

А. И. ПОГОСЯН
 ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА
ALLIUM L. ИЗ СЕКЦИИ *ACANTHOPRASON* WENDELBO (*ALLIACEAE*)

Положение значительного числа видов рода *Allium* L. в общей системе до сих пор остается невыясненным, так как многие виды плохо определяются на сухом гербарном материале. Указанные для некоторых групп видов таксономические признаки почти не разграничивают виды и сильно изменчивы. Для изучения степени изменчивости некоторых неясных видов нами проводились специальные наблюдения в природных популяциях, что позволило проверить ценность старых и выявить новые более четкие морфологические признаки для разграничения полиморфных близкородственных групп видов.

Целью настоящего исследования является цитосистематическое изучение произрастающих в Южном Закавказье видов луков из секции *Acanthoprason* Wendelbo. Использование цитологических данных для уточнения видового ранга близкородственных полиморфных комплексов рода *Allium*. Изучение вариабельности хромосомных наборов и составление достоверных кариограмм для последующего сравнительно-кариологического анализа видов комплекса *A. akaka* Gmelin.

Материал и методика

Материалом для цитологических исследований (гербарий, луковицы, семена) послужили собранные мною и другими коллекторами сборы экспедиций 1979–1983 годов в Вединский, Азизбековский, Мегринский, Кафанский (Армения) и Нахичеванский, Ордубадский (НахАССР) районы. В работе приводятся номера цитологически исследованных образцов, которые хранятся в гербарии Института ботаники АН АрмССР (БРЕ).

Хромосомы изучались в меристеме кончиков корней, которые обрабатывались по 2 часа в 0,2% растворе колхицина и 0,002 М раствора 8-оксихинолина. Фиксация по Батталия (5:1:1). Окраска хромосом по Фельгену. Раздавливание корней в 45% уксусной кислоте. Препараты заключались в бальзам после проводки через бутиловый спирт ксилол.

Классы хромосом приняты в соответствии с предложенными Н.Д. Ага-
овой и В.Г. Грифом (I) уточнениями: метацентрические хромосомы с
энтомерным индексом - $I^C=50,0-37,5$, субметацентрические - $I^C =$
 $37,4-25,0$, субacroцентрические - $I^C= 24,9-12,5$, аacroцентрические -
 $I^C=12,4-0$.

Результаты и обсуждение

Согласно современной классификации рода *Allium* L., по Wendel-
bo (45-47), секция *Acanthoprason* Wendelbo объединяет около 13
видов луков, большая часть которых произрастает в Иране. По дан-
ым Wendelbo (46), эта секция охватывает виды, которые характе-
ризуются следующими признаками: короткой, толстой цветочной стрел-
ой, довольно широкими листьями, густыми соцветиями с цветоножка-
ми б.м. равными по длине, звездчатым вплоть до ширококолокольчатого
околоцветником, листочки которого у основания немного сросшие-
ся, средней жилкой, которая по мере отцветания утолщается, твер-
деет и становится острой б.м. жесткой, закрученной. Типовым для
секции является *A. akaka* Gmelin.

Ранее виды секции *Acanthoprason* рассматривались разными ис-
следователями рода *Allium* в пределах секций *Mollium* G.Don. f.ex
Koch или *Melanocrommyum* Webb. et Berth.

В последнее время Р.В. Камелин (II) вновь рассматривает секцию
Acanthoprason в рамках секции *Melanocrommyum*. Как отмечает Wen-
delbo (45,46), виды секции *Acanthoprason* довольно широко пред-
ставлены в горах Курдистана, Загросса, Эльбурса, Копет-дага. На
Кавказе, в Южном Закавказье встречаются только три вида из этой
секции: *A. akaka* Gmelin, *A. derderianum* Regel, *A. materculae* Bordz.
Остальные 10 видов в основном являются эндемичными для флоры Ира-
на. Вышеуказанные виды по особенностям строения соцветия группи-
руются в комплекс близкородственных видов, произрастающих в Южном
Закавказье, Восточной Турции, Северо-Западном Иране и Северном
Ираке (45-47).

Кавказские представители секции *Acanthoprason* в основном при-
урочены к сухим, каменисто-щебнистым или, реже, песчаным осыпям
горных склонов среднего и верхнего горных поясов.

Характерным для некоторых участков фриганоидной растительности
Агартской котловины является *A. akaka*. Этот вид весьма декорати-
вен, он прекрасно развивается на сильно обедненных почвах сухих
склонов горных хребтов Еранос, Ерасх (Боз-Бурун), Илкасар (Илан-
сар), а также на осыпных южных склонах Урцкого хребта. Далее этот
вид встречается в узких сухих ущельях Вайка (ущелье Джандамдара)
на пестроцветях в Мегринском районе (Агарак). На рис. 2 представ-
лена карта распространения *A. akaka* в Армении. За пределами Южного

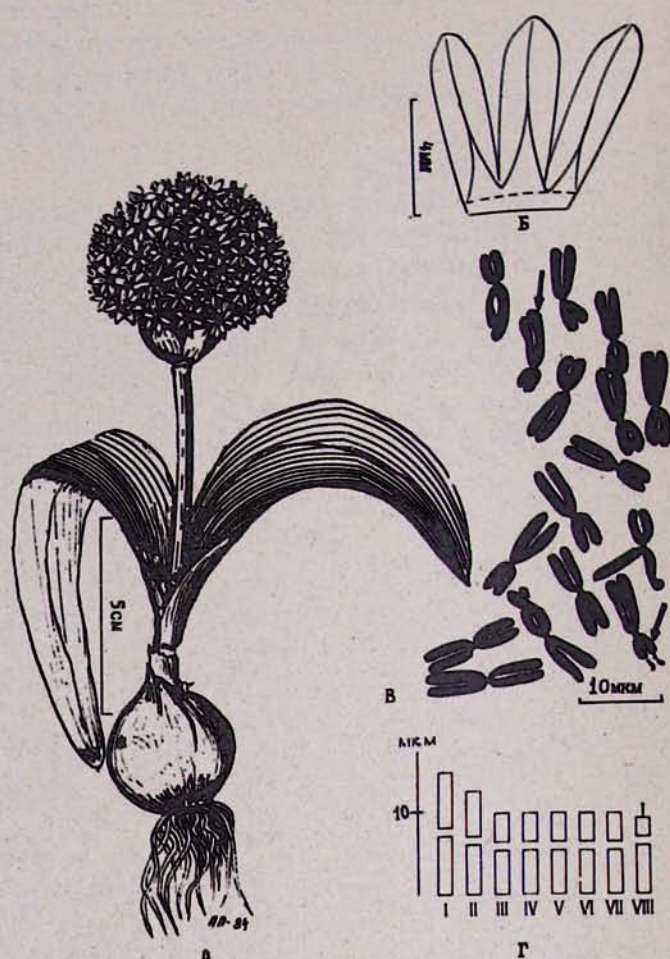


Рис. I. *A. akaka* Smelin. А - экземпляр из асинской популяции (Армения); Б - листочки околоцветника; В - хромосомный набор (стрелками указана спутничная пара гетероморфных хромосом); Г - карิโอграмма.

