

Кариологические и цитогенетические исследования хвойных в экстремальных условиях произрастания

Е. Н. МУРАТОВА, Т. С. СЕДЕЛЬНИКОВА, О. В. ГОРЯЧКИНА, А. В. ПИМЕНОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение
Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр СО РАН”
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru

Статья поступила 22.03.2023

После доработки 28.03.2023

Принята к печати 11.04.2023

АННОТАЦИЯ

Обобщены результаты кариологических и цитогенетических исследований в популяциях видов хвойных семейств Pinaceae и Cupressaceae из экстремальных условий произрастания. У хвойных, произрастающих у южной и северной границ ареалов на экологическом пределе распространения, в антропогенно нарушенных экосистемах, в условиях интродукции, выявлена хромосомная изменчивость, обнаружены геномные и хромосомные мутации различного типа. Отмечены высокая частота изменений числа хромосом (миксоплоидия, анеуплоидия и полиплоидия) и их морфологии. Найдены различные типы хромосомных аномалий (кольцевые и полицентрические хромосомы, фрагменты, множественные хромосомные аномалии), агглютинация хромосом, появление В-хромосом, нарушения митоза и мейоза. С использованием классических методов и флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) проведены исследования полиморфизма нуклеоларных районов хромосом, выявлены особенности локусов генов 5S и 45S рибосомной РНК.

Ключевые слова: сосновые, кипарисовые, число хромосом, кариотип, хромосомные и геномные мутации, нуклеоларные районы, флуоресцентная гибридизация *in situ*, экстремальные условия.

ВВЕДЕНИЕ

Результаты кариологических и цитогенетических исследований хвойных имеют большое значение для изучения их биоразнообразия, решения таксономических проблем, вопросов эволюционной и популяционной генетики, практических задач селекции и интродукции. Большинство видов хвойных является диплоидами, имеет много крупных морфологически однообразных хромосом, характеризуется большой массой ДНК и гигантским размером генома [Муратова, Круклис, 1988; Hizume, 1988; Ahuja, 2005; Ahuja, Neale, 2005;

Седельникова и др., 2010; Murray, 2013; Rastogi, Ohri, 2020; Ohri, 2021a, b, c]. Почти до 80-х годов прошлого столетия кариотипы хвойных считались стабильными, но это объясняется слабой цитологической изученностью растений данной группы к тому времени. На данный момент известно, что в эволюции голосеменных основную роль играли генные мутации при сохранении основных морфологических характеристик кариотипов – числа, морфологии и размеров хромосом [Гриф, 2007]. Детальные кариологические и цитогенетические исследования хвойных, проведенные в последние

десятилетия XX в. и в первые два десятилетия XXI в., показали, что в оптимальных условиях хромосомные аномалии встречаются редко. В популяциях и местообитаниях с экстремальными условиями существования обнаружены многочисленные аномалии, связанные с изменениями числа и морфологии хромосом.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Изученные нами виды относятся к представителям четырех родов семейства Pinaceae (сосновые): *Abies* Mill. – пихта (10 видов), *Larix* Mill. – лиственница (8 видов), *Picea* A. Dietr. – ель (более 20 видов), *Pinus* L. – сосна (около 20 видов), и пяти родов семейства Cupressaceae (кипарисовые): *Chamaecyparis* Spach – кипарисовик, *Cupressus* L. – кипарис, *Juniperus* L. – можжевельник, *Microbiota* Kom. – микробиота, *Thuja* L. – туя (2 вида). В общей сложности проведены исследования более чем в 250 популяциях и различных местообитаниях, в том числе у границ ареалов, на болотах разных типов, в горах, в антропогенно нарушенных условиях, дендрариях, ботанических садах и парках. Изучались также внутривидовые формы, расы, культивары, встречающиеся в природе отдельные особи с отклоняющимися от типичных признаками габитуса и особенностями генеративных органов.

Большая часть видов семейства Pinaceae содержит в кариотипе 24 хромосомы ($2n = 24$), семейства Cupressaceae – 22 ($2n = 22$). У представителей этих семейств морфологические типы хромосом сходны в пределах рода. Кариотипы представителей рода *Abies* (пихта) включают 7 пар длинных метацентрических и 5 пар коротких субмета- и интерцентрических хромосом; соотношение длинных метацентриков и коротких субметацентриков у видов *Larix* (лиственница) – 6 : 6. Кариотипы видов *Picea* (ель) включают 8 пар длинных метацентрических, две пары коротких метацентрических и две пары коротких субметацентрических хромосом. У кедровых сосен (род *Pinus*, подрод *Strobus*, секция *Strobi*, подсекция *Cembrae*) – сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), сосны корейской (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) и кедрового стланика [*Pinus pumila* (Pall.) Regel], имеется 11 пар длинных метацентрических и одна пара коротких субме-

тацентрических или близких к ним хромосом. У сосен группы *Sylvestres* (род *Pinus*, подрод *Pinus*, секция *Pinus*, подсекция *Sylvestres*) – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и родственных ей видов, соотношение длинных метацентрических и более коротких, близких к субметацентрическому, хромосом составляет 10 : 2 [Hizume, 1988; Муратова и др., 2005, 2019; Muratova et al., 2020].

Установлено, что разные виды и популяции семейства сосновых различаются в основном по числу и локализации вторичных перетяжек на хромосомах – важнейших в функциональном отношении районов. У большинства видов эукариот в них локализуются гены рибосомной РНК и формирования рибосом [Челидзе, 1985]. В телофазе митоза они образуют ядрышки. Установлено, что в ядрышковом организаторе хвойных находятся локусы 45S рДНК, кодирующие блоки генов 18S и 25–26S рРНК [Brown, Carlson, 1997].

В популяциях хвойных у границ ареалов в экстремальных условиях существования отмечены изменения числа и морфологии хромосом, повышенная встречаемость вторичных перетяжек и хромосомных перестроек, не наблюдаемые в популяциях из оптимальных местопроизрастаний. Геномные мутации, такие как анеуплоидия, миксоплоидия и в некоторых случаях полиплоидия, выявлены у сосны обыкновенной, различных видов лиственницы, в том числе гибридного комплекса под названием лиственница амурская (*L. ×amurensis* Kolesn.), или сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и многих других видов. Хромосомные перестройки найдены у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в Хакасии, Казахстане, Монголии, лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis) на Южном Урале, в краевых популяциях лиственниц Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr), у кедрового стланика и ели сибирской около северной границы ареала, пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в горах Хамар-Дабана и высокогорья Западного Саяна. У *A. sibirica* выявлен случай соматической редукции числа хромосом до гаплоидного [Муратова и др., 2005; Седельникова, Пименов, 20176; Muratova et al., 2020, 2022; Muratova, Karpjuk, 2021]. На рис. 1 в качестве примера показана метафазная пластинка лиственницы Гмелина с фрагментом.

