

Э. А. НАЗАРОВА

КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ В РОДЕ *TRAGOPOGON*
(*LACTUCEAE* - *ASTERACEAE*)

Род *Tragopogon* - один из интереснейших в систематическом плане и наименее изученный в кариологическом отношении среди родов трибы *Lactuceae* (сем. *Asteraceae*).

Виды рода *Tragopogon* - это одно-, дву- или многолетние травянистые растения, распространенные в умеренной зоне Евразии. Несколько видов встречаются в Северной Америке, как заносные.

Объем рода *Tragopogon* интерпретируется по-разному. Так, А.Г.Борисова (1964) называет 150 видов, Н.Н.Цвелев (1985) - 100 видов, а Tomb (in Heywood, 1977) - около 50. Число это меняется в зависимости от подхода к пониманию вида. Например, во "Флоре Египта" (1976) 33 таксона объединены в 19 видов, а во "Флоре СССР" многие таксоны, приводимые выше как подвиды, приводятся в ранге видов.

Существует несколько систем рода *Tragopogon*. Наиболее ранняя дана De Candolle (1838). Виды *Tragopogon* он группировал по форме и толщине цветоносов: "*Pedunculus apice oblongis, fistulosus*" и "*Pedunculus teretibus*".

В отличие от Декандоля, Boissier (1875) виды козлородников делил на две группы по окраске цветков: *Rubriflora* - "*Flosculi purpurei vel rosei*" и *Flaviflora* - "*Flosculi saltem facie superiore flavidi vel aurei*".

Большой вклад в изучение козлородников был внесен И.М.Красненинниковым и С.Л.Никитиным (1930), изучившими виды, произрастающие в Казахстане, Regel (1937, 1955), изучившим прибалтийские виды, и И.В.Артемчуком (1934, 1937), изучившим козлородники Украины.

Изучению видов *Tragopogon*, произрастающих на Кавказе, их критической обработке посвятила большую серию работ Ш.И.Кутателадзе (1949, 1951, 1953, 1957, 1973, 1978, 1986). Им описаны 13 новых

для науки видов, и на основе обзора кавказского материала дается секционное деление рода, а внутри секций выделяются серии. В основу системы Ш.И.Кутателадзе положен комплекс морфологических признаков. Принятые им 5 секций объединяют 34 вида, произрастающих на Кавказе.

А.Г.Борисова (1964) значительно изменила секционное деление рода *Tragopogon*, предложенное Ш.И.Кутателадзе. Ею для Советского Союза приводятся 79 видов, объединенных в 17 секций. В основе секционного деления лежат такие признаки, как жизненный цикл, величина корзинок, форма цветоносов, соотношение листиков обертки и цветков, число листиков обертки, цвет цветков, форма семянки, отношение длины носика к расширенной части семянки, величина пашуса.

Секционное деление видов *Tragopogon*, принятое А.Г.Борисовой, лежит в основе деления видов во "Flora Iranica" (1977). Rechin-ger 30 видов, произрастающих в Иране, объединил в 13 секций. Секционное деление, предложенное Борисовой, он считает весьма несовершенным, поскольку секции очень мелкие и плохо дифференцированы, в результате чего некоторые виды невозможно отнести к какой-либо секции, они даются как "species incertae sedis".

Проведенное нами кариосистематическое исследование видов *Tragopogon*, произрастающих в Южном Закавказье, легло в основу обработки данного рода для IX тома "Флоры Армении".

Согласно нашим исследованиям, в Южном Закавказье произрастают 17 видов козлородников, относящихся к 7 секциям.

Tragopogon L.

Sect. I. <i>Brevirostris</i> Kuth.	
1. <i>T.graminifolius</i> DC.	$2n = 12, 24^{\text{III}}, 36^{\text{III}}$
2. <i>T.serotinus</i> Sosn.	12^{III}
3. <i>T.reticulatus</i> Boiss.et Huet	$12, 24^{\text{III}}, 36^{\text{III}}$
Sect. II. <i>Tuberosi</i> (Kuth.) Boriss.	
4. <i>T.pusillus</i> Bieb.	$12^{\text{III}}, 24^{\text{III}}$
5. <i>T.tuberosus</i> C.Koch	24^{III}
Sect. III. <i>Collini</i> Kuth.	
6. <i>T.marginatus</i> Boiss.et Buhse	12
7. <i>T.collinus</i> DC.	12^{III}
Sect. IV. <i>Angustissimi</i> Kuth.	
8. <i>T.sosnowskyi</i> Kuth.	12^{III}
9. <i>T.segetus</i> Kuth.	12^{III}

^{III}Числа хромосом, приводимые впервые

Sect. V. *Majores* (Artemcz.) *emend. Naz.*

- | | |
|--|-----------------|
| 10. <i>T. dubius</i> Scop. | 2n = I2 |
| 11. <i>T. kemulariae</i> Kuth. | I2 ³ |
| 12. <i>T. krascheninnikovii</i> S. Nikitin | I2 ³ |

Sect. VI. *Chromopappus* Boriss.

- | | |
|------------------------------------|-----------------|
| 13. <i>T. coloratus</i> C. A. Mey. | I2 ³ |
| 14. <i>T. pterocarpus</i> DC. | I2 ³ |

Sect. VII. *Profundisulcati* Kuth.

- | | |
|---|--|
| 15. <i>T. armeniacus</i> Kuth. | I2 ³ |
| 16. <i>T. latifolius</i> Boiss. | I2 ³ , 24 ³ |
| 17. <i>T. buphthalmoides</i> (DC.) Boiss. | 24 ³ , 24+I2 ³ , 36 ³ |

Из почти 150 видов рода *Tragoragon* числа хромосом на сегодняшний день приводятся для 49. Из этого числа для 18 видов числа хромосом впервые приводятся нами. Всего нами кариологически исследованы 20 видов из 142 популяций.

