

УДК 576.316.7:582.475.2

КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЕЛИ КОРЕЙСКОЙ (*PICEA KORAIENSIS* NAKAI)

Т. В. Карпюк¹, О. С. Владимирова², Е. Н. Муратова²

¹Красноярский государственный аграрный университет, г. Красноярск

E-mail: Institute@forest.akadem.ru

²Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск

E-mail: vladim77@mail.ru

Изучена структура кариотипа ели корейской из различных районов Приморского края и провинции Хэйлунцзян Китая. Вид является диплоидом ($2n = 24$) с основным числом хромосом 12. Хромосомный набор ели корейской из Приморского края ($2n = 24$) содержит 10 пар метацентрических (I-VIII, X-XI) и 2 пары субметацентрических (IX, XII) хромосом. В разных популяциях у данного вида варьирует суммарная длина диплоидного набора и число нуклеолярных районов. У ели корейской из Анучинского района выявлены хромосомы со спутниками. В интерфазных ядрах наблюдается от 1 до 14 ядрышек. Отмечены хромосомные фрагменты, дисцентрические хромосомы; зарегистрированы случаи перцентрической инверсии и миксо-плоидии.

Ключевые слова: ель корейская, кариотип, хромосомы, нуклеолярные районы, ядрышки, геномные и хромосомные мутации.

Ель корейская - *P. koraiensis* Nakai - относится к видовому ряду *Glehnianae* секции *Picea* (Бобров, 1978). Данный вид распространен на юге Приморья, на п-ове Корея; имеются островные районы произрастания в Китае. Многие ботаники оспаривают видовую самостоятельность ели корейской (Rehder, 1949; Потемкин, 1994; Коропачинский, Встовская, 2002), другие же рассматривают ее как отдельный вид (Бобров, 1971; Кабанов, 1977; Ареалы..., 1977; Liu, 1982; Усов, 1987). Исследователями флоры Дальнего Востока отмечается близость видов *P. koraiensis* и *P. obovata* по морфологии и экологии (Комаров, 1934; Коропачинский, 1989). В. Н. Ворошилов (1982) изначально объединял ее с елью сибирской, а затем (1984) признал за самостоятельный вид.

О. Н. Потемкин (1994) считает, что у ели корейской, произрастающей на материковой части Дальнего Востока, не существует индивидуальных морфологических особенностей, характеризующих ее как самостоятельную таксономическую единицу. Предложенное В. Н. Васильевым (1950) выделение в качестве самостоятельных видов *P. koraiensis*, *P. komarovii*, *P. microsperma* он считает необоснованным.

Вопрос о систематическом положении ели корейской до настоящего времени остается дискуссионным. Авторы данной статьи придерживаются таксономической классификации рода *Picea* Е. Г. Боброва (1978). В связи с этим интерес вызывало изучение кариотипа данного вида из разных районов произрастания, а также сравнение кариотипов таксономически близких видов - *P. koraiensis* и *P. obovata*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили семена ели корейской, собранные в Рошинском, Малиновском, Анучинском и Ольгинском районах Приморского края, а также в провинции Хэйлунцзян Китая (Малый Хинган).

Семена, предварительно очищенные от крылаток, высевались в чашки Петри на влажную двухслойную фильтровальную бумагу и проращивались при температуре 24-26°C. Для кариологических исследований использовали меристематические ткани кончиков корешков проросших семян. Предварительная обработка материала производилась 1%-ным водным раствором колхицина в течение 4-6 ч. В качестве фиксатора использовали уксуснокислый этанол (3 части 96%-ного этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты). Перед окрашиванием материал протравливали 4%-ными железосаммонийными квасцами в течение 20 мин. Окрашивание производили 1%-ным ацетогематоксилином в течение 12-24 ч при комнатной температуре.

После окрашивания материала готовили давленные препараты стандартным способом. Приготовленные препараты просматривали с помощью микроскопа МБИ-6. Пластинки с полным набором и хорошим разбросом хромосом фотографировали в иммерсионной системе на негативную фотопленку «Микрат-300» и отпечатывали на бумаге «Унибром». Морфометрический анализ проводился на фотографиях метафазных пластинок.

Для характеристики кариотипа использовали следующие признаки: соматическое число хромосом ($2n$); длину длинного плеча (l , мкм);

длину короткого плеча (s , мкм); абсолютную длину хромосом (L^a , мкм); суммарную длину хромосом набора (ΣL^a , мкм); относительную длину хромосом (L^r - отношение абсолютной длины хромосомы к суммарной длине набора, %); центромерный индекс (I^c - отношение абсолютной длины короткого плеча к длине всей хромосомы, %); локализацию вторичной перетяжки (sc - отношение расстояния от центромеры до перетяжки к длине плеча, %). Частоту встречаемости перетяжек определяли во всех изученных пластинках.

Классификацию хромосом по центромерному индексу производили в соответствии с рекомендациями В. Г. Грифа и Н. Д. Агаповой (1986). Идиограмму строили по средним данным абсолютной длины и центромерного индекса. Хромосомы на идиограмме располагали в порядке уменьшения длины. Для анализа ядрышек материал окрашивали 50%-ным азотнокислым серебром при температуре 40-60°C в течение 3-6 ч (Муратова, 1995б). Для усиления контраста материал раздавливали в капле 2%-ного ацетокармина.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ель корейская во всех изученных местопроизрастаниях имеет в основном наборе 24 хромосомы. Вид является диплоидом с числом хромосом $x = 12$, добавочные хромосомы в кариотипе не обнаружены. Полученные данные по числам хромосом (Владимирова и др., 2001, 2003; Карпюк, 2001; Карпюк и др., 2001) согласуются с результатами исследований других авторов (Гурзенков, 1973; Liu, Li, 1985; Гамаева, 1992; Kim, 1996; Гурзенков, Резинкина, 2001). Метафазные пластинки ели корейской из разных районов Приморского края представлены на рис. 1. Для изучения морфометрических параметров *P. koraiensis* использовались образцы из трех местопроизрастаний: Рошинского, Анучинского и Ольгинского районов Приморского края.

