

УДК 575.8

Кариологический обзор голосеменных растений на основе базы данных по хромосомным числам

Елена Н. Муратова*, Светлана Г. Князева
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
Академгородок, Красноярск, 660036 Россия¹

Received 26.08.2008, received in revised form 2.09.2008, accepted 9.09.2008

Выполнен обзор по кариологии современных голосеменных растений с использованием базы данных «Хромосомные числа голосеменных растений». Представлена сводная информация обо всех известных числах хромосом голосеменных. Дана оценка степени изученности и приведена краткая информация об особенностях кариотипов различных систематических групп голосеменных растений.

Ключевые слова: хромосомные числа, голосеменные, кариология.

Современные голосеменные содержат более 1000 видов древесных растений. Это разрозненные остатки процветавшей в прошлом группы растений. В настоящее время многие семейства и роды голосеменных представлены небольшим числом видов или одним видом (вельвичиевые, гинкговые). В то же время другие семейства и роды (сосновые, подокарповые) остаются довольно обширными и многочисленными и играют очень важную роль в фитоценозах как северного, так и южного полушарий. Они часто являются основными лесообразующими видами, а также имеют большое народно-хозяйственное значение и активно используются человеком в различных отраслях деятельности. Неслучайно их изучению посвящено огромное число работ, и интерес к ним постоянно растет.

Систематика голосеменных остается во многом дискуссионной. До сих пор проис-

ходит выделение и описание новых видов и даже родов, пересмотр таксономического положения тех или иных видов на основе современных данных кариологии, цитогенетики и молекулярной систематики. Так, А. Вовидес с соавторами (Vovides et al., 2003) в обзорной статье о мексиканских саговниках сообщает, что в классе цикадовых к настоящему времени выделено 276 видов. Но это число не окончательное. По их мнению, после полного исследования всех мест произрастания саговниковых число видов может увеличиться до 400. До сих пор существуют нерешенные таксономические проблемы в семействе цикадовых. Так, например, из рода *Cycas* некоторыми авторами (de Laubenfels, Adema, 1998, Chaw et al., 2005) было выделено еще два рода: *Dyerocycas* и *Epicycas*. Другие же исследователи оспаривают оправданность выделения этих родов (Chen et al., 2004).

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

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

В 1999 г. был описан новый род и вид голосеменного растения – *Xanthocyparis vietnamensis* (Averyanov et al., 2002), несколько экземпляров которого были найдены в горах Вьетнама. Он был отнесен к семейству кипарисовых. К данному же роду этими авторами отнесен вид, произрастающий в Северной Америке, – *Chamaecyparis nootkatensis*, который они назвали *Xanthocyparis nootkatensis*. Другие же исследователи отнесли новый род к *Callitropsis* (Little et al., 2004). Даже в пределах хорошо изученных и хозяйственно ценных родов остаются неясности. Так, до сих пор нет единой точки зрения относительно количества видов в родах *Larix* (Милютин, 2003) и *Juniperus* (Князева, 2004).

Важнейший вклад в исследование филогенетических связей между видами и родами, разрешение спорных вопросов систематики и эволюции играют кариологические исследования. Определению чисел хромосом, изучению их морфологических особенностей посвящено множество работ начиная с XIX в. и до настоящего времени. В лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН была создана база данных «Хромосомные числа голосеменных растений». В нее занесены все доступные из литературных источников числа хромосом голосеменных растений, а также данные об их морфологии. Библиографический список в базе составляет 1753 работы. Основными источниками данных послужили сводные работы отечественных и зарубежных авторов (Khoshoo, 1961; Price et al., 1974; Козубов, Муратова, 1987; Муратова, Круклис, 1988; Муратова, 1997а, 1997б, 1998, и др.).

Сейчас в базе данных содержится информация о 1036 видах, 85 родах, 15 семействах, 10 порядках и 4 классах голосеменных растений. Классификация голосеменных принята по А.Л. Тахтаджяну (1978), видовой состав и

синонимика описана по А. Фарджону (Farjon, 2001) и К. Хиллу и др. (Hill et al., 2004). Обобщенные данные представлены в табл. 1, иллюстрирующей известные числа хромосом для всех родов голосеменных растений, а также общее число видов, число кариологически не изученных видов и процент неизученных видов в каждом роде.

Голосеменные растения относятся к четырем классам. Класс *Ginkgopsida*, имеющий единственного представителя *Ginkgo biloba*, хорошо изучен кариологически. Класс *Gnetopsida*, представленный тремя родами, изучен недостаточно, особенно род *Gnetum*, в котором у 82 % видов неизвестны даже числа хромосом. У эфедры не изучено 36 видов из 67. У единственного представителя рода *Welwitschia* – *W. mirabilis* – известны числа хромосом и особенности их морфологии. Класс *Cycadopsida* содержит 9 родов. Известны числа хромосом лишь некоторых родов с небольшим числом видов. Крупные роды с большим числом видов изучены слабо, особенно *Cycas*, *Encephalartos* и *Macrozamia*, в которых не изучено более половины видов.

