

EDN: CRISFH

УДК 576.312.35/37:582.42

## Supernumerary Chromosomes in Coniferous Plants: A Case Study of the *Picea* A. Dietr. Genus

Elena N. Muratova<sup>\*a</sup>,  
Tamara S. Sedel'nikova<sup>a</sup>, Olga V. Goryachkina<sup>a</sup>,  
Aleksander V. Pimenov<sup>a</sup> and Tatyana V. Karpjuk<sup>b</sup>

<sup>a</sup>*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS  
Federal Research Center «Krasnoyarsk Science Center SB RAS»  
Krasnoyarsk, Russian Federation*

<sup>b</sup>*Krasnoyarsk State Agrarian University  
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 22.12.2022, received in revised form 12.05.2023, accepted 02.06.2023

**Abstract.** Data on supernumerary or B chromosomes in some species of the *Picea* (Spruce) genus are presented. Many species of this genus contain B chromosomes in the karyotypes and are convenient objects for studying their origin and role in conifers. So far, B chromosomes have been found in 23 *Picea* species including the interspecies hybrid *P. ×fennica*. The number of B chromosomes per cell varies from one to six. Spruce species contain meta- (B<sub>1</sub> type) or submetacentric (B<sub>2</sub> type) Bs. The results obtained allow to conclude that B chromosomes may be of adaptive significance in the evolution of the genus *Picea* species.

**Keywords:** karyological studies, spruce, chromosomes, meiosis, mitosis, adaptive significance.

**Acknowledgements.** This work was carried out as part of the basic project “Functional and Dynamic Indication of Biodiversity of Siberian Forests,” project no. FWES-2021–0009.

Citation: Muratova E. N., Sedel'nikova T.S., Goryachkina O. V., Pimenov A. V., Karpjuk T. V. Supernumerary chromosomes in coniferous plants: a case study of the *Picea* A. Dietr. Genus. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(4), 403–419. EDN: CRISFH



© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: elena-muratova@ksc.krasn.ru

ORCID: 0000-0002-5951-4968 (Muratova E.); 0000-0002-6689-2369 (Sedel'nikova T.); 0000-0002-8946-4199 (Goryachkina O.); 0000-0002-6572-1402 (Pimenov A.)

## Добавочные хромосомы хвойных растений (на примере видов ели *Picea* A. Dietr.)

Е. Н. Муратова<sup>а</sup>, Т. С. Седельникова<sup>а</sup>,  
О. В. Горячкина<sup>а</sup>, А. В. Пименов<sup>а</sup>, Т. В. Карпюк<sup>б</sup>

<sup>а</sup> Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН  
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

<sup>б</sup> Красноярский государственный аграрный университет  
Российская Федерация, Красноярск

**Аннотация.** Представлены данные о добавочных или В-хромосомах у видов рода *Picea* (Ель). Многие виды этого рода содержат в кариотипе добавочные хромосомы и являются хорошим объектом для изучения их происхождения и роли у хвойных. В настоящее время В-хромосомы найдены у 23 видов рода *Picea*, включая межвидовой гибрид *P. ×fennica*. Число В-хромосом на клетку варьирует от 1 до 6. В-хромосомы у видов ели бывают двух типов – метацентрические (тип В<sub>1</sub>) или субметацентрические (тип В<sub>2</sub>). Полученные результаты позволяют предположить, что В-хромосомы имеют адаптивное значение для эволюции видов рода *Picea*.

**Ключевые слова:** кариологическое изучение, ель, хромосомы, мейоз, митоз, адаптивное значение.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках Базового проекта ИЛ СО РАН № FWES-2021–0009 (Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири).

Цитирование: Муратова Е. Н. Добавочные хромосомы хвойных растений (на примере видов ели *Picea* A. Dietr.) / Е. Н. Муратова, Т. С. Седельникова, О. В. Горячкина, А. В. Пименов, Т. В. Карпюк // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(4). С. 403–419. EDN: CRISFH

### Введение

Сверхкомплектные или В-хромосомы являются добавочными (дополнительными) к основным хромосомам кариотипа (А-хромосомам). Они найдены у многих животных, грибов, растений (Müntzing, 1974; Jones, 1975; Jones, Rees, 1982; Jones, Houben, 2003; Green, 2004; Palestis et al., 2004; Trivers et al., 2004; Jones et al., 2008; Кунах, 2010; Borisov, 2014; Houben et al., 2014; Datta et al., 2016; Borisov, Myshliavkina, 2019; Muratova, 2021). В-хромосомы широко распространены среди различных групп организмов и являются

общим феноменом у эукариот. Данная работа является обзорной, цель которой – проанализировать имеющиеся в литературе материалы по добавочным хромосомам представителей рода *Picea* A. Dietr. (Ель). Именно у видов ели В-хромосомы получили наибольшее распространение в многочисленной группе хвойных и в целом голосеменных. В связи с этим цитогенетическое изучение рода представляет интерес; виды рода являются хорошим объектом для решения многих вопросов, связанных с происхождением и ролью В-хромосом в этой группе растений.

### Распространение добавочных хромосом у представителей рода *Picea*

По оценке разных специалистов, род *Picea* (Ель) включает от 35 до 50 видов и подразделяется на три секции – *Picea (Eurpicea)*, *Casicta* и *Omorika* (Бобров, 1978). Кариологические исследования авторов статьи включают более 20 видов ели. Некоторые виды были изучены в различных частях ареала, в нормальных и экстремальных условиях: у границ видовых ареалов, на болотах, в зоне антропогенного стресса. Места сбора материала указаны в конкретных работах авторов. Для цитогенетической характеристики других видов были использованы результаты других авторов, полученные из литературных источников. Обобщенные данные по наличию добавочных хромосом у разных видов *Picea* представлены в таблице.

Виды рода *Picea* – стабильные диплоиды и включают 24 хромосомы ( $2n=24$ ), как и большинство других представителей семейства Pinaceae. По морфологическим типам восемь пар хромосом относятся к длинным метацентрическим и четыре пары к коротким мета- или субметацентрикам (Круклис,

1971; Pravdin et al., 1976; Teoh, Rees, 1977; Liu, Li, 1985; Медведева, Муратова, 1987; Hizume, 1988, 2017; Hizume et al., 1988, 1989; Брока, 1990; Shi, Wang, 1994; Муратова, Фролов, 1995; Фарукшина и др., 1997; Муратова, Владимирова, 2001а, б; Li et al., 2001; Муратова и др., 2002, 2004; Владимирова и др., 2003, 2007; Седельникова и др., 2004; Владимирова, Муратова, 2005; Карпюк, Муратова, 2005; Muratova et al., 2008, 2020; Shibata, Hizume, 2008; Карпюк и др., 2009; Квитко и др., 2009; Пименов и др., 2012; Tashev et al., 2014; Ташев и др., 2015).

Кроме обычных хромосом набора (А-хромосом), многие виды ели содержат в кариотипе еще и В-хромосомы. Нашими исследованиями впервые были обнаружены добавочные хромосомы у пяти видов *Picea*: *P. abies* – 24+1–4В, *P. breweriana* – 24+1В, *P. pungens* – 24+1В, *P. purpurea* – 24+1В, *P. schrenkiana* – 24+1В (Муратова и др., 2002; Владимирова и др., 2007; Muratova et al., 2008; Карпюк и др., 2009; Sedel'nikova et al., 2011; Пименов и др., 2012; Горячкина и др., 2013; Tashev et al., 2014; Ташев и др., 2015).