Закавказья *A. akaka* встречается в Восточной Турции, Северо-Западном Иране, Северном Ираке. Высотная амплитуда зоны произрастания этого вида колеблется в пределах 1300–2000 м над ур.м. Основные отличительные признаки этого вида приведены в табл. I.

Не менее декоративным видом является близкий к *A. akaka*, второй представитель секции *Acanthoprasop* - *A. derderianum*. Этот вид хорошо отличается от *A. akaka* грязно-беловато-розовыми с пурпурно-фиолетовой жилкой листочками околоцветника, несколько искривленно

Признаки		<i>A. akaka</i>	<i>A. derderianum</i>	<i>A. materculae</i>
I		2	3	4
85	Луковица	Шаровидная, 1,5-2,5 см шир., чешуи тонко-кожистые, черные	Шаровидная, 1-2 см шир., чешуи тонко-кожистые, пепельно-серые	Шаровидная, 1-3 см шир., чешуи тонко-кожистые, черные или пепельно-серые
	Стрелка	Толстая, 5-15 см выс.	Более тонкая, слегка изогнутая, 4-15 см выс.	Толстоватая, 8-21 см выс. иногда до 25 см.
	Листья	В числе 1-2, плоские, 2-6 см шир., превышающие стрелку	В числе 2, плоские, 1,5-4 см шир., длиннее стрелки	В числе 1-4, плоские, 1-2 см шир., с сосочками, по краю шероховатые, иногда не превышающие стрелку
	Чехол	1,5-2 см дл., 3-4 лопастной, остающийся	1,5 см дл., 2 лопастной, остающийся	1,5 см дл., 3-4 лопастной, остающийся
	Зонтик	Густой, многоцветковый, шаровидный или полушаровидный	Густой, многоцветковый, шаровидный или полушаровидный	Густой, многоцветковый, широкоовато-полушаровидный
	Цветоножки	Б.м. равные, 1-2 см дл.	Б.м. равные, 1-2 см дл.	Б.м. неравные, 2-3 см дл.

I	2	3	4
Околоцветник	Длинноколокольчатый бледно-розовый или розово-пурпурный, средняя жилка более насыщенного цвета, листочки околоцветника линейные, у вершины слегка округлые, при отцветании вверх торчащие, жесткие, закрученные, 6,5-8,5 мм дл.	Ширококолокольчатый грязновато-белый или беловато-розовый, жилка пурпурно-фиолетовая, листочки околоцветника узкоэллиптические у вершины острые, после цветения вверх торчащие, жесткие, в верхней части слегка отогнутые, 8-11 мм дл.	Колокольчатый, сиреневый с пурпурной жилкой, листочки околоцветника линейные, у вершины островатые, после цветения прямостоячие, жесткие, колечки, 7-9 мм дл.
Тычинки	Немного длиннее или равны половине листочков околоцветника, при основании треугольно-шиловидные	На половину короче листочков околоцветника, треугольно-шиловидные	Равны или чуть короче половины листочков околоцветника, треугольно-шиловидные
Пыльники	До 1,2 мм дл., желтые	До 1 мм дл., пурпурно-фиолетовые	До 1,2 мм дл.
Столбик	Не выступающий за пыльники	Не выступающий за пыльники	Нитевидный, не выступающий за пыльники
Коробочка	4-5 мм, грушевидная	4-5 мм дл., широкоовато-грушевидная	3-4 мм дл., более округло-грушевидная

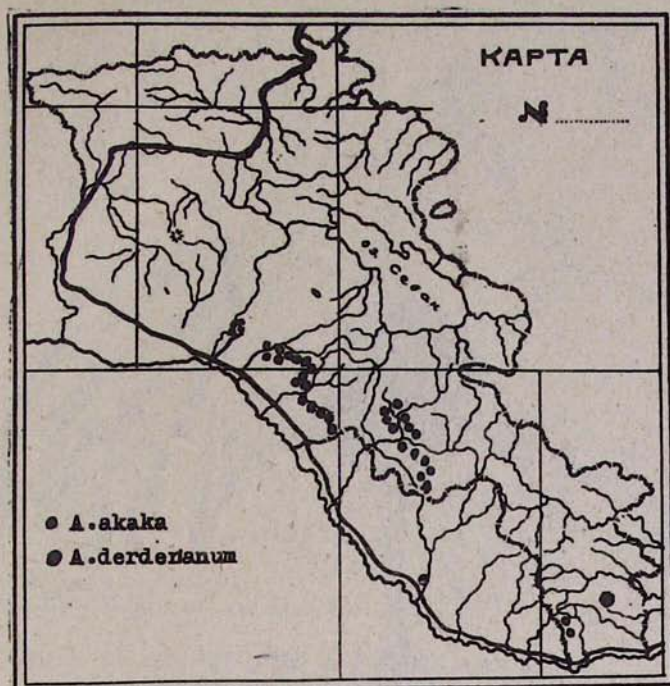


Рис.2. Распространение *A. akaka* и *A. derderianum* в Армении

короченной цветочной стрелкой, вследствие чего соцветие часто находится на уровне почвы, более узкими (до 1,5 см) улиткообразно свернутыми листьями, пурпурно-фиолетовыми пыльниками, продолговато-грушевидной завязью, широкоовато-грушевидной коробочкой. Основные отличительные признаки этого вида приведены в табл. I и на рис. 3.

A. derderianum описан Регелем из Северного Ирана. Позднее И.И. Введенский (6:259) в примечаниях к этому виду указывал: "приводится для Южного Закавказья, откуда я не видел экземпляров", не ссылаясь на конкретных авторов. Вероятно, одним из них был А.А. Гроссгейм (9), который действительно приводил этот вид в первом издании "Флоры Кавказа", но во втором издании исключил его из состава кавказской флоры указав, что "*A. derderianum* приводился erroneously на основании ошибочного определения *A. woronowii*" (6:268).

