

## КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ *PICEA OBOVATA* LEDEB. ИЗ РАЗНЫХ МЕСТ ПРОИЗРАСТАНИЯ

© О. С. Владимирова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск; электронный адрес: [Institute@forest.akadem.ru](mailto:Institute@forest.akadem.ru)

Изучены кариотипы ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. из нескольких мест произрастания и ее декоративных форм. Представлены результаты морфометрического анализа по трем популяциям. Кариотип состоит из 8 пар длинных метацентриков и 4 пар коротких мета- и субметацентриков. Выявлены различия по числу нуклеолярных районов. Наряду с типичным числом хромосом ( $2n = 24$ ) во всех изученных местопроизрастаниях были обнаружены 1–2 добавочные, или В-хромосомы ( $2n = 24 + 1В$ ;  $2л = 24 + 2В$ ). Такие растения имеют в среднем большее количество ядрышек в интерфазных ядрах. Отмечена ядрышкообразующая активность В-хромосом. На примере декоративных форм прослежен характер передачи В-хромосом по наследству. Установлено, что семенное потомство в большинстве случаев наследует материнский кариотип. При изучении митоза выяснилось, что растения с добавочными хромосомами по сравнению с растениями без них имеют больше нарушений в делящихся клетках.

Ключевые слова: В-хромосома, ель сибирская, кариотип, митоз, ядрышко, ядрышковый организатор.

Ель сибирская *Picea obovata* Ledeb. относится к видовому ряду *Obovatae* секции *Picea* и является наиболее широко распространенным темнохвойным лесообразователем. Этот вид произрастает на северо-востоке европейской части России, в Заволжье, Сибири, Северной Монголии и Северной Маньчжурии. В европейской части России произрастает близкородственный вид — ель обыкновенная *P. abies*. Между елью сибирской и елью обыкновенной находится широкая зона интрогрессивной гибридизации, где произрастает гибридная ель *P. x fennica* (Бобров, 1978).

Кариотип ели сибирской состоит из 24 хромосом ( $2n = 24$ ). Кроме хромосом основного набора, или А-хромосом, у этого вида встречаются добавочные, или В-хромосомы. Интерес к изучению добавочных хромосом голосеменных возник с 70-х годов XX столетия, когда они были найдены у ели сибирской в России (Круклис, 1971) и у ели ситхинской *P. sitchensis* в Северной Америке (Moir, Fox, 1972). В-хромосомы наиболее широко распространены именно в роде *Picea*, где они уже найдены у 14 видов и 1 межвидового гибрида (см. обзор: Муратова, 2000).

У ели сибирской добавочные хромосомы обнаружены во многих популяциях Западной и Восточной Сибири, на Алтае, в Якутии (Круклис, 1971, 1978; Шершуква, 1978; Медведева, Муратова, 1989; Брока, 1990; Муратова, 1995б; Muratova, 1997; Седельникова и др., 2000; Muratova, Sedelnikova, 2000). Недавно они были обнаружены у гибридной ели *P. x fennica* в районе Уфимского плато и Западного Предуралья (Фарукшина, 1997; Фарукшина и др., 1997). У ели обыкновенной В-хромосом до настоящего времени не найдено.

Несмотря на проведенные исследования, кариологические особенности ели сибирской недостаточно изуче-

ны, особенно на огромной территории Сибири. Слабо изученными остаются также многие вопросы, связанные с В-хромосомами: их происхождение, поведение в митозе и мейозе, характер передачи по наследству, географическое распространение, а также влияние на различные признаки растений. В связи с этим в настоящей работе приводятся результаты кариологического анализа ели сибирской из нескольких естественных популяций и интродуцированных насаждений Сибири (в том числе и декоративных форм).

### Материал и методика

Материалом для исследований послужили семена и молодая хвоя с отдельных деревьев ели сибирской из нескольких районов Красноярского края (поселки Большая Мурта, Козулька, Тюхтет) и Хакасии (г. Черногорск). У этого вида имеются многочисленные формы, отличающиеся высокой декоративностью. В настоящей работе изучено 5 декоративных форм, произрастающих в дендрарии Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН: длиннохвойная — *f. densifolia*, семяночная — *f. seminskiensis*, светящаяся — *f. lucifera*, желтая — *f. lutescens*, плакучая — *f. pendula* (Лоскутов, 1991).

