

На правах рукописи

ЗАКИРОВА Рауза Оразовна

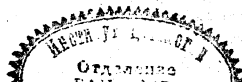
ЦИТОФОТОМЕТРИЧЕСКОЕ И КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ

ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *ALLIUM*

03.00.17 - Цитология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ленинград
1974



Институт цитологии Академии наук СССР

На правах рукописи

ЗАКИРОВА Рауза Оразовна

ЦИТОФОТОМЕТРИЧЕСКОЕ И КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ
ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *ALLIUM*

03.00.17 - Цитология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ленинград
1974

Работа выполнена в Институте цитологии АН СССР

Диссертация изложена на 130 страницах машинописного текста, содержит 19 таблиц, 12 рисунков. Список литературы насчитывает 181 название.

Научный руководитель -

доктор биологических наук Ю.Б. ВАХТИН

Официальные оппоненты -

доктор ~~медицинских~~ наук - Л.З. ПЕВЗNER

кандидат биологических наук - Н.А. ЧУКСАНОВА

Ведущее учреждение - Всесоюзный ордена Ленина научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Автореферат разослан "25" декабря 1974 г.

Защита состоится "31" января 1975 г.

в ~~14~~ часов на заседании Ученого совета Института цитологии АН СССР.

Адрес Института: 190121, Ленинград, пр. Маклина, 32.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института цитологии АН СССР.

Ученый секретарь

Род *Allium* включает свыше 500 видов, которые широко распространены во всем Северном полушарии. Многие виды лука находят широкое хозяйственное применение. Большинство современных исследователей помещают род *Allium* в семейство *Alliaceae* (см. Тахтаджян, 1966; Камелин, 1973), однако систематическое положение рода до сих пор не ясно. Не существует монографии рода на современном уровне. Полиморфизм и систематическая сложность рода *Allium*, а также широкий ареал его распространения обусловили значительный интерес к его кариологическим исследованиям.

Кариологическое изучение видов лука, начатое еще в прошлом столетии, широко продолжается в настоящее время. В результате накоплен большой и разнообразный материал по числу и морфологии хромосом в роде *Allium*, представляющий интерес для решения вопросов эволюции кариотипа в пределах рода, для лучшего понимания роли кариотипических изменений в видообразовании, а следовательно, и для лучшего понимания филогении этого рода.

Однако имеющиеся сведения о кариологии рода *Allium* все еще недостаточны для решения перечисленных выше вопросов.

Кариологическая изменчивость внутри рода затрагивает изменения числа хромосом, структуры кариотипа и общего количества генетического материала (содержание ДНК). Естественно поэтому, что в последние годы для изучения кариотипа все более широко привлекаются данные по содержанию ДНК и карิโอметрические данные, характеризующие суммарные различия по содержанию ДНК в геномах близких видов.

Хотя биологическая роль различий в суммарном содержании ДНК на хромосомный набор (гаплоидный и диплоидный) у родственных видов в настоящее время не ясна, накапливается все

больше данных, указывающих на то, что подобные различия, отражающие различия в содержании генетического материала, оказывают большее влияние на морфогенетические и адаптивные потенции видов у растений.

В задачу настоящего исследования входило цитофотометрическое и кариологическое изучение видов рода *Allium*, распространенных на территории Советского Союза, и сопоставление кариотипических особенностей исследованных видов лука с особенностями их морфологии и биологии. Предполагалось, что результаты такого исследования будут представлять интерес для систематики и филогении рода *Allium*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования служили дикие виды луков из коллекции Л.И.Вахтиной ^{х)}, большая часть которых в разные годы собрана в местах обитания во время экспедиционных поездок в Казахстан, Среднюю Азию, Кавказ и Крым. Кроме того, были исследованы виды, собранные нами в природных условиях в различных районах Казахстана. Растения выращивали из луковиц в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР (Ленинград) в открытом грунте и в оранжереях. Всего исследовано 112 популяций 40 видов, относящихся к 4 под родам и 11 секциям.

Определение числа и изучение морфологии хромосом у видов, для которых не имелось данных по морфологии хромосом, проводилось в метафазе первого деления микроспор на препаратах, приготовленных методом мазков (Levan, 1932; Вахтина, 1964 а, б). Пыльники, находящиеся в подходящей стадии деления, раздавливались между двумя предмет-

х) Выражаю искреннюю благодарность Л.И.Вахтиной за предоставление собранной ею коллекции для исследования.

ными стеклами и сразу погружались в фиксатор Батталии (5:1:1) в течение 1-1,5 часов. Гидролиз проводился в 1 н. HCl при температуре 60° в течение 8 минут, после чего препараты помещали в реактив Шиффа на 1,5-2,0 часа. Затем после обычной промывки в сернистых водах и водопроводной воде мазки обезвоживали и заключали в канадский балзам (через бутиловый спирт и ксилол).

Описание кариотипа каждого вида основано на изучении 10-15 метафазных пластинок, в которых все хромосомы лежали в одной плоскости и могли быть не только легко зарисованы, но и измерены.

Для количественного определения содержания ДНК во время цветения фиксировали пыльники на стадии тетрад по Карнуа (6:3:1), время фиксации 2-3 часа. Материал хранили в 70%-м спирте. Время гидролиза в 1 н. HCl при температуре 60° - 11 минут - установлено путем снятия кривой спектра поглощения в интервале 1-30 минут гидролиза. После гидролиза пыльники охлаждали в 1 н. HCl и материал помещали в реактив Шиффа при температуре 20° на 2 часа, pH реактива Шиффа 1,65 - 2,0; после окраски материал промывали в трех сменах сернистых вод и готовили давленные препараты в глицерине (Mc Leisch and Sunderland, 1961). В 1971-1973 гг. с каждой партией препаратов нескольких видов диких луков параллельно обрабатывался препарат контрольного вида. В качестве контроля были использованы культурные сорта А. сера, сорт Даниловский 301, репродукция Грибовской опытной станции (в 1971 и 1973 гг.) и сорт Дунганский, репродукция Казахского научно-исследовательского института картофельного хозяйства (в 1972 г.).

