

УДК 576.312.35/37:582.42

## В-ХРОМОСОМЫ ГОЛОСЕМЕННЫХ

©2000 г. Е. Н. Муратова

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

Обобщены имеющиеся в мировой литературе данные о В-хромосомах голосеменных растений. Добавочные хромосомы найдены у представителей четырех семейств, а число видов с В-хромосомами приближается к 30. Выделены типы добавочных хромосом по морфологии, рассматриваются их поведение в митозе и мейозе, характер наследования, распространение В-хромосом в связи с систематическим положением и по ареалу видов. Обсуждаются вопросы происхождения В-хромосом. Отмечается сходство между В-хромосомами голосеменных и покрытосеменных растений, а также животных. Это позволяет рассматривать систему В-хромосом как общее явление у эукариот.

Добавочные, или В-хромосомы, найдены у беспозвоночных и позвоночных животных, мхов, папоротников, покрытосеменных растений [обзоры: 2, 9, 25, 35, 55, 61, 81, 83, 100, 109, 115]. Сделанные ранее выводы об отсутствии В-хромосом у древесных растений [1,51,81] объясняются слабостью изученностью к тому времени этого трудного объекта для цитогенетических и кариологических исследований. Вопрос о В-хромосомах очень важен для кариосистематики, так как связан с правильным определением числа хромосом.

Анализ литературных данных показывает, что у растений и животных диапазон варьирования числа В-хромосом может быть очень большим: от 1 до более 30 на отдельную особь, от единичных особей с В-хромосомами в популяции до 100% их присутствия. Кроме того, число добавочных хромосом может варьировать в клетках и тканях одной особи [обзоры: 1, 2, 9, 25, 38, 83]. Число добавочных хромосом нестабильно и не зависит от числа хромосом основного набора. В-хромосомы обычно (но не всегда) имеют меньшую величину по сравнению с А-хромосомами. Морфология добавочных хромосом также различна: они могут быть мета- и субметацентрическими, телоцентрическими, точечными, с неопределенным положением центромеры. В основном среди В-хромосом встречаются те же морфологические типы, что и у А-хромосом, в том числе со спутниками и вторичными перетяжками. У каждого изученного вида имеются определенные типы В-хромосом или преобладает какой-нибудь класс по морфологии и размерам.

Среди голосеменных растений В-хромосомы впервые были обнаружены Унцикером [77, 78] у одного из видов кипариса - *Cupressus glabra*. Затем добавочные хромосомы были найдены у гексаплоидного вида *Sequoia sempervirens* [112]. Однако еще в 1932 г. при изучении мейоза у *Taxus canadensis* был описан фрагмент [60], который по современным представлениям вполне мог быть

добавочной хромосомой. Фрагмент, напоминающий В-хромосому, был найден также у *Ephedra foliata* [108].

Внимание к В-хромосомам голосеменных было привлечено с 70-х годов, когда они были найдены почти одновременно у двух видов ели: у сибирской (*Picea obovata*) в России [17,18] и немного позже у ситхинской (*P. sitchensis*) в Северной Америке [95]. К настоящему времени добавочные хромосомы описаны почти у трех десятков видов голосеменных (табл. 1). С расширением и углублением кариологических исследований число таких видов постоянно увеличивается. Они обнаружены в семействах *Taxodiaceae* - у *Sequoia sempervirens*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Cunninghamia lanceolata*, *Taiwania flousiana*, *Taxodium ascendens* [57, 64, 68, 75, 76, 112], *Cupressaceae* - у *Cupressus arizonica* и *C. glabra* [77, 78], *Ephedraceae* - у *E. foliata* и *E. major* [58, 59, 108]. Под вопросом пока остается фрагмент, найденный у *Taxus canadensis* в семействе *Taxaceae* [60].

В наиболее крупном и важном в лесохозяйственном отношении семействе *Pinaceae* В-хромосомы имеются у представителей родов *Larix*, *Pinus*, *Picea* и, возможно, *Pseudotsuga*. В роде *Larix* единичные случаи нахождения В-хромосом отмечены у *L. gmelinii* и *L. sukaczewii* [26,27,47], в роде *Pinus* - у *P. sylvestris* [6, 16, 24]. При изучении содержания ДНК в ядре и характера ее изменчивости было высказано предположение о наличии добавочных хромосом у *Pinus resinosa* [62]. Несмотря на то, что эти данные вошли в мировую сводку по В-хромосомам [83], в кариотипе *P. resinosa* добавочных хромосом до сих пор не найдено [29, 30].

При описании хромосомных aberrаций у *Pseudotsuga menziesii* Оуэне [106] приводит микрофотографию, на которой одна из хромосом выглядит как типичная В-хромосома метацентрического типа. Среди голосеменных добавочные

Таблица 1. Добавочные хромосомы голосеменных растений

Таксоны	2n + B	Источник
<b>Pinaceae</b>		
<u>Larix Mill.</u>		
L. gmelinii (Rupr.) Rupr.	24+ IB	[26, 27]
L. sukaczewii Dylis	24+ IB	[47]
<u>Picea A. Dietr.</u>		
P. ajanensis (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Can.	24 +1-3B	[12, 15,32,33]
P. albertiana St. Br. = P. glauca var. albertiana (St. Br.) Sarg.	24 +1-6B	[119]
P. brachytyla (Franch.) Pritz.	24+IB	[73]
P. engelmannii (Parry) Engelm.	24 +1-2B	[119]
P. x fennica (Regel) Kom.	24+ IB	[47, 48]
P. glauca (Moench) Voss	24 +1-6B	[110,118,119]
P. glehnii (Fr. Schmidt) Mast.	24 +1-5B	[32, 70, 72, 103]
P. jezoensis (Siebold et Zucc.) Carr.	24+ IB	[71]
P. hondoensis Mayr = P. jezoensis var. hondoensis (Mayr) Rehd.	24 +1-2B	[71]
P. meyeri Rehd.	24 +1-2B	[87, 90]
P. microsperma Carr. = P. jezoensis var. microsperma (Carr.) Cheng et L.K. Fu	24+ IB	[90]
P. obovata Ledeb.	24 + 1^B	[3,7,8,17,18,23,31,39,41,53]
P. sitchensis (Bong.) Carr.	24 +1-5B	[84,85,95,97, 119]
P. wilsonii Mast.	24 +1-2B	[90,113]
<u>Pinus L.</u>		
P. sylvestris L.	24+ IB	[6, 16,24]
<u>Pseudotsuga Carr.</u>		
P. mensiesii (Mirb.) Franco	26+ IB?	[106]
<b>Taxodiaceae</b>		
<u>Cunninghamia R. Br.</u>		
C lanceolata (Lamb.) Hook. fil.	22 +1-2B	[57, 68, 75]
<u>Sequoia Endl.</u>		
S. sempervirens (Lamb.) Endl.	66 + 3B? 66+ IB	[67, 122]
<u>Metasequoia Miki ex Hu et Cheng</u>		
M. glyptostroboides Hu et Cheng	22+ IB	[64]
<u>Taiwania Hayata</u>		
T. flousiana Gauss.	22+IB	[64]
<u>Taxodium L.C.M. Rich.</u>		
T. ascendens Brongn.	22 + 2B	[76]
<b>Cupressaceae</b>		
<u>Cupressus L.</u>		
C. arizonica Greene	22 + 1-2B	[120]
C. glabra Sudw.	22+IB	[77, 78]
<b>Taxaceae</b>		
<u>Taxus L.</u>		
T. canadensis Marsh.	24+ f	[60]
<b>Ephedraceae</b>		
<u>Ephedra L.</u>		
E. foliata Boiss. ex C.A. Mey.	14 + f	[108]
E. major Host. = E. nebrodensis Tineo ex Guss.	14 + 2B	[58, 59]



Рис. 1. Метафазная пластинка ели аянской *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. с добавочной хромосомой:  $2n = 24 + 1B$ . В-хромосома указана стрелкой.

хромосомы наиболее широко распространены у представителей рода *Picea* [3, 7, 8, 12, 15, 17-20, 22, 31-33, 39, 41, 47, 48, 53, 70-73, 84, 85, 87, 90, 95, 97, 103, ПО, 113, 118, 119]. В-хромосомы описаны и у лиственных древесных растений [4, 93, 94, 114], однако при малых размерах А-хромосом идентифицировать В-хромосомы у них очень трудно, и изучены они слабо.

