

Л.В. СОЛОВЬЕВА¹, М.Н. ПЛЕХАНОВА²¹ Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Россия,² Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

ИССЛЕДОВАНИЕ КАРИОТИПА У ВИДОВ ЖИМОЛОСТИ ГОЛУБОЙ (*LONICERA* SUBSECT. *CAERULEAE*, *CAPRIFOLIACEAE*)



Впервые описаны кариотипы диплоидных ($2n = 2x = 18$) и тетраплоидных ($2n = 4x = 36$) видов *Lonicera* subsect. *Caeruleae*: *L. altaica* Pall., *L. boczkarnikowii* Plekh. (*L. regeliana* Boczkarn.), *L. edulis* Turcz. ex Freyn ($2x, 4x$), *L. emphylocalyx* Maxim., *L. iliensis* Pojark., *L. kamschatca* Pojark., *L. pallasii* Ledeb., *L. stenantha* Pojark., *L. turczaninowii* Pojark., *L. villosa* (Michx.) Muhl. ($2x, 4x$). Кариотипы видов из 23 природных популяций показали высокое родовое сходство, которое выражалось в сходной морфологии хромосом и общих пределах варьирования их длины от 1 до 3 мкм. Виды одного уровня пloidности имели единую формулу кариотипа: $2m + 6sm + 1st$ у диплоидов и $4m + 11sm + 3st$ у тетраплоидов. Показана амфилоидная природа тетраплоидных видов *Lonicera*. Диплоидные и тетраплоидные формы *L. edulis* и *L. villosa* были самостоятельными кариотипами, а не $2x$ и $4x$ расами одного и того же вида соответственно. Видовые различия установлены по суммарной длине хромосом гаплоидного набора, количеству спутников и вторичных перетяжек. Родовое сходство и видовые особенности кариотипа видов *Lonicera* свидетельствуют о едином центре происхождения жимолости голубой и общей исходной популяции кариотипов, давшей в процессе эволюции subsect. *Caeruleae* несколько филогенетических ветвей: среднеазиатскую — *L. iliensis*, *L. stenantha*; сибирскую — *L. altaica*, *L. edulis*, *L. pallasii*; берингийскую — *L. emphylocalyx*, *L. kamschatca*, *L. villosa*; маньчжурскую — *L. boczkarnikowii* (*L. regeliana*), *L. turczaninowii*.

© Л.В. СОЛОВЬЕВА, М.Н. ПЛЕХАНОВА, 2003

Введение. Среди обширного рода *Lonicera* L. жимолость голубая, относящаяся к подсекции *Caeruleae* Rehd., наиболее интересна в практическом отношении, так как имеет съедобные плоды и служит исходным материалом для селекции сортов новой ягодной культуры. Виды жимолости голубой считаются одними из самых молодых в роде *Lonicera* L. Предки современных представителей подсекции *Caeruleae* возникли в конце третичного периода [1]. По всей вероятности, они были диплоидами. Современное разнообразие видов сформировалось в четвертичном периоде в результате нескольких одновременных этапов видообразования и расселения жимолости голубой, связанных с движением ледника и горообразовательными процессами. Удвоение числа хромосом произошло в четвертичный период и способствовало расселению этих форм на освободившихся от льда территориях [2–6].

Существуют различные взгляды на вопросы систематики подсекции *Caeruleae*. Монограф рода *Lonicera* Rehder [7] полагал, что подсекция представлена единственным политипным видом *L. caerulea*. Широкое, редеровское понимание этого вида принято в настоящее время многими исследователями.

Так как центр современного разнообразия голубой жимолости находится на северо-востоке Евразии, т.е. на территории России и некоторых сопредельных с ней стран, закономерно, что наиболее полно морфологическое и эколого-географическое разнообразие подсекции *Caeruleae* дано во «Флоре СССР», где Пояркова [2] описывает для этого региона 10 видов, полагая, что всего в мире существует не менее 16–17 видов голубой жимолости. Столь дробное деление подсекции *Caeruleae* также вызывает возражения из-за большой полиморфности основного вида *L. caerulea*, наличия «заходящих» признаков в описаниях видов и многообразия переходных форм на стыках ареалов [1, 3, 5, 8]. Таким образом, таксономический статус и объем видов, относящихся к подсекции *Caeruleae*, до сих пор остается предметом дискуссии.

Использование кариологического критерия в систематике *Lonicera* считалось затруднительным ввиду малых размеров хромосом и их большого сходства между собой. Сведения по кариологии жимолости ограничивались в основном определением хромосомных чисел. Большинство видов *Lonicera* диплоидны ($2n = 2x = 18$). Полиплоидный ряд рода дополняется тетраплои-

дами ($2n = 4x = 36$) и гексаплоидами ($2n = 6x = 54$). Основное число хромосом рода $x = 9$ [9–12]. Внутривидовая полиплоидия отмечена у 10 видов *Lonicera*, среди которых представители подсекции *Caeruleae* — *L. caerulea* из Евразии и *L. villosa* из Северной Америки [13–15]. В подсекции *Caeruleae* подсчитаны числа хромосом у видов из различных географических пунктов, установлены границы распространения диплоидов и тетраплоидов в пределах ареала подсекции в Евразии [6, 8, 16, 17]. По морфологии хромосом жимолости известны единичные работы [10, 11]. Была предпринята попытка исследования кари-

отипа *L. edulis*, отмечено присутствие одной пары спутничных хромосом [18, 19]; описаны добавочные В-хромосомы [20].

