

Э. А. НАЗАРОВА

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *СРЕПИС* L.

Род *Срепис* L., насчитывающий более 200 видов, относится к числу хорошо изученных родов, а между тем кариологически исследованными оказалось около половины числа видов. Наименее изученными являются виды, произрастающие на территории Советского Союза.

Интерес к видам *Срепис* был вызван появившимися в 1915 г. сообщениями о видах *S. capillaris* (2п=6) и *S. tectorum* (2п=8), как об удобных цитогенетических объектах, ввиду наличия у них небольшого числа хорошо идентифицируемых хромосом. А уже в 1918 г. *Срепис* был принят объектом исследований всего отдела генетики калифорнийской сельскохозяйственной опытной станции. На протяжении трех десятилетий большая группа ученых - М.С.Навашин, E. Babcock, L. Hollingshead, G. Stebbins, D. Cameron, O. Swezy и другие занимались морфологическими, цитогенетическими, кариологическими и эмбриологическими исследованиями. Основными в области кариологического изучения видов *Срепис* были работы М.С.Навашина (3-6), Hollingshead a. Babcock (25), Babcock a. Cameron (21) и монография Babcock "The Genus *Срепис*" (20).

Несмотря на то, что почти 60 лет виды *Срепис* являются "классическими" объектами цитогенетики и в свет вышла прекрасная монография Babcock-а трактовка многих видов остается спорной, а виды с ограниченным ареалом плохо изучены. Именно поэтому, приступая к систематической обработке армянских видов рода *Срепис*, мы осуществили их кариологическое изучение. В исследование был вовлечен и ряд кавказских видов, не произрастающих на территории Армянской ССР. Доказывать необходимость кариологических исследований при систематическом изучении отдельных групп растений ныне не приходится. Как отмечает Тахтаджян (17), "...цитосистематика является одним из важнейших направлений в современной систематике растений. Данные цитологических исследований имеют столь большое значение для систематики, что в настоящее время уже нельзя считать полноценной монографию, в которой не использованы данные по числу и морфологии хромосом".

Ниже дается сводная таблица, в которой приводятся число хромосом, установленная нами формула кариотипа и первый исследователь данного вида. Для многих видов, у которых число хромосом приводится другим исследователем, нами впервые описан кариотип.

Число цитологически изученных видов рода *Crepis* около 120. На их основании для *Crepis* выведен следующий ряд основных чисел: 3, 4, 5, 6, 7 и II.

Все виды с основным числом II встречаются на американском континенте. Это в основном апомикты с числами хромосом 22-88 (20,23). На евразийском и африканском континентах распространены виды со всеми остальными основными числами. Видов с основным числом 3 немного. Это - *C. capillaris*, *C. fuliginosa*, *C. zacintha*. Большинство цитологически изученных видов имеют основное число 4. В роде *Crepis* "имеет место прогрессивное уменьшение основного числа. Вопреки тому, что большая часть исследованных видов имеет основное число 4, морфолого-географическими исследованиями доказано, что исходным является число 6 и что виды с основным числом 3, 4 и 5 имеют вторичное происхождение" (20).

Нами впервые установлены числа хромосом для видов *C. sonchifolia*, *C. willdenowii*, *C. saheni* и *C. abietina*, а также внесена поправка в основное число *C. ciliata*. Это - единственный среди *Crepis* Кавказа полиплоид, известен как октоплоид с основным числом 5. Изучение морфологии хромосом выявило декаплоидную природу этого вида с $x=4$.

В роде *Crepis* полиплоидия занимает незначительное место.