Сосна обыкновенная около южной и северной границ ареала характеризуется широким спектром хромосомных мутаций; здесь выявлены кольцевые и полицентрические хромосомы, делеции, фрагменты, множественные нарушения, имеются аномалии митоза и мейоза [Муратова, Седельникова, 2004; Муратова и др., 2005]. В Якутии у данного вида обнаружены хромосомные перестройки, аномалии митоза и мейоза. У сосны обыкновенной исследованы не только типичные деревья, но и деревья с отклоняющимся от нормального габитусом – карликовые, с плакучей формой кроны, с “ведьмиными метлами” и др. У таких особей, в дополнение к вышеперечисленным аномалиям, наблюдались необычные формы ядрышек и “остаточные ядрышки” в метафазе митоза, с-митоз [Седельникова и др., 2000]. В естественных популяциях и искусственных насаждениях сосны обыкновенной, произрастающих на южной границе ареала в Южной Сибири (юг Красноярского края, Тыва и Хакасия) и за пределами ареала в Нижнем Поволжье (Волгоградская обл.), уровень хромосомных аномалий возрастает по мере усиления засушливости и ухудшения эдафических условий произрастания [Седельникова, 2003; Муратова и др., 2005; Седельникова, Пименов, 2021; Седельникова и др., 2023]. Примеры хромосомных аномалий у сосны обыкновенной представлены на рис. 2.

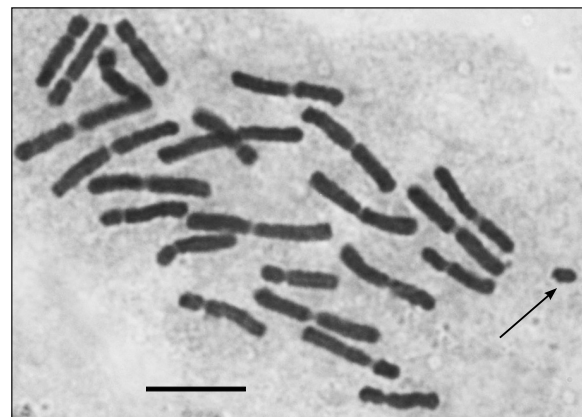
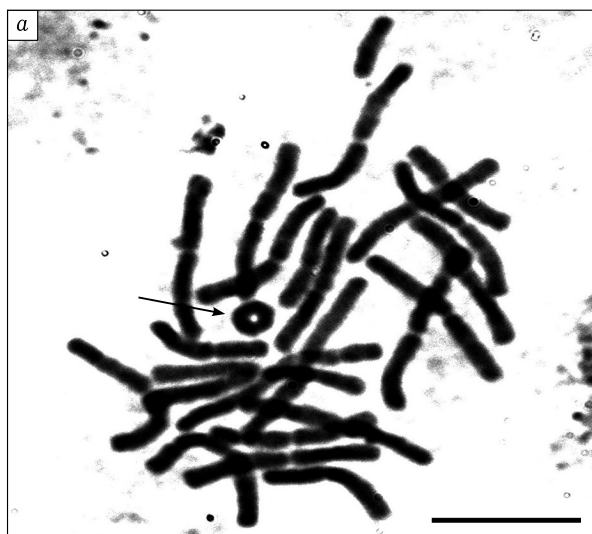


Рис. 1. Метафазная пластинка лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. с фрагментом (указан стрелкой) из Олекминска. Масштабная линейка 10 мкм

При исследовании сосны обыкновенной, сосны сибирской, лиственницы сибирской, ели сибирской, пихты сибирской, произрастающих на экологическом пределе распространения на болотах различного типа в южно-таежной подзоне Западной Сибири, выявлен широкий спектр геномных и хромосомных мутаций: кольцевые структуры, фрагменты, нарушения спирализации, полицентрические хромосомы. Патология митоза представлена фрагментами, многополюсными митозами, отстающими хромосомами, одиночными и парными мостами, выбросами хромосом за пределы пластинки, агглютинацией хромосом,

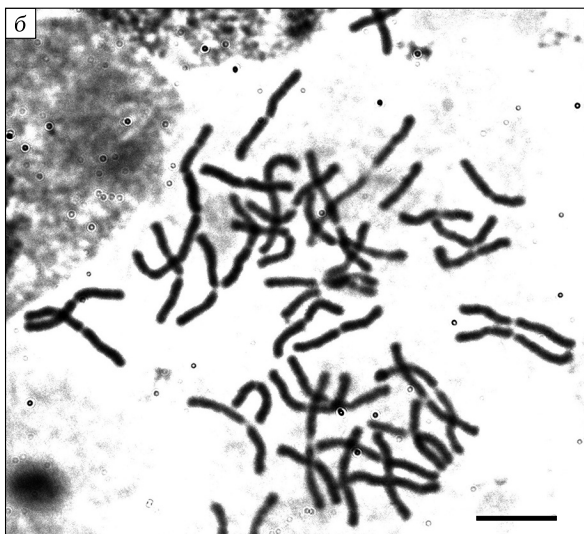


Рис. 2. Хромосомные аномалии у сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.: а – кольцевая хромосома (указана стрелкой) в метафазной пластинке сосны из Ширинской степи, Республика Хакасия; б – тетраплоидное число хромосом $2n = 4x = 48$ у сосны из Пятиморска Волгоградской обл. Масштабная линейка 10 мкм

остаточными ядрышками, нарушениями “жесткого типа”, включая С-митоз [Седельникова, 2008, 2018].

Высокий уровень хромосомных нарушений отмечен разными авторами у хвойных, произрастающих не только в естественных экстремальных экотопах, но и в условиях различного по степени и характеру промышленного загрязнения на Южном Урале, в Алтайском крае, в районе Новолипецкого металлургического комбината в Липецкой обл., Сегежского целлюлозно-бумажного комбината в Республике Карелия [Калашник, 2008, 2010; Машкина и др., 2009; Егоркина, 2010; Игнатенко, 2021].

Повреждения “жесткого типа” – С-митоз, пульверизация и агглютинация хромосом – были выявлены у сосны обыкновенной в условиях радиоактивного загрязнения в зоне Чернобыльской АЭС [Butorina, Estratov, 1996]. В последующие годы у данного вида отмечалась повышенная частота встречаемости хромосомных мутаций в лесах Брянской обл. [Гераськин и др., 2008, 2018; Geras'kin et al., 2019]. Высокая доля aberrантных клеток выявлена у японской красной сосны (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc.) в отдаленный период после аварии на АЭС “Фукусима” [Васильев и др., 2020]. В литературе также представлены данные о встречаемости цитогенетических нарушений у *P. sylvestris* в некоторых регионах Карелии, где в последние годы было отмече-

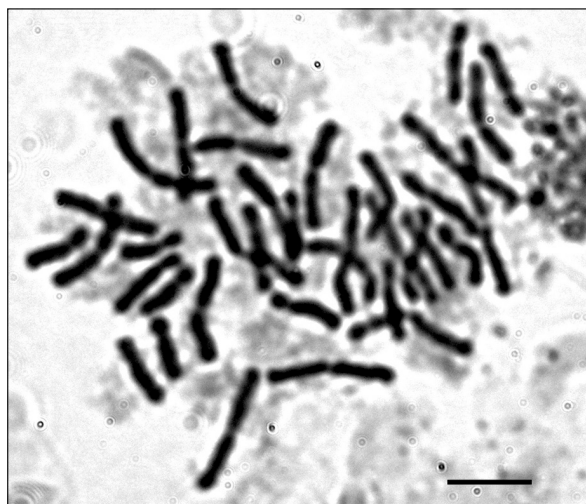


Рис. 3. Метафазная пластинка с триплоидным числом хромосом $2n = 3x = 36$ у лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. из Таймыра. Масштабная линейка 10 мкм

но повышение уровня ионизирующего излучения [Игнатенко и др., 2022].