На поликариограммах ели корейской (рис. 2) длинные равноплечие хромосомы I-VIII пар образуют группу с близкими параметрами: $L^a = 8,9-19,2$ мкм, $L^r = 3,1-6,4\%$, $I^c = 31,8-50,0\%$. В пределах этой группы выделить отдельные гомологи не представлялось возможным. Области точек,

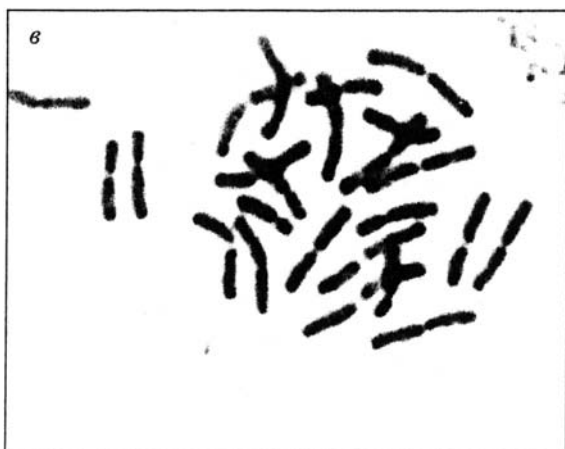
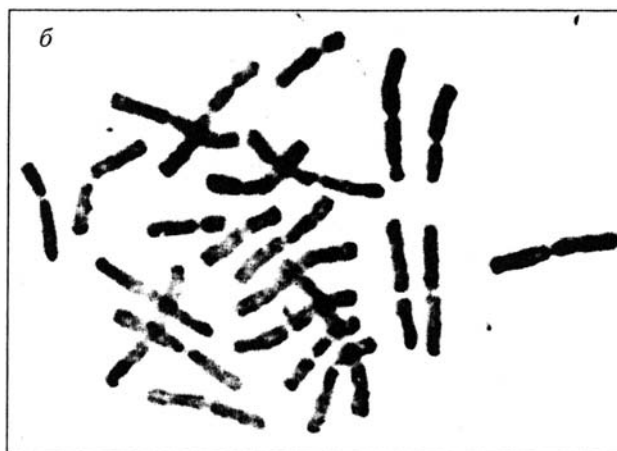


Рис. 1. Метафазные пластинки ели корейской из Рошинского (а), Ольгинского (б), Анучинского (в) и Малиновского (з) районов Приморского края. $2n = 24$. Окраска ацетогематоксилином

Fig. 1. Metaphase plates of *Picea koraiensis* from Roschinsky (a), Olginsky (b), Anuchinsky (v), Malinovsky (z) areas of Primorsky Territory. $2n = 24$. Material stained with acetohematoxylin

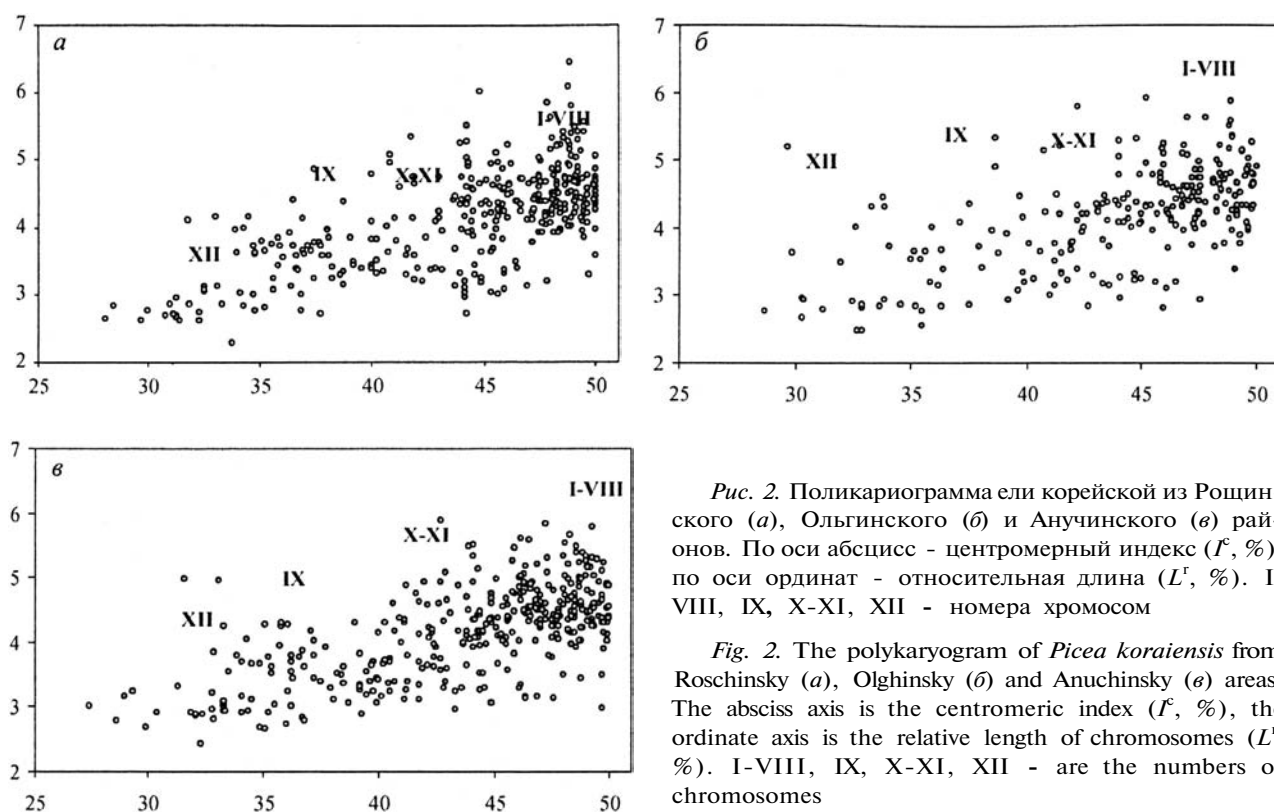


Рис. 2. Поликариограмма ели корейской из Рошинского (а), Ольгинского (б) и Анучинского (в) районов. По оси абсцисс - центромерный индекс (F^c , %); по оси ординат - относительная длина (L^r , %). I-VIII, IX, X-XI, XII - номера хромосом

Fig. 2. The polykaryogram of *Picea koraiensis* from Roschinsky (a), Olghinsky (b) and Anuchinsky (c) areas. The absciss axis is the centromeric index (F^c , %), the ordinate axis is the relative length of chromosomes (L^r , %). I-VIII, IX, X-XI, XII - are the numbers of chromosomes

Таблица 1. Характеристика хромосом ели корейской из разных районов изучения

Table 1. Characteristics of *Picea koraiensis* chromosomes from different study areas