Babcock (20) приводит следующие виды:

- | | |
|-------------------------|-------------------------|
| 1. <i>C. polytricha</i> | $2n=16$ тетраплоид |
| 2. <i>C. taygetica</i> | $2n=40$ октоплоид |
| 3. <i>C. incana</i> | $2n=16$ тетраплоид |
| 4. <i>C. ciliata</i> | $2n \pm 40$ октоплоид |
| 5. <i>C. biennis</i> | $2n \pm 40$ октоплоид |
| 6. <i>C. crocea</i> | $2n=16$ тетраплоид |
| 7. <i>C. visicaria</i> | $2n=8-16$ ди-тетраплоид |

Относительно двух видов *C. ciliata* и *C. biennis* нами высказывается мнение о принадлежности их к классу декаплоидов.

Впервые исследованный нами кариологически вид неясного систематического положения - *C. abietina* несет 16 хромосом, основное число равно 8, подобное числом в роде *Crepis* не установлено. По числу хромосом, морфологии их и ряду других признаков подтверждается принадлежность этого вида к роду *Prenanthes*.

Говоря о числах хромосом, нельзя не отметить спонтанной полиплоидии, анеуплоидии, внутривидовой изменчивости хромосомных чисел, обусловленной наличием В-хромосом и изменения числа хромосом в результате спонтанных хромосомных перестроек, наблюдаемые нами

Таблица I

№	Вид	2n	Формула каротины	Исследователь
I	<i>Crepis sibirica</i> L.	10	$2M+6SM+2A^S$	Mann (1922)
2	<i>C. sonchifolia</i> (Bieb) C.A.Mey.	8	$6SM+2A^S$	Назарова (1968)
3	<i>C. pannonica</i> (Jacq) C.Koch	8	$6SM+2A^S$	Babcock a. Nava- schin (1930)
		8+I-4B		Fröst a Oster- gren (1959)
		8+I-4B		Назарова (1970)
		9,9+I-2B		
		10,10+I-3B		
		11,11+I-2B		Назарова (1976)
		12,12+I-3B		
		14+1B		
4	<i>C. willdenowii</i> Czer.	10	$2M+6SM+2A^S$	Назарова (1968)
5	<i>C. sahariensis</i> Boiss. et Buhse	10	$8SM+2A^S$	Назарова (1968)
6	<i>C. pulchra</i> L.	8	$2M+2SM+2SM^S+2A^S$	Rosenberg (1918)
7	<i>C. micrantha</i> Czer.	8	$2SM+4A+2A^S$	Rosenberg (1918)
8	<i>C. ciliata</i> C.Koch	40	$10SM+20A+10A^S$	Hollingshead a. Babcock (1930)
		40+2B		Назарова ⁺
9	<i>C. alpina</i> L.	10	$2M+4SM+2A+2A^S$	Rosenberg (1918)
10	<i>C. foetida</i> L.	10	$4M+4SM+2A^S$	Mann (1922)
II	<i>C. marschallii</i> (C.A.Mey) F.Schultz	8	$6SM+2A^S$	Hollingshead a. Babcock (1930)
		8+1B		Назарова (1970)
12	<i>C. setosa</i> Haller f.	8	$4SM+2A+2A^S$	Mann (1922)
13	<i>C. sancta</i> (L.) Babc.	10	$2M+4SM+4A^S$	Hollingshead a. Babcock (1930)
		10+I-2B		Назарова (1969)
14	<i>Prenanthes abietina</i>	16	$8M+2M^S+6SM$	Назарова (1970)

⁺Данные приводятся впервые в настоящей работе

в роде *Crepis* (7-14).

Основные положения в описании морфологии хромосом видов рода *Crepis* были даны М.С.Навашинным (5). В дальнейшем схема, предложенная Навашинным, претерпела незначительные изменения.



Рис. 1. Метафазные пластинки а - *Crepis pannonica* ($2n=8$);
 б - *C. pannonica* ($2n=12$); в - *C. pannonica* ($2n=II+B$);
 д - *C. sonchifolia* ($2n=8$); е - *C. sibirica* ($2n=10$);
 ф - *C. pulchra* ($2n=8$).

Она была принята для всех видов *Crepis*, кариологически исследованных позже. Именно поэтому считаем необходимым остановиться на ней более подробно.