Относительное содержание ДНК определяли в гаплоидных ядрах микроспор (тетрады) в видимой области света по двухволновому методу на цитоспектрофотометре, смонтированном в лаборатории микроскопии Института цитологии АН СССР

Ю.М.Розановым и Г.В.Селивановой (1968). Измерение содержания ДНК в ядрах проводили при длине волн 490 и 520 мкм с помощью зондов, диаметр которых ~~на 1/3~~ ^{на 1/3} раза превосходил диаметр ядер. От каждого образца измеряли по 40-100 ядер. Расчет содержания ДНК в относительных единицах проводили по методу, описанному Агроскиным и др. (1960), с применением таблиц Мендельсона (Mendelson, 1958).

Для вычисления корреляций между содержанием ДНК и таксономическими признаками видов рода *Allium* были использованы описания видов во "Флоре СССР" (Введенский, 1935), "Флоре Таджикистана" (Введенский, 1963), "Флоре Казахстана" (Павлов, 1958), а также в монографии Регеля (Regel, 1878). Описания видов, в перечисленных монографиях, позволили использовать 25 признаков. По каждому из признаков исследованные нами 40 видов лука были подразделены на две группы - на группу с "сильным проявлением признака" и "группу со слабым проявлением признака". Были взяты признаки: форма и величина луковицы, окраска и толщина оболочек, высота и толщина стебля, степень покрытия стебля влагалищами листьев, число листьев, характер листовой поверхности, толщина листьев, форма листа, отношение длины листа к длине стебля, форма зонтика, наличие прицветников, относительная длина цветоножек, гетероморфизм цветоножек, относительная длина тычиночных нитей, степень срастания тычиночных нитей, относительная длина столбика, размер коробочки, время цветения, ареал распространения, характер местообитания, почвы произрастания.

Составление корреляционных таблиц и вычисление коэффициентов четырехклеточной корреляции, вычисление частных коэффициентов корреляции проводили по методике, описанной в работах Юл и Кендэл (1960), Каминского (1960), Урбах (1964).

Выявление корреляционных плеяд проводили по методике,

описанной в работах П.В.Терентьева (1931, 1959), Р.Д.Берг и сотр. (1959, 1964, 1971).

Цитофотометрическое изучение видов рода *Allium*

Подрод *Amerallium* Traub. Из этого подрода был исследован один вид - *A. scoly.* Результаты цитофотометрического изучения значительно колебались по годам: по абсолютному содержанию ДНК - от 23,6 до 38,9 отн. ед., по содержанию в процентах к контролю - от 93,1 до 114,8. Среднее содержание ДНК составило 31,5 отн.ед. и 103,9% к контролю.

Подрод *Rhizirideum* Don. Из этого подрода изучено 11 видов, принадлежащих к секциям *Sera*, *Rhizirideum*, *Anguinum*, *Phyllodolons*. Все исследованные виды являются диплоидами с $x = 8$. Результаты исследования показывают, что в 1969 г. наиболее высокое содержание ДНК зарегистрировано у *A. oschanini* (52,8 отн.ед.), наиболее низкое содержание ДНК у *A. rckemense* (25,3 отн.ед.). В 1970 г. исследованный образец *A. rckemense* несколько превосходит по содержанию ДНК *A. oschanini*.

В 1971 г. наиболее высокое содержание ДНК в отн.ед. получено для *A. sera*, сорт Стригуновский, *A. oschanini*, *A. saxatile* и *A. albidum*, а наименьшее содержание ДНК - у *A. galanthum*, *A. albidum* и *A. altaicum*. По содержанию ДНК в процентах к контролю наивысшие показатели получены для *A. sera* и *A. oschanini*, а самые низкие - для образца *A. albidum* из Ставропольского края и *A. humenorrhizum*. В 1972 г. наиболее высокие показатели по содержанию ДНК в отн.ед. зарегистрированы у культурных сортов *A. sera* (Каба I/10 и Клищинский 8) и у *A. victorialis* и *A. humenorrhizum*. Наиболее высокое относительное содержание ДНК (в % к контролю) было у *A. victorialis*, *A. oschanini*, *A. humenorrhizum* и у сорта Чеботарский местный

А. сера, а самое низкое - у остальных культурных сортов А. сера и *A. pskemense*.

Среднее содержание ДНК на гаплоидный набор в отн.ед. колебалось в исследованной группе от 16,2-17,9 (*A. gunibicum* и *A. longiradiatum*) до 26,2-32,2 (*A. victorialis*, *A. saxatile*, *A. galanthum* и *A. oschanini*), а среднее содержание ДНК в процентах к контролю - от 82,1-85,4 (*A. saxatile*, *A. albidum*, *A. altaicum*) до 105,8-121,0 (культурные сорта *A. сера*, *A. oschanini* и *A. victorialis*).

Подрод *Allium*. Из этого подрода были исследованы II видов, принадлежащих к секциям *Allium* и *Codanoprasum*. В исследованную группу вошли диплоиды и тетраплоиды с $x = 8$ и виды, представленные как диплоидными, так и тетраплоидными формами; у диплоидного вида *A. pallasii* в метафазах деления микроспор нами обнаружена одна В-хромосома; исследованный образец *A. scabrellum* имел варьирующее число хромосом в микроспорах (8-16) и 24 хромосомы в меристеме корней, то есть мы имели дело с триплоидом.

В 1969 г. исследован тетраплоидный образец *A. caesium* и два образца диплоидного вида *A. rotundum*. По содержанию ДНК в отн.ед. тетраплоидная форма *A. caesium* значительно превосходила оба диплоидных образца *A. rotundum*, однако исследованные диплоидные образцы второго вида также резко отличались друг от друга. Одна из исследованных в 1970 г. тетраплоидная форма *A. caesium* в 1,5-2,0 раза превосходила по содержанию ДНК в отн.ед. как диплоидную форму того же вида, так и триплоид *A. scabrellum*, другая тетраплоидная форма *A. caesium* из другого местообитания, напротив, практически не отличалась по содержанию ДНК от диплоидной формы того же вида и несколько уступала триплоиду *A. scabrellum*. Среди диплоидных видов и образцов, исследованных в 1971 г., наиболее высокое содержание ДНК в отн.ед. зарегистрировано у *A. rososkianum* (27,6), наиболее низкое - у *A. karvianum* (19,1). Наиболее высокое относительное содержание ДНК среди диплоидов было у *A. rososkianum*

(118,4%) и *A. kunthianum* (104,9%), а наиболее низкое - у *A. scabrellum* (67,5%) и у одного из диплоидных образцов *A. rotundum* (72,4%).