Собственные исследования добавочных хромосом включают один вид лиственницы (*Larix gmelinii*) и три вида ели (*Picea obovata*, *P. ajanensis*,

*P. glehnii*). В-хромосома, найденная у лиственницы Гмелина в Южном Забайкалье, была первым описанным в литературе случаем нахождения добавочных хромосом в роде *Larix* [26, 27]. Затем добавочная хромосома была найдена Фарукшиной [47] у *L. sukaczewii* на Южном Урале. Других данных о добавочных хромосомах в роде *Larix* пока нет [28, 30]. У *P. obovata* одна и еще в более редких случаях две добавочных хромосомы наблюдались в некоторых популяциях Якутии [21, 31], одна-две - у декоративных форм в г. Красноярске [7, 8], одна В-хромосома - в болотных и суходольных популяциях Западной Сибири [39, 41]. Всего у ели сибирской найдено от 1 до 4 В-хромосом [3, 17-20, 22, 31, 47, 48, 53, 103].

В одной из популяций *P. ajanensis* российского Дальнего Востока примерно в 25% изученных проростков наблюдались 1-2 В-хромосомы [33, 103]. Другими авторами у этого вида отмечено до 3 добавочных хромосом [12, 15]. У *P. glehnii* с о-ва Хоккайдо (Япония) наши исследования показали присутствие 1-5 В-хромосом [32, 103]. Ранее японские исследователи нашли у этого вида 1-2 добавочные хромосомы [70, 72]. Добавочные хромосомы представителей родов *Larix* и *Picea* представлены на рис. 1-4.

Число В-хромосом у голосеменных колеблется от 1 до 6; наибольшее число, известное у них - 6 на диплоидный набор - отмечено у *Picea glauca* и *P. albertiana*; 5 - у *P. glehnii* и *P. sitchensis*; 4 - у *P. obovata*. Чаще всего В-хромосомы имеются во всех клетках, доступных для изучения, но иногда могут быть только в отдельных. Добавочные хромосомы легко отличаются от хромосом ос-



Рис. 2. Фрагмент метафазной пластинки ели аянской с двумя добавочными хромосомами:  $2n = 24 + 2B$ . В-хромосомы указаны стрелками.



Рис. 3. Фрагмент метафазной пластинки лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. с добавочной хромосомой:  $2n = 24 + 1B$ . В-хромосома указана стрелкой.



Рис. 4. Два типа добавочных хромосом лиственницы Гмелина: мета- (а) и субметацентрические (б); горизонтальной линией показано положение центromеры.

нового набора меньшим размером. Изучение В-хромосом голосеменных облегчается тем, что их кариотипы, как правило, характеризуются крупными, хорошо окрашивающимися моноцентрическими хромосомами.

У видов ели, наиболее изученных в отношении добавочных хромосом, размеры В-хромосом более или менее близкие (5-6 мкм) и составляют около 25-30% от размера А-хромосом. Примерно такая же величина характерна для В-хромосом *Larix gmelinii*. Присутствие В-хромосомы у *L. gmelinii* увеличивает суммарную длину диплоидного набора в среднем на 5 мкм, у *P. ajanensis*: одной В-хромосомы - на 4.7 мкм, двух - на 9.4 мкм.

По морфологии добавочные хромосомы ели могут быть как мета-, так и субметацентрическими. В связи с этим они были разделены на два типа:  $B_1$  - метацентрические и  $B_2$  - субметацентрические [71, 119]. У *P. jezoensis* и *P. microsperma* обнаружен только первый тип В-хромосом [71, 90], у *P. hondoensis* - только второй [71]. Однако у большинства изученных видов ели (*P. obovata*, *P. engelmannii*, *P. glauca*, *P. albertiana*, *P. brachytyla*, *P. ajanensis*, *P. sitchensis*) встречаются оба типа;

у некоторых из них один тип может преобладать [7, 8, 32, 33, 39, 41, 66, 71, 73, 85, 103, 119]. Предполагается, что субметацентрические В-хромосомы являются производными от более часто встречающихся метацентрических [66, 85, 119].

Аналогичные типы добавочных хромосом отмечены у других представителей хвойных - у видов рода *Larix*, у *Pinus sylvestris*, *Pseudotsuga menziesii*, *Cupressus arizonica*, *Cunninghamia lanceolata*, *Sequoia sempervirens* [26, 27, 64, 77, 78, 120]. Но эта классификация охватывает не все виды В-хромосом. Проведенные нами исследования *P. glehnii* показали наличие не двух, а пяти морфологически различных типов добавочных хромосом [32, 103]. Все они имеют различные размеры и морфологию, среди которых встречается крупная метацентрическая, две более мелкие мета- и субметацентрическая, еще более мелкая метацентрическая и совсем маленькая субметацентрическая хромосома. Ранее для этого вида были известны только добавочные хромосомы типа  $B_1$ , [70, 72].

Один из изученных представителей другой группы голосеменных - эфедровых - *Ephedra major* имеет очень мелкие равноплечие В-хромосо-

мы размером 1.5—1.7 мкм [59]. Вторичных перетяжек или спутников у добавочных хромосом голосеменных не отмечено, но у ели сибирской в наших исследованиях при окрашивании азотно-кислым серебром наблюдались яркие теломерные блоки. Это свидетельствует о возможном присутствии в добавочных хромосомах ядрышкового организатора и их высокой функциональной активности.

Пахитенный анализ показывает специфичность организации В-хромосом, отсутствие их гомологии с плечами и сегментами А-хромосом [89, 102]. В-хромосомы обычно гетеропикнотичны и выявляются в интерфазе в виде хромоцентров. Согласно современным представлениям, добавочные хромосомы содержат гетерохроматин, который является постоянным компонентом хромосомного набора. Следовательно, они не активны или малоактивны в отношении транскрипции РНК.

Прокофьева-Бельговская [38] выделяет у растений три типа В-хромосом: 1) гетерохроматизированные, которые произошли из эухроматической части А-хромосом; 2) сформированные центромерным или интерстициальным гетерохроматином А-хромосом; 3) содержащие эухроматические и гетерохроматические районы. Состав ДНК В-хромосом по соотношению оснований и пропорции последовательностей разных типов тот же, что и у А-хромосом, но в целом о молекулярной природе добавочных хромосом известно очень мало,

В отношении добавочных хромосом голосеменных установлено, что, как и у покрытосеменных растений, они находятся в более конденсированном состоянии, чем А-хромосомы [119]. Это подтверждается и нашими исследованиями метафазных хромосом *P. obovata*. В-хромосомы *P. glauca*, *P. sitchensis* и *P. obovata* в интерфазе выявляются в виде хромоцентров, что указывает на их гетерохроматиновую природу. Однако при окрашивании по Гимза у добавочных хромосом *P. glauca* не обнаружено даже следов конститутивного гетерохроматина [66, ПО, 119]. Полученные данные позволили американским исследователям предположить, что В-хромосомы ели сизой состоят из факультативного гетерохроматина и генетически инактивированы, подобно одной из Х-хромосом млекопитающих. В литературе имеются сведения о наличии факультативного гетерохроматина также в В-хромосомах некоторых видов животных и травянистых растений [2, 121].

Показано, что высоким содержанием гетерохроматина отличаются добавочные хромосомы *Cupressus arizonica* и *Picea sitchensis* [84, 120]. В-хромосома сосны обыкновенной на 3/4 состоит из гетерохроматина [6]. В то же время В-хромосома *Sequoia sempervirens* ведет себя как эухроматиновая [112]. В проксимальном районе В-хромо-

сомы *P. glehnii* нуклеотидспецифичный флуорохром ДАПИ выявил тонкий АТ-обогащенный блок гетерохроматина [72]. У В-хромосом *P. jezoensis*, *P. hondoensis* и *P. brachytyla* флуорохромы ДАПИ и хромомицин-А<sub>3</sub> гетерохроматина не обнаружили [71, 73]. В-хромосомы *P. brachytyla* и *P. glehnii* не показали гетеропикноза ни в интерфазе, ни в профазе митоза [72, 73]. Полученные данные позволили японским авторам, исследовавшим эти виды, сделать вывод, что их В-хромосомы полностью эухроматиновые.