У нескольких видов хвойных под влиянием антропогенных загрязнений в крупных промышленных центрах и при интродукции выявлены цитогенетический полиморфизм семенного потомства, снижение митотической активности, высокая частота встречаемости патологий митоза, описан случай амитоза у сосны обыкновенной [Буторина, Мазурова, 1999; Буторина и др., 2000; Горячкина, Сизых, 2012; Калаев и др., 2020]. Цитологические исследования лиственниц сибирской и Гмелина в Норильском промышленном районе и лиственницы сибирской в окрестностях г. Красноярска в условиях воздействия техногенных эмиссий показали высокую частоту миксоплоидов и различные типы хромосомных мутаций [Седельникова, Пименов, 2007, 2017а, 2019; Муратова и др., 2009]. На рис. 3 представлена метафазная пластинка лиственницы Гмелина с триплоидным числом хромосом.

Сравнительное изучение популяций субарктической расы лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина, произрастающих в условиях Крайнего Севера в Норильском промышленном районе, показало различия по длине хромосом, числу и локализации вторичных перетяжек, степени асимметрии кариотипа [Седельникова, Пименов, 2019].

Проведены исследования интродуцированных насаждений хвойных в ботанических садах, парках и дендрариях [Седельникова и др., 2008, 2020]. Изменчивость числа хромосом отмечена у ряда видов и гибридов сосны в дендрарии “Софронка”, окр. г. Пльзень, Чехия. Миксоплоидия выявлена в семенном потомстве сосны приморской (*Pinus pinaster* Aiton), интродуцированной из Сербии, сосны горной древовидной (*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb.), интродуцированной из Испании, межвидового гибрида сосны скрученной и сосны Банкса (*P. contorta* Dougl. ex Loud. $\times$ *P. banksiana* Lamb.). Хромосомные и геномные мутации отмечены также у представителей рода *Picea*, интродуцированных за пределами ареала: ели сербской (*Picea omorika* (Pančić) Purk.), ели Кояма (*Picea koyamae* Shiras.), ели шероховатой (*Picea asperata* Mast.), ели толстоиглой (*Picea crassifolia* Kom.), ели отогнутой (*Picea retroflexa* Mast.) [Горячкина и др., 2013]. Примеры

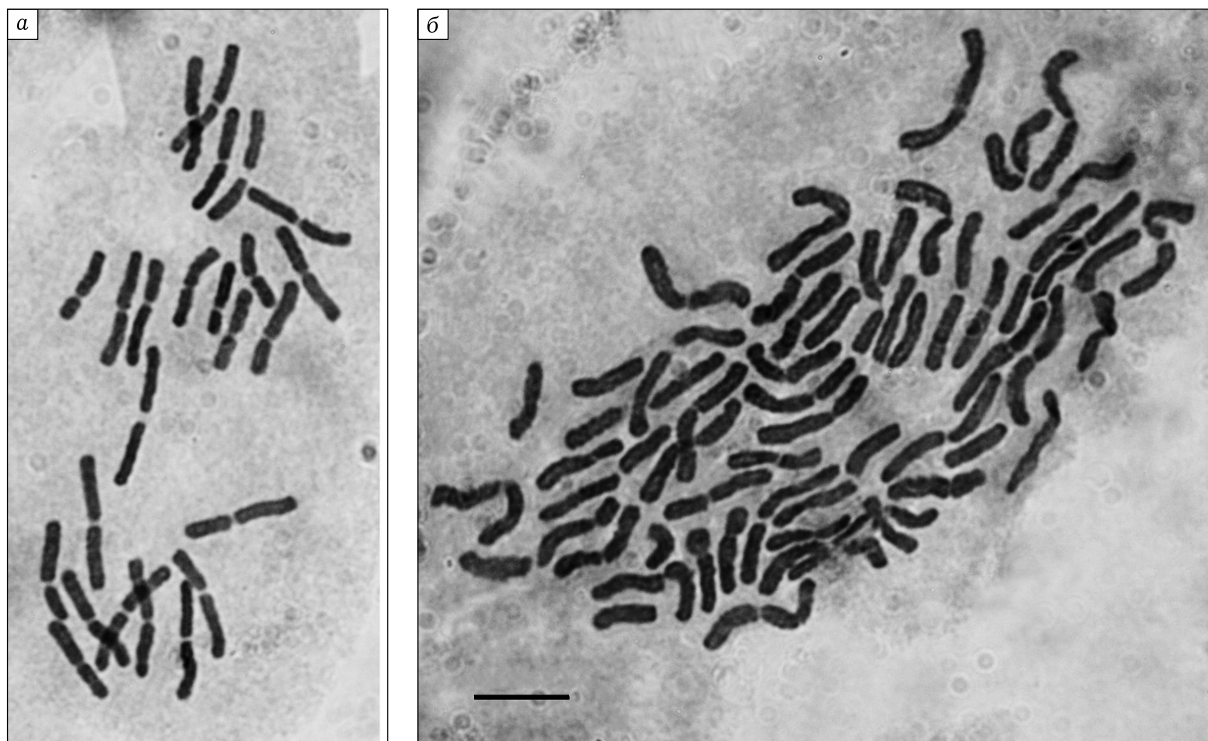


Рис. 4. Диплоидная $2n = 2x = 24$ (а) и тетраплоидная $2n = 4x = 48$ (б) клетки *Picea omarika* (Pančić) Purk. Масштабная линейка 10 мкм

хромосомных аномалий представителей рода *Picea* показаны на рис. 4, 5.

Изучение мейоза у пихты сибирской и лиственницы Гмелина в дендрарии Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН в г. Красно-

ярске показало более высокую частоту нарушений в дендрарии, чем в естественных насаждениях. Отмечен также несколько иной и более широкий спектр мейотических аномалий [Bazhina et al., 2008, 2011; Goryachkina,

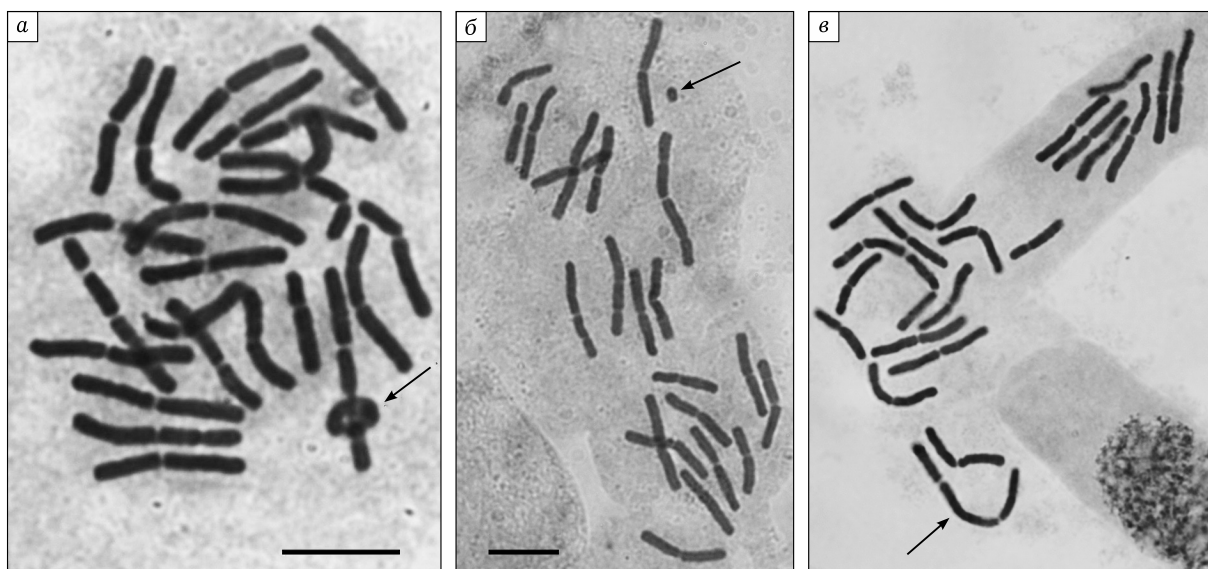


Рис. 5. Хромосомные аномалии (указаны стрелками) у видов ели: а – надетая кольцевая хромосома у *P. koyamae* Shiras.; б – точечный фрагмент у *P. crassifolia* Kom.; в – дицентрическая хромосома у *P. obovata* Ledeb. Масштабная линейка 10 мкм

Muratova, 2016]. У ели сибирской, напротив, в условиях интродукции спектр нарушений в мейозе был меньше, чем в естественных популяциях [Бажина и др., 2019, 2020].