Кариологические характеристики объекта важны при осуществлении селекционно-генетических программ и могут дать дополнительную информацию для решения спорных вопросов систематики и таксономии. Задачами нашего исследования было описание кариотипа видов жимолости голубой, сравнительное изучение разных видов при одинаковом и различном уровнях пloidности, выяснение особенностей кариотипа у географических рас одного и того же вида.

Таблица 1

Виды жимолости — объекты исследования

Вид	Пloidность $2n$	Место сбора материала	Коллекция
<i>L. boczkarnikowii</i> Plekh.*	18	Приморский кр., Шкотовский р-н	ВИР
<i>L. boczkarnikowii</i> Plekh.*	18	Приморский кр., Чугуевский р-н	ВИР
<i>L. edulis</i> Turcz. ex Freyn	18	Амурская обл., окр. г. Зеи	ВИР
<i>L. edulis</i> Turcz. ex Freyn	18	Читинская обл., п. Ара-Иля	ВИР
<i>L. iliensis</i> Pojark.	18	Казахстан, окр. г. Баканаса	ВИР
<i>L. iliensis</i> Pojark.	18	Казахстан, окр. г. Илийска	МГУ
<i>L. villosa</i> (Michx.) Muhl.	18	Канада, провинция Альберта	ВИР
<i>L. altaica</i> Pall.	36	Красноярский кр., Минусинский р-н	ВИР
<i>L. altaica</i> Pall.	36	Пензенская обл.	МГУ
<i>L. edulis</i> Turcz. ex Freyn	36	Приморский кр., п. Чугуевка	ВИР
<i>L. edulis</i> Turcz. ex Freyn	36	Хабаровский кр., п. Селихино	ВИР
<i>L. emphylocalyx</i> Maxim.	36	Курильские о-ва, о. Итуруп	ВИР
<i>L. emphylocalyx</i> Maxim.	36	Курильские о-ва, о. Кунашир	ВИР
<i>L. kamtschatica</i> Pojark.	36	Сорт Камчадалка	ВИР
<i>L. pallasii</i> Ledeb.	36	Бурятия, п. Березовка	ВИР
<i>L. pallasii</i> Ledeb.	36	Архангельская обл., Плесецкий р-н	ВИР
<i>L. pallasii</i> Ledeb.	36	Свердловская обл., п. Лобва	ВИР
<i>L. stenantha</i> Pojark.	36	Киргизия, окр. г. Таласа	ВИР
<i>L. turczaninowii</i> Pojark.	36	Приморский кр., окр. г. Владивостока	ВИР
<i>L. turczaninowii</i> Pojark.	36	Приморский кр., хр. Богатая Грива	ВИР
<i>L. turczaninowii</i> Pojark.	36	Приморский кр., Сихотэ-Алинь, гора Пидан	МГУ
<i>L. villosa</i>	36	Канада, Оттава № 1-1	ВИР
<i>L. villosa</i>	36	Канада, Оттава № 2-6	ВИР

*Ранее *L. regeliana* (Boczkarn.).