Семена собирали в августе–сентябре 1998–2000 гг., а хвою — в мае 1998–2001 гг. Кариологический анализ проведен на давленных препаратах по общепринятым методикам для хвойных видов (Правдин и др., 1972; Муратова, 1995б). Кариотип семенного потомства изучали в меристематической ткани корешков проростков, а кариотип материнского растения определяли в меристеме основания молодой хвои.

Семена проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в термостате при 25 °С. Проростки длиной 1.0—1.5 см подвергали обработке 1 %-ным раствором колхицина в течение 5—6 ч и фиксировали в уксуснокислом спирте (1 : 3). Для анализа митоза проростки помещали в фиксатор без обработки колхицином. Веточки с молодой хвоей выдерживали в 0.01 %-ном растворе колхицина в течение 2—3 сут. После этого пучки хвоинок отделяли, освобождали от покровных чешуек и фиксировали.

Перед окрашиванием материал протравливали 4 %-ными железоммонийными квасцами в течение 15—20 мин и окрашивали ацетогематоксилином. Проростки выдерживали в красителе 12—24 ч, а пучки хвои — 3—4 сут при комнатной температуре. Затем отрезали 1.5—2.0 мм от кончика корешка или от основания хвоинки и помещали на предметное стекло в каплю насыщенного раствора хлоралгидрата; накрывали покровным стеклом и раздавливали объект. Полученные таким образом давленные препараты анализировали под микроскопом МБИ-6 и фотографировали в масляной иммерсионной системе на пленку «Микрат-300». Микрофотографии делали на черно-белой бумаге «Унибром 160».

При измерении хромосом на микрофотографиях определяли абсолютную длину ( $L^a$ , мкм), относительную длину ( $Z$ , %) и центромерный индекс ( $f$ , %) как отношение короткого плеча к длине хромосомы и локализацию вторичной перетяжки ( $sc$ , %) — как отношение расстояния от центромеры до перетяжки к длине плеча. Ядрышки и ядрышковые организаторы окрашивали 50 %-ным раствором азотнокислого серебра при 40—50 °С в течение 5—8 ч по методике Муратовой (1995а).

Используемые реактивы: колхицин (Merck, Германия), гематоксилин (Horkin & Williams Ltd., Англия), азотнокислое серебро («Реахим», Россия).

## Результаты и обсуждение

При проведении настоящего исследования установлено, что у ели сибирской кроме типичного набора хромосом ( $2n = 24$ ) встречались 1 или 2 добавочные хромосомы во всех изученных популяциях (табл. 1). Проростки ели сибирской из пос. Козульки в 28.0 % случаев имели 1 В-хромосому и в 4.0 % случаев — 2 В-хромосомы. В поселках Большая Мурта и Тюхтет встречалась только 1 добавочная хромосома. У елей из г. Черногорска большинство проростков (66.7 %) содержало 1 В-хромосому и небольшое количество (6.6 %) — 2 В-хромосомы. Кариотипы ели сибирской с добавочными хромосомами представлены на рис. 1.

Для сравнительного морфометрического анализа было измерено 45 пластинок декоративных форм из дендрария Института леса, 30 метафазных пластинок козульской популяции, 30 — черногорской. Суммарная длина хромосом диплоидного набора декоративных форм —  $328.40 \pm 4.99$  мкм, ели из пос. Козулька —  $303.80 \pm 6.75$  мкм, ели из г. Черногорска —  $272.00 \pm 3.64$  мкм. У декоративных форм выделились наиболее короткие пары хромосом — 9, 10—11 (между собой не идентифицируются) и 12. У козульской и черногорской популяций пары 10 и 11 выделяются.

Хромосомы 1—8-й пар во всех популяциях имеют сходные характеристики. Они являются длинными метацентриками со следующими параметрами:  $L^a = 13.8$ —

Таблица 1

Частота встречаемости добавочных хромосом у ели сибирской в различных популяциях

| Место сбора материала | Количество изученных проростков в популяции | Частота встречаемости генотипов (2n), % |         |         |
|-----------------------|---|---|---------|---------|
|                       |   | состав генотипов                        |         |         |
|                       |   | 24                                      | 24 + 1В | 24 + 2В |
| Пос. Большая Мурта    | 30  | 83                                      | 17      | 0       |
| Пос. Козулька         | 50  | 68                                      | 28      | 4       |
| Пос. Тюхтет           | 35  | 66                                      | 34      | 0       |
| Г. Черногорск         | 45  | 27                                      | 67      | 6       |

15.0 мкм,  $V = 4.4$ — $4.5$  %,  $f = 47.2$ — $47.4$  %. Субметацентрическая 9-я пара хромосом характеризуется соответственно следующими значениями:  $L^a = 11.0$ — $13.1$  мкм,  $U = 3.7$ — $3.9$  %,  $P = 36.1$ — $38.4$  %.