Как показывают исследования, для рода *Tragoragon* характерно основное число $x=6$. Исключение составляют два вида: *T. crosicifolius*, для которого наряду с $2n=I2$ приводится $2n=I4$ (Brock по Darlington, 1955), и *T. pratensis*, для которого также наряду с $2n=I2$ приводится $2n=I4$ (Ishikawa, 1916; Сларман, 1952). Поскольку в приводимых работах нет каких-либо данных, кроме числа хромосом, мы воздерживаемся от вывода, что для этих видов характерно $x=7$. Возможно, что у данных видов в отдельных популяциях наблюдались добавочные хромосомы.

Для рода *Tragoragon* приводится следующий полиплоидный ряд: $2x - 4x - 6x - 10x?$

Большинство видов (39) представлены диплоидной циторасой. Для 10 видов приводятся полиплоидные циторасы:

1. *T. buphthalmoides* (DC.) Boiss. $2n=4x=24$, $2n=6x=36$
2. *T. coloratus* C. A. Mey. $2n=2x=I2$, $2n=4x=24$
3. *T. cupanii* $2n=2x=I2$, $2n=4x=24$
4. *T. gracile* D. Don. $2n=4x=24$
5. *T. graminifolius* DC. $2n=2x=I2$, $2n=4x=24$, $2n=6x=36$
6. *T. mirus* M. Ownbey $2n=4x=24$
7. *T. miscellus* M. Ownbey $2n=4x=24$
8. *T. pusillus* Bieb. $2n=2x=I2$, $2n=4x=24$
9. *T. reticulatus* Boiss. et Huet $2n=2x=I2$, $2n=4x=24$, $2n=6x=36$,
 $2n=10x=2-4-56-58$
10. *T. tuberosus* C. Koch $2n=4x=24$.

Впервые для вида *T. reticulatus* Соколовская и Стрелкова (1948)

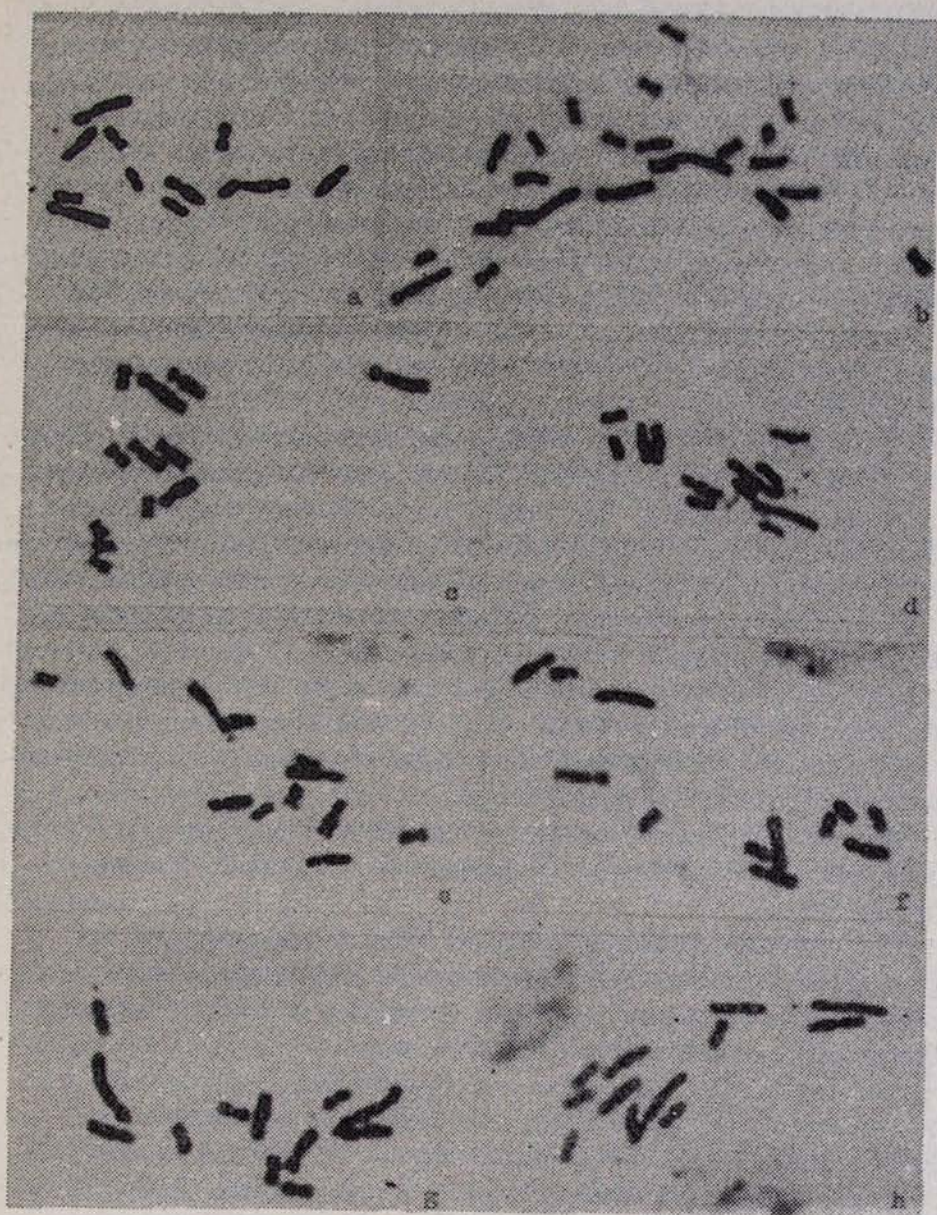


Рис. I. Метафазные пластинки: а - *Tragopogon coloratus*; б - *T. buphthalmoides*; в - *T. armeniacus*; д - *T. collinus*; е - *T. kemulariae*; ф - *T. krascheninnikovii*; г - *T. marginatus*; з - *T. pterocarpus*

приводит существование анеуплоидных циторас, $2n=56-58$. Появление циторас со столь высоким числом хромосом можно объяснить несбалансированностью набора хромосом у высокоплоидного (вероятно $10x$) гибрида. Подобное выщепление анеуплоидных циторас наблюдалось нами и у спонтанных гибридов, о чем будет сказано ниже.