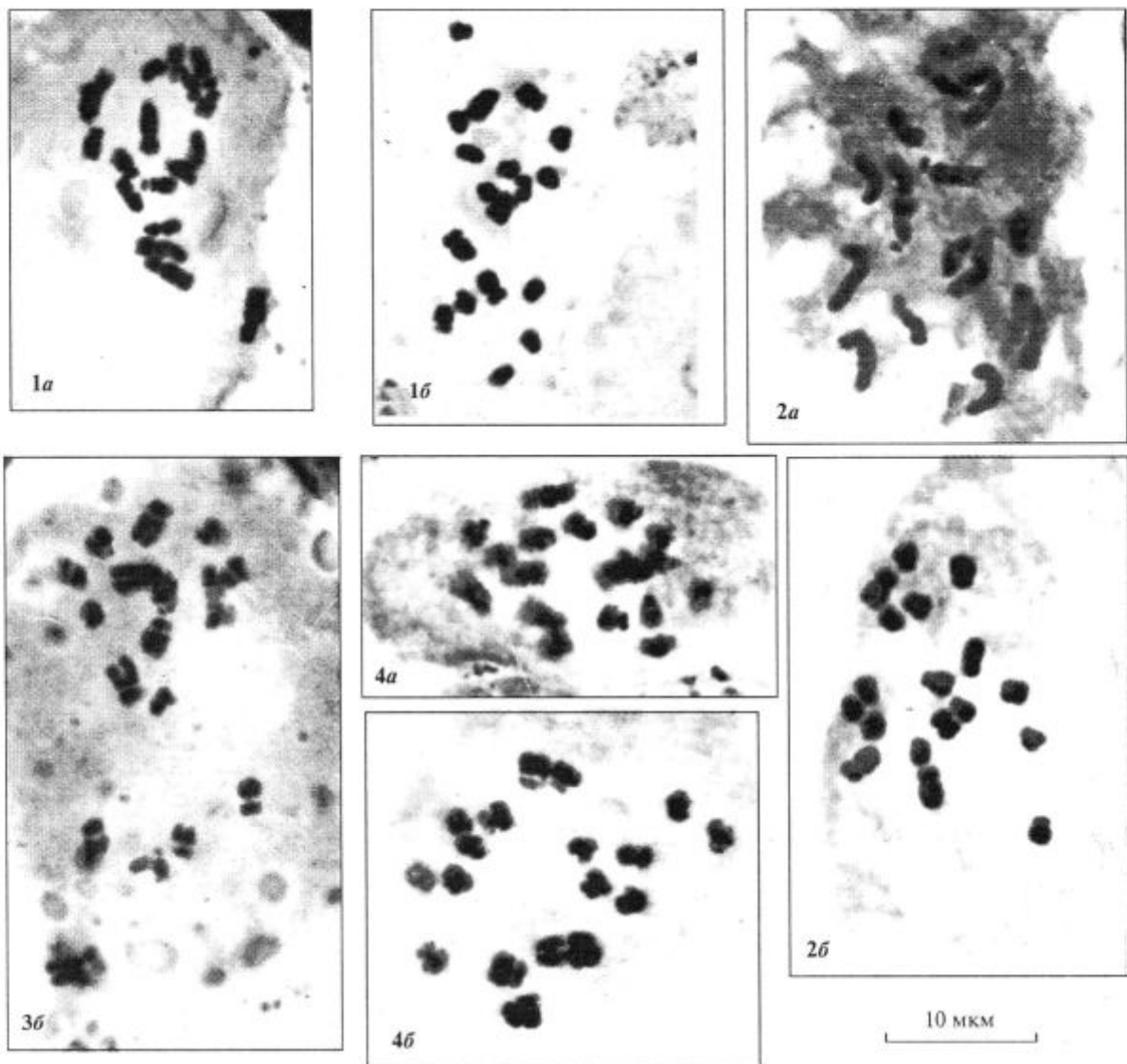


Рис. 1. Метафазы соматических клеток диплоидных видов жимолости голубой: 1 — *L. iliensis*; 2 — *L. edulis*; 3 — *L. villosa*; 4 — *L. boczkarnikowii* (*L. regeliana*). Ув. 2300. а — без предобработки колхицином; б — предобработка колхицином

Материал и методика. Объектами исследования являлись диплоидные и тетраплоидные виды жимолости из подсекции *Caeruleae*, описанные во «Флоре СССР» [2] и более поздних работах [21–23]. Образцы были собраны экспедициями ВНИИР им. Н.И. Вавилова (ВИР) в местах естественного произрастания жимолости голубой. Некоторые формы взяты из дендрария Ботанического сада Московского государственного университета (МГУ), куда они были интродуцированы из природных популяций. Семена североамериканского вида *L. villosa* (Michx.) Muhl. получены из Канады. Было изучено 10 ви-

дов из 23 географических пунктов (табл. 1). Хромосомные числа объектов были подсчитаны ранее [6, 17, 20]. Два вида — *L. edulis* (Turcz. ex Freyn) и *L. villosa* — представлены диплоидными и тетраплоидными формами.

Кариотипы соматических клеток изучали на тотальных препаратах меристем побегов. Для диплоидной *L. villosa* использовали корешки проростков семян длиной 1–2 мм. Точки роста фиксировали и окрашивали стандартным раствором пропионо-лакмоида как без предобработки, так и после обработки их 0,1%-ным раствором колхицина в течение 4 ч и последующим промыва-