Группа 10—11 у декоративных форм (где эти хромосомы не идентифицируются) имеет параметры:  $L^a = 11.6$  мкм,  $U = 3.5$  %,  $f = 45.8$  %. У ели из пос. Козулька и г. Черногорска 10-я пара хромосом характеризуется следующими значениями:  $U = 10.3$ — $11.3$  мкм,  $U = 3.5$ — $3.6$  %,  $f = 42.2$ — $43.4$  %; 11-я пара хромосом у елей из этих популяций характеризуется  $L^a = 9.4$ — $10.3$  мкм,  $U = 3.2$  %,  $f = 43.9$ — $44.2$  %.

В некоторых случаях у декоративных форм и ели из пос. Козулька в 10-й и 11-й парах хромосом центромера была смещена — вместо метацентрического положения (40.1—50.0 %) она заняла субметацентрическое (34.1—40.0 %). То же самое отмечалось для ели сибирской и другими авторами (Круклис, 1971; Скупченко, 1975; Шершукова, 1978; Муратова, 1995б). Вероятно, такой разброс значений центромерного индекса обусловлен периферическими инверсиями в этих хромосомах. Такие структурные перестройки хромосом отмечены у лиственницы Гмелина (Муратова, 1994).

Хромосомы 12-й пары являются субметацентриками и имеют следующие параметры:  $U = 8.3$ — $9.9$  мкм,  $U = 2.8$ — $3.0$  %,  $f = 33.7$ — $34.8$  %. Добавочные хромосомы ели сибирской хорошо отличаются от хромосом основного набора, так как их длина составляет 25—30 % от длины средней А-хромосомы. В данном случае В-хромосомы по размеру не превышали 3.6 мкм. Согласно классификации для добавочных хромосом ели (Teoh, Rees, 1977), в рассматриваемых случаях В-хромосомы были двух морфологических типов: Vi — метацентрические и Vg — субметацентрические.

Vi-хромосомы имеют следующие параметры:  $Z$  = 3.4—3.6 мкм,  $V = 1.0$ — $1.3$  %,  $f = 44.7$ — $46.5$  %. Среди добавочных хромосом типа Vi самыми симметричными оказались В-хромосомы у ели из г. Черногорска. Добавочные хромосомы типа Vg имели следующие характеристики:  $L^a = 3.5$  мкм,  $U = 1.1$ — $1.2$  %,  $f = 33.2$ — $36.3$  %. В целом кариотипы ели из этих популяций по морфологии имеют сходные параметры. Наблюдалось различия по числу и локализации вторичных перетяжек, причем во всех случаях перетяжек было много. У ели козульской популяции и декоративных форм отмечены хромосомы, имеющие три перетяжки: две на одном плече ( $sc_1 = 38.3$  %,  $sc_2 = 71.8$  % и  $sc_3 = 52.9$  %,  $sc_2 = 68.9$  %) и одну — на другом ( $sc_3 = 64.3$





Рис. 1. Добавочные хромосомы (стрелки) в кариотипе ели сибирской.

*a* — добавочная хромосома ели сибирской из г. Черногорска ( $2n = 24 + 1B$ ); *б* — добавочная хромосома ели сибирской из пос. Тютет ( $2n = 24 + 1B$ ); *в* — две добавочные хромосомы у *f. lutescens* ( $2n = 24 + 1B$ ). Окраска ацетогематоксилином. Об. 90х, ок. 10х. Масштабная линейка — 5 мкм.

и  $sc_j = 57.5\%$ ). У этих же растений встречалось по одной паре хромосом с двумя перетяжками на одном плече, причем перетяжка  $SC_2$  имеет сходную локализацию ( $sci = 36.8\%$ ,  $sc_2 = 74.0\%$  и  $sci = 47.2\%$ ,  $sc_2 = 72.9\%$ ).