Нами исследования внесли значительные коррективы в понимание роли полиплоидии в кариотипической эволюции рода *Tragoragon*. В литературе приводятся данные о единственном виде данного рода в Индии — *T. gracile* (Singh and al., 1972), который представлен тетраплоидной циторасой, а также о существовании тетраплоидной циторасы у сицилийского вида *T. cupanii* (Поддубная-Арнольди, 1934, 1935).

Большой интерес в этом плане представляют оригинальные работы Ownbey and al. (1950, 1954). Виды рода *Tragoragon* в Новом Свете не произрастали. Три вида (*T. porrifolius*, *T. pratensis* и *T. dubius*) были интродуцированы на американский континент в начале столетия. В сороковые годы в местах совместного произрастания *T. porrifolius* и *T. dubius*, а также *T. pratensis* и *T. dubius* было зарегистрировано появление новых видов: *T. mirus* и *T. miscellus*. Оба эти вида являются тетраплоидами. Экспериментальными исследованиями было доказано, что возникли они спонтанно, путем гибридизации и последующей полиплоидизацией, т.е. оба вида являются естественными амфидиплоидами.

Проведенные нами исследования позволяют утверждать, что в роде *Tragoragon* большую роль играет внутривидовая и межвидовая гибридизация.

Как отмечалось многими авторами, род *Tragoragon* один из труднейших в систематическом отношении. Это связано, на наш взгляд, не в последнюю очередь с интенсивными гибридизационными процессами, имеющими место в данном роде.

Так, нами были обнаружены следующие гибриды: *T. reticulatus* Boiss. et Huet x *T. armeniacus* Kuth. ($2n=12$), *T. latifolius* Boiss. x *T. buphthalmoides* (DC.) Boiss. ($2n = 24$) и *T. reticulatus* Boiss. et Huet x *T. buphthalmoides* (DC.) Boiss. ($2n = 24, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 35, 36$).

Преодоление стерильности у межвидовых гибридов, как правило, осуществляется амфиплоидией, т.е. удвоением наборов хромосом у гибридов.

В определении природы полиплоида большое значение приобретает изучение морфологии хромосом и мейоза I. Исследование кариотипа у *T. buphthalmoides* ($2n = 24$) убеждает нас в гетерозиготности по

А-хромосоме, а наличие в профазе-метафазе I двух квадริвалентов говорит об отличии исходных видов и по транслокациям. Таким образом, мы можем с уверенностью говорить об аллополидной природе данного вида.

Анализ кариотипа свидетельствует и об аллополидной природе *T. tuberosus* ($2n = 24$). Фертильные полиполидные циторасы *T. buphthalmoides* ($2n=36$) (Назарова, 1978), *T. coloratus* ($2n = 24$), *T. graminifolius* ($2n = 24,36$), *T. pusillus* ($2n = 24$), *T. reticulatus* ($2n = 24,36$), по нашему мнению, также являются аллополидами, т.е. гибридной природы.

Наши данные отличаются от приводимых в литературе (Stebbins, 1958; Grant, 1958, 1963; Кузманов с соавт., 1970) предположений тем, что происхождение новых видов путем полиплоидии в роде *Tragorogon* менее типично, видообразование в этом роде связано с перестройками хромосом.

Данные, приведенные нами выше, и имеющиеся в литературе относительно *T. migus*, *T. miscellus* и *T. gracile* говорит о существовании в роде целого ряда видов на основе вторичного основного числа $x=12$.

Таков один путь кариотипической эволюции в роде *Tragorogon*.

У изученных нами видов *Tragorogon* размеры хромосом варьируют от 1,16 до 6,73 мкм. Суммарная же длина хромосом диплоидного набора варьирует в пределах от 33,66 мкм у *T. pusillus* до 48,10 мкм у *T. marginatus*. Что касается полиполидных циторас, то увеличение суммарной длины хромосом набора представлено следующим образом:

1. *T. graminifolius* $2x=35,74$ мкм, $4x=71,87$ мкм, $6x=102,34$ мкм
2. *T. reticulatus* $2x=40,30$ мкм, $4x=73,40$ мкм, $6x=105,29$ мкм
3. *T. tuberosus* $4x=53,10$ мкм
4. *T. coloratus* $2x=39,20$ мкм, $4x=73,50$ мкм
5. *T. latifolius* $4x=85,84$ мкм
6. *T. buphthalmoides* $4x=74,68$ мкм, $6x=102,25$ мкм

Сравнение величин хромосом и суммарных длин хромосом диплоидного набора, содержащихся в работах разных исследователей, с нашими данными, занятие мало перспективное, поскольку размеры хромосом зависят от методики предобработки, применяемой каждым исследователем. Между тем, кариотипы вполне сравнимы, поскольку большое значение имеет не абсолютная величина хромосом, а их относительная величина и центромерный индекс.

Кроме 20 видов, изученных нами, подробное описание кариотипа приводится для 10 европейских видов.

Карิโอטיפы видов рода *Tragopogon* L. (по данным автора)

Вид	2n	Формула карิโอטיפа						Σ в мкм
		A	B	C	D	E	F	
<i>T. graminifolius</i> DC.	12	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M	35,74
<i>T. serotinus</i> Sosn.	12	SA ^S	SM	SM	M ^S	M	M	37,04
<i>T. reticulatus</i> Boiss. et Huet	12	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M	40,30
<i>T. pusillus</i> Bieb.	12	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M	33,66
<i>T. tuberosus</i> C. Koch	24	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M	53,10
		SA ^S	SM	SM	M ^S	M	M	
<i>T. marginatus</i> Boiss. et Buhse	12	SM ^S	M	M	M ^S	M	M	48,10
<i>T. collinus</i> DC.	12	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M	41,50
<i>T. sosnowskyi</i> Kuth.	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	37,26
<i>T. segetus</i> Kuth.	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	35,76
<i>T. dubius</i> Scop.	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	39,96
<i>T. kemulariae</i> Kuth.	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	36,88
<i>T. krascheninnikovii</i> S. Nikitin	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	39,60
<i>T. coloratus</i> C. A. Mey.	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	39,20
<i>T. pterocarpus</i> DC.	12	SM ^S	SM	M	M	M	M	43,08
<i>T. armeniacus</i> Kuth.	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	40,20
<i>T. latifolius</i> Boiss.	24	SM ^S	M	SM	M	M	M	85,84
		SA ^S	M	SM	M	M	M	
<i>T. buphthalmoides</i> (DC.) Boiss.	24	SM ^S	SM	M	M	M	M	74,68
		SM ^S	SM	M	M	M	M	
<i>T. kultiasovii</i> N. Pop. et Nikitin	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	
<i>T. capitatus</i> S. Nikitin	12	SM ^S	SM	SM	M	M	M	
<i>T. ruber</i> S. G. Gmel.	12	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M	