Тетраплоидные формы *A. rotundum* в среднем превосходили диплоидные формы того же вида как по содержанию ДНК в отн. ед., так и по содержанию ДНК в процентах к контролю. У тетраплоидной формы *A. caesium* из ущ.Таласа, как и в 1970 г., обнаружено низкое содержание ДНК - 84,4%.

Среди диплоидных образцов, исследованных в 1972 г., различия по содержанию ДНК в отн.ед. были невелики. По содержанию ДНК в процентах к контролю превосходил другие диплоидные виды *A. margaritae* (94,0%); самое низкое содержание ДНК было у диплоидной формы *A. caesium* (54,5%) и у *A. sabulosum* (63,1%). Два из трёх исследованных тетраплоидов по содержанию ДНК в отн.ед. несколько превосходили диплоиды; по содержанию ДНК в процентах к контролю все три тетраплоида уступали диплоиду с наиболее высоким содержанием ДНК - *A. margaritae*. У исследованных в 1973 г. диплоидных форм *A. caesium* и *A. pallasii* с нормальным кариотипом были получены низкие значения содержания ДНК - 45,5-50,6% к контролю; наиболее высокое содержание ДНК было у *A. pallasii*, в гаплоидном наборе которого содержится В-хромосома - 30,3 отн.ед. и 73,3% к контролю.

В целом среднее содержание ДНК (по всем исследованным образцам) колебалось от 16,1-16,5 отн.ед. (*A. delicatulum*, *A. praescissium*) до 25,9-27,6 отн.ед. (*A. scabrellum*, *A. rososkianum*), а в процентах к контролю - от 59,3-63,0 (*A. pallasii*, *A. sabulosum*) до 104,8-118,0 (*A. kunthianum*, *A. rososkianum* - табл. I). Диплоидные и тетраплоидные образцы *A. caesium*, диплоидные и тетраплоидные образцы *A. rotundum* в среднем не отличались значительно от диплоидных видов с высоким содержанием ДНК.

Подрод *Melanocrommyum* (Webb. et Berth.) Wendelbo.

Из этого подрода было исследовано 17 видов, принадлежащих к секциям *Briseis*, *Thaumasiorgrason*, *Porphyrgrason*, *Melanocrommyum*. В исследованные группы в основном вошли диплоиды с $x = 8$ и диплоидные виды из группы 18-хромосомных (*A. karataviense*) и 20-хромосомных (*A. tulipaefolium* и *A. grande*) луков. В метафазе деления микроспор 16-хромосомного *A. schubertii* нами обнаружена одна В-хромосома.

В 1969 г. было исследовано 7 видов секции *Melanocrommyum*. Наиболее высокое содержание среди 16-хромосомных видов зарегистрировано у *A. акака*, наиболее низкое - у *A. alexjanum* и *A. materculae*. 18-хромосомный *A. karataviense* превосходил по содержанию ДНК все остальные исследованные виды этой секции, а 20-хромосомный вид *A. tulipaefolium* не отличался от 16-хромосомных видов этой же секции с низким содержанием ДНК.

В 1970 г. исследовались только виды с $x = 8$. Наиболее высокое содержание ДНК среди диплоидов имели *A. materculae* и *A. zergavshanicum*; сравнительно высокое содержание ДНК имела и диплоидная форма *A. auctum*. Наиболее низкое содержание ДНК обнаружено в образце *A. акака* из Нахичеванской АССР. Одна из исследованных тетраплоидных рас *A. auctum* резко превосходила диплоидный вид; у второй расы содержание ДНК в ядрах тетрад было примерно таким же, как у *A. zergavshanicum* и *A. materculae*. Среди диплоидных видов и образцов, исследованных в 1971 г., наиболее высокое содержание ДНК в отн.ед. зарегистрировано у *A. aroides*, наиболее низкое - у *A. giganteum*. Наиболее высокое относительное содержание ДНК (в % к контролю) было у *A. zergavshanicum* (130,2%) и *A. aroides* (129,8%), а наиболее низкое - у *A. giganteum* (83,6%). Тетраплоидная форма *A. auctum* по содержанию ДНК в процентах к контролю превосходила диплоидные формы того же вида.

В 1972 г. исследовано 9 диплоидных видов секции *Melanostomium*. У 16-хромосомных видов содержание ДНК в отн. ед. колебалось от 12,9 до 28,9. *A. schubertii*, в кариотипе которого нами обнаружена В-хромосома, отличался сравнительно высоким содержанием ДНК, в то время как два других образца этого же вида отличались низким содержанием ДНК. Высокое содержание ДНК в отн. ед. было характерно также для 18-хромосомного *A. karataviense* и большинства образцов 20-хромосомного *A. tulipaefolium*. Все образцы *A. austum*, взятые из различных местообитаний, имели примерно одинаковое содержание ДНК в отн. ед. Образцы других исследованных видов, напротив, сильно отличались друг от друга. Наиболее резкие различия характерны для исследованных форм *A. tulipaefolium* — у этого вида форма с высоким содержанием ДНК в отн. ед. примерно в 2 раза превосходила формы с низким содержанием ДНК.

Высокое содержание ДНК в процентах к контролю было характерно для большинства исследованных образцов 20-хромосомных *A. tulipaefolium*, причем некоторые образцы этого вида по этому показателю превосходили все остальные исследованные в 1972 г. виды подрода *Melanostomium*. Среди 16-хромосомных видов высокое содержание ДНК в процентах к контролю было характерно для большинства исследованных форм *A. austum*, формы *A. iliense* из окрестностей Капчагая, одной из форм *A. fetisovii* и для формы *A. schubertii* с измененным кариотипом. Низкое содержание ДНК (59,0–76,0% к контролю) было у трех образцов *A. fetisovii*, у одного образца *A. schubertii* с нормальным кариотипом и у одного образца *A. tulipaefolium*. 18-хромосомный *A. karataviense* отличался сравнительно высоким содержанием ДНК (110% к контролю). Среднее содержание ДНК (по всем исследованным образцам) колебалось от 20,8–27,6 отн. ед. (*A. iliense*, *A. tulipaefolium*) до 31,2–63,2 отн. ед.