В кариотипах многих видов ели встречаются добавочные, или В-хромосомы. К настоящему времени они найдены у 23 видов *Picea*, включая межвидовой гибрид *P. ×fennica* (Regel) Kom. [Muratova, 2018]. Наиболее полно и подробно изучено распределение добавочных хромосом в различных популяциях и местообитаниях трех видов: евразийского – ели сибирской (*P. obovata*), и двух североамериканских – ели белой [*P. glauca* (Moench) Voss], иногда ее называют ель сизая или ель колючая, и ели ситхинской [*P. sitchensis* (Bong.) Carrière].

Ель сибирская исследована по всему ареалу – в европейской части России, на Урале, в Северо-Восточном Казахстане, Сибири, а также в городских насаждениях. Максимальная встречаемость В-хромосом у этого вида отмечена в популяциях восточной части ареала, особенно в Центральной и Восточной Сибири (центральные и южные районы Красноярского края, Иркутская область), т. е. в условиях резко-континентального климата [Брока, 1990; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2002; Седельникова и др., 2004; Владимирова, Муратова, 2005, 2006]. У близкородственного вида – ели обыкновенной [*P. abies* (L.) H. Karst.], В-хромосомы обнаружены в горном массиве Западные Родопы, на южной границе ареала, в районе, подверженном воздействию уранодобывающей промышленности и находящемся в зоне повышенной радиоактивности [Tashev et al., 2014].

У *P. glauca* добавочные хромосомы найдены в 48 из 51 исследованной популяции. Наибольшая частота В-хромосом наблюдается в северо-восточной части о. Ванкувер и близлежащих районах континента, характеризующихся недостаточным количеством осадков и высокой летней инсоляцией [Teoh, Rees, 1977]. У другого вида из Северной Америки – ели ситхинской, В-хромосомы встречаются в 29 из 40 популяций и также коррелируют с местоположением популяций в районах с более засушливым климатом [Moir, Fox, 1977; Fox, 1987]. Наибольшая частота добавочных хромосом отмечена на юге о. Ванкувер, где флора приспособлена к высоким летним температурам и низкому уровню осадков [Moir,

Fox, 1977; Fox, 1987]. У *P. obovata* и *P. glauca* обнаружена более высокая частота В-хромосом среди декоративных форм, у интродуцентов и в городских насаждениях по сравнению с природными популяциями [Буторина, Богданова, 2001; Владимирова, 2002; Муратова и др., 2002].

Интересно, что в экстремальных районах произрастания у лиственницы Гмелина в Читинской обл., а также лиственницы сибирской *L. sibirica* на Таймыре и в Республике Хакасия были обнаружены добавочные хромосомы, не характерные для рода *Larix* [Муратова и др., 2005; Сизых и др., 2006; Седельникова, Пименов, 2007, 20176].

Виды хвойных из семейства кипарисовые были исследованы как в естественных местообитаниях, так и в условиях интродукции. Кариологическое изучение можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) на болотах и суходолах Западной Сибири показало, что у этого вида все хромосомы метацентрические, одна пара близка к субметацентрическому типу [Михеева и др., 2005].

Интересные результаты получены при исследовании нескольких широко используемых в озеленении видов кипарисовых: кипарисовика Лаусона (*Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murray) Parl.), кипариса аризонского (*Cupressus arizonica* Greene), кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens* L.), туи восточной (*Thuja orientalis* L.), культиваров туи западной (*Thuja occidentalis* L.) с различной окраской хвои и формой кроны – ‘Lutea’, ‘Wareana’, ‘Wareana Lutescens’, ‘Globosa’. Был использован материал из парковых насаждений и дендрариев России, Болгарии, Кыргызстана, Украины, в том числе курортного парка (г. Ессентуки), дендрария Лесотехнического университета (г. София), Национального дендрологического парка “Софиевка” НАН Украины (г. Умань). У декоративных форм кипарисовых широко отмечена миксоплоидия и хромосомные аномалии, например, множественная фрагментация хромосом [Седельникова и др., 2011, 2014, 2020; Седельникова, 2016]. Кариотип в норме и пример хромосомной фрагментации у *T. occidentalis* представлены на рис. 6.

При работе с крупными и сложными геномами, какими обладают хвойные, новую информацию можно получить, исполь-

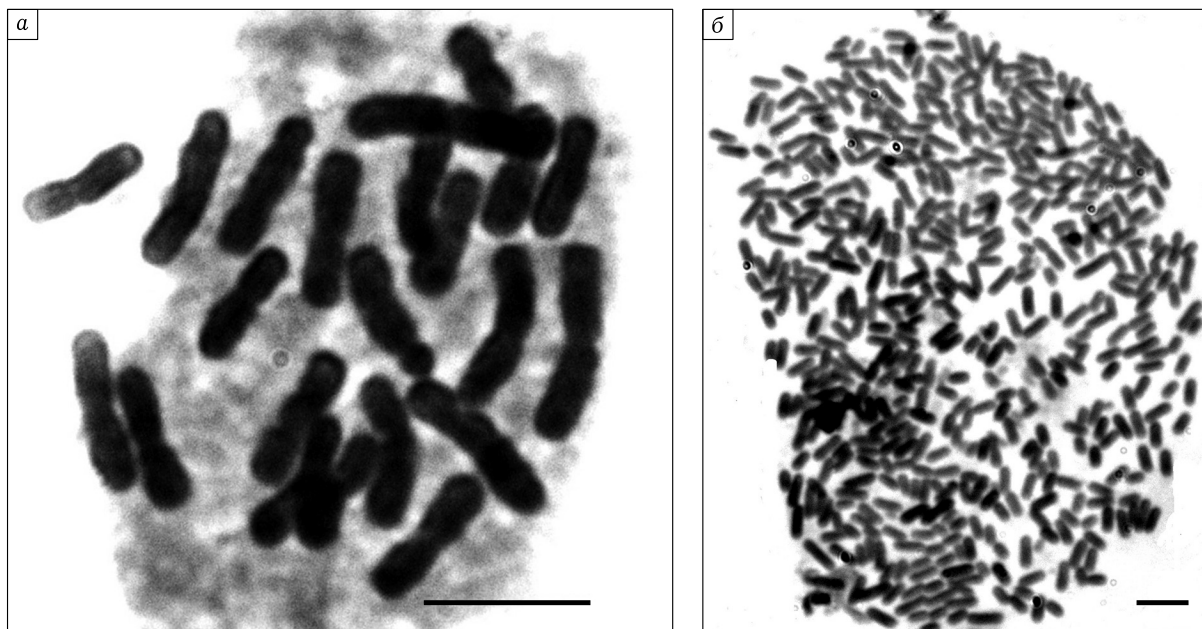


Рис. 6. Кариотип, число хромосом $2n = 22$ (а) и фрагментация хромосом (б) у *Thuja occidentalis* L. Масштабная линейка 10 мкм

зуя молекулярно-цитогенетические методы, в частности флуоресцентную гибридизацию *in situ* (FISH). Это дает возможность идентифицировать отдельные хромосомы в кариотипе, подбирать гомологичные пары, выявлять хромосомные перестройки. К настоящему времени с помощью FISH с пробами 5S и 45S рДНК генов были изучены хромосомные наборы нескольких видов хвойных из регионов Сибири – Красноярского края, Хакасии, Центральной и Западной Якутии, Монголии, Кыргызстана.