В более поздней работе, посвященной таксономии луков Ирана, Р. Wendelbo (47) считает *A. derderianum* эндемиком Северного Ирана, где популяции этого вида приурочены к северным макросклонам

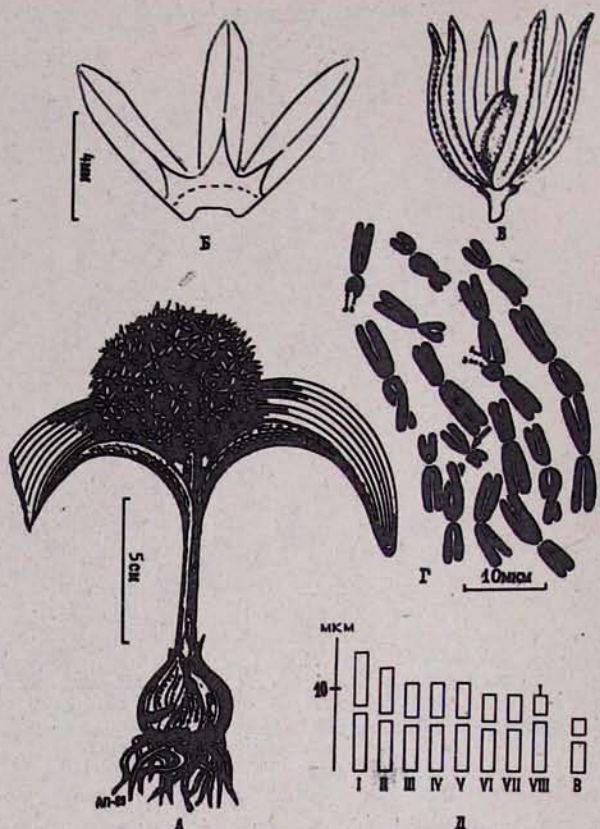


Рис.3. *A. derderianum* Regel. А - экземпляр из хуступской популяции; Б - листочки околоцветника; В - коробочка; Г - хромосомный набор (стрелкой указана В-хромосома); Д - кариограмма.

центрального Эльбурса (Чалуз, Коджур, Фируз-кух, Кандеван и др.). Изучение хранящихся в гербарии Института ботаники АН АрмССР (его материалов показало, что *A. derderianum* произрастает также в Нах АССР (Малый и Большой Соух, г.Балга, юго-западные склоны Зангезурского хребта, верховья р.Алинджа, горный массив Капуджух, г. Карадаш и др.). На рис.4 представлена карта общего распространения *A. derderianum*. Недавно на территории Армении Э.Ц.Габриелян (8) в Зангезурском флористическом районе (вершина г.Хуступ, 3204 м над ур.м.) впервые для Армении была обнаружена единственная популяция *A. derderianum* (рис.3).

Э.Ц.Габриелян (8:135) приводит *A. derderianum* как новый для

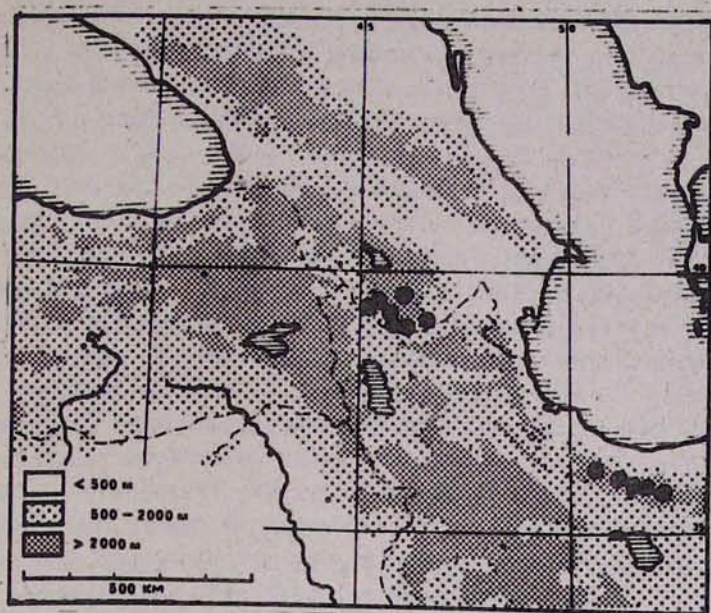


Рис.4. Общее распространение *A. derderianum* Regel

оры Армении, низводя близкий к нему *A. woronowii* Misch. в сино-
 мы этого вида и указывая: "Нами собран в Кафанском районе, вер-
 на г.Хуступ, южный макросклон со стороны Шинкерта, 5.УП.1979,
 Габриелян, ERE II5959". Однако необходимо отметить, что между
woronowii Misch. и *A. derderianum* имеются существенные разли-
 я: у *A. woronowii* "околоцветник ярко-розовый, 4-4 мм длиной,
 Гсточки его линейно-продолговатые, с зеленой полоской посередине
 Линки" (9:139), тогда как у *A. derderianum* "околоцветник ширококо-
 кольчатый, грязновато-белый, 8 мм длиной, листочки узкоэллипти-
 ские, продолговатые, островатые" (47:72). Автором данной статьи,
 торый также являлся участником экспедиции 1979 года на г.Хуступ,
 ло проведено подробное описание этой интересной, самой северной
 популяции *A. derderianum* и собран материал для цитологических ис-
 следований. Ниже приводим описание хуступской популяции. Данная
 популяция занимает площадь около 30 м², состоит из 70-80 разновоз-
 растных особей, растущих рассеянно по каменисто-щебнистой осипи,
 которая расположена на южном склоне вулканического вершинного ко-
 пса, покрытого мощным слоем базальтовых лав. Плотность популяции
 около 3-4 особей на 1 м². Количество цветущих особей составляло
 около 75%. Популяция отличалась небольшими, выравненными по обще-

му облику растениями высотой 9–10 см, более крупные широколиственные формы с мощным соцветием, которые характерны для более южных популяций, здесь отсутствовали. Основной аспект растительности этой щебнисто-каменистой осипи составляли злаки и виды родов *Astragalus* L., *Androsace* L., *Cerastium* L., *Gentiana* L., *Gagea* Salisb.

Во время одной из последующих экспедиций 1982 года в НахАССР Э.Габриэлян и мною, независимо друг от друга, были обнаружены еще две новые популяции *A. derderianum*: АзССР, Ордубадский район, Капуджухский горный массив, выше с.Насирваз, отроги г.Капуджух, 2000–2500 м над ур.м., 5.VI.1982. Э.Габриэлян, КНГ II8756; АзССР, Ордубадский район, Капуджухский горный массив, выше с.Насирваз (Месропаван), подножие г.Карадаш, 5.VI.1982. А.Погосян, КНГ II8901. Ниже приводим описание обнаруженной нами популяции *A. derderianum*. Данная популяция занимала небольшую площадь, около 2,5–3 м² и состояла из 23–25 разновозрастных особей, образующих небольшую, довольно плотную куртину на песчаной осипи юго-западного склона г.Карадаш, в 100 м выше по склону располагался небольшой снежник. В популяции наряду с небольшими растениями высотой 9–10 см встречались особи высотой 14–17 см выделявшиеся более мощным соцветием и значительно более широкими листьями. Плотность популяции около 10 растений на 1 м². Количество цветущих особей около 70%. Здесь же на песчаной осипи произрастали: *Muscari caucasicum* Baker, *Fritillaria kurdica* Boiss.et Noé, рядом по более влажным местам *Colchicum szovitsii* Fisch.et C.A.Mey., *Ornithogalum magnum* Krasch.et Schischk.