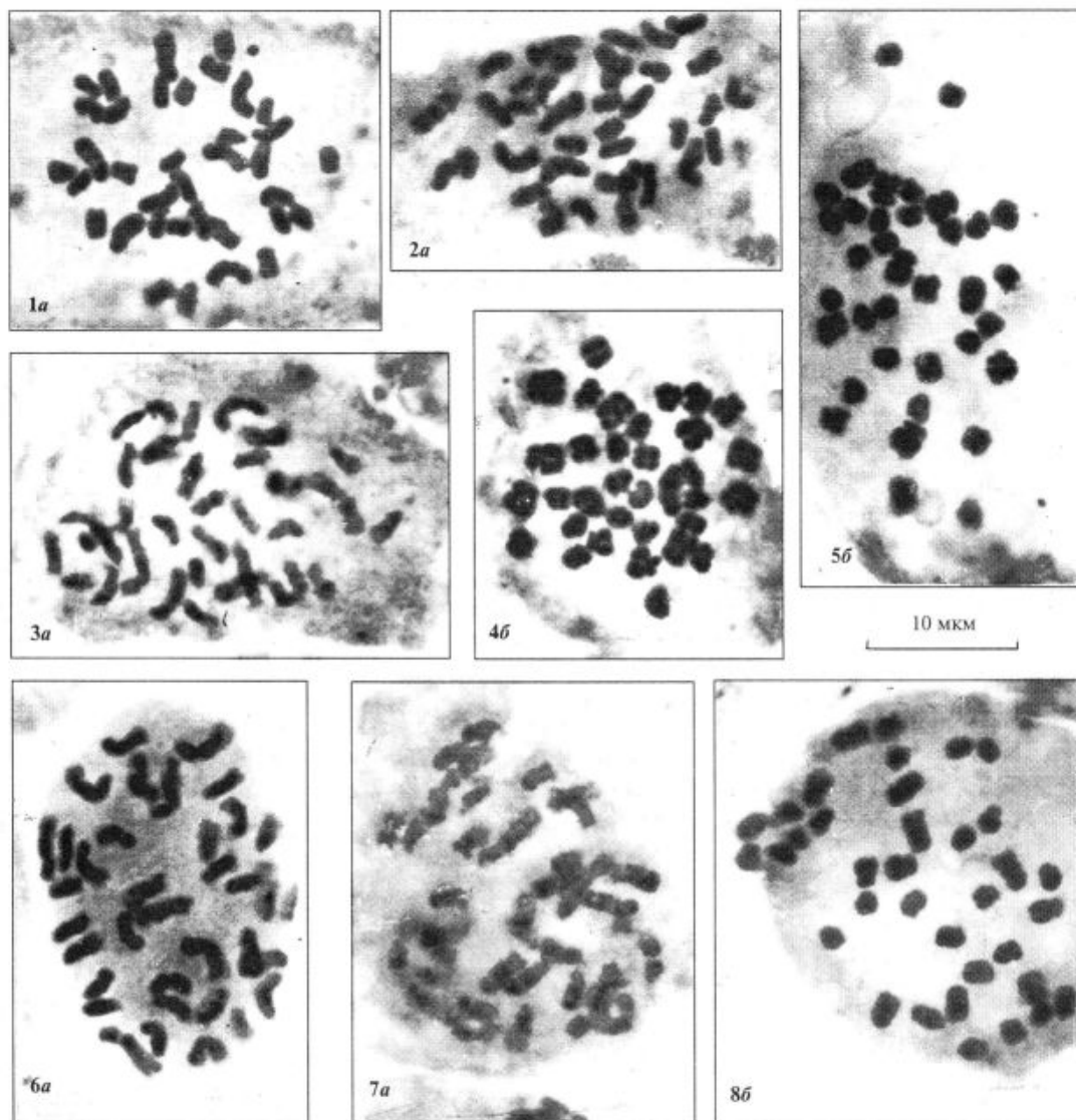


Рис. 2. Метафазы соматических клеток тетраплоидных видов жимолости голубой: 1 — *L. stenantha*; 2 — *L. pallasii*; 3 — *L. altaica*; 4 — *L. turczaninowii*; 5 — *L. edulis*; 6 — *L. villosa*; 7 — *L. kamschatica*; 8 — *L. emphylocalyx*. Ув. 2300. а — без предобработки колхицином; б — предобработка колхицином

нием водой 2 ч. Препараты готовили по нашей методике [24].

Морфологические особенности метафазных хромосом как не предобработанных, так и предобработанных колхицином, зарисовывали рисовальным аппаратом РА-4 и параллельно фотографировали камерой Зенит-Е на пленку Микрат-300.

Идентификацию хромосом проводили по плечевому индексу P^o , равному для метацентриков (m) 1,0–1,7, субметацентриков (sm) 1,7–3,0, субтелоцентриков (st) 3,0–7,0, акроцентриков — свыше 7,0 [25]. Абсолютную длину L^o и плечевой индекс P^o каждой хромосомы, а также суммарную длину хромосом гаплоидного набора ΣL^o определяли для каждого образца по 3–6 колхи-

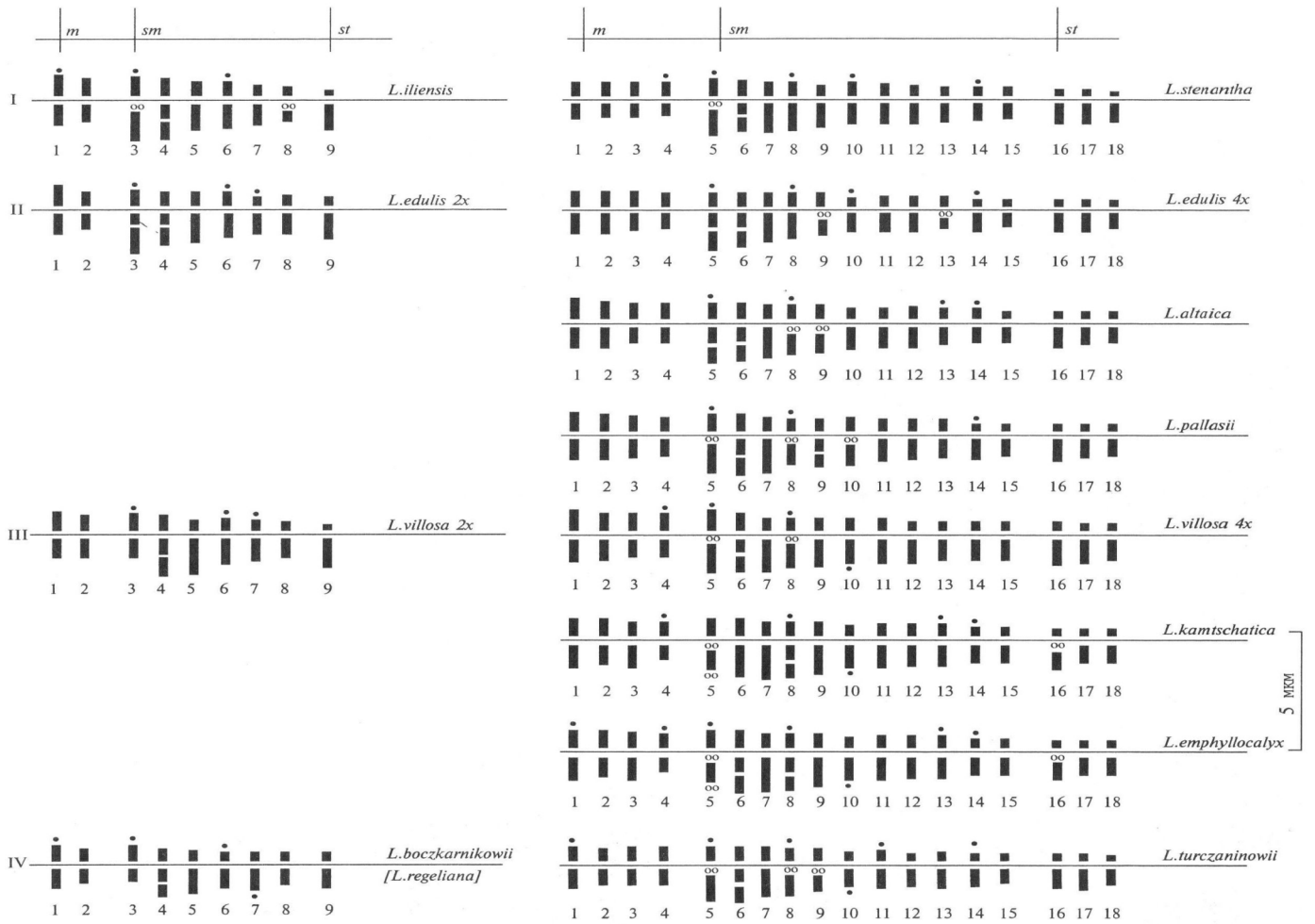


Рис. 3. Идиограмма кариотипов видов жимолости голубой: 1–9; 1–18 — нумерация хромосом; *m* — метацентрики; *sm* — субметацентрики; *st* — субтелоцентрики. Ветви эволюции: I — среднеазиатская; II — сибирская; III — дальневосточная (берингийская); IV — маньчжурская

Суммарная длина хромосом гаплоидного набора у диплоидных и тетраплоидных видов жимолости

Виды	Количество метафаз	ΣL^a , мкм	Достоверность разности средних	Степень влияния фактора
Диплоидные				
<i>L. iliensis</i>	9	15,7	$F_{d1,2}^*$; $Fd_{1,3-4}^{***}$	$\eta_n^2 = 0,921^{***}$
<i>L. boczkarnikowii</i> (<i>L. regeliana</i>)	9	16,1	$F_{d2,3}^{**}$; $Fd_{2,4}^{***}$	$\eta_z^2 = 0,079$
<i>L. villosa</i>	5	16,8	$Fd_{3,4}^{**}$	$N = 31$
<i>L. edulis</i>	8	17,6		
Тетраплоидные				
<i>L. edulis</i>	7	27,1	$Fd_{1,2}^{**}$; $Fd_{1,3-8}^{***}$	$\eta_n^2 = 0,967^{***}$
<i>L. turczaninowii</i>	11	27,8	$F_{d2,3-8}^{***}$	$\eta_z^2 = 0,033$
<i>L. stenantha</i>	6	29,2	$Fd_{3,4}^*$; $Fd_{3,5-8}^{***}$	$N=61$
<i>L. altaica</i>	9	29,8	$Fd_{4,5-8}^{***}$	
<i>L. pallasii</i>	10	32,7	$F_{d5,6}^*$; $F_{d5,7-8}^{***}$	
<i>L. villosa</i>	6	32,8	$Fd_{6,7}^{**}$; $F_{d6,8}^{***}$	
<i>L. emphylocalyx</i>	6	33,7	$F_{d7,8}^{***}$	
<i>L. kamschatica</i>	6	35,1		

Примечание. N — общее число метафаз. * $P \geq 0,95$; ** $P \geq 0,99$; *** $P \geq 0,999$; # $P < 0,95$.

цинированным метафазам на микрофотографиях с увеличением 3500 \times .

Статистическую обработку данных производили отдельно для диплоидов и тетраплоидов методом дисперсионного анализа по алгоритмам однофакторных комплексов для ΣL^a и двухфакторных неравномерных комплексов для L^a и P . Рассчитывали степень влияния на изученные признаки фактора вида η_n^2 , фактора разнообразия хромосом кариотипа η_z^2 и комбинации этих факторов $\eta_{n,z}^2$. Достоверность η^2 и разности средних F_d устанавливали по критерию Фишера F_{st} .

Идиограммы кариотипов построены по расчетным средним значениям параметров каждой хромосомы для каждого вида. Хромосомы на идиограмме для наглядности сгруппированы по расположению центромерного района.

Результаты исследования и их обсуждение. Показана возможность изучения кариотипа у видов жимолости голубой, несмотря на мелкие размеры их хромосом. На хромосомах, не прошедших предобработку колхицином, можно было наблюдать морфологические особенности их строения, тогда как на колхицинированных хромосомах четко выявлялось местоположение первичной перетяжки (рис. 1 и 2).

Кариотипам присущи, с одной стороны, видо-вые различия по абсолютной длине хромосом, на-

личие у них спутников и вторичных перетяжек, с другой стороны, по общему строению они демонстрируют высокое родовое сходство (рис. 3).

Диплоидные виды ($2n = 18$, $n = 9$) имели единую формулу кариотипа, включавшего метацентрики, субметацентрики и субтелоцентрик: $2m + 6sm + 1st$. Абсолютная длина L^a колхицинированных хромосом у диплоидных видов варьировала в диапазоне 1–3 мкм. В кариотипе визуально выделялись в зависимости от вида 4–5 более крупных, чем остальные, хромосомы. Ядро набора составляли четыре субметацентрика (хромосомы 3–6). Самая крупная хромосома набора, хромосома 3, обязательно несла спутник на коротком плече. Хромосомы 4, 5, 6 по морфологии были идентичны у всех видов, отличаясь только своими размерами. Самые крупные хромосомы и крупные спутники наблюдались у *L. edulis*. Крупный спутничный метацентрик имели *L. iliensis* и *L. boczkarnikowii*. Кариотипы последнего вида и *L. villosa* включали субметацентрик со спутником на длинном плече (хромосома 7).

По абсолютной длине хромосом L^a виды варьировали не очень существенно ($\eta_n^2 = 2,4\%$), однако различия между ними были высокодостоверны ($P > 0,999$) в силу малой случайной дисперсии ($\sigma_z^2 = 4,2$) и большего числа наблюдений ($N = 279$). Варьирование хромосом в пределах

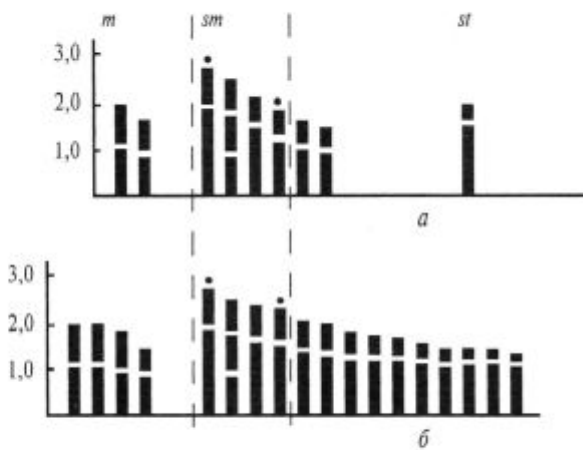


Рис. 4. Диплоидный (а) и тетраплоидный (б) кариотипы жимолости голубой (схема): *m* — метацентрики; *sm* — субметацентрики; *st* — субтелоцентрики. По вертикали — длина хромосом, мкм

каждого набора было значительным ($\eta^2_k = 78,2\%$; $P > 0,999$), а характер этого варьирования был различным у разных видов ($\eta^2_{nk} = 12,2\%$; $P > 0,999$).

Разнообразие плечевого индекса I^b у диплоидов определялось в большей мере наличием в кариотипе мета-, субмета- и субтелоцентриков ($\eta^2_k = 86,5\%$; $P > 0,999$). Виды по среднему значению I^b различались также достоверно ($\eta^2_n = 6,3\%$; $P > 0,999$), однако по структуре кариотипа диплоиды показывали высокое сходство ($\eta^2_{nk} = 0,4\%$; $P < 0,95$). По суммарной длине хромосом гаплоидного набора ΣL^a виды различались достоверно (табл. 2).

Кариотипы тетраплоидных видов ($2n = 36$, $n = 18$) также демонстрировали сходство общего строения и видовое разнообразие по микроморфологии отдельных хромосом. Кариотипы включали метацентрики, субметацентрики и субтелоцентрики. Формула тетраплоидного кариотипа была единой для всех видов: $4m + 11sm + 3st$ (рис. 3). Длина хромосом составляла 1–3 мкм.

Кариотипы различались по наличию и количеству спутников у метацентриков, спутников и вторичных перетяжек у других хромосом набора. Различия кариотипов наиболее четко прослеживались по морфологии крупных субметацентриков (хромосомы 5–8). Самая длинная хромосома набора (хромосома 5), обязательно со спутником на коротком плече, имела видовые микроморфологические особенности. Хромосомы 6 и 7 были идентичны у всех видов. Хромосома 8,

спутничная, отличалась видовой спецификой. *L. villosa*, *L. kamtschatica*, *L. emphyllocalyx*, *L. turczaninowii* включали субметацентрику со спутником на длинном плече (хромосома 10). В кариотипе *L. kamtschatica* и *L. emphyllocalyx* выделялся метацентрику с крупным спутником (хромосома 1). Идентификация мелких хромосом была более затруднительной.

Разнообразие по абсолютной длине L^a наблюдалось между видами и в пределах каждого кариотипа ($\eta^2_n = 21,3\%$ и $\eta^2_k = 47,8\%$ соответственно; $P > 0,999$). Соотношение длины хромосом в пределах набора у разных видов было неодинаковым, что обусловило достоверность влияния комбинации факторов ($\eta^2_{nk} = 23,6\%$; $P > 0,999$; $\sigma^2 = 11,1$; $N = 1098$).

Плечевой индекс I^b признак более константный, чем длина хромосом. Видовое разнообразие кариотипов очень незначительно ($\eta^2_n = 0,8\%$), тем не менее достоверно за счет низкой случайной дисперсии и большого количества данных ($\sigma^2 = 14,4$; $N = 1098$). Достоверность влияния комбинации факторов ($\eta^2_{nk} = 16,4\%$; $P > 0,999$) говорит о различиях по соотношению хромосом разного строения в пределах их кариотипов и свидетельствует о гибридной природе тетраплоидных видов жимолости голубой.

По суммарной длине хромосом гаплоидного набора ΣL^a видовые различия были значимы (табл. 2). Наибольшая длина хромосом отмечена у *L. kamtschatica* и *L. emphyllocalyx*. Эти виды при наличии идентичных кариотипов достоверно различались по ΣL^a .

Сравнение диплоидного и тетраплоидного кариотипов показывает их высокое родовое сходство. Очевидно, что тетраплоид не является аутоплоидом предкового диплоидного кариотипа. Об этом свидетельствует одинарный комплект четырех крупных субметацентриков (рис. 4, выделены пунктиром), определяющих лицо кариотипа *Lonicera*, нечетное число спутничных хромосом, а также нечетное число субметацентриков у тетраплоидов. Судя по всему, тетраплоидный кариотип возник как амфиплоид за счет присоединения к диплоидному набору комплекта хромосом более мелкого размера.

Высокое родовое единобразие кариотипа *Lonicera* выражается в сходстве линейных параметров хромосом. Длина хромосом диплоидов и тетраплоидов варьирует в одних и тех же пре-

делах — от 1 до 3 мкм. Отсюда вывод, что длина хромосом может рассматриваться как количественный критерий рода.

Результаты исследования кариотипа видов *Lonicera* в полной мере подтверждают мысль Делоне [27] о том, что кариотип по своему объему и содержанию всегда должен совпадать с родом в его естественных границах, т.е. виды естественного рода всегда однотипны.

