transposable elements – retrotransposons), and the chromosomal rearrangements. These features are also components of the epigenetic system which defines the adaptability of the genome changes when exposed to stressful environmental factors.

Keywords: Pinophyta, genome, repetitive DNA sequences, epigenetic system.