

(ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

НИНА БОРИСОВНА ВЕРНИГОР

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ  
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГУБЦВЕТНЫХ ( *Labiatae Juss.* )  
(03.00.05 - ботаника)

Автореферат

диссертации на соискание ученой  
степени кандидата биологических наук

Свердловск

1979

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

НИНА БОРИСОВНА ВЕРНИГОР

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ  
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГУБЦВЕТНЫХ ( *Labiatae Juss.* )

(03.00.05 - ботаника)

Автореферат

диссертации на соискание ученой  
степени кандидата биологических наук

Свердловск

1973

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

Работа выполнена на кафедре ботаники Уральского ордена  
Трудового Красного Знамени государственного университета им.  
А.М.Горького в период с 1966 по 1971 год.

Научный руководитель - доктор биологических наук,  
профессор Б.А.Вакар.

## ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ:

Доктор биологических наук, профессор Н.Н.Карташова.  
Доктор биологических наук, профессор М.С.Яковлев.

Ведущее учреждение: Московский ордена Ленина и ордена Трудо-  
вого Красного Знамени государственный университет им. М.В.Ло-  
моносова.

Автореферат разослан " 7 " февраля 1973 г.

Защита состоится " 7 " марта 1973 г. в  
14 час. на заседании секции ботаники Объединенного Ученого  
Совета по биологическим наукам при Уральском научном центре  
АН СССР.

Отзывы (в двух экземплярах) направлять по адресу:

620008, г.Свердловск, Л-8, ул. 8 Марта, 202. Институт экологии  
растений и животных УНЦ АН СССР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Института.

Ученый секретарь Совета,  
кандидат биологических наук

М.Г.НИФОНТОВА

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

## ВВЕДЕНИЕ

Числа и морфология хромосом являются важными цитологическими признаками, которые с успехом могут быть использованы при решении вопросов систематики, филогении, происхождения видов, а также в селекции при подборе родительских форм. Цитогеографические данные используются при изучении проблемы флорогенеза.

В настоящее время известно большое число работ, посвященных решению некоторых вопросов ботаники на основании кариологических исследований (Делоне, 1915, 1922; Николаева, 1922; И.Н.Свешникова, 1927, 1947; Левитский, 1931; Авдулов, 1931; Чехов и Карташова, 1932; Прозина, 1937; Транковский, 1940; Вавров, 1942, 1937; Абрамова, 1965, 1972; Мешкова, 1965; Астанова, 1970; Л.И.Свешникова, 1971, 1972).

Несмотря на обширные сведения о кариологических особенностях высших растений, цитологически изучено всего лишь 15% видового состава мировой флоры. Необходимость накопления дополнительного фактического материала определяет важность проблемы кариологического исследования.

Среди таксонов, недостаточно изученных в кариологическом отношении, следует отметить семейство губоцветных. Из 3500 видов губоцветных количество хромосом в соматических наборах подсчитано у 500 видов, а морфология хромосом описана только у отдельных представителей.

Ограниченные цитологические сведения не позволяют в пределах этого семейства сделать теоретическое обобщение об эволюции кариотипов, что повысило бы результативность использования кариологических данных при решении теоретических и практических вопросов.

Классификация сем. губоцветных далека от совершенства. На необходимость ее пересмотра на основании исследований морфологических, анатомических, палинологических указывает ряд авторов (Junell, 1934; Билимович, 1935; Васильченко, 1947; Капеллер, 1951; Черпакова, 1955, 1956; Борзова, 1964; Макарова, 1967; Gazdar, Watson, 1970). Кариосистематические работы

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

по этому семейству очень малочисленны.

Для исследования из сем. губоцветных нами были избраны 4 рода: *Nepeta* L., *Dracosephalum* L., *Phlomis* L., *Leonurus* L. Представители этих родов широко распространены на территории Советского Союза; многие из них имеют большое народнохозяйственное значение.

Особый интерес к избранным родам определяется тем, что по сравнительно-кариологическому исследованию их нет ни одной публикации. Сведения о карิโอטיפах в большинстве случаев ограничиваются только хромосомными числами. В роде *Nepeta* L. числа хромосом известны у 21 вида (процент изученности составляет 8,4), в роде *Dracosephalum* L. - у 14 видов (31%), в роде *Phlomis* L. - у 12 видов (11%), в роде *Leonurus* L. - у 4-х видов (28,6%). Для 9 видов опубликованы рисунки метафазных пластинок и только для 8 видов дана характеристика карิโอטיפов.

При выполнении эксперимента были поставлены задачи:

1. Определить количество хромосом видов родов *Nepeta* L., *Dracosephalum* L., *Phlomis* L., *Leonurus* L. в соматических на-борах меристематической ткани корешков проростков.

2. Изучить морфологию хромосом карิโอטיפов.

Целью кариологического исследования явилось: 1) Сравнить числовые и морфологические особенности карิโอטיפов внутри рода, между родами близкими и отдаленными (*Nepeta* и *Dracosephalum* - триба *Nepeteae*; *Phlomis* и *Leonurus* - триба *Stachydeae*) и оценить значение кариологического метода для систематики изученных родов; 2) Рассмотреть вопросы происхождения отдельных видов, эволюции карิโอטיפов, роли хромосомных перестроек в формообразовательных процессах видов - *Nepeta* L., *Dracosephalum* L., *Phlomis* L., *Leonurus* L.

## ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом кариологического исследования явились хромосомы метафазных пластинок меристематической ткани корешков проростков. Семена изученных видов были получены из различных Ботани-

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

ческих садов СССР. Достоверность принадлежности семян указанному виду проверяли на живом материале, выращенном в Ботаническом саду Уральского государственного университета. Гербарий в количестве 33 видов был определен на кафедре ботаники Уральского университета Г.В.Зуевой. Правильность определения подтверждена научным сотрудником Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, кандидатом биологических наук Е.А.Шуровой. Гербарий в количестве 63 листов хранится на кафедре ботаники Уральского государственного университета.

Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге во влажной камере при  $t$  23<sup>0</sup>-25<sup>0</sup>С.

Большинство авторов изучали кариологии сем. губоцветных на постоянных препаратах, применяя фиксаторы Флемминга, Навашина, Левитского и красители - генцианвиолетовый, фуксин основной (реакция Фельгена) и железный гематоксилин ( Bushnell, 1936; Rutland, 1941; Floto, Gudjonsson, 1947; Larsen, 1960).

Свое исследование мы начали тоже на постоянных препаратах. Препараты готовили по общепринятой методике (Прозина, 1960). Фиксировали материал хромформолуксусной смесью Навашина. Толщина срезов 7-9 мк. Препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Но хромформолуксусная смесь и железный гематоксилин не выявляют тонкой дифференциации хромосом губоцветных. Поэтому изучить морфологии хромосом на постоянных препаратах не представилось возможным.

Наиболее результативным оказалось изучение хромосом на временных давленных препаратах. Корешки подвергали предфиксационной обработке смесью парадихлорбензола (насыщенного) и ортооксихинолина (0,058 г на 200 мл дистиллированной воды - Гриф, 1960) в отношении 1:1 в течение 2-3 часов при комнатной температуре. Предфиксационная смесь блокирует митотические центры и не допускает развития веретена. Под действием оксихинолина плечи хромосом, спирализуясь, сжимаются, что приводит к выявлению центров.

В качестве фиксирующей жидкости использовали раствор Бат-

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

таглия ( Battaglia , 1957). Меристематическую ткань окрашивали пропион-лакмоидом. Краситель приготавливали по совету Д.А. Транковского: в 50 мл пропионовой кислоты, нагретой до предзакипания, вносили 1-2 г лакмоида, приливали 50 мл дистиллированной воды и раствор кипятили на слабом огне 10-15 минут.

В методике приготовления временных препаратов мы исключили уксусную кислоту, заменив ее пропионовой. Это дало положительный результат: цитоплазма окрашивалась меньше, в отдельных случаях совсем не окрашивалась. Условия проращивания корешков и методику приготовления препаратов сохраняли постоянными.

Дифференциальная спирализация хромосом в процессе митотического деления ведет к существенному изменению относительных размеров хромосом и их плечей. В связи с этим требуется тщательный отбор метафазных пластинок с максимальной спирализацией хромосом.

Пластинки для исследования отбирали по трем признакам: 1) по индексу спирализации хромосом; 2) по суммарной длине хромосом соматического набора; 3) по средней длине каждой хромосомы набора. Фотографировали только те пластинки, в которых разность индексов спирализации не превышала 20-25%. Вероятность средней суммарной длины хромосом соматического набора и средней длины каждой хромосомы набора проверяли статистически (Митропольский, 1961). Из дальнейшего исследования исключили метафазные наборы, в которых ошибка превышала 5%. Такая система отбора очень трудоемка, но дает объективное представление о размерах хромосом кариотипов.

По каждому виду исследовано не менее 30 метафазных пластинок, для анализа отобрано по 10 метафаз. Отобранные пластинки фотографировали и с пленки проектировали под фотоувеличителем рядом с визуальным исполнением рисунка. При выполнении рисунка мы старались как можно точнее воспроизвести морфологию хромосом и особенно тех, которые в силу глубинного расположения были неудобны для фотографирования. Все проекции и микрофотографии сделаны при едином увеличении (3340х). Сравнительно небольшое (от 10 до 36) соматическое число мелких хромосом облегчало их подсчет и измерение, но изучение индивидуальную

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

особенностей слабодифференцированных хромосом было затруднено. Длины хромосом измеряли на проекциях.

Программа и методика исследования кариотипов включала определение следующих количественных признаков: количества хромосом; средних размеров каждой хромосомы набора; относительных длин хромосом  $L^r = \frac{L^a \text{ абсолютная длина хромосомы}}{\sum L^a \text{ сум. длина хромосом гапл. набора}} \times$

$\times 100\%$ ; средних суммарных длин хромосом основного набора; индекса спирализации  $J^s = \frac{L \text{ самой корот. хр. в наборе}}{L \text{ самой длинной хр. в наборе}} \cdot 100\%$ ;

степени асимметрии хромосом  $A = \frac{L \text{ большего плеча хр.}}{L \text{ меньшего плеча хр.}}$ ;

центромерного индекса  $J^c = \frac{L \text{ корот. плеча хр.}}{L \text{ всей хромосомы}} \cdot 100\%$ ;

а также качественных признаков: положения центромеры; наличия вторичных перетяжек и спутничных хромосом.

В целях установления различий между кариотипами различных видов, мы распределили хромосомы на группы: крупные (более 3-х мк), средние (от 1-го до 3-х мк), мелкие (меньше 1 мк). Выделение хромосом крупных, средних и мелких является менее ценным признаком, чем определение местоположения центромеры, однако, некоторые исследователи (Чехов, Карташова, 1932; Глотов, 1939; Араратян, 1954; Ретина, 1969) пользуются этим приемом для выявления кариотипических отличий видов с малодифференцированными хромосомами.

Для идентификации гомологичных хромосом и распределения их на мета-, субмета- и акроцентрические мы воспользовались методом построения поликариограмм (Гиндилис, 1966; Павулсоне, Иорданский, 1971; Кабанова, Карташова, 1972). Поликариограммы наглядно показывают, в каких пределах лежит отклонение положения центромеры и насколько хромосомы кариотипа отличаются друг от друга по 2-м параметрам: по относительной длине хромосом  $L^r$ , % (ось абсцисс) и по центромерному индексу  $J^c$ , % (ось ординат).

Условно хромосомы с  $J^c = 50\% - 41\%$  и  $A = 1 - 1,4$  были отнесены к метацентрическим, с  $J^c = 41\% - 27\%$  и  $A = 1,5 - 2,8$  - к субметацентрическим и с  $J^c < 27\%$  и  $A > 2,8$  - к акроцентрическим, учитывали также длину хромосом.

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

Основные теоретические выводы сделаны на основании сравнительных данных по числам и длине хромосом. Метрические параметры хромосомных наборов проверены по общепринятым формулам вариационной статистики.

Изучена характеристика кариотипов 33 видов губоцветных. Из родов *Nepeta* L., *Dracosephalum* L., *Phlomis* L., *Leonurus* L. впервые подсчитаны числа хромосом у 21 вида и описана морфология хромосом у 22 видов.

## ГЛАВА П. СОМАТИЧЕСКИЕ ЧИСЛА ХРОМОСОМ У ГУБОЦВЕТНЫХ

### А. Числовая характеристика кариотипов исследованных видов.

Число хромосом является наиболее доступным и наиболее изученным кариологическим признаком. Интересные данные о хромосомных числах семейства губоцветных содержатся в работах T. Sugiyama (1937, 1938, 1940), G. Tischler (1934), N. Wulff (1939), K. Scheerer (1939, 1940), G. Reese (1953), M. L. Rutland (1941), M. I. Wet (1958), L. Baksaу (1958), G. Mulligan (1951), I. K. Morton (1962).

Числа хромосом отдельных представителей губоцветных, произрастающих на территории Советского Союза, определялись А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1938, 1939, 1948а, 1948б), О. С. Соколовской (1960, 1963, 1966), П. Г. Жуковой (1967), Т. С. Матвеевой и А. Д. Тихоновой (1969), Н. А. Чуксановой и Я. А. Капланбековой (1971).

В отношении хромосомных чисел наиболее изучены роды *Salvia* L. (116 видов), *Thymus* L. (72 вида), *Plectranthus* L' Herit. (42 вида), *Stachys* L. (38 видов) и *Mentha* L. (34 вида).

В этой главе наряду с описанием результатов собственных исследований хромосомных чисел 33 видов родов *Nepeta* L., *Dracosephalum* L., *Phlomis* L., *Leonurus* L. приводится подробный анализ литературных данных по этим родам и менее подробный - по всему семейству. Для 21 вида соматические числа хромосом определены впервые.

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

Род *Nepeta* L. - Котовник.

Это наиболее крупный род в трибе *Nepeteae* Benth., он включает около 250 видов (из них на территории Советского Союза произрастает 82 вида).

В роде *Nepeta* числа хромосом известны для 22 видов. Процент кариологической изученности рода составляет 8,4% от количества видов мировой флоры и 8,5% от состава флоры Советского Союза.

Нами подсчитаны числа хромосом четырнадцати видов, у десяти из них (отмеченных звездочками) - впервые: *N. podostachys* Benth. (2n=18), *N. Mariae* Rgl.\* (2n=18), *N. Olgae* Rgl.\* (2n=36), *N. manchuriensis* S. Moore\* (2n=18), *N. sibirica* L. (2n=18), *N. cataria* L. (2n=36), *N. cythriodora* Dum. (2n=36), *N. grandiflora* M.B.\* (2n=36), *N. betonicifolia* C.A.M.\* (2n=18), *N. Mussinii* Spreng. (2n=18), *N. Reichenbachiana* Fisch. et Mey. (2n=36), *N. brevifolia* C.A.M. (2n=36), *N. pannonica* L.\* (2n=36), *N. sulfurea* C.Koch (2n=18), *N. camphorata* Boiss. et Herd.\* (2n=36).  
В результате проведенного эксперимента кариологическая изученность рода *Nepeta* возросла до 20,7%.

Все виды рода *Nepeta*, изученные нами и другими авторами, по числу хромосом делятся на две основные группы: диплоидные - 18-хромосомные, тетраплоидные - 36-хромосомные. Большинство видов (23 из 32) диплоиды.

Тетраплоидный набор хромосом определен у видов как с широким ареалом (*N. cataria*, *N. pannonica*, *N. hederacea*), так и с узким (*N. Reichenbachiana* - зап. Армения, *N. brevifolia* - Кавказ, эндем, *N. Olgae* - Ср. Азия, эндем). Ответить на вопрос, является ли полиплоидия приспособлением к неблагоприятным условиям общей закономерностью для всего рода, поможет дальнейшее накопление сведений по числам хромосом.

Видообразование губоцветных связано с явлением гибридизации. Доказательством этого является гибридная природа *N. pseudomussinii*, произрастающей в районе г. Копенгагена (Floto, Gudjonsson, 1947). По мнению авторов, у этого вида сомати-

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

личивалась или уменьшалась.

Большая однородность хромосом по длине и морфологическим признакам указывает на роль генных мутаций в эволюции изученных видов.

В заключении следует отметить, что семейство губоцветных для кариологического исследования является объектом трудным, но отрицать необходимость исследования мелкохромосомных видов нет основания. Следует индивидуально подходить к каждому роду при оценке значимости кариотипической характеристики видов в решении теоретических вопросов. Наиболее результативно в изученном семействе можно использовать соматические числа хромосом и их морфологию для изучения эволюции кариотипов, для решения вопроса о происхождении отдельных видов. При решении систематических вопросов в изученных родах характеристика кариотипов является надежным систематическим признаком для крупных таксонов: рода, подрода, секции. При установлении внутривидовых отношений морфология хромосом и числа хромосом в результате обнаруженной однотипности самостоятельного значения не имеет, но могут быть использованы как дополнительные к другим систематическим признакам.

## ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Изучена кариология 33-х видов губоцветных, впервые определены числа хромосом у 21 вида и изучена морфология хромосом у 22 видов. Роды *Nepeta* L., *Dracoserphalum* L., *Leonurus* L.

характеризуются мелкими слабодифференцированными хромосомами (от 0,8 мк до 3,8 мк). Род *Phlomis* L. — более крупными и толстыми хромосомами (от 1,5 мк до 5,4 мк) с отчетливым, преимущественно, срединным положением центромеры. Определенной закономерности, связанной с подвинутостью родов, в степени дифференциации хромосом не обнаружено. Для рода *Dracoserphalum* L. подтверждено установленное Н.Г. Буковой (1967) родовое число хромосом — 6.

2. Роды *Nepeta* L. и *Dracoserphalum* L., несмотря на соседнее положение в системе семейства, характеризуются различными основными числами хромосом и разной степенью дифференциации хромосом. Систематическое положение рода *Dracoserphalum* L. требует дальнейшего изучения. Роды *Nepeta* L. и *Leonurus* L.,

# (ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ)

Находясь в разных трибах, характеризуются большой кариотипической однородностью (число и длина хромосом). Для объяснения этого факта требуется накопление данных по кариологии 18-ти хромосомных видов. Род *Phlomis* L. по размерам и степени дифференциации хромосом занимает обособленное положение не только среди изученных родов, но и всего семейства.

3. Секция *Buguldea* характеризуется кариотипической неоднородностью, доказательством является наличие по два основных родовых числа в подсекциях *Keimodracontes* Briq., *Calodracontes* Briq. и *Dolichodracontes* Schischk. Подсекции *Keimodracontes* Briq. и *Calodracontes* Briq. Г.Бентам (Bentham, 1848) рассматривал как самостоятельные секции. Кариотипические данные подтверждают эту точку зрения.

4. Кариотипические признаки свидетельствуют о наличии гибридизации и полиплоидии в эволюции родов *Nepeta* L., *Dracosephalum* L., *Phlomis* L. В роде *Leonurus* L. полиплоидные виды не обнаружены.

5. Роды *Nepeta* L. и *Leonurus* L. характеризуются кариотипической однородностью. Основное число хромосом этих родов - 9 является первичным. Родовые числа 17, 13 (*Nepeta*) и 10 (*Leonurus*) произошли от видов с основным числом хромосом - 9.

6. При сравнении длины хромосом установлено, что эволюция кариотипов *Nepeta* L., *Dracosephalum* L., *Phlomis* L., *Leonurus* L. связана с трисомиями и делециями, в результате которых общее количество наследственного материала или оставалось неизменным, или уменьшалось.

Материалы диссертации изложены в следующих статьях:

1. Вакар Е.А., Н.Б. Лешукова. Кариосистематика некоторых губоцветных (триба *Nepeteae*). Цитология, т. 12, № 6, 1970.
2. Лешукова Н.Б. К вопросу об эволюции кариотипа в семействе губоцветных. Ботанические исследования на Урале (Зап. Свердловского отд. Всесоюз. бот. общества, вып. 5), 1970.
3. Лешукова Н.Б. Кариологическая характеристика некоторых губоцветных (триба *Stachydeae* Briq.). Научные доклады младшей школы. Биологические науки, № 2, 1971.