Проведено сравнение кариотипов трех видов лиственницы – *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. Установлено, что у *L. sibirica* мажорные локусы 45S рДНК расположены в районах вторичных перетяжек на хромосомах III и IV. Близкие виды *L. gmelinii* и *L. cajanderi* содержат дополнительный мажорный локус 45S рДНК в хромосоме VII, которого нет у *L. sibirica* [Goryachkina et al., 2013]. Кроме того, у этих трех видов выявлено четыре минорных локуса 45S рДНК в перичентромерных участках хромосом I, II, VI, XII (см. рис. 6). Гены 5S рДНК локализованы на хромосоме III. По рисунку гибридизации *L. gmelinii* и *L. cajanderi* не различаются.

Хромосома III у всех изученных к настоящему времени видов лиственницы несет мажорные локусы двух семейств рибосом-

ных генов – на одном плече 45S рДНК, на другом – 5S. Кроме вышеперечисленных видов *Larix*, аналогичная хромосома имеется у *L. principis-rupprechtii* Mayr, *L. kaempferi* (Lamb.) Carrière, *L. olgensis* A. Henry, *L. decidua* Mill., *L. potaninii* Batalin; вероятно, она является маркером для видов этого рода [Hizume et al., 1995; Goryachkina et al., 2013; Liu et al., 2006, 2007; Lubaretz et al., 1996]. В перичентромерных районах многих хромосом *Larix* выявляются DAPI-бэнды (районы ДНК, обогащенные АТ-последовательностями), которые в значительной мере облегчают подбор гомологичных пар. Установлено, что на хромосомах *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, растущих в условиях резко-континентального климата в Центральной и Западной Якутии, увеличивается число сайтов 5S и 45S рДНК по сравнению с *L. sibirica* из более южных районов Красноярского края, Хакасии и Монголии.

Сравнительно-кариологическое изучение двух представителей ели – горного по происхождению вида ели Шренка (*P. schrenkiana* Fisch. et C. A. Mey.) и ели сибирской *P. obovata* методом FISH показало, что они различаются по числу мажорных сайтов 45S рДНК на плечах хромосом: у *P. obovata* – их 6 (хромосомы II, III, IV, V, VIII, X), у *P. schrenkiana* – 5 (хромосомы III, IV, V, VIII, X). Минорные сайты имеются у обоих видов в перичентромерном

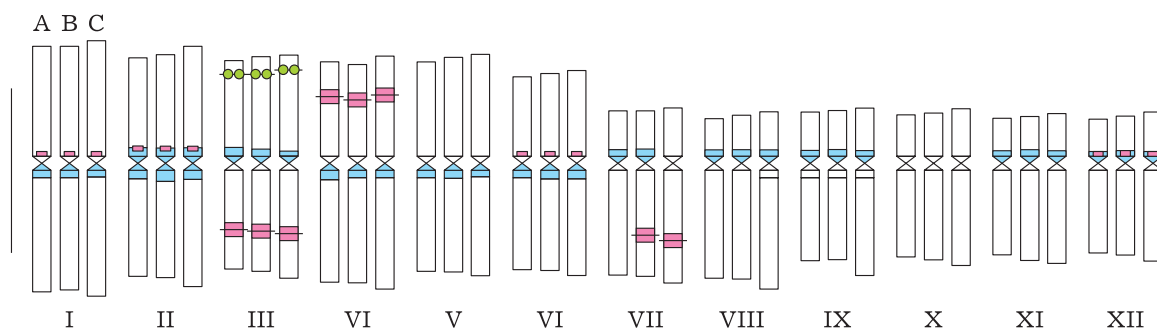


Рис. 7. Сравнительная идиограмма *Larix sibirica* Ledeb. (A), *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. (B) и *L. cajanderi* Mayr (C), показывающая локализацию генов 45S рДНК (красный цвет), 5S рДНК (зеленый цвет) и DAPI-бэндов (голубые полосы) на метафазных хромосомах. I–XII – номера хромосом. Масштабная линейка 10 мкм

районе хромосомы IX, а у ели Шренка в дополнение к этому еще и на коротком плече хромосомы II (у ели сибирской там мажорный сайт). Таким образом, основные межвидовые различия выявлены по рисунку гибридизации на хромосоме II [Горячкина и др., 2018]. Сравнительная идиограмма двух видов представлена на рис. 7.

Оба вида несут по два кластера 5S рДНК генов на двух плечах одной из длинных метацентрических хромосом (III пара): мажорный локус на одном плече и более слабый на другом. Эта же хромосома имеет мажорный локус 45S рДНК на длинном плече, рядом с сайтом 5S рДНК. Полученные результаты, а также литературные данные по молекулярно-цитогенетическому исследованию других видов *Picea* [Brown, Carlson, 1997; Shibata, Hizume, 2008] свидетельствуют, что эта хромосома яв-

ляется маркерной для рода. Использование метода флуоресцентной гибридизации *in situ* даст возможность выявлять структурные аномалии, полиморфизм нуклеолярных районов, мелкие хромосомные мутации. Это открывает новые возможности для изучения внутривидовой и межвидовой изменчивости, процессов микроэволюции и дивергенции хвойных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщены результаты кариологических, цитогенетических и молекулярно-цитогенетических исследований в популяциях видов хвойных семейств Pinaceae и Cupressaceae из экстремальных условий произрастания. У хвойных, у южного и северного ареалов, на экологическом пределе распространения, в антропогенно нарушенных экосистемах, интродуцированных в дендрариях, ботанических садах и парках, выявлена хромосомная изменчивость, обнаружен широкий спектр геномных и хромосомных мутаций. С высокой частотой встречаемости отмечены изменения числа хромосом (миксоплоидия, анеуплоидия, единично – полиплоидия), различные нарушения морфологии хромосом, структурные хромосомные перестройки (кольцевые и полицентрические хромосомы, фрагменты, множественные хромосомные нарушения), появление В-хромосом, аномалии митоза и мейоза. В некоторых случаях обнаружены повреждения хромосом “жесткого типа” (агглютинация и pulverization хромосом, С-митоз). Классическими методами и методом флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) исследован полиморфизм нуклеолярных районов хромосом, показывающий увеличение активности

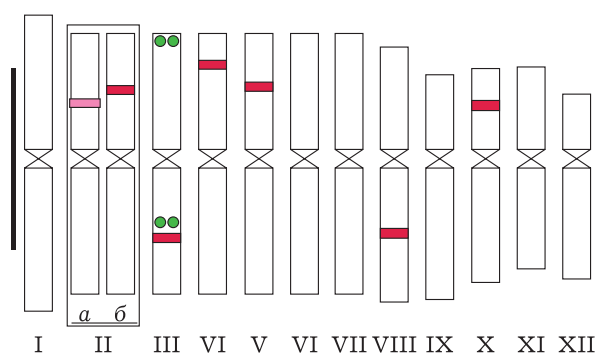


Рис. 8. Сравнительная идиограмма *P. schrenkiana* Fisch. et C. A. Mey. и *P. obovata* Ledeb., показывающая хромосомную локализацию мажорных локусов 45S рДНК (красный цвет), минорных локусов 45S рДНК (розовый цвет), локусов 5S рДНК (зеленый цвет). Хромосома II, различающаяся по рисунку гибридизации у двух видов, выделена в квадрат (а – ель Шренка; б – ель сибирская). I–XII – номера хромосом. Масштабная линейка 10 мкм

ядрышкообразующих районов хромосом, выявлены особенности локусов 5S и 45S рДНК.

Анализ накопленных к настоящему времени данных показывает, что кариотипическая изменчивость, по всей вероятности, имеет определенное адаптивное значение в данной систематической группе растений. Возникновение различных типов хромосомных перестроек и их высокая встречаемость в популяциях хвойных, произрастающих в экстремальных эколого-географических условиях, могут рассматриваться как мера их генетического разнообразия и отражать высокую степень экологической пластичности. Проведенные исследования позволяют судить об уровнях внутривидовой и межвидовой изменчивости, процессах микроэволюции и дивергенции хвойных в экстремальных условиях произрастания.

Работа выполнена в рамках базового проекта № FWES-2021-0009 “Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири”.

ЛИТЕРАТУРА

- Бажина Е. В., Седаева М. И., Муратова Е. Н., Бажина Е. А. Особенности мейоза при микроспорогенезе у *Picea obovata* (Pinaceae) при интродукции // Ботан. журн. 2020. Т. 105, № 12. С. 1207–1220. doi: 10.31857/S000681362012011X
- Бажина Е. В., Седаева М. И., Муратова Е. Н. Мейоз при микроспорогенезе у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях юга Средней Сибири // Онтогенез. 2019. Т. 50, № 3. С. 170–180. doi: 10.1134/S0475145019030029 [Bazhina E. V., Sedaeva M. I., Muratova E. N. Meiosis during microsporogenesis in Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the south of Central Siberia // Rus. J. Developmen. Biol. 2019. Vol. 50, N 3. P. 113–123. doi: 10.1134/S1062360419030020].
- Брока М. В. В-хромосомный полиморфизм в природных популяциях *Picea obovata* Ledeb. // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига, Зинатне, 1990. С. 105–118.
- Буторина А. К., Богданова Е. В. Адаптивное значение и возможное происхождение В-хромосом у ели колючей // Цитология. 2001. Т. 43, № 8. С. 809–814.
- Буторина А. К., Мазурова И. Э. Особенности цитогенетических показателей деревьев лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. в связи с влиянием хронической техногенной нагрузки // Цитология. 1999. Т. 41, № 12. С. 1057.
- Буторина А. К., Калаев В. Н., Вострикова Т. В., Мягкова О. Е. Цитогенетическая характеристика семенного потомства некоторых видов древесных растений в условиях антропогенного загрязнения г. Воронежа // Цитология. 2000. Т. 42, № 2. С. 196–201.
- Васильев Д. В., Гераськин С. А., Йощенко В. И., Лыченкова М. А., Нанба К. Цитогенетические эффекты в интеркалярной меристеме хвои красной японской сосны в отдаленный период после аварии на АЭС “Фукусима” // Экологическая генетика. 2020. Т. 18, № 4. С. 483–492. doi: 10.17816/ecogen18932
- Владимирова О. С. Кариологические особенности ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. из разных мест произрастания // Цитология. 2002. Т. 44, № 7. С. 712–718.
- Владимирова О. С., Муратова Е. Н. Кариологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях антропогенного загрязнения г. Красноярска // Экол. генетика. 2005. Т. 3, № 1. С. 18–23.
- Владимирова О. С., Муратова Е. Н. Оценка встречаемости В-хромосом ели сибирской в условиях антропогенного стресса // Хвойные бореальной зоны. 2006. Т. 23, № 3. С. 114–120.
- Гераськин С. А., Дикарева Н. С., Удалова А. А., Спиридонов С. И., Дикарев В. Г. Цитогенетические эффекты в популяциях сосны обыкновенной из районов Брянской области, подвергшихся радиоактивному загрязнению в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2008. Т. 48, № 5. С. 584–595.
- Гераськин С. А., Кузьменков А. Г., Васильев Д. В. Временная динамика цитогенетических эффектов в хронически облучаемых популяциях сосны обыкновенной // Радиационная биология. Радиоэкология. 2018. Т. 58, № 1. С. 74–84. doi: 10.7868/s0869803118010083
- Горячкина О. В., Сизых О. А. Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностях // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30, № 1–2. С. 46–51.
- Горячкина О. В., Муратова Е. Н., Бадаева Е. Д. Кариологическое исследование *Picea schrenkiana* (Pinaceae) из Киргизии // Ботан. журн. 2018. Т. 103, № 4. С. 505–515. doi: 10.1134/S0006813618040063
- Горячкина О. В., Муратова Е. Н., Безделев А. Б. Числа хромосом некоторых представителей родов *Abies* и *Picea* (Pinaceae) // Ботан. журн. 2013. Т. 98, № 5. С. 645–647.
- Гриф В. Г. Мутагенез и филогенез растений // Цитология. 2007. Т. 49, № 6. С. 433–441 [Grif V. G. Mutagenesis and phylogenesis of plants // Cell and Tissue Biol. 2007. Vol. 1, N 6. P. 467–475. doi: 10.1134/S1990519X07060016].
- Егоркина Г. И. Цитогенетические параметры сосны обыкновенной в Алтайском крае // Лесоведение. 2010. № 6. С. 39–45.
- Игнатенко Р. В. Цитогенетические исследования семенного потомства *Pinus sylvestris* L., произрастающей в районе Сегежского ЦБК // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2021. № 11. Сер. Эксперим. биол. С. 93–102. doi: 10.17076/eb1499
- Игнатенко Р. В., Галибина Н. А., Раевский Б. В. Цитогенетическая оценка популяций *Pinus sylvestris* L. на Европейском Севере России (Республика Карелия) // Turczaninowia. 2022. Т. 25, № 1. С. 73–85. doi: 10.14258/turczaninowia.25.1.7.
- Калаев В. Н., Игнатова И. В., Калаева Е. А. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства деревьев ели белой (*Picea glauca* (Moench) Voss) при интродукции в Воронежской области // Turczaninowia. 2020. Т. 23, № 3. С. 185–204. doi: 10.14258/turczaninowia.23.3.16
- Калашник Н. А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология. 2008. № 4. С. 276–

