

## ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ХЕМОСИСТЕМАТИКА

УДК 576.316.7:582.475.2

Т.В. Карпюк  
Е.Н. Муратова

T. Karpuyk  
E. Muratova

КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЕЛИ МЕЙЕРА (*PICEA MEYERI* REHD. ET WILS.)

KARYOLOGICAL ANALYSIS OF *PICEA MEYERI* REHD. ET WILS.

Изучен кариотип *Picea meyeri* из провинции Шаньси Китая. Представлены результаты морфометрического анализа хромосом, числа ядрышек в интерфазных ядрах и добавочных хромосом. Диплоидный набор ели Мейера состоит из 10 пар метацентрических хромосом и 2 пар субметацентрических хромосом. В кариотипе имеется пять пар хромосом с постоянными вторичными перетяжками; у одной из них перетяжки на обоих плечах. В интерфазных ядрах ели Мейера имеется от 1 до 12 ядрышек. Отмечены отдельные случаи периферической инверсии. У данного вида обнаружены 1–3 добавочные хромосомы ( $2n=24+1-3B$ ).

Ель Мейера – *Picea meyeri* Rehd. et Wils. относится к серии *Asperatae* секции *Picea* (Бобров, 1971). Данный вид распространен в провинции Шаньси Китая. Данные о кариотипе *P. meyeri* до настоящего времени ограничивались определением числа хромосом, морфология хромосом ранее не изучалась (Pan et al., 1982; Liu, Li, 1985; Lai et al., 1986; Ge et al., 1987). В настоящем сообщении приводятся результаты изучения кариотипа ели Мейера.

**Материал и методика.** Материалом для исследований послужили семена ели Мейера, собранные в провинции Шаньси Китая (окр. г. Сиань). Семена ели, предварительно очищенные от крылаток, высеивались 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. Кариологический анализ проводился на давленных препаратах по общепринятым для хвойных методикам (Правдин и др., 1972; Муратова, 1995а, б).

Предобработку производили 1% раствором колхицина в течение 4–6 часов. Затем материал фиксировали уксуснокислым этанолом (1 : 3). Перед окрашиванием проростки протравливали 4% железоммонийными квасцами в течение

ние 20 минут. Окрашивание производили 1% ацетогематоксилином в течение 12–24 ч при комнатной температуре. Затем отрезали кончик корня длиной 1.5–2.0 мм, помещали в каплю насыщенного раствора хлоралгидрата и готовили давленные препараты. Ядрышки окрашивали 30–70% азотнокислым серебром при температуре 40–60°C в течение 2–5 часов (Муратова, 1995б). Для усиления контраста материал раздавливали в капле 2% ацетокармина.

Приготовленные препараты просматривали с помощью микроскопа МБИ-6. Для морфометрического анализа использовались фотографии 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 ( $\Sigma L^a$ , мкм – сумма абсолютных длин всех хромосом данной пластинки); относительную длину ( $L^r, \%$  – 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). Классификацию хромосом по центромерному индексу производили в соответствии с рекомендациями В.Г. Грифа и Н.Д. Агаповой (1986).

**Результаты и обсуждение.** При проведении исследования установлено, что в диплоидном наборе ели Мейера из провинции Шаньси содержалось, кроме хромосом основного набора (А-хромосом), до 3 добавочных, или В-хромосом ( $2n=24+1-3В$ ). В 40% изученных проростков имелось 24 хромосомы (рис. 1), в 37.2% – 24+1В (рис. 2а, б), в 11.4% – 24+2В, и в таком же числе клеток (11.4%) – 24+3В (рис. 3а, б). Ранее в литературе имелись сведения о наличии в кариотипе только 2 добавочных хромосом (Liu, Li, 1985; Lai et al., 1986; Ge et al., 1987). При проведении настоящего исследования впервые для этого вида найдено 3 В-хромосомы. Согласно литературным данным, в некоторых популяциях кариотип ели Мейера представлен только А-хромосомами (Pan et al., 1982).

