

Характер кариотипической изменчивости в популяциях некоторых видов *Chondrilla*¹

Исследование кариотипов имеет большое значение для систематики и установления взаимоотношений изучаемого вида с другими и тем самым, в какой-то степени, для составления представлений об эволюции вида [11].

Давно замечено, что тем группам растений, для которых характерен гаметофитный апомиксис, зачастую свойственна хромосомная нестабильность [14; 16; 17]. Однако на действительных масштабах ее внимание не акцентировалось, хотя в целом ряде работ на примере автономных апомиктов *Asteraceae*, – прежде всего, таких, как *Pilosella*, *Taraxacum*, *Hieracium*, – масштабы этой изменчивости были продемонстрированы [5; 9]. Среди исследованных объектов были и растения двух популяций *Chondrilla juncea* L. Была предпринята попытка выявления возможных причин и последствий реализации этого явления и роли в хромосомном видообразовании [3; 4; 6; 10; 15].

В связи с изучением особенностей характера генетического полиморфизма и морфологической изменчивости у ряда видов рода *Chondrilla* в европейской части России [7; 8] появилась необходимость исследования и характера кариотипической изменчивости у этих объектов. Выбор объектов данного исследования был обусловлен именно результатами биоморфологического и генетического анализов изменчивости в популяциях видов и особенностями их таксономического подразделения в соответствии с полученными результатами. При этом характер кариотипической изменчивости растений выявляли при исследовании 17 популяций шести видов *Chondrilla*, а именно 2 популяций *Ch. ambigua* Fisch., 6 популяций *Ch. brevirostris* Fisch. et Mey., 4 популяций *Ch. laticoronata* Leonova. 3 популяций *Ch. canescens* Kar. & Kir., одной популяции *Ch. juncea* и одной популяции *Ch. pauciflora*, Ledeb. из Астраханской, Воронежской и Саратовской областей, Республики Калмыкия и Западного Казахстана (табл. 1). В качестве исходного материала для исследования были использованы семена растений, собранные в 2015–2017 гг. При этом, прежде всего, исследовались популяции таксонов, для которых результаты изучения характера изменчивости поддерживали их видовую самостоятельность, а также двух таксонов, видовая самостоятельность которых не показана результатами исследования (*Ch. Canescens* и *Ch. juncea*) [7; 8].

Таблица 1

**Места сбора образцов из популяций видов рода *Chondrilla* в 2015–2017 гг.
для цитогенетического анализа**

Название вида	№ ЦП	Место сбора
<i>Ch. ambigua</i>	1030	Астраханская область, Красноярский р-н, окр. п. Досанг
<i>Ch. ambigua</i>	1031	Республика Калмыкия, Яшкульский район, окр. п. Хулхута
<i>Ch. brevirostris</i>	1029	Астраханская область, Ахтубинский р-н, окр. с. Болхуны
<i>Ch. brevirostris</i>	1046	Астраханская область, Харабалинский р-н, окр. с. Вольное
<i>Ch. brevirostris</i>	1055	Астраханская область, Харабалинский р-н, окр. ст. Верблюжья
<i>Ch. brevirostris</i>	1058	Астраханская область, Красноярский р-н, окр. п. Досанг

* А. С. Пархоменко, Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского (Саратов).

E-mail: parkhomenko_as@mail.ru

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 15-04-04087).

<i>Ch. brevirostris</i>	1059	Калмыкия, Яшкульский район, окр. п. Хулхута
<i>Ch. brevirostris</i>	1077	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., Бокейординский р-н, окр. с. Жиеккум
<i>Ch. canescens</i>	1040	Саратовская область, Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынска, гора Беленькая
<i>Ch. canescens</i>	1054	Астраханская область, Ахтубинский р-н, окр. ст. Капустин Яр
<i>Ch. canescens</i>	1074	Воронежская область, Богучаровский р-н, окр. с. Терешково
<i>Ch. juncea</i>	1027	Саратовская область, Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка
<i>Ch. laticoronata</i>	1056	Астраханская область, Ахтубинский р-н, окр. п. Верблюжье
<i>Ch. laticoronata</i>	1070	Астраханская область, Харабалинский р-н, окр. с. Сасыколи
<i>Ch. laticoronata</i>	1071	Астраханская область, Харабалинский р-н, окр. с. Тамбовка
<i>Ch. laticoronata</i>	1076	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., Бокейординский р-н, окр. с. Жиеккум
<i>Ch. pauciflora</i>	1078	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., Бокейординский р-н, окр. с. Урда

