

© Ю. А. Хроленко,¹ Е. Н. Муратова²**КАРИОЛОГИЯ *SENECIO CANNABIFOLIUS* (ASTERACEAE)
С ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА**¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток-22, пр. 100-летия Владивостока, 159
Факс: 8(423)231-01-93

E-mail: khrolenko@biosoil.ru

² Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660636 Красноярск-36, Академгородок
Факс (3912)43-36-86

E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru

Поступила 31.12.2015

Проведено кариологическое исследование *Senecio cannabifolius* Less. Определено число хромосом и дано краткое описание кариотипа этого вида. Подсчитано число ядрышек в интерфазных ядрах. Обсуждаются разные точки зрения об основном числе хромосом у видов рода *Senecio*.

Ключевые слова: крестовник конопелистный, число хромосом, кариотип, ядрышко, основное число.

Yu. A. Khrolenko,¹ E. N. Muratova²**KARYOLOGY OF *SENECIO CANNABIFOLIUS* (ASTERACEAE)
FROM KAMCHATKA PENINSULA**¹ Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS
159, Stoletiya Str., Vladivostok, 690022, Russia
E-mail: khrolenko@biosoil.ru² V. N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS
50, Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036, Russia
E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru

Results of karyological study of *Senecio cannabifolius* Less. are presented. This species from Kamchatka Peninsula has a high chromosome number ($2n = 80$) and may be considered as an octoploid provided the base number $x = 10$. Chromosomes of the species have two arms, and some of the chromosomes have uncertain position of the centromere, or are dot-shaped. Interphase nuclei contain 1–4 nucleoli. Different points of view on the base chromosome number of *Senecio* are discussed.

Key words: *Senecio cannabifolius*, chromosome number, karyotype, nucleoli, base chromosome number.

Senecio cannabifolius Less. (nom. nud. *Senecio palmatus* Pall.) — крестовник конопелистный из сем. *Asteraceae* — травянистое растение, сопутствующий вид камчатско-сахалинского крупнотравья (Barkalov et al., 1992). Данный вид распространен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. За пределами России встречается в Северо-Восточном Китае и Японии. На о-ве Сахалин и п-ове Камчатка отмечается как частая примесь в сообществах лабазника камчатского.

Для данного вида (в том числе и под видовым названием *S. palmatus*) известны два разных числа хромосом, соответствующие разным уровням пloidности — $2n = 40$ и $2n = 80$. Для нескольких местообитаний данного вида из Хабаровского и Приморского краев, о-ва Сахалин, а также из Японии установлено число хромосом $2n = 40$ (Sokolovskaya, 1960a,b; Arano, 1962, 1964, 1975; Nishikawa, 1984; Shatalova, 2000; Volkova, Basargin, 2002; Volkova, Pshennikova, 2014; Volkova, Salokhin, 2014). На п-ове Камчатка у этого вида обнаружено более высокое число хромосом — $2n = 80$ (Sokolovskaya, 1963, 1968). Это свидетельствует

о необходимости более детального исследования крестовника коноплелистного в разных частях ареала. В настоящем сообщении приводятся результаты кариологического изучения *S. cannabifolius* ранее неисследованного местообитания Камчатки.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили семена крестовника коноплелистного, собранного в окрестностях пос. Паратунка Елизовского р-на п-ова Камчатки (юго-восток Камчатки) в 2008 г.

Кариологический анализ проводился на давленных препаратах по модифицированной к данному объекту методике (Smirnov, 1968; Muratova, 1995). Семена раскладывали на два слоя влажной фильтровальной бумаги в чашках Петри и проращивали при комнатной температуре. Для получения максимального числа делящихся клеток корешки обрабатывали 0.2%-м раствором колхицина в течение 2 ч. В качестве фиксатора использовали уксуснокислый спирт (1 : 3). Перед окрашиванием материал протравливали 4%-м железомасляным квасцами. В качестве красителя использовали ацетогематоксилин. В ацетогематоксилине материал выдерживали в течение 6—12 ч при комнатной температуре. Затем отрезали 1.5—2.0 мм от кончика корешка или от основания семядольных молоденьких листочков. Материал помещали на предметное стекло в каплю насыщенного раствора хлоралгидрата, накрывали покровным стеклом и готовили давленный препарат, притирая обратной стороной пинцета и одновременно удаляя излишек жидкости фильтровальной бумагой.

В работе использовалась цифровая система регистрации изображений метафазных пластинок с их просмотром на экране монитора. Хромосомные пластинки фотографировали в масляной иммерсионной системе под микроскопом Axioskop-40 с помощью встроенной видеокамеры AxioCam HRc (Zeiss, Germany).

Результаты и обсуждение

Исследование кариотипа крестовника коноплелистного из окрестностей пос. Паратунка Елизовского р-на Камчатки (юго-восточная часть полуострова) показали в большинстве случаев числа хромосом $2n \approx 76—80$. Это позволило сделать заключение, что кариотип содержит число хромосом $2n = 80$ (рис. 1, а, б). В работе использовались цифровые фотоснимки, позволяющие детализировать изображение путем увеличения масштаба. И, тем не менее, из-за большого числа хромосом трудно было получить метафазные пластинки без наложений хромосом и точно подсчитать их. Наше определение ($2n = 80$) соответствует установленному ранее числу хромосом данного вида из окрестностей пос. Оссо-ра с северо-востока Камчатки (Sokolovskaya, 1963, 1968).

Для *S. cannabifolius* характерны мелкие хромосомы (от 2 до 5 мкм), поэтому при проведении кариологического анализа были использованы митотические хромосомы на стадии поздней профазы. В это время хромосомы не полностью конденсированы и их длина больше, чем на стадии метафазы (рис. 1, б). Установлено, что большая часть хромосом дифференцированы на два плеча, имеют центромеру, но есть хромосомы точечные и с неопределенным положением центромеры. Интерфазные ядра содержат от 1 до 4 ядрышек (рис. 2), что позволяет предположить наличие 2 пар нуклеоларных хромосом.

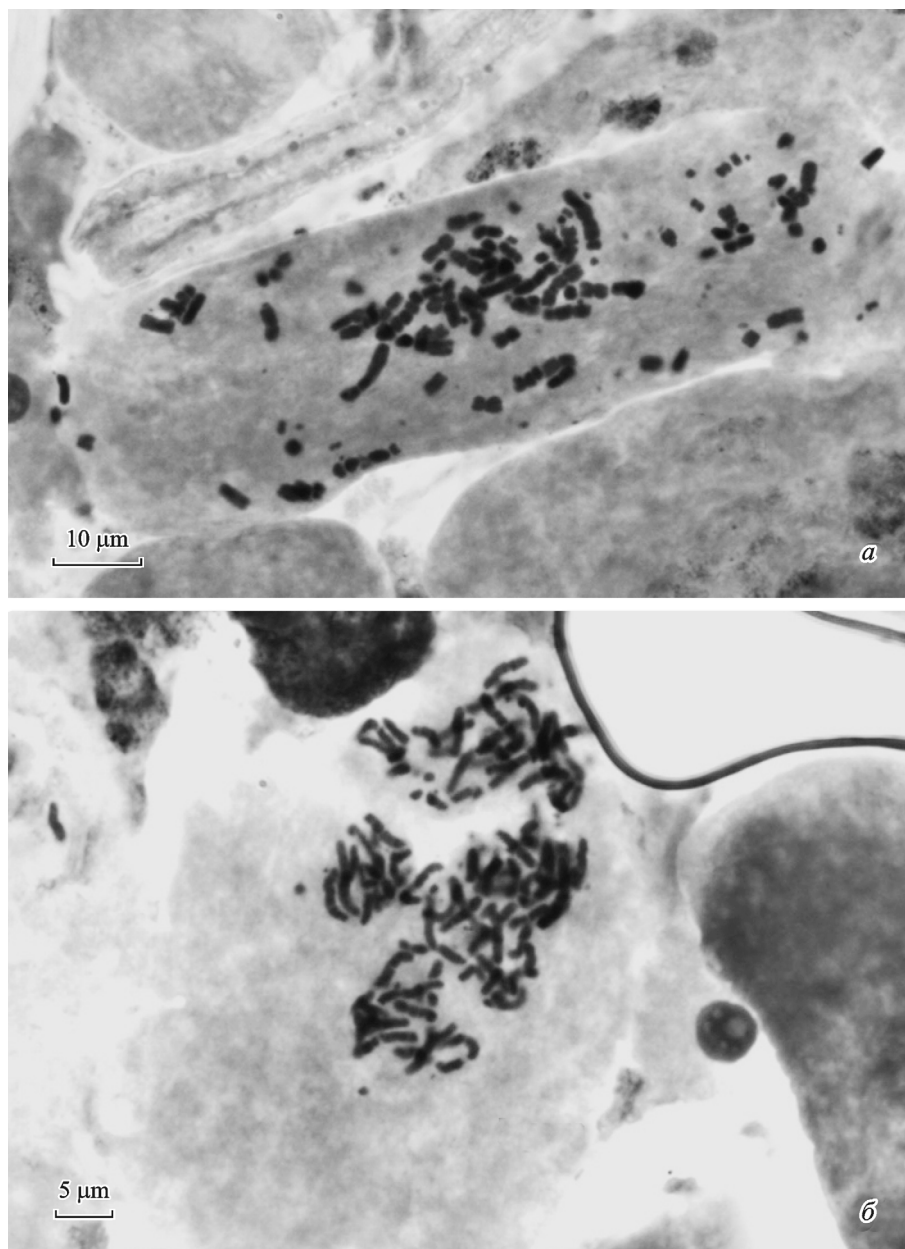


Рис. 1. Хромосомные наборы *Senecio cannabinifolius* ($2n = 80$).
 a — кариотип, b — поздняя профаза. Окраска ацетогематоксилином.
 Fig. 1. Chromosome complements of *Senecio cannabinifolius* ($2n = 80$).
 a — karyotype, b — late prophase. Material stained with acetohematoxylin.

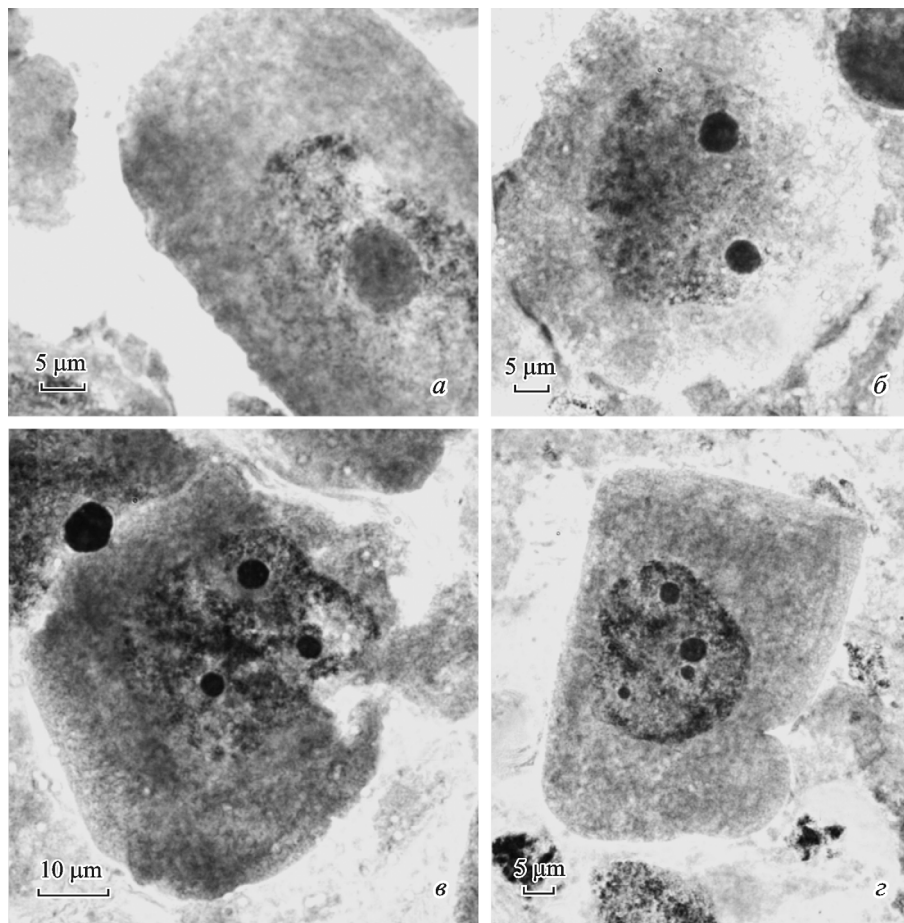


Рис. 2. Разное число ядрышек в интерфазных ядрах *Senecio cannabifolius*.
Окраска ацетогематоксилином.

Fig. 2. Different numbers of nucleoli in the interphase nuclei of *Senecio cannabifolius*.
Material stained with acetohematoxylin.

При исследовании крестовника коноплелистного отмечено явление миксоплоидии — наличие клеток с другими, обычно более низкими числами хромосом ($2n = 40, \approx 60$). Кроме того, наблюдались нарушения в виде выбросов хромосом за пределы метафазной пластинки, а также ана-телофазные нарушения, представленные отстающими и забегающими хромосомами, различными мостами (рис. 3, а, б). Возможно, наличие хромосомных аномалий связано с тем, что условия среды обитания для *S. cannabifolius* возле границы его ареала близки к экстремальным. В таких случаях часто проявляется миксоплоидия и хромосомные нарушения (Muratova, 1995).

Полученные результаты позволяют сделать заключение, что *S. cannabifolius* является высокоплоидным видом. Давно известно, что полиплоиды во многих случаях обладают большей изменчивостью и приспособляемостью к экстремальным условиям существования, способны быстро осваивать новые территории (Breslavets, 1963; Stebbins, 1967; Grant 1981, и др.). У некоторых видов растений на границах ареалов закрепляются высокоплоидные цитотипы как наиболее

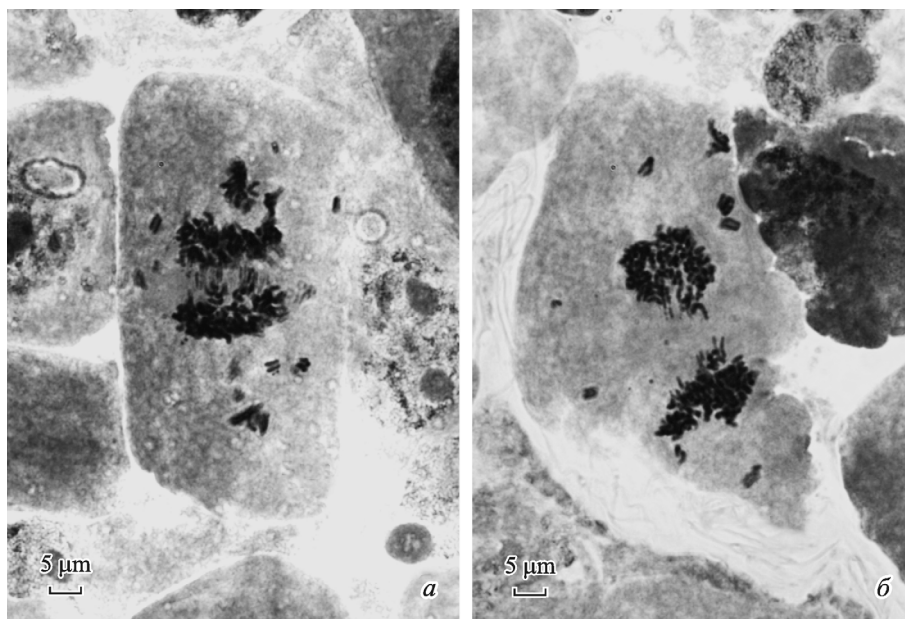


Рис. 3. Нарушения митоза у *Senecio cannabinifolius*.
 а — неравномерное расхождение и множественные мосты, б — отстающие и выброшенные за пределы метафазной пластинки хромосомы.

Fig. 3. Irregularities of mitosis in *Senecio cannabinifolius*.
 а — irregular separation and multiple bridges, б — chromosomes outside spindle divisions and lagging chromosomes.

адаптированные к суровым условиям обитания (Dmitrieva, Parfenov, 1991). Полиплоидия способствует адаптации растений за счет расширения экологического оптимума их существования и представляет определенный эволюционный шаг для расселения вида и удержания им новых завоеванных территорий.

Высокая всхожесть семян, способность размножаться не только половым путем, но и вегетативно была отмечена у естественных полиплоидных видов некоторых древесных кустарников (Ekimova et al., 2011). *S. cannabinifolius* также обладает высокими показателями всхожести и энергии прорастания семян (Khrolenko, 2015). Исследуемый вид входит в состав видов, подсеяющихся к пионерным растениям на рыхлых материалах вулканических извержений, которые в дальнейшем по мере своего развития вытесняют последние (Voronkova et al., 2011).

Вопрос об основном числе хромосом в роде *Senecio* L. неясен. Род является одним из самых крупных не только в сем. *Asteraceae*, но и в мире цветковых растений; включает по оценкам разных авторов от 1000 до 3200 видов (Kirpichnikov, 1981; Vibe, 2001; Gupta et al., 2010). Среди них к настоящему времени кариологически изучено около 400 (Khromosomnye..., 1969; Chromosome counts database: CCDB. — URL: <http://ccdb.tau.ac.il/>; Index to Plant Chromosome Numbers. — URL: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>).

Наибольшее число изученных видов имеют числа хромосом, кратные 10: $2n = 20$, $2n = 40$, $2n = 60$, $2n = 80$. В связи с этим многие авторы, проводившие кариологические исследования видов *Senecio*, считают основным числом хромосом $x = 10$ (Ornduff et al., 1963, 1967; Alexander, 1979; Gupta, Gill, 1983; Lawrence,

1985; Ingram, Noltie, 1987; Majovsky et al., 1987; Vogt, Oberprieler, 1993; Lopez et al., 2002; Probatova et al., 2007, и др.). В таком случае виды с $2n = 40$ будут тетраплоидными, а с $2n = 80$ — октоплоидными. Однако есть авторы, которые полагают, что основным числом рода является $x = 20$ (Suda et al., 2007). Вряд ли это мнение является верным, так как число $x = 20$ слишком высокое и многие виды крестовника имеют диплоидные числа хромосом менее, чем $2n = 40$.

Еще в середине прошлого века было высказано предположение, что основным числом хромосом *Senecio* может быть $x = 5$ (Afzelius, 1949; Beaman et al., 1962; Turner, Lewis, 1965; Mehra, Remanandan, 1975; Mehra, 1977). Эту точку зрения разделяют известные исследователи кариологии флоры Республики Беларусь С. А. Дмитриева и В. И. Парфенов (Dmitrieva, Parfenov, 1991). Недавно к такому же выводу пришли аргентинские исследователи (Lopez et al., 2005, 2008, 2013), которые в своей более ранней работе (Lopez et al., 2002) считали основным числом хромосом *Senecio* $x = 10$. Детальное изучение мейоза у многих представителей рода привело авторов к заключению, что основным базовым числом все-таки является $x = 5$. Весомым аргументом в пользу этого заключения, по их мнению, является наличие диплоидных чисел $2n = 10$ у нескольких африканских видов (Gill, 1978; Gill, Omoigui, 1992), встречающихся в вероятном центре происхождения рода *Senecio* (Ornduff et al., 1963; Lawrence, 1980). В таком случае виды с $2n = 40$ являются октоплоидами, а с $2n = 80$ имеют ploidy 16x. Есть также предположение, что в эволюции рода могла произойти редукция основного числа от $x = 10$ до $x = 5$ (Lawrence, 1985).

Индийские исследователи (Gupta et al., 2010) полагают, что для огромного рода *Senecio* возможно наличие нескольких основных чисел: $x = 5, 9, 10, 11, 19, 23$. Кроме чисел хромосом, кратных 10, в этом роде встречаются виды с $2n = 44, 46, 48, 66, 98, 104$ и т. д. Следует отметить, что выделение из *Senecio* некоторых других родов хорошо согласуется с данными кариологии. Например, виды рода *Packera* A. et D. Love имеют числа хромосом $2n = 44$ ($n = 22$) и $2n = 46, 92$ ($n = 23$), а виды рода *Tephrosia* (Reichenb.) Reichenb. — $2n = 24, 48, 96$ (Khromosomnye..., 1969; Index to Plant Chromosome Numbers. — URL: <http://www.tropicos.org/Project/PCN>; Chromosome counts database: CCDB. — URL: <http://ccdb.tau.ac.il/>).

На основе анализа новейших данных, полученных в результате секвенирования геномов, представления о полиплоидии и ее роли в эволюции получили дальнейшее развитие (Soltis, Soltis, 1999; Wolfe, 2001; Paterson et al., 2004; Soltis et al., 2004, 2014; Pershina, 2009; Madlung, 2013). Установлено, что полиплоидия имела место в ранней эволюционной истории всех эукариот. Полиплоидные таксоны у покрытосеменных растений формировались в несколько раундов; при этом происходили не только дупликации геномов, но и возвраты к диплоидоподобному состоянию (Cui et al., 2006). Диплоидизация геномов сопровождалась потерей многих дублированных генов или их сайленсингом, активацией мобильных генетических элементов, генными и хромосомными мутациями (Levy, Feldman, 2002; Chen, Ni, 2006; Pershina, 2009).

Методами сравнительной геномики установлено, что многие виды растений, долгое время считающиеся диплоидами, являются древними полиплоидами (палеополиплоидами), возникшими в результате дупликации геномов или при гибридизации (Cui et al., 2006; Pershina, 2009; Soltis et al., 2014). У палеополиплоидов наследование проявляется по дисомному типу. Древние полиплоиды не выявляются цитологическими методами, изоферментными или ДНК-маркерами, они могут быть идентифицированы только с помощью информационных техно-

логий. Вполне вероятно, что палеополиплоидами являются и представители рода *Senecio* с высокими основными числами хромосом, в том числе и с $x = 10$. Древние представители с $2n = 10$, вероятно, остались в центре происхождения, а возникшие на основе полиплоидизации геномов виды в процессе расселения по другим территориям вернулись к диплоидоподобному состоянию. Поэтому в настоящее время многие исследователи считают виды *Senecio* с $2n = 20$ диплоидными, а с $2n = 40$ — тетраплоидными.

Таким образом, исследования показывают, что *S. cannabinifolius* с п-ова Камчатка характеризуется числом хромосом $2n = 80$ и является высокоплоидным цитотипом. На основе вышеприведенных материалов, по-видимому, данный вид можно отнести к октоплоидам с основным числом $x = 10$. При этом, возможно, полиплоидия в эволюции рода происходила неоднократно и виды с $2n = 20$, считающиеся в настоящее время диплоидами, являются древними тетраплоидами, вернувшимися к диплоидоподобному состоянию.

Заключение

Кариотип *Senecio cannabinifolius* Less. с п-ова Камчатка характеризуется числом хромосом $2n = 80$ и является высокоплоидным. Хромосомы данного вида мелкие, по морфологии дифференцированы на два плеча, но есть и с неопределенным положением центромеры. Интерфазные ядра содержат от 1 до 4 ядрышек.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность директору Биолого-почвенного института ДВО РАН, зав. лабораторией биотехнологии Ю. Н. Журавлеву за предоставленный материал, зав. отделом лесных и почвенных ресурсов БПИ ДВО РАН В. Ю. Баркалову и с. н. с. лаборатории интродукции Сахалинского филиала БСИ ДВО РАН В. В. Шейко за помощь в установлении видовой принадлежности образцов, главному научному сотруднику лаборатории высших растений БПИ ДВО РАН Н. С. Пробатовой за обсуждение полученных результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Afzelius K. On chromosome numbers in *Senecio* and some allied genera. *Acta Horti Bergiani*. 1949, vol. 15, no. 4, p. 65—77.
- Alexander J. C. M. The Mediterranean species of *Senecio* sections *Senecio* and *Delphinifolius*. *Notes of the Royal Botanical Garden. Edinburgh*. 1979, vol. 37, p. 387—428.
- Arano H. Cytological studies in subfamily *Carduoideae* (*Compositae*) of Japan. VIII. The karyotype analysis in the tribe *Senecioneae*. *Botanical Magazine*. 1962, Tokyo, vol. 75, no. 892, p. 401—411.
- Arano H. Cytological studies in subfamily *Carduoideae* (*Compositae*) of Japan. XVI. The karyotype analysis in the tribe *Senecioneae*. *Botanical Magazine*. 1964, Tokyo, vol. 77, no. 908, p. 59—66.
- Arano H. Cytogenetic studies in subfamily *Carduoideae* of Japanese *Compositae*. XXVIII. The karyotypes and speciation in the Japanese *Senecioneae*. *Journal of Saitama University. Faculty Education*. 1975, vol. 24, p. 15—29, 38.
- Beaman J. H., Dejong D. C. D., Stoutamire W. P. Chromosome studies in the alpine and subalpine flora of Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany*. 1962, vol. 49, no. 7, p. 41—50.
- [Barkalov, Korobkov, Tsvelev] Баркалов В. Ю., Коробков А. А., Цвелёв Н. Н. Семейство Астровые (Сложноцветные) — *Asteraceae* (*Compositae*). *Сосудистые растения Советского Дальнего Востока*. Т. 6. 1992, СПб., С. 9—413.

- [Breslavets] Бреславец Л. П. *Полиплоидия в природе и опыте*. 1963, М., 364 с.
- Chen Z. J., Ni Z. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *BioEssays*. 2006. vol. 28, no. 3, P. 240—252. DOI: 10.1002/bies.20374.
- Chromosome counts database: CCDB. — URL: <http://ccdb.tau.ac.il/>
- Cui L., Wall P. K., Leebens-Mack J. H., Lindsay B. G., Soltis D. E., Doyle J. J., Soltis P. S., Carlson J. E., Arumuganathan K., Barakat A., Albert V. A., Ma H., dePamphilis C. W. Widespread duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Research*. 2006, vol. 16, no. 6, p. 738—749.
- [Dmitrieva, Parfenov] Дмитриева С. А., Парфенов В. И. *Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга (на примере Березинского биосферного заповедника)*. 1991, Минск, 230 с.
- [Ekimova, Muratova, Silkin] Екимова Н. В., Муратова Е. Н., Силкин П. П. Роль полиплоидии в адаптации и расселении степных кустарников в Центральной Азии. *Экологическая генетика*. 2011, т. 9, № 1, с. 15—20.
- Gill L. S. Chromosome numbers of angiosperms in Tanzania: II. *Adansonia*. Ser. 2. 1978, vol. 18, no. 1, p. 19—24.
- Gill L. S., Omoigui D. I. Chromosome numbers in some Nigerian *Compositae*. *Compositae Newsletter*. 1992. no. 20/21, p. 12—15.
- Grant V. *Plant Speciation*. 1981, N. Y., 346 p.
- Gupta R. C., Bala S., Goyal H., Malik R. A., Kumari S. Cytological studies in some members of tribe *Senecioneae* (*Asteraceae*) from North and Central India. *Cytologia*. 2010, vol. 75, no. 4, p. 369—378.
- Gupta R. C., Gill B. S. Cytology of family *Compositae* of the Punjab plains. *Proceeding of the Indian National Science Academy. Ser. B*. 1983, vol. 49, no. 4, p. 359—370.
- Index to Plant Chromosome Numbers. — URL: <http://www.tropicos.org/Project/PCN>
- Ingram R., Noltie H. J. The control of chiasma frequency within a polyploid series in the genus *Senecio* (*Compositae*). *Genetica*. 1987, vol. 72, no. 1, p. 37—41. DOI: 10.1007/BF00126976.
- [Khrolenko] Хроленко Ю. А. Прорастание семян и кариологическая характеристика *Senecio cannabifolius* (*Asteraceae*). Регионы нового освоения: современное состояние природных комплексов и вопросы их охраны: Матер. конф. с междунар. участием. 2015, Хабаровск, с. 114—115.
- [Khromosomnye...] Хромосомные числа цветковых растений. 1969, Л., 927 с.
- [Kirpichnikov] Кирпичников М. Э. Семейство сложноцветные, или астровые (*Asteraceae*, или *Compositae*). Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. Цветковые растения. 1981, М., с. 462—476.
- Lawrence M. E. *Senecio* L. (*Asteraceae*) in Australia: chromosome numbers and the occurrence of polyploidy. *Australian Journal of Botany*. 1980, vol. 28, no. 2, p. 151—166. DOI: 10.1071/BT9800151.
- Lawrence M. E. *Senecio* L. (*Asteraceae*) in Australia: nuclear DNA amounts. *Australian Journal of Botany*. 1985, vol. 33, no. 2, p. 221—232. DOI: 10.1071/BT9850221.
- Levy A. A., Feldman M. The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant Physiology*. 2002, vol. 130, no. 4, p. 1587—1593. DOI:10.1104/pp.015727.
- Lopez M. G., Wulff A. F., Xifreda C. C. Chromosome contribution to Andian polyploid species of *Senecio* (*Asteraceae*), from Argentina. *Caryologia*. 2002, vol. 55, Issue 1, p. 27—35. DOI: 10.1080/00087114.2002.19589255.
- Lopez M. G., Wulff A. F., Poggio L., Xifreda C. C. Chromosome numbers and meiotic studies in species of *Senecio* (*Asteraceae*) from Argentina. *Botanical Journal of Linnean Society*. 2005, vol. 148, no. 4, p. 465—474. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2005.00415. x.
- Lopez M. G., Wulff A. F., Poggio L., Xifreda C. C. Cytogenetic analysis of the weed *Senecio madagascariensis* (*Asteraceae: Senecioneae*) in Argentina: relevance of chromosome studies to its systematics. *Botanical Journal of Linnean Society*. 2008, vol. 158, no. 4, p. 613—620. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2008.00865.x
- Lopez M. G., Xifreda C. C., Poggio L., Wulff A. F. Deep cytogenetics analysis reveals meiotic recombination depletion in species of *Senecio* (*Asteraceae*). *Botanical Studies*. 2013, 54, p. 20—31. DOI: 10.1186/1999-3110-54-20.
- Madlung A. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity*. 2013, vol. 110. Issue 2, p. 99—104. DOI: 10.1038/hdy.2012.79.
- Majovsky J., Murin A., Ferakova V., Hindakova M., Schwarzova T., Uhrikova A., Vachova M., Zabolrky J. *Karyotaxonomicky prehľad flory Slovenska*. 1987, Bratislava, 436 p.
- Mehra P. N. Cytological investigations on Indian *Compositae*. VI. Chromosome and evolutionary phylogeny. *Cytologia*. 1977, vol. 42, no. 2, p. 347—356.
- Mehra P. N., P. Remanandan. Cytological investigations on Indian *Compositae*. IV. Tribes *Senecioneae*, *Eupatorieae*, *Vernonieae* and *Inuleae*. *Nucleus*. 1975. vol. 18, no. 1, 6—19.
- [Muratova] Муратова Е. Н. Кариосистематика семейства *Pinaceae* Lindl. Сибири и Дальнего Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 1995, Новосибирск, 32 с.
- Nishikawa T. Chromosome counts of flowering plants of Hokkaido (7). *Journal of Hokkaido University of Education, Sect. 2B*. 1984, vol. 35, p. 31—42.

- Ornduff R., Mosquin T., Kyhos D. W., Raven P. H. Chromosome Numbers in *Compositae*. VI. *Senecioneae*. *American Journal of Botany*. 1967, vol. 54, no. 2, p. 205—213.
- Ornduff R., Raven P. H., Kyhos D. W., Kruckeberg A. R. Chromosome numbers in *Compositae*. III. *Senecioneae*. *American Journal of Botany*. 1963, vol. 50, no. 2, p. 131—139.
- Paterson A. H., Bowers J. E., Chapman B. A. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *Proceeding of the National Academy of Sciences. USA*. 2004, vol. 101, no. 26, p. 9903—9908. DOI: 10.1073/pnas.0307901101.
- [Pershina] Першина Л. А. О роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений. *Вестник ВОГиС*. 2009, т. 13. № 2. С. 336—344.
- [Probatova, Barkalov, Rudika] Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. *Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии*. 2007, Владивосток, 392 с.
- [Shatalova] Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края. *Бот. журн.* 2000, т. 85, № 1, с. 152—156.
- [Smirnov] Смирнов Ю. А. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. *Цитология*, 1968, т. 10, № 12, с. 1601—1602.
- [Sokolovskaya] Соколовская А. П. Числа хромосом у представителей Сахалинского крупнотравья. *Вестн. Ленинградского ун-та, сер. биология*. 1960а, № 9, вып. 2, с. 135—137.
- [Sokolovskaya] Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры острова Сахалина) // *Вестн. Ленинградского ун-та, сер. биология*. 1960б, № 21, вып. 4, с. 42—58.
- [Sokolovskaya] Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры полуострова Камчатка) // *Вестн. Ленинградского ун-та, сер. биология*. 1963, № 15, вып. 3, с. 38—52.
- [Sokolovskaya] Соколовская А. П. Кариологическое исследование флоры Коряцкой земли. *Бот. журн.* 1968, т. 53, № 1, с. 99—105.
- Soltis D. E., Soltis P. S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trend in Ecology and Evolution*. 1999, vol. 14, no. 9, p. 348—352.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Tate J. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytologist*. 2004, vol. 161, no. 1, p. 173—191. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00948.x.
- Soltis D. E., Visger C. J., Soltis P. S. The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited. *American Journal of Botany*. 2014, vol. 101, no. 7, p. 1057—1078. DOI: 10.3732/ajb.1400178.
- Stebbins G. L. *Variation and evolution in plants*. 1967. N. Y.; London, 2nd ed., 643 p. DOI: 10.1007/978-1-4615-9585-4_6.
- Suda J., Weiss-Schneeweiss H., Tribsch A., Schneeweiss G. M., Trávníček P., Schönswetter P. Complex distribution patterns of di-, tetra-, and hexaploid cytotypes in the European high mountain plant *Senecio carniolicus* (Asteraceae). *American Journal of Botany*. 2007, vol. 94, no. 8, p. 1391—1401. DOI: 10.3732/ajb.94.8.1391.
- Turner B. L., Lewis W. H. Chromosome numbers in the *Compositae*. IX. African species. *South African Journal of Botany*. 1965, vol. 31, p. 207—217. DOI: 10.2307/2395002.
- [Vibe] Вибе Е. И. Род *Senecio* L. s. I. (Asteraceae) в Сибири. Автореферат дис. ... канд. биол. наук, 2001, Новосибирск, 16 с.
- Vogt R., Oberprieler Ch. Chromosome numbers of North African phanerogames. I. *Flora Mediterranea*. 1993, no. 3, p. 187—210.
- [Volkova, Basargin] Волкова С. А., Басаргин Д. Д. Числа хромосом видов флоры Хабаровского края. *Бот. журн.* 2002, т. 87, № 4, с. 165—167.
- [Volkova, Pshennikova] Волкова С. А., Пшенникова Л. М. Числа хромосом некоторых видов флоры российского Дальнего Востока. *Turczaninowia*. 2014, т. 17, № 2, с. 35—41. DOI: 10.14258/turczaninowia.17.2.5.
- [Volkova, Salokhin] Волкова С. А., Салохин А. В. Числа хромосом некоторых видов флоры Сахалина. *Turczaninowia*. 2014, т. 17, № 3, с. 20—26. DOI: 10.14258/turczaninowia.17.3.3.
- [Voronkova, Verkholat, Kholina] Воронкова Н. М., Верхолат В. П., Холина А. Б. Биологические особенности растений на начальных этапах зарастания рыхлых материалов вулканических извержений. *Известия РАН. Сер. биологическая*. 2011, т. 38, № 3, с. 289—294.
- Wolfe K. H. Yesterday's polyploidization and mystery of diploidization. *Nature Reviews Genetics*. 2001, vol. 2, issue 5, p. 333—341. DOI: 10.1038/35072009.

REFERENCES

- Afzelius K. On chromosome numbers in *Senecio* and some allied genera. *Acta Horti Bergiani*. 1949, vol. 15, no. 4, p. 65—77.
- Alexander J. C. M. The Mediterranean species of *Senecio* sections *Senecio* and *Delphinifolius*. *Notes of the Royal Botanical Garden. Edinburgh*. 1979, vol. 37, p. 387—428.
- Arano H. Cytological studies in subfamily *Carduoideae* (*Compositae*) of Japan. VIII. The karyotype analysis in the tribe *Senecioneae*. *Botanical Magazine*. 1962, Tokyo, vol. 75, no. 892, p. 401—411.
- Arano H. Cytological studies in subfamily *Carduoideae* (*Compositae*) of Japan. XVI. The karyotype analysis in the tribe *Senecioneae*. *Botanical Magazine*. 1964, Tokyo, vol. 77, no. 908, p. 59—66.
- Arano H. Cytogenetic studies in subfamily *Carduoideae* of Japanese *Compositae*. XXVIII. The karyotypes and speciation in the Japanese *Senecioneae*. *Journal of Saitama University. Faculty Educion*. 1975, vol. 24, p. 15—29, 38.
- Beaman J. H., Dejong D. C. D., Stoutamire W. P. Chromosome studies in the alpine and subalpine flora of Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany*. 1962, vol. 49, no. 7, p. 41—50.
- Barkalov V. Yu., Korobkov A. A., Tsvelev N. N. *Asteraceae* family, or *Compositae* // Vascular plants of Far East. 1992, St. Petersburg, p. 9—413. (In Russ.).
- Breslavets L. P. Polyploidy in nature and experience. 1963, Moscow, 364 p. (In Russ.).
- Chen Z. J., Ni Z. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *BioEssays*. 2006, vol. 28, no. 3, p. 240—252. DOI: 10.1002/bies.20374.
- Chromosome counts database: CCDB. — URL: <http://ccdb.tau.ac.il/>
- Chromosome numbers of flowering plants. 1969, Leningrad, 927 p. (In Russ.).
- Cui L., Wall P. K., Leebens-Mack J. H., Lindsay B. G., Soltis D. E., Doyle J. J., Soltis P. S., Carlson J. E., Arumuganathan K., Barakat A., Albert V. A., Ma H., dePamphilis C. W. Widespread duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Research*. 2006, vol. 16, no. 6, p. 738—749.
- Dmitrieva S. A., Parfenov V. I. Karyology flora as a basis for cytogenetic monitoring (for example, Berezinsky biosphere reserve). 1991, Minsk, 230p. (In Russ.).
- Ekimova N. V., Muratova E. N., Silkin P. P. The role of polyploidy in adaptation and settling of steppe shrubs in Central Asia. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2012, vol. 2, no. 2, p. 105—109. DOI: 10.1134/S2079059712020037.
- Gill L. S. Chromosome numbers of angiosperms in Tanzania: II. *Adansonia*. *Ser. 2*. 1978, vol. 18, no. 1, p. 19—24.
- Gill L. S., Omoigui D. I. Chromosome numbers in some Nigerian *Compositae*. *Compositae Newsletter*. 1992, no. 20/21, p. 12—15.
- Grant V. *Plant Speciation*. 1981, N. Y., 346 p.
- Gupta R. C., Bala S., Goyal H., Malik R. A., Kumari S. Cytological studies in some members of tribe *Senecioneae* (*Asteraceae*) from North and Central India. *Cytologia*. 2010, vol. 75, no. 4, p. 369—378.
- Gupta R. C., Gill B. S. Cytology of family *Compositae* of the Punjab plains. *Proceeding of the Indian National Science Academy. Ser. B*. 1983, vol. 49, no. 4, p. 359—370.
- Index to Plant Chromosome Numbers. — URL: <http://www.tropicos.org/Project/PCN>
- Ingram R., Noltie H. J. The control of chiasma frequency within a polyploid series in the genus *Senecio* (*Compositae*). *Genetica*. 1987, vol. 72, no. 1, p. 37—41. DOI: 10.1007/BF00126976.
- Khrolenko Yu. A. Seed germination and karyological characteristic of *Senecio cannabifolius* (*Asteraceae*). *Regiony novogo osvoeniya: sovremennoye sostoyaniye prirodnikh kompleksov i voprosy ikh okhrany: Materialy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem* [Regions of new development: current state of natural complexes and the problems of their protection: Proc. conf. with international participation]. 2015, Khabarovsk, p. 114—115. (In Russ.).
- Kirpichnikov M. E. Family *Asteraceae* or *Compositae*. Life of plants. Vol. 5. Part 2. Flowering plants. 1981, Moscow, p. 462—476. (In Russ.).
- Lawrence M. E. *Senecio* L. (*Asteraceae*) in Australia: chromosome numbers and the occurrence of polyploidy. *Australian Journal of Botany*. 1980, vol. 28, no. 2, p. 151—166. DOI: 10.1071/BT9800151.
- Lawrence M. E. *Senecio* L. (*Asteraceae*) in Australia: nuclear DNA amounts. *Australian Journal of Botany*. 1985, vol. 33, no. 2, p. 221—232. DOI: 10.1071/BT9850221.
- Levy A. A., Feldman M. The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant Physiology*. 2002, vol. 130, no. 4, p. 1587—1593. DOI: 10.1104/pp.015727.
- Lopez M. G., Wulff A. F., Xifreda C. C. Chromosome contribution to Andian polyploid species of *Senecio* (*Asteraceae*), from Argentina. *Caryologia*. 2002, vol. 55, Issue 1, p. 27—35. DOI: 10.1080/00087114.2002.19589255.
- Lopez M. G., Wulff A. F., Poggio L., Xifreda C. C. Chromosome numbers and meiotic studies in species of *Senecio* (*Asteraceae*) from Argentina. *Botanical Journal of Linnean Society*. 2005, vol. 148, no. 4, p. 465—474. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2005.00415.x.

Lopez M. G., Wulff A. F., Poggio L., Xifreda C. C. Cytogenetic analysis of the weed *Senecio madagascariensis* (Asteraceae: Senecioneae) in Argentina: relevance of chromosome studies to its systematics. *Botanical Journal of Linnean Society*. 2008, vol. 158, no. 4, p. 613—620. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2008.00865.x.

Lopez M. G., Xifreda C. C., Poggio L., Wulff A. F. Deep cytogenetics analysis reveals meiotic recombination depletion in species of *Senecio* (Asteraceae). *Botanical Studies*. 2013, 54, p. 20—31.

Madlung A. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity*. 2013, vol. 110. Issue 2, p. 99—104. DOI: 10.1038/hdy.2012.79.

Majovsky J., Murin A., Ferakova V., Hindakova M., Schwarzova T., Uhrikova A., Vachova M., Zabolosky J. *Karyotaxonomicky prehl'ad flory Slovenska*. 1987, Bratislava, 436 p. (In Slovak.).

Mehra P. N. Cytological investigations on Indian Compositae. VI. Chromosome and evolutionary phylogeny. *Cytologia*. 1977, vol. 42, no. 2, p. 347—356.

Mehra P. N., Remanandan P. Cytological investigations on Indian Compositae. IV. Tribes *Senecioneae*, *Eupatorieae*, *Vernonieae*, and *Inuleae*. *Nucleus*. 1975, vol. 18, no. 1, 6—19.

Muratova E. N. Kariosistematika semeistva Pinaceae Lindl. Sibiri i Dalnego Vostoka. Avtoref. Dokt. Diss. [Karyosystematics of family Pinaceae Lindl. Siberia and the Far East. Abstr. Doct. Diss.]. 1995, Novosibirsk, 32 p. (In Russ.).

Nishikawa T. Chromosome counts of flowering plants of Hokkaido (7). *Journal of Hokkaido University of Education, Sect. 2B*. 1984, vol. 35, p. 31—42.

Ornduff R., Mosquin T., Kyhos D. W., Raven P. H. Chromosome Numbers in Compositae. VI. Senecioneae. II. *American Journal of Botany*. 1967, vol. 54, no. 2, p. 205—213.

Ornduff R., Raven P. H., Kyhos D. W., Kruckeberg A. R. Chromosome numbers in Compositae. III. Senecioneae. *American Journal of Botany*. 1963, vol. 50, no. 2, p. 131—139.

Paterson A. H., Bowers J. E., Chapman B. A. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *Proceeding of the National Academy of Sciences. USA*. 2004, vol. 101, no. 26, p. 9903—9908. DOI: 10.1073/pnas.0307901101.

Pershina L. A. On the role of wide hybridization and polyploidy in plants' evolution. *Vestn. VOGIS*. 2009, vol. 13, no. 2, p. 336—344. (In Russ.).

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudika E. G. Caryology of the flora of Sakhalin and the Kurile islands. Chromosome numbers, taxonomic and phytogeographical comments. 2007, Vladivostok, 392 p. (In Russ.).

Shatalova S. A. Chromosome numbers in vascular plants of the Primorsky Territory. *Bot. zhurn*. 1995, vol. 85, no. 1, p. 152—156. (In Russ.).

Smirnov Yu. A. Accelerated method for studying somatic chromosomes in fruit trees. *Tsitologia*. 1968, vol. 10, no. 12, p. 1601—1602. (In Russ.).

Sokolovskaya A. P. Numbers of chromosomes in Sakhalin representatives of tall grasses. *Vestn. of Leningrad university, a series of biology*. 1960a, vol. 2, no. 9, p. 135—137. (In Russ.).

Sokolovskaya A. P. Geographical distribution of polyploid plant species (study of the flora of Sakhalin Island). *Vestnik of Leningrad university, a series of biology*. 1960b, vol. 4, no. 21, p. 42—58. (In Russ.).

Sokolovskaya A. P. Geographical distribution of polyploid plant species (study the flora of the peninsula of Kamchatka). *Vestn. of Leningrad university, a series of biology*. 1963, vol. 3, no. 15, p. 38—52. (In Russ.).

Sokolovskaya A. P. Karyological investigation of the flora of the Koriakian Land. *Bot. zhurn*. 1968, vol. 53, no. 1, p. 99—105. (In Russ.).

Soltis D. E., Soltis P. S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trend in Ecology and Evolution*. 1999, vol. 14, no. 9, p. 348—352.

Soltis D. E., Soltis P. S., Tate J. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytologist*. 2004, vol. 161, no. 1, p. 173—191. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00948.x.

Soltis D. E., Visger C. J., Soltis P. S. The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited. *American Journal of Botany*. 2014, vol. 101, no. 7, p. 1057—1078. DOI: 10.3732/ajb.1400178.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. 1967, N. Y. and London, 643 p. DOI: 10.1007/978-1-4615-9585-4_6.

Suda J., Weiss-Schneeweiss H., Tribsch A., Schneeweiss G. M., Trávníček P., Schönswetter P. Complex distribution patterns of di-, tetra-, and hexaploid cytotypes in the european high mountain plant *Senecio carniolicus* (Asteraceae). *American Journal of Botany*. 2007, vol. 94, no. 8, p. 1391—1401.

Turner B. L., Lewis W. H. Chromosome numbers in the Compositae. IX. African species. *South African Journal of Botany*. 1965, vol. 31, p. 207—217. DOI: 10.2307/2395002.

Vibe E. I. Rod *Senecio* L. s. I. (Asteraceae) v Sibiri. Avtoref. Cand. Diss. [Genus *Senecio* L. s. I. (Asteraceae) Abstr. Cand. Diss.]. 2001, Novosibirsk, 16 p. (In Russ.).

Vogt R., Oberprieler Ch. Chromosome numbers of North African phanerogames. I. *Flora Mediterranea*. 1993, N 3, p. 187—210.

Volkova S. A., Basargin D. D. Chromosomes numbers in species of the flora of Chabarovskii Territory. *Bot. zhurn.* 2002, vol. 87, no. 4, p. 165—167. (In Russ.).

Volkova S. A., Pshennikova L. M. Chromosomes numbers of some species of the flora of Russian Far East. *Turczaninowia*. 2014, vol. 17, no. 2, p. 35—41. DOI: 10.14258/turczaninowia.17.2.5. (In Russ.).

Volkova S. A., Salokhin A. V. Chromosomes numbers of some species in the flora of Sakhalin Island. *Turczaninowia*. 2014, vol. 17, no. 3, p. 20—26. DOI: 10.14258/turczaninowia.17.3.3. (In Russ.).

Voronkova N. M., Verkholat V. P., Kholina A. B. Specific features of plants at early stages of the colonization of loose volcanic matter. *Biology Bulletin*. 2011, vol. 38, no. 3, p. 237—241. DOI: 10.1134/S1062359011030150.

Wolfe K. H. Yesterday's polyploidization and mystery of diploidization. *Nature Reviews Genetics*. 2001, vol. 2, issue 5, p. 333—341. DOI: 10.1038/35072009.