В кариологических исследованиях видов рода *Tragopogon* принято пары гомологичных хромосом обозначать буквами А, В, С, Д, Е и F. В карิโอטיפе козлобородников, как правило, различаются две группы хромосом: 3 пары длинных (А, В, С) и три пары сравнительно коротких (Д, Е, F).

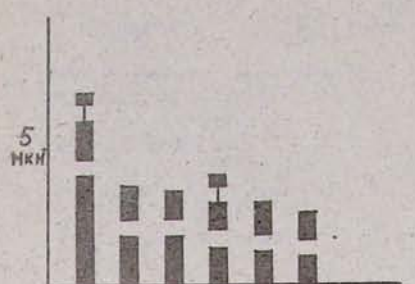
Говоря о классе хромосом (М, SM, SA, ST.), нужно отметить, что унифицированной системы определения классов хромосом не существует. Разные исследователи пользуются разными системами (табл.). Большинство принимает систему классификации и обозначения хромосом, предложенную Levan and al. (1964), или различные ее модификации. Мы в своей работе придерживаемся терминологии, предложенной Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982).

Кариотипы видов рода *Tragoragon* L. (по литературным данным)

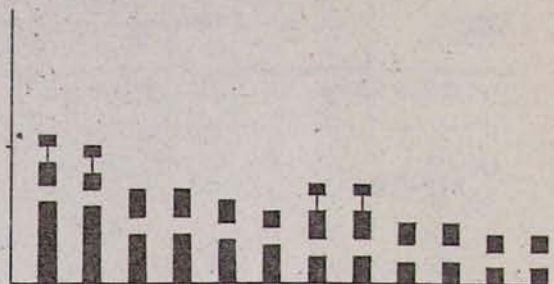
Вид	2n	Формула кариотипа						Σ , в мкм	Автор
		A	B	C	D	E	F		
<i>T. dubius</i> Scop.	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M	40,7	Čincura and al., 1964
	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M	45,92	Kuzmanov and al. 1969
ssp. <i>dubius</i>	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M	51,05	Dvorak and al., 1978
	I2	SM ^S	SM	M	M	M	M		- " -
ssp. <i>major</i>	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M	46,47	- " -
<i>T. balcanicum</i> Vel.	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M	58,92	Kuzmanov and al. 1969
<i>T. pratensis</i> L.	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M		Winge, 1938
	I2	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M	58,28	Kuzmanov and al. 1969
	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M	42,03	Dvorak and al., 1978
<i>T. orientalis</i>	I2	SM ^S	SM	SM	SM	M	M	53,50	Čincura and al. 1964
	I2	SM ^S	SM	SM	SM ^S	M	M	56,16	Kuzmanov and al. 1969
ssp. <i>orientalis</i>	I2	SM ^S	ST	ST	M	M	M	56,65	Dvorak and al. 1978
ssp. <i>leiocarpus</i>	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M	52,29	- " -
<i>T. pterodes</i> Panc.	I2	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M	52,10	Kuzmanov and al. 1969
<i>T. porrifolius</i> L.	I2	SM ^S	SM	SM	M ^S	M	M		Winge, 1938
	I2	SM ^S	SM	SM	SA ^S	M	M		Chavdarov and al. 1937
	I2	ST ^S	SM	SM	M	M	M		D'Amato and al. 1975
<i>T. floccosus</i> Waldsch.	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M		Čincura and al. 1964
<i>T. crocifolius</i> L.	I2	ST ^S	SM	SM	M	M	M		D'Amato and al. 1975
<i>T. eriospermus</i> Ten.	I2	ST ^S	SM	SM	SM ^S	M	M		- " -
<i>T. minor</i> Miller	I2	SM ^S	SM	SM	M	M	M	58,68	Winge, 1938
	I2	SM ^S	SM	M	M	M	M	51,05	Dvorak and al. 1978

Как видно из приводимой таблицы кариограмм, первая пара хромосом (A) у всех исследованных видов — самая крупная в наборе. Она варьирует от 3,46 мкм у *T. tuberosus* до 6,43 мкм у *T. latifolius*. Эта пара хромосом на проксимальном плече всегда несет спутник. По центромерному индексу она относится к классу субмета-

Рис.2. Кариотипы видов рода *Tragopogon* L.



T. graminifolius DC.



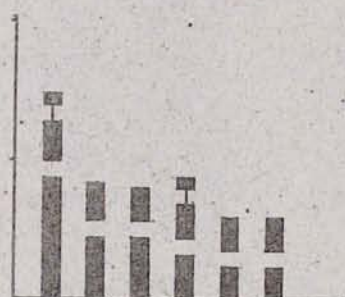
T. tuberosus C.Koch



T. serotinus Sosn.



T. marginatus Boiss. et Buhse



T. reticulatus Boiss. et Huet



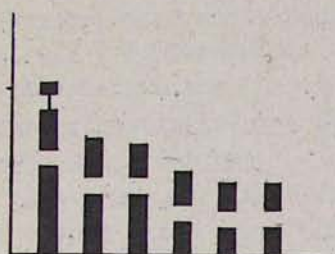
T. collinus DC.



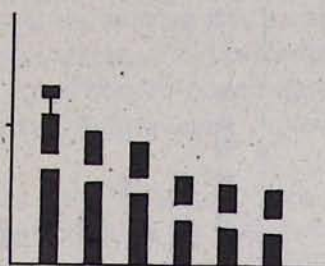
T. pusillus Bieb.