Район изучения и общая длина набора, мкм	Номера хромосом	Абсолютная длина L^a , мкм		Относительная длина L^r , %		Центромерный индекс F^c , %	
		$X \pm Sx$	$Cv, \%$	$X \pm Sx$	$Cv, \%$	$X \pm Sx$	$Cv, \%$
Рошинский 255,4±3,99	I-VIII	11,7±0,09	11,6	4,6±0,03	9,8	46,9±0,19	6,3
	IX	9,4±0,12	6,9	3,7±0,03	5,1	36,4±0,29	4,5
	X-XI	8,7±0,11	9,8	3,4±0,04	8,2	42,9±0,44	7,9
	XII	7,3±0,11	8,6	2,8±0,04	7,4	32,9±0,46	7,8
Ольгинский 288,3±4,53	I-VIII	13,2±0,08	11,5	4,6±0,02	9,0	46,7±0,16	6,0
	IX	10,7±0,17	9,8	3,7±0,04	7,3	36,3±0,41	7,2
	X-XI	9,8±0,13	11,5	3,4±0,03	9,1	43,0±0,35	7,3
	XII	8,3±0,11	8,4	2,9±0,03	6,9	34,5±0,45	8,2
Анучинский 324,2±4,21	I-VIII	14,8±0,10	10,5	4,6±0,03	9,4	46,4±0,18	6,2
	IX	11,9±0,17	8,1	3,7±0,03	5,4	37,0±0,45	6,8
	X-XI	11,2±0,13	9,5	3,4±0,04	8,1	42,8±0,52	9,8
	XII	9,4±0,14	8,5	2,9±0,03	5,8	33,7±0,51	8,5

соответствующие IX, X-XI и XII парам хромосом, выделяются на поликариограммах отдельно. Параметры этих хромосом следующие: IX пара - $L^a = 7,9-14,3$ мкм; $L^r = 2,9-4,2\%$; $F^c = 29,9-42,4\%$; X-XI пары - $L^a = 6,8-14,3$ мкм; $L^r = 2,7-4,1\%$; $F^c = 29,0-50,0\%$; XII пара - $L^a = 6,4-11,3$ мкм; $L^r = 2,3-3,4\%$; $F^c = 27,4-40,5\%$. Хромосомы I-VIII и X-XI групп относятся к типу метацентрических, а IX и XII пары являются субметацентрическими.

Морфометрические параметры хромосом ели корейской из трех районов Приморского края

представлены в табл. 1. Обнаружены некоторые различия по длине хромосомных пар. Большая величина общей длины хромосом диплоидного набора характерна для изучаемого вида из Анучинского района, меньшая отмечена в Рошинском и Ольгинском (см. табл. 1). Центромерный индекс является признаком более постоянным и остается довольно стабильным. Значения центромерного индекса в разных районах у одинаковых пар хромосом практически не различаются.

Характерной чертой структуры хромосом хвойных является наличие вторичных перетяжек (Прав-

Таблица 2. Характеристика вторичных перетяжек в хромосомах ели корейской
Table 2. Characteristics of secondary constrictions in *Picea koraiensis* chromosomes

Номер хромосомы	Плечо хромосомы	Рошинский район			Ольгинский район			Анучинский район			
		Локализация перетяжки <i>сс</i> , %		Частота, %	Локализация перетяжки <i>сс</i> , %		Частота, %	Локализация перетяжки <i>сс</i> , %		Частота, %	
		$\bar{X} \pm Sx$	C_v		$\bar{X} \pm Sx$	C_v		$\bar{X} \pm Sx$	C_v		
I	<i>s</i>										
	<i>s</i>				70,8±3,37	10,6	13,3	55,3±1,09	7,7	36,7	
	<i>s</i>				31,7±2,50	17,6	13,3	32,3±1,99	16,3	23,3	
	<i>l</i>				52,9±1,91	8,9	16,7	48,3±2,17	11,9	20,0	
	<i>l</i>			80,0	74,0±1,70	4,6	10,0	70,3±1,14	7,2	50,0	
	<i>l</i>	67,8±1,08	8,3	30,0				31,3±1,27	16,7	46,7	
II	<i>s</i>	53,9±2,15	14,4	30,0							
	<i>l</i>	33,6±1,51	15,5	25,0							
	<i>l</i>	70,5±2,15	11,4	40,0	69,3±1,04	8,3	66,7				
III	<i>s</i>	53,9±2,15	14,4	30,0							
	<i>l</i>	33,6±1,51	15,5	25,0	33,8±2,76	18,2	16,7				
	<i>l</i>							54,0±0,54	7,6	86,7	
	<i>l</i>	70,5±2,15	11,4	40,0							
IV	<i>l</i>				52,2±0,69	9,2	90,0	54,0±0,54	7,6	86,7	
V	<i>l</i>				52,2±0,69	9,2	90,0				
VI	<i>l</i>							69,1±0,93	9,7	83,3	
VII	<i>l</i>	50,5±0,80	10,1	80,0				69,1±0,93	9,7	83,3	
VIII	<i>l</i>	50,5±0,80	10,1	80,0							
IX	<i>l</i>	31,3±3,50	19,4	10,0				32,3±4,14	22,2	10,0	
	<i>l</i>	49,9±2,80	12,5	20,0	51,7±3,49	13,5	13,3	54,7±2,57	10,5	16,7	
	<i>l</i>	79,2±4,35	9,5	15,0				64,6±2,22	6,9	13,3	
X	<i>s</i>										
	<i>l</i>				55,7±1,40	5,6	16,7	54,0±2,53	14,8	30,0	
XI	<i>s</i>	39,2±0,83	3,7	10,0							
	<i>s</i>	54,3±4,30	13,7	10,0				30,5±4,88	27,7	10,0	
XII	<i>l</i>										
	<i>l</i>				51,1±4,50	12,4	6,7	34,1±2,64	17,3	10,0	
	<i>l</i>	62,5±2,42	6,7	15,0				61,2±2,59	9,5	16,7	



Рис. 3. Спутничная хромосома в кариотипе ели корейской из Анучинского района Приморского края. Окраска ацетогематоксилином

Fig. 3. Satellite chromosome in *Picea koraiensis* karyotype from Anuchinsky area of Primorsky Territory. Material stained with acetohematoxylin

дин и др., 1978; Муратова, 1983, 1995а; Фаруқшина, 1997; Владимірова, 2002). Они рассматриваются как дополнительные маркеры и позволяют идентифицировать отдельные пары хромосом в кариотипе. Это связано с большим сходством в морфологии и трудностями в процессе подбора гомологичных пар. Вторичные перетяжки просматриваются как неокрашенные участки хромосом, варьирующие по ширине. У представителей рода *Picea* вторичные перетяжки локализованы преимущественно в трех районах: проксимальном, медиальном и дистальном.

В кариотипе ели корейской наибольшая встречаемость вторичных перетяжек приходится на I-VIII пары хромосом. Значительный интерес представляет полиморфизм вторичных перетяжек. Морфометрический анализ показал, что имеются хромосомы с двумя перетяжками и более на хромосоме. Также есть случаи, где перетяжки на плечах встречаются нерегулярно. Характеристика вторич-

ных перетяжек ели корейской дана в табл. 2. Одна уникальная хромосома (VII) ели корейской из Анучинского района в некоторых случаях имела спутник классической формы (рис. 3).