Таким образом, для *A. derderianum* в настоящее время известно около 6 популяций из НахАССР и одна популяция из Армении. Изученные популяции различаются сроками цветения, высотной амплитудой, некоторыми габитуальными признаками. Изучение природных популяций и гербарного материала по *A. derderianum* привело нас к заключению, что этот вид имеет две несколько различающиеся по окраске околоцветника формы. В природных популяциях и в гербарии встречались как экземпляры с листочками околоцветника беловатого цвета с менее интенсивно выраженной фиолетовой жилкой, так и имеющие листочки околоцветника с более розовым фоном и гораздо интенсивнее окрашенной пурпурно-фиолетовой жилкой.

Таким образом, единственная на территории Армении популяция *A. derderianum* расположена в верхнем горном поясе (вершина г.Хуступ, 3204 м над ур.м.), тогда как в НахАССР этот вид был приурочен к более низким высотам 2400–2700 м над ур.м. В Северном Иране, на северных макросклонах г.Зльбурс по данным Wendelbo (47) *A. derderianum* произрастает на высоте от 2200 до 3400 м над ур.м.

таким образом, высотная амплитуда зоны произрастания этого вида колеблется в пределах от 2100 до 3400 м над ур.м. На рис.4 представлена карта общего распространения *A.derderianum*. Необходимо отметить, что *A.derderianum* приурочен к значительно большим высотам, чем *A.akaka*, *A.materculae*.

В 1915 году Е.И.Бордзильовский описывает из Южного Закавказья (НахАССР, окр.Нахичевани, близ солерудника) один из самых интересных видов секции *Acanthoprason* - *A.materculae* Bordz. Типового экземпляра, который находится в гербарии Ботанического института АН УССР (KV), мы не видели, однако Бордзильовский (3) в своей работе дает очень подробное описание этого вида, по которому можно сделать некоторые выводы. *A.materculae* признается большинством исследователей рода *Allium* (6,9,10,47), в то время как А.Л.Тахтаджян и А.А.Федоров (17) отождествляют этот вид с *A.akaka*. По данным Wendelbo (47), этот вид довольно часто встречается в Иране (окр.с.Сейд Гаджин, Ликван, Мовдар, Ком). *A.materculae* отличается от *A.akaka*, *A.derderianum* следующими признаками: более узкими, по краю шероховатыми, сизо-зелеными листьями, ширококолошатыми соцветиями, б.м. неравномерными цветоножками, колокольчатым, сиреневого цвета околоцветником, листочки которого у вершины слегка округлые. Более детально основные диагностические признаки этого вида приведены в табл.1. В НахАССР этот вид встречается довольно редко и приурочен к сухим, часто засоленным местам (окр.Нахичевани, солерудник) или к сухим песчаным осыпям южных склонов гор (окр.с.Билав), на высоте 900-1200 м над ур.м. В Иране, по данным Wendelbo (47), популяции этого вида приурочены к несколько большим высотам (окр.с.Ком - 1600 м над ур.м.). Таким образом, высотная амплитуда зоны произрастания этого вида колеблется, вероятно, в пределах около 900-1600 м над ур.м. На рис.6 представлена карта общего распространения *A.materculae*.

Ниже приводятся результаты изучения хромосомных наборов видов секции *Acanthoprason*, произрастающих в Южном Закавказье.

Соматическое число хромосом *A.akaka* уже сообщалось нами в ранее опубликованных работах по роду *Allium* (14,15). Весь исследованный нами материал в диплоидном хромосомном наборе имел 16 хромосом. Л.И.Вахтина (4) для *A.akaka* приводит полиплоидное ($2n=32$) число хромосом. Массовое определение хромосомных чисел из различных пунктов Абовянского, Арташатского, Араратского, Ехегнадзорского районов не обнаружило полиплоидной расы этого вида. По-видимому виды секции *Acanthoprason* эволюционируют на диплоидном уровне (18).

Изученные образцы: АрмССР, Араратский район,

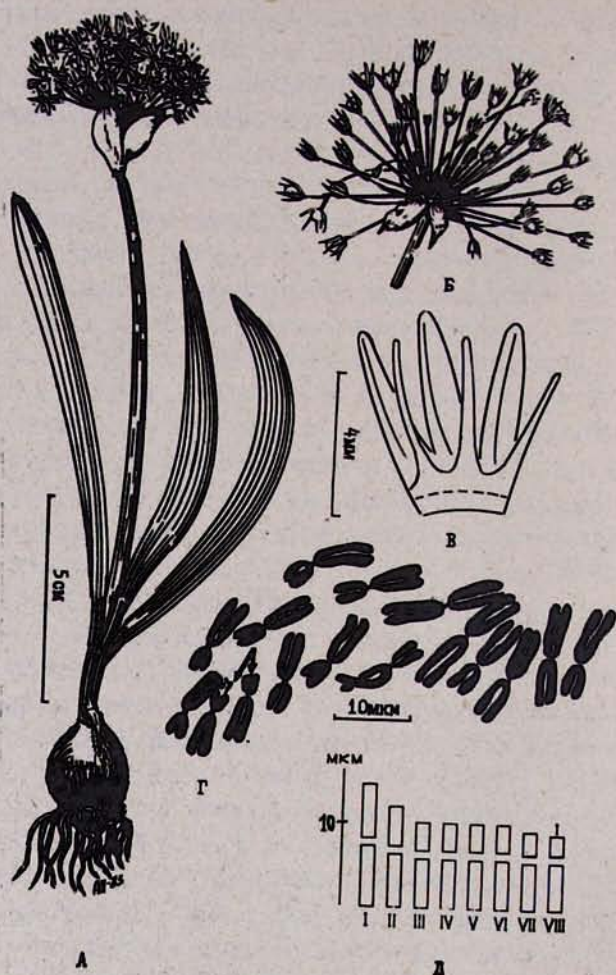


Рис.5. *A. materculae* Bordz. А - экземпляр нахичеванской популяции (НахАССР); Б - листочки околоцветника; В - соцветие в плодах; Г - хромосомный набор (стрелками указана слутничная пара гетероморфных хромосом); Д - кариограмма.

юго-восточные отроги Урцкого хребта, южный макросклон, против с. Ерасх, 1.УП.1978. И.Аревшатян, ЕРЕ II3978; Абовянский район, окр. монастыря Аменапркич, зубчатый сухой склон, 4.УІ.1972. К.Таманян, ЕРЕ I06888; Араратский район, с.Кярки х Советашен, справа от дороги, ущелье Джандамдара. 19.УІ.1977. Г.Торосян, ЕРЕ II3518; Араратский район, отроги Урцкого хребта, развалины с.Асни, юго-восточные склоны г.Гомакл. 20.ІУ.1979. А.Погосян, ЕРЕ II4006.