В-хромосомы были найдены нами у *P. ajanensis*, *P. ×fennica*, *P. glauca*, *P. glehnii*,

Таблица. Добавочные хромосомы у видов *Picea*

Table. B-chromosomes in *Picea* species

Таксон	Число хромосом, 2n	Ссылки
1	2	3
<i>P. abies</i> (L.) H. Karst.	24+1–4В	Пименов и др., 2012; Tashev et al., 2014; Ташев и др., 2015
<i>P. ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carrière	24+1–3В	Гамаева, 1992; Муратова, Фролов, 1995; Муратова и др., 2002; Владимирова и др., 2003; Muratova et al., 2008; Sedel'nikova et al., 2011
<i>P. albertiana</i> S. Brown ( <i>P. glauca</i> var. <i>albertiana</i> Sarg.)	24+1–6В	Teoh, Rees, 1977
<i>P. breweriana</i> S. Watson	24+1В	Владимирова и др., 2007; Sedel'nikova et al., 2011
<i>P. complanata</i> Mast. [ <i>P. brachytyla</i> var. <i>complanata</i> (Mast.) W. C. Cheng et Rehd.]	24+1В	Hizume et al., 1991

Продолжение табл.

Continuation of the Table

1	2	3
<i>P. crassifolia</i> Kom.	24+1–2B	Hizume, 2017
<i>P. engelmannii</i> (Parry) Engelm.	24+1–2B	Teoh, Rees, 1977; Shibata, Hizume, 2008; Hizume, 2017
<i>P. ×fennica</i> (Regel.) Kom.	24+1B	Фарукшина и др., 1997; Муратова и др., 2002; Sedel'nikova et al., 2011
<i>P. glauca</i> (Moench) Voss	24+1–6B	Rees et al., 1977; Teoh, Rees, 1977; Буторина, Богданова, 2001; Горячкина и др., 2013; Hizume, 2017
<i>P. glehnii</i> Mast.	24+1–5B	Hizume, 1988, 2017; Hizume et al., 1988; Муратова, Владимирова, 2001a; Муратова и др., 2002; Muratova et al., 2008; Sedel'nikova et al., 2011
<i>P. jezoensis</i> (Siebold et Zucc.) Carrière	24+1B	Hizume et al., 1989
<i>P. hondoensis</i> Mayr [ <i>P. jezoensis</i> var. <i>hondoensis</i> (Mayr) P. A. Schmidt]	24+1–2B	Hizume, Kuzukawa, 1995; Hizume et al., 1989; Shibata, Hizume, 2008
<i>P. koyamae</i> Shirasawa	24+1–2B	Shibata, Hizume, 2008; Квитко и др., 2009; Sedel'nikova et al., 2011; Горячкина и др., 2013; Hizume, 2017
<i>P. likiangensis</i> (Franch.) E. Pritz.	24+1B	Hizume, 2017
<i>P. linzhiensis</i> (W. C. Cheng & L. K. Fu) Rushforth ( <i>P. likiangensis</i> var. <i>linzhiensis</i> W. C. Cheng & L. K. Fu)	24+1B	Li et al., 2001
<i>P. meyeri</i> Rehder et E. H. Wilson	24+1–3B	Liu, Li, 1985; Владимирова и др., 2003; Карпюк, Муратова, 2005; Muratova et al., 2008; Sedel'nikova et al., 2011; Горячкина и др., 2013
<i>P. microsperma</i> Carrière [ <i>P. jezoensis</i> var. <i>microsperma</i> (Lindl.) W. C. Cheng et L. K. Fu]	24+1B	Liu, Li, 1985
<i>P. obovata</i> Ledeb.	24+1–4B	Круклис, 1971; Pravdin et al., 1976; Медведева, Муратова, 1987; Брока, 1990; Муратова, Владимирова, 2001b; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2002; Владимирова и др., 2003, 2007; Седельникова и др., 2004; Владимирова, Муратова, 2005, 2006; Muratova et al., 2008; Квитко и др., 2009; Borisov, Muratova, 2010; Sedel'nikova et al., 2011; Hizume, 2017
<i>P. pungens</i> Engelm.	24+1B	Муратова и др., 2002; Владимирова и др., 2007; Sedel'nikova et al., 2011
<i>P. purpurea</i> Mast. [ <i>P. likiangensis</i> var. <i>purpurea</i> (Mast.) Dallim. et A. B. Jacs.]	24+1B	Горячкина и др., 2013
<i>P. schrenkiana</i> Fisch. et C. A. Mey.	24+1B	Муратова и др., 2002; Muratova et al., 2008; Карпюк и др., 2009; Sedel'nikova et al., 2011
<i>P. sitchensis</i> (Bong.) Carrière	24+1–5B	Moir, Fox, 1972; Teoh, Rees, 1977; Kean et al., 1982; Горячкина и др., 2013; Hizume, 2017
<i>P. wilsonii</i> Mast.	24+1–2B	Liu, Li, 1985; Shi, Wang, 1994