(*A. seravschanicum*, *A. grande*), а в процентах к контролю — от 80,9—94,2 (*A. akaka*, *A. schubertii*) до 106,7—145,0 (*A. iliense*, *A. materculae* — табл. I).

Для всех подродов распределения ядер по содержанию ДНК во многих случаях имели асимметричный характер. Судя по тому, что асимметричные распределения были исключительно правосторонними, можно полагать, что у многих образцов было резко повышено число ядер с увеличенным числом хромосом.

В целом приведенные в настоящей главе данные указывают на большие различия исследованных форм по содержанию ДНК на гаплоидный набор (табл. I). Значительно отличаются по содержанию ДНК виды разных подродов и секций и виды в пределах одного и того же подрода или секции; обнаружены различия между разными образцами одного и того же вида, исследовавшимися одновременно; во многих случаях у одного и того же образца в разные годы зарегистрировано разное содержание ДНК. Очевидно, вариабельность полученных результатов отражает как действительно существующие различия по содержанию генетического материала между видами, между популяциями одного и того же вида с разными или одинаковыми хромосомными числами и между субпопуляциями, так и различного рода случайные колебания регистрируемых показателей содержания ДНК, обусловленные влиянием неучтенных факторов.

Кариологическое исследование видов лука

Кариологически род *Allium* исследован недостаточно. Есть виды лука, для которых разные авторы указывают разное число хромосом, а также виды, для которых установлено существование диплоидных и полиплоидных рас и рас с иными кариотипическими различиями. Это побудило нас исследовать

Т а б л и ц а I
Среднее содержание ДНК в микроспорах видов лука
(в % к контролю) х/

В и д	Число хромосом (n)	Содержание ДНК
1	2	3
<i>A. victorialis</i> Ldb.	8	121,0
<i>A. longiradiatum</i> Vved.	8	93,5
<i>A. albidum</i> Fisch.	8	84,3
<i>A. hymenorhizum</i> Ldb.	8	87,8
<i>A. saxatile</i> M. Bieb.	8	82,1
<i>A. gunibicum</i> Miscz.	8	92,8
<i>A. altaicum</i> Pall.	8	85,4
<i>A. galanthum</i> Kar. et Kir.	8	87,2
<i>A. pskenense</i> B. Fedtsch.	8	86,8
<i>A. oschaninii</i> O. Fedtsch.	8	108,8
<i>A. margaritae</i> B. Fedtsch.	8	94,0
<i>A. karsianum</i> Fom.	8	85,0
<i>A. kunthianum</i> Vved.	8	104,8
<i>A. scabrellum</i> Boiss. et Buhse.	8-16	78,8
<i>A. pallasii</i> Murø.	8	59,3
<i>A. caesium</i> Schrenk.	8,16	77,1
<i>A. sabulosum</i> Stev.	8	63,0
<i>A. rotundum</i> L. Sp. pl.	8,16	93,1
<i>A. paradoxum</i> M.B. Don.	8	112,8
<i>A. oreophilum</i> C.A.M.	8	115,8

х/ Контролем служили сорта А. сера Даниловский и Дунганский; по данным 1971 - 1973 гг.

I	2	3
<i>A. aroides</i> M. Pop. et Vved.	8	113,8
<i>A. alexejanum</i> Regel	8	94,0
<i>A. skaka</i> Gmel.	8	80,9
<i>A. materculae</i> Bordz.	8	145,0
<i>A. christophi</i> Trautv.	8	132,7
<i>A. karataviense</i> Regel	9	84,2
<i>A. fetissoyii</i> Regel	8	73,4
<i>A. tulipaefolium</i> Ledeb.	10	120,8
<i>A. grande</i> Lipsky	10	152,7
<i>A. altissimum</i> Regel	8	115,4
<i>A. seravschanicum</i> Regel	8	111,7
<i>A. giganteum</i> Regel	8	83,6
<i>A. schubertii</i> Zucc.	8	94,2
<i>A. iliense</i> Regel	8	106,7
<i>A. auctum</i> Omelcz.	8,16	119,5
<i>A. poczoskianum</i> Tuzs.	8	118,0
<i>A. praescissum</i> Rechb.	8	85,0
<i>A. delicatulum</i> Stev.	8	83,0
<i>A. moly</i> L.	7	103,9
<i>A. sera</i>	8	105,8

кариологически все образцы, взятые нами для фотометрического определения содержания ДНК. Нами определялись числа хромосом как в гаплоидных, так и в диплоидных наборах всех видов; при этом основной целью кариологического изучения было выявить и учесть возможную кариологическую изменчивость различных популяций одного и того же вида.

Для большинства исследованных видов получены данные, совпадающие с данными других авторов; сказанное

относится как к числу хромосом, так и к другим особенностям кариотипа. В настоящем разделе будут приведены лишь данные по видам, у которых числа хромосом описываются нами впервые, и виды, в кариотипе которых обнаруженные нами особенности не отмечены другими исследователями.

Большинство изученных видов оказалось диплоидными, но имеются также триплоидные и тетраплоидные виды с $x = 8$. Некоторые виды (*A. saezium*, *A. auctum*, *A. rotundum*) представлены как диплоидными, так и тетраплоидными популяциями. В популяциях *A. schubertii* и *A. pallasii* у некоторых растений обнаружены добавочные хромосомы. Согласно нашим данным, у *A. albidum*, исследованного из трех популяций, в диплоидном наборе 16 хромосом и 8 в гаплоидном наборе. Эти данные согласуются с результатами исследования *A. albidum* Поповой (см. "Хромосомные числа цветковых растений", 1969) и данными Чешмеджиева (1972), однако расходятся с данными Левана (1932), который обнаружил в кариотипе *A. albidum* 14 хромосом.

У *A. kunthianum* мы обнаружили 16 хромосом в диплоидном наборе, что согласуется с данными Араротяна и Тонян (1945), тогда как по данным Вахтиной (1964) в его диплоидном наборе 14 хромосом. Эти расхождения объясняются, по-видимому, тем, что название *A. kunthianum* объединяет группу видов близких, но, возможно, разошедшихся кариологически.