В фуппе хромосом 1—8, во всех трех популяциях отмечены хромосомы с перетяжками на обоих плечах. Локализация перетяжек составляет: у декоративных форм ели —  $sci = 46.7\%$ ,  $sc_2 = 61.1\%$ ; у ели из пос. Козулька —  $SG_1 = 57.1\%$ ,  $sc_2 = 72.2\%$ ; у ели из г. Черногорска —  $sci = 48.7\%$ ,  $SC_2 = 56.3\%$ . Субметацентрическая 9-я пара хромосом у ели из пос. Козулька и г. Черногорска также имеет перетяжку на двух плечах —  $sci = 49.2\%$ ,  $sc_2 = 54.5\%$  и  $sci = 46.0\%$ ,  $sc_2 = 60.9\%$  соответственно. У декоративных форм ели в 9-й паре хромосом постоянно наблюдалась перетяжка на длинном плече ( $sci = 48.8\%$ ) и в единичных случаях — на коротком ( $sc_2 = 57.3\%$ ).

В кариотипе декоративных форм ели отмечены три пары хромосом, имеющих одну вторичную перетяжку ( $sc$  соответственно составляет 69.4, 38.3 и 52.9%). У ели из пос. Козулька четыре пары хромосом содержали по одной перетяжке ( $sc = 37.8, 52.8, 70.6$  и  $56.5\%$ ). Ель из г. Черногорска также имела четыре пары хромосом с

одной перетяжкой, причем у двух пар хромосом локализация перетяжек одинаковая ( $sc = 39.5, 66.7$  и  $53.4\%$  — две пары).

У ели из пос. Козулька хромосомы 10-й пары имели по одной перетяжке на коротком плече. У ели из г. Черногорска в этой паре хромосом кроме постоянной перетяжки на коротком плече ( $sci = 60.9\%$ ) иногда наблюдалась перетяжка на длинном плече ( $sc_2 = 57.5\%$ ). В

АВВ



Рис. 2. Сравнительная идиограмма ели сибирской из трех популяций.

*A* — кариотип декоративных форм ели сибирской, *Б* — кариотип ели сибирской из пос. Козулька, *В* — кариотип ели сибирской из г. Черногорска; 1—12 — номера хромосом. Пробелом обозначены постоянные вторичные перетяжки, пунктиром — непостоянные. Масштабная линейка — 5 мкм.

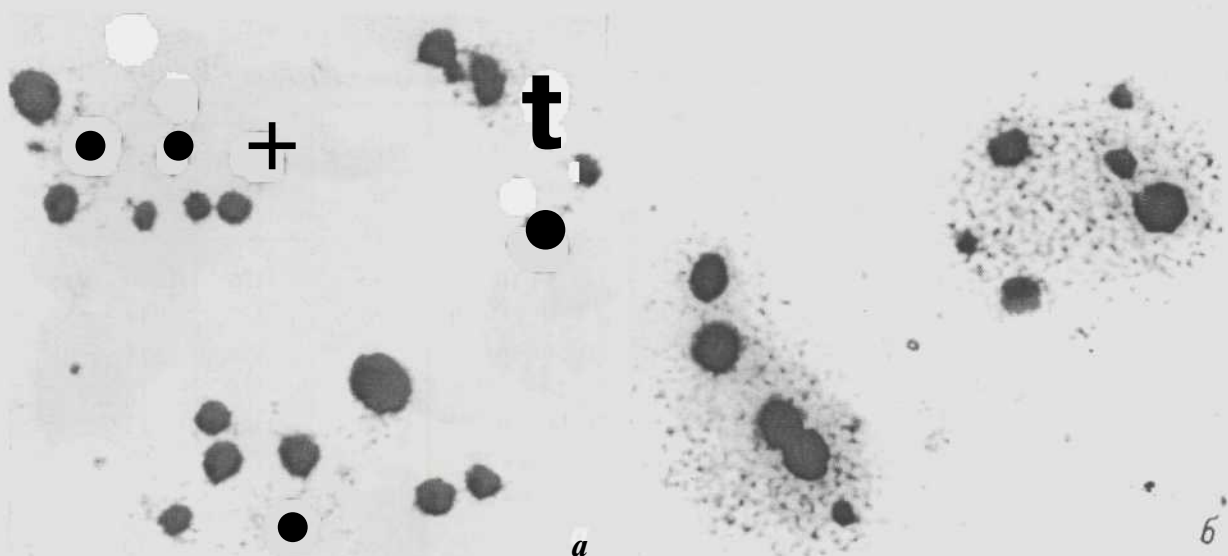


Рис. 3. Разное число ядрышек в интерфазных ядрах ели сибирской.