Для проведения детального хромосомного анализа было изучено 15 метафазных пластинок *P. meyeri*. Суммарная длина хромосом диплоидного набора варьировала от 253.0 до 419.5 мкм; коэффициент вариации – 14.3%. Для построения поликариограммы использовалось 10 пластинок, отобранных в интервале спирализации  $\Sigma L^a=290.0-370.0$  мкм (рис. 4). Средняя длина хромосом диплоидного набора в интервале 290.0–370.0 мкм составляет  $332.2 \pm 8.53$  мкм. На поликариограмме *P. meyeri* (рис. 5) длинные равноплечие хромосомы I–VIII пар не идентифицируются и образуют одну группу с близкими параметрами:  $L^a=12.0-20.5$  мкм,  $L^r=3.7-6.0\%$ ,  $I^c=34.3-49.9\%$ . Области точек, соответствующие IX, X–XI и XII парам хромосом, выделяются на поликариограмме отдельно. Параметры этих хромосом следующие: IX пара –  $L^a=9.9-13.7$  мкм;  $L^r=3.2-4.1\%$ ;  $I^c=33.7-42.3\%$ ; X–XI пары –  $L^a=7.5-14.0$  мкм;  $L^r=2.4-4.2\%$ ;  $I^c=37.3-49.8\%$ ; XII пара –  $L^a=7.9-10.6$  мкм;  $L^r=2.6-3.2\%$ ;  $I^c=29.9-38.5\%$ . Добавочные хромосомы представлены на поликариограмме отдельно ( $L^a=4.2-5.6$  мкм;  $L^r=1.2-1.6\%$ ;  $I^c=41.9-49.0\%$ ).

На основании морфометрического анализа хромосомы I–VIII и X–XI групп отнесены к типу метацентрических, IX и XII – субметацентрических. Между выделенными группами хромосом по всем изучаемым параметрам (абсолютной и относительной длинам, центромерному индексу) различия достоверны. Коэффициенты вариации хромосомных показателей соответствуют очень низкому и низкому уровням изменчивости. Полученные данные по выделенным морфологическим типам хромосом сходны с результатами иссле-



Рис. 1. Метафазная пластинка *P. meyeri* ( $2n=24$ ). Окраска ацетогематоксилином. Об. 90х, ок. 10х. Масштабная линейка 5 мкм.

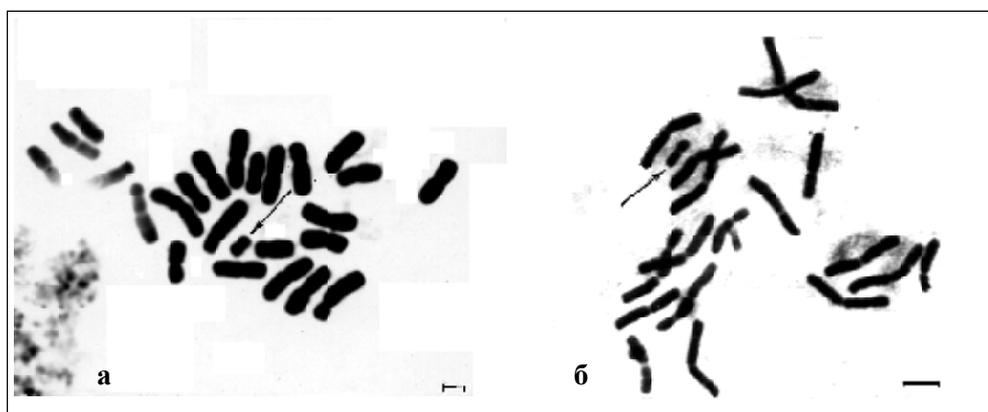


Рис. 2а-б. В-хромосома (отмечена стрелкой) в метафазной пластинке *P. meyeri*

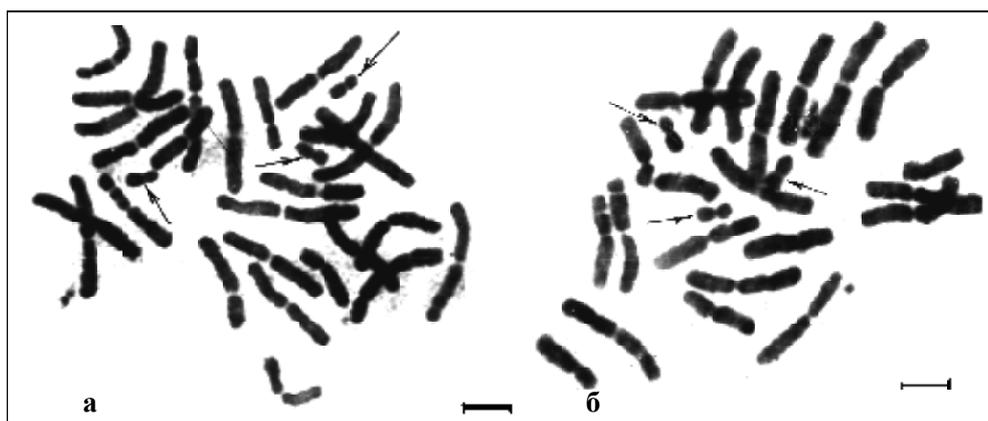


Рис. 3а-б. В-хромосомы (отмечены стрелкой) в метафазной пластинке *P. meyeri* ( $2n=24+3B$ ). Окраска ацетогематоксилином. Об. 90х, ок. 10х. Масштабная линейка 5 мкм.

