

КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ НА ОСНОВЕ БАЗЫ ДАННЫХ ПО ХРОМОСОМНЫМ ЧИСЛАМ

С.Г. Князева, Е.Н. Муратова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50, e-mail: knyazevas@mail.ru

Сделан обзор по кариологии современных хвойных с использованием базы данных «Хромосомные числа голосеменных растений». К настоящему времени в базу данных внесена информация о 1036 видах, 85 родах, 15 семействах, 10 порядках и 4 классах голосеменных растений. Для каждой таксономической единицы представлена информация обо всех известных числах хромосом и библиография. Дана оценка степени изученности и приведена краткая информация об особенностях кариотипов различных систематических групп растений. Установлено, что, в целом, число хромосом неизвестно у более чем половины видов голосеменных, у хвойных не изучены кариологически 40 % видов. Приведена краткая информация об особенностях морфологии хромосом хвойных растений. Выявлено, что лишь у 30 % видов известна морфология хромосом. Приведена информация обо всех, встречающихся хромосомных нарушениях и аномалиях, а также списки видов, у которых наблюдаются эти нарушения.

Ключевые слова: голосеменные, хвойные, хромосомные числа, база данных

A review on karyology of modern conifers with the use of database «Chromosome numbers of gymnosperms» is done. At present the database includes information on 1036 species, 85 genera, 15 families, 10 orders and 4 classes of gymnosperms. Information on all known numbers of chromosomes and bibliography is presented for each taxon. It is found that the number of chromosomes of gymnosperms is unknown for half of species and 40 % of species of conifers is not studied karyologically. The brief information on the features of chromosome morphology of conifers is given. It is revealed that the morphology of chromosomes is known in 30 % species only. Information about all, meetings chromosomal anomalies, and also lists of species which have these anomalies are resulted.

Key word: gymnosperms, chromosome numbers, data base

ВВЕДЕНИЕ

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

Систематика голосеменных остается во многом дискуссионной. До сих пор происходит выделение и описание новых видов и даже родов, пересмотр таксономического положения тех или иных видов на основе современных данных кариологии, цитогенетики и молекулярной систематики.*

Важнейший вклад в исследование филогенетических связей между видами и родами, разрешение спорных вопросов систематики и эволюции играют кариологические исследования. Определению чисел хромосом, изучению их морфологиче-

ских особенностей посвящено множество работ, начиная с XIX века, и до настоящего времени. В лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН была создана база данных «Хромосомные числа голосеменных растений». В нее занесены все доступные из литературных источников числа хромосом голосеменных растений, а также данные об их морфологии. К настоящему моменту библиографический список в базе составляет 1753 работы. Основными источниками данных послужили сводные работы отечественных и зарубежных авторов (Khoshoo, 1961; Price et al., 1974; Козубов, Муратова, 1987; Муратова, Круклис, 1988; Муратова, 1997а, 1997б, 1998, и др.).

В настоящее время в базе данных содержится информация о 1036 видах, 85 родах, 15 семействах, 10 порядках и 4 классах голосеменных растений. Классификация голосеменных принята по А.Л. Тахтаджяну (1978), видовой состав и синонимика описана по Фарджону (Farjon, 2001) и Хиллу и др. (Hill et al., 2004).

База данных создается с помощью СУБД Access. В основу схемы базы данных положена систематическая иерархия: класс – порядок – семейство – триба (подсемейство) – род – вид. Для каждой таксономической единицы дана небольшая морфологическая и кариологическая характеристика. Для видов приведены все установленные числа хромосом (2n) в порядке возрастания и их библиография. Приведены синонимы вида, встречающиеся в кариологических работах. Если в статье имеются данные о происхождении материала, на котором производилось определение числа

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

хромосом, а также сведения о морфологии хромосом, они также представлены в базе данных. На основе таблиц создается пользовательское приложение, состоящее из форм, запросов и отчетов для пользователя, которое позволит работать с базой данных пользователю любого уровня подготовки.

Для представления базы в сети Интернет создается аналог на языке HTML. Он предусматривает поиск по латинским и русским названиям видов, родов и семейств и получение как обобщенной информации об интересующем таксоне, так и более подробных данных. Рисунок 1 показывает страницу с информацией о виде, его распространении, известных числах хромосом, а также библиографическим списком и фотографиями хромосом. Ссылка «подробнее» позволяет просмотреть более подробно библиографический список и сами работы, имеющиеся в свободном доступе в Интернете (рис. 1).