Общая характеристика исследованных нами хромосомных наборов

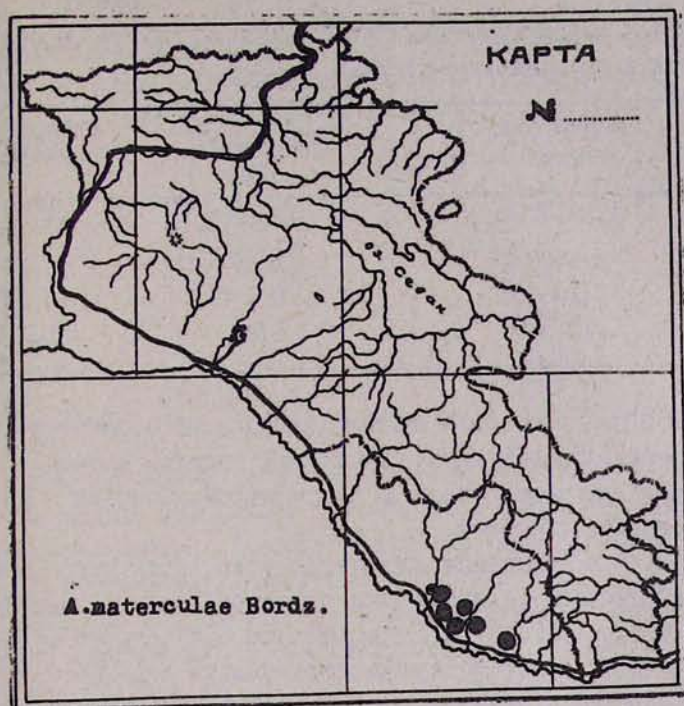


Рис.6. Распространение *A. materculae* Bordz.

A. akaka и результаты морфометрического анализа основных хромосомных параметров этого вида представлены в табл.2 и на рис.1,д. Ниже приводится описание кариотипа *A. akaka*. В хромосомном наборе этого вида имеются семь (I-VII) пар симметричных (разной степени симметричности) хромосом и одна пара асимметричных хромосом. Пара метацентрическая, самая длинная в наборе, II пара метацентрическая, значительно более короткая, остальные пять (III-VII) пары хромосом являются менее симметричными (по сравнению с I и II парами) метацентриками. Изучение этой группы метацентриков показало, что различия внутри группы хромосом настолько незначительны, что среди них невозможно выделить отдельные гомологичные хромосомные группы. Данную группу по-видимому более обоснованно рассматривать как отдельную ассоциацию гомеоморфных метацентриков без выделения отдельных гомологичных пар. В табл.2 приводятся средние морфометрические параметры для всей группы. Указанный на кариограмме (рис.1,д) порядок расположения хромосом в этой группе в значительной мере условен. Далее хорошо выделяется последняя (VIII) пара субметацентрических (см.табл.2,рис.1,д) хромосом. Это наиболее

Таблица 2

Сравнительная характеристика соматических хромосом (в пересчете на гаплоидный набор) *A. akaka*

Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосомы, мкм	Центромерный индекс, I_c
I	6,53-7,30	13,83	47,21
II	5,29-6,37	11,66	45,36
III-УП	4,06-6,01	10,07	40,37
УШ	2,70-5,91	8,61	31,35

асимметричная пара хромосом в наборе. Необходимо отметить, что в большинстве исследованных нами хромосомных наборов эта пара субметацентрических хромосом отличалась отсутствием спутника на одной из гомологичных хромосом.

Таким образом, в кариотипе достоверно идентифицируются две (I и II) пары метацентриков, разной относительной длины и центромерного индекса и одна (УШ) пара в большинстве случаев гетероморфных субметацентриков обычно с точечным спутником на коротком плече одной из хромосом. Соотношение числа метацентрических и субметацентрических хромосом у *A. akaka* составляет 7:1, этот вид имеет достаточно хорошо выраженный симметричный кариотип.

Соматическое хромосомное число *A. derderianum* было впервые установлено нами (15,16). В 13 исследованных образцах *A. derderianum* было зарегистрировано одно и то же соматическое хромосомное число $2n = 16$, за исключением двух образцов из той же хуступской популяции, в хромосомном наборе которых обнаружено по одной В-хромосоме.

Общая характеристика исследованных нами хромосомных наборов *A. derderianum* и результаты морфометрического анализа основных морфологических параметров хромосом этого вида представлены в табл.3 и на карิโอграмме рис.2,д.

В хромосомном наборе *A. derderianum* имеются семь (I-УП) пар симметричных (разной степени симметричности) хромосом и одна (УШ) пара асимметричных. I - пара метацентрическая, наиболее длинная в наборе, II - пара метацентрическая, значительно более короткая, остальные пять (III-УП) пар являются менее симметрическими (по сравнению с I и II парами) метацентриками. Изучение этой группы метацентриков показало, что ее можно разделить на две ассоциации, в первую входят три (III-V) пары хромосом, во вторую две (VI-УП), последние наименее симметричны в наборе. Вышеуказанные пять (III-V

Таблица 3

Сравнительная характеристика соматических хромосом (в пересчете на гаплоидный набор) *A. derderianum*

Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосом, мкм	Центромерный индекс, I^C
I	7,24-7,83	15,07	48,04
II	6,34-7,00	13,34	47,52
III-У	4,83-6,87	11,70	41,28
IV-VII	3,86-5,95	9,81	39,34
VIII	2,93-6,32	9,25	31,67
IX-X	1,73-4,20	5,93	29,17

и VI-VII) пар хромосом наиболее целесообразно рассматривать как две отдельные ассоциации гомеоморфных метацентриков, разной степени симметрии и длины без выделения индивидуальных гомологичных пар. Указанный на кариограмме (рис. 5, д) порядок расположения хромосомных пар по длине, внутри каждой из выделенных нами гомеоморфных ассоциаций, в значительной мере условен, так как может меняться за счет разной степени спирализации. В табл. 3 приводятся средние параметры для каждой из выделенных нами групп хромосом. Наконец, совершенно четко выделяются последняя (VIII) пара спутничных субметацентрических хромосом (см. табл. 3, рис. 5, г, д). Это, как правило, самые асимметричные хромосомы в наборе, с маленьким, точечным спутником, прикрепленным к короткому плечу.

Таким образом, в кариотипе *A. derderianum* достоверно идентифицированы две (I, II) пары метацентрических гомологов разной относительной длины но близкого центромерного индекса и одна (VIII) пара асимметричных спутничных метацентриков. Отношение числа метацентрических и субметацентрических хромосом составляет 7:1, следовательно *A. derderianum* имеет почти симметричный кариотип.