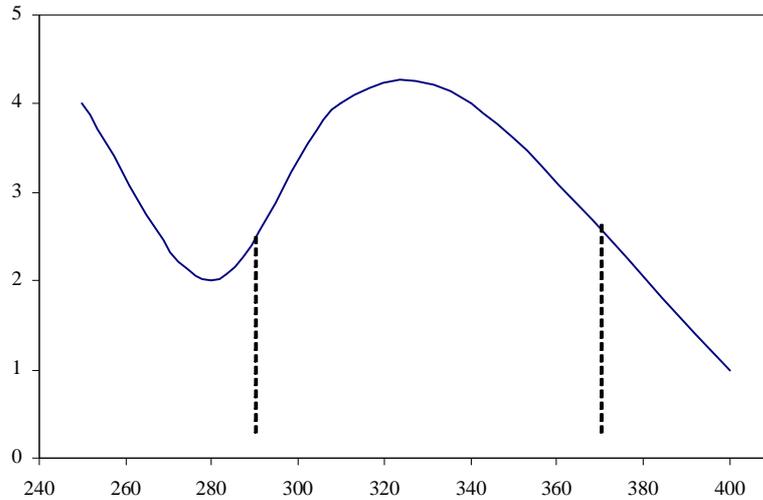


Рис. 4. Вариация степени спирализации хромосом ели Мейера. По оси абсцисс – общая длина диплоидного набора ( $SL^a$ ), мкм; по оси ординат – число метафазных пластинок ( $n$ ). Штриховой линией ограничен интервал отобранных пластинок.

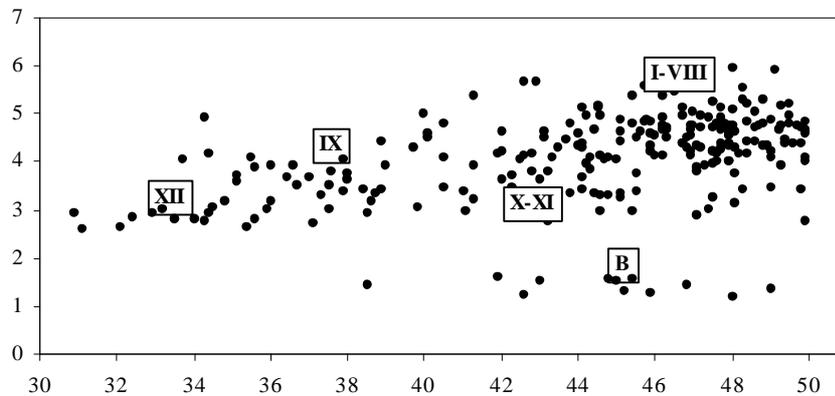


Рис. 5. Поликариограмма ели Мейера. По оси абсцисс – центромерный индекс ( $I^c$ ), %; по оси ординат – относительная длина ( $L^r$ ), %. I–VIII, IX, X–XI, XII – номера хромосом.

дований других видов ели – *P. obovata*, *P. schrenkiana*, *P. koraiensis*, *P. ajanensis*, *P. glehnii* (Круклис, 1971; Шершукова, 1976, 1978; Бударагин, 1980; Liu, Li, 1985; Hizume, 1988; Медведева, Муратова, 1989; Гамаева, 1992а, б; Муратова, 1995а; Муратова, Владимирова, 2001; Владимирова, 2002). Добавочные хромосомы ели Мейера также относятся к двум морфологическим типам: мета- и субметацентрическим.