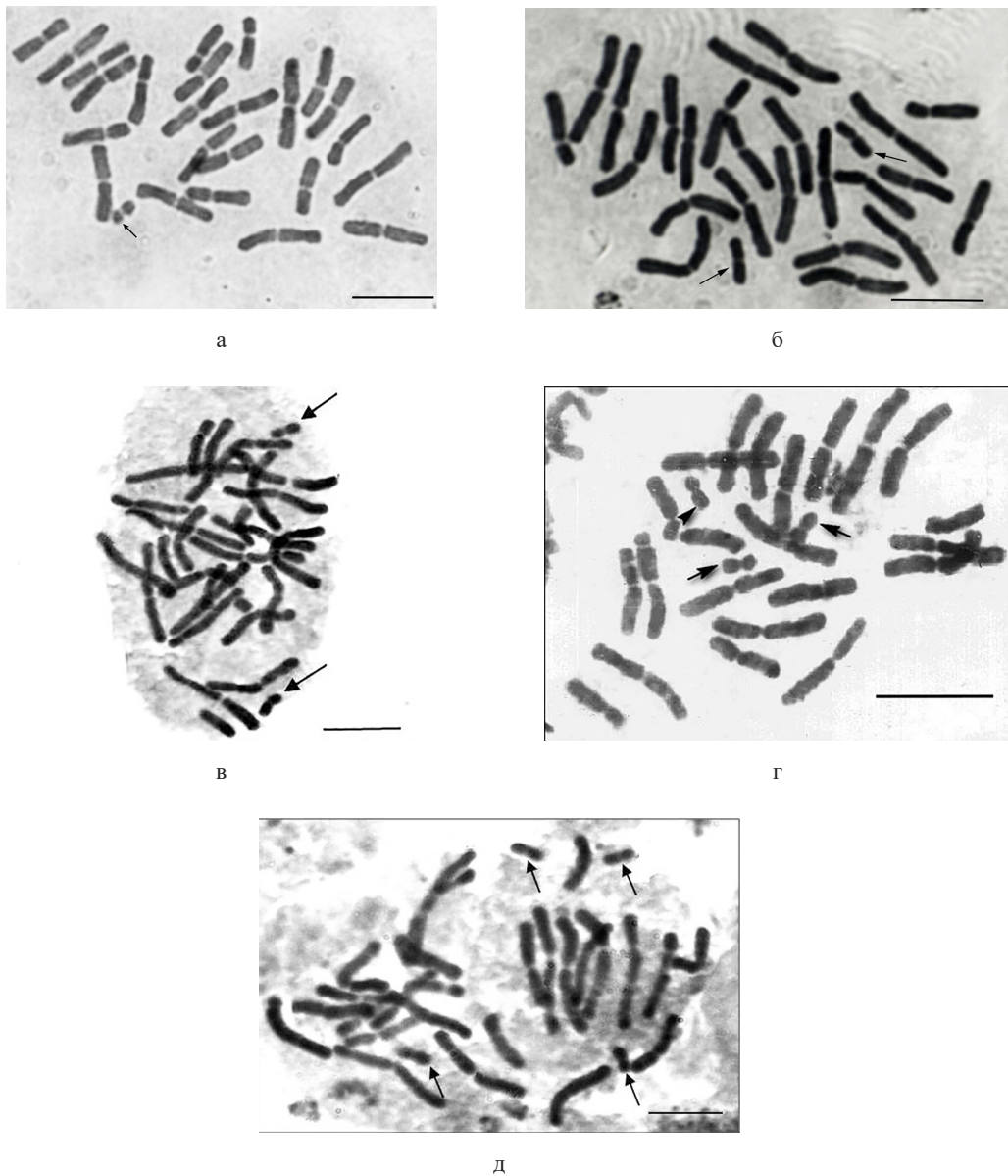


Рис. 1. Кариотипы видов ели с В-хромосомами: а – *P. koyamae* с одной В-хромосомой ( $2n=24+1B$ ), Япония, Хонсю, фото О. В. Горячкиной; б – *P. glauca* с двумя В-хромосомами ( $2n=24+2B$ ), США, штат Аляска, фото О. В. Горячкиной; в – *P. abies* с двумя В-хромосомами ( $2n=24+2B$ ), Болгария, горный массив Западные Родопы, фото А. В. Пименова; г – *P. meyeri* с тремя В-хромосомами ( $2n=24+3B$ ), Китай, провинция Шаньси (окр. Г. Сиань), фото Т. В. Карпюк; д – *P. abies* с четырьмя В-хромосомами ( $2n=24+4B$ ), Болгария, горный массив Западные Родопы, фото А. В. Пименова. Материал окрашен ацетогематоксилином. Стрелками указаны В-хромосомы. Масштаб 10 мкм

Fig. 1. Karyotypes of spruce species with B-chromosomes: а – *P. koyamae* with one B-chromosome ( $2n=24+1B$ ), Japan, Honshu, photo by O. V. Goryachkina; б – *P. glauca* with two B-chromosomes ( $2n=24+2B$ ), USA, Alaska, photo by O. V. Goryachkina; в – *P. abies* with two B-chromosomes ( $2n=24+2B$ ), Bulgaria, Western Rhodopes mountain range, photo by A. V. Pimenov; д – *P. meyeri* with three B-chromosomes ( $2n=24+3B$ ), China, Shanxi, Xi'an, photo by T. V. Karpjuk; е – *P. abies* with four B-chromosomes ( $2n=24+4B$ ), Bulgaria, Western Rhodopes mountain range, photo by A. V. Pimenov. Material stained with acetohematoxylin. Arrows point to B-chromosomes. Bars indicate 10 m

*P. koyamae*, *P. meyeri*, *P. obovata*, *P. sitchensis*, у которых они уже были описаны ранее другими авторами в других местообитаниях (таблица). Кариотипы нескольких видов ели с разным числом добавочных хромосом представлены на рис. 1. Кроме вышеперечисленных видов В-хромосомы обнаружены также у *P. complanata*, *P. crassifolia*, *P. engelmannii*, *P. albertiana*, *P. jezoensis*, *P. hondoensis*, *P. microsperma*, *P. likiangensis*, *P. linzhiensis*, *P. wilsonii* (Teoh, Rees, 1977; Liu, Li, 1985; Hizume, 1988; Hizume et al., 1988, 1989, 1991; Shi, Wang, 1994; Hizume, Kuzukawa, 1995; Li et al., 2001; Shibata, Hizume, 2008; Hizume, 2017).

По одной В-хромосоме ( $2n=24+1B$ ) найдено у *P. breweriana*, *P. complanata*, *P. ×fennica*, *P. jezoensis*, *P. likiangensis*, *P. linzhiensis*, *P. microsperma*, *P. pungens*, *P. purpurea*, *P. schrenkiana*. У пяти видов – *P. koyamae*, *P. crassifolia*, *P. hondoensis*, *P. engelmannii*, *P. wilsonii*, встречаются 1–2 В-хромосомы ( $2n=24+1-2B$ ). У *P. ajanensis* и *P. meyeri* число добавочных хромосом варьирует от 1 до 3 ( $2n=24+1-3B$ ); у *P. obovata* и *P. abies* – от 1 до 4 ( $2n=24+1-4B$ ). Кариотипы *P. glehnii* и *P. sitchensis* содержат от 1 до 5 В-хромосом ( $2n=24+1-5B$ ). Наибольшее число В-хромосом на клетку (6) зарегистрировано у североамериканских видов *P. glauca* и *P. albertiana* ( $2n=24+1-6B$ ). Добавочные хромосомы найдены у представителей всех трех секций рода – *Picea*, *Casicta* и *Omorika*. В общей сложности к настоящему времени добавочные хромосомы описаны у 23 видов ели, включая межвидовой гибрид *P. ×fennica*.

### Размеры, морфология и структура добавочных хромосом у представителей рода *Picea*

В-хромосомы видов *Picea* по размерам меньше, чем хромосомы основного набора (А-хромосомы). А-хромосомы раз-

личных видов ели имеют длину 9–15 мкм, В-хромосомы – 4–6 мкм, что составляет около 25–30 % от величины обычных хромосом (Круклис, 1971; Hizume et al., 1988, 1989; Фарукшина и др., 1997; Муратова, Владимирова, 2001б; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2002, 2004; Седельникова и др., 2004; Shibata, Hizume, 2008; Карпюк и др., 2009; Tashev et al., 2014). По морфологии они относятся к метацентрическим или субметацентрическим (Круклис, 1971; Teoh, Rees, 1977; Liu, Li, 1985; Fox, 1987; Hizume et al., 1988; Muratova et al., 2008; Shibata, Hizume, 2008; Hizume, 2017) и были обозначены как В<sub>1</sub>– и В<sub>2</sub>–типы.

У *P. breweriana*, *P. crassifolia*, *P. koyamae*, *P. schrenkiana*, *P. jezoensis*, *P. microsperma*, обнаружен первый тип добавочных хромосом (В<sub>1</sub>); у *P. likiangensis*, *P. pungens*, *P. hondoensis* – второй (В<sub>2</sub>). Тем не менее большинство исследованных видов ели имеют оба типа В-хромосом (*P. abies*, *P. ajanensis*, *P. albertiana*, *P. complanata* (*P. brachytyla* var. *complanata*), *P. engelmannii*, *P. jezoensis*, *P. glauca*, *P. meyeri*, *P. obovata*, *P. sitchensis*); возможно, и у остальных видов при дальнейшем изучении будут найдены оба типа. Высказано предположение, что субметацентрические В-хромосомы могли произойти от метацентрических в результате перичентрических инверсий (Teoh, Rees, 1977; Kean et al., 1982; Fox, 1987). Другие варианты добавочных хромосом были обнаружены у *P. glehnii*, кариотип которой, кроме двух стандартных В-хромосом (мета- и субметацентрической), включает крупную метацентрическую, мелкую метацентрическую и очень мелкую субметацентрическую В-хромосомы (Муратова, Владимирова, 2001а).

Добавочные хромосомы разных видов хвойных могут быть эухроматическими и гетерохроматическими. Имеются данные, что В-хромосомы нескольких видов ели (*P. glauca*,

*P. glehnii*, *P. sitchensis* и *P. obovata*) гетерохроматические и при обычных методах монохромного окрашивания выявляются в интерфазе как хромоцентры (Moir, Fox, 1972; Teoh, Rees, 1977; Kean et al., 1982; Fox, 1987; Hizume et al., 1988; Муратова и др., 2002). У елей сибирской *P. obovata* и сизой *P. glauca* в метафазе митоза В-хромосомы более конденсированы по сравнению с А-хромосомами (Teoh, Rees, 1977; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2002). В-хромосомы *P. complanata* являются эухроматическими (Hizume et al., 1991).