У ряда видов число хромосом и кариотипы нами изучены впервые. Впервые установлено число хромосом для *A. gunibicum*, *A. auctum*, *A. iliense*, *A. delicatulum*, *A. praescissum*, *A. sabulosum*. Все перечисленные виды имеют $2n = 16$ и $n = 8$; *A. auctum* представлен, однако, как диплоидными, так и тетраплоидными популяциями.

Приводим описание кариотипов тех видов, которые кариологически исследованы впервые.

A. iliense. Во всех исследованных метафазах деления

микроспор содержится 8 хромосом.

I-III - метацентрические хромосомы; длина 9,0-8,2 мк, отношение плеч I, I-1,2.

IV-V - субметацентрические хромосомы; длина 8,0 и 7,9 мк, отношение плеч I,6 и 1,4.

VI - метацентрическая хромосома; длина 7,6 мк, отношение плеч I,2.

VII-VIII - субметацентрические хромосомы; длина 5,7 и 4,9 мк, отношение плеч I,2 и I,5.

IX хромосома является спутничной. Спутник прикреплен к более короткому плечу, его величина сильно варьирует - диаметр спутника может достигать I мк, однако встречаются и хромосомы с точечным спутником.

A. auctum. В метафазах деления микроспор содержится 8 хромосом.

I-II - метацентрические хромосомы длиной 7,7 и 7,1 мк, отношение плеч I,3 и I,5.

III - субметацентрическая хромосома; длина 7,1 мк, отношение плеч 2,3.

IV-V - метацентрические хромосомы; длина 6,8 и 6,5 мк, отношение плеч I,0-I,1.

VI - спутничная метацентрическая хромосома; длина 6,3 мк, отношение плеч I,1. Спутник точечного типа.

VII - субметацентрическая хромосома; длина 6,2 мк, отношение плеч I,5.

VIII - акроцентрическая спутничная хромосома; длина 5,3 мк, отношение плеч 2,4. Спутник точечного типа, прикреплен к короткому плечу.

A. seravschanicum. В гаплоидном наборе содержится 8 метацентрических и субметацентрических хромосом.

I - субметацентрическая хромосома; длина 8,7 мк, отношение плеч I,5.

II - метацентрическая или субметацентрическая хромосома; длина 8,2 мк, отношение плеч 1,4.

III - субметацентрическая хромосома; длина 7,9 мк, отношение плеч 1,8.

IV-V - метацентрические хромосомы; длина 7,6 и 7,7 мк, отношение плеч 1,0 и 1,1.

VI - субметацентрическая хромосома; длина 6,8 мк, отношение плеч 1,4.

VII - метацентрическая хромосома; длина 6,8 мк, отношение плеч 1,1. Эта хромосома является спутничной, спутник маленький, округлый.

VIII - субметацентрическая хромосома; длина 6,3 мк, отношение плеч 1,6.

A. pallasii. В метафазах деления микроспор нами обнаружено 8 метацентрических и субметацентрических хромосом.

I - метацентрическая хромосома, длина 6,7 мк, отношение плеч 1,0.

II - субметацентрическая хромосома; длина 6,5 мк, отношение плеч 1,4. Эта хромосома является спутничной, спутник точечного типа, не всегда заметный на метафазной пластинке.

III - метацентрическая хромосома; длина 6,0 мк, отношение плеч 1,1.

IV-V - метацентрические или субметацентрические хромосомы; длина 5,9 и 5,7 мк, отношение плеч 1,3.

У - хромосома является спутничной, спутник маленький, округлый, однако всегда несколько больший, чем спутник у хромосомы II.

VI-VII - метацентрические хромосомы; длина 5,4 и 5,2 мк, отношение плеч 1,1 и 1,2.

VIII - субметацентрическая хромосома; длина 5,1 мк, отношение плеч 1,5.

В гаплоидных наборах некоторых растений из этой по-

пуляции нами обнаружена одна добавочная хромосома. Это — самая маленькая метацентрическая хромосома набора величиной около 2 мк.

A. sabulosum. В гаплоидном наборе этого вида содержится 8 хромосом.

I—II — метацентрические хромосомы, длина 8,5 и 8,2 мк, отношение плеч I, I и I, I.

III — субметацентрическая хромосома, длина 8,0 мк, отношение плеч I, 5.

IV—V — метацентрические хромосомы длиной 7,3 и 7,1 мк, отношение плеч I, 0 и I, I.

VI — метацентрическая или субметацентрическая хромосома, длина 7,0 мк, отношение плеч I, 2—I, 3.

VII — метацентрическая хромосома; длина 6,8 мк, отношение плеч около I, 0.

VIII — метацентрическая спутничная хромосома длиной 5,7 мк, отношение плеч I, 2. Спутник точечного типа.

Следует отметить слабую дифференцированность кариотипа *A. sabulosum*. Его кариотип представлен только метацентрическими и субметацентрическими хромосомами с небольшой степенью асимметрии. Даже спутничная хромосома является метацентриком, что довольно редкое явление у видов рода *Allium*. В целом исследованные нами виды лука значительно различаются по длине отдельных хромосом и общей длине хромосомных наборов. Среди исследованных видов самые крупные хромосомы у *A. karataviense*, *A. altissimum*, *A. cristophii*, *A. grande*, *A. iliense* достигают 10—11 мк, тогда как самая длинная хромосома у *A. pallasii*, например, 6,65 мк. Варьируют и другие хромосомы набора. Эти различия по отдельным хромосомам, естественно, приводят к различиям в общей длине хромосом набора. У тетраплоидных форм общая длина хромосом больше, чем у диплоидных (см. табл. 2, *A. caesium*), однако увеличение происходит не в 2 раза, а

Т а б л и ц а 2

Длины хромосом гаплоидного набора (в мк) и содержание ДНК (в отн.ед.) у ряда видов лука