*a* — ядрышки ели из нос. Козулька, *б* — ядрышки плакучей декоративной формы ели сибирской. Окраска азотнокислым серебром. Об. 90х, ок. 10х.

группе 10–11 у декоративных форм также постоянно встречались перетяжки на коротком плече ( $sci = 56.9\%$ ) и редко — на длинном ( $SC2 = 57.3\%$ ). Результаты морфометрического анализа хромосом трех мест произрастаний ели сибирской представлены в виде сравнительной идиограммы (рис. 2).

В интерфазных ядрах ели сибирской из г. Черногорска встречается от 1 до 14 ядрышек (рис. 3). Максимальное число ядрышек (14) совпадает с количеством ядрышкообразующих хромосом (7 пар). У декоративных форм и у ели из пос. Козулька отмечены единичные случаи с 15 и 16 ядрышками. Этот факт объясняет присутствие в кариотипе 8 пар с вторичными перетяжками в этих популяциях.

Известно, что ядрышкообразующие, или нуклеоларные, районы хромосом отвечают за синтез рРНК (см. обзор: Челидзе, 1985). Методы гибридизации *in situ* и FISH подтвердили, что у представителей рода *Picea* в

районах вторичных перетяжек локализованы гены 18 и 25–26 S рРНК (Brown et al., 1993). Результаты показали, что среднее число ядрышек у растений с добавочными хромосомами больше, чем у растений без них.

Так, у дерева *f. lutescens* с двумя В-хромосомами максимальное число ядер содержало 7 ядрышек (среднее  $6.40 \pm 0.14$ ), у двух деревьев *f. seminskiensis* с 1 В-хромосомой — 6 (среднее  $6.30 \pm 0.11$ ) и 7 ( $6.90 \pm 0.09$ ), а у елей без добавочных хромосом в материнском кариотипе наибольшее число ядер имело 5–6 ядрышек ( $5.20 \pm 0.12$  и  $5.90 \pm 0.16$ ).

При окрашивании азотнокислым серебром на добавочных хромосомах были выявлены яркие блоки, что дает возможность предположить присутствие в них ядрышковых организаторов (рис. 4).

Таким образом, В-хромосомы, по-видимому, являются ядрышкообразующими. Вполне вероятно, что они функционально активны и, подобно нуклеоларным А-хромосомам, имеют определенное значение в регуляции биосинтетических процессов клетки.

Таблица 2

Наследование добавочных хромосом у декоративных форм ели сибирской

| Декоративная форма ели сибирской | Номер дерева | Число перетяжек | Кариотип (2n) | Частота кариотипов в потомстве (2n), % |         |         |
|----------------------------------|--------------|-----------------|---------------|--|---------|---------|
|                                  |              |                 |               | 24                                     | 24 + 1B | 24 + 2B |
| <i>f. densifolia</i>             | 11           | 60              | 24            | 63                                     | 37      | 0       |
|                                  | 12           | 62              | 24            | 54                                     | 43      | 3       |
| <i>f. lucifera</i>               | 13           | 45              | 24            | 75                                     | 25      | 0       |
| <i>f. pendula</i>                | 14           | 30              | 24            | 100                                    | 0       | 0       |
| <i>f. seminskiensis</i>          | 9            | 40              | 24 + 1B       | 8                                      | 86      | 6       |
|                                  | 10           | 45              | 24 + 1B       | 3                                      | 94      | 3       |
| <i>f. lutescens</i>              | 4            | 30              | 24 + 2B       | 0                                      | 9       | 91      |

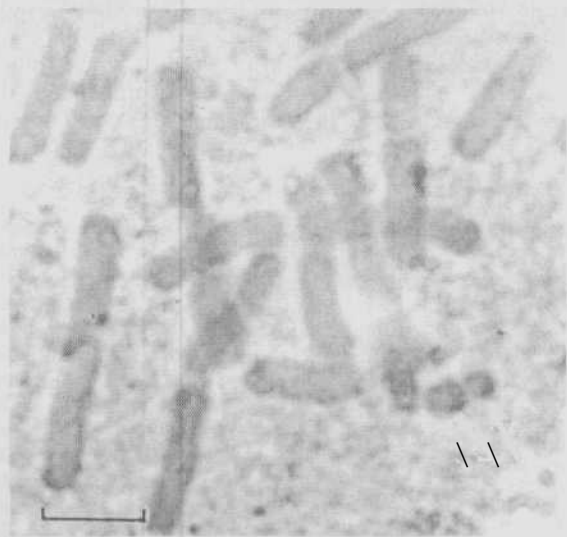


Рис. 4. Ядрышковые организаторы (стрелки) В-хромосомы у *f. seminskiensis*.