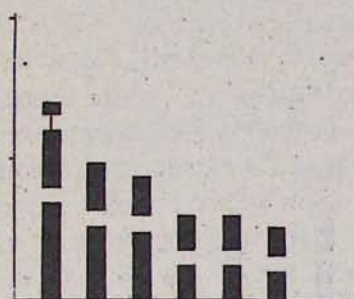
T. sosnowskyi Kuth.



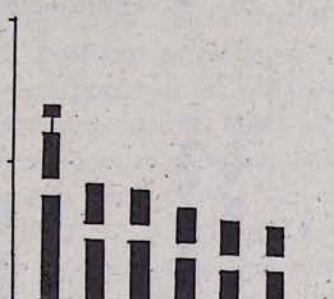
T. segetus Kuth.



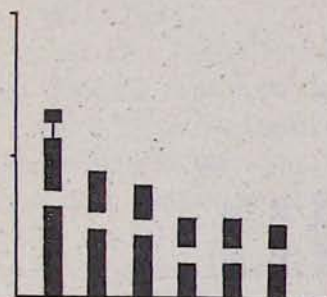
T. krascheninnikovii S.Nikitin



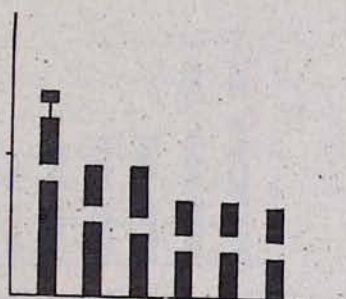
T. dubius Scop.



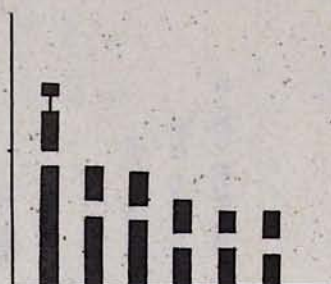
T. coloratus G.A.Mey.



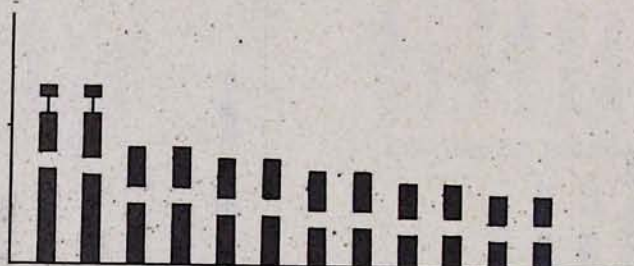
T. kemularia Kuth.



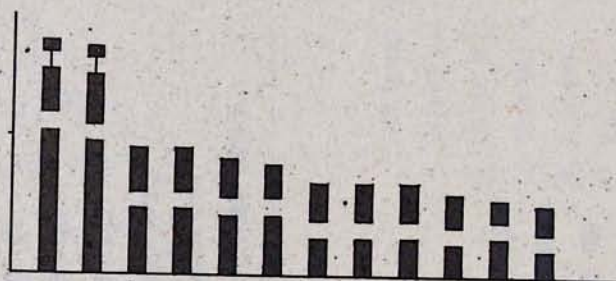
T. pterocarpus DC.



T. armeniacus Kuth.



T. buphtalmeides (DC.) Boiss.



T. latifolius Boiss.

тацентрических хромосом.

Две следующие пары (В,С) также относятся к классу субметацентрических хромосом. Отличаются они величиной и соотношением плеч (центромерным индексом), иногда разница между ними не видна, они трудно идентифицируются (как у *T. collinus*).

Следующие три пары хромосом (Д,Е, F) у большинства видов относятся к классу метацентрических хромосом. Иногда эти пары хромосом хорошо идентифицируются по величине (как у *T. woznowskyi*). У некоторых же видов разница между ними не велика или не выражена (как у *T. pterocarpus*). У некоторых видов (*T. woznowskyi*, *T. kascheninnikovii*) одна пара этих хромосом по центромерному индексу приближается к субметацентрикам. Д-хромосома у некоторых видов несет спутник.

Как отмечалось выше, А-хромосомы всегда, а Д-хромосомы лишь у некоторых видов несут спутник. Наличие спутника на Д-хромосоме, по нашим данным, является видовым признаком. Две пары спутничных хромосом обнаруживают виды секций *Brevirostris*, *Tuberosi* и *Gollini*, которые объединяют многолетние виды. Виды секций *Angustissimi*, *Majores*, *Chromocarpus* и *Profundisulcati* объединяющие одно-, двулетние виды, характеризуются наличием одной пары спутничных хромосом. Подобная закономерность, выявленная нами на изученных 20 видах, возможно и не распространяется на другие, пока не изученные виды. Так, две пары спутничных хромосом описаны у двулетнего вида *T. porrifolius* в работах Winge (1938), Chavdarov and al. (1973), но вторая пара спутничных хромосом у того же вида не приводится D'Amato and al. (1975).

Опуская некоторые исключения, приводим формулу кариотипа рода *Tragopogon*:

$$2n = 12 = 2A(SM^S) + 2B(SM) + 2C(SM) + 2D(M^S - SM^S) + 2E(M) + 2F(M)$$

Это формула кариотипа диплоидных видов *Tragopogon* с $x=6$.

Как в наших исследованиях, так и в работах ряда авторов указывается, что кариотип козлобородников состоит из двух групп хромосом, различающихся по величине (Ownbey and al., 1954; Kuzmanov and al., 1969; Stebbins, 1971; Dvorak and al., 1978). Такой кариотип называется "бимодальным".

Подобные бимодальные кариотипы или кариотипы *Jussiaea-Agave*-типа встречаются и лучше всего известны в порядке *Amaryllidales*. Так, в семействе *Asphodelaceae* такие американские суккуленты, как *Aloe*, *Gasteria*, *Hawortia* и ряд других мелких родов, характеризуются наличием кариотипа, состоящего из 7 пар хромосом, из которых 4 пары крупные, а три пары очень мелкие хромосомы. Такая же картина наблюдается в семействе *Agavaceae*, где такие

коерофиты американского континента, как роды *Jussiaea*, *Agave*, *Furcraea*, характеризуются наличием кариотипа, состоящего из 5 пар крупных и 25 пар очень мелких хромосом.