Спутничная нить аналогична вторичной перетяжке и является местом образования ядрышка. В отличие от многих видов покрытосеменных для хвойных нехарактерно наличие спутников «классической» формы в виде маленького округлого тельца со спутничной нитью. В литературе описаны единичные для сосновых случаи нахождения спутников «классической» формы с хорошо выраженной спутничной нитью. Это было отмечено в отдельных хромосомных пластинках у сосен: *Pinus sylvestris*, *P. funebris*, *P. sylvestris* var. *cretacea* (Машкин и др., 1974; Муратова, 1983).

Вторичные перетяжки - очень важные в функциональном отношении структуры: у большинства эукариот они ядрышкообразующие (Кикнадзе, 1972; Челидзе, Зацепина, 1988). Морфологическим выражением активности ядрышкового организатора является ядрышко, образующееся в телофазе митоза. Ядрышкообразующая функция многих вторичных перетяжек у хвойных подтверждается анализом количества ядрышек в ядре (Медведева, Муратова, 1989; Муратова, 1995а, 2003; Владимірова, 2002; Седельникова и др., 2004).

Методом FISH установлено, что у представителей рода *Picea* в районах вторичных перетяжек локализованы гены 18S и 25-26S рРНК (Brown et al., 1993; Brown, Carlson, 1997). Ядрышковые организаторы ответственны за синтез рРНК и некоторых этапов формирования рибосом. В связи с этим ядрышки играют важную роль в белковом метаболизме клетки. У ели корейской из разных районов произрастания анализировалось не менее 500 интерфазных ядер, в которых насчитывалось от 1 до 14 ядрышек (табл. 3). Связь ядрышек с районами вторичных перетяжек профазных хромосом ели корейской показана на рис. 4.

Все характерные особенности кариотипов ели корейской из изученных районов Приморского края наглядно представлены на сравнительной идиограмме (рис. 5). Номера хромосомам даны с

Таблица 3. Число и частота встречаемости ядрышек в интерфазных ядрах ели корейской

Table 3. Number and frequency of nucleoli in interphase nuclei of *Picea koraiensis*

Район исследования	N	X±Sx	Min	Max	C, %	Число ядер с данным числом ядрышек и частота его встречаемости: в числителе - число, в знаменателе - процент													
						1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Анучинский	539	4,9±0,07	1	14	31,8	$\frac{2}{0,4}$	$\frac{22}{4,1}$	$\frac{73}{13,5}$	$\frac{124}{23,0}$	$\frac{150}{27,8}$	$\frac{98}{18,2}$	$\frac{50}{9,3}$	$\frac{12}{2,2}$	$\frac{2}{0,4}$	$\frac{4}{0,7}$	$\frac{1}{0,2}$	-	-	$\frac{1}{0,2}$
Ольгинский	541	5,1±0,07	1	11	30,9	$\frac{3}{0,6}$	$\frac{14}{2,5}$	$\frac{64}{11,8}$	$\frac{110}{20,3}$	$\frac{148}{27,4}$	$\frac{107}{19,8}$	$\frac{53}{9,8}$	$\frac{31}{5,7}$	$\frac{8}{1,5}$	$\frac{1}{0,2}$	$\frac{2}{0,4}$	-	-	-
Рошинский	560	5,8±0,08	1	13	31,1	$\frac{2}{0,3}$	$\frac{17}{3,0}$	$\frac{36}{6,4}$	$\frac{75}{13,4}$	$\frac{124}{22,1}$	$\frac{114}{20,4}$	$\frac{95}{17,0}$	$\frac{69}{12,3}$	$\frac{16}{2,9}$	$\frac{8}{1,4}$	$\frac{2}{0,4}$	$\frac{1}{0,2}$	$\frac{1}{0,2}$	-
Малиновский	602	5,3±0,07	1	14	34,2	$\frac{10}{1,7}$	$\frac{20}{3,3}$	$\frac{64}{10,6}$	$\frac{106}{17,6}$	$\frac{132}{22,0}$	$\frac{128}{21,2}$	$\frac{81}{13,5}$	$\frac{41}{6,8}$	$\frac{10}{1,7}$	$\frac{6}{1,0}$	$\frac{1}{0,2}$	-	$\frac{1}{0,2}$	$\frac{1}{0,2}$
Провинция Хэйлуэньцзян	503	5,4±0,07	2	12	28,0	-	$\frac{7}{1,4}$	$\frac{46}{9,1}$	$\frac{81}{16,1}$	$\frac{143}{28,4}$	$\frac{127}{25,2}$	$\frac{57}{11,3}$	$\frac{29}{5,8}$	$\frac{9}{1,8}$	$\frac{2}{0,4}$	$\frac{1}{0,2}$	$\frac{1}{0,2}$	-	-

Примечание. N - число изученных ядер, X±Sx - средняя и ошибка средней.

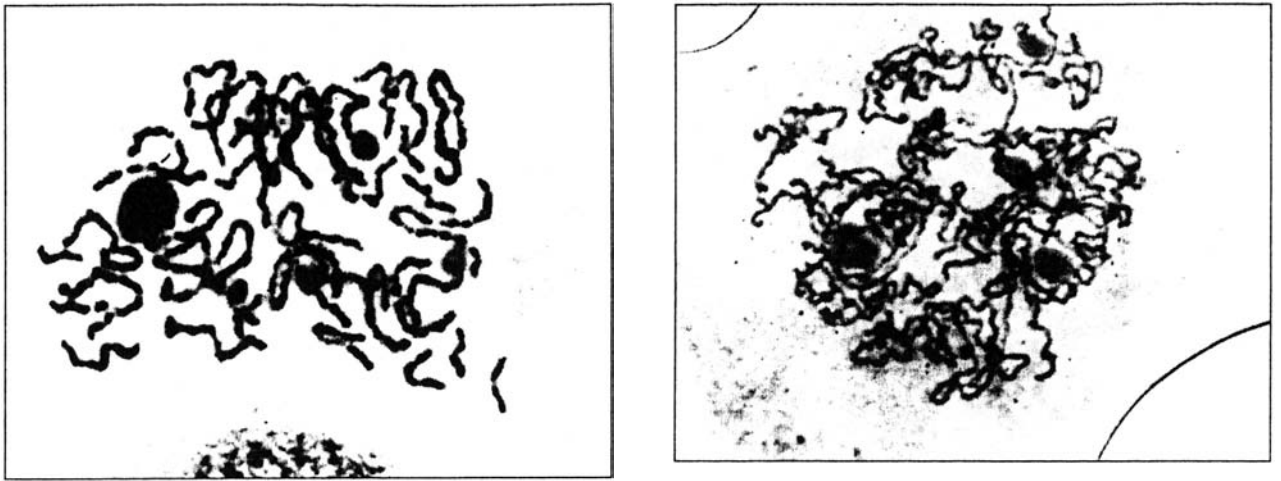


Рис. 4. Связь ядрышек с районами вторичных перетяжек профазных хромосом ели корейской. Окраска ацетогематоксилином