Окраска азотнокислым серебром. Об. 90х, ок. 10х. Масштабная линейка — 5 мкм.



Таблица 3

## Анализ анафаз и ранних телофаз декоративных форм ели сибирской

| Декоративная форма ели сибирской | Номер растения | Кариотип материнского растения (2n) | Кариотипы потомства (2n) | Изучено проростков | Изучено клеток | Доля клеток с нарушениями, % |
|----------------------------------|----------------|-------------------------------------|--------------------------|--------------------|----------------|------------------------------|
| f. densifolia                    | 11             | 24                                  | 24; 24+ 1В               | 85                 | 1176           | 10                           |
|                                  | 12             | 24                                  | 24; 24+ 1В; 24+ 2В       | 65                 | 327            | 14                           |
| f. lucifera                      | 13             | 24                                  | 24; 24+ 1В               | 50                 | 394            | 14                           |
| f. pendula                       | 14             | 24                                  | 24                       | 50                 | 516            | 12                           |
| f. seminskiensis                 | 9              | 24+ 1В                              | 24; 24+ 1В               | 50                 | 352            | 17                           |
|                                  | 10             | 24+ 1В                              | 24+ 1В; 24+ 2В           | 66                 | 754            | 17                           |
| f. lutescens                     | 4              | 24+ 2В                              | 24+ 1В; 24+ 2В           | 71                 | 989            | 23                           |

Представлялось интересным определить частоту встречаемости В-хромосом в семенном потомстве с известными кариотипами материнского растения. В табл. 2 приводятся результаты изучения потомства от свободного опыления декоративных форм ели сибирской с разным числом добавочных хромосом. Установлено, что у потомства преобладает кариотип материнского растения. Например, у *f. lutescens* в материнском кариотипе имеются 2 добавочные хромосомы и в потомстве более 90 % проростков содержат по 2 В-хромосомы. У этой формы 1 добавочная хромосома всегда метацентрическая, а вторая — субметацентрическая. У двух растений *f. seminskiensis*, имеющих в материнском кариотипе 1 субметацентрическую В-хромосому, в потомстве наблюдалось преобладание такого цитотипа. Декоративные формы, в кариотипах которых В-хромосом не содержится, имели в потомстве сравнительно большую долю проростков с В-хромосомами. Такой результат можно объяснить тем, что при свободном опылении участвовало большое количество пыльцевых зерен, содержащих В-хромосомы.

Результаты проведенного исследования показали, что у ели сибирской добавочные хромосомы передаются преимущественно от материнского растения, хотя имеет место и передача по мужской линии. Этот факт показывает, что в популяциях поддерживается оптимальная частота В-хромосом. Имеются данные о том, что растения, содер-

жащие более двух добавочных хромосом, имеют более низкую фертильность пыльцы и меньшее количество зажившихся семян (Круклис, 1971, 1978; Брока, 1990).

В-хромосомы оказывают влияние на функционирование всего генома. Они затрагивают многие фундаментальные процессы, в том числе и клеточные деления (см. обзор: Прокофьева-Бельговская, 1986). В этой связи проведено изучение митоза у декоративных форм ели с разным числом добавочных хромосом (табл. 3). При исследовании выявлен ряд нарушений этого процесса: отставание хромосом, трехполюсное расхождение, хаотическое расхождение, мосты, фрагменты и др. (рис. 5). Оказалось, что доля клеток с нарушениями на стадиях анафазы и ранней телофазы выше у форм с добавочными хромосомами. Хромосомные и хроматидные мосты, фрагменты относятся к патологиям митоза, связанным с нарушениями синтеза ДНК и РНК, разрывом молекулы ДНК. Другие аномалии митоза (отставание, неправильное расхождение, выбросы за пределы метафазной пластинки) могут быть результатом аномалии центрального участка или нарушения функции сократительных белков акромаминового веретена (Алов, 1972). Обращает на себя внимание тот факт, что добавочные хромосомы отходили к полюсам первыми (рис. 6).