- 286 [Kalashnik N. A. Chromosome aberrations as indicator of technogenic impact on conifer stands // *Rus. J. Ecol.* 2008. Vol. 39, Is. 4. P. 261–271. doi: 10.1134/S106741360804005X].
- Калашник Н. А. Характеристика кариотипов представителей семейства сосновые из различных условий произрастания // *Бюл. Ботан. сада Саратов. гос. ун-та.* 2010. № 9. С. 139–145.
- Машкина О. С., Калаев В. Н., Мурая Л. С., Леликова Е. С. Цитогенетические реакции семенного потомства сосны обыкновенной на комбинированное антропогенное загрязнение в районе Новолипецкого металлургического комбината // *Экол. генетика.* 2009. Т. 7, № 3. С. 17–29.
- Михеева Н. А., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Характеристика кариотипа можжевельника обыкновенного // *Лесоведение.* 2005. № 3. С. 72–76.
- Муратова Е. Н., Круликс М. В. Хромосомные числа голосеменных растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 117 с.
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Геномные и хромосомные мутации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в экстремальных условиях произрастания // *Хвойные бореальной зоны.* 2004. Т. 22. № 1–2. С. 143–148.
- 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: материалы науч.-практ. конф.* Воронеж, 2002. С. 126–140.
- Муратова Е. Н., Карпюк Т. В., Владимирова О. С., Сизых О. А., Квитко О. В. Цитологическое изучение лиственницы сибирской в антропогенно нарушенных районах г. Красноярск и его окрестностей // *Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения.* 2009. № 9. С. 99–108.
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С., Карпюк Т. В., Владимирова О. С., Пименов А. В., Михеева Н. А., Бажина Е. В., Квитко О. В. Кариологические и цитогенетические исследования хвойных Сибири и Дальнего Востока // *Сиб. экол. журн.* 2005. Т. 12, № 4. С. 573–582 [Muratova E. N., Sedel'nikova T. S., Karpjuk T. V., Vladimirova O. S., Pimenov A. V., Mikheeva N. A., Bazhina E. V., Kvitko O. V. Karyological and cytogenetic studies of conifers from West Siberia and Far East // *Contemporary Problems of Ecology.* 2008. Vol. 1, N 2. P. 263–271. doi: 10.1134/S1995425508020148].
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С., Пименов А. В., Горячкина О. В. Кариологические и молекулярно-цитогенетические исследования древесных растений в Институте леса им. В. Н. Сукачева // *J. of Nat. and Alien Plant Stud.* 2019. N 15. P. 66–76. doi: 10.7124/FEEO.v25/1142
- Седельникова Т. С. Хромосомные и геномные мутации у сосны обыкновенной в Нижнем Поволжье // *Лесоведение.* 2003. № 6. С. 28–33.
- Седельникова Т. С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства Pinaceae Lindl. (репродуктивные и кариотипические особенности): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2008. 35 с.
- Седельникова Т. С. Числа хромосом некоторых видов семейств Cupressaceae и Pinaceae в искусственных и парковых насаждениях // *Ботан. журн.* 2016. Т. 101, № 11. С. 1350–1352. doi: 10.1134/S0006813616110089
- Седельникова Т. С. Развитие кариологических и молекулярно-генетических исследований болотных и суходольных популяций хвойных // *Факторы экспериментальной эволюции организмов: сб. науч. пр. Укр. т-во генетиков і селекціонерів ім. М. І. Вавилова.* Київ, 2018. Т. 23. С. 387–392.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Хромосомные мутации у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Таймыре // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2007. № 2. С. 244–247 [Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. Chromosomal mutations in Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) on Taimyr peninsula. *Biol. Bull.* 2007. Vol. 34, N 2. С. 198–201. doi: 10.1134/S1062359007020136].
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Числа хромосом видов рода *Larix* (Pinaceae) в лесостепи и лесотундре Средней Сибири // *Ботан. журн.* 2017а. Т. 102, № 12. С. 1694–1697. doi: 10.1134/S0006813617120109
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Числа хромосом форм *Larix sibirica* (Pinaceae) в Ширинской степи Республики Хакасия // *Ботан. журн.* 2017б. Т. 102, № 5. С. 693–697. doi: 10.1134/S0006813617050118
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Кариологическое исследование сибирских видов лиственниц *Larix sibirica* и *Larix gmelinii* на Таймыре // *Цитология и генетика.* 2019. Т. 53, № 3. С. 25–37 [Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. Karyological study of Siberian larch species *Larix sibirica* and *Larix gmelinii* in Taimyr // *Cytol. Genet.* Vol. 53, N 3. P. 202–211. doi: 10.3103/S0095452719030046].
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Изменчивость числа хромосом и хромосомные перестройки у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в засушливых условиях Нижнего Поволжья и Южной Сибири // *Ботан. журн.* 2021. Т. 106, № 4. С. 353–362. doi: 10.31857/S0006813621040116
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Морфологические и цитологические особенности “ведьминой метлы” сосны обыкновенной // *Лесоведение.* 2000. № 6. С. 68–71.
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В. Изменчивость чисел хромосом голосеменных растений. Успехи соврем. биологии. 2010. Т. 130, № 6. С. 557–568 [Sedel'nikova T. S., Muratova E. N., Pimenov A. V. Variability of chromosome numbers in Gymnosperms // *Biol. Bull. Rev.* 2011. Vol. 1, N 2. P. 100–109. doi: 10.1134/S2079086411020083].
- Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В., Ефремов С. П. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири // *Ботан. журн.* 2004. Т. 89, № 5. С. 718–733.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Грабовой В. Н., Пономаренко В. А. Числа хромосом *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) в Национальном дендрологическом парке “Софиевка”, Украина // *Ботан. журн.* 2014. Т. 99, № 8. С. 941–944.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П. Кариологическое исследование изолированной популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) Ширинской степи Республики Хакасия // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2023. Т. 50, № 4. С. 1–12. doi: 10.31857/S1026347022600716
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Муратова Е. Н. Кариологические и цитогенетические особенности хвойных в дендрариях и парковых насаждениях // *Факторы экспериментальной эволюции организмов: сб. науч. Укр. т-во генетиков і селекціонерів ім. М. І. Вавилова.* Київ, 2020. Т. 27. С. 299–302. doi: 10.7124/FEEO.v27.1343
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Онучин А. А., Янковская В. Числа хромосом некоторых видов хвой-

- ных в дендрариях и парковых насаждениях // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 1. С. 157–158.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ташев А. Н. Числа хромосом видов Cupressaceae при интродукции в Болгарии // Ботан. журн. 2011. Т. 96, № 7. С. 974–975.
- Сизых О. А., Квитко О. В., Муратова Е. Н., Тихонова И. В. Формовое разнообразие и кариологические особенности лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) юга Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2006. Т. 23, № 2. С. 202–211.
- Челидзе П. В. Ультраструктура и функции ядрышка интерфазной клетки. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 119 с.
- Ahuja M. R. Polyploidy in gymnosperms revisited // *Silvae Genet.* 2005. Bd. 54, Hf. 2. S. 59–69. doi: 10.1515/sg-2005-0010
- Ahuja M. R., Neale D. B. Evolution of genome size in conifers // *Silvae Genetica.* 2005. Bd. 54, Hf. 3. S. 126–137. doi: 10.1515/sg-2005-0020
- Bazhina E. V., Kvitko O. V., Muratova E. N. Meiosis at microsporogenesis in Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in natural populations and in an Arboretum // *Eur. J. Forest Res.* 2008. Vol. 11, N 1. P. 41–49.
- Bazhina E. V., Kvitko O. V., Muratova E. N. Specific features of meiosis in the Siberian fir (*Abies sibirica*) in the forest Arboretum of the V. N. Sukachev Institute, Russia // *Biodiversity and Conservat.* 2011. Vol. 20, N 2. P. 415–428. doi: 10.1007/s10531-010-9958-y
- Brown G. R., Carlson J. E. Molecular cytogenetics of the genes encoding 18S-5.8S-26S rRNA and 5S rRNA in two species of spruce (*Picea*) // *Theoret. and Appl. Genet.* 1997. Vol. 95, N 1-2. P. 1–9.
- Butorina A. K., Estratov N. The first detected study case of amitosis in pine // *Forest Genet.* 1996. Vol. 3, N 3. P. 137–140.
- Fox D. P. The chromosomes of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and its relatives // *Proc. of the Royal Society of Edinburgh. Section B: Biol. Sci.* 1987. Vol. 93, N 1-2. P. 51–59.
- Geras'kin S. A., Volkova P., Vasiliyev D., Dikareva N., Oudalova A., Kazakova E., Makarenko E., Duarte G., Kuzmenkov A. Scots pine as a promising indicator organism for biomonitoring of the polluted environment: A case study on chronically irradiated populations // *Mutation Research – Genet. Toxicol. and Environmen. Mutagen.* 2019. Vol. 842. P. 3–13. doi: 10.1016/j.mrgen-tox.2018.12.011
- Goryachkina O. V., Muratova E. N. Meiosis at microsporogenesis in *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (Gmelin larch) at the V. N. Sukachev Institute of Forest Arboretum // *The Inter. J. of Plant Reproduct. Biol.* 2016. Vol. 8, N 2. P. 139–144. doi: 10.14787/ijprb.2016.8.2.139–144
- Goryachkina O. V., Badaeva E. D., Muratova E. N., Zelelin A. V. Molecular cytogenetic analysis of Siberian *Larix* species by fluorescence *in situ* hybridization // *Plant Systemat. and Evolut.* 2013. Vol. 299, N 2. P. 471–479. doi: 10.1007/s00606-012-0737-y
- Hizume M. Karyomorphological studies in the family Pinaceae // *Memoirs of the Faculty of Education, Ehime University. Ser. III: Nat. Sci.* 1988. Vol. 8, N 2. P. 1–108.
- Hizume M., Kuzukawa Y., Kondo K., Yang Q., Hong D., Tanaka R. Localization of rDNAs and fluorescent bandings in chromosomes of *Larix potaninii* var. *macrocarpa* collected in Sichuan, China // *Kromosomo. Ser. II.* 1995. N 78. P. 2689–2694.
- Liu B., Qi L., Chen R., Song W. Multicolor fluorescence *in situ* hybridization with combinatorial labeling probes enables a detailed karyotype analysis of *Larix principis-rupprechtii* // *Biol. Res.* 2007. Vol. 40, N 1. P. 23–28. doi: 10.4067/s0716-97602007000100003
- Liu B., Zhang S. G., Zhang Y., Lan T. Y., Qi L. W., Song W. Q. Molecular cytogenetic analysis of four *Larix* species by bicolor fluorescence *in situ* hybridization and DAPI banding // *Int. J. Plant Sci.* 2006. Vol. 167, N 2. P. 367–372. doi: 10.1086/499317
- Lubaretz O., Fuchs J., Ahne R., Meister A., Schubert I. Karyotyping of three Pinaceae species via fluorescent *in situ* hybridization and computer-aided chromosome analysis // *Theoret. and Appl. Genet.* 1996. Vol. 92, N 3-4. P. 411–416.
- Moir R. B., Fox D. P. Supernumerary chromosome distribution in provenances of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. // *Silvae Genet.* 1977. Bd. 26, Hf. 1. S. 26–33.
- Muratova E. N. B-chromosomes in Gymnosperms – a review // *The International J. of Plant Reproduc. Biol.* 2018. Vol. 10, N 1. P. 14–25. doi: 10.14787/ijprb.2018.10.1.14-24
- Muratova E. N., Karpjuk T. V. Karyological analysis of larch from Priamurje // *The International J. of Plant Reproductive Biol.* 2021. Vol. 13, N 1. P. 16–23. doi: 10.14787/ijprb.2021.13.1.
- Muratova E. N., Goryachkina O. V., Karpjuk T. V. Karyological analysis of larch (*Larix sibirica* Ledeb.) from Mongolia // *Indian J. of Genet. and Plant Breeding.* 2022. Vol. 82, N 4. P. 507–511. doi: 10.31742/ISGPB.82.4.15
- Muratova E. N., Sedel'nikova T. S., Goryachkina O. V., Pimenov A. V. Karyological and cytogenetical studies on Gymnosperms in V. N. Sukachev Institute of Forest // *The Inter. J. of Plant Reproduc. Biol.* 2020. Vol. 12, N 1. P. 44–55. doi: 10.14787/ijprb.2020.12.1
- Murray B. G. Karyotype variation and evolution in gymnosperms // *Plant Genome Diversity. Vol. 2. Physical Structure, Behavior and Evolution of Plant Genomes.* Wien: Springer-Verlag, 2013. P. 231–242. doi: 10.1007/978-3-7091-1160-4_14
- Ohri D. Polyploidy in gymnosperms – a reappraisal // *Silvae Genet.* 2021a. Bd. 70, Hf. 1. S. 22–38. doi: 10.2478/sg-2021-0003
- Ohri D. Variation and evolution of genome Size in gymnosperms // *Silvae Genet.* 2021b. Bd. 70, Hf. 1. S. 156–169. doi: 10.1007/BF00989421
- Ohri D. Karyotype evolution in conifers // *Feddes Repertorium.* 2021c. Vol. 132, Iss. 3. P. 232–262. doi: 10.1002/fedr.202100014
- Rastogi S., Ohri D. Chromosome numbers in gymnosperms – An update // *Silvae Genet.* 2020. Bd. 69, Hf. 1. S. 13–19. doi: 10.2478/sg-2020-0003.
- Shibata F., Hizume M. Comparative FISH karyotype analysis of 11 *Picea* species // *Cytologia.* 2008. Vol. 73, N 2. P. 203–211. doi: 10.1508/cytologia.73.203
- Tashev A. N., Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. Supernumerary (B) chromosomes in populations of *Picea abies* (L.) H. Karst. from Western Rhodopes (Bulgaria) // *Cytol. and Genet.* 2014. Vol. 48, N 3. P. 160–165. doi: 10.3103/S0095452714030116
- Teoh S. B., Rees H. B-chromosomes in White spruce // *Proc. of the Royal Society of London. Ser. B: Biol. Sci.* 1977. Vol. 198, N 1133. P. 325–344.

Karyological and cytogenetical studies on conifer plants in extreme conditions

E. N. MURATOVA, T. S. SEDEL'NIKOVA, O. V. GORYACHKINA, A. V. PIMENOV

*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS"
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru*

Results of karyological and cytogenetical studies in populations of conifer species of Pinaceae and Cupressaceae families from extreme conditions are summarized. In conifers growing in southern and northern borders of areas, on ecological limits of distribution, in anthropogenically disturbed ecosystems, at the introduction, chromosome variability is revealed. A high frequency of changes in the number of chromosomes (mixoploidy, aneuploidy and polyploidy) and their morphology were noted. Different types of chromosome anomalies (ring and polycentric chromosomes, fragments, multiple chromosome irregularities), B-chromosomes occurrence, irregularities of mitosis and meiosis are found. Using classical methods and fluorescent *in situ* hybridization (FISH), studies of the polymorphism of the nucleolar regions of chromosomes were carried out, and features of the loci of the 5S and 45S ribosomal RNA genes were revealed.

Key words: Pinaceae, Cupressaceae, chromosome number, karyotype, chromosome and genome mutations, nucleolar regions, fluorescent hybridization *in situ*, extreme conditions.