Fig. 4. Connections between the areas of secondary constrictions and the nucleoli of *Picea koraiensis*. Material stained with acetohe-matoxylin

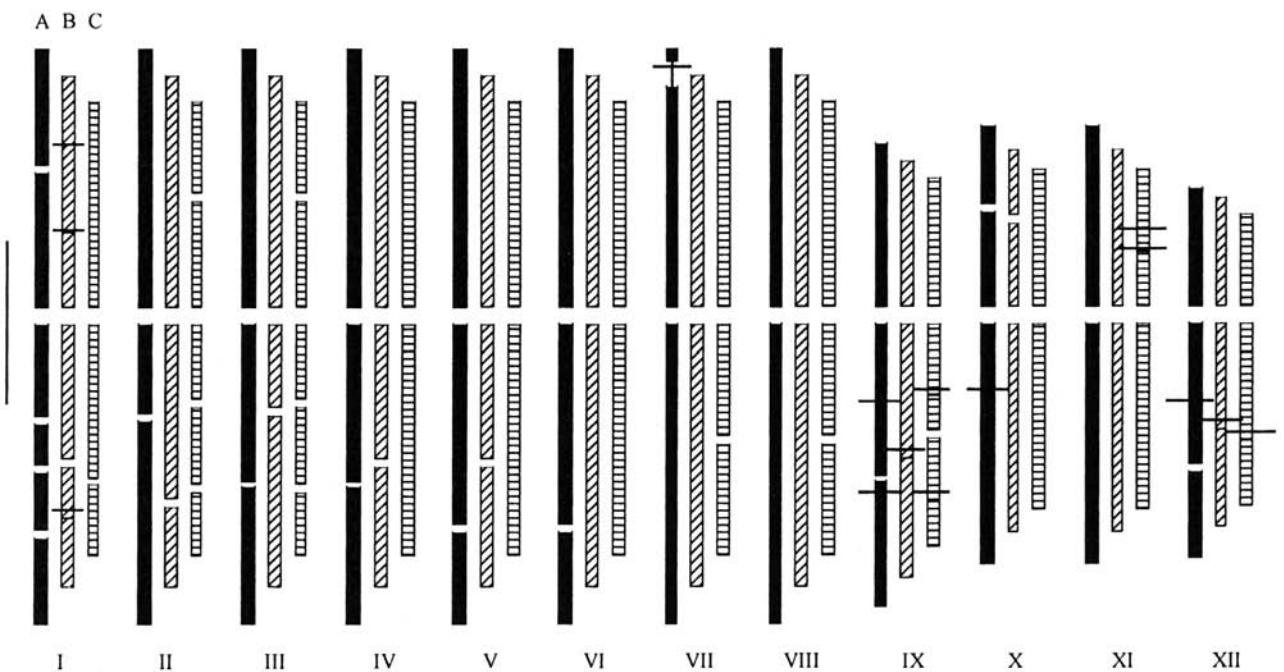


Рис. 5. Сравнительная идиограмма ели корейской из Анучинского (А), Ольгинского (В) и Рошинского (С) районов. I-XII - номера хромосом. Масштабная линейка 5 мкм

Fig. 5. A comparative idiogram of *Picea koraiensis*: А - Anuchinsky area; В - Olginsky area; С - Roschinsky area. I-XII - the chromosome numbers. Bar indicates 5 mm

учетом мест, которые они занимают в среднем с учетом вторичной перетяжки. Перетяжки, встречающиеся с частотой более 15%, показаны на идиограмме неокрашенным блоком; менее 15% - пунктирной линией. Таким образом, сравнительный анализ кариотипов ели корейской из Рошинского, Ольгинского и Анучинского районов Приморского края показал, что в разных районах произрастания морфологические типы хромосом этого вида сходны. Различия заключаются в количестве нуклеолярных районов, в особенности

их локализации на хромосоме и, соответственно, в числе ядрышек в интерфазных ядрах.

Первоначально морфология хромосом ели корейской изучалась С. В. Гамаевой (1992) в Приморском крае. Результаты этого автора (морфологические группы хромосом, длина хромосом) нашли подтверждение при настоящем исследовании; некоторые различия выявлены лишь в числе и локализации вторичных перетяжек. Например, в работе отмечено, что средняя суммарная длина диплоидного набора составляет $323,21 \pm 4,58$ мкм.

Это практически не отличается от данных настоящего исследования по Анучинскому району ($324,2 \pm 4,21$ мкм). По данным автора (Гамаева, 1992), визуально хорошо различаются только короткие субметацентрические хромосомы. Из 24 хромосом только XII пара является субметацентрической; очень близка к субметацентрической и IX пара хромосом. Вторичные перетяжки встречаются на всех хромосомах, но наиболее часто (в 62,9% случаев) на I-VI парах. Наименьшая частота встречаемости (12,4%) вторичных перетяжек отмечена на XI и XII парах. Перетяжки различны по степени морфологической выраженности и часто не имеют определенного положения. Они могут располагаться в проксимальном и дистальном районах как на коротком, так и на длинном плече, редко на обоих плечах одновременно.

С. И. Ким (Kim, 1996) в кариотипе ели корейской выделил восемь пар метацентрических (I-VII, XI) и четыре пары субметацентрических (VIII, IX, X, XII) хромосом. Вторичные перетяжки отмечены на IV и VIII парах хромосом в дистальном районе короткого плеча. В работе Н. Н. Гурзенкова и Г. А. Резинкиной (2001) впервые приведены результаты исследования кариотипа ели корейской с учетом конфигурации (силуэта) хромосом. Авторы считают этот признак константным и наследственно закрепленным. В данной работе отмечено, что хромосомы I-VIII группы имеют близкие параметры, а вторичные перетяжки выявлены у I, II, III и VII пар хромосом (Гурзенков, Резинкина, 2001).

У ели сибирской, так же как и у ели корейской, I-VIII пары хромосом в кариотипе не идентифицируются и имеют сходную длину и положение центромеры (Медведева, Муратова, 1987; Муратова, 1995а; Фарукшина и др., 1997; Фарукшина, 1997; Карпюк, 2001, 2004; Владимирова, 2002; Карпюк и др., 2001). X и XI пары у сибирского вида выделяются отдельно и обычно являются короткими метацентриками. Однако у декоративных форм ели сибирской хромосомы X-XI пары составляют одну группу (Владимирова, 2002). IX и XII пары хромосом являются субметацентрическими.