Сравнение одного и того же вида из разных мест произрастания показало, что визуальные кариотипы географических рас вида были идентичны. Они не различались достоверно и по морфометрическим параметрам ($P < 0,95$), что позволило объединить данные по каждому виду при дальнейшей математической обработке в одну градацию. Так, кариотип *L. iliensis* из района г. Баканаса был идентичен кариотипу этого вида из окрестностей г. Илийска. Аналогичная картина наблюдалась у *L. edulis* ($2n = 18$) из Амурской и Читинской областей, у *L. edulis* ($2n = 36$) из Хабаровского и Приморского краев, у *L. pallasii* из столь отдаленных друг от друга мест, как Архангельская обл., Свердловская обл., Бурятия, и т.д. Поскольку материал для исследования собирали в центре ареала каждого вида, что исключало вероятность переопыления и интрогрессии, то стабильность визуальной морфологии кариотипа у естественных видов говорит о возможности использования кариологических особенностей в качестве критерия видовой принадлежности. Все изученные виды — диплоидные и тетраплоидные — имели видовые отличия, поэтому их следует рассматривать как самостоятельные виды. Кариотипы *L. kamtschatica* и *L. emphyllcalyx* имели одинаковую морфологию, но значительно различались по размерам. Вероятно, это подвиды одного вида.

По маркерным хромосомам можно проследить родственные связи кариотипов. Так, по субметацентрику со спутником на длинном плече (хромосома 7 и хромосома 10 у диплоидов и тетраплоидов соответственно) выделяются линии дальневосточная северная (*L. kamtschatica*, *L. emphyllcalyx*, *L. villosa*) и дальневосточная южная (*L. boczkarnikowii*, *L. turczaninowii*).

Высокое сходство кариотипов диплоидных и тетраплоидных видов *Lonicera* subsect. *Caeruleae* и наличие у разных видов хромосом подобной морфологии свидетельствует о едином центре

происхождения жимолости голубой и наличии общей исходной популяции кариотипов. Особенности кариотипов изученных видов предполагают наличие нескольких филогенетических ветвей в подсекции *Caeruleae*, которые в процессе эволюции разошлись от исходного центра и заняли различные эколого-географические ниши. Среднеазиатская ветвь (I) представлена видами *L. iliensis*, *L. stenantha*; сибирская (II) — *L. altaica*, *L. edulis*, *L. pallasii*; дальневосточная (берингийская) (III) — *L. emphyllcalyx*, *L. kamtschatica*, *L. villosa*; маньчжурская (IV) — *L. boczkarnikowii* (*L. regeliana*), *L. turczaninowii*.

SUMMARY. For the first time the karyotypes of diploid ($2n = 2x = 18$) and tetraploid ($2n = 4x = 36$) species of *Lonicera* from the *Caeruleae* subsection: *L. altaica* Pall., *L. boczkarnikowii* Plekh. (*L. regeliana* Boczkarn.), *L. edulis* Turcz. ex Freyn ($2x, 4x$), *L. emphyllcalyx* Maxim., *L. iliensis* Pojark., *L. kamtschatica* Pojark., *L. pallasii* Ledeb., *L. stenantha* Pojark., *L. turczaninowii* Pojark., *L. villosa* ($2x, 4x$) (Michx.) Muhl. are described. The species karyotypes from 23 natural populations have shown the considerable generic resemblance that expressed in the similar chromosome morphology and variation range of their length from 1 to 3 μm . The species with the same level of ploidy had the same karyotype formula: $2m + 6sm + 1st$ in diploids and $4m + 11sm + 3st$ in tetraploids, respectively. The amphiploid origin of the tetraploid *Lonicera* species has been shown. Diploid and tetraploid forms of *L. edulis* and *L. villosa* were the particular karyotypes but not the $2x$ and $4x$ races of the same species, respectively. Specific differences were revealed in the total chromosome length in the haploid set and in the number of satellites and secondary constrictions. Generic resemblance and specific peculiarities of *Lonicera* karyotypes indicate a common center of the blue honeysuckle origin and a common initial population of karyotypes which evolved into several phylogenetic branches of the *Caeruleae* subsection: the Central Asiatic — *L. iliensis* and *L. stenantha*; the Siberian — *L. altaica*, *L. edulis*, and *L. pallasii*; the Beringian — *L. emphyllcalyx*, *L. kamtschatica*, and *L. villosa*; the Manchurian — *L. boczkarnikowii* (*L. regeliana*), and *L. turczaninowii*.

РЕЗЮМЕ. Уперше описані кариотипи диплоїдних ($2n = 2x = 18$) і тетраплоїдних ($2n = 4x = 36$) видів *Lonicera* subsect. *Caeruleae*: *L. altaica* Pall., *L. boczkarnikowii* Plekh. (*L. regeliana* Boczkarn.), *L. edulis* Turcz. ex Freyn ($2x, 4x$), *L. emphyllcalyx* Maxim., *L. iliensis* Pojark., *L. kamtschatica* Pojark., *L. pallasii* Ledeb., *L. stenantha* Pojark., *L. turczaninowii* Pojark., *L. villosa* (Michx.) Muhl. ($2x, 4x$). Кариотипи видів з 23 природних популяцій показали високу родову схожість, яка виражалася в схожій морфології хромосом і загальних межах варіювання їх довжини від 1 до 3 мкм. Види одного рівня плоїдності мали єдину формулу кариотипа: $2m + 6sm + 1st$ у диплоїдів і $4m + 11sm + 3st$ у

тетраплоїдів. Показана амфіплоїдна природа тетраплоїдних видів *Lonicera*. Диплоїдні і тетраплоїдні форми *L. edulis* і *L. villosa* були самостійними каріотипами, а не 2x і 4x расами одного і того ж виду відповідно. Видові відмінності встановлені за сумарною довжиною хромосом гаплоїдного набору, кількості супутників і повторних перетяжок. Родова схожість і видові особливості каріотипа видів *Lonicera* свідчать про єдиний центр походження жимолості блакитної і загальної початкової популяції каріотипів, що дала в процесі еволюції subsect. *Caeruleae* декілька філогенетичних гілок: середньоазіатську — *L. iliensis*, *L. stenantha*; сибірську — *L. altaica*, *L. edulis*, *L. pallasii*; берингійську — *L. emphylocalyx*, *L. kamschatica*, *L. villosa*; маньчжурську — *L. boczkarnikowii* (*L. regeliana*), *L. turczaninowii*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Рябова Н.В. Жимолость. — М.: Наука, 1980. — 160 с.
2. Пояркова А.И. Жимолость — *Lonicera* L. // Флора СССР. — М.; Л.: Наука, 1958. — Т. 23. — С. 453–625.
3. Недолужко В.А. Систематический и географический обзор жимолости Северо-Востока Евразии // Комаровские чтения. — Владивосток, 1986. — Вып. 33. — С. 54–109.
4. Бочкарникова Н.М. К эволюции синеплодных видов жимолостей азиатского генцентра // Итоги и перспективы использования мировой коллекции ВИР в развитии сельскохозяйственного производства Дальнего Востока и Сибири. — Владивосток, 1987. — С. 60–62.
5. Ворошилов В.Н. Этапно-хорологический анализ жимолости (*Lonicera* L., *Caprifoliaceae*) из подсекции *Caeruleae* Rehd. секции *Isika* (Adans) Rehd. // Бюл. МОИП. Отд. биологии. — 1992. — 97, вып. 1. — С. 89–94.
6. Плеханова М.Н., Соловьева Л.В., Мочалова О.В. Числа хромосом и ареал *Lonicera* subsect. *Caeruleae* (*Caprifoliaceae*) // Бот. журн. — 1992. — 77, № 9. — С. 1–11.
7. Rehder A. Synopsis of the genus *Lonicera* L. // Miss. Bot. Gard. Ann. Rep. — 1903. — 14. — P. 27–232.
8. Skvortsov A.K. Blue honeysuckles (*Lonicera* subsect. *Caeruleae*) of Eurasia: distribution, taxonomy, chromosome number, domestication // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. — 1986. — 27, № 2. — P. 95–105.
9. Sax K., Kribs D.A. Chromosomes and phylogeny in *Caprifoliaceae* // J. Arnold. Arbor. — 1930. — 11, № 3. — P. 147–153.
10. Janaki Ammal E.K., Saunders B. Chromosome numbers in species of *Lonicera* // Kew Bull. — 1952. — № 4. — P. 539–541.
11. Darlington C.D., Wylie A.P. Chromosome atlas of flowering plants. — London, 1955. — 520 p.
12. Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан.А. Федорова. — Л.: Наука, 1969. — 927 с.
13. Löve A., Löve D. Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of Mount Washington // Univ. Colorado Studies. Ser. Biol. — 1966. — № 24. — P. 1–75.
14. Rudenberg L., Green P.S. A karyological survey of *Lonicera* L. // J. Arnold. Arbor. — 1966. — 47, № 4. — P. 605–609.
15. Rudenberg L., Green P.S. A karyological survey of *Lonicera* L. // J. Arnold. Arbor. — 1969. — 50, № 3. — P. 449–461.
16. Санкина А.С., Жолобова З.П. Цитологическая оценка селекционного материала по жимолости // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1981. — № 6. — С. 32–35.
17. Мочалова О.Н., Плеханова М.Н. К вопросу о плоидности видов жимолости подсекции *Caeruleae* Rehd. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. — 1986. — 106. — С. 76–79.
18. Ретина Т.А. О числах хромосом шести видов голубых жимолостей // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1969. — № 6. — С. 62–64.
19. Каицов С.В. Хромосомный анализ крохоблики лекарственной и жимолости голубой // Докл. ВАСХНИЛ. — 1980. — № 11. — С. 44–45.
20. Соловьева Л.В., Плеханова М.Н. О добавочных хромосомах у жимолости // Цитология и генетика. — 1992. — 26, № 3. — С. 23–26.
21. Бочкарникова Н.М. Новый вид жимолости // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. — 1975. — 54 — С. 49–51.
22. Бочкарникова Н.М. *Lonicera emphylocalyx* Maxim. — новый для флоры СССР вид жимолости // Бюл. ВИР. — 1979. — Вып. 96. — С. 46–48.
23. Плеханова М.Н. О новом названии вида *Lonicera regeliana* Boczkar. (*Caprifoliaceae*) // Бот. журн. — 1994. — 79, № 6. — С. 60–62.
24. Соловьева Л.В. Практикум по цитологии плодовых растений. — М.: Изд-во МГУ, 1982. — 42 с.
25. Levan A., Fredga K., Sandberg A.A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. — 1964. — 52, № 2. — P. 200–201.
26. Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 150 с.
27. Делоне Л.Н. Применение кариологического анализа к решению вопросов специальной систематики // Сб. им. С.Г. Навашина. — М.: Изд-во Гос. Тимир. НИИ, 1928. — С. 3–14.

Поступила 25.05.02