Характерной чертой структуры хромосом хвойных является наличие вторичных перетяжек (Круклис, 1971; Медведева, Муратова, 1989; Муратова, 1994, 1995а; Седельникова и др., 2004 и др.). Вторичные перетяжки рассматриваются как дополнительные маркеры, позволяющие идентифицировать отдельные пары хромосом в кариотипе, что связано с большим сходством в морфологии и

трудностями в процессе подбора гомологичных пар. Они просматриваются как неокрашенные участки хромосом, варьирующие по ширине. У представителей рода *Picea* вторичные перетяжки локализованы преимущественно в трех районах: проксимальном, медиальном и дистальном (Круклис, 1971; Шершуква, 1976, 1978; Бударягин, 1980; Ильченко, Гамаева, 1991; Гамаева, 1992а, б; Владимиров, 2002; Муратова, 2003; Карпюк, 2004а, б; Седельникова и др., 2004). Значительный интерес представляет полиморфизм вторичных перетяжек.

В кариотипе *P. meyeri* вторичные перетяжки имеются в четырех парах хромосом. Самая длинная хромосома набора (I пара) имеет перетяжку в дистальном ( $sc=65.3\%$ ) районе на длинном плече. Две пары хромосом (II и III) имеют перетяжку одинаковой локализации на длинном плече в медиальном ( $sc=52.6\%$ ) районе. Перетяжку в проксимальном районе на коротком плече ( $sc=40.2\%$ ) и в средней части длинного плеча ( $sc=57.6\%$ ) имеет IV пара хромосом. Четыре пары хромосом группы I–VIII не содержат вторичных перетяжек. В соответствии со своей длиной по средним параметрам они занимают V–VIII места. Вторичная перетяжка имеется в медиальном районе ( $sc=58.3\%$ ) короткого плеча X пары, по остальным параметрам эта пара хромосом не отличается от XI пары. На IX и XII парах, а также на добавочных хромосомах вторичных перетяжек отмечено не было. Морфометрические параметры хромосом и характеристика вторичных перетяжек *P. meyeri* представлены в табл. 1.

Вторичные перетяжки характеризуются большой изменчивостью по фенотипу и частоте встречаемости. Наибольшее число хромосом с вторичными перетяжками, которое может наблюдаться у данного вида одновременно – 6; чаще всего встречаются пластинки, содержащие 3–4 и 6 хромосом с вторичными перетяжками (рис. 6). Среднее число вторичных перетяжек на метафазную пластинку составляет  $3.7\pm 0.48$ . Вторичные перетяжки в I–VIII группе содержат 19.6% всех изученных хромосом; в X–XI паре этот показатель составляет 8.3%.

Таблица 1

Морфометрические параметры хромосом ели Мейера

Номера пар	Абсолютная длина ( $L^a$ ), мкм		Относительная длина ( $L^l$ ), %		Центромерный индекс ( $I^c$ ), %		Локализация вторичной перетяжки ( $sc$ ), %	
	$M\pm m$	$Cv, \%$	$M\pm m$	$Cv, \%$	$M\pm m$	$Cv, \%$	$M\pm m$	$Cv, \%$
I	15,3±0,15	12,5	4,6±0,04	10,0	46,3±0,23	6,3	65,3±2,64	10,7
II-III	15,3±0,15	12,5	4,6±0,04	10,0	46,3±0,23	6,3	52,6±0,84	9,5
IV	15,3±0,15	12,5	4,6±0,04	10,0	46,3±0,23	6,3	40,2±4,18	23,3
							57,6±0,70	13,3
V-VIII	15,3±0,15	12,5	4,6±0,04	10,0	46,3±0,23	6,3	-	-
IX	12,3±0,23	8,3	3,7±0,05	6,5	37,5±0,52	6,1	-	-
X	11,1±0,22	12,3	3,4±0,06	11,3	44,1±0,48	6,8	58,3±1,08	4,13
XI	11,1±0,22	12,3	3,4±0,06	11,3	44,1±0,48	6,8	-	-
XII	9,6±0,17	8,1	2,9±0,04	5,5	34,2±0,51	6,6	-	-
B	4,9±0,12	8,0	1,4±0,05	10,5	45,2±0,66	4,8	-	-