На добавочных хромосомах различных видов *Picea* не найдено вторичных перетяжек или спутников. У В-хромосом ели сибирской при окрашивании азотнокислым серебром просматривались яркие блоки, что позволило сделать предположение об их ядрышкообразующей активности (Владимирова, 2002). Однако использование метода флуоресцент-

ной гибридизации *in situ* (FISH) с пробами 5S и 45S генов рибосомной РНК у *P. obovata* и *P. pungens* не показало наличия этих кластеров в В-хромосомах (рис. 2). Эти результаты согласуются с данными японских исследователей, не обнаруживших генов 5S и 45S рРНК в добавочных хромосомах *P. hondoensis* (*P. jezoensis* var. *hondoensis*), *P. engelmannii*, *P. koyamae* (Hizume, Kuzukawa, 1995; Shibata, Hizume, 2008; Hizume, 2017).

Многие исследователи считают, что В-хромосомы произошли от А-хромосом в результате структурных перестроек: фрагментаций, дупликаций, амплификаций и др. (Мошкович, 1979; Jones, Rees, 1982; Fox, 1987; Брока, 1990; Буторина, Богданова, 2001; Jones, Houben, 2003; Jones et al., 2008; Rubtzov et al., 2009; Кунах, 2010; Houben et al., 2014; Borisov, Myshliavkina, 2019). В дальнейшем эволюция А- и В-хромосом шла независимо.

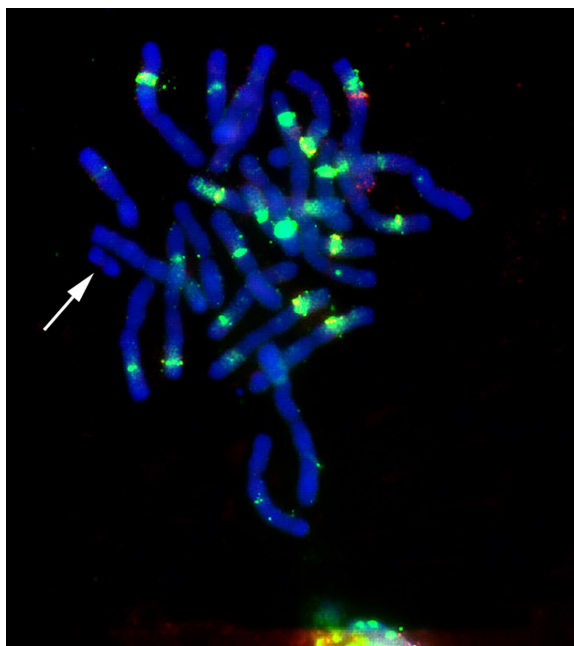


Рис. 2. Флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) *P. pungens* (США, штат Нью-Мексико) с пробами генов 5S и 45S рибосомной РНК. В-хромосома (указана стрелкой) не имеет сигналов этих генов. Фото О.В. Горячкиной

Fig. 2. Fluorescent *in situ* hybridization (FISH) of *P. pungens* (USA, New Mexico) with probes of 5S and 45S ribosomal RNA genes. B-chromosome (pointed by the arrow) has no signals. Photo by O. V. Goryachkina

Добавочные хромосомы отличаются от обычных хромосом организацией генетического материала. Изучение некоторых видов растений и животных показало, что В-хромосомы имеют много повторяющихся последовательностей ДНК с регуляторными функциями и в большинстве случаев не содержат структурных генов. В них обнаружены различные семейства ДНК-повторов, такие как СМА<sub>3</sub>- (характерны для районов ДНК, обогащенных ГЦ-последовательностями) и DAPI-бэнды (указывают на присутствие АТ-обогащенных районов), Ту3/gypsy-ретротранспозоны; они насыщены вирусоподобными структурами, включают псевдогены (Camacho et al., 2000; Rubtsov et al., 2004; Jones et al., 2008; Кунах, 2010; Borisov, 2014; Houben et al., 2014; Valente et al., 2017; Borisov, Myshliavkina, 2019). Флуоресцентное окрашивание В-хромосом некоторых видов ели (*P. glauca* и *P. sitchensis*) также показало наличие СМА-бэндов. У В-хромосом *P. glehnii*, *P. koyamae*, *P. likiangensis*, *P. obovata* выявлены DAPI-блоки. На добавочных хромосомах *P. brachytyla*, *P. jezoensis*, *P. hondoensis* рисунки бэндинга не наблюдались (Hizume et al., 1988, 1989; Hizume, 2017).

Таким образом, большинство изученных видов ели имеют близкие по размерам метацентрические или субметацентрические В-хромосомы, величина которых составляет 25–30 % от величины А-хромосом. По морфологии это метацентрики (В<sub>1</sub>-тип) или субметацентрики (В<sub>2</sub>-тип).

### **Особенности поведения В-хромосом в митозе, мейозе, наследование, влияние на организм**

При изучении митоза у ели сибирской с добавочными хромосомами в кариотипе были выявлены следующие аномалии: отставание хромосом, трехполюсное и хаоти-

ческое расхождение, одиночные и парные мосты, фрагменты и некоторые другие нарушения. Отмечено регулярное деление добавочных хромосом; во многих случаях они отходили к полюсам первыми. У деревьев с В-хромосомами процент аномалий митоза был выше и их спектр шире по сравнению с деревьями без них; с увеличением количества добавочных хромосом число нарушений увеличивалось (Круклис, 1978; Муратова и др., 2001; Владимирова, 2002).

Известно, что в мейозе В-хромосомы увеличивают частоту хиазм, меняют их локализацию на бивалентах (Высоцкая, 1986). Добавочные хромосомы не вступают в рекомбинационные процессы с А-хромосомами. У ели сибирской и ели ситхинской обнаружено нестабильное поведение добавочных хромосом в мейозе (Круклис, 1978, 1982; Kean et al., 1982). В метафазе I в материнских клетках пыльцы В-хромосомы образовывали биваленты и конъюгировали друг с другом; в ассоциации с А-хромосомами не вступали. Расхождение бивалентов, образованных В-хромосомами, начиналось раньше, чем у бивалентов из хромосом основного набора. У ели ситхинской отмечены выбросы В-хромосом за пределы экваториальной пластинки (Kean et al., 1982). При формировании мужских гамет добавочные хромосомы между полюсами в AI распределялись случайным образом. У растений с двумя В-хромосомами они могли отходить как к одному полюсу, так и к разным. При формировании женских репродуктивных структур В-хромосомы часто двигались к одному полюсу. Но в дальнейшем, при образовании архегония и яйцеклетки, В-хромосомы расходились случайно (Круклис, 1978, 1982).

Передача по наследству добавочных хромосом у растений изучена слабо. У ели сибирской установлено, что если в кариотипе



родительского растения есть В-хромосомы, то среди потомства преобладают особи с таким же их числом и морфологией (Круклис, 1978; Муратова, Владимирова, 2001б). Благодаря перекрестному опылению с соседними деревьями, В-хромосомы могут встречаться и среди семенного потомства растений, в кариотипе которых нет добавочных хромосом. По данным М.В. Круклис (1978), число В-хромосом в гаплоидных репродуктивных клетках ели сибирской такое же, как и в диплоидных соматических. Изучение наследования В-хромосом у *P. obovata* и *P. sitchensis* в опытах с контролируемым скрещиванием показало, что они передаются как по мужской, так и по женской линиям. Но преимущественно они все же наследуются от материнского растения (Круклис, 1982; Kean et al., 1982; Fox, 1987; Владимирова, 2002; Владимирова, Муратова, 2002).

Большинство имеющихся в литературе данных свидетельствует о том, что небольшое число В-хромосом не оказывает заметного фенотипического эффекта. В ряде случаев сверхкомплектные хромосомы могут влиять на фертильность и жизнеспособность (Teoh, Rees, 1977; Мошкович, 1979; Jones, Rees, 1982). Но чаще всего генетические эффекты добавочных хромосом имеют полигенную природу. Их присутствие изменяет фенотип ядра, влияет на содержание ДНК, генетическую активность (Moir, Fox, 1972; Мошкович, 1979; Jones, Rees, 1982; Fox, 1987; Брока, 1990; Кунах, 2010; Jones, Houben, 2003; Jones et al., 2008; Borisov, 2014; Houben et al., 2014).