Класс *Pinopsida* подвергся более тщательному исследованию. Известны числа хромосом видов семейств *Taxodiaceae*, *Sciadopitiaceae*, больше половины видов семейств *Cupressaceae* и *Pinaceae*. Недостаточно изучены виды семейств *Podocarpaceae* и *Taxaceae*, а также род *Agathis* из семейства *Araucariaceae*. В целом, по данным базы, из 1036 видов голосеменных число хромосом неизвестно у 487, что составляет около половины видов.

Распределение чисел хромосом голосеменных не является регулярным и имеет максимумы $2n=24$ и $2n=22$. Число хромосом $2n=24$ встречается во всех классах голосеменных, но особенно характерно для класса хвойных, где более 33 % всех видов имеют

Таблица.1 Сводные данные по хромосомным числам и степени кариологической изученности голосеменных растений

Класс	Порядок	Семейство	Род	Всего видов	Число / процент изученных видов	Хромосомные числа, 2n
<i>Ginkgoopsida</i>	<i>Ginkgoales</i>	<i>Ginkgoaceae</i>	<i>Ginkgo L.</i>	1	0 / 0	16, 24, 32
<i>Gnetopsida</i>	<i>Welwitschiales</i>	<i>Welwitschiaceae</i>	<i>Welwitschia Hook. f.</i>	1	0 / 0	42, 84
	<i>Gnetales</i>	<i>Gnetaceae</i>	<i>Gnetum L.</i>	39	32 / 82	24, 44, 48
<i>Cycadopsida</i>	<i>Ephedrales</i>	<i>Ephedraceae</i>	<i>Ephedra L.</i>	67	36 / 54	14, 16, 24, 28, 30, 36, 42, 56
	<i>Cycadales</i>	<i>Zamiaceae</i>	<i>Bowenia Hook. ex Hook. f.</i>	2	0 / 0	16, 18
			<i>Zamia L.</i>	55	16 / 29	16, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28
			<i>Lepidozamia Regel</i>	2	0 / 0	18
			<i>Macrozamia Miq.</i>	40	26 / 65	16, 18, 24
			<i>Microcycas (Miq.) A. DC.</i>	1	0 / 0	24, 26
			<i>Chiqua DW. Stev.</i>	2	0 / 0	18
			<i>Ceratozamia Brong.</i>	17	5 / 29	16, 24
			<i>Dioon Lindl.</i>	11	1 / 9	18, 20, 24
			<i>Encephalartos Lehm.</i>	65	47 / 72	16, 18, 27
<i>Cycas L.</i>			99	68 / 68	22, 24	
<i>Pinopsida</i>	<i>Stangeriales</i>	<i>Stangeriaceae</i>	<i>Stangeria T. Moore</i>	1	0 / 0	16, 24
			<i>Agathis Salisb.</i>	21	17 / 80	26
	<i>Araucariales</i>	<i>Araucariaceae</i>	<i>Araucaria Juss.</i>	20	7 / 35	16, 26
			<i>Wollemia W.G. Jones et al.</i>	1	0 / 0	26
			<i>Austrocedrus Florin & Boutelje</i>	1	0 / 0	22
	<i>Cupressales</i>	<i>Cupressaceae</i>	<i>Actinostrobus Miq.</i>	3	1 / 33	16, 22
			<i>Widdringtonia Endl.</i>	4	0 / 0	12, 22
<i>Diselma Hook. f.</i>			1	0 / 0	22	
<i>Callitris Vent.</i>			15	7 / 46	22, 24	
<i>Calocedrus Kurz</i>	3	1 / 33	22			

Продолжение табл.1

					17	0 / 0	22, 23, 44
		<i>Cupressus L.</i>			6	0 / 0	22, 33, 44
		<i>Chamaecyparis Spach</i>			1	0 / 0	22
		<i>Microbiota Kom.</i>			53	29 / 54	22, 23, 24, 33, 44
		<i>Juniperus L.</i>			1	1 / 100	22
		<i>Neocallitropsis Florin</i>			1	0 / 0	22
		<i>Papuacedrus H.L. Li</i>			1	0 / 0	22
		<i>Pilgerodendron Florin</i>			5	3 / 60	22
		<i>Libocedrus Endl.</i>			1	0 / 0	22, 24
		<i>Tetraclinis Mast.</i>			1	0 / 0	22
		<i>Thujaopsis Siebold. & Zucc.</i>			5	1 / 20	11, 16, 22, 24, 33
		<i>Thuja L.</i>			1	0 / 0	22, 24
		<i>Fokienia A.Henry & H.H.Thomas</i>			1	0 / 0	44
		<i>Fitzroya Lindl.</i>			1	0 / 0	22
		<i>Platycladus Spach</i>			1	0 / 0	22
		<i>Cupressocyparis Dall.</i>			1	0 / 0	22
		<i>Sciadopitys Siebold. & Zucc.</i>			1	0 / 0	16, 20, 24
		<i>Taiwania Hayata</i>			1	0 / 0	22
		<i>Athrotaxis D. Don</i>			3	0 / 0	22
		<i>Glyptostrobus Endl.</i>			1	0 / 0	22, 33
		<i>Cryptomeria D. Don</i>			1	0 / 0	22, 23, 24, 32, 33, 34, 44
		<i>Cunninghamia R. Br.</i>			2	0 / 0	22, 24
		<i>Metasequoia Hu & W.C. Cheng</i>			1	0 / 0	22
		<i>Sequoia Endl.</i>			1	0 / 0	21, 22, 23, 24, 32, 44, 66
		<i>Sequoiadendron J. Buchholz</i>			1	0 / 0	22
		<i>Taxodium Rich.</i>			2	0 / 0	22, 23, 24, 33
		<i>Acmopyle Pilg.</i>			2	1 / 50	20
		<i>Dacrydium Sol. ex G. Forst.</i>			21	15 / 71	20
		<i>Podocarpaceae</i>					
		<i>Podocarpaceae</i>					

Продолжение табл.1

					1	0/0	30	
		<i>Microcachrys</i> Hook. f.			106	85/80	20, 21, 22, 24, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40	
		<i>Podocarpus</i> L'Hér. ex Pers.			1	0/0	24	
		<i>Saxegotaea</i> Lindl.			4	2/50	18	
		<i>Phyllocladus</i> Rich. ex Mirb.			6	4/66	24	
		<i>Afrocarpus</i> (J.Buchholz & N.E.Gray) C.N. Page			9	6/66	20, 22	
		<i>Dacrycarpus</i> (Endl.) de Laub.			6	5/83	20	
		<i>Falcatifolium</i> de Laub.			3	0/0	18, 22, 24	
		<i>Halocarpus</i> Quinn			1	0/0	30	
		<i>Lagarostrobos</i> Quinn			3	1/33	30	
		<i>Lepidothamnus</i> Phil.			1	0/0	20	
		<i>Manoao</i> Molloy			6	4/66	20, 26	
		<i>Nageia</i> Gaerth.			1	0/0	36	
		<i>Parasitaxus</i> de Laub.			9	6/66	36, 38	
		<i>Prumnopitys</i> Phil.			5	2/40	20	
		<i>Retrophyllum</i> C.N. Page			1	0/0	38	
		<i>Sundacarpus</i> (J.Buchholz & N.E.Gray) C.N. Page			2	0/0	26	
		<i>Microstrobos</i> J. Garden & L.A.S. Johnson						
<i>Pinales</i>	<i>Pinaceae</i>	<i>Picea</i> A. Dietr.			34	4/11	14, 20, 22, 23, 24, 25, 28, 36, 38, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 96	
		<i>Cathaya</i> Chun & Kuang			1	0/0	24	
		<i>Cedrus</i> Trew			4	0/0	24	
		<i>Keteleeria</i> Carr.			3	0/0	24	
		<i>Pseudolarix</i> Gord.			1	0/0	24, 44	
		<i>Pseudotsuga</i> Carr.			4	0/0	24, 26	
		<i>Larix</i> Mill.			13	2/15	12, 22, 23, 24, 25, 26, 36, 48	

Окончание табл..1

4 класса	10 порядков	15 семейств	85 родов	Abies Mill. Pinus L. Tsuga (Endl.) Carr. Nothotsuga Hu ex C.N. Page Cephalotaxus Siebold & Zucc. ex Endl. Austrotaxus R.H.Compton Amentotaxus Pilg. Pseudotaxus W.C.Cheng Taxus L. Torreya Arn.	49	16 / 32	12, 22, 24, 25, 26, 27, 30, 32, 36, 48
					112	20 / 18	12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 36, 48
4 класса	10 порядков	15 семейств	85 родов	Abies Mill. Pinus L. Tsuga (Endl.) Carr. Nothotsuga Hu ex C.N. Page Cephalotaxus Siebold & Zucc. ex Endl. Austrotaxus R.H.Compton Amentotaxus Pilg. Pseudotaxus W.C.Cheng Taxus L. Torreya Arn.	9	2 / 22	24
					1	1 / 100	
					11	4 / 36	20, 22, 24
					1	1 / 100	
					6	4 / 66	14, 22, 36, 40
					1	0 / 0	24
					11	3 / 27	16, 24, 25, 26
					5	2 / 40	22, 33
					1036	487 / 47	
					ВИДОВ		

данное число хромосом. Для класса гнетовых характерно два наиболее распространенных числа хромосом $2n=14$ и 28 , также часто встречаются 24 , 44 и 48 . В классе цикадовых чаще встречаются виды с числом хромосом $2n=16$ и 18 , а также 22 и 24 . Минимальное число хромосом, известное к настоящему моменту, – $2n=11$, встречается у представителей класса хвойных – *Thuja gigantea* var. *gracilis*, (гаплоид), максимальное $2n=84$ – у гнетовых – *Welwitschia mirabilis* (полиплоид). Минимальный разброс в числах хромосом наблюдается в классе цикадовых ($2n=16-28$), более древних представителей голосеменных, максимальный – в классе сосновых ($2n=14-66$), в состав которого входят более эволюционно молодые виды.