На основании этих немногочисленных данных можно заключить, что В-хромосомы голосеменных состоят из нескольких типов хроматина, а возможно и гетерохроматина. По-видимому, гетерохроматин голосеменных представляет собой цитологически и генетически неоднородную группу; исследован он крайне слабо. По этой причине в настоящее время вопрос об эу- или гетерохроматиновой природе добавочных хромосом голосеменных вряд ли можно считать окончательно решенным.

Все имеющиеся материалы свидетельствуют, что В-хромосомы не являются генетически инертными. Вопрос об их влиянии на организм обсуждался во многих работах; имеющиеся материалы достаточно противоречивы [обзоры: 1, 2, 9, 25, 38, 55, 81, 83]. В ряде случаев растения с В-хромосомами различались по ряду морфологических признаков, фертильности, жизнеспособности, темпам роста и развития [40, 49, 99, 101]. Данные большинства авторов согласуются в том, что небольшое число добавочных хромосом не обладает заметным фенотипическим эффектом, а когда их много, то они отрицательно влияют на жизнеспособность и плодovitость растений. Существует верхний предел числа В-хромосом, за которым следует полная стерильность растений [25].

В отношении голосеменных показано, что, с одной стороны, наличие небольшого числа В-хромосом на внешние фенотипические признаки не влияет [3, 12, 17-19, 59, 78, 95, ПО, 112, 120]. С другой стороны, накапливаются данные о влиянии В-хромосом на количественные признаки, в частности на рост и развитие [17-19, 66, 84, 87, 119]. При этом установлено, что оно может быть как положительным, так и отрицательным.

Присутствие добавочных хромосом способно отодвигать начало пыления и замедлять этот процесс [66, 85]. В исследованиях Круклис [17-20] особи с большим числом добавочных хромосом (3-4) имели более низкую фертильность пыльцы, меньшее количество заложившихся семян, некоторые отклонения в росте, в то время как небольшое число В-хромосом на фертильность пыльцы влияния не оказывало. Наличие В-хромосом может ускорять процесс прорастания семян. Напри-

мер, у *Picea glauca* семена, собранные с деревьев с В-хромосомами, прорастали в среднем на один день раньше [119]. Семена деревьев *P. obovata* с В-хромосомами имели более высокие показатели всхожести и энергии прорастания [39].

У ели сибирской с В-хромосомами отмечена значительно большая изоэнзимная изменчивость лейцинаминопептидазы; гетерозиготность по ЛАП-локусу достигает 80% по сравнению с 11% для деревьев без В-хромосом [21]. У *P. meyeri* деревья, содержащие добавочные хромосомы, по диаметру и высоте были достоверно ниже, имели аномальную фертильность семян, отличались по активности пероксидазы и цитохромоксидазы [87]. Тем не менее согласно имеющимся материалам у хвойных В-хромосомы не всегда оказывают влияние на рост. Так, при специальном исследовании деревьев ели ситхинской с разным числом добавочных хромосом никаких различий по скорости роста не выявлено [85,96]. Во многих случаях воздействие добавочных хромосом на жизнеспособность и фертильность неблагоприятно, когда они присутствуют в большом числе.

Наличие В-хромосом изменяет фенотип и метаболизм ядра и клетки. Они оказывают влияние на функционирование всего генома, затрагивая такие фундаментальные процессы, как длительность клеточного цикла, генетическая активность хромосом, их поведение в митозе и мейозе. Установлено, что В-хромосомы влияют на количество и локализацию хиазм, конъюгацию хромосом, содержание РНК в ядре, размеры клеток, частоту клеточных делений [обзоры: 1, 25, 38, 83]. С увеличением числа В-хромосом повышается количество гистонов, которым принадлежит важная роль в регуляции действия генов.

Таким образом, генетические эффекты добавочных хромосом носят количественный характер, подобно полигенам. Они, как и другие гетерохроматические районы, не содержат структурных менделирующих генов, а включают многочисленные мелкие гены, контролирующие количественные признаки и выполняющие регуляторную роль [25, 38]. Сверхчисленные хромосомы могут иметь эволюционное значение, подобное дупликациям [105]. Это обеспечивает видам возможность быстрой эволюции в результате точечной мутации в дуплицированном локусе.

Поведение В-хромосом в митозе и мейозе растений и животных аномально и отличается от поведения А-хромосом; в частности, они не всегда расходятся к разным полюсам, особенно если присутствуют в большом числе. Поэтому число добавочных хромосом в дочерних клетках может как увеличиваться, так и уменьшаться. Данное обстоятельство играет большую роль в изменчивости числа В-хромосом. Изучение митоза у двух представителей хвойных - *Picea obovata* и *Sequoia*

*sempervirens* - показало их митотическую стабильность [19, 112]. В приведенных случаях они регулярно делились и включались в дочерние клетки. Других данных по исследованию В-хромосом в митозе голосеменных пока нет.

В мейозе В-хромосомы могут вести себя по-разному, что является следствием их различной природы и происхождения [обзоры: 1, 25, 38, 83]. Проведенные исследования представителей голосеменных показали, что у них поведение добавочных хромосом в мейозе неустойчиво и во многом определяется числом В-хромосом [19, 20, 66, 84, 85, 108]. Если в кариотипе имеется одна В-хромосома, она обычно не делится и включается в одно из дочерних ядер. При наличии двух В-хромосом они могут вести себя независимо друг от друга и оставаться в виде унивалентов или неспецифически конъюгировать и образовывать бивалент. Ассоциации двух добавочных хромосом могут привести к неправильной сегрегации; они могут расходиться случайным образом как к одному, так и к двум полюсам. При перемещении обеих В-хромосом к одному полюсу формируются микроспоры с разным числом добавочных хромосом. Иногда В-хромосомы проявляют тенденцию к преждевременному расхождению в конце метафазы и начале анафазы. Малое число В-хромосом не нарушает регулярность расхождения А-хромосом. По поведению в мейозе добавочные хромосомы голосеменных обнаруживают много общих черт с В-хромосомами покрытосеменных растений [обзоры: 25, 38, 83].

Добавочные хромосомы голосеменных во многих случаях ведут себя как типичные гетерохроматические районы и, как правило, не конъюгируют с А-хромосомами. Однако у *Ephedra foliata* описан случай частичной конъюгации В-хромосомы с одной из А-хромосом [108], что, возможно, свидетельствует об эухроматиновой природе добавочной хромосомы или сходном по составу гетерохроматине. У этого вида также наблюдались случаи отставания В-хромосом и образования микроядер с последующей их элиминацией.

Одной из основных особенностей В-хромосом является их влияние на хиазмообразование и кроссинговер у А-хромосом, на увеличение или уменьшение частоты рекомбинаций [38]. Например, имеются данные, что у растений частота хиазм в присутствии добавочных хромосом увеличивается [54, 82]. Однако есть и противоположные данные - о снижении частоты хиазм с повышением числа добавочных хромосом [56, 104]. Кроме того, при определенных типах перестроек в присутствии одной В-хромосомы рекомбинации между некоторыми генами удваиваются и с увеличением числа В-хромосом проявляется эффект увеличения дозы гена [101].

Таким образом, присутствие добавочных хромосом может оказывать различное влияние на кроссинговер. Контроль рекомбинации во время мейоза имеет адаптивное значение в изменяющихся условиях окружающей среды, и система В-хромосом играет в этом определенную роль. Популяции, содержащие растения с В-хромосомами, часто оказываются более полиморфными по ряду биохимических, физиологических и морфологических характеристик в сравнении с растениями без В-хромосом и более приспособленными к изменениям условий произрастания. При этом необходим оптимальный уровень числа В-хромосом, так как значительное повышение частоты кроссинговера приводит к разрушению коадаптированных генных комплексов. Возможно именно поэтому вариабельность числа В-хромосом у растений колеблется в небольших пределах и чаще всего наблюдается не более двух на геном.