Все имеющиеся в литературе данные о влиянии В-хромосом на растительный организм противоречивы (см. обзор: Мошкович, 1979). Предполагается, что рас-



Рис. 5. Нарушения в митозе.

а — трехполюсное расхождение хромосом у *f. seminskiensis* № 10; б — мост у *f. densifolia* № 11. Окраска ацетогематоксилином. Об. 90х, ок. 10х. Масштабная линейка — 5 мкм.

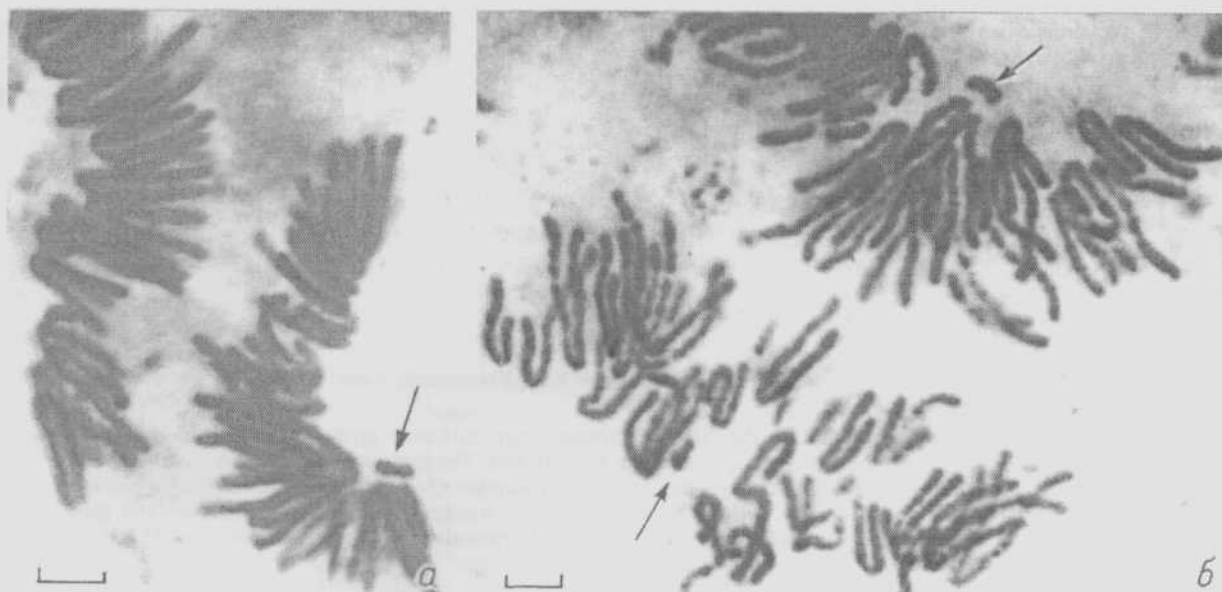


Рис. 6. Добавочные хромосомы (стрелки) в митозе.

*a* — *f. seminskiensis* № 9, *b* — *f. densifolia* № 11. Окраска ацетогематоксилином. Об. 90х, ок. Юх. Масштабная линейка — 5 мкм.

тения с добавочными хромосомами являются более полиморфными и приспособленными к условиям среды. Многие исследователи отмечают связь встречаемости В-хромосом с экстремальными условиями произрастания (см.: обзор: Муратова, 2000). Считается, что закрепление В-хромосом в кариотипе связано с необходимостью расширить лабильную систему генома для повышения адаптационных возможностей организма (см.: обзор: Прокофьева-Бельговская, 1986). Однако в данном случае установлено, что у растений с добавочными хромосомами больше нарушений в митозе. Для более подробного изучения В-хромосом ели сибирской требуются дальнейшие исследования.

Автор выражает искреннюю благодарность зав. лабораторией лесной генетики и селекции Е. Н. Муратовой за помощь в работе и ценные замечания при подготовке рукописи к печати, а также Р. И. Лоскутову за любезное разрешение использовать коллекционные формы ели для исследований и за помощь в их определении.