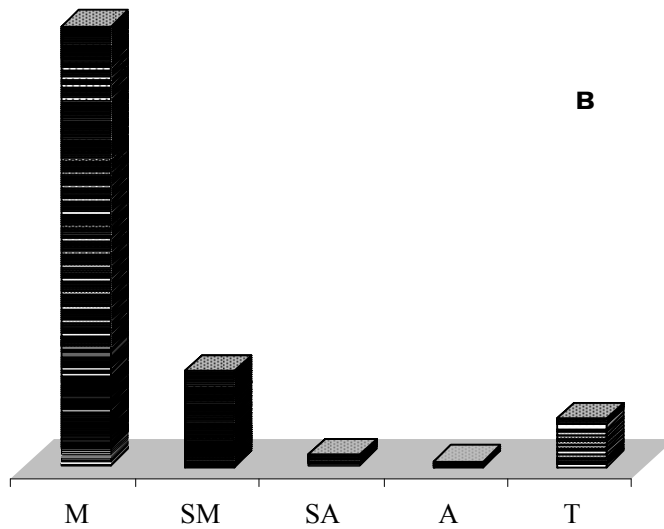
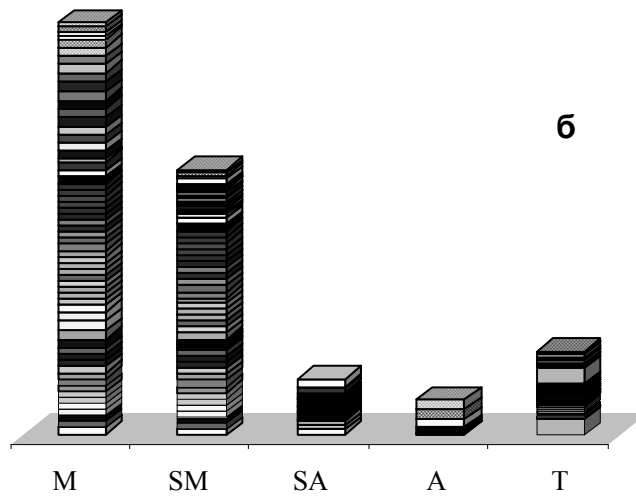
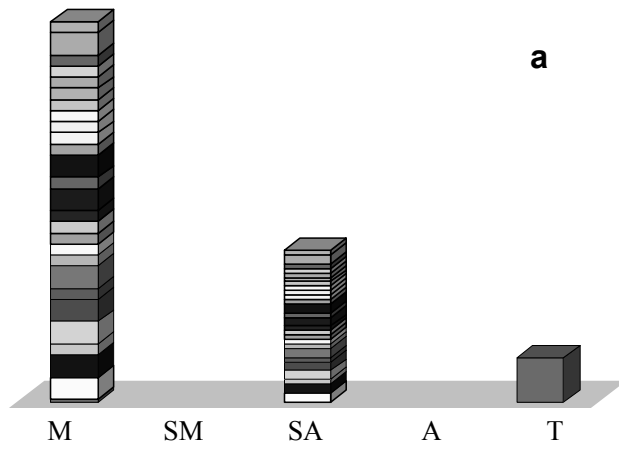
В целом, для голосеменных характерен небольшой, по сравнению с покрытосеменными, разброс основного числа хромосом: $x=7$ (*Ephedra*), $x=8$, 9 (*Cycadaceae*), $x=10$ (*Sciadopitiaceae*), $x=11$ в семействах *Cupressaceae* и *Taxodiaceae*. Для большинства видов семейства *Pinaceae*, а также *Cephalotaxaceae* и *Taxaceae* характерное число хромосом $x=12$ (*Pseudotsuga menziesii*, $x=13$), *Araucariaceae* – $x=13$, *Phyllocladaceae* – $x=9$, *Podocarpaceae* $n=9-20$ и $n=22$ для *Pseudolarix*. Во многих родах имеет место дисплоидия. Например, род *Podocarpus* имеет числа хромосом $n=11$, 12 , 19 и 20 , *Zamia* – $n=8$, 9 , 11 , 12 , 13 . С другой стороны, для голосеменных характерен относительно большой размер геномов по сравнению с покрытосеменными. Так, у хвойных он колеблется от $6,500$ Мб до $37,000$ Мб (Мб – мегабаза = 1 млн пар оснований), в то время как у отдельных представителей древесных покрытосеменных он находится в пределах от 540 Мб до $2,000$ Мб (Анжуа, Неале, 2005).

Хромосомы голосеменных характеризуются слабым различием по размерам и морфо-

логии. Но морфология хромосом изучена пока недостаточно (изучено около 30% видов). Как правило, хромосомы голосеменных относятся к метацентрическим или субметацентрическим (хвойные), реже встречаются виды с акроцентрическими (класс *Cycadopsida*) и телоцентрическими (подокарповые) хромосомами (рис.). В классе гнетовых, где у большинства видов хромосомы относятся к метацентрическим и субacroцентрическим, резко отличается по морфологии хромосом *Welwitschia mirabilis*, имеющая 40 телоцентрических и 2 метацентрические хромосомы. В классе цикадовых асимметричным хромосомным набором обладают виды *Microcycas* (22 телоцентрические, 2 субacroцентрические), *Zamia muricata* и *Zamia acuminata* (20 телоцентрических, 4 метацентрических). В классе хвойных резко отличаются по морфологии хромосом виды *Pseudolarix* (40 телоцентрических, 4 метацентрических), *Fitzroya cupressoides* (44 метацентрических), *Sequoia sempervirens* (62 метацентрических, 4 субметацентрических), *Podocarpus* (22 телоцентрических, 4 акроцентрических, 32 телоцентрических, 2 метацентрических).

В.Г. Гриф (2007) объясняет однообразие хромосом голосеменных растений преобладанием у них типа мутагенеза, идущего за счет замены пар нуклеотидов без больших нарушений кариотипа. Он считает, что для них, большей частью, недоступны более прогрессивные типы мутагенеза – полиплоидия и хромосомные аберрации.

Тем не менее, у голосеменных встречаются и различные хромосомные нарушения и другие аномалии. Так, например, у них обнаружены добавочные хромосомы или В-хромосомы (Муратова, 2000). К настоящему моменту В-хромосомы описаны в 13 родах и более чем у 30 видов голосеменных растений (табл. 2). Это в основном предста-



Распределение морфологических групп хромосом по видам (классы: а – гнетовые, б – цикадовые, в – хвойные; хромосомы: М – метацентрические, SM – субметацентрические, SA – субacroцентрические, А – акроцентрические, Т – телоцентрические)

Таблица 2. Виды голосеменных, имеющие добавочные хромосомы

Семейство	Вид	Число В-хромосом
<i>Taxodiaceae</i>	<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook. f.	22+1-2B
<i>Cupressaceae</i>	<i>Cupressus arizonica</i> Greene	22+1-2B
<i>Cupressaceae</i>	<i>Cupressus glabra</i> Sudw.	22+1B
<i>Ephedraceae</i>	<i>Ephedra foliata</i> Boiss.ex C.A. Mey.	14+f (B?)
<i>Ephedraceae</i>	<i>Ephedra major</i> Host	14+2B
<i>Ephedraceae</i>	<i>Ephedra major</i> Host	21+1-10B
<i>Pinaceae</i>	<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Larix sukaczewii</i> N. Dyl.	24+1B
<i>Taxodiaceae</i>	<i>Metasequoia glytostroboides</i> Hu & Cheng	22+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea ajanensis</i> (Lindl.et Gord.) Fisch. ex Carr.	24+1-2B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea brachytyla</i> (Franch.) Pritz.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea breweriana</i> S.Wats.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea engelmannii</i> (Parry) Engelm.	24+1-2B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	24+1-6B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea glehnii</i> (Fr.Schmidt) Mast.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea fennica</i> (Regel) Kom.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea likiangensis</i> (Franch.) Pritz.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea meyeri</i> Rehd.	24+1-2B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	24+1-4B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea pungens</i> Engelm.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea schrenkiana</i> Fisch. et C.A. May.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carr.	24+1-5B
<i>Pinaceae</i>	<i>Picea wilsonii</i> Mast.	24+1-2B
<i>Pinaceae</i>	<i>Pinus sylvestris</i> L.	24+1B
<i>Pinaceae</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	26+1B?
<i>Taxodiaceae</i>	<i>Sequoia sempervirens</i> (Lamb.) Endl.	66+1B
<i>Taxodiaceae</i>	<i>Taiwania cryptomerioides</i> Hayata	22+1B
<i>Taxodiaceae</i>	<i>Taxodium distichum</i> (L.) L.C.M. Rich	22+2B
<i>Taxaceae</i>	<i>Taxus canadensis</i> Marsh.	24+f(B?)
<i>Pinaceae</i>	<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	24+f(B?)
<i>Pinaceae</i>	<i>Tsuga caroliniana</i> Engelm.	24+1B?

вители хвойных и гнетовых. Наиболее часто они встречаются у представителей рода *Picea*. Число добавочных хромосом у голосеменных может достигать 6 у рода *Picea* и 10 – у *Ephedra*. У двух видов – *Ephedra foliata* и *Taxus canadensis* – обнаружены фрагменты, которые, возможно, также являются добавочными хромосомами.