Влияние В-хромосом на хиазмообразование и рекомбинацию тесно связано с функционированием всего генома. В этом, вероятно, заключается биологическое значение В-хромосом, но таких данных крайне мало. Экспериментально установлено, что изменение числа В-хромосом ведет к изменению количества ДНК в ядре. Например, у *P. glauca* одна В-хромосома увеличивает содержание ДНК на 2.7% [118, 119]. Количество ДНК в ядре увеличивается пропорционально числу В-хромосом, и когда в клетке имеется 6 добавочных хромосом, содержание ДНК повышается на 16%. С увеличением количества ДНК возрастает и продолжительность митотического цикла.

Изучение характера наследования добавочных хромосом у потомства ели сибирской с разным числом В-хромосом при свободном опылении показывает, что они передаются потомству и по мужской, и по женской линиям [8, 19]. При этом наблюдаются интересные особенности. Если у материнского растения имеются В-хромосомы, у потомства наблюдается преобладание особей с таким же хромосомным набором. Если нет, то число добавочных хромосом в потомстве зависит от их наличия у окружающих растений. В целом число цитотипов и степень цитологических различий у семенного потомства выше, чем у взрослых деревьев.

Вариация числа В-хромосом в популяциях регулируется посредством механизмов аккумуляции и элиминации; часто оба этих явления имеют место в одном и том же организме. Аккумуляция и элиминация В-хромосом происходит при формировании репродуктивных структур. Механизм аккумуляции у растений чаще всего связан с нерасхождением в мужских половых клетках, реже - в женских [98]. В-хромосомы хвойных имеют тенденцию накапливаться в последующих поколениях

[19, 20, 66, 85]. О предпочтительной аккумуляции В-хромосом тканями женского гаметофита ели сибирской свидетельствует их постоянное присутствие в гаплоидных тканях формирующегося зародышевого мешка в том же количестве, как и в диплоидных [19].

Различие в передаче В-хромосом по женской и мужской линиям обеспечивает их сохранение в популяциях на определенном уровне и частоте. Регуляция происходит посредством увеличения или редукции числа В-хромосом в ходе предмейотического митоза, мейоза или постмейотического митоза. Кроме того, имеет место и косвенная регуляция посредством влияния числа В-хромосом на совместимость, конкуренцию прорастающих пыльцевых трубок, фертильность растения и т.д. Случайный характер передачи В-хромосом по мужской линии сопровождается отбором мужских гамет с меньшим их числом [20]. Это подтверждается снижением фертильности пыльцы и уменьшением длины пыльцевых трубок у микроспор с большим числом В-хромосом. Поведение добавочных хромосом при формировании женских репродуктивных структур определяется механизмом предпочтительного мейотического распределения, но в дальнейшем при образовании архегония и яйцеклетки их расхождение также может быть случайным.

Изучение распространения В-хромосом у покрытосеменных растений показывает, что их наличие, по-видимому, не связано с систематическим положением таксонов [обзоры: 1, 25, 83, 109]. Представлялось интересным проанализировать распространение В-хромосом у голосеменных. Как уже отмечалось выше, в данной группе растений добавочные хромосомы наиболее широко распространены в роде *Picea*. К настоящему времени они обнаружены у 13 видов и одного межвидового гибрида. Рассмотрение разных систематических групп в пределах этого рода (табл. 2) показало, что В-хромосомы найдены у всех видов серии *Ajanenses* секции *Casicta*. В состав этой группы входит *P. ajanensis* и близкие к ней виды - *P. jezoensis*, *P. hondensis*, *P. microsperma*, которые признаются не всеми систематиками, а также североамериканский вид *P. sitchensis*. Кроме того, добавочные хромосомы найдены у двух видов - *P. glauca* и *P. albertiana*, составляющих небольшую серию *Glaucae* секции *Picea*, причем у них отмечено до 6 В-хромосом в кариотипе.

В серии *Obovatae* (секция *Picea*) В-хромосомы имеются у *P. obovata* и у *P. x fennica*, естественного межвидового гибрида между *P. obovata* и *P. abies*. У других видов из этой серии (*P. smithiana* и *P. schrenkiana*), а также у *P. abies* (серия *Excelsae*) В-хромосомы пока не найдены. В серии *Asperatae* добавочные хромосомы встречаются у двух видов ели, произрастающих в Китае - *P. meyeri* и *P. wil-*

Таблица 2. В-хромосомы и систематика рода *Picea* A. Dietr.

Вид	Число хромосом (2п+В)
<b>Секция <i>Picea</i></b>	
<b>Серия: <i>Obovatae</i></b>	
<i>P. smithiana</i> (Wall.) Boiss. ( <i>P. morinda</i> Link)	24
<i>P. schrenkiana</i> Fisch. et Mey	24
<i>P. obovata</i> Ledeb.	24; 24 + 1 <sup>Ш</sup>
<i>P. x fennica</i> (Regel) Kom. ( <i>P. abies</i> x <i>P. obovata</i> )	24+ 1В
<b>Excelsae</b>	
<i>P. abies</i> A. Dietr. ( <i>P. excelsa</i> Link)	24
<b>Asperatae</b>	
<i>P. asperata</i> Mast.	24
<i>P. meyeri</i> Rehd.	24; 24 + 1-2В
<i>P. gemmata</i> Rehd. et Wils.	Нет данных
<i>P. neveitchii</i> Mast.	Нет данных
<i>P. wilsonii</i> Mast.	24; 24 + 1-2В
<b>Politae</b>	
<i>P. maximowiczii</i> Regel ex Mayr	24
<i>P. bicolor</i> (Maxim.) Mayr	24
<i>P. polita</i> (Siebold et Zucc.) Carr	24
<b>Glehnianae</b>	
<i>P. glehnii</i> (Fr. Schmidt) Mast.	24; 24 + 1-5В
<i>P. koyamae</i> Shirasawa	24
<i>P. koraiensis</i> Nakai	24
<i>P. morrisonicola</i> Hayata	24
<b>Glaucae</b>	
<i>P. glauca</i> (Moench) Voss ( <i>P. canadensis</i> B. S. P.)	24; 24 + 1-6В
<i>P. albertiana</i> St. Br. ( <i>P. glauca</i> var. <i>albertiana</i> )	24; 24 + 1-6В
<b>Неустановленная серия</b>	
<i>P. chihuahuana</i> Martinez	Нет данных
<b>Rubentes</b>	
<i>P. mariana</i> (Mill.) Britt.	24
<i>P. rubens</i> Sarg.	24
<b>Секция <i>Casicta</i></b>	
<b>Серия: <i>Ajanenses</i></b>	
<i>P. jezoensis</i> Siebold et Zucc.	24; 24 + 1В
<i>P. hondoensis</i> Mayr ( <i>P. jezoensis</i> var. <i>hondoensis</i> )	24; 24 + 1-2В
<i>P. ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	24; 24 + 1-3В
<i>P. microsperma</i> (Lindl.) Carr. ( <i>P. jezoensis</i> var. <i>microsperma</i> , <i>P. ajanensis</i> var. <i>microsperma</i> )	24; 24 + 1В
<i>P. sitchensis</i> (Bong.) Carr.	24; 24 + 1-5В
<b>Pungentes</b>	
<i>P. engelmannii</i> (Parry) Engelm.	24; 24 + 1-2В
<i>P. pungens</i> Engelm.	24
<i>P. mexicana</i> Martinez	Нет данных
<b>Likiangenses</b>	
<i>P. montigena</i> Mast.	24
<i>P. balfouriana</i> Rehd. et Wils. ( <i>P. likiangensis</i> E. Pritz.)	24
<i>P. purpurea</i> Mast.	Нет данных
<i>P. yunnanensis</i> Wilsd. ex Lacass.	Нет данных
<b>Секция <i>Omorica</i></b>	
<i>P. omorica</i> (Pane.) Purkine	24
<i>P. breweriana</i> S. Wats.	24
<i>P. orientalis</i> (L.) Link	24
<i>P. brachytyla</i> (Franch.) E. Pritz.	24 + 1В
<i>P. spinulosa</i> (Griff.) A. Henry	24

sonii. У *P. asperata* В-хромосомы не найдены, а еще два вида из данной серии - *P. gemmata* и *P. neoveitshii*, кариологически не исследованы даже в отношении числа хромосом [30]. У видов, входящих в серии *Politae* и *Rubentes*, добавочные хромосомы не обнаружены.