Номер по каталогу	В и д	Год из-учения	Число хромосом (n)	Общая длина хромосомного набора в (мк)	Суммарное содержание ДНК в отн.ед.
635	<i>A. iliense</i> Regel	1972	8	62,01	25,5 \pm 0,64
60I	<i>A. auctum</i> Omelcz.	1972	8	55,26	24,7 \pm 0,69
6I2	<i>A. schubertii</i> Zucc.	1972	8	45,97	17,9 \pm 0,17
655	<i>A. schubertii</i> Zucc.	1972	8	38,47	13,4 \pm 0,37
633	<i>A. schubertii</i> Zucc.	1972	8+ IB	46,84	23,8 \pm 0,78
65I	<i>A. sabulosum</i> Stev.	1972	8	47,48	18,8 \pm 0,71
546	<i>A. seravschanicum</i> Regel.	1972	8	50,55	25,9 \pm 0,65
64I	<i>A. fetissoyii</i> Regel.	1972	8	43,09	16,4 \pm 0,61
628	<i>A. pallasii</i> Murr.	1973	8	37,48	18,2 \pm 1,1
649	<i>A. pallasii</i> Murr.	1973	8+ IB	39,24	30,3 \pm 1,17
626	<i>A. praescissium</i> Rechenb.	1972	8	35,20	16,5 \pm 0,85
2I3	<i>A. christophii</i> Trautv.	1973	8	63,07	38,5 \pm 0,70
I49	<i>A. alexejanum</i> Regel.	1965	8	60,27	22,3 \pm 1,21
I53	<i>A. altissimum</i> Regel.	1969	8	70,09	27,8 \pm 1,56
620	<i>A. caesium</i> Schrenk.	1972	8	33,0	13,4 \pm 0,99
659	<i>A. caesium</i> Schrenk.	1973	8	37,67	14,8 \pm 0,89
536	<i>A. karataviense</i> Regel.	1973	9	82,6	24,2 \pm 1,88
637	<i>A. tulipaefolium</i> Ledeb.	1972	10	58,72	44,3 \pm 0,90
632	<i>A. tulipaefolium</i> Ledeb.	1972	10	43,42	24,3 \pm 0,48
630	<i>A. tulipaefolium</i> Ledeb.	1972	10	52,42	25,4 \pm 0,74
574	<i>A. grande</i> Lipsky.	1973	10	62,76	63,2 \pm 2,57
627	<i>A. caesium</i> Schrenk.	1972	16	76,5	14,9 \pm 0,44
I87	<i>A. caesium</i> Schrenk.	1969	16	82,5	44,8 \pm 2,17

всего лишь примерно в 1,5 (Вахтина, 1969). Сравнительно небольшая общая длина у *A. praescissum* (35,2 мк), *A. pallasii* (37,5 мк), *A. schubertii* (38,5 мк), *A. sabulosum* (47,5 мк). Следует подчеркнуть, что увеличение числа хромосом не всегда приводит к увеличению общей длины всех хромосом набора. Так, 18-хромосомный *A. karataviense* имеет такую же общую длину хромосом гаплоидного набора, как и 32-хромосомный *A. caesium*, 20-хромосомный *A. tulipaefolium* уступает по этому показателю ряду 16-хромосомных видов, а 20-хромосомные *A. grande* и *A. tulipaefolium* значительно отличаются друг от друга по общей длине хромосом набора. Величина хромосом *A. tulipaefolium* из разных популяций также несколько варьирует (см. табл. 2).

Проведенные кариометрические исследования показали, что различия по длине хромосом могут обнаруживаться не только между разными видами лука, но и могут характеризовать целые секции. Наиболее крупными хромосомами обладают виды секций *Melanostomum*. Большинство исследованных видов этой секции имеет общую длину хромосом гаплоидного набора более 50 мк, исключение составляют *A. schubertii* и *A. fetissoyii* — виды с более мелкими хромосомами. Виды секций *Cera* и *Allium* имеют средние по величине хромосомы. Виды секций *Rhizirideum* и *Codanoprasum* имеют сравнительно мелкие хромосомы.

Заслуживает внимания также межвидовые различия по спутничным хромосомам. У 20-хромосомных *A. grande* и *A. tulipaefolium* в диплоидных наборах по 2 пары спутничных хромосом, такое же количество спутничных хромосом у 18-хромосомного *A. karataviense*. Подавляющее большинство 16-хромосомных видов имеет 1 пару спутничных хромосом на диплоидный набор. Среди 16-хромосомных видов нами обнаружены 2 пары спутничных хромосом у *A. auctum* и *A. pallasii*. В кариотипах большинства видов спутничная хромосома име-

ет очень маленький шарообразный спутник. Однако у некоторых видов наблюдаются спутники, диаметр которых равен толщине хромосом (*A. karataviense*).

Следует отметить, что в нашем материале (*A. iliense*, *A. pallasii*) мы наблюдали спутники, варьирующие по величине в пределах одной и той же популяции изучаемого вида. Такие вариации спутничных хромосом отмечены разными авторами (Levan, 1932). ^{и др.} Они характерны для разных видов рода *Allium* и объясняются чаще всего либо чувствительностью спутничных хромосом к спонтанным мутациям, либо явлениями амфиластии, либо гетерозиготностью по спутничным хромосомам (Иорданский, 1973; Вахтина, 1974).

Нами было проведено сравнение некоторых кариологических признаков изученных видов с данными цитофотометрического определения содержания ДНК в ядрах тетрад. Из табл. 2 видно, что содержание ДНК связано с размером хромосом. Так, виды секции *Rhizirideum* несколько уступают по содержанию ДНК видам секции *Sera*. Виды секций *Melanostomum* имеют сравнительно высокое содержание ДНК, но среди них можно выделить группу видов с низким содержанием ДНК — это мелкохромосомные виды *A. fetissovii*, *A. schubertii*. В пределах секции *Sera* по содержанию ДНК виды различаются менее, чем в 2 раза; видимо, это объясняется тем, что секция *Sera* — наиболее однородна по своим кариологическим, а также морфологическим признакам.

Вычисление коэффициента корреляции дало величину $+0,48 \pm 0,19$. Таким образом, содержание ДНК в отн.ед. у видов лука достоверно ($p < 0,05$) коррелирует с длиной хромосом гаплоидного набора.

Различие между видами лука по содержанию ДНК и
различие между видами лука по таксономическим
признакам

Для выяснения биологического смысла сильной межвидовой изменчивости по содержанию ДНК, свойственной, как известно, многим родам растений и животных (см. Оно, 1973), нами было сопоставлено содержание ДНК у 40 исследованных видов лука и степень выраженности у них 25 признаков, используемых в таксономии этого рода.

Все исследованные виды были разделены на виды с "высоким содержанием ДНК" и виды с "низким содержанием ДНК".