У двух видов сосны – одного из самых изученных родов голосеменных – были обнаружены спонтанные гаплоиды с хромосомным числом $2n=1x=12$ (Исаков и др., 1981). Также гаплоиды выявлены у *Abies sibirica* (Квитко и др., 2008), *Larix decidua* и *Thuja gigantea* var. *gracilis* (Муратова, 1997а, 1997б, 1998; Алуја, 2005). Гаплоиды у древесных растений встре-

чаются довольно редко, но их использование в селекции считается весьма перспективным.

Естественные полиплоиды у голосеменных встречаются довольно редко, так же как анеуплоиды и миксоплоиды (химеры). Вельвичию удивительную (*Welwitschia mirabilis*) часто рассматривают как гексаплоид с основным числом хромосом $x=7$ (Khoshoo, 1959, 1961). Род *Gnetum* изучен недостаточно (18 % видов), но среди изученных видов, наряду с числом хромосом $2n=24$, встречается $2n=48$ (*G. gnemon*, *G. africanum*). Наибольшее количество полиплоидов (около 50 % всех изученных видов) наблюдается в роде *Ephedra* ($2n=14$) из класса гнетовых; у эфедры встречаются растения с $2n=14$, 28, 56.

Естественные полиплоиды встречаются в нескольких родах семейств кипарисовых и таксодиевых: *Juniperus chinensis* ($2n=44$), *Fitzroya cupressoides* ($2n=44$), *Sequoia sempervirens* ($2n=66$) – единственный гексаплоид среди голосеменных. Спорадические полиплоиды описаны у *Cryptomeria japonica* ($2n=33$, 44), *Juniperus chinensis* ($2n=33$, 44), *J. squamata* ($2n=44$), *J. virginiana* ($2n=33$) и *J. sabina* ($2n=44$), *J. scopulorum* ($2n=44$), *J. wallichiana* ($2n=44$), *J. phoenicea* ($2n=44$), *J. procera* ($2n=44$), а также *Glyptostrobus linetus* с $2n=33$ (Khoshoo, 1959; Delevoryas, 1980; Муратова, Круклис, 1982, 1988, Ahuja, 2005).

Один полиплоид описан в порядке *Cycadales*: *Encephalartos hildebrandtii* из семейства *Zamiaceae* имеет две хромосомные расы с числом хромосом $2n=18$ и $2n=27$. Данный порядок пока недостаточно изучен кариологически, поэтому, возможно, и здесь будут описаны новые полиплоиды. Некоторые из уже изученных видов имеют несколько чисел хромосом: *Ceratozamia mexicana* ($2n=16$, 24), *Zamia floridana* ($2n=16$, 24).

Наибольшее количество полиплоидных, анеуплоидных и миксоплоидных экземпля-

ров встречается в семействе сосновых с основным числом хромосом $x=12$: *Larix decidua* x *L. occidentalis* ($2n=36$), *L. decidua* ($2n=48$), *L. leptolepis* ($2n=48$), *L. gmelinii* ($2n=36$), *Pinus densiflora* ($2n=36$, 48), *Pinus elliotii* ($2n=48$), *Picea abies* ($2n=36$, 48), *Pinus thunbergii* ($2n=48$), *Picea glauca* ($2n=36$, 48, 96). Дерево *Larix decidua* ($2n=4x=48$) – случай появления автотетраплоида, достигшего зрелого возраста (Christiansen, 1950), *Pinus radiata* – анеуплоидный экземпляр, достигший зрелости (Johnson, Saylor, 1972). Спорадические полиплоиды и миксоплоиды с небольшой частотой встречаются в питомниках среди представителей порядка хвойных, но они, как правило, не достигают зрелости. Их также обнаруживают в культуре тканей *in vitro*. Исследования последних лет позволили выявить миксоплоиды и анеуплоиды у видов лиственницы, ели, сосны, пихты, а также можжевельника, туи и кипарисовика (табл. 3).

Колхицин-индуцированные полиплоиды получены в отдельных родах хвойных, в том числе *Pinus*, *Picea*, *Larix*, но они также отличаются замедленным ростом и карликовостью и часто становятся диплоидами или химерами. Описаны колхицин-индуцированные полиплоиды, превратившиеся в миксоплоиды с числом хромосом от 24 до 48 у видов *Larix decidua*, *L. leptolepis*, *Picea abies*, $2n=24$, 36 – *Pinus sylvestris*, *P. contorta*. Часть семян *P. contorta* сохраняли полиплоидный набор $2n=36$.