Среди представителей серии *Glehnianae* В-хромосомы есть у *P. glehnii*, тогда как еще у трех видов, входящих в серию, они до настоящего времени не выявлены. В серии *Pungentes* добавочные хромосомы пока найдены только у *P. engelmannii*. В-хромосома имеется в кариотипе одного представителя секции *Otomica* (*P. brachytyla*) из китайской провинции Юннань. Ничего не известно о В-хромосомах у видов, составляющих серию *Likiangenses* секции *Casicta*. Эта серия совершенно не исследована кариологически, за исключением данных о числе хромосом у *P. montigena* и *P. balfouriana* [30].

Благодаря работам российских исследователей ель сибирская *P. obovata* является одним из наиболее изученных видов в отношении добавочных хромосом по всему ареалу (табл. 3). Из 32 кариологически исследованных популяций *P. obovata* В-хромосомы имеются в 15 [3, 7, 8, 17-20, 22, 31, 39, 41, 42, 44, 48, 53]. При этом установлены некоторые закономерности их распространения. В западной части ареала, где произрастает ель обыкновенная (*P. abies*) - близкородственный вид ели сибирской (эти два вида часто рассматривают как один), несмотря на обширные кариологические исследования, В-хромосомы до сих пор не найдены [10, 11, 36, 37, 63, 69, 79, 86, 91, 92, 107, 116, 117].

Недавно В-хромосомы обнаружены в популяциях восточного края зоны интрогрессивной гибридизации между *P. obovata* и *P. abies* (*P. x fennica*) в районе Уфимского плато и Западного Предуралья [47, 48]. Эти популяции ели сибирской являются самыми западными, в которых имеются В-хромосомы. Невысокая частота встречаемости В-хромосом отмечена в Восточном Казахстане [53]. Добавочных хромосом до настоящего времени не обнаружено у *P. obovata* в Горном Алтае и в Кемеровской обл. [3, 69]. На территории Западной Сибири В-хромосомы отмечены только в Томской обл., где ель сибирская изучалась в разных экологических условиях: на евтрофном болоте, кедрово-еловой согре и суходоле [41]. Частота их встречаемости очень низкая.

Максимальная встречаемость растений с В-хромосомами и наибольшее их число (до 4-х на диплоидный набор) наблюдается в популяциях из восточной части ареала и особенно в Центральной и Восточной Сибири [3]. К ним относятся популяции центральной части Красноярского края и Иркутской обл. Кроме того, высокая частота добавочных хромосом характерна для декоративных форм ели сибирской [7, 8]. Популяции из

Восточной Сибири характеризуются высокой внутри- и межпопуляционной вариабельностью по числу и частоте встречаемости В-хромосом [3].

На севере Красноярского края у ели сибирской добавочные хромосомы не найдены [44]. Две популяции из Западной Якутии - самые восточные и северные, в которых найдены В-хромосомы, но их частота очень мала [22, 31]. Далее на восток ель сибирская кариологически не изучена, за исключением одного местообитания в Амурской обл., где добавочные хромосомы не обнаружены [13]. Интересно то, что встречаемость В-хромосом у ели сибирской во многих случаях приурочена к популяциям, расположенным в экстремальных условиях существования [3, 22].

Популяции ели аянской (*P. ajanensis*) и близкородственных ей видов российского и зарубежного Дальнего Востока (*P. jezoensis*, *P. hondoensis*, *P. microsperma*, *P. glehnii*) также оказались полиморфными по числу добавочных хромосом [12, 15, 32, 33, 70-72, 74, 90, 103]. Так, 1-2 добавочные хромосомы обнаружены в южно-сахалинской популяции ели аянской [15], 1-3 - в Приморье [12, 33]. Не обнаружено В-хромосом у ели аянской, произрастающей на Камчатке, в Приамурье на хребте Тукурингра и в Южной Якутии - в зоне предполагаемой гибридизации между елью аянской и елью сибирской [13, 23, 52]. Не найдено добавочных хромосом также в корсаковской популяции *P. microsperma* с Охотского побережья Южного Сахалина [14], которую многие систематики рассматривают в составе *P. ajanensis*. В то же время, по данным китайских исследователей [90], у *P. microsperma* из Северо-Восточного Китая имеется одна В-хромосома.

Что касается *P. jezoensis*, в таксономическом отношении очень близкой к *P. ajanensis*, то у нее добавочные хромосомы пока найдены только в одной из 11 исследованных популяций на о-ве Хоккайдо в Японии [32, 70, 72, 103]. У *P. jezoensis* в Южной Корее В-хромосомы не обнаружены [86]. По данным японских исследователей [71, 72], у *P. hondoensis* с о-ва Хонсю и у *P. glehnii* с о-ва Хоккайдо имеются В-хромосомы, причем частота встречаемости растений с добавочными хромосомами у последнего вида довольно высокая и в некоторых местообитаниях достигает 63.3%.

У североамериканского вида *P. glauca* добавочные хромосомы найдены в 48 из 51 исследованной популяции [119]. Наибольшая частота встречаемости В-хромосом отмечена в местах с малым количеством осадков и высокой летней инсоляцией: в северо-восточной части о-ва Ванкувер и близлежащих районах континента. Наблюдается клинальная изменчивость встречаемости добавочных хромосом, число которых уменьшается в направлении с запада на восток (в восточных популяциях число В-хромосом на одно растение в

Таблица 3. Встречаемость добавочных хромосом в различных частях ареала ели

Географический пункт	Частота встречаемости (%) растений с числом В-хромосом					Доля в популяции растений с В-хромосомами, %	Источник
	0	1	2	3	4		
<i>P. obovata</i>							
Вологодская обл., Нюксенский лесхоз	100	0	0	0	0	0	[3]
Горьковская обл., Пижемский лесхоз	100	0	0	0	0	0	[3]
Республика Коми, Сысольский лесхоз	100	0	0	0	0	0	[3]
Республика Коми, верхнее течение р. Ижма	100	0	0	0	0	0	[42]
Татария, Сабинский лесхоз	100	0	0	0	0	0	[3]
Кировская обл., Кирсинский лесхоз	100	0	0	0	0	0	[3]
Башкирия, Южно-Уральский заповедник	100	0	0	0	0	0	[47, 48]
Южный урал, Уфимское плато	98.0	2.0	0	0	0	2.0	[47,48]
Западное Предуралье, долина р. Белой	98.7	1.3	0	0	0	1.3	[47,48]
Алтайский край, окрестности г. Горно-Алтайск	100	0	0	0	0	0	[69]
Восточно-Казахстанская обл., Брельский лесхоз	83.0	11.0	6.0	0	0	17.0	[53]
Кемеровская обл., Прокопьевский лесхоз	100	0	0	0	0	0	[3]
Томская обл., Тимирязевский лесхоз							
суходол	96.6	3.4	0	0	0	3.4	[41]
кедрово-еловая согра	95.6	4.4	0	0	0	4.4	[41]
ефтрофное болото	98.4	1.2	0	0	0	1.6	[41]
Красноярский край							
Козульский лесхоз	74.4	20.8	3.8	0.9	0.1	25.6	[3, 17, 18]
Красноярский лесхоз №1	71.4	21.4	7.2	0	0	28.6	[3]
Красноярский лесхоз №2	60.9	34.8	4.3	0	0	39.1	[3]
г. Красноярск (декоративные формы)	35.3	49.8	14.8	0	0	64.6	[7,8]
Красноярский край							
Кежемский лесхоз	70.3	25.9	2.0	1.8	0	29.7	[3, 17, 18]
Окрестности пос. Туруханск	100	0	0	0	0	0	[44]
Иркутская обл.							
Качугский лесхоз	74.7	25.3	0	0	0	25.3	[3]
Казачинско-Ленский лесхоз	93.3	6.7	0	0	0	6.7	[3]
Западная Якутия							
Окрестности г. Ленек	89.5	10.5	0	0	0	10.5	[31]
Окрестности пос. Сунтары	90.3	8.1	1.6	0	0	9.7	[22]
Окрестности г. Нюрба	100	0	0	0	0	0	[31]
Юго-Западная Якутия, окрестности пос. Кочегарово	100	0	0	0	0	0	[22]
Центральная Якутия							
Окрестности г. Якутск	100	0	0	0	0	0	[22]
Окрестности пос. Сангары	100	0	0	0	0	0	[31]
Окрестности пос. Хандыга	100	0	0	0	0	0	[31]
Южная Якутия, окрестности г. Алдан	100	0	0	0	0	0	[31]
Амурская обл., Селемджинский р-н, окрестности пос. Экимчан	100	0	0	0	0	0	[13]
<i>P. ajanensis</i>							
Юго-Восточная Якутия, Чагда	100	0	0	0	0	0	[23]
Приморский край, Дальнегорский р-н	43.0	52.5	3.5	1.0	0	57.0	[12,32,33]
Приморский край, Южносахалинский лесхоз	97.1	0	2.9	0	0	2.9	[15]
Амурская обл., хр. Тукурингра	100	0	0	0	0	0	[13]
П-ов Камчатка	100	0	0	0	0	0	[52]
Южный Сахалин, Корсаковский р-н, окрестности пос. Охотское (P. microsperma)	100	0	0	0	0	0	[14]