Вторичные перетяжки у *P. obovata* отмечались во многих парах хромосом I-VIII группы с разной частотой, а также на IX, X и XI парах (Правдин и др., 1978; Медведева, Муратова, 1987; Муратова, 1995а; Фарукшина и др., 1997; Фарукшина, 1997; Владимирова, 2002). На XII паре хромосом вторичных перетяжек не наблюдалось (Правдин и др., 1978; Муратова, 1995а; Владимирова, 2002), в то время как у *P. koraiensis* на этой паре вторичные перетяжки были отмечены (см. табл. 2, рис. 5). Таким образом, сравнительный анализ кариотипов *P. obovata* и *P. koraiensis* подтверждает, что нуклеолярный полиморфизм обеспечивает Кариотипическое разнообразие, а морфологические группы хромосом служат стабильными индикаторами представителей рода *Picea*.

У некоторых хромосом ели корейской при морфометрическом анализе была отмечена перичент-

рическая инверсия, которая затрагивала I-VIII и X-XI группы хромосом, а также IX пару. Полученные к настоящему времени данные позволяют предположить, что перичентрические инверсии часто встречаются в роде *Picea*; они описаны у *P. ajanensis*, *P. jezoensis*, *P. schrenkiana*, *P. glehnii*, *P. meyeri*, а также у других хвойных - *Larix gmelinii*, *Abies sibirica* (Муратова, 1994; Владимирова, 2002; Седельникова, Пименов, 2003; Карпюк, 2004). Данный тип хромосомных перестроек не оказывает неблагоприятного влияния на жизнеспособность и может распространяться в популяциях. Инверсионный полиморфизм широко распространен у растений и животных и играет важную роль в эволюции (Стегний, 1984, 1993).

В некоторых клетках из Рошинского и Анучинского районов были отмечены фрагменты. Установлено, что фрагментация хромосом практически всегда ведет к фатальным последствиям, так как нормально функционировать в митозе может лишь тот фрагмент, которому достанется центромера (Навашин, 1957). У ели корейской из Малиновского района в единичном случае отмечена дицентрическая хромосома. Клетки, в которых обнаружены дицентрические хромосомы, возможно, будут элиминированы и не станут участвовать в дальнейшем развитии, так как частота их встречаемости свидетельствует о спонтанном характере мутагенеза.

В образцах из Ольгинского и Анучинского районов зафиксированы отдельные миксоплоидные клетки. Хромосомная изменчивость, приводящая к миксоплоидии, наблюдалась у ели аянской, лиственницы сибирской и Гмелина, кедра сибирского, сосны обыкновенной и пихты сибирской при резком ухудшении условий произрастания и около пределов распространения (Буторина и др., 1979; Муратова, 1995а; Седельникова, Пименов, 2003; Карпюк, 2004). Вероятно, экстремальные факторы приводят к нарушению генетического баланса, в результате чего появляются аномальные митозы, а затем и клетки с отличающимся числом хромосом. Все отмеченные аномалии в кариотипе ели корейской представлены на рис. 6. В кариотипе *P. koraiensis* до настоящего исследования хромосомных и геномных аномалий не отмечалось.

Видовая самостоятельность *P. obovata* и *P. koraiensis* остается спорной не только на основе ботанических описаний, но и на генетическом уровне. Так, В. В. Потенко (2004) показал на молекулярном уровне, что ель сибирская и ель корейская являются генетически близкими видами. В то же время особого внимания заслуживает факт наличия добавочных хромосом у *P. obovata* и их отсутствия у *P. koraiensis*. У ели сибирской добавочные хромосомы обнаружены во многих популяциях Западной и Восточной Сибири, на Алтае, Урале, в Якутии (Круклис, 1971; Шершукова, 1978; Медведева, Муратова, 1987; Брока, 1990; Фарукшина и др., 1997; Седельникова и др., 2000). Однако анализ встречаемости В-хромосом у представителей разных серий показывает, что их наличие не связано с систематическим положением