Латинское название вида		Русское название вида	
<i>Abies alba</i> Mill		Дугла белая	
Распространение			
Прорастает на западе Европейской части, главным образом на склонах Карпатских гор. Ареал охватывает в основном горные районы Западной Европы.			
Числа в хромосомах			
Число хромосом 2n=24, 8 парацентриков и 4 пары субметацентриков. Обнаружены анулоиды 2n=25 в культуре зародка.			
Число хромосом	Библиография		
24	Saito, 1951; Mergen, Leuter, 1961; Mergen, Bueley, 1964; Moulton, von Steen, 1975; Mami (Majovic), 1978; Kuntz, 1983, 1987; Gajdosova, 1988; Gajdosova, Vokorná, 1991; Liháková, Gajdosova, 1993; Prudková, Louka (Štáse, 1995a); Roth et al., 1997, 1998, 2000; Муратова, 1998; Муратова и др., 1998; Муратова, 1998b; Shibata et al., 2004; Besenfelder et al., 2005; Páczma et al., 2008.		
Поиск	Анулоиды (культура зародка) 25 Roth et al., 1997, 1998, 2000.		
Фото			
			

Рисунок 1 - Страница, содержащая информацию о виде *Abies alba*

База данных, являясь постоянно обновляемой сводной работой, позволяет получать и кариологические обзоры для любого таксона. Далее представлен обзор для всех хвойных растений (класс *Pinopsida*).

Класс *Pinopsida* подвергся более тщательному исследованию по сравнению с другими классами отдела. Известны числа хромосом видов семейств *Taxodiaceae*, *Sciadopitiaceae*, больше половины видов семейств *Cupressaceae* и *Pinaceae*. Недостаточно изучены виды семейств *Podocarpaceae* и *Taxaceae*, а также род *Agathis* из семейства *Araucariaceae*.

В целом, по данным базы, из 1036 видов голосеменных число хромосом неизвестно у 487, что составляет более половины видов, а из 635 видов хвойных неизученными остаются 256 видов (около 40 %). Распределение чисел хромосом хвойных не является регулярным и имеет максимумы 2n=24 и 2n=22 (рис. 2). Число хромосом 2n=24, встречающееся во всех классах голосеменных, особенно характерно для класса хвойных, где более 33 % всех видов имеют данное число хромосом. В классе сосновых наблюдается максимальный разброс в числах хромосом – 2n=14-66, но по сравнению с покрытосеменными этот разброс невелик.

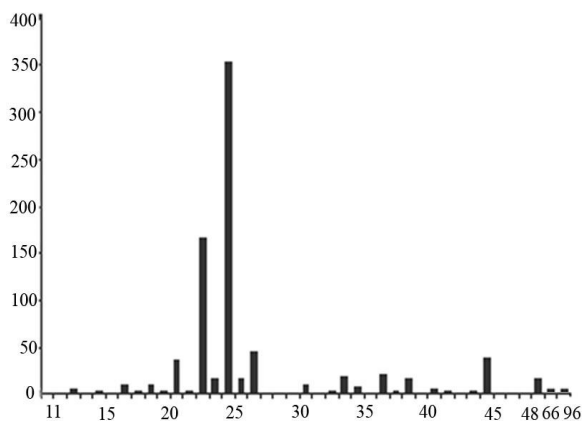


Рисунок 2 - Гистограмма распределения чисел хромосом видов хвойных растений

С другой стороны, для всех голосеменных характерен относительно большой размер геномов по сравнению с покрытосеменными. Так, у хвойных он колеблется от 6,500 Мб до 37,000 Мб (Мб – мегабаза = 1 млн. пар оснований), в то время как у отдельных представителей древесных покрытосеменных он находится в пределах от 540 Мб до 2,000 Мб (Ahuja, Neale, 2005).

Хромосомы хвойных, как и всех голосеменных, характеризуются слабым различием по размерам и морфологии.

Но морфология хромосом пока изучена недостаточно (изучено около 30 % видов). Как правило, хромосомы относятся к метацентрическим или субметацентрическим.

В классе хвойных резко отличаются по морфологии хромосом виды *Pseudolarix* (40 телоцентрических, 4 метацентрических), *Fitzroya cupressoides* (44 метацентрических), *Sequoia sempervirens* (62 метацентрических, 4 субметацентрических), *Podocarpus* (22 телоцентрических, 4 акроцентрических, 32 телоцентрических, 2 метацентрических).

В классе хвойных наблюдается наибольшее число различных хромосомных нарушений и других аномалий по сравнению с другими классами. Так, например, у них обнаружены добавочные хромосомы или В-хромосомы (обзор: Муратова, 2000). К настоящему моменту В-хромосомы описаны в 13 родах и более чем у 30 видов голосеменных растений, 27 из которых относятся к классу хвойных. Наиболее часто они встречаются у представителей *Picea* и может достигать 6 (табл. 1).

У двух видов сосны – одного из самых изученных родов – были обнаружены спонтанные гаплоиды с хромосомным числом 2n=1x=12 (Исаков и др, 1981). Также гаплоиды выявлены у *Abies sibirica* (Квитко и др., 2008), *Larix decidua* и *Thuja gigantea* var. *gracilis* (обзоры: Муратова, 1997a, 1997b, 1998, Ahuja, 2005). Гаплоиды у древесных растений встречаются довольно редко, но их использование в селекции считается весьма перспективным.