среднем в 2.4 раза выше, чем в западных). Направление географической клины связано с распределением осадков; их количество уменьшается в направлении с востока на запад. Полученные результаты, по мнению авторов, объясняются адаптацией растений к условиям внешней среды, и вероятнее всего к количеству осадков. Подтверждением являются проведенные ими эксперименты по выращиванию семян в условиях жесткой конкуренции в посевах большой густоты. Наибольший отпад имел место в потомстве растений без В-хромосом.

Интересно, что В-хромосомы метацентрического типа ( $V_2$ ) найдены во всех исследованных популяциях, в то время как субметацентрические (тип  $V_2$ ) встречаются только в западной части ареала (западнее  $95^\circ$  з. д.). Закономерности, выявленные в результате анализа популяций по частоте встречаемости двух типов В-хромосом (мета- и субметацентрических), позволили заключить, что тип  $V_2$  был внесен в геном *P. glauca* в результате ее гибридизации с *P. engelmannii* и В-хромосомы могут служить индикатором интродукции у этих видов [119].

Среди представителей других родов хвойных полиморфизм по числу В-хромосом имеется в популяциях *Cupressus arizonica* в США [120], а также в естественных насаждениях и лесных культурах *Cunninghamia lanceolata* в Китае [68]. Анализ встречаемости В-хромосом в разных популяциях показал, что единых, общих закономерностей их наличия и распространения у разных видов растений нет. У одних видов они распространены по всему ареалу, у других - только в отдельных популяциях. Они могут встречаться как в центральных частях ареала вида, так и в периферийных, небольших изолированных популяциях. Иногда наблюдается взаимосвязь наличия В-хромосом с экстремальными экологическими факторами [34, 43, 50, 83, 97, 119].

Для понимания роли и значения В-хромосом необходимо иметь данные об их происхождении. Существуют различные гипотезы возникновения добавочных хромосом. Согласно наиболее распространенной В-хромосомы возникли из А-хромосом в результате хромосомных перестроек (транслокаций, делеций, инверсий, фрагментации, отчленений в области вторичной перетяжки), которые могут привести к образованию маленьких центрических сегментов, способных к самостоятельному существованию [1, 3, 9, 35, 38, 55, 83, 119, 120]. По мнению Джоунса [80], более вероятными перестройками, ведущими к образованию В-хромосом, являются центрические слияния, при которых образуется маленькая метацентрическая хромосома.

Гипотеза образования В-хромосом от А-хромосом при различных перестройках подтвержда-

ется тем фактом, что они встречаются чаще в тех таксонах, где процесс видообразования происходит на основе хромосомных мутаций [51]. Наблюдается связь между наличием и разнообразием структурных перестроек в популяциях и количеством В-хромосом [34, 40]. Кроме того, добавочные хромосомы более характерны для видов, кариотипы которых состоят из длинных хромосом. Разрывы хромосом проходят чаще всего в гетерохроматических районах, которые у растений расположены в плечах длинных хромосом [38, 51]. Это объясняет тот факт, что большинство В-хромосом состоит из гетерохроматина.

В механизме появления В-хромосом большую роль играет их нерасхождение в митозе или мейозе. Вполне вероятно, что иногда В-хромосомы могут возникать в результате амплификации прицентромерных участков А-хромосом [2]. Добавочные хромосомы могут быть гомологичны части регулярных хромосом и представлять собой своеобразный случай трисомии А-хромосом или их фрагментов (возможно тетрасомии в случае пары В-хромосом) по некоторым локусам со специфическим механизмом дозовой регуляции. При этом они преобразуются таким образом, чтобы уменьшить вредное влияние трисомии [83]. Подвергаясь факультативной гетерохроматизации, они способны инактивироваться и переходить в ранг В-хромосом. Возможно, они образуются из отчлененного участка хромосомы с вторичной перетяжкой [46]. Определенную роль в распространении В-хромосом играет гибридизация.

По мнению Буториной и др. [5], возникновение добавочных хромосом у хвойных может быть связано с особенностями их хромосомной структуры. Возможно, что хромосомы, кроме главной центромеры, имеют отдельные ее участки, вкрапленные по длине хромосом, т.е. центромера в определенной степени имеет диффузное строение. Это допускает возможность присутствия центромерных участков у делегированных районов гетерохроматина. Блоки гетерохроматина, лишённые центромерных участков, элиминируются, а включающие их могут сохраниться в виде добавочных хромосом и обеспечивают адаптивность форм, несущих такие хромосомы.

Имеются основания полагать, что в одних случаях В-хромосомы образовались в период становления вида, в других - возникли совсем недавно. Приведенные данные позволяют сделать заключение, что у разных видов голосеменных В-хромосомы могут быть как древнего, так и недавнего происхождения. Высказано предположение [3, 17, 18], что В-хромосомы рода *Pinus* имеют древнее происхождение и их наличие в данной группе является примитивным признаком. Подтверждением этому служит несколько фактов. Во-первых, большая часть А-хромосом у разных видов

ели метацентрические, что, по мнению Джоунса [80], свидетельствует о возможном образовании симметричных В-хромосом путем центрических слияний метацентриков. Во-вторых, у видов ели широко встречаются добавочные хромосомы метацентрического типа. В-третьих, В-хромосомы распространены только у азиатских и североамериканских видов.

Все сказанное не противоречит точке зрения о возможном общем происхождении добавочных хромосом в роде *Picea*. По мнению ряда авторов, вероятным центром происхождения хвойных, в частности рода *Picea*, является Восточная Азия [65, 88, 122]. В настоящее время в этом регионе сосредоточено большое биоразнообразие эндемичных и реликтовых хвойных. Анализ распространения В-хромосом показывает, что здесь наблюдается наибольшая концентрация видов с добавочными хромосомами: в Китае - *P. meyeri*, *P. wilsonii*, *P. microsperma*, *P. brachytyla*, в Японии - *P. glehnii*, *P. jezoensis*, *P. hondoensis*, на Дальнем Востоке России - *P. ajanensis*. Многие азиатские виды ели до сих пор не изучены даже в отношении числа хромосом. По-видимому, среди этих видов В-хромосомы распространены гораздо шире, чем известно исследователям.

Вполне вероятно предположить, что В-хромосомы возникли у прародительских видов в Восточной Азии и затем распространились в Северную Америку по древнему Берингийскому мосту, который в третичном периоде соединял оба континента. По ископаемым данным, ель проникла в Северную Америку в середине третичного периода [122]. В таком случае В-хромосомы североамериканских видов ели могут иметь общее происхождение с добавочными хромосомами ели сибирской, предки которой в третичный период мигрировали в северо-восточном направлении и дали начало современным североамериканским елям [3].

По мнению Сукачева [45], *P. obovata* является более древним видом по сравнению с *P. abies*. У ели сибирской В-хромосомы получили широкое распространение, в то время как у ели европейской они до сих пор не найдены. Однако добавочные хромосомы уже единично появились в популяциях гибридной зоны между этими двумя видами и, возможно, в будущем распространятся в популяциях ели европейской. По-видимому, сначала возникли метацентрические В-хромосомы, а затем, в результате перичентрической инверсии, появились субметацентрические. Недавнее происхождение можно предположить для добавочных хромосом *P. glehnii*, которые, вероятно, возникли в результате хромосомных перестроек разных типов.