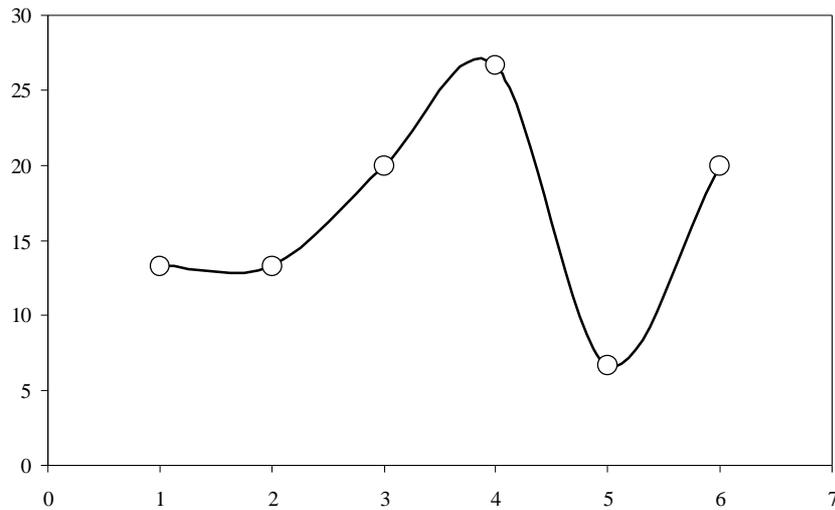


Рис. 6. Частота встречаемости хромосом с вторичными перетяжками у ели Мейера из Китая. По оси абсцисс – число хромосом с вторичными перетяжками (n); по оси ординат – число клеток, %.

Вторичные перетяжки являются очень важными в функциональном отношении структурами: у большинства эукариот они являются ядрышкообразующими (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; Владимирова, 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, 1998; 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 Мейера было проанализировано 523 интерфазных ядра, в которых наблюдалось от 1 до 12 ядрышек (рис. 7а-г). Среднее число ядрышек ( $4.5 \pm 0.07$ ) согласуется с количеством более регулярных вторичных перетяжек. Связь ядрышек с районами вторичных перетяжек профазных хромосом ели Мейера представлена на рис. 8. Идиограмма *P. meyeri* построена по средним данным абсо-

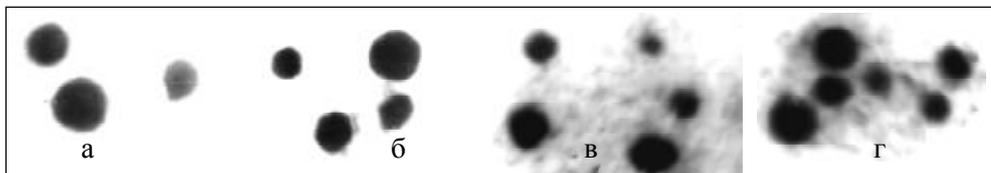


Рис. 7а-г. Разное число ядрышек в интерфазных ядрах ели Мейера. Окраска азотнокислым серебром. Об. 90х, ок. 10х.

лутной длины и центромерного индекса с учетом выделенных на поликариограмме групп хромосом и распределения вторичных перетяжек (рис. 9). Хромосомы на идиограмме располагаются в порядке уменьшения длины. Номера хромосомам даны с 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.

У ели Мейера в нескольких случаях отмечены изменения морфологии хромосом, свидетельствующие о вероятных перичентрических инверсиях. Данный тип хромосомных перестроек затрагивал I–VIII и X–XI группы хромосом, а в единичных случаях и IX пару. В группе I–VIII центромерный индекс некоторых хромосом принимал значения 32.3–39.7%; в IX паре 42.3–42.4%; в группе X–XI варьировал от 37.3 до 38.9%. У хвойных перичентрическая инверсия впервые описана Е.Н. Муратовой (1994) у лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* Rupr.).



Рис. 8. Связь ядрышек с районами вторичных перетяжек профазных хромосом ели Мейера. Окраска ацетогематоксилином. Об. 90х, ок. 10х.

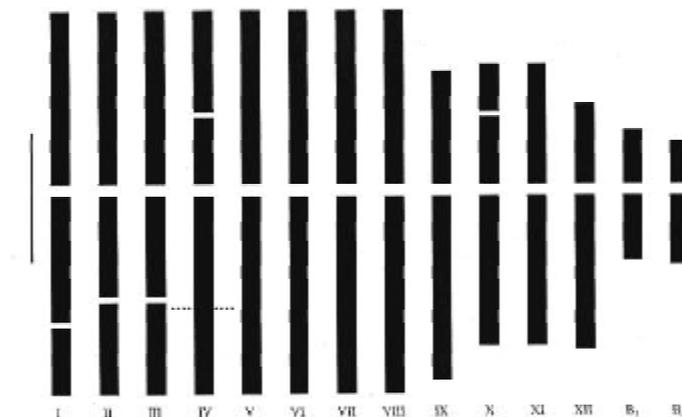


Рис. 9. Идиограмма ели Мейера. (Китай, провинция Шаньси, окр. г. Сиань). I–XII, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> – номера хромосом. Масштабная линейка – 5 мкм.