Естественные полиплоиды у голосеменных встречаются довольно редко, также, как анеуплоиды и миксоплоиды (химеры).

Таблица 1 - Виды хвойных, имеющие добавочные хромосомы

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

Естественные полиплоиды встречаются в нескольких родах семейств кипарисовых и таксодиевых *Juniperus chinensis* (2n=44), *Fitzroya cupressoides* (2n=44), *Sequoia sempervirens* (2n=66) – единственный гексаплоид среди голосеменных.

Спорадические полиплоиды описаны у *Cryptomeria japonica* (2n=33, 44), *Juniperus chinensis* (2n=33, 44), *J. squamata* (2n=44), *J. virginiana* (2n=33) и *J. sabina* (2n=44), *J. scopulorum* (2n=44), *J. wallichiana* (2n=44), *J. phoenicea* (2n=44), *J. procera* (2n=44), а также *Glyptostrobus linetus* с 2n=33 (Khoshoo, 1959; Муратова, Крукис, 1982, 1988, Ahuja, 2005).

Наибольшее число полиплоидных, анеуплоидных и миксоплоидных экземпляров встречается в семействе сосновых с основным числом хромосом $x=12$: *Larix decidua* x *L. occidentalis* (2n=36), *L. de-*

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

Таблица 2 - Виды хвойных, имеющие анеуплоиды и миксоплоиды

Вид	Анеуплоиды и миксоплоиды
1	2
<i>Abies alba</i> Mill.	Анеуплоиды 25 (культура зародышей)
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	Анеуплоиды 22, 25, 26, 27, 30
<i>Juniperus sabina</i> L.	Анеуплоиды 23, 24
<i>Larix cajanderi</i> Mayr	Анеуплоиды 25, 26
<i>Larix decidua</i> Mill.	Анеуплоиды 23 (культура тканей)
<i>Larix eurolepis</i> A. Henry	Анеуплоиды 25 (культура тканей)
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Анеуплоиды 22, 25
<i>Larix sukaczewii</i> N. Dyl.	Анеуплоиды 23, 25
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Анеуплоиды 14, 20, 23, 25
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	Анеуплоиды 22
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	Анеуплоиды 22, 23, 25
<i>Pinus radiata</i> D. Don	Анеуплоиды 25
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	Анеуплоиды 25
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	Анеуплоиды 22, 23, 25

Окончание таблицы 2

1	2
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Анеуплоиды 22, 23, 25, 26, 28
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	Миксоплоиды 22/24/25/26; 24/25; 25/27/40; 24/36; 24/36/48; 24/48
<i>Chamaecyparis pisifera</i> (Siebold & Zucc.) Endl.	Химеры 22/33/44
<i>Larix amurensis</i> Kolesn.	Миксоплоиды 24/36; 24/48
<i>Larix cajanderi</i> Mayr	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Larix decidua</i> Mill.	Миксоплоиды 21/24
<i>Larix eurolepis</i> A. Henry	Миксоплоиды 24/25 (культура тканей)
<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen.	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Миксоплоиды 19/20/24/48; 21/23/24/25/27; 24/22/23/25/26; 24/25/36; 24/36; 24/48
<i>Larix sukaczewii</i> N. Dyl.	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Миксоплоиды 24/36, 24/48
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	Миксоплоиды 24/48
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	Миксоплоиды 22/24/25/36/48
<i>Picea mariana</i> (Mill.) Britt.	Миксоплоиды 24/27/30/36/39/40/55 (культура тканей)
<i>Picea pungens</i> Engelm.	Миксоплоиды 24/48
<i>Picea schrenkiana</i> Fisch. & C.A. May.	Миксоплоиды 24/48
<i>Pinus contorta</i> Dougl. ex Loud.	Миксоплоиды 24/36; 24/48
<i>Pinus elliotii</i> Engelm.	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Pinus mugo</i> Turra	Миксоплоиды 24/48
<i>Pinus pallasiana</i> D. Don	Миксоплоиды
<i>Pinus pinaster</i> Ait.	Миксоплоиды 24/36
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Миксоплоиды 24/36; 24/36/48; 24/25; 24/27; 24/48
<i>Pinus thunbergii</i> Parl. non Lamb.	Миксоплоиды 24/36/48
<i>Pinus uncinata</i> Mill. ex Mirb.	Миксоплоиды 24/25; 24/48; 24/25/48
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	Химеры 26/27
<i>Thuja gigantea</i> Nutt. var. <i>gracilis</i> Beissn.	Химеры 11/22
<i>Thuja orientalis</i> L.	Миксоплоиды 19/22/44; 22/24/33; 22/33; 22/33/44