Таким образом, имеющийся фактический материал свидетельствует о том, что В-хромосомы

являются неотъемлемой частью общей эволюционирующей системы хромосомного аппарата клетки эукариот. В большинстве случаев происхождение В-хромосом различно, и каждый случай требует специального анализа. После отделения В-хромосом от А-хромосом их дальнейшая эволюция шла независимо. Сложившаяся система В-хромосом имеет значение для популяции и вида в целом. Появление и закрепление добавочных хромосом в эволюции связано с необходимостью расширить лабильную систему генома для повышения адаптационных возможностей организма.

Автор благодарит д. б. н., проф. Л.И. Милютину и к. б. н. Т.С. Седельникову за ценные замечания, сделанные при чтении рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агапова Н.Д., Васильева М.Г. // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 6. Вып. 1. М.: ВИНТИ, 1987. С. 96.
2. Борисов ЮМ. // Итоги науки и техники. Общая генетика. Т. 7. М.: ВИНТИ, 1981. С. 79.
3. Брока М.В. // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига: Зинатне, 1990. С. 105.
4. Буторина А.К., Белозерова М.М., Пожидаева ИМ., Мурая Л.С., Хатунцева Л.Н., Камбулова О.С. // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. Воронеж, 1975. С. 15.
5. Буторина А.К., Калаев В.Н., Богданова Е.В. // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: Материалы науч. чтений, поев. 100-летию проф. В.П. Чехова. Томск, 1997. С. 19.
6. Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н. // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248. № 4. С. 977.
7. Владимирова О.С. // Лес, наука, молодежь: Материалы междунар. науч. конф. молодых ученых. Т. 1. Гомель, 1999. С. 108.
8. Владимирова О.С. // Ботанические исследования в Сибири. 2000. Вып. 8. С. 25.
9. Волобуев В.Т. // Успехи соврем. биологии. 1978. Т. 86. Вып. 3 (6). С. 387.
10. Габрилавичюс Р.Б. // Лесоведение. 1972. № 2. С. 76.
11. Габрилавичюс Р.Б. // Генетика и селекция лесных пород: Материалы Всесоюз. совещ. Каунас, 1972. С. 141.
12. Гамаева СВ. // Использование и восстановление лесов Дальнего Востока. Уссурийск, 1992. С. 44.
13. Гурзенков Н.Н. // Комаровские чтения. 1973. Вып. 20. С. 47.
14. Гуцин ФЛ., Урусов В.М. Кариологические особенности и систематическое положение *Picea microsperma* Южного Сахалина / Новосибир. лаб. ЦНИИЛГиС. Воронеж, 1986. 17 с. - Деп. в ЦБНТИ-лесхоз 26.11.86, № 540-лх.

15. Ильченко Т.П., Гамаева СВ. //Охрана, учет и восстановление лесов Дальнего Востока. Уссурийск, 1991. С. 21.
16. Калашник Н.А. //Генетика. 1994. Т. 30. Приложение. Материалы I-го съезда ВОГиС. С. 63.
17. Круклис М.В. //Докл. АН СССР. 1971. Т. 196. № 5. С. 1213.
18. Круклис М.В. //Лесоведение. 1971. № 2. С. 75.
19. Круклис М.В. //Лесоселекционные исследования: Тез. межресп. совещ. Рига, 1978. С. 15.
20. Круклис М.В. //IV-й съезд ВОГИС им. Н.И. Вавилова: Тез. докл. Ч. 2. Кишинев: Штиинца, 1982. С. 247.
21. Ларионова А.Я. //V-й съезд ВОГИС им. Н.И. Вавилова: Тез. докл. Т. 4. Ч. 4. М., 1987. С. 48
22. Медведева Н.С., Муратова Е.Л. //Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. Вып. 1. № 6. С. 15.
23. Медведева Н.С., Муратова Е.Н. Особенности ядрышкообразующих хромосом ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Ред. журн. "Цитология и генетика". Киев, 1989.11 с.-Деп. в ВИНТИ 11.09.89, № 5740-13.89.
24. Молотков П.И., Кириченко О.И., Бенгус Ю.В. // Цитология и генетика. 1989. Т. 23. № 4. С. 14.
25. Мошкович А.М. Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1979. 163 с.
26. Муратова Е.Н. // Докл. АН СССР. 1991. Т. 318. №6. С. 1511.
27. Муратова Е.Н. // Цитология и генетика. 1994. Т. 28. №4. С. 14.
28. Муратова Е.Н. // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 102.
29. Муратова Е.Н. // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 105.
30. Муратова Е.Н., Круклис М.В. Хромосомные числа голосеменных растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 117 с.
31. Муратова Е.Н., Медведева Н.С., Седельникова Т.С. // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 140.
32. Муратова Е.Н., Прохорчук Е.Н. //Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке: Материалы конф., посвященной 90-летию со дня рождения чл.-кор. РАН Б.П. Колесникова. Владивосток, 1999. С. 203.
33. Муратова Е.Н., Фролов В.Д. //Лесоведение. 1995. № 3. С. 30.
34. Назарова Э.А. // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР: Сб. науч. тр. Арм. отд-ния ВБО. Ереван, 1988, Вып. 11. С. 31.
35. Орлов В.Н. Кариосистематика млекопитающих. М: Наука, 1974. 207 с.
36. Пашу к К.Т. // Ботан. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1069.
37. Правдин Л.Ф., Шершукова О.П. // Лесоведение. 1971. №5. С. 81.
38. Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука, 1986. 431 с.
39. Прохорчук Е.Н. //Лес, наука, молодежь: Материалы междунар. науч. конф. молодых ученых. Т. 1. Гомель, 1999. С. 139.
40. Пулькина СВ. Хромосомный полиморфизм у видов родов *Centaurea* L. и *Strepis* L. (сем. Asteraceae Dumort.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, Гос. ун-т, 1997. 17 с.
41. Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Ефремов С.П. // Krylovia (Сиб. ботан. журн.). 2000. Т. 2. № 1.С. 73.
42. Скупченко Л.А. //Лесоведение. 1975. № 2. С. 70.
43. Соловьева Л.М., Плеханова М.Н. // Цитология и генетика. 1992. Т. 26. № 3. С. 21.
44. Степанов Н.В., Муратова Е.Н. // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 125.
45. Сукачев В.Н. Дендрология. Л.: Гослестехиздат, 1938.574 с.
46. Тодуа Б.Т. //V-й съезд ВОГИС им. Н.И. Вавилова: Тез. докл. Т. 4. Ч. 4. М., 1987. С. 237.
47. Фарушкина Г.Г. // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: Материалы науч. чтений, поев. 100-летию проф. В.П. Чехова. Томск, 1997. С. 58.
48. Фарушкина Г.Г., Путенихин В.П., Бахтиярова Р.М. //Лесоведение. 1997. № 2. С. 78.
49. Цитленок СИ. // Тез. докл. делегат, съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л.: Наука, 1983. С. 34.
50. Цитленок СИ., Недоспасова Т.Г. // Цитология и генетика. 1982. Т. 16. № 1. С. 28.
51. Чуксанова Н.А. // Цитология. 1971. Т. 13. № 6. С. 776.
52. Шершукова О.П. // Лесоведение. 1976. № 2. С. 58.
53. Шершукова О.П. // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 82.
54. Ayonoadu U.W., Rees H. //Genetics. 1968. V. 39. № 1. P. 75.
55. Battaglia E. // Caryologia. 1964. V. 17. № 1. P. 245.
56. Cameron F.M., Rees H. // Heredity. 1967. V. 22. № 3. P. 446.
57. Chen W.S., Ye Z.Y. //Guihaia. 1985. V. 5. №4. P. 373.
58. Chouhdry A.S. //I.J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. 1984. V. 19. № 1. P. 57.
59. Chouhdry A.S., Tanaka R. // Chrom. Inform. Service. 1983. №35. P. 26.
60. Dark S.O.S. H Ann. Bot. 1932. V. 46. № 184. P. 965.
61. Darlington CD., Wylie A.P. Chromosome atlas of flowering plants. London: G. Allen and Unwin Ltd., 1955.519 p.
62. Dhir N.K., Miksche J.P. // Canad. J. Genet. and Cytol. Bd16. №1. S. 77.
63. Dumitrescu A. // Rev. padurilor. 1972. An. 87. № 2. P. 67.
64. Fang Y.-X. H J. Shanghai Norm. Univ. Nat. Sci. 1986. V. 3. P. 48.
65. Florin R. //Acta horti Berg. 1963. V. 10. № 11. P. 122.
66. Fox D.P. // Proc. Roy. Soc. Edinburgh B. 1987. V. 93. № 1-2. P. 51.
- bl.Fozdar B.S., Libby W.Y. // Stain Technology. 1968. V. 43. P. 97.