#### Список литературы

- Алов И. А. 1972. Цитофизиология и патология митоза. М.: Медицина. 263 с.
- Бобров Е. Г. 1978. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. 188 с.
- Брока М. В. 1990. В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. В кн.: Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига: Зинатне. 105—118.
- Круклис М. В. 1971. Кариологические особенности *Picea obovata*. Лесоведение. 2 : 76—84.
- Круклис М. В. 1978. Цитологическое изучение В-хромосом ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). В кн.: Лесоселекционные исследования. Рига. 15—18.
- Лоскутов Р. И. 1991. Интродукция декоративных древесных растений в южной части Средней Сибири. Красноярск: ИП и Д СО РАН. 189 с.
- Медведева Н. С., Муратова Е. Н. 1989. Особенности ядрышкообразующих хромосом ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Ред. журн. «Цитология и генетика». Киев. 11с. — Деп. в ВИНТИ 11.09.89. № 5740-13.89.
- Муратова Е. Н. 1994. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. Цитология и генетика. 28(4) : 14—22.
- Муратова Е. Н. 1995а. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных. Бот. журн. 80(2) : 82—86.
- Муратова Е. Н. 1995б. Кариосистематика семейства Pinaceae Lindl Сибири и Дальнего Востока: Автореф. докт. дис. Новосибирск. 32 с.
- Муратова Е. Н. 2000. В-хромосомы голосеменных. Успехи соврем. биол. 120(5): 452—465.
- Прав дин Л. Ф., Бударегин В. А., Круклис М. В., Шершуква О. П. 1972. Методика кариологического изучения хвойных пород. Лесоведение. 2 : 67—75.
- Прокофьева-Бельговская А. А. 1986. Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука. 431 с.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. 2000. Кариологические особенности видов хвойных на болотах и суходолах Западной Сибири. Kyulovia. 2(1): 73—80.
- Скупченко Л. А. 1975. Кариотип ели сибирской на севере Коми АССР. Лесоведение. 2 : 70—74.
- Фарукишина Г. Г. 1997. Хромосомный полиморфизм лиственницы Сукачева и ели сибирской на Южном Урале. В кн.: Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции. Томск. 58—59.
- Фарукишина Г. Г., Путенихин В. П., Бахтиярова Р. М. 1997. Кариотипическая изменчивость ели сибирской на Южном Урале. Лесоведение. 2 : 78—83.
- Челидзе П. В. 1985. Ультраструктура и функции ядрышка интерфазной клетки. Тбилиси.: Мецниереба. 118 с.
- Шершуква О. П. 1978. Кариотип ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. популяции Алтая. В кн.: Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука. 82—86.
- Brown C. R., Amarasinghe V., Kiss C, Carlson J. E. 1993. Preliminary karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in white spruce using fluorescence *in situ* hybridization. Genome. 36:310—316.
- Moir R. B., Fox D. P. 1972. Supernumerary chromosomes in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. Silvae genetica. 21 : 182—185.
- Muratova E. N. 1997. Studies on nucleolar chromosomes in representatives of Pinaceae Lindl. In: Cytogenetic studies of forest trees and shrub species. Zagreb. 45—72.

Muratova E. N., Sedelnikova T. S. 2000. Karyotypic variability and anomalies in populations of conifers from Siberia and the far east. In: Cytogenetic studies of forest trees and shrubs — review, present status, and outlook on the future. Cytogenetics Working Party, Graz. Zvolen, Arbora Publishers. 129—141.

Teoh S., Rees F. R. S. 1977. B-chromosomes in White spruce. Proc. R. Soc. 198 : 325—344.

Поступила 3 VII 2001

KARYOLOGICAL FEATURES OF THE SIBERIAN SPRUCE (*PICEA OBOVATA* LEDEB.)  
FROM DIFFERENT PROVENANCES

O. S. Vladimirova

The V. N. Sukachev Institute of Forest, of the Siberian Branch RAS, Krasnoyarsk; e-mail: Institute@forest.akadem.ru

Results of karyological study of the Siberian spruce from different provenances are presented. A comparative idiogram for the Siberian spruce from Krasnoyarsk Territory and the Khakass Autonomous Region was constructed. In addition to the typical chromosome number ( $2n = 24$ ), the Siberian spruce has one or two B-chromosomes ( $2n = 24 + 1B$ ;  $2n = 24 + 2B$ ). Hereditary transmission of B-chromosomes and their behaviour in mitosis have been studied. It is supposed that B-chromosomes of the Siberian spruce have a nucleolar-organizing ability.