Для видов с $p=5$ М.С.Навашин ввел следующие обозначения форм хромосом:

А - двулучная хромосома с отношением длин плеч, достигающим единицы у некоторых видов (*C. pulcherrima*). Эта форма присутствует в ядрах всех исследованных видов, являясь необходимым атрибутом их строения.

В - двулучная хромосома, часто по отношению длин плеч прибли-

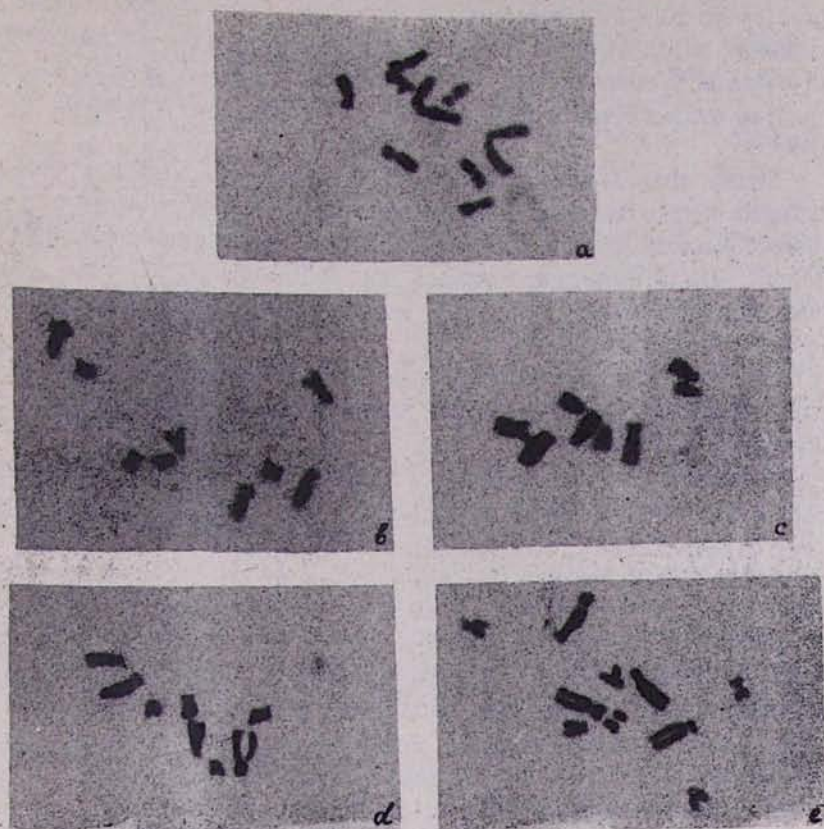


Рис. 2. Метафазные пластинки а - *Steris sancta* ($2n=10+B$);
 б - *S. foetida* ($2n=10$); в - *S. marschallii* ($2n=8$);
 д - *S. micrantha* ($2n=8$); е - *S. alpina* ($2n=10$).

жающаяся к хромосоме А, но никогда не достигающая величины этого отношения, характеризующей хромосому А в том же ядре.

С - резко неравноплечная хромосома, более короткая, чем А и В в том же ядре, с меньшим плечом в виде круглой головки у некоторых видов (*S. virens*, *S. alpina*).

Д - одноплечная хромосома, очень различной длины у различных видов, всегда с небольшой головкой на проксимальном конце, к этой головке на более или менее длинной нити всегда прикреплен спутник.

Е - двуплечная хромосома, значительно более короткая, чем А и В в том же ядре, с отношением плеч, приближающимся к единице.

На основе исследования кариотипов ряда видов *Steris* Навашинным были сделаны следующие выводы: 1) раз на всегда должна быть оставлена самая мысль о возможности происхождения "не х-плоидных" отношений в пределах рода *Steris* через повторение отдель-

ных хромосом; 2) сравнительное изучение хромосомных наборов открывает поразительную филогенетическую стойкость морфологических признаков хромосом. Так, определенная хромосома либо с несомненностью открывается в ядре данного вида, либо отсутствует там во все.