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

Хвойные, как и все голосеменные, требуют дальнейшего всестороннего исследования, в том числе с точки зрения кариологии и цитогенетики. До сих пор остаются неизвестными числа хромосом и особенности строения хромосом многих видов. Остается неясным, что является причиной большого размера их генома, какую роль в этом процессе и в эволюции отдельных видов сыграла полиплоидия, почему полиплоидия редка в этой группе растений и многое другое. Исследования в этой области помогут в решении многих проблем систематики и эволюции данной группы растений.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Исаков, Ю.Н. Обнаружение спонтанных гаплоидов у сосны обыкновенной и перспективы их использования в генетике и селекции / Ю.Н. Исаков, А.К. Буторина, Л.С. Мурая // Генетика. - 1981. - № 4. - С. 701-707.

Квитко, О.В. Кариотипическое разнообразие пихты сибирской в Средней Сибири. Факторы экспериментальной эволюции организмов / О.В. Квитко, Е.Н. Муратова, Е.В. Бажина // Сб. научных трудов по матер. IV междунар. конф., посвящ. 90-летию со дня основания

Национальной академии наук Украины. – Киев: Логос, 2008. – Т. 5. – С. 47-52.

Козубов, Г.М. Современный голосеменные / Г.М. Козубов, Е.Н. Муратова // Ленинград: Наука, 1987. - 192 с.

Муратова, Е.Н. В-хромосомы голосеменных / Е.Н. Муратова // Успехи современной биологии. - 2000. - Т.120, №5. - С. 452-465.

Муратова, Е.Н. Полиплоидия, анеуплоидия и гаплоидия у голосеменных растений / Е.Н. Муратова, М.В. Круклис // Цитология и генетика. -1982. -Т. 6.-С. 56-66.

Муратова, Е.Н. Хромосомные числа голосеменных растений. 2. Pinaceae (*Picea*, *Pinus*). / Е.Н. Муратова // Бот. журн. -1997б- Т. 82, №12.-С. 105 – 115.

Муратова, Е.Н. Хромосомные числа голосеменных растений. 3. Pinaceae (*Pseudolarix* - *Tsuga*) – *Gnetaceae*/ Е.Н. Муратова // Бот. журн.-1998.-Т. 83, №1.-С. 149-158.

Муратова, Е.Н. Хромосомные числа голосеменных растений. I. *Cusadaceae* - *Pinaceae* (*Abies* - *Larix*) / Е.Н. Муратова // Бот. журн.-1997а. - Т. 82. - №11. - С. 102-109.

Муратова, Е.Н. Хромосомные числа голосеменных растений / Е.Н. Муратова, М.В. Круклис // Красноярск, 1988.- 118 с.

Тахтаджян, А.Л. Отдел голосеменные (Pinophyta или Gymnospermae): Общая характеристика / А.Л. Тахтаджян // В кн.: Жизнь растений. - М., Просвещение, 1978.-Т.4.- 448 с.

Ahuja, M.R. Evolution of Genome Size in Conifers / M.R. Ahuja, D.B. Neale // *Silvae Genetica*. -2005. - V.54. - № 3. - P.126-137.

Ahuja, M.R. Polyploidy in Gymnosperms: Revisited / M.R. Ahuja // *Silvae Genetica*. - 2005.-V. 52. - № 2. - P. 59-69.

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

Farjon, A. World checklist and bibliography of Conifers/ A.

- Farjon// Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. - 309 p.
- Hill, K.D. The world list of Cycads/ K.D. Hill., D.W. Stevenson, R. Osborne// In: Walters, T.W., Osborne, R. (Eds.), *Cycad Classification: Concepts and Recommendation*. CABI Publishing, Cambridge, 2004. - P. 219–235.
- Johnson, L.C. El-Dorado pine: an aneuploid Monterey pine cultivar/ L.C. Johnson, L.C. Saylor// *J. Heredity*. - 1972.- V. 63. - №5. - P. 293-296.
- Khoshoo, T.N. Chromosome numbers in gymnosperms/ T.N. Khoshoo // *Silvae Genetica*. – 1961. - № 10. - P. 1-9.
- Khoshoo, T.N. Polyploidy in gymnosperms / T.N. Khoshoo// *Evolution*. -1959.- № 13. - P. 513-516.
- Price, H.J. Evolutionary and development considerations of the variability of nuclear parameters in higher plants. I. Genome volume, interphase chromosome volume, and estimated DNA content of 236 gymnosperms/ H.J. Price, A.H. Sparrow, A.F. Nauman// *Basic mechanisms in plant morphogenesis*, Brookhaven Symposia in Biology. N.Y., 1974. - 25.- P. 390-421.
-

Поступила в редакцию 27 ноября 2009 г.
Принята к печати 25 февраля 2010 г.