Для деревьев ели сибирской с большим числом В-хромосом (3 или 4) характерна пониженная фертильность пыльцы, меньшее количество заложившихся семян и некоторая редукция роста. Небольшое количество добавочных хромосом (1 или 2) на фертиль-

ность пыльцы не влияют (Круклис, 1971, 1978, 1982). Специальные исследования ели ситхинской не выявили влияния В-хромосом на скорость роста (Moir, Fox, 1976). Определение морфометрических параметров пыльцы у ели сибирской в дендрарии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН показало, что у растений с В-хромосомами в кариотипе они находились в пределах средних значений (Владимирова, 2007).

При изучении жизнеспособности пыльцы установлено, что у деревьев, в кариотипе которых были добавочные хромосомы, пыльца наиболее интенсивно прорастала в первые сутки. Затем показатели выравнивались и не отличались по характеристикам от остальных деревьев. По встречаемости аномальных пыльцевых зерен с неразвитыми или асимметричными воздушными мешками, неразвитым телом, слишком мелких или деформированных и пыльцевых трубок двойных или разветвленных, с вздутиями, в большинстве случаев не было выявлено различий между деревьями с В-хромосомами и без них (Владимирова, 2007). Хотя в отдельные годы у деревьев с В-хромосомами был отмечен более высокий процент аномально мелких пыльцевых зерен (Bazhina et al., 2017).

Высказывались предположения, что наличие В-хромосом может влиять на процесс прорастания семян. Например, у *P. glauca*, семена, собранные с деревьев с В-хромосомами в кариотипе, прорастали в среднем на один день раньше (Teoh, Rees, 1977). У ели сибирской в некоторые годы исследований семена растений с В-хромосомами в материнском кариотипе прорастали на 1–3 суток позднее и имели более низкие показатели энергии прорастания и всхожести. В другие же годы семена деревьев с добавочными хромосомами прорастали быстрее (Муратова, Вла-

димирова, 2001б). Полученные результаты свидетельствуют о большой изменчивости изучаемых признаков в разные годы, и вопросы, влияют ли В-хромосомы на эти характеристики, остаются открытыми.

Таким образом, В-хромосомы видов ели характеризуются специфическими особенностями поведения в митозе и особенно в мейозе, оказывают влияние на многие клеточные процессы. При этом заметного эффекта добавочных хромосом на морфологические признаки растений не прослеживается.

### **Встречаемость В-хромосом в различных частях ареала и местообитаниях**

Благодаря работам советских и российских ученых, ель сибирская наиболее полно изучена цитогенетически по сравнению с другими видами древесных растений по всему ареалу – в европейской части России, на Урале, в Северо-Восточном Казахстане, Сибири (Круклис, 1971; Pravdin et al., 1976; Бударягин, 1980; Медведева, Муратова, 1987; Брока, 1990; Муратова, Владимирова, 2001б; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2002; Владимирова и др., 2003, 2007; Седельникова и др., 2004; Владимирова, Муратова, 2005, 2006; Muratova et al., 2008; Квитко и др., 2009; Borisov, Muratova, 2010; Sedel'nikova et al., 2011). Установлено, что максимальная встречаемость добавочных хромосом в кариотипе этого вида наблюдается в популяциях восточной части ареала, особенно в Центральной и Восточной Сибири (центральная часть Красноярского края, Иркутская область), т.е. в более суровых условиях обитания.

У ели сибирской *P. obovata* и ели белой *P. glauca* обнаружена более высокая частота встречаемости В-хромосом среди декоративных форм, у интродуцентов и в городских насаждениях, по сравнению с природными

популяциями. Анализ кариотипа ели сибирской в городских посадках показал, что добавочные хромосомы присутствуют почти у половины изученных растений из пяти мест г. Красноярска (Владимирова, 2002; Муратова и др., 2002; Borisov, Muratova, 2010). Исследование *P. glauca* в городских насаждениях Воронежа показало их наличие у 8 из 10 изученных деревьев, причем жизнеспособными оказались проростки только с добавочными хромосомами (Буторина, Богданова, 2001). Это позволяет высказать предположение о влиянии В-хромосом на адаптацию организмов к городским условиям.

У североамериканского вида *P. glauca* добавочные хромосомы найдены в 48 из 51 исследованной популяции. Наибольшая частота В-хромосом отмечена в северо-восточной части о-ва Ванкувер и близлежащих районах континента, характеризующихся недостаточным количеством осадков и высокой летней инсоляцией (Teoh, Rees, 1977). У другого вида из Северной Америки – ели ситхинской (*P. sitchensis*), В-хромосомы встречаются в 29 из 40 популяций. Наибольшая частота добавочных хромосом отмечена на юге о-ва Ванкувер, где флора приспособлена к высоким летним температурам и низкому уровню осадков (Moir, Fox, 1977; Fox, 1987). Таким образом, имеющиеся данные позволяют предположить об адаптивной роли добавочных хромосом, обеспечивающих устойчивость организма в неблагоприятных условиях произрастания.

### **Возможное происхождение добавочных хромосом рода *Picea***

Сходство В-хромосом разных видов ели по морфологии, встречаемость у сибирских, дальневосточных и североамериканских видов позволяет высказать предположение об их общем происхождении. По предположению М.В. Брока (1990), они могли возник-

нуть у прародительских видов в Восточной Азии и затем распространиться в Северную Америку по древнему Берингийскому мосту, который в третичном периоде соединял оба континента. С этой точкой зрения согласуются ископаемые данные, согласно которым ель проникла в Северную Америку в середине третичного периода (Wright, 1955).

Результаты, полученные в последние два десятилетия с применением современных молекулярно-генетических методов и биоинформационных технологий, позволяют по-новому интерпретировать полученные ранее данные, вносить определенные коррективы и дополнять их. Анализ материалов, полученных при секвенировании ядерных, митохондриальных и хлоропластных геномов, подтверждает монофилетическое происхождение рода *Picea* (Lockwood et al., 2013). Эти исследования свидетельствуют, что род отделился от общего предка сосновых около 180 млн лет назад. В нем четко выделяются три клады: I – азиатские и европейские виды, II – североамериканские виды, III – азиатские и североамериканский вид *P. breweriana*. Подтверждается также версия Дж. Райта (Wright, 1955) о двух независимых миграциях ели из Азии в Северную Америку, что, вероятно, произошло 25 и 20 млн лет назад. Этим результатам противоречат материалы, полученные ранее на основе RFLP-анализа (полиморфизм длин рестрикционных фрагментов) хлоропластной ДНК (Sigurgeirsson, Szmidt, 1993; Ran et al., 2006). Они свидетельствуют о базальном положении некоторых североамериканских видов ели, что позволило авторам высказать мнение о происхождении рода на территории Северной Америки. Но это не подтверждается данными, полученными при анализе других признаков, и требует дальнейших исследований и новых доказательств.

## Заключение

К настоящему времени накоплено много сведений о встречаемости добавочных хромосом у представителей рода *Picea*, их морфологии, размерах, структуре, поведении в митозе и мейозе. У некоторых видов – ели сибирской *P. obovata*, ели белой *P. glauca* и ели ситхинской *P. sitchensis* – изучено их распространение в пределах ареала. Тем не менее встречаемость и количество В-хромосом в отдельных растениях, разных местообитаниях и природных популяциях у видов ели исследованы недостаточно. Спорными и недостаточно изученными остаются вопросы о влиянии В-хромосом на различные признаки. Предполагается, что сложившаяся система В-хромосом имеет значение как для популяции, так и для вида в целом, в связи с их возможной адаптивной ролью, особенно в неблагоприятных условиях обитания. Дальнейшего изучения с использованием как традиционных кариологических, так и новых генетических и молекулярно-цитогенетических методов, требуют вопросы о происхождении В-хромосом и их роли в эволюции рода *Picea*. В перспективе необходимы исследования по молекулярной организации В-хромосом ели, определению гомологичных последовательностей ДНК в добавочных хромосомах и хромосомах основного набора; они могли бы показать, из каких частей А-хромосом произошли В-хромосомы. Совершенно не исследованным является вопрос об организации теломерных и центромерных районов, хотя известно, что у многих видов растений В-хромосомы возникают вследствие нарушения функциональной активности центромер. Новая информация для понимания эволюции и эволюционной судьбы В-хромосом может быть получена при анализе и сравнении состава ДНК различных видов ели и других видов голосеменных и покрытосеменных растений.