Ранее в отношении числа хромосом в роде *Chondrilla* исследовались образцы нескольких видов. При этом у *Ch. Ambigua* число хромосом было равно $2n = 10$, у *Ch. brevirostris* – 15, у *Ch. graminea* – 20, у *Ch. juncea* – 14–16, у *Ch. pauciflora* – 15 [12; 13]. В наших исследованиях двух популяций *Ch. juncea* было выявлено варьирование уровня плоидности в диапазоне 2–5-х при доминировании уровней плоидности 3–4-х. При этом выявлен довольно высокий процент анеу- и миксоплоидов [9].

Кариотипическую изменчивость растений в популяциях выявляли путем подсчета числа хромосом в клетках меристем на давленных препаратах [1; 11]. Анализ числа хромосом у проростков осуществляли в апикальных меристемах корешков после проращивания семян, завязавшихся при различных режимах цветения (свободное цветение и цветение в условиях беспыльцевого режима). По достижении корешками длины 10–12 мм их обрабатывали водным раствором бромнафталина в течение 3,5 часа при температуре 4 °С. После предобработки корешки фиксировали в смеси 95 % этиловый спирт – 45 % уксусная кислота в соотношении 3:1 в течение суток. Зафиксированный материал окрашивали в ацетогематоксилине и далее готовили временные давленные препараты в 80%-ном растворе хлоралгидрата.

Материал исследовали под микроскопом AxioScope. A1 (Carl Zeiss) с масляной иммерсией при увеличении 100×16 . Микрофотографирование производили с использованием цифровой камеры высокого разрешения Axio Cam MRc 5 (D) и адаптера 60N-C 1" 1.0x. Подсчет числа хромосом проводили не менее чем в 10 различных клетках на каждом препарате [2].

Статистический анализ полученных данных проводили с использованием программы Excel (Microsoft Office Excel 2007).

Показано, что вид *Ch. ambigua* является строгим диплоидом ($2n = 2x = 10$), в то время как близкий к нему вид *Ch. pauciflora* – строгий триплоид ($2n = 3x = 15$). Часть растений *Ch. juncea* оказались диплоидными, а часть тетраплоидными. Растения *Ch. canescens* большей частью были триплоидами, но около 10 % – диплоидами. Растения *Ch. laticoronata* вне зависимости от места сбора оказались триплоидными, только в одной из популяций часть особей оказалась пентаплоидами (табл. 2).

Таблица 2

Уровень плоидности в клетках корневых апикальных меристем *Chondrilla* при различных режимах цветения в 2015–2017 гг.

Название вида	Усл. № популяции	Год исследования	Режим цветения	Проанализировано проростков					
				всего, шт.	из них, %				
					х	2х	3х	4х	5х
<i>Ch. ambigua</i>	1030	2015	с/ц	3	0	100	0	0	0
		2016	с/ц	3	0	100	0	0	0
		2017	с/ц	36	0	100	0	0	0
<i>Ch. ambigua</i>	1031	2015	с/ц	4	0	100	0	0	0
<i>Ch. brevirostris</i>	1029	2015	с/ц	8	0	0	12,5	87,5	0
			с/ц	9	0	0	100	0	0
		2016	б/п	3	0	0	100	0	0
			с/ц	47	0	0	100	0	0
<i>Ch. brevirostris</i>	1046	2016	с/ц	62	0	0	100	0	0
<i>Ch. brevirostris</i>	1055	2016	с/ц	24	0	8,3	87,5	4,2	0
		2017	с/ц	19	0	0	100	0	0
<i>Ch. brevirostris</i>	1058	2016	с/ц	10	0	0	90,0	10,0	0
			б/п	2	0	0	100	0	0
<i>Ch. brevirostris</i>	1059	2016	с/ц	61	1,6	98,4	0	0	0
<i>Ch. brevirostris</i>	1077	2017	с/ц	71	0	0	100	0	0
<i>Ch. canescens</i>	1040	2016	с/ц	54	0	9,3	90,7	0	0
<i>Ch. canescens</i>	1054	2016	с/ц	12	0	0	100	0	0
<i>Ch. canescens</i>	1074	2017	с/ц	5	0	0	100	0	0
<i>Ch. juncea</i>	1027	2015	с/ц	11	0	0	72,7	27,3	0
			б/п	2	0	0	50,0	50,0	0
		2016	с/ц	19	0	0	52,6	47,4	0
<i>Ch. laticoronata</i>	1056	2016	с/ц	39	0	0	100	0	0
<i>Ch. laticoronata</i>	1070	2016	с/ц	10	0	0	100	0	0
<i>Ch. laticoronata</i>	1071	2016	с/ц	2	0	0	100	0	0
		2017	с/ц	35	0	0	94,3	0	5,7
<i>Ch. laticoronata</i>	1076	2017	с/ц	53	0	0	100	0	0

Примечание: х = 5.

При детальном исследовании у *Ch. brevirostris*, *Ch. canescens*, *Ch. juncea* и *Ch. laticoronata* выявлена большая доля анеу- и миксоплоидов. При этом число лишних или недостающих хромосом при анеуплоидии даже в пределах одного апекса существенно варьировала (табл. 3), а у миксоплоидов в пределах одного апекса обнаружены клетки с различным уровнем плоидности.

Максимальный процент анеуплоидов и миксоплоидов отмечен в популяциях *Ch. brevirostris*, *Ch. laticoronata* и *Ch. canescens*. При этом обращает на себя внимание значительное варьирование параметра как на межпопуляционном, так и на внутривидовом уровне.

Таблица 3

Частота анеу- и миксоплоидии в клетках меристем в семенном потомстве, полученном при свободном цветении (с/ц) и беспыльцевом режиме (б/п), в популяциях видов *Chondrilla* в 2015–2017 гг.

Название вида	№ ЦП	Год исследования	Режим цветения	Проанализировано проростков (%) с	
				миксоплоидией	анеуплоидией
<i>Ch. ambigua</i>	1030	2015	с/ц	0	0
		2016	с/ц	0	0
		2017	с/ц	0	0
<i>Ch. ambigua</i>	1031	2015	с/ц	0	0
<i>Ch. brevirostris</i>	1029	2015	с/ц	100	100
		2016	с/ц	100	100
			б/п	100	100
		2017	с/ц	55,3±7,33	55,3±7,33
<i>Ch. brevirostris</i>	1046	2016	с/ц	12,9±4,29	11,3±4,05
<i>Ch. brevirostris</i>	1055	2016	с/ц	75,0±9,03	75,0±9,03
		2017	с/ц	73,7±10,38	73,7±10,38
<i>Ch. brevirostris</i>	1058	2016	с/ц	80,0±13,33	80,0±13,33
			б/п	50,0±5,00	50,0±5,00
<i>Ch. brevirostris</i>	1059	2016	с/ц	98,4±1,64	96,7±2,30
<i>Ch. brevirostris</i>	1077	2017	с/ц	38,0±5,80	38,0±5,80
<i>Ch. canescens</i>	1040	2016	с/ц	98,2±1,85	96,3±2,59
<i>Ch. canescens</i>	1054	2016	с/ц	75,0±13,06	75,0±13,06
<i>Ch. canescens</i>	1074	2017	с/ц	20,0±2,00	20,0±2,00
<i>Ch. juncea</i>	1027	2015	с/ц	36,4±15,21	36,4±15,21
			б/п	50,0±5,00	50,0±5,00
		2016	с/ц	15,8±8,59	15,8±8,59
<i>Ch. laticoronata</i>	1056	2016	с/ц	20,5±6,55	20,5±6,55
<i>Ch. laticoronata</i>	1070	2016	с/ц	60,0±16,33	50,0±16,67
<i>Ch. laticoronata</i>	1071	2016	с/ц	100	100
		2017	с/ц	25,7±7,50	25,7±7,50
<i>Ch. laticoronata</i>	1076	2017	с/ц	86,8±4,70	86,8±4,70

Литература

1. Абрамова Л. И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристемах и пыльцевых зернах культурных растений. – Л., 1988. – 61 с.
2. Гриф В. Г., Агапов Н. Д. К методике описания кариотипов растений // Бот. журн. – 1986. – Т. 71, № 4. – С. 550–553.
3. Кашин А. С. Генезис клеток апикальных меристем и реализация гаметофитного апомиксиса у цветковых // Онтогенез. – 2012. – Т. 43, №. 2. – С. 121–135.
4. Кашин А. С. Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксисе // Успехи современной биологии. – 2000. – Т. 120, № 5. – С. 501–511.
5. Кашин А. С., Демочко Ю. А., Мартынова В. С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, № 9. – С. 35–54.
6. Кашин А. С., Залесная С. В., Титовец В. В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 3. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, № 12. – С. 13–28.

7. Кашин А. С., Крицкая Т. А., Пархоменко А. С., Кондратьева А. О., Петрова Н. А. Полиморфизм видов *Chondrilla* европейской части России // Систематика и эволюционная морфология растений : материалы конф., посвящ. 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова (Москва, 31 января – 3 февраля 2017 г.). – М. : МАКС Пресс, 2017. – С. 195–200.
8. Кашин А. С., Крицкая Т. А., Попова А. О., Пархоменко А. С. Генетическая дифференциация видов *Chondrilla* (Asteraceae) европейской части России по данным ISSR маркирования // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2017. – Т. 122, № 1. – С. 50–70.
9. Кашин А. С., Цветова М. И., Демочко Ю. А. Цитогенетические особенности генезиса клеток апикальных меристем при гаметофитном апомиксисе (на примере автономных апомиктов Asteraceae) // Цитология и генетика. – 2011. – Т. 45, № 2. – С. 28–40.
10. Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н. и др. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella* (Asteraceae). 1. Базовые виды // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84, № 4. – С. 25–38.
11. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. – М. : Колос, 1980. – 304 с.
12. Хромосомные числа цветковых растений. – Л. : Наука, 1969. – 928 с.
13. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства Aceraceae–Menyanthaceae. – Л. : Наука, 1990. – 509 с.
14. Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt. I–III // Lunds. Univ. Arsskrift. – 1946. – Bd. 42. – P. 1–68 ; 1947. – Bd. 43. – P. 69–370.
15. Kashin A. S. Gametophytic apomixis and the problem of genomic chromosome imbalance in Angiosperms // Russian Journal of Genetics. – 1999. – Т. 35, № 8. – P. 890–900.
16. Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin e. a., 1984. – P. 475–518.
17. Thomas P. T. Reproductive versatility in *Rubus*. II. The chromosomes and development. // J. Genet. – 1940. – Vol. 40, № 1–2. – P. 119–128.

A. S. Parkhomenko,
Saratov state university (Saratov)

KARYOTYPIC VARIATION IN POPULATIONS OF SOME SPECIES OF CHONDRILLA

Karyotypic variability of plants in 17 populations of *Chondrilla ambigua* Fisch., *Ch. brevirostris* Fisch. et Mey., *Ch. laticoronata* Leonova, *Ch. canescens* Kar. & Kir., *Ch. juncea* and *Ch. pauciflora* Ledeb. from Astrakhan, Voronezh and Saratov regions, the Republic of Kalmykia and Western Kazakhstan is investigated. It is shown that the form of *Ch. ambigua* is a strict diploids ($2n = 2x = 10$), while a closer look *Ch. pauciflora* is a strict triploid ($2n = 3x = 15$). Part of the plants *Ch. juncea* proved diploid, and part of tetraploid. Plants *Ch. canescens* for the most part were triploidy, but about 10 % diploids. Plants *Ch. laticoronata* regardless of the collection site were triploid, only in one population of birds was pentaploid. From *Ch. brevirostris*, *Ch. canescens*, *Ch. juncea* and *Ch. laticoronata* revealed a large proportion of aneu- and mixoploids.