А.Л.Тахтаджян (1987) в работе "Система магнолиофитов" большое значение придает присутствию кариотипа *Jussiaea-Agave*- типа при делении порядка *Amaryllidales* на семейства.

Исследование, проведенное нами, позволяет утверждать, что, во-первых, ассиметричность кариотипа у видов козлобородника далеко не так выражена, как у перечисленных выше родов, и, во-вторых, среди видов *Tragopogon* есть виды с довольно симметричным кариотипом. Именно поэтому мы считаем неправомерным применять термин "бимодальный" по отношению к кариотипу *Tragopogon*, как это утвердилось в литературе.

Сравнительный анализ кариотипов исследованных нами видов выявил некоторые интересные особенности. Так, вид *T. pterocarpus* отличается от всех остальных исследованных видов *Tragopogon* тем, что С-хромосома относится к классу метацентрических хромосом ($I^C=47,52$). Тут, возможно, имела место перичентрическая инверсия. У вида *T. serotinus* первая пара хромосом ($I^C=2I,2$) относится к классу субахроцентрических. К субахроцентрическим относятся также одна из пар А-хромосом у тетраплоидных видов *T. tuberosus* ($I^C=16,76$) и *T. latifolius* ($I^C=22,88$), что явилось доводом в пользу их аллоплоидной природы.

В роде *Tragopogon* нами наблюдался и кариологический полиморфизм. Это прежде всего касается спутничных хромосом.

На кариограммах, как правило, необходимо графически представить величину и форму (точечный, тандемный, линейный и др.) спутника. Однако нами это не сделано, поскольку исследования убедительно свидетельствуют о широком внутривидовом, внутрипопуляционном и межпопуляционном полиморфизме спутничных хромосом. Меристема корешков одного проростка гомоморфна по спутничным хромосомам, но гетероморфность их может быть выражена в потомстве одного растения, между растениями одной популяции и между разными популяциями. Подобная картина нами подробно описана у *T. coloratus*.

У ряда видов зарегистрированы гетерозиготные и гомозиготные по структурным перестройкам особи (*T. serotinus*, *T. coloratus*).

Особый интерес, на наш взгляд, представляют вторичные перетяжки на дистальном конце длинного плеча А-хромосомы. На этом вопросе считаем необходимым остановиться более подробно, поскольку он проливает свет на эволюцию кариотипа в роде *Tragopogon*.

При рассмотрении вопроса эволюции кариотипа, а именно изменения основного числа хромосом, до середины 70-х годов допускался лишь один путь: негомологичные транслокации приводят к перераспределению генетического материала, сопровождающегося образованием и потерей центрического фрагмента, оказавшегося "ненужным". С середины 70-х годов, с работ Hsu and al. (1975) и др., с появлением новых данных по строению центромер и теломер, по ау- и гетерохроматину, — уменьшение числа хромосом стали объяснять альтернативным механизмом: слиянием хромосом (Ц-Ц, Ц-Т и Т-Т-типа) с образованием дицентриков, у которых одна центромера инактивируется. Допускается даже множественное слияние и возникновение нескольких латентных центромер.

Наши исследования привели нас к выводу, что в природе работают оба механизма. Доказательством первого мы считаем наличие в природных популяциях В-хромосом.

Доказательством второго механизма — существование стабильно дицентрических хромосом и вторичных перетяжек (не ЯОР).

Вторичные перетяжки в виде ахроматических перерывов обнаружены у многих видов. Объясняя деконденсацию районов первичной перетяжки с ее функцией в митозе, а вторичные перетяжки (ЯОР) с их длительным участием в транскрипции рРНК, Прокофьева-Бельговская (1986:40) отмечает: "Причина деконденсированного состояния некоторых вторичных перетяжек, не связанных с ядрышком, менее ясна. Взгляд на них, как на спонтанно задержавшиеся в митотической конденсации небольшие по протяженности ГР не является объяснением этого феномена, так как эти участки представляют собой закономерные структуры в хромосоме. Поскольку конденсация ГР на протяжении большей части клеточного цикла представляет их характерную особенность, то их деконденсированное состояние в митотической хромосоме отражает, по-видимому, какое-то особое функциональное состояние, как это было уже указано по отношению к первичным и вторичным перетяжкам". Нам представляется, что эта ахроматиновая перетяжка и есть инактивированная центромера. Именно с этих позиций нами рассматривается эволюция кариотипа в роде *Tragopogon*.

У видов *Tragopogon* I пара (A) хромосом превосходит по длине все остальные хромосомы набора. На дистальном плече (например, *T. coloratus*, *T. pterocarpus*, *T. kemulariae*, *T. segetus*) ближе к теломере наблюдается ахроматиновая перетяжка, выраженная по-разному у разных видов и у разных растений внутри популяций.

D'Amato and al. (1975), исследовавшие Q-полосы у ряда видов *Tragopogon* и *Gentopogon hybridus*, приводят у A-хромосом *T. por-*

rifolius на месте описываемой нами вторичной перетяжки тонкую Q-полосу.

Очевидно, предки современных видов *Tragorogon* (как и *G.hybridus*) должны были иметь 14 хромосом и симметричный кариотип. Однако затем у одного из них имела место структурная перестройка (Т-Т-типа) с инактивацией одной центромеры, сохранившейся у потомков в виде ахроматиновой перетяжки. Эта перестройка оказалась столь успешной, что была закреплена отбором, а данный абберант дал начало современным видам.

В литературе существует несколько взглядов на происхождение рода *Tragorogon*. Так, с видами *Tragorogon* часто сближается монотипный род *Gerorogon*. В ряде флор (к примеру, "Flora Europaea", 1976) *Gerorogon hybridus* приводится в составе рода *Tragorogon* как *T.hybridus*.