Голосеменные – древняя своеобразная группа растений, требующая дальнейшего всестороннего исследования, в том числе с точки зрения кариологии и цитогенетики. До сих пор остаются неизвестными числа хромосом и особенности строения хромосом многих видов голосеменных. Остается неясным, что является причиной большого размера генома у голосеменных, какую роль в этом процессе

Таблица 3. Виды голосеменных, имеющие анеуплоиды и миксоплоиды

Вид	Анеуплоиды и миксоплоиды
<i>Abies alba</i> Mill.	Анеуплоиды 25 (культура зародышей)
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	Анеуплоиды 22, 25, 26, 27, 30
<i>Juniperus sabina</i> L.	Анеуплоиды 23, 24
<i>Larix cajanderi</i> Mayr	Анеуплоиды 25, 26
<i>Larix decidua</i> Mill.	Анеуплоиды 23 (культура тканей)
<i>Larix eurolepis</i> A. Henry	Анеуплоиды 25 (культура тканей)
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Анеуплоиды 22, 25
<i>Larix sukaczewii</i> N. Dyl.	Анеуплоиды 23, 25
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Анеуплоиды 14, 20, 23, 25
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	Анеуплоиды 22
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	Анеуплоиды 22, 23, 25
<i>Pinus radiata</i> D. Don	Анеуплоиды 25
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	Анеуплоиды 25
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	Анеуплоиды 22, 23, 25
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Анеуплоиды 22, 23, 25, 26, 28
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	Миксоплоиды 22/24/25/26; 24/25; 25/27/40; 24/36; 24/36/48; 24/48
<i>Chamaecyparis pisifera</i> (Siebold & Zucc.) Endl.	Химеры 22/33/44
<i>Larix amurensis</i> Kolesn.	Миксоплоиды 24/36; 24/48
<i>Larix cajanderi</i> Mayr	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Larix decidua</i> Mill.	Миксоплоиды 21/24
<i>Larix eurolepis</i> A. Henry	Миксоплоиды 24/25 (культура тканей)
<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen.	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Миксоплоиды 19/20/24/48; 21/23/24/25/27; 24/22/23/25/26; 24/25/36; 24/36; 24/48
<i>Larix sukaczewii</i> N. Dyl.	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Миксоплоиды 24/36, 24/48
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	Миксоплоиды 24/48
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	Миксоплоиды 22/24/25/36/48
<i>Picea mariana</i> (Mill.) Britt.	Миксоплоиды 24/27/30/36/39/40/55 (культура тканей)
<i>Picea pungens</i> Engelm.	Миксоплоиды 24/48
<i>Picea schrenkiana</i> Fisch.& C.A.May.	Миксоплоиды 24/48
<i>Pinus contorta</i> Dougl. ex Loud.	Миксоплоиды 24/36; 24/48
<i>Pinus elliotii</i> Engelm.	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Pinus mugo</i> Turra	Миксоплоиды 24/48
<i>Pinus pallasiana</i> D. Don	Миксоплоиды
<i>Pinus pinaster</i> Ait.	Миксоплоиды 24/36
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Миксоплоиды 24/36; 24/36/48; 24/25; 24/27; 24/48
<i>Pinus thunbergii</i> Parl. non Lamb.	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Pinus uncinata</i> Mill. ex Mirb.	Миксоплоиды 24/25; 24/48; 24/25/48
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	Химеры 26/27
<i>Thuja gigantea</i> Nutt.var. <i>gracilis</i> Beissn.	Химеры 11/22
<i>Thuja orientalis</i> L.	Миксоплоиды 19/22/44; 22/24/33; 22/33; 22/33/44

и в эволюции отдельных видов сыграла полиплоидия, почему полиплоидия редка в этой группе растений и многое другое. Исследования в этой области помогут в решении многих проблем систематики и эволюции данной группы растений.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ-БелРФФИ (проект № 08-04-90001) и Программы Президиума РАН «Динамика генофондов».