Такое этикетирование хромосом, введенное Навашиным, способствовало упорядоченному восприятию кариотипа. Но по мере того, как накапливались данные кариологических исследований видов рода *Strepsis* такая схема становилась все более узкой. Вавсcock приводит многочисленные, но далеко не все случаи отклонений от предложенной схемы кариотипа.

Так, под Е-хромосомой Навашин подразумевает маленькую метацентрическую хромосому, тогда как крупные метацентрические называются под шифром А.

У видов с $n=4$, по Навашину, Е-хромосома всегда отсутствует. Тут есть, однако, много исключений, как *C. oporinoides*, *C. neglecta*, *C. senecioides*, *C. corumbosa*, *C. suffreniana*.

Далее, по Навашину, "...ни у одного из видов не обнаружено повторения тождественных хромосом", "в гаплоидных наборах все хромосомы различны". Но это правило сохраняется далеко не всегда. Во многих случаях в гаплоидном наборе имеются морфологически сходные хромосомы. Но, как известно, если мы не имеем дело с полиплоидом, внешняя гомология хромосом вовсе не означает их структурной и, следовательно, функциональной гомологичности. Пример тому — многочисленные виды подсемейства *Cichorioidae* и других семейств, где в кариотипе много гомологичных по внешнему строению хромосом (7, 29).

И.Н.Свешникова (16) по поводу схемы Навашина писала: "Небольшое число исследованных видов было взято из различных подродов. Гомология хромосом часто весьма натянута. Кроме хромосомы Д, все остальные хромосомы стоят весьма под вопросом в отношении их гомологии. Никаких выводов ни по вопросам систематики, ни тем более филогении сделать было нельзя".

Вавсcock (20, 21) несколько изменил эту схему: А — длинная хромосома с длинным проксимальным плечом, В — следующая по величине хромосома с менее длинным проксимальным плечом, С — короткая хромосома с коротким проксимальным плечом, Д — хромосома со спутником и Е — маленькая хромосома с медианным расположением центромера.

Однако и эта схема имеет те же недостатки.

Исходя из всего изложенного, мы в построении кариотипа у исследованных видов придерживались другой схемы. Она основана на делении хромосом по их внешней морфологии на три группы: I — метацентрические (в противоположность предыдущим схемам, какой бы

длины они не были) с соотношением плеч, близким к единице, II - субметацентрические и III - акроцентрические хромосомы, у которых проксимальное плечо равно или меньше диаметра хромосомы. В каждой из этих групп возможно присутствие спутничной хромосомы.

Как показало исследование, все виды имеют четкие кариологические отличия. Однако в пределах близких видов имеется большое сходство карiotипов. Так обстоит дело у видов *C. sonchifolia* и *C. rannonica*, а также не встречающихся на Кавказе, но близких к ним видов *C. lasera* и *C. chondrilloides*. Это говорит о том, что в эволюции карiotипа р. *Strepis* значительное место занимают кроме структурных мутаций хромосом, также генные мутации.

Интересной особенностью в строении карiotипа видов рода *Strepis* является присутствие у них акроцентрической спутничной хромосомы. Особое место среди изученных нами видов занимает *C. pulchra*, имеющий кроме акроцентрической также субметацентрическую хромосому со спутником.

Характеризуя спутничную хромосому, нужно отметить, что спутники различаются по своей величине. Самые большие по величине спутники имеются у *C. setosa* (сравнить с *C. micrantha* и *C. pulchra*). Метацентрические хромосомы встречаются как в карiotипе примитивного многолетнего вида *C. sibirica*, так и в карiotипах филогенетически продвинутых однолетних видов: *C. alpina*, *C. foetida*, *C. sancta*.