68. Han Y.E., Yang Z.X., Tong Y.C., Chen X.C.J. // *Sci. Silvae Sinica*. 1984. V. 20. № 2. P. 113.
69. Herzog S. // *Silvae Genet.* 1987. Bd 36. № 1. S. 42.
70. Hizume M. // *Mem. Fac. Educ. Ehime University. Ser. III. Natural Sci.* 1988. V. 8. № 2. 108 p.
71. Hizume M., Kishimoto K., Kubo Y., Tanaka A. // *Kromosomo*. 1989. II. № 53. P. 1736.
72. Hizume M., Kishimoto K., Tominaga K., Tanaka A. // *Kromosomo*. 1988. II. № 51-52. P. 1715.
73. Hizume M., Kitazawa N., Gu Z., Kondo K. // *Kromosomo*. 1991. II. № 63-64. P. 2149.
74. Hizume M., Kuzakawa Y. // *Kromosomo*. II. 1995. № 79-80. P. 2754.
75. Hsu P.-S., Fang Y.-X. // *Acta bot. sinica*. 1986. V. 28. P. 150.
76. Huang S.-F., Hsu P.S. // *Guihaia*. 1984. V. 4. № 4. P. 281.
77. Hunziker J.H. // *Proc. 10-th Internat. Congr. Genet.* 1958. V. 2. P. 128.
78. Hunziker J.H. // *Rev. Invest. Agric.* 1961. T. 15. № 2. P. 169.
79. Guttenberger H., Kohler B., Borzan Z. // *Forest Genetics*. 1996. V. 3. № 3. P. 167.
80. Jones K. // *Advances Bot. Res.* 1978. V. 6. P. 120.
81. Jones R.N. // *Internat. Rev. Cytol.* 1975. V. 40. P. 1.
82. Jones R.N., Rees H. // *Heredity*. 1967. V. 22. № 3. P. 333.
83. Jones R.N., Rees H. *B-chromosomes*. London; New York; Paris: Acad. Press, 1982. 266 p.
84. Kean V.M. // *Forestry Abstrs.* 1982. V. 43. № 10. P. 602.
85. Kean V.M., Fox D.P., Faulkner R. // *Silvae Genet.* 1982. Bd 31. № 4. S. 126.
86. Kim S.I. *Studies on the karyotype analysis in conifers*. Korea Science and Engineering Foundation Report 91-05-00-18. Taejon. 1996. 431 p.
87. Lai S.-L., Liu Y.-H., Liu Z.-C. // *Acta Bot. sinica*. 1986. V. 28. № 3. P. 270.
88. Li H.-L. // *Evolution*. 1953. V. 7. № 3. P. 245.
89. Lima-de-Faria A. // *Chromosoma*. 1952. Bd 5. S. 1.
90. Liu Y.H., Li M.X. // *Hi. Wuhan Bot. Res.* 1985. V. 3. № 3. P. 203.
91. Lubaretz O., Fuchs J., Ahne R., Meister A., Schubert I. // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 92. P. 411.
92. Majovsky J. // *Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen.* Bot. 1974. V. 23. P. 1.
93. Mehra P.N. // *Nucleus*. 1972. V. 15. № 1. P. 64.
94. Mehra P.N., Bawa K.S. // *Chromosoma*. 1968. Bd 25. S. 90.
95. Moir R.B., Fox D.P. // *Silvae Genet.* 1972. Bd 21. № 5. S. 182.
96. Moir R.B., Fox D.P. // *Silvae Genet.* 1976. Bd 21. № 3-4. S. 139.
97. Moir R.B., Fox D.P. // *Silvae Genet.* 1977. Bd 26. № i. 5. 26.
98. Muntzing A. // *Hereditas*. 1950. Bd 36. S. 507.
99. Muntzing A. // *Hereditas*. 1963. Bd 69. № 3. S. 371.
100. Muntzing A. // *Bull. Bot. Soc. Bengal.* 1966. V. 20. № 1-2. P. 1.
101. Muntzing A. // *Hereditas*. 1973. Bd 74. № 1. S. 41.
102. Muntzing A., Lima-de-Faria A. // *Hereditas*. 1952. Bd 38. S. 1.
103. Muratova E.N. // *Cytogenetic studies of forest trees and shrubs - Review, present status, and outlook on the future: Abstrs of Second IUFRO Cytogenetics Working Party 2.04-0.8 Symp. Graz, 1998*. P. 20.
104. Murray B.G. // *Chromosoma*. 1976. Bd 59. № 1. S. 73.
105. Ohno S. *Evolution by gene duplication*. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1970. 192 p.
106. Owens J.N. // *Canad. J. Bot.* 1967. V. 45. № 10. P. 1910.
107. Papes D., Jelenic S., Cerbah M., Yakovlev S.S. // *Cytogenetic studies of forest trees and shrub species: Proc. First IUFRO Cytogenetics Working Party S2.04-08 Symp. Zagreb, 1997*. P. 103.
108. Rao C.K. // *Current Sci.* 1968. V. 37. № 20. P. 591.
109. Rees G. // *Sci. Progr.* 1974. V. 61. P. 535.
110. Rees H., Teoh S.B., Jones L.M. // *Heredity*. 1977. V. 38. № 2. P. 272.
111. Roades M.M. // *Maize Gen. Coop. News Letter*. 1968. V. 42. P. 79.
112. Saylor L.C., Simons H.A. // *Cytologia*. 1970. V. 35. № 2. P. 294.
113. Shi D.-X., Wang M.-X. // *Acta bot. Yunnanica*. 1994. V. 16. № 2. P. 157.
114. Singhal V.K., Gill B.S., Bir S.S. // *Proc. Indian Acad. Sci. Plant Sci.* 1985. V. 94. № 4-6. P. 607.
115. Smith A.J.E. // *Advances Bot. Res.* 1978. V. 6. P. 195.
116. Terasmaa T. // *Silvae Genet.* 1971. Bd 20. № 5-6. S. 179.
117. Terasmaa T. // *Ann. Bot. Fenn.* 1972. V. 9. № 2. P. 97.
118. Teoh S.B., Rees H.I. // *Heredity*. 1976. V. 36. № 1. P. 123.
119. Teoh S.B., Rees H. // *Proc. Roy. Soc. B.* 1977. V. 198. № 1133. P. 325.
120. Thomas G.A., Goggans J.F. // *Circ. Agric. Expt. Station. Auburn Univ.* 1972. № 201. 22 p.
121. Viinikka Y. // *Hereditas*. 1975. V. 81. № 1. P. 47.
122. Wright J.M. // *Forest Sci.* 1955. V. 1. № 5. P. 319.

## B-Chromosomes of Gymnosperms

E. N. Muratova

*Sukachev Institute of Forest Research, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia*

The existing literature data on B-chromosomes of gymnospermous plants are summarized. Accessory chromosomes are found in representatives of four families, the number of species with B-chromosomes is about thirty. Types of accessory chromosomes are distinguished in their morphology, behavior in mitosis and meiosis, character of inheritance, and distribution of B-chromosomes with respect to the species taxonomy and distribution. The problems of B-chromosomes origin are discussed. The similarity between B-chromosomes of gymnosperms, angiosperms, and animals is noted. The results obtained allow considering the system of B-chromosomes as a general phenomenon in eucaryotes.