Список литературы

- Гриф В.Г. (2007) Мутагенез и филогенез растений. Цитология. 6: 433-440
- Исаков Ю.Н., Буторина А.К., Мурая Л.С. (1981) Обнаружение спонтанных гаплоидов у сосны обыкновенной и перспективы их использования в генетике и селекции. Генетика. 4: 701-707
- Квитко О.В., Муратова Е.Н., Бажина Е.В. (2008) Кариотипическое разнообразие пихты сибирской в Средней Сибири. Факторы экспериментальной эволюции организмов. Сб. научных трудов по матер. IV межд. конф., посв. 90-летию со дня основания Национальной академии наук Украины, Киев, Логос, 2008. 5: 47-52.
- Князева С.Г. (2004) Опыт применения многомерных методов для определения таксономического положения *Juniperus sibirica* Burgsd. (*Cupressaceae*). Ботан. журн. 2: 236-244
- Козубов Г.М., Муратова Е.Н. (1987) Современные голосеменные. Ленинград, Наука, 192 с.
- Милютин Л.И. (2003) Биоразнообразие лиственниц России. Хвойные бореальной зоны. 1: 6-9
- Муратова Е.Н. (1997а) Хромосомные числа голосеменных растений. I. *Cycadaceae* – *Pinaceae* (*Abies* – *Larix*). Бот. журн. 82: 102-109
- Муратова Е.Н. (1997б) Хромосомные числа голосеменных растений. 2. *Pinaceae* (*Picea*, *Pinus*). Бот. журн. 82: 105 – 115
- Муратова Е.Н. (1998) Хромосомные числа голосеменных растений. 3. *Pinaceae* (*Pseudolarix*–*Tsuga*) – *Gnetaceae*. Бот. журн. 83: 149-158
- Муратова Е.Н., Круклис М.В. (1988) Хромосомные числа голосеменных растений, Новосибирск, Наука, 118 с.
- Муратова Е.Н., Круклис М.В. (1982) Полиплоидия, анеуплоидия и гаплоидия у голосеменных растений. Цитология и генетика. 6: 56-66
- Муратова Е.Н. (2000) В-хромосомы голосеменных. Успехи современной биологии. 120: 452-465
- Тахтаджян А.Л. (1978) Отдел голосеменные (*Pinophyta* или *Gymnospermae*): Общая характеристика. В кн.: Жизнь растений, М., Просвещение, Т. 4: 448 с.
- Ahuja M.R. (2005) Polyploidy in Gymnosperms: Revisited. *Silvae Genetica*. 52: 59-69
- Ahuja M.R., Neale D.B. (2005) Evolution of Genome Size in Conifers. *Silvae Genetica*. 54: 126-137
- Averyanov L.V., Hiep N. T., Harder D.K., Loc Ph. K. (2002) The history of discovery and natural habitats of *Xanthocyparis vietnamensis* (*Cupressaceae*). *Turczaninowia* 5(4): 31–39
- Chaw S.M., Walters T.W., Chang C.-C., Hu S.-H., Chen S.-H. (2005) A phylogeny of Cycads (*Cycadales*) inferred from chloroplast matK gene, trnK intron, and nuclear rDNA ITS region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37: 214-234

Chen C.J., Hill K.D., Stevenson D.W. (2004) Comments on *Cycas*, *Dyeroicycas* and *Epicycas* (Cycadaceae). In: Walters, T.W., Osborne, R. (Eds.), *Cycad Classification: Concepts and Recommendation*. CABI Publishing, Cambridge: 57–68

Christiansen H. A. (1950) A tetraploid of *Larix deciduas* Miller. Det. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. 18: 1-9

de Laubenfels D.J., Adema F. (1998) A taxonomic revision of the genera *Cycas* and *Dyeroicycas* Gen. Nov., Cycadaceae. *Blumea*, 43: 351–40

Farjon A. (2001) *World checklist and bibliography of Conifers*. Kew: Royal Botanic Gardens, 309 p.

Hill K.D., Stevenson D.W., Osborne R. (2004) The world list of Cycads. In: Walters, T.W., Osborne, R. (Eds.), *Cycad Classification: Concepts and Recommendation*. CABI Publishing, Cambridge: 219–235

Johnson L.C., Saylor L.C. (1972) El-Dorado pine: an aneuploid Monterey pine cultivar. *J. Heredity*. 63: 293-296

Khoshoo T.N. (1959) Polyploidy in gymnosperms. *Evolution*. 13: 513-516

Khoshoo T.N. (1961) Chromosome numbers in gymnosperms. *Silvae Genetica*. 10: 1-9

Little D.P., Schwarzbach A.E., Adams R.P., Hsieh C.F. (2004) The circumscription and phylogenetic relationships of *Callitropsis* and the newly described genus *Xanthocyparis* (Cupressaceae). *American Journal of Botany*. 91: 1872-1881

Price H.J., Sparrow A.H., Nauman A.F. (1974) 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. 25: 390-421

Vovides A.P., Perez-Farrera M.A., Gonzales-Astorga J., Gonzalez D., Gregory T., Chemnic J., Iglesias C., Octavio-Aguilar P., Avendaño S., Bareañas C., Salas-Morales S. (2003) An outline of our current knowledge on Mexican cycads (*Zamiaceae*, *Cycadales*). *Plant Biology*. 4: 159-174

The Karyological Review of Gymnosperms on the Base of Database of the Chromosome Numbers

Elena N. Muratova and Svetlana G. Knyazeva

*Institute of Forest of Siberian Branch of Russian academy of Sciences,
Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

A review on karyology of modern gymnosperms with the use of database «Chromosome numbers of gymnosperms» is done. At present the database includes information on 1036 species, 85 genera, 15 families, 10 orders and 4 classes of gymnosperms. Information on all known numbers of chromosomes is presented for each taxon. It is found that the number of chromosomes of gymnosperms is unknown for half of species. The brief information on the features of chromosome morphology for different systematic groups of gymnosperms is given. It is revealed that the morphology of chromosomes is known in 30 % species gymnosperms only.

Key words: chromosome numbers, gymnosperms, karyology