Такой тип хромосомной аномалии недавно найден у *Abies sibirica* (Седельникова, Пименов, 2003). У некоторых видов хвойных (*Pinus pumila*, *P. funebris*, *Abies gracilis*, *P. microsperma*) предполагается наличие перичентрических инверсий, т. к. авторы, изучающие их кариотипы, отмечали изменение положения центромеры у некоторых хромосом (Ильченко, Гурзенков, 1974; Ильченко и др., 1978). Случаи перичентрической инверсии зарегистрированы также у других видов ели: *P. obovata*, *P. ajanensis*, *P. jezoensis*, *P. koraiensis*, *P. schrenkiana*, *P. glehnii* (Владимирова, 2002, Карпюк, 2004а, б). Возможно, перичентрическая инверсия получит дальнейшее распространение в роде *Picea* и явится причиной полиморфизма морфологических групп хромосом даже в пределах вида.

В кариотипе *P. meyeri*, кроме перичентрической инверсии, из хромосомных аномалий были отмечены единичные 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). Частота встречаемости клеток с таким типом структурных перестроек не превышала 1%, что свидетельствует о спонтанном характере мутагенеза.

В азиатской части ареала *Picea*, кроме ели Мейера, произрастают другие виды: ель Шренка (*P. schrenkiana*), ель сибирская (*P. obovata*), ель аянская (*P. ajanensis*), ель корейская (*P. koraiensis*), ель иезская (*P. jezoensis*), ель Глена (*P. glehnii*) и др. Эти виды являются диплоидами с основным числом хромосом  $x=12$  и содержат в кариотипе 24 хромосомы (Круклис, 1971; Шершукова, 1976, 1978; Бударягин, 1980; Liu, Li, 1985; Hizume, 1988; Медведева, Муратова, 1989; Hizume et al., 1988, 1989; Ильченко, Гамаева, 1991; Гамаева, 1992а, б; Муратова, 1995а, 2003; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2001, 2002; Карпюк, 2004а, б; Седельникова и др., 2004). Сравнительный кариологический анализ разных видов показал, что их кариотипы сходны по основным морфологическим типам хромосом.

Кариотипы видов ели различаются по длине отдельных пар хромосом и общей длине диплоидного набора, а также по числу нуклеолярных районов, по особенностям их локализации на хромосомах, по числу ядрышек в интерфазных ядрах. Морфологические группы хромосом могут служить стабильными индикаторами представителей рода *Picea*.

Кроме постоянных, или А-хромосом, у вышеперечисленных видов (кроме ели корейской), имеются В-хромосомы; встречаемость которых характеризуется межпопуляционной изменчивостью (Круклис, 1971; Шершукова, 1978; Брока, 1990; Муратова, 1995а, 2000, 2003; Муратова и др., 2001, 2002; Владимирова, 2002; Карпюк, 2004а, б).

Среди всех голосеменных растений В-хромосомы наибольшее распространение получили у видов рода *Picea*. К настоящему времени они уже найдены у 14 видов ели и одного межвидового гибрида (Круклис 1971; Moir, Fox, 1972; Teoh, Rees, 1977; Шершукова, 1978; Liu, Li, 1985; Lai et al., 1986; Hizume, 1988; Hizume et al., 1988, 1989; Брока, 1990; Гамаева, 1992а; Shi, Wang, 1994; Фарукши-

на и др., 1997; Владимирова, 2002; Муратова, 2000; Седельникова и др., 2004; Муратова, Владимирова, 2001; Муратова и др., 2001, 2002).

По морфологии В-хромосомы ели были классифицированы на два типа:  $V_1$  – метацентрические и  $V_2$  – субметацентрические (Teoh, Rees, 1977; Hizume et al., 1989). Первый тип В-хромосом встречается у трех видов ели, второй – только у одного. Большинство же изученных видов имеют оба типа В-хромосом. Предполагается, что субметацентрические В-хромосомы могли произойти от метацентрических в результате перичентрической инверсии (Teoh, Rees, 1977). Новые варианты В-хромосом недавно были обнаружены при изучении ели Глена из Японии (Муратова, Владимирова, 2001). У этого вида встречается пять различных морфологических типов В-хромосом. Возможно эти типы добавочных хромосом имеют более позднее происхождение.