С этим мнением нельзя согласиться. Мы считаем, что эти два рода дивергировали гораздо раньше, чем роды *Tragorogon* и *Scorzonera*. На это указывают и данные D'Amato and al. (1975) по дифференциальной окраске видов *Tragorogon* (*T.porrifolius*, *T.eriospermum*, *T.crocifolius*) и *Gerorogon hybridus*. К этому можно присоединить и наши данные по С-окраске *T.coloratus*. *G.hybridus* характеризуется не только более примитивным числом хромосом ($2n = 2x = 14$), но и кариотип его симметричный - состоит из 5 пар метацентрических и 2 пар субметацентрических хромосом. Отличия и в содержании гетерохроматина. Работой D'Amato and al. показано, что хромосомы *G.hybridus* сильно гетерохроматиновне, в то время как у видов *Tragorogon* гетерохроматиновые полосы наблюдаются значительно реже, в виде узких полос прицентромерного, интеркалярного и теломерного гетерохроматина.

Тем более нельзя согласиться с мнением о том, что *G.hybridus* мог вступать в гибридизацию с видами *Tragorogon*, давая начало новым видам, как это приводится Н.Н.Цвелевым (1985): "Виды секции *Majoris* мы склонны считать результатом гибридизации *G.hybridus* с горными желтоцветными козлотородниками и отчасти с видами секции *Collini*, которая могла иметь место не ранее плиоцена. Однако для этого необходимо допустить редукцию при гибридизации одной из хромосом каждого генома *G.hybridus*, что вполне возможно, если первичные *Tragorogon* тоже имели 14 хромосом".

Предположение о том, что род *Tragorogon* - производное от анцестрального рода *Scorzonera* рассматривалось Stebbins (1958) и Dvořák and al. (1979). При этом предполагалось, что возникновение *Tragorogon* ($2n = 12$) от рода *Scorzonera* ($2n = 14$) было связано с уменьшением основного числа хромосом, сопровождавшимся

уменьшением симметрии кариотипа. Тут Dvorak and al. ссылаются и на работу Nagl, Ehrendorfer (1973), которые отмечали сходные эволюционные тенденции и в других трибах Asteraceae.

Проведенное нами кариологическое исследование видов родов подтрибы Scorzonerinae убедительно свидетельствует о том, что род Scorzonera в современном понимании его объема — род явно сборный, представляющий несколько довольно хорошо дифференцированных филлумов. Это, прежде всего, род Podospermum, который хорошо отличается комплексом макроморфологических, палинологических и кариологических признаков (Назарова, 1980, 1988). Распадаются на три группы секции рода Scorzonera s.str. Это секция Pseudopodospermum, секции Vierhapperia, Nervosa, Pulvinaria, Tuberosa с $2n = 12$ и асимметричным кариотипом и ряд секций с $2n = 14$ и симметричным кариотипом.

Род Tragopogon кариологически сближается с видами секций Vierhapperia, Nervosa, Pulvinaria, Tuberosa рода Scorzonera и, возможно, имел с ними одного общего предка.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Н.Д., Гриф В.Г. О хромосомной терминологии. Бот. журн., 1982, 67, 9.
- Артемчук И.В. Род Tragopogon L. у флоры УРСР. Тр. НИИ Бот. Харьк. Держ. Ун-та, 1937, 2.
- Артемчук И.В. До похдження піскових видів Tragopogon L. Європейської частини СРСР. Уч. зап., сер. біол., Черновці, 1948, 2.
- Борисова А.Г. Род Tragopogon L. В кн.: Флора СССР, 1964, 29, с. 131-196.
- Крашенинников И.М., Никитин С.А. Новые Tragopogon L. для песков Казахстана. Мат. комп. эксп. иссл., 1930, 26.
- Кузманов Б., Кожухаров С., Симеонов С. Таксономическое исследование болгарских видов рода Tragopogon L. II. Цитологическое изучение пяти видов. II Нац. конф. по бот., 1969, с. 33-44.
- Кутателадзе Ш.И. Новые виды рода Tragopogon L. из группы Rubriflora Boiss. на Кавказе. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1949, 15.
- Кутателадзе Ш.И. Новые виды рода Tragopogon L. из группы Flaviflora Boiss. на Кавказе. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1951, 16.
- Кутателадзе Ш.И. Новые виды рода Tragopogon L. на Кавказе. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1953, 17, с. 28-47.

- Кутателадзе Ш.И. Кавказские представители рода *Tragopogon* L. Зам.сист.геогр.раст.(Тбилиси), 1957, 2, с.3-78.
- Кутателадзе Ш.И. Новые виды рода *Tragopogon* L. на Кавказе. Зам.сист.геогр.раст.(Тбилиси), 1973, 30.
- Кутателадзе Ш.И. Кавказские представители подтрибы *Scorzonerinae* Dum. (сем. *Compositae*). Тбилиси: Мецниереба, 1978, -184 с.
- Кутателадзе Ш.И. Номенклатурные типы видов родов подтрибы *Scorzonerinae* Dumort. (*Compositae*), описанных с Кавказа, хранящиеся в ботанических учреждениях Советского Союза. 2. Зам.сист.геогр.раст.(Тбилиси), 1986, 41, с.3-32.
- Назарова Э.А. Цитогенетическое исследование *Tragopogon buchtalmoides* (DC.) Boiss. Биолог.ж.Армении, 1978, 31, 5, с.538-542.
- Назарова Э.А. Цитотаксономическое исследование рода *Scorzonera* L. Биолог.ж.Армении, 1980, 33, 5, с.545-551.
- Назарова Э.А. Кариологическое обоснование самостоятельности рода *Podospermum* DC. В кн.: Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988, с.41.
- Назарова Э.А. Род *Tragopogon* L. В кн.: Флора Армении, 9 (в печати).
- Поддубная-Арнольди В.А., Стешина Н.А., Сосновец А.А. Материалы к биологии цветения и размножения *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch.et Bosse. Бот.журн., 1934, 18, 4, с.338-366.
- Поддубная-Арнольди В.А., Стешина Н.А., Сосновец А.А. Der Charakter und die Ursachen der Sterilität bei *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch.et Bosse. Beih.Bot.Centralbl., 1935, 53, A, 309-339.
- Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука, 1986, 431 с.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Географическое распределение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта. Уч.зап.Пед.инст.им.Герцена, 1948, 66, с.195-216.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987, 439 с.
- Цвелев Н.Н. Род козлобородник (*Tragopogon* L., *Asteraceae*) в Европейской части СССР. Нов.сист.выш.раст., Л., 1985, 22, с.238-250.
- Boissier E. *Flora Orientalis*. Genesae et Basilee, 1875, 3.
- Brock R.D. In: *Chromosome atlas*. London, 1955.
- Chavdarov I.P., Georgiev G.N. Karyological study of *Tragopogon porrifolius* L. Докл.Болг.АН, 1973, 26, 7, p.957-960.
- D'Amato G.F., Capineri R., Marchi P. Analisi della fluorescenza da quinaquina nel complemento cromosomico di *Tragopogon* L.