В вопросе об эволюционной направленности формы хромосомы мы придерживаемся взгляда, что "изменение формы хромосом в процессе эволюции связано с хромосомными перестройками, а последние могут идти как в направлении от равноплечих к резко неравноплечим, так и обратно" (19).

Тщательный анализ карiotипов цитологически изученных видов *Strepis* убедил нас в том, что для рода *Strepis* в целом положение "...продвинутые виды имеют хромосомы с более терминализированными центромерами" (20, 21) неприемлемо. Однако весьма возможно, что для филогенетически близких отдельных групп видов оно и соответствует действительности.

Что касается величины хромосом, то в роде *Strepis* существует отчетливая тенденция к ее уменьшению, причем уменьшается не только длина отдельных хромосом, но и общая длина всех хромосом набора. Из исследованных нами видов наибольшая длина хромосом набора характерна для полиплоида *C. ciliata*. Среди диплоидных видов это - *C. rannonica*, *C. sonchifolia*, *C. sibirica*, *C. willdenowii* и др., наименьшая общая длина хромосом набора характерна для *C. setosa* - 22,6 мкм. Длина отдельных хромосом в наборе колеблется в пределах от 10,5 мкм до 1,6 мкм.

Необходимо отметить, что нами приводится не абсолютная длина хромосом, а их относительные размеры. Однако это величины сравнимые, так как нами применялась одна и та же методика предобработки.

В монографии Вавска-а отмечается лишь филогенетическая редукция длины хромосом и нет никаких данных об их ширине. Этот пробел был восполнен позже Stebbins'ом (27). Он отметил, что, судя по иллюстрациям хромосом в монографии Вавска-а однолетние виды имеют не только более короткие, но и более тонкие хромосомы, чем виды многолетние. На основе этого Stebbins'ом был сделан вывод, что в роде *Strepis* имеет место филогенетическая редукция не только длины хромосом, но и всего их объема.

Нами внесена поправка в описание кариотипа единственного на Кавказе полиплоидного вида *C. ciliata*. Основное число хромосом *C. ciliata* оказалось равным 4, а не 5.

Исходя из морфологии хромосом, мы имеем дело с 10 идентичными геномами. Однако для решения вопроса о природе плоидности были использованы данные не только морфологии хромосом, но их поведения в мейозе.

Существует немало примеров, когда исследователи наличие трех или более морфологически идентичных наборов хромосом считали веским доказательством автополиплоидной природы вида. Однако в ряде работ было показано, что несмотря на внешне кажущуюся идентичность хромосом, они могут различаться вследствие большого количества различий в структуре хромосом. А эти различия лучше всего проявляются в мейозе (1, 2, 15).

На поведение хромосом в редукционном делении, как на критерий "родственности" хромосом, исследователи ссылались не раз (2, 18, 28). При этом подразумевается соединение таких "родственных" хромосом в группы: би-, три-, тетра- и мультиваленты.

Такая правильная картина не всегда имеет место. Это, очевидно, у естественных гибридов можно объяснить тем, что в процессе эволюции хромосомы претерпевают значительные изменения и в настоящее время о первоначальной их родственности судить фактически невозможно.

Накопление большого практического материала ставит под сомнение утвердившееся в литературе традиционное деление полиплоидов на авто- и аллоплоидов (34, 35). Речь идет не об искусственно полученных (в эксперименте), а о естественных полиплоидах. У них, как правило, в профазе мейоза образуются биваленты и деление протекает правильно. И это не зависит от того, гомологичны, гомеологичны или не гомологичны хромосомы в наборе, поскольку весь процесс мейоза, образование бивалентов генетически контролируемы (18, 28, 30, 31).

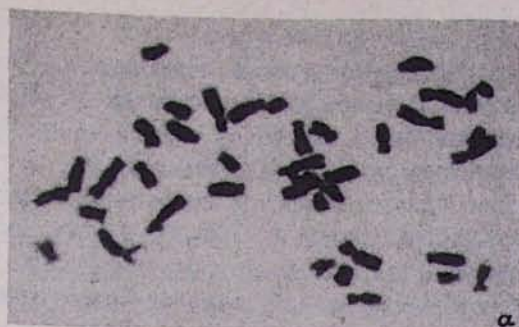


Рис. 3. Метафазная пластинка в клетке кончика корня *Oxeris ciliata* ($2n=40$); б - с МІ с 20 бивалентами.

В изученном нами материале во всех случаях в МІ имело место наличие 20 бивалентов. Восстановить же картину синтеза этого высокоплотного вида не представляется возможным.

В ы в о д ы

Проведенные нами кариологические исследования видов рода *Crepis* дополняют существующие данные об одном из эволюционно значительно продвинутых родов семейства *Asteraceae*. Изученные нами виды характеризуются двумя основными числами $x=4$ и 5. Все виды, за исключением одного, являются диплоидами и лишь *C. ciliata* — представляет собой декаплоид $2n=10x=40$. У всех видов изучена морфология хромосом и приводятся формулы кариотипов, а это в свою очередь позволяет сделать вывод о видовой специфичности кариотипа. Исследования кариотипа ряда видов с разных популяций позволили выявить спонтанные хромосомные перестройки и внутривидовую изменчивость хромосомных чисел, обусловленную как появлением анеуплоидов, триплоидов, так и наличием добавочных хромосом, что в свою очередь является объектом специального исследования.

Л и т е р а т у р а

1. Бреславец Л.П. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963.
2. Монтциг А. Генетика. М., 1967.
3. Навашин М.С. Об изменении числа и морфологических признаков хромосом у межвидовых гибридов. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т.27, №3, 1927.
4. Навашин М.С. Случай мерогонии у сложноцветных. Докл. АН СССР, №5, 1927.
5. Навашин М.С. Морфология клеточного ядра у видов *Crepis* L. в связи с вопросом о видообразовании. Сб. им. Навашина, М., 1928.
6. Навашин М.С. Цитологические исследования у триплоидных *Crepis*. Univ. Calif. Publ. Agr. Sci., v.2, 14, 1929.
7. Назарова Э.А. К кариологии подсем. *Cichorioideae* Kitam сем. *Asteraceae*. Биол. журн. Армении, т.21, №1, 1968.
8. Назарова Э.А. К изучению многоядерных микроспор *Crepis rannonica* (Jacq.) C.Koch. Биол. журн. Армении, т.21, №8, 1968.
9. Назарова Э.А. Изучение В-хромосом *Crepis sancta* (L.) Babc. Бот. журн., т.54, №6, 1969.
10. Назарова Э.А., Погосян А.И. Числа хромосом некоторых кавказских видов растений. Биол. журн. Армении, т.23, №1, 1970.
11. Назарова Э.А. В-хромосомы *Crepis rannonica* (Jacq.) C.Koch. Генетика, т.6, №2, 1970.
12. Назарова Э.А. Цитосистематическое исследование армянских представителей рода *Crepis* L. Автореф. дисс., Ереван, 1970.