В первую группу были отнесены виды со средним содержанием ДНК в процентах к контролю (контролем служили культурные сорта А. сера) 94,0 и более, во вторую – виды с содержанием ДНК меньше 94,0% к контролю. Величина 94,0% была выбрана потому, что она делит исследованные нами виды на две одинаковые по численности группы

Анализ полученных четырехклеточных таблиц (2 x 2) методом хи-квадрат (Юл и Кендэл, 1960) выявил статистически достоверную связь между содержанием ДНК и следующими признаками: 1) формой луковиц ($\sum \chi^2 = 10,3$; $p > 0,99$); 2) окраской луковичных оболочек ($\sum \chi^2 = 3,63$; $p > 0,95$); 3) толщиной оболочек луковиц ($\sum \chi^2 = 3,60$; $p > 0,95$); 4) шириной листьев ($\sum \chi^2 = 10,0$; $p > 0,99$); 5) формой листьев ($\sum \chi^2 = 6,48$; $p > 0,95$); 6) наличием прицветников ($\sum \chi^2 = 3,64$; $p > 0,95$); 7) характером почв ($\sum \chi^2 = 4,90$; $p > 0,95$); 8) отношением ширины листа к его длине ($\sum \chi^2 = 6,48$; $p > 0,95$).

Полученные результаты показывают, что:

1) виды с более симметричной формой луковицы (с шаровидной или округлой) имеют в среднем более высокое содержание ДНК, чем виды с менее симметричной формой луковицы;

2) виды с темной окраской оболочек луковиц (черной, бурой, буро-красной) имеют в среднем более низкое содержание ДНК, чем виды с более светлой окраской оболочек луковиц;

3) виды с более толстыми оболочками луковиц имеют в среднем более низкое содержание ДНК, чем виды с тонкими оболочками луковиц;

4) виды с широкими листьями ($> 1,4$ см) имеют в среднем более высокое содержание ДНК, чем виды с узкими листьями;

5) виды с уплощенной листовой пластинкой имеют в среднем более высокое содержание ДНК, чем виды с неуплощенной листовой пластинкой;

6) виды с прицветниками имеют в среднем более низкое содержание ДНК, чем виды без прицветников;

7) виды, произрастающие преимущественно на мягких почвах (лесных, луговых, песчаных и солончаковых), имеют в среднем более высокое содержание ДНК, чем виды, произрастающие преимущественно на каменистых почвах;

8) виды с низким отношением длины листовой пластинки к ее ширине (виды с ланцетными, линейными, эллиптическими листьями) имеют в среднем более высокое содержание ДНК, чем виды с высоким отношением длины листовой пластинки к ее ширине.

Иными словами, повышение содержания ДНК сопровождается повышением степени симметричности луковицы, более светлой окраской оболочек луковицы, утончением оболочек луковицы, увеличением ширины листовой пластинки, уплощением листовой пластинки, утратой прицветников, более низким отношением длины листовой пластинки к его ширине; кроме того, для видов с высоким содержанием ДНК не характерно произрастание на каменистых склонах и щебнистых почвах.

Представление о степени связи между изменениями содер-

жания ДНК в геноме видов лука и различиями между видами по таксономически значимым признакам дает вычисление коэффициентов четырехклеточной корреляции, которые по своему знаку и абсолютной величине близки коэффициентам корреляции, вычисленным обычным путем (Юл и Кендал, 1960; Каминский, 1960). Они колебались от +0,30 (наличие прицветников, толщина и окраска оболочек луковицы) до +0,50 (форма луковиц, ширина листьев).

Следует указать, что при группировке видов по таксономически значимым признакам мы не имели исходных точек отсчета, поэтому положительные значения всех восьми коэффициентов четырехклеточной корреляции отражают лишь принятый нами способ составления рядов признаков. Например, между содержанием ДНК и толщиной оболочек луковицы абсолютная величина коэффициента четырехклеточной корреляции равна 0,30; этот коэффициент положителен, если повышению содержания ДНК противопоставляется снижение толщины оболочек луковицы; естественно, что этот коэффициент будет отрицательным, если повышению содержания ДНК противопоставить утолщение оболочек луковицы. То же справедливо и для остальных семи коэффициентов четырехклеточной корреляции.

Среди рассмотренных 26 признаков нами выявлены 2 корреляционные плеяды (Терентьев, 1959; Берг и Колосова, 1971). При этом оказалось, что признак "содержание ДНК" входит в состав очень плотной плеяды из 9 признаков, из которых 6 обнаруживают коррелятивную связь с содержанием ДНК. "Внеплеядными" оказались лишь коррелятивные связи содержания ДНК - характер почв произрастания и содержание ДНК - окраска оболочек луковицы.

Сопряженная изменчивость большинства признаков, с которыми коррелирует содержание ДНК, затрудняет оценку степени связи между этими признаками и содержанием ДНК на основании величины простых коэффициентов корреляции. Одним из

способов учета влияния сопряженной изменчивости признаков на степень корреляционных связей является вычисление частных коэффициентов корреляции.

В большинстве случаев, как и следовало ожидать, частные коэффициенты корреляции оказались ниже простых. Однако при некоторых принципах группировки признаков получают в целом высокие значения частных коэффициентов корреляции. В ряде случаев величины частных коэффициентов даже превосходят величины соответствующих простых коэффициентов корреляции. Максимальные значения частных коэффициентов достигают 0,54-0,55, то есть несколько превосходят максимальные значения коэффициентов корреляции между содержанием ДНК и отдельными признаками. Полученные результаты указывают на перспективность попыток выявления более сильных коррелятивных связей между содержанием ДНК и таксономически значимыми признаками луков, чем наблюдаемые в нашей работе. Одним из целесообразных способов анализа является, по-видимому, анализ множественных коэффициентов корреляции.

Как уже указывалось, дикорастущие виды луков исследовались очень бегло, и их тщательным морфолого-физиологическим, биохимическим и экологическим изучением практически никто не занимался. Это, естественно, затрудняет оценку биологического смысла установленных нами статистически достоверных коррелятивных связей между содержанием ДНК и рядом таксономически значимых признаков у видов лука.

При обсуждении полученных данных прежде всего следует подчеркнуть, что все признаки, с которыми коррелируют содержание ДНК, имеют безусловно приспособительное значение. Вряд ли можно сомневаться, что форма луковицы, толщина и окраска оболочек луковицы, характер листовой пластинки, наличие или отсутствие прицветников и какие-то морфо-физиологические особенности, позволяющие видам лука занимать различные экологические ниши (признак, "характер почв произрастания"), являются адаптивными признаками. Различия по

этим признакам используются в систематике рода *Allium*, как межвидовые различия, а при выращивании растений разных видов в коллекционных питомниках ботанических садов различия по признакам луковицы, листовой пластинки и плану строения цветка не исчезают; очевидно, указанные различия являются не модификационными, а наследственными, отражающими различия в норме реакции растений разных видов на совокупность факторов внешней среды. Поэтому мы вправе рассматривать установленные коррелятивные связи между содержанием ДНК и рядом указанных признаков, как связи между содержанием ДНК и наследственными межвидовыми различиями, имеющими адаптивное значение. Очевидно, потому изменения в содержании ДНК у видов лука нельзя считать ни "нейтральными", ни обусловленными накоплением так называемых нейтральных мутаций (Оно, 1973). Таким образом, гипотеза обусловленности межвидовых различий в содержании ДНК накоплением нейтральных мутаций, мало обоснованная теоретически (см. Кирпичников, 1972), находится в очевидном противоречии с полученными нами результатами.

В ы в о д ы

1. Методом двухволновой цитофотометрии определено содержание ДНК в гаплоидных ядрах тетрад у растений II2 популяций 40 видов лука, относящихся к 4 под родам. В указанной группе межвидовые различия по содержанию ДНК достигают 2-3 кратных, что не обусловлено различиями по числу хромосом.

2. Тетраплоиды с высоким содержанием ДНК превосходят родственные или диплоидные формы менее, чем в 2 раза, и встречаются тетраплоиды, уступающие диплоидам по содержанию ДНК.

3. В подроде *Rhizirideum* содержание ДНК в процентах к контролю (культурные сорта *A. сера*) колебалось от 82-85 (*A. saxatile*, *A. albidum*, *A. altaicum*) до 106-121 (*A. osehannini*, *A. victorialis*); в подроде *Allium* - от 59-63 (*A. pallasii*, *A. sabulosum*) до 105-118 (*A. kunthianum*, *A. rososkianum*); в подроде *Melanostomum* - от 81-94 (*A. akaka*, *A. schubertii*) до 107-145 (*A. iliense*, *A. matriculae*). Сравнительно высокое содержание ДНК характерно для видов секции *Melanostomum*; для видов секции *Rhizirideum* характерно сравнительно низкое содержание ДНК; в пределах секции *Сера* виды по содержанию ДНК различались менее, чем в 2 раза.

4. Установлено, что содержание ДНК в отн.ед. у видов лука коррелирует с длиной хромосом их гаплоидных наборов. (коэффициент корреляции $r = +0,48 \pm 0,19$).

5. Изучение хромосомных чисел у 40 видов лука подтвердило, что большинство из них является диплоидами (с $x = 8$ - 32 вида, с $x = 7$ - 1 вид, с $x = 9$ - 1 вид, с $x = 10$ - 2 вида). 3 вида представлены как диплоидными, так и тетраплоидными популяциями (*A. caesium*, *A. austum*, *A. rotundum*), 1 вид (*A. scabrellum*) является триплоидом.

6. Впервые установлены числа хромосом для видов: *A. gunibicum* ($2n = 16$), *A. delicatulum* ($2n = 16$), *A. austum* ($2n = 16$), *A. iliense* ($2n = 16$), *A. praescissium* ($2n = 16$), *A. sabulosum* ($2n = 16$).

7. Изучение морфологии хромосом в метафазах деления микроспор позволило описать впервые кариотипы 5 видов с $2n = 16$ - *A. iliense*, *A. austum*, *A. serabschanicum*, *A. pallasii*, *A. sabulosum*. Для них характерны метацентрические и субметацентрические хромосомы; только *A. austum* содержит 1 пару акроцентрических хромосом. 2 пары спутничных хромосом имеются только у *A. austum* и *A. pallasii*. Спутник в основном точечного типа, иногда верьбрудий по размерам.

8. В популяциях *A. schubertii* и *A. pallasii* встречаются

растения с В-хромосомой.

9. Содержание ДНК у 40 видов лука сопоставлено со степенью выраженности у них 25 таксономически значимых признаков. Для 8 признаков (форма луковицы, окраска луковичных оболочек, толщина оболочек луковицы, ширина листьев, форма листьев, наличие прицветников, характер почвы, отношение ширины листа к его длине) обнаружены статистически достоверные коррелятивные связи с содержанием ДНК ($r = +0,3-0,5$).

10. Признак "содержание ДНК" входит в состав плотной плеяды признаков, что свидетельствует о приспособительном значении межвидовой изменчивости по содержанию ДНК.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Р.О.Закирова, Л.И.Вахтина. Внутривидовая изменчивость по количеству генетического материала и ее причины (на примере рода *Allium* L.) Тезисы докл. У делег. съезда Всесоюз. ботан. об-ва, Киев, 148-149, 1973.
2. Р.О.Закирова, Л.И.Вахтина. Цитофотометрическое и кариологическое изучение некоторых видов лука подрода *Melanostomium* (Webb. et Berth.) Wendelbo секции *Melanostomium*. Ботанический журнал, 59, 12 : 1819-1827, 1974.
3. Р.О.Закирова, Л.И.Вахтина. Цитофотометрическое и кариологическое изучение некоторых видов лука секций *Sodapogonium* (Reichb.) и *Allium*. В сб.: "Функциональная морфология, генетика и биохимия клетки", Л. 74-77, 1974.
4. Р.О.Закирова, Л.И.Вахтина. Цитофотометрическое изучение некоторых видов лука секций *Sera Prokh.* и *Rhizirideum* Don. В сб.: "Функциональная морфология, генетика и био-

химия клетки". I. 70-74, 1974.

5. И.И.Вахтина, Р.О.Закирова и Ю.Б.Вахтин. Содержание ДНК и таксономически значимые признаки видов лука. В сб.: "Функциональная морфология, генетика и биохимия клетки", I. 373-376, 1974.

Отпечатано на ротопринте Миншахпрома Казахской ССР

Заказ №1970, тираж 200.