- Annali di Botanica, 1975, 34, p.29-46.
- De Candolle A. Prodrromus systematis naturalis regi vegetabilis. Fortin, Masson, Paris, 1838, 7.
- Dvorak F., Trnka P., Dadakova B. Cytotaxonomic study of *Tragopogon* L. in Czechoslovakia. Folia geobot.phytotax., 1978, 13, p.305-330.
- Dvorak F. Study of chromosomes of Angiosperms. Scz.Fac.Sci.natur. UJEP brun.Biol., 1979, 9, 2, p.85-103.
- Flora Europaea. 1976, 4.
- Grant V. The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symp.Quant.Biol., 1958, 23, p.337-363.
- Grant V. The origin of adaptation. Columbia Univ.Press, N.Y., 1963.
- Hsu T.G., Pathak S., Chen T.R. The possibility of latent centromeres and a proposed nomenclature system for total chromosome and whole arm translocations. Cytogen.and cell Genet., 1975, 15, p.41-49.
- Ishikawa M. A list of the number of chromosomes. Bot.Mag.(Tokyo), 1916, 30, 360, p.404-448.
- Kuzmanov B., Edreva A., Kozuharov S., Simeonov S. Taxonomic studies on the Bulgarian species of *Tragopogon* L. Fragm.flor.et geobot., 1970, 4, p.453-474.
- Levan A., Fredga K., Sanderson A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 1964, 52, p.201-220.
- Nagl W., Ehrendorfer F. Chromosomengröße und DNS-Gehalt bei drei Anthemideen (Asteraceae-Anthemideae). Österr.Bot.Z., 1973, 121, S.165-169.
- Ownbey M. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon* L. Am.J.Bot., 1950, 37, 7, p.487-499.
- Ownbey M., McGollum G. The chromosomes of *Tragopogon*. Rhodora, 1954, 56, 661, p.7-21.
- Rechinger K.H. *Tragopogon* L. In: Flora Iranica, 1977, 122, p.83-120.
- Regel G. Beitrag zur Kenntnis einiger *Tragopogon* Arten. Scr.Horti Bot.Univ.Vytauti Magni Tom Kaunas, 1937.
- Regel G. Der Verbreitung einiger europaisch-asiatischer *Tragopogon* Arten. Berichte, 1955, 65.
- Singh, Dalbir, Kaul, Vijay. Cytological studies on Indian *Tragopogon* L. Current Sci., 1972, 41, 15, p.572-573.
- Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, N.Y., 1958.
- Stebbins G.L. Chromosomal evolution in higher plants. London, 1971, 216 p.

Tomb A.S. Lactuceae - systematic review. In: The biology and chemistry of Compositae, 1977, 2, p.1067-1079.

Winge O. Inheritance of species characters in Tragopogon. A cytogenetic investigation. Comp.rend.trav.lab.Carlsberg, 1938, 22, 9, p.155-193.

Karyotypic evolution in genus Tragopogon L.

E.A.Nazarova

The results of karyological study of 17 species of Tragopogon out of 7 sections growing in Southern Transcaucasia are offered. The study ascertained that there are two basic numbers $x = 6$ and $x = 12$ in Tragopogon genus. In the evolution of the genus interpopulation and inter-species hybridization acquires great importance. It has been proved that *T.buphtalmoides* ($2n=24$), *T.latifolius* ($2n=24$) and *T.tuberosus* ($2n=24$) species came into life by means of hybridization with subsequent polyploidization, i.e. they are natural amphydiploids.

The structural changes, hybridization and polyploidy in the evolution of the genus is discussed as well as the stages of convergence of Tragopogon, Geropogon and Scorzonera s.l. genera.

Է.Ա.ՆԱԶԱՐՈՎԱ

ԿԱՐԻՈՏԻՊԱՑԻՄ ԵՎՈԼՅՈՒՑԻԱՆ ԴՐԱԿՈԳՈՆ Լ. (Lactuceae-Asteraceae) ԳԵՂՈՒՄ

Աշխատանքում բերված է Tragopogon ցեղի յոթ սեկցիայի 17 տեսակների /Հարավային Անդրկովկասում աճող/ կարիոլոգիական ուսումնասիրության արդյունքները:

Հաստատված է, որ Tragopogon ցեղն ունի երկու հիմնական թիվ՝ $x = 6$ և $x = 12$: Եղի էվոլյուցիայում մեծ նշանակություն ունի միջպոպուլյացիոն և միջտեսակային հիբրիդիզացիան: Ապացուցված է, որ *T.buphtalmoides* ($2n=24$), *T.latifolius* ($2n=24$) և *T.tuberosus* ($2n=24$) տեսակները առաջացել են հիբրիդիզացիայի մասպարհով՝ պոլիպլոիդիզացիայի հաջորդմամբ, այսինքն հանդիսանում են բնական ամֆիդիպլոիդներ:

Քննարկվում է քրոմոսոմային կառուցվածքային վերակառուցումների, հիբրիդիզացիայի և պոլիպլոիդիզացիայի դերը ցեղի էվոլյուցիայում:

Դիտվում է Tragopogon, Geropogon, Scorzonera s.l. ցեղերի դիվերգենցիայի էտապները: