

УДК 582:635.25:576.312.34

МОРФОМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КАРИОТИПОВ ДЕВЯТИ ДИПЛОИДНЫХ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* L.

В. А. КОМИССАРОВ, Е. М. ТАРАСОВА

(Кафедра селекции и семеноводства овощных и плодовых культур)

Хорошо известно, что кариотип является одной из важнейших характеристик вида и представляет собой набор определенных хромосом в клетках индивидуумов данного вида. Каждая хромосома этого набора является группой сцепления генов и имеет определенное генетическое содержание, с одной стороны, и свою морфологию — с другой. Изучению числа и морфологии хромосом растений в последние годы уделяется все большее внимание. Эти исследования имеют как практическое, так и теоретическое значение, поскольку результаты морфометрического и сравнительного анализов кариотипов дают дополнительные материалы, необходимые для направленной селекционной работы с культурой, а также для уточнения систематики и установления степени эволюционной близости исследуемых видов.

Кариологические исследования рода *Allium* L. проводятся не менее 70 лет и продолжают в настоящее время. Однако подробный кариотипический анализ проведен у сравнительно небольшого количества видов, что объясняется в основном ограниченными методическими возможностями. В последнее время эти возможности резко возросли в связи с использованием меченых предшественников, применением флуорохромов, развитием методов идентификации хромосом, улучшением техники приготовления препаратов.

Идентификация хромосом является одной из центральных проблем при изучении кариотипов. В том случае, когда хромосомы не имеют четко выраженных маркеров, таких, как спутники, вторичные перетяжки и т. д., для систематизации кариотипа может быть использован статистический метод, при котором характеристика хромосомы определяется на основе анализа достаточно представительной выборки метафазных пластинок.

Содержание настоящей работы составляет кариотипический анализ с привлечением современных методов количественной идентификации хромосом девяти диплоидных видов рода *Allium* L.

В качестве экспериментального материала использованы проростки девяти видов лука, полученных из мировой коллекции ВИРа: *A. obliquum* L. (к-1957), *A. obliquum* L. (к-2052), *A. aflatunense* B. Fedtsch. (к-2056), *A. rotundum* L. (к-3018), *A. altaicum* Pall. (к-1793), *A. polyphyllum* Kar. et Kir. (к-2053), *A. schoenoprasum* L. (к-3029), *A. angulosum* L. (пор. 29), лук дикий (к-1782).

Анализ хромосомных наборов проводили на метафазных пластинках давленных временных препаратов. Техника приготовления препаратов описана ранее [2]. Хорошие метафазные пластинки фотографировали в фазово-контрастной иммерсионной системе микроскопа МБА-1А (в качестве примера на рис. 1 представлена метафазная пластинка *A. aflatunense* B. Fedtsch.).

На полученных фотографиях измеряли длины плеч отдельных хромосом, после чего вычисляли их относительную длину l в процентах от общей длины L диплоидного набора данной клетки, а также плечевой индекс M , представляющий собой отношение размеров большего и меньшего плеч хромосомы. Величины спутничной нити и вторичной перетяжки в хромосомах, где они имелись, в расчет не принимали. Полученные результаты подвергались статистической обработке с использованием последовательного анализа распределений хромосом и метода поликариограмм.

Особое место в кариологическом анализе видов занимают спутничные хромосомы, поскольку их можно визуально четко идентифицировать в пределах хромосомного набора. У всех девяти изучаемых нами видов имелось по одной паре хорошо выраженных спутничных хромосом. Все они являются типичными акроцентриками со спутниками на коротких плечах, что согласуется с данными, полученными А. Леваном [5].

На рис. 2 представлены наблюдаемые нами типы спутничных хромосом. По классификации Е. Баталья [4], в основу которой положено отношение размеров спутничного района к диаметру хромосомы, в нашем исследовании выделено 3 типа спутников: микроспутники, размеры которых меньше половины диаметра хромосомы (*A. obliquum* L., *A. rotundum* L., *A. polyphyllum* Kar. et Kir., *A. schoenoprasum* L.,

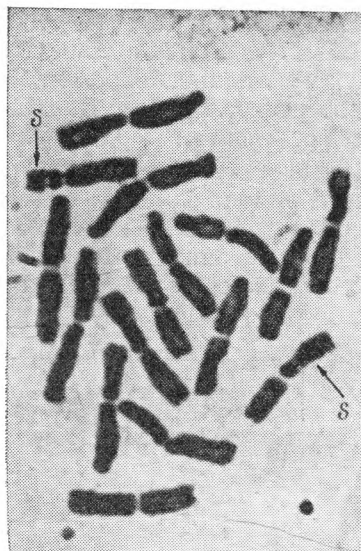


Рис. 1. Метафазная пластинка *A. aflatumense* В. Fedtsch. (к-2056) — спутничные хромосомы.

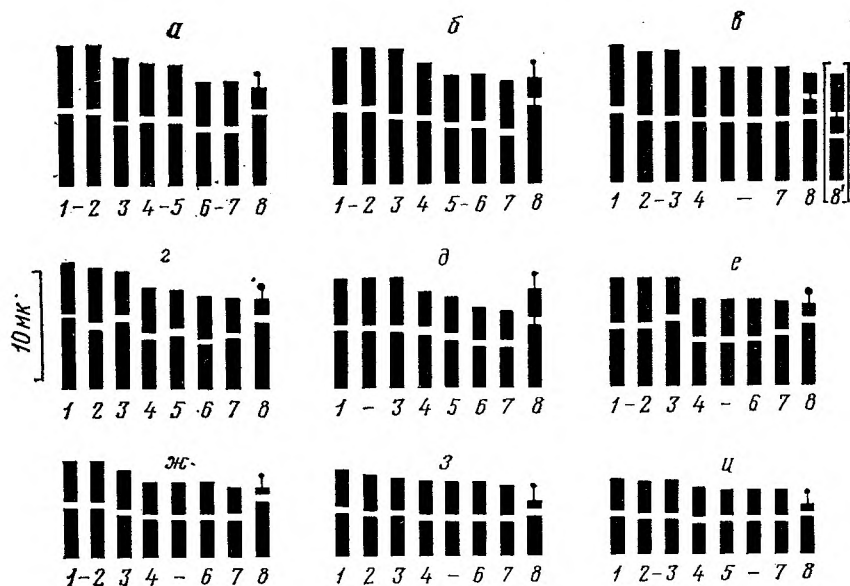


Рис. 2. Идиограммы.

а — *A. obliquum* L. (к-1957); б — *A. obliquum* L. (к-2052); в — *A. aflatumense* В. Fedtsch. (к-2056); г — *A. altaicum* Pall. (к-1793); д — *A. angulosum* L. (ноп. 29); е — лук дикий (к-1782); ж — *A. schoenoprasum* L. (к-3029); з — *A. polyphyllum* Kar. et Kir. (к-2053); и — *A. rotundum* L. (к-3018).

A. angulosum L.); макроспутники — больше половины диаметра хромосомы (*A. altaicum* Pall., лука дикого) и линейные спутники, имеющие форму длинного хромосомного сегмента (*A. aflatanense* B. Fedtsch.). Интересно, что у спутничных хромосом *A. aflatanense* B. Fedtsch. наблюдался резкий гетероморфизм гомологов, что выражалось как в их метрической характеристике (\bar{M} , \bar{l} в таблице), так и морфологии спутничного района (рис. 2, в, № 8). Во всех девяти случаях спутники были локализованы на конце хромосомы (терминальные спутники).

Изменение в морфологии микро- и макроспутников касалось в основном степени спирализации как самих спутников, так и спутничной нити, связывающей спутник с телом хромосомы, ввиду чего в ряде случаев вторичная перетяжка плохо просматривалась, либо не просматривалась вообще. При частичной деспирализации спутника имели место спутничные хромосомы с так называемым «диффузным спутником» (по терминологии Ю. Тию и А. Левана [8]), как, например, у *A. schoenoprasum* L. Более подробно вопрос спирализации и деспирализации спутничного района изучен в работе Е. Тарасовой [3].

Метрическая характеристика спутничных хромосом представлена в табл. 1.

В случае отсутствия у хромосом четко выраженных маркеров систематизация кариотипа проводилась с помощью последовательного построения распределений хромосом [2, 3], а также метода поликариограмм [7]. Суть последнего заключается в том, что отдельные хромосомы изображаются точками в двумерном пространстве их относительных характеристик M и l ,

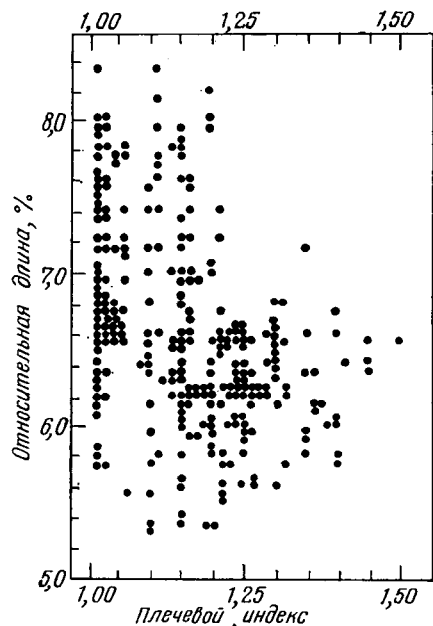


Рис. 3. Поликариограмма *A. aflatanense* B. Fedtsch. (к-2056).

в результате чего на графике возникают области скопления точек, которые представляют ту или иную кариотипическую группу с близкими морфометрическими показателями. В качестве примера на рис. 3 представлена поликариограмма *A. aflatanense* B. Fedtsch.

Для каждой кариотипической группы вычислены средние значения ее морфометрических параметров и дана ее характеристика. Когда кариотипическая группа включала более двух хромосом, вычисленные средние значения представляли собой усредненные значения этих величин по отдельным гомологам, входящим в данную кариотипическую группу.

На основе данных табл. 1 составлены формулы кариотипов (табл. 2) и построены идиограммы (рис. 2) для всех изученных видов. Только у *A. altaicum* Pall. использованными в работе методами не удалось систематизировать кариотип. Для данного вида при составлении формул кариотипа и построении идиограмм мы исходили из общепринятого метода «наибольшего подобия гомологов», поэтому они носят в значительной мере условный характер.

Исследованные в работе виды — диплоиды с соматическим числом $2n = 16$, так что гаплоидный набор у них составляет $n = 8$. Л. И. Вахтина [1] у *A. polyphyllum* Kar. et Kir. отмечала тетраплоидную форму с соматическим числом $2n = 32$.

Морфометрическая характеристика карิโอ типов девяти видов рода *Allium* L.

№ группы	Название группы	Число хромосом в группе	$\bar{M} \pm m$	$(\bar{I} \pm m) \cdot \%$	$(\bar{L} \pm m) \cdot$ мкм
A. obliquum L. (к-1957), число клеток 21					
1	Большие субметацентрики	4	1,18±0,02	7,30±0,07	168±8
2	Средние метацентрики	2	1,00±0,00	6,60±0,14	
3	Средние субметацентрики	4	1,21±0,03	6,25±0,07	
4	Малые субметацентрики	4	1,23±0,04	5,30±0,08	
5	Спутничные хромосомы	2	3,80±0,57	5,37±0,12	
A. obliquum L. (к-2052), число клеток 10					
1	Большие субметацентрики	4	1,25±0,05	7,40±0,10	161±8
2	Большие метацентрики	2	1,00±0,00	7,37±0,07	
3	Средние субметацентрики	2	1,25±0,06	6,45±0,07	
4	Малые субметацентрики	4	1,19±0,05	5,63±0,10	
5	Малые метацентрики	2	1,00±0,00	5,50±0,14	
6	Спутничные хромосомы	2	3,91±0,14	5,65±0,15	
A. altaicum Pall. (к-1793), число клеток 43					
1	Большие субметацентрики	2	1,43±0,06	7,72±0,19	143±2
2	Большие метацентрики	2	1,08±0,03	7,35±0,16	
3	Большие субметацентрики	2	1,52±0,06	7,03±0,11	
4	Средние метацентрики	2	1,08±0,03	6,08±0,13	
5	Малые субметацентрики	2	1,46±0,07	5,88±0,12	
6	Малые метацентрики	2	1,06±0,04	5,46±0,12	
7	Малые субметацентрики	2	1,42±0,07	5,42±0,11	
8	Спутничные хромосомы	2	4,97±0,41	5,10±0,11	
A. angulosum L. (пор. 29), число клеток 14					
1	Большие субметацентрики	6	1,20±0,03	7,30±0,07	129±2
2	Средние субметацентрики	2	1,57±0,09	6,25±0,08	
3	Средние субметацентрики	2	1,27±0,05	6,00±0,08	
4	Малые субметацентрики	2	1,15±0,04	5,20±0,10	
5	Малые субметацентрики	2	1,46±0,07	4,90±0,10	
6	Спутничные хромосомы	2	2,25±0,41	5,90±0,09	
A. aflatumense B. Fedtsch. (к-2056), число клеток 21					
1	Большие метацентрики	2	1,13±0,02	7,50±0,08	159±4
2	Большие метацентрики	4	1,00±0,02	7,00±0,10	
3	Средние субметацентрики	8	1,18±0,03	6,23±0,07	
4	Спутничные хромосомы	2	5,13±0,59	4,25±0,12	
			3,28±0,41	3,18±0,14	
A. schoenoprasum L. (к-3029), число клеток 15					
1	Большие субметацентрики	4	1,17±0,04	7,65±0,08	108±2
2	Средние метацентрики	2	1,00±0,00	6,83±0,08	
3	Малые субметацентрики и метацентрики с $M \leq 1,3$	6	1,15±0,04	5,73±0,07	
4	Малые субметацентрики с $M \geq 1,3$	2	1,49±0,08	5,32±0,09	
5	Спутничные хромосомы	2	8,08±0,66	5,27±0,10	
Лук дикий (к-1782), число клеток 15					
1	Большие метацентрики и субметацентрики	4	1,26±0,04	7,32±0,09	128±3
2	Большие субметацентрики	2	1,74±0,08	7,25±0,08	
3	Малые метацентрики и субметацентрики	6	1,17±0,04	5,67±0,08	
4	Малые субметацентрики	2	1,69±0,10	5,50±0,10	
5	Спутничные хромосомы	2	5,27±0,61	5,25±0,11	

№ группы	Название группы	Число хромосом в группе	$\bar{M} \pm m$	$(\bar{I} \pm m)$, %	$(\bar{L} \pm 1m)$, мкм
A. polyphyllum Kar. et Kir. (к-2053), число клеток 15					
1	Большие субметацентрики	2	1,15±0,04	7,50±0,07	97±2
2	Большие метацентрики	2	1,00±0,00	7,32±0,07	
3	Средние субметацентрики	2	1,20±0,05	6,60±0,07	
4	Средние метацентрики	6	1,00±0,00	6,35±0,07	
5	Малые субметацентрики	2	1,16±0,05	5,87±0,08	
6	Спутничные хромосомы	2	6,30±0,68	4,40±0,10	
A. rotundum L. (к-3018), число клеток 10					
1	Большие субметацентрики	2	1,18±0,07	7,40±0,10	85±5
2	Большие метацентрики	4	1,03±0,03	7,27±0,11	
3	Средние метацентрики	2	1,00±0,00	6,20±0,10	
4	Средние субметацентрики	6	1,17±0,06	6,20±0,10	
5	Спутничные хромосомы	2	5,57±0,59	4,50±0,12	

Т а б л и ц а 2

Формулы кариотипов*

Виды	Формула
A. obliquum L. (к-1957)	2 (1S _m + 2L _s + 2S _s + 2M _s + 1M _a)
A. obliquum L. (к-2052)	2 (1L _m + 1M _m + 2L _s + 1S _s + 2M _s + 1M _a)
A. aflatumense B. Fedtsch. (к-2056)	2 (3L _m + 4S _s + 1M _a)
A. altaicum Pall. (к-1793)	2 (1L _m + 1S _m + 1M _m + 2L _s + 2M _s + 1M _a)
A. angulosum L. (пор. 29)	2 (3L _s + 2S _s + 2M _s + 1M _a)
Дикий лук (к-1782)	2 (3L _{s+m} + 4M _{s+m} + 1M _a)
A. schoenoprasum L. (к-3029)	2 (1S _m + 2L _s + 4M _{s+m} + 1M _a)
A. polyphyllum Kar. et Kir. (к-2053)	2 (1L _m + 3S _s + 1L _s + 1S _s + 1M _s + 1M _a)
A. rotundum (к-3018)	2 (2L _m + 1S _m + 1L _s + 3S _s + 1M _a)

* При составлении формул использовались следующие обозначения: метацентрики (m) с $\bar{M} \sim 1,00-1,15$; субметацентрики (s) с $\bar{M} \sim 1,15-3,00$; акроцентрики (a) с $\bar{M} > 3,00$; большие (L) с $\bar{I} \geq 7,0$; средние (S) с $\bar{I} \sim 6,0-7,0$; малые (M) с $\bar{I} < 6,0$.

Кариотипы изученных видов различаются по длине хромосом. Самые длинные хромосомы у A. obliquum L. (к-1957) достигают 12,3 мкм, в то время как у A. rotundum L. они имеют длину всего 6,3 мкм. Также резко различаются кариотипы исследованных видов по размерам малых хромосом наборов. В то время как длина самых мелких хромосом у A. obliquum L. (к-1957) равна 8,9 мкм, у A. rotundum L. она составляет 3,8 мкм. Длина диплоидного набора у A. obliquum L. (к-1957) в 2 раза больше, чем у A. rotundum L. (168 против 85 мкм), обладающего наиболее мелкими хромосомами.

Таким образом, наблюдается резкая вариабельность по длине хромосом даже в пределах видов с одинаковым количеством хромосом, в то время как различия между самой крупной и самой мелкой хромосомами в пределах одного набора невелики, примерно 2—3 мкм, это характерно и для других видов рода Allium L. [6] У девяти изученных видов имеется одна пара резко асимметричных спутничных хромосом.

Выводы

1. Методами статистического анализа хромосом удалось систематизировать кариотипы девяти видов рода Allium L. Определены морфо-

метрические характеристики выделенных кариотипических групп. В результате получены идиограммы и формулы кариотипов исследованных в работе видов лука.

2. Кариотипы данных видов лука характеризуются наличием одной пары спутничных акроцентрических хромосом. Отмечена большая вариабельность морфологии спутничного района, что выражалось в вариабельности не только размеров спутника, но и степени спирализации спутничной нити.

3. Изученные виды резко различаются между собой по значительному числу признаков: длине отдельных хромосом и общей длине кариотипа, по морфологии спутничных хромосом и т. д. Это указывает на широкое кариотипическое разнообразие и гетерогенность рода *Allium* L.

4. Полученные результаты морфометрического анализа хромосом изученных видов рода *Allium* L. могут быть использованы для уточнения систематического положения этих видов и решения вопроса их филогенетических отношений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вахтина Л. И. Сравнительно-кариологическое исследование некоторых видов секции *Rhiziridium* Don. «Бот. журн.», 1965, вып. 50, № 3, с. 387—394. — 2. Тарасова Е. М. Кариологическое изучение некоторых диких и культурных видов рода *Allium* L. Автореф. канд. дис., 1973. — 3. Тарасова Е. М. Исследование кариотипов девяти видов рода *Allium* L. «Бюлл.

ВИР», 1973, вып. 29, с. 74—87. — 4. Battaglia E. "Phytomorphology", 1955, vol. 5, p. 171—184. — 5. Lev an A. "Hereditas", 1932, vol. 16, N 3, p. 257—294. — 6. Lev an A. "Hereditas", 1935, vol. 20, N 3, p. 289—330. — 7. P a t a u K. "Amer. J. Humah Genetics", 1960, vol. 12, p. 250—257. — 8. T j i o J., Lev an A. "An Estac. Exp. Aula Dei.", 1956, vol. 4, p. 185—190.

Статья поступила 4 июля 1978 г.

SUMMARY

By successive construction of chromosome distribution depending on the values of their relative parameters and the polykaryogramme technique it became possible to systematize karyotypes of nine diploid representatives of *Allium* L. genus. It has been noted that the investigated species have one type of satellite chromosomes which is typical for most species of *Allium* L. genus, but the morphology of satellite region is different for different species. Morphological indices have been established for each karyotype group and its characteristic has been presented. Finally idiogrammes have been constructed, and formulae of karyotypes of investigated onion species have been made up. The data obtained may be used to make the systematics of the species studied more accurate, as well as in onion breeding.