Анализ встречаемости В-хромосом у представителей разных серий показывает, что их наличие не связано с систематическим положением видов. Установлено, что повышенная встречаемость В-хромосом характерна для городских и интродуцированных насаждений (Владимирова, 2002). Имеются также данные, что добавочные хромосомы играют определенную роль в эволюции и адаптации древесных растений (Муратова, 2000; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2001, 2002). Таким образом, сравнительный анализ кариотипов разных видов ели подтверждает, что нуклеолярный полиморфизм и наличие В-хромосом являются основными путями возникновения кариотипического разнообразия в роде *Picea*.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ОБН РАН (госконтракт по теме “Биоресурсы”, программа “Динамика генофондов”).

Авторы благодарят к.б.н. С.Н. Горошкевича (Томск) за любезно предоставленные семена ели Мейера из Китая.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е.Г.** История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости сист. высш. раст., 1971. – Вып. 7. – С. 5–40.
- Брока М.В.** В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. – Рига: Зинатне, 1990. – С. 105–118.
- Бударагин В.А.** Кариотипы основных хвойных видов Казахстана // Тр. КазНИИЛХа. Защитное лесоразведение и вопросы селекции в Северном Казахстане. – Алма-Ата: Кайнар, 1980. – Т. 2. – С. 116–122.
- Владимирова О.С.** Кариологические особенности ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. из разных мест произрастания // Цитология, 2002. – Т. 44, № 7. – С. 712–718.
- Гамаева С.В.** Добавочные хромосомы в кариотипе ели аянской *Picea ajanensis* Fisch. ex Carst. // Использование и восстан. лесов Дальнего Востока. – Уссурийск, 1992а. – С. 44–48.
- Гамаева С.В.** Кариологическое исследование ели корейской *Picea koraiensis* Nakai популяции юга Приморского края // Использование и восстан. лесов Дальнего Востока. – Уссурийск, 1992б. – С. 48–59.

**Гриф В.Г., Агапова Н.Д.** К методике описания кариотипов растений // Бот. журн., 1986. – Т. 71, №4. – С. 550–553.

**Ильченко Т.П., Гамаева С.В.** Кариологические исследования ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) южно-сахалинской популяции // Охрана, учет и восстановление лесов Дальнего Востока. – Уссурийск, 1991. – С. 21–30.

**Ильченко Т.П., Гурзенков Н.Н.** Исследование кариотипа *Abies gracilis* Kom. // Биологические проблемы севера: Тез. докл. 6-го Всес. симпоз. – Якутск, 1974. – Вып. 5. – С. 43–46.

**Ильченко Т.П., Лауве Л.С., Урусов В.М.** Изменчивость сосны погребальной в Приморье в связи с особенностями климата // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. – Владивосток, 1978. – С. 28–44.

**Карпюк Т. В.** Кариология рода *Picea* A. Dietr. в азиатской части ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск, 2004а. – 16 с.

**Карпюк Т.В.** Кариологическое изучение дальневосточных видов ели // Исследования компонентов лесных экосистем Сибири. Вып. 5. Материалы конф. мол. уч., посв. 60-летию Ин-та леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. – Красноярск, 2004б. – С. 26–29.

**Кикнадзе И.И.** Функциональная организация хромосом. – Л.: Наука, 1972. – 211 с.

**Круклис М.В.** Кариологические особенности *Picea obovata* // Лесоведение, 1971. – № 2. – С. 75–84.

**Медведева Н.С., Муратова Е.Н.** Особенности ядрышкообразующих хромосом ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). – Ред. ж. «Цитология и генетика». – Киев, 1989. – 11 с. – Деп. в ВИНТИ 11. 09. 89 г.

**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 // Бот. журн., 1995б. – Т. 80, № 2. – С. 82–86.

**Муратова Е.Н.** В-хромосомы голосеменных // Успехи соврем. 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.

**Муратова Е.Н., Владимирова О.С.** Добавочные хромосомы у *Picea glehnii* (Pinaceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 5. – С. 125–130.

**Муратова Е.Н., Владимирова О.С., Карпюк Т.В.** Добавочные хромосомы у сибирских и дальневосточных видов ели // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Матер. межд. конф. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – С. 254–257.

**Муратова Е.Н., Владимирова О.С., Карпюк Т.В., Седельникова Т.С.** Добавочные хромосомы и их распространение у видов рода *Picea* A. Dietr. // Лесная генетика и селекция на рубеже тысячелетий. Матер. научн.-практ. конф. – Воронеж, 2002. – С. 126–140.

**Навашин М.С.** Хромосомы и видообразование // Бот. журн., 1957. – Т. 42, № 11. – С. 1615–1634.

**Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В., Шершуква О.П.** Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. – 1972. – № 2. – С. 67–75.