**Список литературы / References**

Бобров Е. Г. (1978) *Лесообразующие хвойные СССР*. Ленинград, Наука, 188 с. [Bobrov E. G. (1978) *Forest forming conifers of the USSR*. Leningrad, Nauka, 188 p. (in Russian)]

Брока М. В. (1990) В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Пирагс Д. М., Бауманис И. И., Роне В. М. (ред.) Рига, Зинатне, с. 105–118 [Broka M. V. (1990) Polymorphism of B-chromosomes in natural populations of *Picea obovata* Ledeb. *The role of plant breeding for enhancement of the Latvian forests*. Pirags D. M., Baumanis I. I., Rone V. M. (eds.). Riga, Zinatne, p. 105–118 (in Russian)]

Бударагин В. А. (1980) Кариотипы основных хвойных видов Казахстана. *Защитное лесоразведение и вопросы селекции в Северном Казахстане. Научные Труды КазНИИЛХА. Т. 2*. Алма-Ата, Кайнар, с. 116–122 [Budaragin V. A. (1980) Karyotypes of major coniferous species of Kazakhstan. *Protective afforestation and problems of selection in Northern Kazakhstan. Proceedings of Kazakh Research Institute of Forestry and Agroforestry. Vol. 2*. Alma-Ata, Kaynar, p. 116–122 (in Russian)]

Буторина А. К., Богданова Е. В. (2001) Адаптивное значение и возможное происхождение В-хромосом у ели колючей. *Цитология*, 43(8): 809–814 [Butorina A. K., Bogdanova E. V. (2001) Adaptive significance and possible origin of B-chromosomes in *Picea glauca* (Moench.) Voss = *P. canadensis* B.S.P. *Tsitologiya*, 43(8): 809–814 (in Russian)]

Владимирова О. С. (2002) Кариологические особенности ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. из разных мест произрастания. *Цитология*, 44(7): 712–718 [Vladimirova O. S. (2002) Karyological features of the Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) from different provenances. *Tsitologiya*, 44(7): 712–718 (in Russian)]

Владимирова О. С. (2007) Цитогенетические особенности ели сибирской на южной границе ареала. *Проблемы молекулярной и клеточной биологии. Сборник материалов международной молодежной научно-методической конференции*. Стегний В. Н. (ред.) Томск, с. 46–47 [Vladimirova O. S. (2007) Cytogenetical features of the Siberian spruce at the southern border of its distribution range. *Problems of molecular and cellular biology. Proceedings of International Youth Scientific and Methodological Conference*. Stegnii V. N. (ed.) Tomsk, p. 46–47 (in Russian)]

Владимирова О. С., Карпюк Т. В., Муратова Е. Н. (2003) Числа хромосом некоторых видов *Picea* (Pinaceae). *Ботанический журнал*, 88(8): 112–113 [Vladimirova O. S., Karpjuk T. V., Muratova E. N. (2003) Chromosome numbers of some *Picea* species (Pinaceae). *Botanicheskii Zhurnal*, 88(8): 112–113 (in Russian)]

Владимирова О. С., Муратова Е. Н. (2002) Наследование В-хромосом у ели сибирской. *Материалы научной генетической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А. Р. Жебрака и 70-летию образования кафедры генетики в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева*. Москва, с. 382–384 [Vladimirova O. S., Muratova E. N. (2002) Inheritance of B-chromosomes in the Siberian spruce. *Proceedings of the scientific genetic conference dedicated to the 100-th A. P. Zhebrakh's anniversary and the 70-th anniversary of the Genetics Department in Moscow Timiryazev Agricultural Academy*. Moscow, p. 382–384 (in Russian)]

Владимирова О. С., Муратова Е. Н. (2005) Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях антропогенного загрязнения г. Красноярска. *Экологическая генетика*, 3(1): 18–23 [Vladimirova O. S., Muratova E. N. (2005) Karyological features of Siberian

spruce (*Picea obovata* Ledeb.) under anthropogenic contamination conditions of Krasnoyarsk. *Ecological Genetics* [Ekologicheskaya genetika], 3(1): 18–23 (in Russian)]

Владимирова О. С., Муратова Е. Н. (2006) Оценка встречаемости В-хромосом ели сибирской в условиях антропогенного стресса. *Хвойные бореальной зоны*, 23(3): 114–120 [Vladimirova O. S., Muratova E. N. (2006) Estimation of B-chromosome frequency in the Siberian spruce under anthropogenic stress. *Conifers of the Boreal Area* [Khvoynye boreal'noi zony], 23(3): 114–120 (in Russian)]

Владимирова О. С., Муратова Е. Н., Карпюк Т. В. (2007) Числа хромосом некоторых видов *Picea* и *Larix*. *Ботанический журнал*, 92(5): 781–782 [Vladimirova O. S., Muratova E. N., Karpyuk T. V. (2007) Chromosome numbers of some *Picea* and *Larix* species. *Botanicheskii Zhurnal*, 92(5): 781–782 (in Russian)]

Высоцкая Л. В. (1986) Неслучайное изменение частоты хиазм в присутствии В-хромосом у *Bryodema holdereri* (Orthoptera, Oedipodinae). *Генетика*, 22(9): 2272–2275 [Vysotskaya L. V. (1986) Non-random change of chiasma frequency in *Bryodema holdereri* (Orthoptera, Oedipodinae) with B-chromosomes. *Genetics* [Genetika], 22(9): 2272–2275 (in Russian)]

Гамаева С. В. (1992) Добавочные хромосомы в кариотипе ели аянской – *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr. *Использование и восстановление лесов Дальнего Востока*. Григорович М. И. (ред.) Уссурийск, с. 44–48 [Gamaeva S. V. (1992) Supernumerary chromosomes in the karyotype of the Ajan spruce *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr. *Management and regeneration of the Far East forests*. Grigorovich M. I. (ed.) Ussuriisk, p. 44–48 (in Russian)]

Горячкина О. В., Муратова Е. Н., Безделев А. Б. (2013) Числа хромосом некоторых представителей родов *Abies* и *Picea* (Pinaceae). *Ботанический журнал*, 98(5): 645–647 [Goryachkina O. V., Muratova E. N., Bezdelev A. B. (2013) Chromosome numbers of some species of *Abies* and *Picea* (Pinaceae). *Botanicheskii Zhurnal*, 98(5): 645–647 (in Russian)]

Карпюк Т. В., Муратова Е. Н. (2005) Кариологический анализ ели Мейера (*Picea meyeri* Rehd. et Wils.). *Turczaninowia*, 8(3): 67–77 [Karpyuk T. V., Muratova E. N. (2005) Karyological analysis of *Picea meyeri* Rehd. et Wils. *Turczaninowia*, 8(3): 67–77 (in Russian)]

Карпюк Т. В., Муратова Е. Н., Владимирова О. С., Седельникова Т. С. (2009) Кариологический анализ ели Шренка. *Лесоведение*, 1: 52–58 [Karpyuk T. V., Muratova E. N., Vladimirova O. S., Sedel'nikova T. S. (2009) Karyological analysis of *Picea schrenkiana*. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 1: 52–58 (in Russian)]