13. Назарова Э.А. Спонтанные мутанты у некоторых представителей рода *Crepis* L. Биол. журн. Армении, т.24, №6, 1971.
14. Назарова Э.А. Кариологический полиморфизм популяции *Crepis pannonica* (Jacq.) C.Koch. Генетика, т.12, №7, 1976.
15. Розанова М.А. Экспериментальные основы систематики растений. М., 1964.
16. Свешникова И.Н. Морфология хромосом растений как метод систематики. Успехи совр. биол., т.14, в.2, 1941.
17. Тахтаджян А.Л. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития. Журн. общ. биологии, т.26, №4, 1965.
18. Цитология и генетика мейоза. Сб. статей. М., "Наука", 1975.
19. Чуксанова Н.А. Об изменчивости величины и формы хромосом в эволюции покрытосеменных растений. Цитология, т.11, №7, 1969.
20. Babcock E.B. The genus *Crepis*. Univ. Calif. Publ. Bot. v.I, II, 1947.
21. Babcock E.B., Cameron D.R. Chromosomes and phylogeny in *Crepis*. Univ. Calif. Publ. agr. sci., v.6, 1934.
22. Babcock E.B., Navaschin M. The genus *Crepis*. Bibliogr. genetica, 6, 1930.
23. Babcock E.B., Stebbins G.L. The american species of *Crepis* their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Carnegie Inst. Wash. Publ. v.504, 1938.
24. Fröst S., Östergren G. *Crepis pannonica* and *C. conyzaefolia* - two more species having accessory chromosomes. Hereditas, Bd.45, 1959.
25. Hollingshead L., Babcock E.B. Chromosomes and phylogeny in *Crepis*. Univ. Calif. Publ. in Agric. Sci., v.6, I, 1930.
26. Mann M.C. *Crepis* investigations. Univ. Calif. Agr. Expt. Sta. Rep., 1922.
27. Stebbins G. Chromosomal variations and evolution. Science, v.152, 1966.
28. Stebbins L.C. Chromosomal evolution in higher plants. Id., 1971.
29. Stebbins G.L., Jenkins I.A., Walters M.S. Chromosomes and phylogeny in the Compositae, tribe Cochorieae. Univ. Calif. Publ. Bot., v.XXVI, 1953.
30. Riley R. Genetics and the regulation of meiotic chromosome behavior. Sci. Progr. London, 54, 1966.
31. Riley R., Kimber G., Chapman V. Origin of genetic control of diploid-like behavior of polyploid wheat. Journ. of heredity, v.52, I, 1961.

32. Rosenberg O. Chromosomenzahl und Chromosomendimensionen in der Gattung Crepis. Arkiv.Bot., 15, II, 1919.
33. Rosenberg O. Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in Crepis. Svensk.Bot.Tidskr., v.14, 2-3, 1920.
34. De Wet J.M.J. Polyploidy and evolution in plants. Taxon, v.20, I, 1971.
35. De Wet J.M.J., Harlan J.R. Chromosome pairing and phylogenetic affinities. Taxon, v.21, I, 1972.

Է.Ա.Ն Ա Ջ Ա Ր Ո Վ Ա

CREPIS ԳԵՂԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԿԱՐԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՀԻՏԱԶՈՏՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա Մ • Ո ՓՈՒ Մ

Crepis ցեղի տեսակների նկատմամբ կատարված կարիոլոգիական հետազոտությունները լրացնում են Asteraceae ընտանիքի էվոլյուցիոն տեսակետից զգալիորեն առաջ մղված ցեղերի մասին եղած տվյալները: Ուսումնասիրված տեսակները բնութագրվել են բրոմոսոմային երկու հիմնական թվերով՝ $x=4$ և 5 : Բոլոր տեսակները, բացառությամբ մեկից, համարվում են դիպլոիդներ, միայն C.ciliata - ն համարվում է դեկապլոիդ $/2n=10x=40/$: Ուսումնասիրվել են բոլոր տեսակների բրոմոսոմների մորֆոլոգիան և նշվել կարիոտիպերի բնածնները, որոնցով հնարավոր է լինում եզրակացություն հանգել կարիոտիպի տեսակային առանձնահատկության նկատմամբ:

Տարբեր պոպուլյացիաների մի շարք տեսակների կարիոտիպերի ուսումնասիրությունները հնարավորություն ընձեռեցին ի հայտ բերելու բրոմոսոմային սպոնտան վերակառուցումներ և բրոմոսոմների թվի ներտեսակային փոփոխականություն: Դա պայմանավորված է ինչպես անեուպլոիդների, տրիպլոիդների հանդես գալով, այնպես էլ - բրոմոսոմների առկայությամբ, որն իր հերթին հատուկ հետազոտության նյութ է հանդիսանում: