

Кариосистематическое изучение трибы *Cimicifugeae* Torr. et A. Gray (*Ranunculaceae* Juss.)

A karyosystematic study of the tribe *Cimicifugeae* Torr. et A. Gray (*Ranunculaceae* Juss.)

Митренина Е. Ю.^{1,2}, Эрст А. С.²

Mitrenina E. Yu.^{1,2}, Erst A. S.²

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия. E-mail: emitrenina@gmail.com

¹National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: erst_andrew@yahoo.com

²Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. В работе проведен анализ литературных и собственных данных по структуре кариотипов представителей трибы *Cimicifugeae* Torr. et A. Gray, относящихся к родам *Actaea* L., *Anemonopsis* Siebold et Zucc., *Beesia* Balf. f. et W. W. Sm. и *Eranthis* Salisb. Характерными параметрами кариотипа для *Actaea*, *Anemonopsis* и *Beesia* являются основное число $x = 8$ и соматическое число хромосом $2n = 16$. Хромосомный набор, как правило, представлен 5 парами крупных метацентрических и 3 парами более коротких неметацентрических хромосом 2–3 морфологических типов (обобщенная формула кариотипа $2n = 16 = 10m + 6sm/st/t/T$). Род *Eranthis* демонстрирует более выраженный полиморфизм как по числу хромосом, так и по структуре кариотипа. Для данного рода характерны два основных числа хромосом $x = 8$ и $x = 7$, при этом соматические числа хромосом у разных видов представлены $2n = 14; 16; 24; 28; 42$. Для большинства видов *Eranthis* свойственна типичная для трибы структура кариотипа, включающая 5 метацентрических и 2–3 неметацентрических хромосом на монопloidный набор, однако имеется ряд исключений. Триба *Cimicifugeae* на хромосомном уровне хорошо дифференцируется от филогенетически близкой трибы *Helleboreae* DC.

Ключевые слова. Хромосомы, эволюция кариотипа, *Actaea*, *Beesia*, *Cimicifugeae*, *Eranthis*.

Summary. In the study, analysis of scientific sources and own data on the karyotype structures of *Actaea* L., *Anemonopsis* Siebold Zucc., *Beesia* Balf.f. et W. W. Sm. and *Eranthis* Salisb. (tribe *Cimicifugeae* Torr. et A. Gray) was carried out. The common karyotype parameters for *Actaea*, *Anemonopsis*, and *Beesia* are the basic chromosome number of $x = 8$ and the somatic chromosome number of $2n = 16$. The chromosome sets of these species usually include five pairs of large metacentric chromosomes and three pairs of shorter non-metacentric chromosomes of 2–3 morphological types (general karyotype formula is $2n = 16 = 10m + 6sm/st/t/T$). The genus *Eranthis* exhibits a more pronounced polymorphism both in terms of chromosome number and karyotype structure. Two basic chromosome numbers have been revealed in *Eranthis* such as $x = 8$ and $x = 7$, while somatic chromosome numbers are $2n = 14; 16; 24; 28; 42$. Moreover, most species of *Eranthis* are characterized by a typical karyotype structure for the tribe, including 5 metacentric and 2–3 non-metacentric chromosomes per monoploid set, however, there are a number of exceptions. The tribe *Cimicifugeae* is well differentiated at the chromosomal level from the phylogenetically related tribe *Helleboreae* DC.

Key words. *Actaea*, *Beesia*, chromosomes, *Cimicifugeae*, *Eranthis*, karyotype evolution.

Триба *Cimicifugeae* Torr. et A. Gray относится к семейству *Ranunculaceae* Juss. и включает около 49 видов четырех родов: *Actaea* L. (около 32 видов), *Anemonopsis* Siebold et Zucc. (1 вид), *Beesia* Balf. f. et W. W. Sm. (2 вида) и *Eranthis* Salisb. (около 14 видов) (Compton et al., 1998a; Yuan, Yang, 2006). Большая часть видов распространена в Северном полушарии и относится к травянистым многолетникам. Два рода являются эндемичными: *Anemonopsis* произрастает только в Японии, тогда как *Beesia* – только в Китае и Мьянме. Род *Actaea* имеет широкое распространение (Yuan, Yang, 2006; Erst et al., 2020; Ling et al., 2023). Ранее к роду *Actaea* относили только восемь видов с ягодообразными плодами, а в настоящее время на основании морфологии и данных молекуллярно-филогенетического анализа в него включе-

ны также представители родов *Cimicifuga* L. ex Wernisch. и *Souliea* Franch. (Compton et al., 1998b). Род *Eranthis* представлен преимущественно эндемичными видами, часть из которых имеет узкие ареалы (Park et al., 2019; Erst et al., 2020).

В настоящей работе проведено обобщение и сравнительный анализ литературных и собственных данных по структуре кариотипов (хромосомных наборов) представителей *Cimicifugeae*, относящихся ко всем четырем родам (табл. 1). Такое исследование позволяет оценить эволюционные процессы в геномах на хромосомном уровне, сопоставить параметры кариотипов у таксонов разных рангов. Цитогенетический анализ – важный элемент интегративного подхода к таксономии, также он является актуальным в филогенетических исследованиях (Haider, 2018; Singh, 2019; Erst et al., 2020).

Таблица 1

Формулы кариотипов представителей трибы *Cimicifugeae*

Вид*	Происхождение материала	$2n$	Формула кариотипа**	Литературный источник
<i>Actaea acuminata</i> Wall. ex Royle	Россия	16	10m+2sm+2st+2t	Mitrenina et al., 2024
<i>Actaea asiatica</i> H. Hara	КНР	16	10m+4sm+2T	Yang, 1998
<i>Actaea biternata</i> (Siebold et Zucc.) Prantl (= <i>Cimicifuga biternata</i> (Siebold et Zucc.) Miq.)	Япония	16	10m+2sm+4st/t	Lee, Park, 1998
<i>Actaea brachycarpa</i> (P. K. Hsiao) J. Compton	КНР	16	10m+4sm+2t	Luo et al., 2016
<i>Actaea cimicifuga</i> L. (= <i>Cimicifuga foetida</i> L.)	КНР	16	10m+4sm+2t 20m+8sm+4st	Yang, 1999
	Россия	16	10m+4sm+2t	Малахова и др., 1976
= <i>Actaea erythrocarpa</i> (Fisch.) Freyn	Россия	16	10m+4sm+2t	Малахова и др., 1976
<i>Actaea heracleifolia</i> (Kom.) J. Compton (= <i>Cimicifuga heracleifolia</i> Kom.)	Республика Корея	16	10m+4sm+2t	Lee, Park, 1998
<i>Actaea japonica</i> Thunb. (= <i>Cimicifuga japonica</i> (Thunb.) Spreng.)	Япония	16	10m+2sm+4st	Kurita, 1956
	Республика Корея	16	10m+2sm+4st/t	Lee, Park, 1998
	КНР	16	10m+2sm+2st+2t	Yuan, Yang, 2006
<i>Actaea kashmiriana</i> (J. Compton et Hedd.) J. Compton	Индия	32	нет данных	Rashid et al., 2022
<i>Actaea lancifoliolata</i> (X. F. Pu et M. R. Jia) J. P. Luo, Q. Yuan et Q. E. Yang	КНР	16	10m+4sm+2t	Luo et al., 2016
<i>Actaea muliensis</i> J. P. Luo, Q. E. Yang et Q. Yuan	КНР	16	10m+4sm+2t	Luo et al., 2016
<i>Actaea nanchuanensis</i> (P. K. Hsiao) J. P. Luo, Q. Yuan et Q. E. Yang	КНР	16	10m+4sm+2t	Luo et al., 2016
<i>Actaea pachypoda</i> Elliott	США	16	10m+4sm+2t	Kawano et al., 1966
		16	10m+4sm+2t	Blaire, 1975
<i>Actaea rubra</i> (Aiton) Willd.	США	16	10m+4sm+2t	Kawano et al., 1966
<i>Actaea simplex</i> (DC.) Wormsk. ex Fisch. et C. A. Mey. (= <i>Cimicifuga simplex</i> (DC.) Wormsk. ex Turcz.)	Республика Корея	16	10m+4sm+2t	Lee, Park, 1998
	КНР	16	10m+4sm+2t	Yang, 1999
<i>Actaea spicata</i> L.	Россия	16	10m+4sm+2t	Малахова и др., 1976
<i>Actaea vaginata</i> (Maxim.) J. Compton (= <i>Souliea vaginata</i> (Maxim.) Franch.)	КНР	16	10m+2sm+2st+2t	Yang, 2002

Продолжение табл. 1

Вид*	Происхождение материала	$2n$	Формула кариотипа**	Литературный источник
<i>Actaea yunnanensis</i> (P. K. Hsiao) J. Compton (\equiv <i>Cimicifuga yunnanensis</i> P.K.Hsiao)	КНР	16	10m+4sm+2t	Yang, 1999
		16	10m+2sm+2st+2t	Yang, 2002
<i>Anemoneopsis macrophylla</i> Siebold et Zucc.	Япония	16	10m+4sm+2st/t	Kurita, 1955
<i>Beesia calthifolia</i> (Maxim. ex Oliv.) Ulbr.	КНР	16	10m+4sm+2t	Shang, 1985
		16	8m+4sm+2st+2t	Yang, 1999
		32	16m+8sm+4st+4t	Yang, 2002
<i>Beesia deltophylla</i> C. Y. Wu	КНР	16	10m+4st+2t	Yang et al., 1995
<i>Eranthis bulgarica</i> Stef.	Болгария	16	10m+3sm+1st+2st	Mitrenina et al., 2023
<i>Eranthis byunsanensis</i> B. Y. Sun	Республика Корея	16	10m+1sm+5st	Mitrenina et al., 2021
<i>Eranthis cilicica</i> Schott et Kotschy	Турция	16	10m+4sm+2st	Mitrenina et al., 2023
<i>Eranthis hyemalis</i> (L.) Salisb.	Венгрия, Германия Италия	16	10m+2sm+2st+2st	Mitrenina et al., 2023
<i>Eranthis kurdica</i> Rukšāns	Иран, Турция	24	нет данных	новые данные авторов
<i>Eranthis lobulata</i> W. T. Wang	КНР	16	10m+2sm+2st+2t	Mitrenina et al., 2021
<i>Eranthis longistipitata</i> Regel	Казахстан, Таджикистан, Узбекистан	16	10m+2sm+4st	Mitrenina et al., 2023
<i>Eranthis sibirica</i> DC.	Россия	42	32m+10sm	Erst et al., 2020
<i>Eranthis stellata</i> Maxim.	Китай	16	10m+2sm+2st+2T	Yuan, Yang, 2006
	Россия	16	10m+2sm+2t	Erst et al., 2020
<i>Eranthis tanhoensis</i> Erst	Россия	14	10m+4sm+0-8B	Erst et al., 2020
<i>Eranthis pinnatifida</i> Maxim.	Япония	16	8m+6sm+2st	Kurita, 1955

Примеч.: * – название вида указано согласно современным таксономическим представлениям (в скобках указан синоним, использованный в соответствующем литературном источнике); ** – формулы кариотипов приведены с сокращениями – не указаны спутничные хромосомы; $2n$ – число хромосом в соматических клетках, полужирным шрифтом выделены значения, отличающиеся от модального для трибы $2n = 16$; m – метацентрическая хромосома; sm – субметацентрическая хромосома; st – субтелоцентрическая хромосома; t – акроцентрическая хромосома; T – телоцентрическая хромосома (по классификации Levan et al., 1964).

Большая часть видов *Actaea*, *Anemoneopsis* и *Beesia* являются диплоидными с основным и соматическим числами хромосом соответственно $x = 8$ и $2n = 16$. Хромосомный набор данных таксонов, как правило, представлен 5 парами крупных метацентрических (равноплечих) и 3 парами более коротких неметацентрических (неравноплечих) хромосом 2–3 морфологических типов (обобщенная формула кариотипа $2n = 16 = 10m + 6sm/st/t/T$) (рис. 1) (Kurita, 1955; Yang, 2002; Lee, Park, 1998; Mitrenina et al., 2024). Исключениями являются тетраплоидный вид *Actaea kashmiriana* ($2n = 32$), а также *Beesia calthifolia* и *Actaea cimicifuga*, имеющие тетраплоидные цитотипы ($2n = 32$) наряду с диплоидными ($2n = 16$) (Yang, 1999; Rashid et al., 2022).

В свою очередь, род *Eranthis* демонстрирует более выраженный полиморфизм как по числу хромосом, так и по структуре кариотипа, что, очевидно, связано с эндемизмом, ограниченными и непerekрывающимися ареалами большинства его представителей (Park et al., 2019; Erst et al., 2020). Внутри данного рода выявлены два основных числа хромосом $x = 8$ и $x = 7$, при этом соматические числа хромосом у разных видов представлены $2n = 14; 16; 24; 28; 42$ (рис. 1) (Erst et al., 2020; Mitrenina et al., 2021; Mitrenina et al., 2023). Основное число хромосом $x = 7$ встречается в сем. Ranunculaceae наряду с $x = 8$ у *Ranunculus* L. (Baltisberger, Hörandl, 2016) и *Anemone* L. (Mlinarec et al., 2012). В пределах трибы *Cimicifugeae* $x = 7$ выявлено только у группы сибирских видов *Eranthis* (*E. sibirica* и *E. tanhoensis*), образующих отдельную филогенетическую кладу (Xiang et al., 2021). *E. tanhoensis* с соматическим числом

хромосом $2n = 14$ имеет в кариотипе 5 пар метацентрических и 2 пары субметацентрических хромосом. Кариотип второго сибирского вида – *E. sibirica* – включает 42 хромосомы также метацентрического и субметацентрического типов. Таким образом, эти виды существенно отличаются по базовым параметрам набора хромосом от других представителей рода.

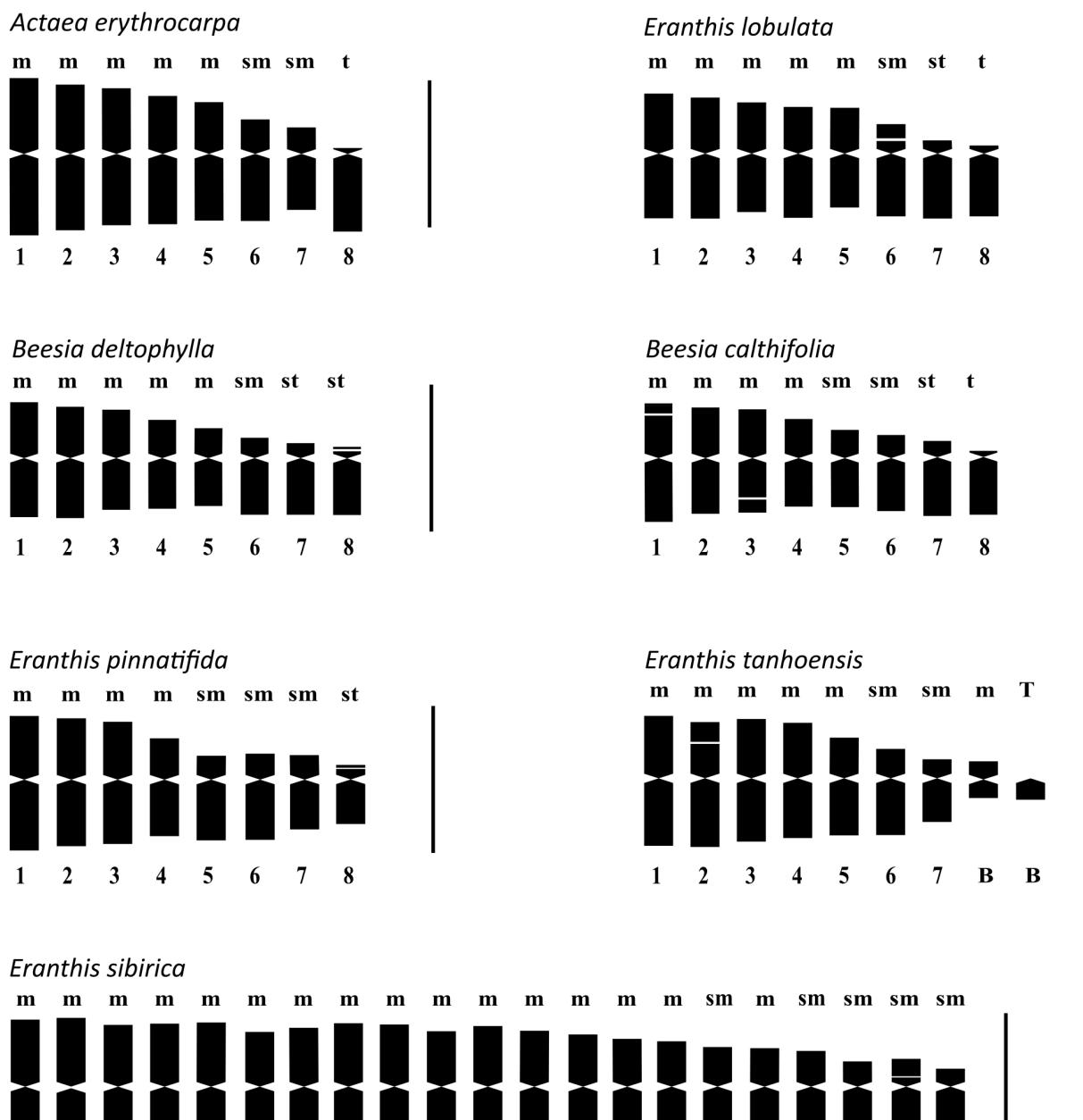


Рис. 1. Гаплоидные идиограммы некоторых представителей трибы *Cimicifugeae*, демонстрирующие разнообразие структуры кариотипов в пределах трибы: *Actaea erythrocarpa*, *Eranthis lobulata* и *Beesia deltophylla* имеют «канонические» для трибы кариотипы, идиограммы остальных видов являются примерами «неканонической» для трибы структуры кариотипа. Условные обозначения: m – метацентрическая хромосома; sm – субметацентрическая хромосома; st – субтeloцентрическая хромосома; t – акроцентрическая хромосома; T – телоцентрическая хромосома (по классификации Levan et al., 1964); B – B-хромосома; 1–21 – порядковый номер пары хромосом; масштабный отрезок равен 10 мкм.

Структура кариотипов диплоидных видов *Eranthis* с $2n = 16$, в основном, соответствует «канонической» для трибы структуре, описанной выше. Исключением является японский эндемик *E. pinnatifida* Maxim., имеющий по 4 пары метацентрических и неметацентрических хромосом, как у некоторых популяций *Beesia calthifolia* (рис. 1). Интересной находкой оказалось определенное нами число хромосом $2n = 24$ у недавно описанного вида *Eranthis kurdica* (Rukšāns, 2022). Согласно литературным данным, триплоидный цитотип ранее был выявлен только для *E. hyemalis* (Colasante, Ricci, 1974), при этом у данного вида более распространен диплоидный вариант кариотипа с $2n = 16$ (Mitrenina et al., 2023).

Таким образом, число хромосом и структура кариотипа в пределах трибы *Cimicifugeae* весьма консервативны. Наиболее стабильными в эволюции оказались хромосомные наборы *Actaea*, демонстрирующие лишь незначительную вариабельность морфологии отдельных пар хромосом. Более полиморфным на хромосомном уровне является род *Eranthis*, что, вероятно, связано с географической изоляцией большинства его видов и произрастанием в неблагоприятных условиях. Вероятно, особенности местообитаний способствовали формированию нескольких полиплоидных таксонов, произрастающих преимущественно в горных районах Восточной Сибири.

Следует отметить, что близкие филогенетически трибы *Cimicifugeae* и *Helleboreae* DC. (Wang et al., 2009) на хромосомном уровне хорошо дифференцируются. Изученные представители рода *Helleborus* L. имеют $2n = 32$, при этом метацентрических хромосом в кариотипе не более половины набора (D'Amato, Bianchi, 1989; Yuan, Yang, 2006; Meiners et al., 2011).

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-14-00230). Авторы выражают признательность Р. В. Анненкову за подготовку иллюстрации.

ЛИТЕРАТУРА

- Малахова Л. А., Козлова А. А., Дуброва Н. А., Карташова Н. Н.** Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. IV. Кариотипы *Cimicifuga foetida*, *Actaea erythrocarpa*, *A. spicata* (Ranunculaceae) // Цитология, 1976. – Т. 18, № 7. – С. 906–909.
- Baltisberger M., Hörandl E.** Karyotype evolution supports the molecular phylogeny in the genus *Ranunculus* (Ranunculaceae) // Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 2016. – Vol. 18. – P. 1–14.
- Blair A.** Karyotypes of five plant species with disjunct distributions in Virginia and the Carolinas // American Journal of Botany, 1975. – Vol. 62, № 8. – P. 833–837.
- Colasante M., Ricci S.** Forme diploidi e triploidi di *Eranthis hyemalis* Salisb.: Omologie e differenze nel corredo cromosomico // Annals of Botany, 1974. – Vol. 33. – P. 139–150.
- Compton J., Culham A., Gibbings J., Jury S.** Phylogeny of *Actaea* including *Cimicifuga* (Ranunculaceae) inferred from nrDNA ITS sequence variation // Biochemical Systematics and Ecology, 1998a. – Vol. 26, № 2. – P. 185–197.
- Compton J. A., Culham A., Jury S. L.** Reclassification of *Actaea* to include *Cimicifuga* and *Souliea* (Ranunculaceae): Phylogeny inferred from morphology, nrDNA ITS, and cpDNA trnL-F sequence variation // Taxon, 1998b. – Vol. 47, № 3. – P. 593–634.
- D'amato G., Bianchi G.** Heterochromatin and Ag-NOR staining in some species of *Helleborus* (Ranunculaceae) // Caryologia, 1989. – Vol. 42, № 1. – P. 19–26.
- Erst A. S., Sukhorukov A. P., Mitrenina E. Y., Skaptsov M. V., Kostikova V. A., Chernisheva O. A., Troshkina V. I., Kushunina M. A., Krivenko D. A., Ikeda H., Xiang K., Wang W.** An integrative taxonomic approach reveals a new species of *Eranthis* (Ranunculaceae) in North Asia // PhytoKeys, 2020. – Vol. 140. – P. 75–100. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.140.49048>
- Haider N.** A brief review on plant taxonomy and its components // Journal of Plant Science and Research, 2018. – Vol. 34, № 2. – P. 277–292.
- Kawano S., Kane J. M., Iltis H. H.** Chromosome morphology of the North American species of *Actaea* (Ranunculaceae) // Canadian Journal of Botany, 1966. – Vol. 44, № 10. – P. 1231–1234.
- Kurita M.** Cytological studies in *Actaea* and some other genera. Ranunculaceae IV. The karyotype analysis in *Actaea* and some other genera // The Japanese Journal of Genetics, 1955. – Vol. 30, № 3. – P. 124–127.
- Kurita M.** Cytological studies in Ranunculaceae X. Further notes on the karyotype of *Anemone*, *Cimicifuga* and *Clematis* // Shokubutsugaku Zasshi, 1956. – Vol. 69, № 815. – P. 239–242.
- Lee H.-W., Park Ch.-W.** A karyotypic study on Korean taxa of *Cimicifuga* (Ranunculaceae) // Korean Journal of Plant Taxonomy, 1998. – Vol. 28, № 4. – P. 385–398.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A.** Nomenclature for centrometric position of chromosomes // Hereditas, 1964. – Vol. 52, № 2. – P. 201–220.
- Ling Y. Y., Xiang K. L., Peng H. W., Erst A. S., Lian L., Zhao L., Jabbour F., Wang W.** Biogeographic diversification of *Actaea* (Ranunculaceae): Insights into the historical assembly of deciduous broad-leaved forests in the Northern Hemisphere // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2023. – Vol. 186. – P. 107870. <https://doi.org/10.1016/j.ymprev.2023.107870>

Luo J. P., Wang L., Ren C., Yang Q. E., Yuan Q. Taxonomic notes on *Cimicifuga nanchuanensis* (Ranunculaceae), a hitherto imperfectly known species from China // Nordic Journal of Botany, 2016. – Vol. 34, № 1. – P. 87–101. <https://doi.org/10.1111/njb.00937>

Meiners J., Debener T., Schweizer G., Winkelmann T. Analysis of the taxonomic subdivision within the genus *Helleborus* by nuclear DNA content and genome-wide DNA markers // Scientia horticulturae, 2011. – Vol. 128, № 1. – P. 38–47.

Mitrenina E. Yu., Erst A. S., Krivenko D. A., Veklich T. N., Leonova T. V., Chernyagina O. A., Yakubov V. V., Xiang K., Ling Yu-Yu, Wang W. A karyomorphological study on *Actaea acuminata*, *A. asiatica*, and *A. erythrocarpa* (Ranunculaceae) // Acta Biologica Sibirica, 2024. – Vol. 10. – P. 1445–1460. <https://doi.org/10.5281/zenodo.14280678>

Mitrenina E. Y., Alekseeva S. S., Badaeva E. D., Peruzzi L., Artemov G. N., Krivenko D. A., Pinzani L., Aytaç Z., Çeçen Ö., Baasanmunkh S., Choi H. J., Mesterházy A., Tashev A. N., Bancheva S., Lian L., Xiang K., Wang W., Erst A. S. Karyotypes and physical mapping of ribosomal DNA with oligo-probes in *Eranthis* sect. *Eranthis* (Ranunculaceae) // Plants, 2023. – Vol. 13, № 1. – P. 47. <https://doi.org/10.3390/plants13010047>

Mitrenina E. Y., Erst A. S., Peruzzi L., Skaptsov M. V., Ikeda H., Nikulin V. Y., Wang W. Karyotype and genome size variation in white-flowered *Eranthis* sect. *Shibateranthis* (Ranunculaceae) // PhytoKeys, 2021. – Vol. 187. – P. 207–227. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.187.75715>

Mlinarec J., Šatović Z., Mihelj D., Malenica N., Besendorfer V. Cytogenetic and phylogenetic studies of diploid and polyploid members of tribe *Anemoninae* (Ranunculaceae) // Plant Biology, 2012. – Vol. 14. – P. 525–536.

Park S. Y., Jeon M. J., Ma S. H., Wahlsteen E., Amundsen K., Kim J. H., Suh J. K., Chang J. S., Joung Y. H. Phylogeny and genetic variation in the genus *Eranthis* using nrITS and cpIS single nucleotide polymorphisms // Horticulture, Environment & Biotechnology, 2019. – Vol. 60. – P. 239–252. <https://doi.org/10.1007/s13580-018-0113-0>

Rashid S., Rashid K., Ganie A. H., Nawchoo I. A., Khuroo A. A. Meiotic studies, pollen fertility and seed set of *Actaea kashmiriana*, an endemic medicinal plant species of Kashmir Himalaya // Cytologia, 2022. – Vol. 87, № 3. – P. 239–244. <https://doi.org/10.1508/cytologia.87.239>

Rukšāns J. *Eranthis kurdica* (Ranunculaceae) Rukšāns – A new species of winter aconite (*Eranthis*, Ranunculaceae) from Iran // International Rock Gardener, 2022. – Vol. 151. – P. 2–18.

Shang X. M. Chromosome studies of subgenus *Gymnaconitum* endemic to China and *Beesia* (Ranunculaceae) // Journal of Systematics and Evolution, 1985. – Vol. 23, № 4. – P. 270–274.

Singh G. Plant systematics: an integrated approach. – CRC Press, 2019. – 568 p.

Wang W., Lu A. M., Ren Y., Endress M. E., Chen Z. D. Phylogeny and classification of Ranunculales: Evidence from four molecular loci and morphological data // Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 2009. – Vol. 11. – P. 81–110.

Xiang K. L., Erst A. S., Yang J., Peng H. W., Ortiz R. C., Jabbour F., Erst T. V., Wang W. Biogeographic diversification of *Eranthis* (Ranunculaceae) reflects the geological history of the three great Asian plateaus // Proc R Soc., 2021. – Vol. 288. – P. 20210281.

Yang Q. E. Does *Actaea asiatica* have the most symmetric and primitive karyotype in the Ranunculaceae? // Journal of Systematics and Evolution, 1998. – Vol. 36, № 6. – P. 490–495.

Yang Q. E. Karyomorphology of four species in *Cimicifuga* (Ranunculaceae) from China, with some cytogeographical notes on *C. foetida* // Journal of Systematics and Evolution, 1999. – Vol. 37, № 5. – C. 433–444.

Yang Q. E. Cytology of the tribe *Trollieae* and of the tribe *Cimicifugeae* in the Ranunculaceae: a comparative study // Journal of Systematics and Evolution, 2002. – Vol. 40, № 1. – P. 52–65.

Yang Q. E., Gu Z. J., Sun H. The karyotype of *Beesia deltophylla* and its systematic significance // Journal of Systematics and Evolution, 1995. – Vol. 33, № 3. – P. 225–229.

Yuan Q., Yang Q. E. Tribal relationships of *Beesia*, *Eranthis* and seven other genera of Ranunculaceae: evidence from cytological characters // Botanical Journal of the Linnean Society, 2006. – Vol. 150, № 3. – P. 267–289. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00477.x>