Квитко О. В., Муратова Е. Н., Сизых О. А., Владимирова О. С. (2009) Числа хромосом некоторых видов хвойных. *Ботанический журнал*, 94(2): 305–307 [Kvitko O. V., Muratova E. N., Syzikh O. A., Vladimirova O. S. (2009) Chromosome numbers of some conifer species. *Botanicheskii Zhurnal*, 94(2): 305–307 (in Russian)]

Круклис М. В. (1971) Кариологические особенности *Picea obovata* Ldb. *Лесоведение*, 2: 76–84 [Krukliis M. V. (1971) Cariologic peculiarities of *Picea obovata* Ldb. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 2: 76–84 (in Russian)]

Круклис М. В. (1978) Цитогенетическое изучение В-хромосом ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). *Лесоселекционные исследования. Тезисы межреспубликанского совещания*. Пиррагс Д. М., Роне В. М., Фридберг М. (ред.) Рига, с. 15–18 [Krukliis M. V. (1978) Cytogenetic studies on B-chromosomes in the Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.). *Forest selection studies. Abstracts of Interrepublic conference*. Pirags D. M., Rone V. M., Fridberg M. (eds.) Riga, p. 15–18 (in Russian)]

Круклис М. В. (1982) Мейотическое поведение и характер наследования В-хромосом ели сибирской. *Тезисы IV съезда ВОГИС им. Н. И. Вавилова. Часть. 2.* Чеботарь А. А. (ред.) Кишинев, Штиинца, с. 247–248 [Krukliis M. V. (1982) Meiotic behaviour and the character of inheritance of B- chromosomes in the Siberian spruce. *Abstracts of the IV-th Meeting of Vavilov's society of geneticists and breeders. Part 2.* Chebotar' A. A. (ed.) Kishinev, Shtiintsa, p. 247–248 (in Russian)]

Кунах В. А. (2010) Додаткові або В-хромосоми рослин. Походження і біологічне значення. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*, 8(1): 99–139 [Kunakh V. A. (2010) Supernumerary or B-chromosomes in plants. Origin and biological implications. *The Bulletin of Ukrainian Society of Geneticists and Breeders*, 8(1): 99–139 (in Ukrainian)]

Медведева Н. С., Муратова Е. Н. (1987) Кариологическое исследование ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из Якутской АССР. *Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук*, 1(6): 15–21 [Medvedeva N. S., Muratova E. N. (1987) Karyological investigation of the Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) from Yakutian ASSR. *Bulletin of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences. Biological Sciences Series* [Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskikh nauk], 1(6): 15–21 (in Russian)]

Мошкович А. М. (1979) *Добавочные хромосомы покрытосеменных растений.* Чеботарь А. А. (ред.) Кишинев, Штиинца, 163 с. [Moshkovich A. M. (1979) *Supernumerary chromosomes in angiosperm plants.* Chebotar' A. A. (ed.) Kishinev, Shtiintsa, 163 p. (in Russian)]

Муратова Е. Н., Владимирова О. С. (2001a) Добавочные хромосомы у *Picea glehnii* (Pinaceae). *Ботанический журнал*, 86(5): 125–130 [Muratova E. N., Vladimirova O. S. (2001a) B-chromosomes in *Picea glehnii* (Pinaceae). *Botanicheskii Zhurnal*, 86(5): 125–130 (in Russian)]

Муратова Е. Н., Владимирова О. С. (2001b) Добавочные хромосомы кариотипа ели сибирской *P. obovata*. *Цитология и генетика*, 35(4): 38–44 [Muratova E. N., Vladimirova O. S. (2001b) Additional chromosomes in the karyotype of Siberian spruce *P. obovata*. *Tsitologiya i Genetika*, 35(4): 38–44 (in Russian)]

Муратова Е. Н., Владимирова О. С., Карпюк Т. В. (2004) Кариологическое изучение *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. разного происхождения. *Цитология*, 46(1): 79–86 [Muratova E. N., Vladimirova O. S., Karpjuk T. V. (2004) Karyological studies on *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. examined from different provenances. *Tsitologiya*, 46(1): 79–86 (in Russian)]

Муратова Е. Н., Владимирова О. С., Карпюк Т. В., Седельникова Т. С. (2002) Добавочные хромосомы и их распространение у видов рода *Picea* A. Dietr. *Лесная генетика и селекция на рубеже тысячелетий. Материалы научно-практической конференции.* Ефимов Ю. П. (ред.) Воронеж, с. 126–140 [Muratova E. N., Vladimirova O. S., Karpjuk T. V., Sedel'nikova T. S. (2002) Supernumerary chromosomes and their distribution in species of the genus *Picea* A. Dietr. *Forest Genetics and Plant Breeding. Proceedings of scientific and practical conference.* Efimov Yu. P. (ed.) Voronezh, p. 126–140 (in Russian)]

Муратова Е. Н., Седельникова Т. С., Владимирова О. С., Карпюк Т. В., Дмитриева Л. В. (2001) Патология митоза у хвойных как показатель нарушения гомеостаза. *Гомеостаз лесных экосистем. Материалы 10-го международного симпозиума «Концепция гомеостаза: теоретические и прикладные аспекты».* Нефедов В. П. (ред.) Новосибирск, Наука, с. 113–119 [Muratova E. N., Sedel'nikova T. S., Vladimirova O. S., Karpjuk T. V., Dmitrieva L. V. (2001)

Pathology of mitosis in conifers as an indicator of homeostasis disturbance. *Homeostasis in forest ecosystems. Proceedings of the 10<sup>th</sup> International Symposium "Homeostasis: theory and applications"*. Nefedov D. P. (ed.) Novosibirsk, Nauka, p. 113–119 (in Russian)]

Муратова Е. Н., Фролов В. Д. (1995) Добавочные хромосомы у ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. ex Gord.) Fisch. ex Carr. *Лесоведение*, 3: 30–36 [Muratova E. N., Frolov V. D. (1995) Supernumerary chromosomes in *Picea ajanensis* (Lindl. ex Gord.) Fisch. ex Carr. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 3: 30–36 (in Russian)]

Пименов А. В., Седельникова Т. С., Ташев А. Н. (2012) Числа хромосом видов Pinaceae в Болгарии. *Ботанический журнал*, 97(9): 1238–1241 [Pimenov A. V., Sedel'nikova T. S., Tashev A. N. (2012) Chromosome numbers of Pinaceae species from Bulgaria. *Botanicheskii Zhurnal*, 97(9): 1238–1241 (in Russian)]

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В., Ефремов С. П. (2004) Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири. *Ботанический журнал*, 89(5): 718–733 [Sedel'nikova T. S., Muratova E. N., Pimenov A. V., Efremov S. P. (2004) Karyological features of bog and dry valley populations of *Picea obovata* in West Siberia. *Botanicheskii Zhurnal*, 89(5): 718–733 (in Russian)]

Ташев А. Н., Седельникова Т. С., Пименов А. В. (2015) Число хромосом и хромосомные перестройки у ели обыкновенной *Picea abies* (L.) H. Karst. в лесах Рило-Родопского горного массива Болгарии. *Сибирский лесной журнал*, 5: 77–86 [Tashev A. N., Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. (2015) Number of chromosomes and chromosome rearrangement of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in the forests of Rilo-Rhodope mountain in Bulgaria. *Siberian Journal of Forest Science* [Sibirskii lesnoi zhurnal], 5: 77–86 (in Russian)]

Фарукшина Г. Г., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. (1997) Кариотипическая изменчивость ели сибирской на Южном Урале. *Лесоведение*, 2: 78–84 [Farukshina G. G., Putenikhin V. P., Bakhtiyarova R. M. (1997) Karyotypic variability of *Picea obovata* in the South Urals. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 2: 78–84 (in Russian)]

Bazhina E. V., Sedaeva M. I., Goryachkina O. V., Muratova E. N. (2017) Pollen development and morphology in different *Picea* A. Dietr. species at the V. N. Sukachev Institute of Forest Arboretum. *International Journal of Plant Reproductive Biology*, 9(1): 7–14