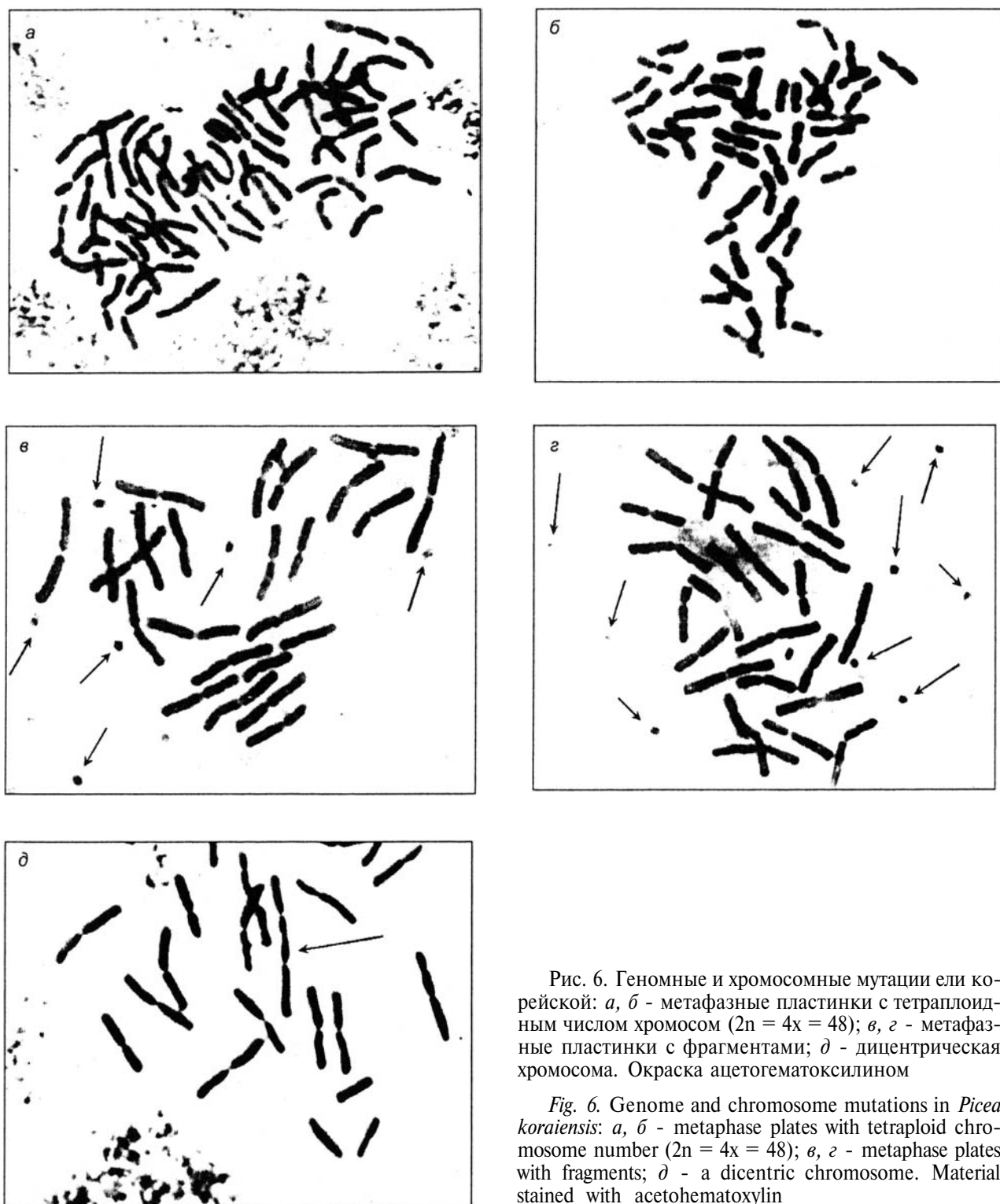


Рис. 6. Геномные и хромосомные мутации ели корейской: а, б - метафазные пластинки с тетраплоидным числом хромосом ($2n = 4x = 48$); в, г - метафазные пластинки с фрагментами; д - дицентрическая хромосома. Окраска ацетогематоксилином

Fig. 6. Genome and chromosome mutations in *Picea koraiensis*: а, б - metaphase plates with tetraploid chromosome number ($2n = 4x = 48$); в, г - metaphase plates with fragments; д - a dicentric chromosome. Material stained with acetohematoxylin

видов. Установлено, что повышенная встречаемость В-хромосом характерна для городских и интродуцированных насаждений (Владимирова, 2002). Считается, что добавочные хромосомы играют определенную роль в эволюции и адаптации древесных растений (Муратова, 2000; Владимирова, 2002). Следует учитывать и тот факт, что отмечена тенденция распространения видов с В-хромосомами с востока на запад (Муратова, 1999, 2000; Владимирова, 2002). Встречающиеся у ели корей-

ской спутничные хромосомы могут быть дополнительным критерием для разграничения спорных в таксономическом плане видов *P. obovata* и *P. koraiensis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хромосомный набор ели корейской ($2n = 24$) содержит 10 пар (I-VIII, X-XI) метацентрических и 2 пары (IX, XII) субметацентрических хро-

мосом. Добавочные хромосомы в кариотипе данного вида не обнаружены. Хромосомы набора имеют вторичные перетяжки различной локализации, кроме того, у ели корейской впервые выявлена нуклеолярная зона в виде спутника «классической» формы со спутничной нитью. В интерфазных ядрах наблюдается от 1 до 14 ядрышек. В единичных случаях были отмечены фрагменты, дицентрические хромосомы; зарегистрированы случаи перичентрической инверсии и миксоплоидии. Сравнительный анализ кариотипов *P. koraiensis* и *P. obovata* показал, что эти виды сходны по основным морфологическим типам хромосом. Различаются кариотипы сравниваемых видов по длине хромосом, числу, частоте встречаемости и особенностям локализации нуклеолярных районов.

Авторы благодарят В. Н. Усова и С. Н. Горошкевича за любезно предоставленные семена ели корейской из Приморского края России и провинции Хэйлуэнь Китая.

Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН № 145 и Красноярского краевого фонда науки (гранты № 14G188, 15G133, 15G296), Программы РАН 12.1, Программы Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека», гранта Президента РФ для государственной поддержки молодых ученых МК-2536.2005.4.

ЛИТЕРАТУРА

- Ареалы* деревьев и кустарников СССР / С. Я. Соколов, О. А. Связева, В. А. Кубли и др. - Л.: Наука, 1977. - Т. 1. - 164 с.
- Бобров Е. Г.* История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. - Л.: Наука, 1971. - Т. 7. - С. 5-40.
- Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. - Л.: Наука, ЛО, 1978. - 188 с.
- Брока М. В.* В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. - Рига: Зинатне, 1990. - С. 105-118.
- Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н.* Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // ДАН СССР. - 1979. - Т. 248, № 4. - С. 977-979.
- Васильев В. Н.* Дальневосточные ели секции *Omorica* Willkm. // Ботан. журн. - 1950. - Т. 35, № 5. - С. 498-511.
- Владимирова О. С.* Добавочные хромосомы хвойных (на примере представителей рода *Picea* A. Dietr.): автореф. дис.... канд. биол. наук. - Красноярск, 2002. - 23 с.
- Владимирова О. С., Карпюк Т. В., Вязовецкова А. С.* Кариологическое разнообразие сибирских и дальневосточных видов ели // Экология Сибири, Дальнего Востока и Арктики - 2001 : тез. докл. междунар. конф. - Томск, 2001. - 117 с.
- Владимирова О. С., Карпюк Т. В., Муратова Е. Н.* Числа хромосом некоторых видов *Picea* (*Pinaceae*) // Ботан. журн. - 2003. - Т. 88, № 8. - С. 112-113.
- Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. - М.: Наука, 1982. - 612 с.
- Ворошилов В. Н.* Критический пересмотр некоторых видов флоры Дальнего Востока // Бюл. ГБС. - 1984. - Вып. 134. - С. 33-39.
- Гамаева С. В.* Кариологическое исследование ели корейской *Picea koraiensis* Nakai популяции юга Приморского края // Использование и восстановление лесов Дальнего Востока. - Уссурийск, 1992. - С. 48-59.
- Гриф В. Г., Агапова Н. Д.* К методике описания кариотипов растений // Ботан. журн. - 1986. - Т. 71, № 4. - С. 550-553.
- Гурзенков Н. Н.* Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока // Комаровские чтения. - Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1973. - Вып. 20. - С. 47-62.
- Гурзенков Н. Н., Резинкина Г. А.* Изучение кариотипа *Picea koraiensis* Nakai с учетом конфигурации (силуэта) хромосом // Биологические исследования на Горнотаежной станции ДВО РАН : сб. науч. тр. - Уссурийск, 2001. - Вып. 7. - С. 137-140.
- Кабанов Н. Е.* Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. - М.: Наука, 1977. - 175 с.
- Карпюк Т. В.* Числа хромосом и кариотипы дальневосточных видов ели // Исследования компонентов лесных экосистем Сибири : материалы конф. молодых учен. ИЛ СО РАН. - Красноярск, 2001. - Вып. 3. - С. 38-40.
- Карпюк Т. В.* Кариология рода *Picea* A. Dietr. в азиатской части ареала : автореф. дис.... канд. биол. наук. - Красноярск, 2004. - 16 с.
- Карпюк Т. В., Владимирова О. С., Усов В. Н.* Кариологическое изучение ели корейской (*Picea koraiensis* Nakai) из Приморского края // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений : материалы IV междунар. науч. конф. - Красноярск, 2001. - С. 53-57.
- Кикнадзе И. И.* Функциональная организация хромосом. - Л.: Наука, ЛО, 1972. - 211 с.
- Комаров В. Л.* Класс *Coniferales* // Флора СССР. - Л.: Изд-во АН СССР, 1934. - Т. 1. - С. 130-195.
- Коропачинский И. Ю.* Сосновые - *Pinaceae* Lindl. // Сосудистые растения Дальнего Востока. - Л.: Наука, ЛО, 1989. - Т. 4. - С. 9-20.
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н.* Древесные растения Азиатской России. - Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. - 708 с.
- Круклис М. В.* Добавочные хромосомы у голосеменных (на примере *Picea obovata* Ldb.) // ДАН СССР. - 1971. - Т. 196, № 5. - С. 1213-1216.
- Машкин С. И., Буторина А. Н., Белозерова М. М. и др.* Сравнительное изучение кариотипов сосны меловой (*P. cretacea* Kalen.) и сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) в популяциях Центрального Черноземья // Генетика, селекция и интродукция лесных пород. - Воронеж, 1974. - С. 10-31.
- Медведева Н. С., Муратова Е. Н.* Кариологическое исследование ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из Якутской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. - 1987. - Вып. 1, № 6. - С. 15-21.
- Медведева Н. С., Муратова Е. Н.* Особенности ядрышкообразующих хромосом ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) // Цитология и генетика. - Киев, 1989. - 11 с. - Деп. в ВИНТИ 11.09. 89.
- Муратова Е. Н.* Особенности ядрышкообразующих хромосом у представителей рода *Pinus* L. // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1983. - № 5. - С. 700-712.
- Муратова Е. Н.* Хромосомный полиморфизм в природных популяциях лиственницы Гмелина *Larix*

- gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Цитология и генетика. - 1994. - Т. 28, № 4. - С. 14-22.
- Муратова Е. Н. Кариосистематика семейства *Pinaceae* Lindl. Сибири и Дальнего Востока: автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Новосибирск, 1995а. - 32 с.
- Муратова Е. Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Ботан. журн. - 1995б. - Т. 80, № 2. - С. 82-86.
- Муратова Е. Н. Добавочные хромосомы голосеменных растений // Цитология. - 1999. - Т. 41, № 12. - С. 1071.
- Муратова Е. Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи совр. биол. - 2000. - Т. 120, № 5. - С. 452-465.
- Муратова Е. Н. Кариологический анализ ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. // Бюл. МОИП. Отд биол. - 2003. - Т. 108. - Вып. 3. - С. 58-64.
- Навашин М. С. Хромосомы и видообразование // Ботан. журн. - 1957. - Т. 42, № 11. - С. 1615-1634.
- Потемкин О. Н. Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) в Сибири и на Дальнем Востоке (изменчивость, гибридизация, таксономия): автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Новосибирск, 1994. - 17 с.
- Потенко В. В. Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России: автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Владивосток, 2004. - 38 с.
- Правдин Л. Ф., Шершукова О. П., Абатурова Г. А. Кариологические исследования видов хвойных древесных пород // Научные основы селекции хвойных пород. - М.: Наука, 1978. - С. 45-65.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология. - 2003. - Т. 45, № 5. - С. 515-520.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. И., Ефремов С. П. Кариологические особенности видов хвойных на болотах и суходолах Западной Сибири // Крыловия (Сиб. ботан. журн.). - 2000. - Т. 2, № 1. - С. 73-80.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В., Ефремов С. П. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири // Ботан. журн. - 2004. - Т. 89, № 5. - С. 14-29.
- Стегний В. Н. Эволюционное значение хромосомных инверсий // Журн. общей биологии. - 1984. - Т. 45, № 1. - С. 3-15.
- Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. - Новосибирск: Изд-во НГУ, 1993. - 110 с.
- Усов В. Н. К систематике и внутривидовой изменчивости ели корейской // Ель на Дальнем Востоке. - Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. - С. 177-186.
- Фарукишина Г. Г. Хромосомный полиморфизм лиственницы Сукачева и ели сибирской на Урале // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: материалы науч. чтений, посвящ. 100-летию проф. В. П. Чехова. - Томск, 1997. - С. 58-59.
- Фарукишина Г. Г., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. Кариотипическая изменчивость ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. - 1997. - № 2. - С. 78-84.
- Челидзе П. В., Зацепина О. В. Морфофункциональная классификация ядрышек // Успехи совр. биол. - 1988. - Т. 105. - Вып. 2. - С. 252-268.
- Шершукова О. П. Кариотип ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. популяции Алтая // Научные основы селекции хвойных древесных пород. - М.: Наука, 1978. - С. 82-86.
- Brown G. R., Carlson J. E. Molecular cytogenetics of the genes encoding 18s-5. 8s-26s rDNA and 5s rRNA in two species of spruce (*Picea*) // Theoretical and Applied Genetics. - 1997. - Vol. 95, No. 1-2. - P. 1-9.
- Brown G. R., Amarasinghe V., Kiss G., Carlson J. E. Preliminary Karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in white spruce using fluorescence in situ hybridization // Genome. - 1993. - Vol. 36, No. 2. - P. 261-267.
- Kim S. I. Studies on the karyotype analysis in conifers // Korea Science and Engineering Foundation Report 91-05-00-18. - Taejon, 1996. - P. 3-431.
- Liu Tang-shui. A new proposal for the classification of the Genus *Picea* // Acta Phytotax. Geobot. - 1982. - Vol. 33, No. 4. - P. 227-245.
- Liu Y. H., Li M. X. Karyotype analysis of 5 species of genus *Picea* // J. Wuhan Bot. Res. - 1985. - Vol. 3, No. 3. - P. 203-207.
- Render A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. - N. Y., 1949. - 996 p.

Поступила в редакцию 17.10.2005 г.

KARYOLOGICAL ANALYSIS OF *PICEA KORAIENSIS* NAKAI

T. V. Karpjuk, O. S. Vladimirova, E. N. Muratova

The studies of *Picea koraiensis* Nakai karyotype structure were conducted in different areas of the southern Far East of Russia (Primorsky Territory) and Hailunzjan Province of China. This species is a diploid one ($2n = 24$) and has the basic chromosome number $x = 12$. The chromosome complement of *P. koraiensis* includes 10 pairs of metacentric chromosomes (I-VIII, X-XI) and 2 pairs of submetacentric chromosomes (IX, XII). This tree species populations in different areas have varying total length of the diploid complement and the number of nucleolar areas. *Picea koraiensis* trees from Anuchinsky area have chromosomes with satellites. Fragmentary chromosomes and dicentric chromosomes are reported; the cases of pericentric inversions and mixoploidy may take place.

Key words: *Picea koraiensis*, karyotype, chromosome, nucleolar areas, nucleoli, genome, chromosome mutations.