**Седельникова Т.С., Муратова Е.Н., Пименов А.В., Ефремов С.П.** Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири // Бот. журн., 2004. – Т. 89. – № 5. – С. 14–29.

**Седельникова Т.С., Пименов А.В.** Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология, 2003. – Т. 45, № 5. – С. 515–520.

**Фарукишина Г.Г., Путенихин В.П., Бахтиярова Р.М.** Кариотипическая изменчи-

- вость ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение, 1997. – № 2. – С. 78–84.
- Шеришуква О.П.** Кариотип ели аянской // Лесоведение, 1976. – № 2. – С. 58–64.
- Шеришуква О.П.** Кариотип ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. популяции Алтая // Научные основы селекции хвойных древесных пород. – М.: Наука, 1978. – С. 82–86.
- Челудзе П.В., Зацепина О.В.** Морфофункциональная классификация ядрышек // Успехи совр. биол., 1988. – Т. 105, вып. 2. – С. 252–268.
- Brown G.R., Amarasinghe V., Kiss G., Carlson J.B.** Preliminary karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in White spruce using fluorescence in situ hybridization // Genome, 1993. – Vol. 36, N 2. – P. 261–267.
- 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, N 1–2. – P. 1–9.
- Brown G.K., Newton C.H., Carlson J.E.** Organization and distribution of a Sau3A tandem repeated DNA sequences in *Picea* (Pinaceae) species // Genome, 1998. – Vol. 41, N 4. – P. 560–565.
- Ge C.-i, Li Y.-k., Zhou Y., Hsu P.-s.** Observations on the chromosome numbers of medical plants of Shandong Province (III) // Acta Bot. Yunnanica, 1987. – N 9. – P. 333–338.
- Hizume M.** Karyomorphological studies in the family Pinaceae // Mem. Fac. Educ. Ehime University. Ser. III. – Natural Sci., – 1988. – Vol. 8, N 2. – P. 1–108.
- Hizume M., Kishimoto K., Kubo Y., Tanaka A.** Fluorescent chromosome banding in *Picea*. I. Difference in chromomycin A<sub>3</sub> – band pattern between *P. jezoensis* var. *jezoensis* and *P. jezoensis* var. *hondoensis* // Kromosomo, 1989. – Vol. II, N 53. – P. 1736–1744.
- Hizume M., Kishimoto K., Tominaga K., Tanaka A.** Presence of B-chromosome in *Picea glehnii* (Pinaceae) // Kromosomo, 1988. – Vol. II, N 51–52. – P. 1715–1720.
- Lai S.-l., Liu Y.-h., Liu Z.-c.** Intraspecific variability of chromosome and peroxidase isoenzyme in *Picea meyeri* // Acta Bot. Sinica, 1986. – Vol. 28, № 3. – P. 270–275.
- Liu Y.H., Li M.X.** Karyotype analysis of 5 species of genus *Picea* // Journ. Wuhan Bot. Res., 1985. – Vol. 3, № 3. – P. 203–207.
- Moir R.B., Fox D.P.** Supernumerary chromosomes in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // Silvae Genet., 1972. – Bd. 21, Hf. 5. – S. 182–185.
- Pan N., Liu C., Wan Y.** The secondary pairing and multipolar division in PMC meiosis of three species (*Pinus bungeana*, *Pinus tabulaeformis*, *Picea meyeri*) of Pinaceae // Rep. Peking Univ., 1982. – N 4. – P. 68–76.
- Shi D.-X., Wang M.-X.** Karyomorphological studies on six *Picea* species // Acta Bot. Yunnanica, 1994. – Vol. 16, N 2. – P. 17–164.
- Teoh S.B., Rees H.** B-chromosomes in White spruce // Proc. Roy. Soc. London, 1977. – Bd. 198. – N 1133. – 325–344.

#### SUMMARY

Results of karyological study of *Picea meyeri* Rehd. et Wils. from province Shangsi of China are presented. Besides the typical chromosome number ( $2n = 24$ ) in *P. meyeri* 1–3 B-chromosomes occur ( $2n = 24 + 1–3B$ ). Among A-chromosomes there are 10 pairs of metacentrics and 2 pairs of submetacentrics. Among B-chromosomes there are two types: B<sub>1</sub> – metacentric, B<sub>2</sub> – submetacentric ones. Many chromosomes have secondary constrictions and are nucleolar. There are pericentric inversions and chromosome fragments.