Borisov Yu. M. (2014) B-chromosomes and the plasticity of the species. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 4(5): 341–350

Borisov Yu. M., Muratova E. N. (2010) Population mobility of animal and plant B-chromosomes in regions subject to technogenic impact. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 3(2): 146–158

Borisov Yu. M., Myshliavkina T. A. (2019) B-Chromosomes. *Biology Bulletin Reviews*, 9(2): 105–118

Camacho J. P. M., Sharbel T. F., Beukeboom L. W. (2000) B-chromosome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1394): 163–178

Datta A. K., Mandal A., Das D., Gupta S., Saha A., Paul R., Sengupta S. (2016) B-chromosomes in angiosperm – a review. *Cytology and Genetics*, 50(1): 60–71

Fox D. P. (1987) The chromosomes of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and its relatives. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B: Biological Sciences*, 93(1–2): 51–59

Green D. M. (2004) Structure and evolution of B-chromosomes in amphibians. *Cytogenetic and Genome Research*, 106(2–4): 235–242

- Hizume M. (1988) Karyomorphological studies in the family Pinaceae. *Memoirs of the Faculty Education Ehime University. Series III: Natural Sciences*, 8(2): 1–108
- Hizume M. (2017) Chromosome banding in *Picea*. IV. Comparative karyotype analysis of fluorescent band patterns in 25 taxa. *Chromosome Botany*, 12(2): 17–32
- Hizume M., Kishimoto K., Kubo Y., Tanaka A. (1989) Fluorescent chromosome banding in *Picea*. I. Difference in chromomycin A<sub>3</sub> band pattern between *P. jezoensis* var. *jezoensis* and *P. jezoensis* var. *hondoensis*. *La Kromosomo*, II-53: 1736–1744
- Hizume M., Kishimoto K., Tominaga K., Tanaka A. (1988) Presence of B-chromosome in *Picea glehnii* (Pinaceae). *La Kromosomo*, II-51–52: 1715–1720
- Hizume M., Kitazawa N., Gu Z., Kondo K. (1991) Variation of fluorescent chromosome band in *Picea brachytyla* var. *complanata* collected in Yunnan, China. *La Kromosomo*, II-63–64: 2149–2158
- Hizume M., Kuzukawa Y. (1995) Fluorescent chromosome banding in *Picea*. II. Relationships between rDNA loci and chromomycin A<sub>3</sub>-bands in somatic chromosomes of *P. jezoensis* var. *hondoensis*. *La Kromosomo*, II-79–80: 2754–2759
- Houben A., Banaei-Moghaddam A. M., Klemme S., Timmis J. N. (2014) Evolution and biology of supernumerary B-chromosomes. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 71(3): 467–478
- Jones R. N. (1975) B-chromosome systems in flowering plants and animal species. *International Review of Cytology*, 40: 1–100
- Jones N., Houben A. (2003) B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome? *Trends in Plant Science*, 8(9): 417–423
- Jones R. N., Rees H. (1982) *B chromosomes*. London, Nork York, Paris, Academic Press, 266 p.
- Jones R. N., Viegas W., Houben A. (2008) A century of B chromosomes in plants: so what? *Annals of Botany*, 101(6): 767–775
- Kean V. M., Fox D. P., Faulkner R. (1982) The accumulation mechanism of the supernumerary (B-) chromosome in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and the effect of this chromosome on male and female flowering. *Silvae Genetica*, 31(4): 126–131
- Li L. C., Wang G., Su S., Xu A. S. (2001) Karyotype analysis of four species in *Picea* (Pinaceae). *Guihaia*, 21(1): 43–46 (in Chinese)
- Liu Y. H., Li M. X. (1985) Karyotype analysis of 5 species of genus *Picea*. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 3(3): 203–207 (in Chinese)
- Lockwood J. D., Aleksic' J. M., Zou J., Wang J., Liu J., Renner S. S. (2013) A new phylogeny for the genus *Picea* from plastid, mitochondrial, and nuclear sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69(3): 717–727
- Moir R. B., Fox D. P. (1972) Supernumerary chromosomes in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *Silvae Genetica*, 21(5): 182–186
- Moir R. B., Fox D. P. (1976) Supernumerary chromosomes and growth rate in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *Silvae Genetica*, 25(3–4): 139–141
- Moir R. B., Fox D. P. (1977) Supernumerary chromosome distribution in provenances of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *Silvae Genetica*, 26(1): 26–33
- Müntzing A. (1974) Accessory chromosomes. *Annual Review of Genetics*, 8: 243–266
- Muratova E. N. (2021) B-chromosomes in woody and arborescent Angiosperm plants – a review. *International Journal of Plant Reproductive Biology*, 13(2): 44–69



Muratova E.N., Sedel'nikova T. S., Goryachkina O. V., Pimenov A. V. (2020) Karyological and cytogenetical studies on Gymnosperms in V.N. Sukachev Institute of Forest. *International Journal of Plant Reproductive Biology*, 12(1): 44–55

Muratova E.N., Sedel'nikova T. S., Karpyuk T.V., Vladimirova O.S., Pimenov A.V., Mikheeva N.A., Bazhina E. V., Kvitko O. V. (2008) Karyological and cytogenetic studies of conifers from West Siberia and Far East. *Contemporary Problems of Ecology*, 1(2): 263–271

Palestis B. G., Trivers R., Burt A., Jones R. N. (2004) The distribution of B chromosomes across species. *Cytogenetic and Genome Research*, 106(2–4): 151–158

Pravdin L. F., Abaturova G. A., Shershukova O. P. (1976) Karyological analysis of European and Siberian spruce and their hybrids in the USSR. *Silvae Genetica*, 25(3–4): 89–95

Ran J.H., Wei X.X., Wang X.Q. (2006) Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41(2): 405–419

Rees H., Teoh S.B., Jones L.M. (1977) Heterochromatization and the possibility of gene inactivation in chromosomes of *Picea glauca*. *Heredity*, 38(2): 272

Rubtsov N.B., Borissov Yu. M., Karamysheva T. V., Bochkarev M. N. (2009) The mechanisms of formation and evolution of B chromosomes in Korean field mice *Apodemus peninsulae* (Mammalia, Rodentia). *Russian Journal of Genetics*, 45(4): 389–396

Rubtsov N.B., Karamysheva T. V., Andreenkova O. V., Bochkarev M.N., Kartavtseva I. V., Roslik G. V., Borissov Y.M. (2004) Comparative analysis of micro and macro B chromosomes in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) performed by chromosome microdissection and FISH. *Cytogenetic and Genome Research*, 106(2–4): 289–294

Sedel'nikova T. S., Muratova E. N., Pimenov A. V. (2011) Variability of chromosome numbers in gymnosperms. *Biology Bulletin Reviews*, 1(2): 100–109

Shi D.-X., Wang M.-X. (1994) Karyomorphological studies on six *Picea* species. *Acta Botanica Yunnanica*, 16(2): 157–164 (in Chinese)

Shibata F., Hizume M. (2008) Comparative FISH karyotype analysis of 11 *Picea* species. *Cytologia*, 73(2): 203–211

Sigurgeirsson A., Szmidt A. E. (1993) Phylogenetic and biogeographic implications of chloroplast DNA variation in *Picea*. *Nordic Journal of Botany*, 13(3): 233–246

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*, 48(3): 160–165

Teoh S.B., Rees H. (1977) B-chromosomes in White spruce. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 198(1133): 325–344

Trivers R., Burt A., Palestis B. G. (2004) B chromosomes and genome size in flowering plants. *Genome*, 47(1): 1–8

Valente G. T., Nakajima R. T., Fantinatti B. E. A., Marques D.F., Almeida R. O., Simões R. P., Martins C. (2017) B chromosomes: from cytogenetics to systems biology. *Chromosoma*, 126(1): 73–81

Wright J. W. (1955) Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. *Forest Science*, 1(4): 319–349