В настоящее время известно более 720 видов цветковых растений с В-хромосомами (13). Для семейства Alliaceae зарегистрировано более 27 видов с добавочными хромосомами (13, 15, 19-23, 26-29, 32, 35, 37, 38, 42-44). Большинство авторов (ХЧПР*, 18, 25-29, 32) указывают на факт выявления добавочных хромосом у отдельных видов рода *Allium* в работах по определению хромосомных чисел луков. Не-

* В список литературы включены работы, не вошедшие в справочник "Хромосомные числа цветковых растений" (1969), в остальных случаях ссылка на эту книгу дается в сокращении: (ХЧПР, 18).

которыми авторами изучались вопросы распределения, поведения, механизмов аккумуляции, фенотипического эффекта, происхождения, влияния и роли В-хромосомных систем в популяциях видов рода (27-29, 35, 43, 44). В последнее время появился ряд работ по изучению полиморфизма В-хромосом при помощи методов дифференциального окрашивания (39-41). О выявлении В-хромосом у трех видов рода *Allium* с территории Армянской ССР: *A. derderianum* Regel - $2n = 16+1B$, *A. fominianum* Misch.- $2n = 16 + 2B$, *A. cardiostemon* Fisch. et C.A. Mey. - $2n = 16+1B$ нами сообщалось в ранее опубликованной работе (15).

Установление морфологического типа В-хромосом обычно сопряжено с некоторыми трудностями, так как В-хромосомы цветковых растений, как правило, значительно меньше хромосом нормального набора, вследствие чего у большинства мелкохромосомных видов установление основных морфометрических параметров В-хромосом связано с трудностями измерения. Многие исследователи обычно не приводят морфологический тип В-хромосом, ограничиваясь указанием их средней длины (без длины каждого из плеч), или сравнивают длину В-хромосомы с длиной какой-либо, наиболее достоверно идентифицируемой парой хромосомных гомологов из нормального набора. S. Bougourd, I. Parcer (27) при описании кариотипа *A. schoenoprasum* L., с двумя В-хромосомами указывают, что размер длинной В-хромосомы составляет 27%, а короткой 22% от длинного плеча пары спутничных гомологов. Необходимо отметить, что такое произвольное сравнение не дает полного представления о длине В-хромосом у этого вида и тем более не характеризует их морфологический тип, что лишает других исследователей рода проводить достоверный сравнительно-кариологический анализ этой категории хромосом. Между тем В-хромосомы у большинства видов рода *Allium* достаточно длинные и получение достоверных данных о величине и степени асимметрии добавочных хромосом, что необходимо для отнесения их к какому-либо определенному морфологическому типу, вполне возможно.

Характеристика основных морфометрических параметров В-хромосомы *A. derderianum* представлена в табл. 3, рис. 5, г, д. В-хромосома этого вида субметацентрического морфологического типа.

О роли В-хромосом в эволюционном процессе высших растений высказываются самые противоречивые суждения. К сожалению, у нас нет возможности подробнее остановиться на разборе некоторых существующих положений. Отметим только точку зрения C. Darlington (33, 34), который высказал мысль о конструктивной роли В-хромосом, усиливающих диапазон генетической изменчивости в популяциях, а следовательно, и степень адаптивности вида. Автор, отмечая адаптив-

роль В-хромосомной системы, указывает на высокую частоту встречаемости В-хромосом в популяциях, занимающих края ареалов видов, или экологически стлечающиеся пограничные территории. Исследованная нами популяция *A. derderianum*, как уже указывалось, обнаружена на вершине г. Хуступ, эта область как часть пограничной зоо- и флористико-географическом отношении сомхето-карабахской провинции (6), замечательна многими редкими (7) видами, находящимися на границах своих ареалов: северной для армено-иранских (*A. derderianum*), южной для кавказских и аркто-альпийских и восточной для южнокавказских элементов. Изучение общего ареала *A. derderianum* показало, что хуступская популяция является самым северным краем ареала этого вида после резкой дизъюнкции, и возможность какого-либо обмена генами с другими популяциями практически сведена к нулю. Не исключено, что именно в подобной природной ситуации могла действовать В-хромосомная система, как один из активных факторов адаптации.

В-хромосомы *A. derderianum* гетерохроматичны и значительно меньше, чем самые мелкие хромосомы в наборе. Изучение растений этого вида с обычным кариотипом и экземпляра с В-хромосомой не обнаружило сколько-нибудь существенных морфологических различий, однако предположительные наблюдения показывают, что растение с В-хромосомой имеет значительно меньшее количество семян, чем экземпляры с обычным кариотипом.

Обзор основных работ по хромосомным числам видов рода показывает, что В-хромосомы более характерны для диплоидных и в меньшей степени для полиплоидных кариотипов и отдельные географические расы часто разнятся по числу В-хромосом (27-29, 35-43). Появление В-хромосом у различных географических рас видов рода, возможно, также является важным аспектом внутривидовой дифференциации.

Соматическое число хромосом *A. matersulae* уже сообщалось нами в недавно опубликованной работе, $2n = 16$ (15). Ранее это же число $n = 16$ приводилось А.Г. Арапьяном и Ц.Р. Тонян (2).

Изученные образцы: НахАССР, Нахичеванский район, окр. г. Нахичевани, вблизи солерудника, на гипсоносных склонах. 12.IV.1978. Э. Габриелян, КНХ II2762.

Общая характеристика изученных нами хромосомных наборов *A. matersulae* и результаты морфометрического анализа их основных параметров хромосом представлены в табл. 4 и на кариограмме рис. 5, г. д. Ниже приводим описание хромосомных наборов *A. matersulae*. В кариотипе этого вида имеются шесть (I-VI) пар симметричных (разной степени симметричности) хромосом и две пары асимметричных хромосом. I — пара метацентрическая, наиболее длинная в наборе, II —

Таблица 4

Сравнительная характеристика соматических хромосом (в пересчете на гаплоидный набор) *A. maderculae*

Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосомы, мкм	Центромерный индекс, I_c
I	7,00-7,93	14,93	46,88
II	5,75-7,01	12,76	45,06
III-UI	4,13-6,21	10,34	39,94
UII	3,00-6,03	9,03	33,22
UIII	2,82-6,03	8,84	31,78

пара метацентрическая, значительно более короткая, остальные четыре пары (III-UI) являются менее симметричными (по сравнению с I, II парой) метацентриками. Морфометрический анализ этой группы (III-UI) показал, что различия среди них настолько незначительны, что на основании полученных данных невозможно выделить отдельные гомологичные хромосомные пары. Следовательно, эту группу правильнее рассматривать как отдельную ассоциацию гомеоморфных хромосом. Порядок расположения хромосомных пар на кардиограмме по длине для выделенной нами гомеоморфной группы условен, он может меняться за счет разной степени спирализации. В табл. 4 нами приводятся средние параметры для всей группы в целом. Совершенно четко в хромосомном наборе *A. maderculae* выделяется субметацентрическая (UII) пара, она значительно меньше хромосом вышеуказанной группы гомеоморфных метацентриков и по своим основным морфометрическим параметрам приближается к последней (UIII) паре спутничных гетероморфных субметацентриков (табл. 4, рис. 5, г, д). Восьмая пара - самая асимметричная в наборе. В большинстве случаев на изученных нами метафазах эта пара отличалась гетероморфностью, отсутствием спутника на одной из хромосом. Подобные случаи гетероморфности по спутничным хромосомам нами уже указывались для хромосомных наборов *A. akaka*.

Таким образом, в кариотипе *A. maderculae* достоверно идентифицируются две (I и II) пары метацентриков разной длины и близкого центромерного индекса и две (UII и UIII) пары значительно более асимметричных субметацентриков, одна из которых спутничная. Соотношение числа метацентрических и субметацентрических хромосом у *A. maderculae* составляет 6:2, кариотип этого вида более асимметричный, чем у *A. akaka* и *A. derderianum*, у последних он имеет иное соотношение - 7:1.

Приведенные выше данные морфометрического анализа основных параметров хромосом исследованных нами трех кавказских видов луков из секции *Acanthoprason* - *A. akaka*, *A. derderianum*, *A. materculae* - свидетельствуют о значительном кариотипическом сходстве этих видов. Как видно из приведенных табл. 2, 3, 4, различия кариотипов этих видов по длине относительно невелики. Наибольшую длину хромосом имеет *A. derderianum* (средняя длина хромосом II, 5 мкм), немного меньшую среднюю длину имеют *A. materculae* (10, 9 мкм) и *A. akaka* (10, 5 мкм). Не наблюдается существенных различий у исследованных видов между самой длинной и самой короткой парой хромосом у одного и того же хромосомного набора. У всех трех видов секции *Acanthoprason* - *A. akaka*, *A. derderianum*, *A. materculae* - самая длинная (I) метацентрическая пара хромосом больше самой короткой субметацентрической спутничной (VIII) пары в 1,6 раза. Сравнивая кариотипы исследованных видов, можно отметить их сходство не только по числу (у всех трех видов $2n=16$), но и по морфологии хромосом. У всех изученных видов секции *Acanthoprason*, как правило, хорошо выделяются две (I и II) пары метацентриков с высокими центромерными индексами, близкими к индексу так называемых истинно метацентрических ($I^c=50$) хромосом, причем I - пара метацентриков всегда длиннее II пары метацентриков. У всех исследованных видов секции, как правило, выделяется одна пара спутничных субметацентриков, однако следует отметить, что у *A. akaka* и *A. materculae* наблюдалась гетероморфность по спутничной паре хромосом, тогда как у *A. derderianum* во всех исследованных хромосомных наборах хуступской популяции всегда были видны спутники на обеих спутничных хромосомах. Гетероморфность по спутничным хромосомам у некоторых видов луков уже не раз отмечалась разными исследователями рода (5, 22, 24, 30, 31). Недавно подобный случай гетероморфности спутничных хромосом был описан Л. И. Вахтиной (5) для хромосомных наборов *A. grande* Lipaky.

Полиморфизм и гетероморфность спутничных хромосом луков обычно объясняется повышенной чувствительностью ядрышковых хромосом к спонтанному мутированию (24, 30).

Сравнительно-кариологическое изучение трех близкородственных видов: *A. akaka*, *A. derderianum*, *A. materculae* показало, что основное несходство между этими видами отмечается в трудноразличимой, многочисленной группе (III-VII пары) метацентрических хромосом с более низким центромерным индексом (см. табл. 2, 3, 4, рис. 7). Из-за близких, часто сильно перекрывающихся основных хромосомных параметров хромосомы этой группы невозможно выделить в отдельные гомологичные пары, их по-видимому целесообразнее рассматривать как

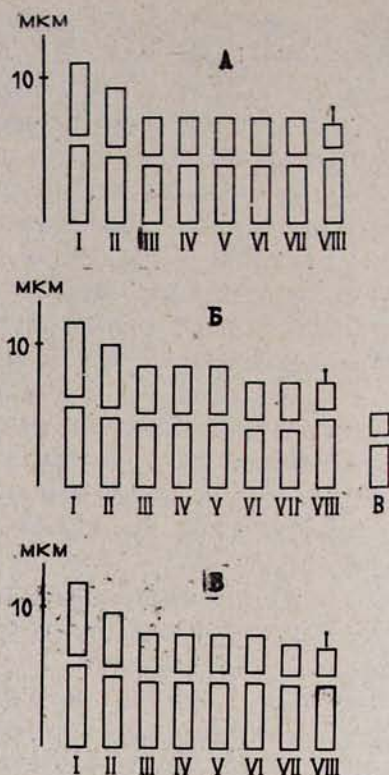


Рис.7. Карнограммы видов секции *Acanthoprason* Wendelbo
1 - *A. akaka*, 2 - *A. derderianum*, 3 - *A. materculae*

отдельную группу гомеоморфных метацентриков, без выделения гомологичных пар хромосом. Анализ результатов морфометрического исследования хромосомных наборов видов секции *Acanthoprason* по вышеуказанной группе гомеоморфных метацентриков показал, что у *A. akaka* все хромосомы этой группы имеют близкие параметры, тогда как у *A. derderianum* хромосомы этой группы метацентриков распадаются на две более мелкие подгруппы с разными центромерными индексами и относительной длиной (табл.2,3). В хромосомных наборах *A. materculae* данная группа почти также однообразна, как у *A. akaka*, но из этой группы хорошо выделяется еще одна (VII) пара субметацентрических хромосом, по своим параметрам близкая к субметацентрической (VIII) паре этого вида. Таким образом *A. materculae* отличается от *A. akaka* и *A. derderianum* не только размерами, но и числом субметацентрических (VII и VIII) хромосом. Если у *A. akaka* и *A.*

derderianum в кариотипе соотношение метацентрических и субметацентрических хромосом составляет 7:1, то у *A. matersculae* оно соответственно равно 6:2. *A. matersculae* имеет более дифференцированный кариотип, чем остальные исследованные нами виды секции *Acanthoprason*.

Значительный внутривидовой кариотипический полиморфизм указывается для многих видов рода *Allium*. Для получения объективных данных по основным морфометрическим параметрам хромосом, а следовательно, для более объективной интерпретации исследованных видов, как самостоятельных таксонов, нами был изучен большой материал из разных популяций довольно широко распространенного в Армении *A. akaaka*, однако столь редкие виды, как *A. derderianum* и *A. matersculae*, имеющие узкие ареалы в Южном Закавказье, изучены из единичной популяции. Следует отметить, что *A. matersculae* изучен нами из классического местонахождения этого вида (Нахичевань, солерудник). Тем не менее необходимо отметить, что нами исследовались исключительно однородные по степени спирализации выборки, и различия в морфологии хромосом у исследованных нами видов секции *Acanthoprason* не являются следствием варьирования в степени спирализации.

Таким образом, на данном этапе кариологического исследования видов секции *Acanthoprason* установлено следующее.

1. Изученные виды секции *Acanthoprason* характеризуются одинаковым хромосомным числом, $x = 8$, $2n = 16$.
2. Внутривидовая полиплоидия по-видимому не играет существенной роли в эволюции этих видов.
3. Исследованные виды характеризуются некоторыми общими чертами, несходство в кариотипах этих близкородственных видов проявляется в определенной группе гомеоморфных метацентриков.
4. Отмечен ряд фактов внутривидовой кариотипической изменчивости, которая выражается в наличии B-хромосом, гетероморфных субметацентрических спутничных пар.
5. Результаты данного исследования показывают близость *A. akaaka* и *A. derderianum* и большую обособленность *A. matersculae*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агапова Н.Д., Гриф В.Г. Бот.ж., т.67, № 9, 1982.
2. Араратян А.Г., Тонян Ц.Р. ДАН АрмССР, 2, № 5, 1945.
3. Бордзиловский Е.И. Зап.Киевск.об-ва естествоисп., т.25, №1, 1915.
4. Вахтина Л.И. Бот.ж., т.54, № 7, 1969.
5. Вахтина Л.И. Бот.ж., т.59, № 7, 1974.
6. Введенский А.И. Род лук - *Allium* L. В кн.: Флора СССР, т.4, 101

М.-Л., 1935.

7. Габриэлян Э.Ц., Еленевский А.Г. Изв.АН АрмССР, биол.науки, № 14, 1961.
8. Габриэлян Э.Ц., Тамабян К.Г. Бюл.ж.Арм., т.35, № 3, 1982.
9. Гроссгейм А.А. Род лук - *Allium* L. В кн.: Флора Кавказа, т.1, 1928.
10. Гроссгейм А.А. Род лук - *Allium* L. В кн.: Флора Кавказа, т.2, 1940.
11. Камелин Р.В. Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973.
12. Кузнецов Н.И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. СПб., 1909.
13. Мошквич А.М. Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Казань, 1979.
14. Погосян А.И. В сб.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР, вып.7, 1981.
15. Погосян А.И. Бот.ж., т.68, № 5, 1983.
16. Погосян А.И. Бот.ж. (в печати), 1985.
17. Тахтаджян А.Л., Федоров Ан.А. Род лук - *Allium* L. В кн.: Флора Еревана, Л., 1972.
18. Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969.
19. Чешмеджиев И.В. Бот.ж., т.55, № 8, 1970.
20. Чешмеджиев И.В. Бот.ж., т.56, № II, 1971.
21. Чешмеджиев И.В. Бот.ж., т.56, № 5, 1971.
22. Чешмеджиев И.В. Автореф.канд.дисс., 1972.
23. Чешмеджиев И.В. Бот.ж., т.58, № 6, 1973.
24. Battaglia E. Caryologia, 16, N2, 1963.
25. Bothmer V. Bot-notiser., 123, 1970.
26. Bothmer V. Hereditas (Lund), 79, 1975.
27. Bougourd S., Parcer I. Chromosoma (Berl.), 53, 1975.
28. Bougourd S., Parcer I. Chromosoma (Berl.), 75, 1979.
29. Bougourd S., Parcer I. Chromosoma (Berl.), 78, 1979.
30. Brat S. Chromosoma (Berl.), 16, N4, 1965.
31. Bulleri G. Caryologia, 6, N1, 1954.
32. Cheschmedjiev I.V. Taxon, 25, N5/6, 1976.
33. Darlington C. Chromosome botany. London, 1956.
34. Darlington C. Chromosome botany and the origins of cultivated plants. London, 1963.
35. Grun P. Amer.J.Bot., 46, 1959.
36. Jones R.N. Int.Rev.Cytol., 40, 1975.
37. Levan A. Hereditas, 15, N3, 1931.
38. Levan A. Hereditas, 16, N3, 1932.

39. Loidl J. Chromosoma (Berl.), 73, 1979.
 40. Loidl J. Pl.syst.Evol., 139, 1982.
 41. Loidl J. Pl.syst.Evol., 143, 1983.
 42. Mensinkai S.W. J.Genet., 39, 1940.
 43. Sen Sumitra I. Cytologia, 39, N2, 1974.
 44. Tschermak-Woess E., Schiman H. Österreich Bot.Zeitschr., 107, N2, 1960.
 45. Wendelbo P. Bot.Notiser., 122, N1, 1969.
 46. Wendelbo P. In: Plant Life of South-West Asia. Edinburg, 1971.
 47. Wendelbo P. Alliaceae. In: Rechinger K.H.(ed.) Flora Iranica, 76, Graz, 1971.

Ա. Խ. ԳՈՂՈՍՏՈՒ

ALLIUM L. ՅԵՂԻ ACANTHOPRASON Wendelbo

ՄԵԿՏԻՍԵԻ ՄԻ ԶՄՆԻ ՏԵՄԱՆՆԵՐԻ ՑԻՏՈՏԱՐՍՈՒՄԵՐԻ

ՌԵՍՈՒՄԱՄԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Աշխատանքում բերվում են Acanthoprason սեկցիայի ներկայացուցիչների / A.akaka Gmelin, A.derderianum Regel, A.materculae Bords. և մեմբրան-կարիոգիական ուսումնասիրության արդյունքները: Բոլոր տեսակները հանդիսանում են դիպլոիդներ $x = 18$, $2n = 36$: Նշված տեսակների համար առաջին անգամ ուսումնասիրվել է քրոմոսոմների մորֆոլոգիան և բերվում է քրոմոսոմային հավաքի նկարագրությունն ու կարիոգրամման: Համեմատական կարիոլոգիական անալիզից պարզվեց, որ ազգակից տեսակները բնութագրվում են բազմաթիվ ընդհանուր հատկանիշներով և հիմնականում տարբերվում են կարիոտիպերում որոշակի խմբի համեմորժ մեթոցիկներով: Նշված են ներտեսակային կարիոտիպերի փոփոխականություն մի շարք փաստեր, որոնք արտահայտվում են քրոմոսոմի և հեմերոմորֆ արբանյակային զույգերի տեղադրությամբ: Ուսումնասիրության ավարտները խոսում են A.akaka, A.derderianum տեսակների կարիոտիպերի նմանության և A.materculae տեսակի որոշ ուրույնության մասին: