

УДК 582.572.2 : 576.312.37

КАРІОТИПИ *MUSCARI COMOSUM* (L.) MILL. (*HYACINTHACEAE*) ПОПУЛЯЦІЙ В ЗАКАРПАТТІ ТА АНАЛІЗ КАРІОТИПІЧНОЇ МІНЛИВОСТІ ВИДУ В МЕЖАХ АРЕАЛУ

Кіш Р.Я.

Каріотипи *Muscari comosum* (L.) Mill. (*Hyacinthaceae*) популяцій в Закарпатті та аналіз каріотипічної мінливості виду в межах ареалу. — Кіш Р. Я. — Встановлено хромосомні числа та досліджено каріотипи *Muscari comosum* з шести природних популяцій в Закарпатті. У всіх рослин ідентифіковано диплоїдний хромосомний набір $2n=18$. Описано морфологію каріотипів, зафіксовано міжпопуляційні структурні відмінності в їх будові.

Проведено порівняльний аналіз каріотипів рослин закарпатських популяцій *M. comosum* з каріотипами з різних місцевостей в межах ареалу. Відмічено супутниковий поліморфізм в I-ої та II-ої пар найбільших хромосом, а також стійкий поліморфізм однієї з цих пар, який часто має локальний характер, формуючи окремі географічні хромосомні раси.

Каріотипи закарпатських хромосомних рас проявляють найбільшу подібність до каріотипів балканських хромосомних рас і каріотипу з Молдови та відмінні від каріотипів із західної частини ареалу. Це вказує на спорідненість, близькі генетичні зв'язки популяцій виду в Закарпатті з Балканами та, очевидно, балканське походження закарпатських популяцій *M. comosum* і балканський (дакійський) шлях міграції виду в Центральну Європу по передгір'ю Східних Карпат.

Ключові слова: каріотип, хромосомні числа, *Muscari comosum*, Карпатський регіон, хромосомні раси, цитогеографія
Адреса: Ужгородський національний університет, вул. Волошина, 32, Ужгород, 88000, Україна, e-mail: kishroman27@gmail.com

***Muscari comosum* (L.) Mill. (*Hyacinthaceae*) karyotypes of populations in Transcarpathia and analysis of karyotypic variation of the species within its area.** — Kish Roman. — Chromosome numbers were stated and karyotypes were studied in *Muscari comosum* from six natural populations in Transcarpathia. The diploid chromosome set $2n=18$ was identified in all the studied plants. Morphology of the karyotypes was described, interpopulational structural peculiarities were stated.

A comparative analysis of karyotypes of plants from Transcarpathian populations of *M. comosum* with those from other sites within the area was carried on. The satellite polymorphism in the first and second pairs of largest chromosomes was stated as well as the stable polymorphism of one of these pairs which is often of a local character forming separate geographic chromosome races.

The karyotypes of Transcarpathian chromosome races display the greatest similarity to those of Balkan chromosome races and that of Moldova, and differ from those of the western part of the area. This shows a close genetic relationship of the populations of this species with those of Balkan and apparently the Balkan origin of the Transcarpathian populations of *M. comosum* and Balkan (Dacian) path of migration of the species to Central Europe through the foothills of the East Carpathians.

Key words: karyotype, chromosome numbers, *Muscari comosum*, Carpathian region, chromosome races, cytogeography
Addresses: Uzhhorod National University, 32 Voloschyn St., Uzhhorod 88000, Ukraine, e-mail: kishroman27@gmail.com

Вступ

Muscari comosum (L.) Mill. – ефемероїдний геофіт з родини *Hyacinthaceae* Batsch, (таксон) віднесений до підроду *Leopoldia* (Parl.) Peterm., що відрізняється від типового підроду розрідженим, сильно видовженим суцвіттям з чубком безплідних, яскраво забарвлених квіток на верхівці. Представники підроду неодноразово виділялися в окремий рід *Leopoldia* Parl., зокрема і в українських флористичних зведеннях [1, 2, 11, 45]. Узагальнення синонімів, таксономія, типифікація родів, виділених із сукупності роду *Muscari* s.l. свого часу були проведені F. Garbari та W. Greuter [31], які внесли пропозиції щодо консервації назви *Leopoldia* в статусі назви роду. Проте, молекулярні-

дослідженнями (DNA sequence data) доведена монофілія роду *Muscari*, що обґрунтовує недоцільність поділу *Muscari* на кілька родів [53].

M. comosum – субсередземноморський та середньоєвропейський вид, який поширений переважно в Південній, а також в Середній та Атлантичній Європі [36, 46, 55]. Північно-східна межа ареалу проходить на заході України по Волині, Верхньому Подністров'ю (не виявлений на Поділлі), також вид розповсюджений в Криму [2, 3, 10, 55]. Відсутній у високогір'ї гірських масивів, зокрема, в Альпах та в Карпатах. В Закарпатті *M. comosum* трапляється на сухих, добре прогрітих, часто кам'янистих схилах по

південному передгір'ю Вулканічних Карпат та на острівних пагорбах вулканічного горбогір'я Притисянської низовини. Тут росте переважно на освітлених місцях – в рідколіссі ксеротермних дібров, по чагарникам, суходольним лукам і лучно-степовим ділянкам, часто приурочений до вторинних біотопів антропогенного походження – багаторічних насаджень садів і виноградників, посадок робінії тощо.

Хромосомний набір та будова каріотипу *M. comosum* досліджувались з різних пунктів ареалу виду. Загалом превалує диплоїдний цитотип з $2n=18$, в межах якого в різних пунктах ареалу виявлено хромосомні раси, відмінні за морфологією каріотипа (див. нижче). У Карпатському регіоні для виду встановлений тільки диплоїдний хромосомний набір $2n=18$ [7, 8, 47, 54], однак будова каріотипу та морфологія хромосом *M. comosum* у популяціях цієї території залишаються не висвітленими та потребують окремого вивчення. Окреме зацікавлення викликає заслуговує порівняльний аналіз каріотипів хромосомних рас виду з різних географічних регіонів інших частин ареалу виду з каріотипами карпатських популяцій *M. comosum*.

Матеріал та методика

Досліджено рослини з шести популяцій *M. comosum*, що максимально репрезентують спектр еколого-фітоценологічних умов зростання виду в Закарпатті – від природних угруповань до похідних вторинних та агроценозів. Притисянська низовина: Популяція 1 “Холмці” – Ужгородський р-н, окол.с. Холмці, Холмецька гора, підніжжя північного схилу, розріджений сухий дубовий ліс, 130 м над р.м.; 2 “Онок” – Виноградівський р-н, пн.-зх. околиця с. Онок, сухий пд. схил пагорбу, світлий розріджений сухий білоакацієвий (*Robinia pseudoacacia*) ліс на місці термоксерофільної діброви (угруповання *Robinieto-Ornithogaletum orthophyllum* Pocs 1954), 150 м над р.м.; 3 “Чорна Гора” – г. Чорна гора, лучно-степова ділянка на стрімкому кам'янистому схилі південної експозиції, 200-250 м над р.м.; 4 “Клиновецька Гора” – пд. схил г. Клиновецька гора, ділянка остепненої луки на кам'янистому короткопрофільному ґрунті, 200-250 м над р.м. Передгір'я: Популяція 5 “Ужгород 1” – м. Ужгород, східна околиця, яблуневий сад в районі електростанції, суха сінокісна лука, 120 м над рівнем моря; 6 “Ужгород 2” – м. Ужгород, північна околиця, виноградник, кам'янисті відслонення на схилі.

У кожній популяції проаналізовано 5-10 особин. Дослідження каріотипу проводили на меристемних клітинах з кінчиків молодих корінців згідно з описаною нами раніше стандартною методикою давлених препаратів з власними доповненнями [9]. Вимірювання хромосом виконували по мікрофотографіям, виконаних на мікроскопі Axioscop-Zeiss (об'єктив “A-Plan” 100x/ 1.25, Oil Ph3, окуляр E-PL 10x/ 20Br.) з автоматичною фотокамерою на кольоровій плівці Agfa-100 та Kodak Pro-Foto-100. Середні величини кожної хромосоми визначали на основі промірів 7-10

метафазних пластинок. Центромерний індекс обраховували як відношення короткого плеча до загальної довжини хромосоми за формулою $I^{\circ} = S / (S + L) \times 100\%$, де S – довжина короткого плеча, а L – довжина довгого. Класифікація хромосом проведена згідно з класичною системою A. Levan et al. [42]. Каріограма виконана з мікрофотографії метафазної пластинки рослини з популяції 4 “Клиновецька Гора”.

Результати досліджень та їх обговорення.

У всіх рослин *M. comosum* зі всіх досліджених популяцій встановлено один диплоїдний хромосомний набір $2n=18$ (рис. 1) та однаковий або майже подібний за будовою каріотип.

Каріотип (рис. 2, табл. 1) складається з двох пар добре відмінних, найбільших за розмірами субтелоцентричних хромосом, групи з трьох пар значно менших хромосом метацентричного типу (хромосоми однієї з пар явно нерівноплечі, їх центромерний індекс близький до параметрів хромосом субметацентричного типу) та групи з чотирьох пар дрібних подібних між собою метацентричних хромосом, що на каріограмі формують низпадаючий за розмірами короткого плеча ряд. I-а та II-а пари між собою відрізняються також за розміром довгого плеча, яке в I-ї пари є коротшим (коротке плече I-ї пари лише трохи більше від короткого плеча II -ї пари). Найменша в групі середніх метацентриків V пара містить на одному з плечей супутники на дуже короткій супутниковій нитці, які за розмірами майже рівні величині самого плеча. Супутники спостерігаються в обох хромосом-гомолів пари на всіх проаналізованих пластинках. Невеликий супутник точкового типу також виявлений на короткому плечі другої пари великих субтелоцентриків, який звичайно спостерігається тільки в однієї хромосоми з пари гомолів (хоча на окремих пластинках проглядається в обох хромосом).

Така будова каріотипу відмічена у рослин зі всіх досліджених популяцій за винятком популяції “Онок”. Тут в каріотипах проаналізованих екземплярів при однаковій з іншими популяціями морфології хромосом каріотипу виявлено відмінність за розмірами та локалізацією супутника в групі великих субтелоцентричних хромосом. Супутник, за розмірами майже рівний товщині хромосоми зафіксований на кінці довгого плеча в однієї з гомолів I-ої пари великих хромосом (рис. 3). Це плече, за довжиною є меншим від плеча другого гомолога пари, в якого супутник відсутній як на довгому, так і на короткому плечах. На частині метафазних пластинок навіть в межах одного препарату супутник на кінці довгого плеча відсутній. На цих пластинках також не спостерігалися типові супутники і на кінці короткого плеча II -ї пари. Варто відмітити, що дві пари великих субтелоцентриків та супутники на кінці довгого плеча однієї з цих двох пар є характерними ознаками каріотипу *M. tenuiflorum* Tausch. (див. [29, 30])



Рис. 1. Метафазна пластинка мітозу в *Muscari comosum* з популяції 4 (“Клиновецька гора”). Стрілками відмічені супутники в хромосом

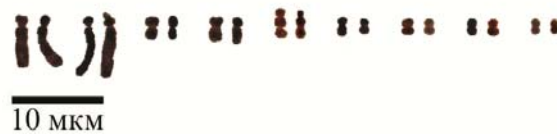


Рис. 2. Каріограма *Muscari comosum* з популяції 4 (“Клиновецька гора”)



Рис. 3. Метафазна пластинка мітозу в *Muscari comosum* з популяції 2 (“Онок”). Стрілкою відмічений супутник на довгому плечі одного з гомологів I-ої пари великих хромосом-субтелоцентриків

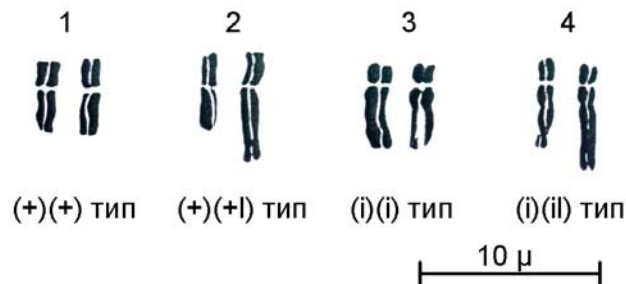


Рис. 4. Морфотипи однієї з пар великих хромосом-гомологів каріотипа *M. comosum* в популяціях з островів Егейського моря, пояснення в тексті (за [21]).

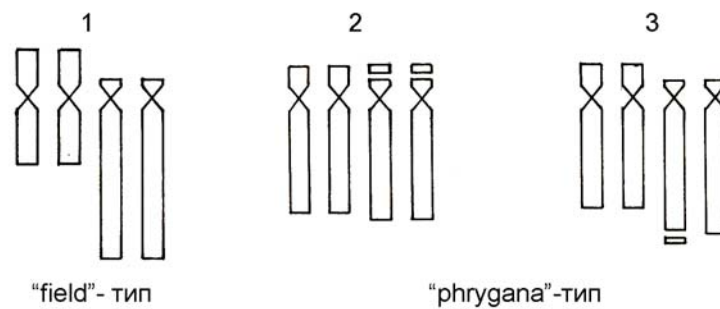


Рис. 5. Два цитотипи *M. comosum* в популяціях з островів Егейського моря, пояснення в тексті (за [16]).

Таблиця 1. Морфометрична характеристика хромосом *Muscari comosum* з популяції 4 ("Клиновецька гора")

Хромосоми	Довжина короткого плеча (S) в μ		Довжина довгого плеча (L) в μ		Загальна довжина хромосом (S+L) в μ		Центромерний індекс (I^C) $\frac{S}{S+L}$ в %	
	$\bar{X} \pm S_x$	S_x	$\bar{X} \pm S_x$	S_x	$\bar{X} \pm S_x$	S_x	$\bar{X} \pm S_x$	S_x
I	1,35 \pm 0,08	0,02	4,32 \pm 0,51	0,12	5,67 \pm 0,52	0,12	24,04 \pm 2,47	0,58
II	1,21 \pm 0,11	0,03	5,16 \pm 0,56	0,13	6,34 \pm 0,58	0,14	18,81 \pm 2,10	0,50
III	1,20 \pm 0,12	0,03	1,45 \pm 0,23	0,05	2,65 \pm 0,32	0,08	45,51 \pm 2,76	0,65
IV	1,11 \pm 0,10	0,02	1,72 \pm 0,22	0,05	2,83 \pm 0,27	0,06	39,23 \pm 3,23	0,76
V	1,06 \pm 0,10	0,02	1,17 \pm 0,10	0,02	2,22 \pm 0,19	0,05	47,49 \pm 1,86	0,44
VI	0,93 \pm 0,06	0,01	0,99 \pm 0,11	0,02	1,93 \pm 0,15	0,04	48,51 \pm 1,77	0,42
VII	0,86 \pm 0,06	0,01	0,93 \pm 0,07	0,02	1,79 \pm 0,11	0,03	47,90 \pm 1,74	0,41
VIII	0,82 \pm 0,07	0,02	0,87 \pm 0,07	0,02	1,70 \pm 0,11	0,03	48,51 \pm 1,63	0,38
IX	0,77 \pm 0,05	0,01	0,85 \pm 0,08	0,02	1,62 \pm 0,12	0,03	47,57 \pm 1,51	0,36

Для *M. comosum*, як і для більшості представників підроду *Leopoldia* загалом характерний диплоїдний хромосомний набір $2n=18$, вперше встановлений L. Guignard [32]. Пізніше, це ж число хромосом для виду наводить у своїх роботах Л.Н. Делоне [4, 5, 6, 23]. Число, втім, визначене на невідомому матеріалі, отриманому з різних ботаничних садів Європи. Диплоїдний набір $2n=18$ подає для виду у своїй фундаментальній праці D. Sató [62], однак, число теж підраховане на матеріалі з ботаничного саду (Koiskawa, Токіо). Згодом таку кількість хромосом виявлено і в переважній більшості природних локалітетів по всьому ареалу *M. comosum*. Набір $2n=18$ зафіксовано на крайніх південних межах поширення виду в Північній Африці – у Єгипті [15], Марокко [26] та на Канарах [41]. У Південній Європі, де проаналізовано найбільшу кількість локалітетів, диплоїдний цитотип встановлений в численних пунктах Піренейського півострову – в Іспанії [25, 35, 56, 57, 61, 68] та в Португалії [24, 50], Апеннінського п-ву – в Італії [14, 27, 28, 29, 30, 52], а також на Балканах – в Македонії [63] та в Греції – тут як на континенті так і на багатьох прилеглих островах Егейського моря [16-21, 38, 39, 44, 67, 69]. Північніше – в Середній Європі, зокрема, в Центральній Європі хромосомне число $2n=18$ зафіксовано в зразків *M. comosum* з місцезростань в південній Швейцарії [66], Австрії [70], Чехії і Моравії [43], в сусідніх з Закарпаттям Угорщині [54] та в Словаччині [47]. Диплоїдний набір встановлений на крайніх східних рубежах ареалу – на Кавказі [5], в Іраку та Ірані [37, 67], в Туреччині [22, 51, 67], а також на західних – у Франції [48, 49]. $2n=18$ подають для *M. comosum* з Молдови [12]. В Україні диплоїдне число $2n=18$ вказується для кримського локалітету *M. comosum* (Захарьєва, за [13]).

Окрім домінуючого цитотипу *M. comosum* на півдні Європи зафіксовані поліплоїди, зокрема, триплоїди в Греції [17] та три-, а також тетраплоїди в Іспанії [58, 59]. Крім того, в Іспанії виявлено каріотипи з В-хромосомами – $X=9+1B$ [59], $2n=18+B's$ та анеуп-

лоїд з $2n=19$ [60]. Анеуплоїд з $2n=17$ зафіксований в Ірані [37].

Будова каріотипу *M. comosum*, загалом, є типовою та подібною до каріотипів інших представників підроду та секції *Leopoldia*, яка характеризується та дещо вирізняється серед інших секцій роду *Muscari* специфічним морфотипом хромосомного набору (про що наголошувалось при розгляді секції, як окремого роду *Leopoldia* Parl.).

Вперше каріотип *M. comosum* (а також 9 інших представників роду *Muscari*) та його будова були досліджені вітчизняним вченим Л.Н. Делоне [4]. У хромосомному наборі цього та інших видів він виділяє, як і в нашому випадку, дві пари відмінних між собою великих хромосом, три – середніх та чотири пари малих хромосом. В меншій парі великих хромосом (BB) Л.Н. Делоне [4] на короткому плечі (згідно нашого аналізу поданого рисунку) відмічає наявність точкового супутника. За будовою каріотипу він розбиває рід *Muscari* на три підгрупи (в одну з груп об'єднано *M. comosum*, *M. tenuiflorum* Tausch. та *M. monstrosum* (L.) Mill. (= *M. comosum* "monstrosum", тератологічна відміна [65]) – тобто лише ті, які належать до секції *Leopoldia*). Однак, в наступній роботі, аналізуючи будову каріотипів вже досліджених та, додатково, ще кількох видів роду Л.Н. Делоне [5] вказує на каріологічну однотипність роду *Muscari*.

Пізніше, D. Sató [62] досліджуючи хромосомний набір *M. comosum* (теж на культивованих зразках) також відмічає наявність в каріотипі двох пар довгих хромосом з субтермінальною перетяжкою (субтелоцентрики), три пари середніх хромосом з субмедіанною (субметацентрики) та чотири пари малих хромосом (одна з яких супутникова) з медіанною (метацентрики) перетяжками. Будова каріотипу відображена формулою $(4L+6M+2S^S+6S)$. I-а пара великих хромосом L_1 за розмірами вдвічі більша за II-у пару L_2 .

Подібну будову каріотипу *M. comosum* згодом наводять А. Fernandes et al. [24], які вперше досліджували рослини з природних локалітетів (три локуси в Португалії). В детально проаналізованому каріо-

типі відмічено наявність кількох типів хромосом: двох пар великих хромосом – AA і BB (пара найбільших хромосом (AA) віднесена до цефалобрахіального (“головчатого”) типу; хромосоми меншої пари (BB) – до гетеробрахіального типу); окремо виділеної пари гетеробрахіальних хромосом CC (яку можна віднести до групи середніх хромосом); трьох пар середніх за розмірами хромосом (DD, EE, FF), які подібні до попередньої пари, однак з субмедіанною перетяжкою та трьох пар малих (найменших) хромосом (GG, HH, II) також з субмедіанною перетяжкою. Автори відмічають присутність вторинних конструкцій (супутників?) на короткому плечі (“proximal to rami longo”) в обох великих пар хромосом (AA і BB), які, втім присутні не на всіх наведених в роботі рисунках. Однак, при нашому аналізі цих рисунків, вторинні перетяжки (вторинні конструкції) можна ідентифікувати і в інших хромосом або й пар хромосом (GG) з інших груп. Особливо варто відмітити чітке зображення супутника в однієї хромосоми з пари (GG) в групі найменших хромосом, що правда, відмічено лише на одній з наведених на рисунку пластинок (супутники у цієї пари хромосом згодом фіксуються у більшості наступних досліджень). Згодом, такі ж морфологічні типи хромосом вказує для каріотипу *M. comosum* в Португалії J. de Barros Neves [50].

Наведені в наступних роботах каріотипи *M. comosum* як в рослин природних локалітетів з різних пунктів ареалу так і в рослин-культурарів за будовою, загалом, подібні і відповідають схемі, відбитій у формулі D. Satō [62] та першого опису каріотипу, поданого Л.Н. Делоне [4] – дві пари великих хромосом, морфологічні типи яких (особливо II-ї пари), втім, надзвичайно варіюють – згідно сучасної класифікації – від мета- до субтелоцентричного типу (цей поліморфізм розглянутий нижче), три пари середніх хромосом мета-субметacentричного типу та чотири пари малих мета-субметacentричних хромосом. Загальна будова каріотипу за формулою $(4L+6M+8S)$ встановлена для рослин *M. comosum* з локалітетів у Італії [27, 29, 30], островів Егейського моря в Греції [16, 17], Македонії [63], Швейцарії [66], Португалії [50], в Молдові [12] (хоча тут третя пара групи середніх хромосом, як і в роботі A. Fernandes et al. [24] виділяється окремо) та ін. Разом з тим, в будові каріотипів з різних регіонів відмічені певні особливості.

Зокрема, F. Garbari [28, 29] для рослин *M. comosum* з локалітетів у Італії наводить стандартну формулу будови каріотипу $(4L+6M+8S)$, однак, в описі [29] вказані окремі характерні риси його будови. В складі каріотипу відмічено дві пари відмінних між собою великих хромосом, одна з яких “іперетеробрахіального” типу (іперетеробрахіальні, сильно нерівноплечих), а інша “етеробрахіальна” (етеробрахіальні, нерівноплечих); трьох пар середніх хромосом (дві пари “етеробрахіальні”, одна “ізобрахіальна” – ісобрахіальні, рівноплеча) та чотирьох пар малих майже однакових хромосом, дві з яких, втім, розглядаються як “етеробрахіальні”, а дві як “ізобрахіальні”. Пізніше, M. Baldini [14] в каріотипі *M. comosum* з

Італії виділяє пару тело- та пару субтелоцентричних хромосом (великі хромосоми), 6 пар метацентриків та одну пару найменших метацентриків $(2t+2st+12M+2sm)$, однак, згідно наших промірів наведеного рисунка каріотипу, всі пари хромосом укладаються в стандартну вищевказану схему будови каріотипу. Важливо, що згідно описів та наведених рисунків у каріотипах *M. comosum* в Італії (на Аппенінському пів-ові) I-а та II- друга пари великих хромосом відмінні між собою за морфологією. II-а пара (часто гетероморфна) в порівнянні з I-ю парою завжди має більше коротке плече та менше – довге (I-а пара, згідно F. Garbari [29] сильнонерівноплеча, II-а пара – нерівноплеча), відповідно, її, згідно класифікації A. Levan [42], центроммерний індекс близький або й рівний до хромосом субметacentричного типу, на відміну від хромосом I-ї пари з центроммерним індексом завжди субтелоцентричного типу.

В каріотипах *M. comosum* з островів Егейського моря в Греції при загальній, вказаній автором, формулі гаплоїдного набору $(2L+3M+4S)$ [19] відмічена наявність чотирьох пар коротких метацентричних хромосом, трьох пар середніх мета-субметacentричного типу хромосом та двох пар великих хромосом, в яких в різних популяціях спостерігався високий поліморфізм за морфологією – хромосоми мета-телоцентричного типу у першій парі та мета-субтелоцентричного типу у другій парі [16, 17, 19]. Згодом для локалітетів з континентальної Греції (Фессалія та Пелопоннес) вказується диплоїдні цитотипи [38], каріотипи яких описані авторами формулою $2n=10m+2mSAT+2sm+2t=18$ (хоча, згідно наведених рисунків метафазних пластинок будова каріотипу за винятком гетероморфної пари великих хромосом маловідмінна від вищенаведених описів). Для каріотипу рослин з Фессалії окремо відмічена структурна гетерозиготність пари великих акроцентриків, яка, на думку авторів, подібна до описаної F. Garbari [29] на матеріалі з Італії.

В природних популяціях *M. comosum* в Македонії ідентифікований каріотип, згідно авторського опису, з двох пар майже однакових великих хромосом-акроцентриків (хромосоми II-ї пари мають різну довжину довгого плеча), трьох пар середніх хромосом з субмедіанною центромерою та чотирьох пар коротких хромосом з медіанною центромерою [63]. За морфологією, в першу чергу, характеристичних пар найбільших хромосом цей каріотип дуже подібний до встановленого нами на Закарпатті.

Південношвейцарські каріотипи, згідно досліджень B. Steck-Blaser [66] теж, загалом, стандартні за будовою: чотири пари малих та три пари середніх метацентричних хромосом і дві пари великих хромосом, з яких хромосоми I-ї, найбільшої пари субтелоцентричного типу, а хромосоми II-ї пари в різних локалітетах варіюють від мета- до телоцентричних (див. нижче).

В каріотипі з Молдови автори вказують дві пари великих хромосом (I-а пара субтелоцентрична, II-а – субметacentрична), одну, окремо виділену за розмі-

рами, III-ю пару середніх, IV-VIII пари дрібних та IX пари дуже дрібних субметацентричних хромосом [12], хоча, за нашими промірами, згідно наведеного малюнку, каріотип, загалом, відповідає загальній будові (4L+6M+8S).

В Ірані, на східних рубежах ареалу виду, каріотип диплоїдного цитотипу $2n=18$ описаний формулою $1M+2m+2sm+4st$ (для анеуплоїда з $2n=17$ наведена формула $2m+4sm+3st$) [37], втім, згідно наведених, загалом, досить нечітких рисунків, на метафазних пластинках і на каріограмах проглядаються чотири пари малих, три пари середніх рівноплечих хромосом та дві пари великих хромосом субтелоцентричного типу.

В переважній більшості описаних каріотипів (за винятком каріотипів з Македонії, Молдови та Швейцарії), а також в каріотипах, отриманих D. Sató [62] та в Португалії A. Fernandes et al. [24], в одній з пар середніх хромосом – переважно найменшої або в найбільшій парі з групи малих хромосом (Греція – [17]) авторами вказується або спостерігається на малюнках супутник точкового типу. Як правило, супутники присутні в обох гомологів. Відмітимо, що супутники в найменшій парі середніх хромосом, причому в обох гомологів, виявлені і в каріотипах рослин із закарпатських популяцій. J. de Barros Neves [55] вказує ці супутники на довгій супутниковій нитці, у всіх інших авторів, як і в нас вони слабо виражені і дуже “втягнуті”. Супутники у цих хромосом через дрібні розміри іноді можуть бути непоміченими, як на це спеціально наголошують окремі дослідники [17, 38], через що, очевидно, вони відмічені не у всіх роботах.

Крім зазначеної супутникової пари, супутники в каріотипі *M. comosum* відмічаються також в I-ої пари та, рідше, в II-ої пари великих хромосом. Наявність супутника на короткому плечі I-ої (найбільшій) пари хромосом, котрий зафіксований нами в каріотипах рослин з більшості популяцій Закарпаття виявлено також в каріотипах *M. comosum* з Швейцарії [66], в Македонії [63]. Присутність супутника на довгому плечі обох хромосом-субтелоцентриків I-ої пари виявлено в каріотипі з Молдови [12] – ідентичний варіант, виявлений втім лише в однієї хромосоми з пари гомологів, ідентифіковано нами в популяції “Онок”. В каріотипах популяцій з островів Егейського моря супутник фіксувався на довгому плечі I-ої пари хромосом або на довгому плечі II-ої пари, але тоді був відсутній в I-ої пари [16]. Супутник на довгому плечі I-ої пари виявлено лише в окремих популяціях, де він спостерігався як в однієї так і в обох хромосом-гомологів пари [17]. (Подібне явище міжпопуляційної відмінності за наявністю супутника I-ої хромосоми спостерігаємо і в каріотипах закарпатських популяцій). Крім того, в поодиноких особин з окремих популяцій на довгому плечі хромосом I-ої пари додатково виявлено вторинні перетяжки в прицентромірній ділянці, які, втім, проглядалися лише в одного з гомологів [17].

Спеціальні дослідження [35] гетерохроматинових ділянок хромосом *M. comosum* з використанням флуоресцентного забарвлення методом DAPI (4',6 – діамідно-2-фенілїндол), флуоресцентної гібридизації *in situ* (FISH) показали присутність активних ядерцеутворюючих організаторів (далі ЯУР) тільки на кінцях V-ої пари хромосом – найменшої з групи середніх, в якій за нашими та більшістю літературних даних зафіксовано супутники. Їх розмір зазвичай майже рівний величині плеча – саме такі розміри встановлено ділянці з активним ЯУР. Навпаки, теломерні ділянки довгих плечей I-ої і II-ої пари представлені інактивованими ЯУР, тобто, навіть при наявності супутника функціонуючі ЯУР тут відсутні, тому присутність-відсутність супутників у цих хромосом не несуть функціонального значення. Принагідно відмітимо, що В. Bentzer [17] вказує на наявність у інтерфазному ядрі тільки 1-2 ядерець (відповідно, таким чином, до активних ЯУР V-ої пари). Зазначимо також, що ці ж дослідження виявили цікавий феномен локалізації всієї гетерохроматинової сателітної ДНК в межах виключно однієї хромосом – найбільшій в каріотипі пари, які у вигляді кількох блоків складають більшу частину хромосоми.

Особливої уваги заслуговує феномен стійкого поліморфізму II-ої, меншої за розмірами, пари великих хромосом, який був ідентифікований в каріотипах з багатьох локалітетів по всьому ареалу *M. comosum*. Власне, окрім супутникового поліморфізму каріотипічна мінливість виду проявляється саме через морфологічну мінливість хромосом II-ої пари. Вперше цю мінливість відзначив D. Sató [62], який в одній з досліджених рослин невідомого походження (культивованих в ботанічному саду) спостерігав диморфізм хромосом цієї пари: одна хромосома-гомолог була типовий субтелоцентрик (subterminal constrictions), а інша – метацентричного типу (median constrictions) – з укороченим довгим та видовженим коротким плечем. Причиною цього явища вказується інверсія однієї з довгих хромосом. Згодом гетероморфізм хромосом другої пари був зафіксований в каріотипах рослин з природних локалітетів у Португалії [24], який ідентифікований як на різних пластинках, так і в межах однієї і який проявляється за наявністю чи відсутністю вторинних перетяжок на короткому плечі (а, згідно наших спостережень, і за зміною розмірів короткого плеча).

Гетероморфізм хромосом II-ої пари відзначають F. Garbari [30] та R.M. Baldini [14] в Італії, G. Dalgic [22] в європейській Туреччині, G. Kamari, C. Blanché, F. Garbari, [38] в континентальній Греції тощо. При цьому італійські дослідники [14, 30] феномен гетероморфізму вбачають в наявності різних біотипів чи екотипів *M. comosum*.

Питання мінливості хромосом II-ої пари було окремо розглянуто для каріотипів в особин з популяцій в Македонії [63] та в Швейцарії [66]. В каріотипах рослин з Македонії виявлено гетерозиготність (диморфізм) II-ої пари, хромосоми якої мають різну довжину довгого плеча. Крім того, така ж гетерози-

гонтність довгого плеча спостерігалась в парі з групи середніх хромосом-субметацентриків. Подвійна гетерозиготність хромосом двох різних пар пояснюється транслокаціями сегментів між хромосомами.

В каріотипах рослин з швейцарських локалітетів [66] в II-ої пари (хромосоми якої за розмірами майже вдвічі менші від I-ої, субтелоцентричної пари) ідентифіковані мета-, субмета- та субтелоцентричні хромосоми. Причому, в одному випадку тут можна говорити про міжпопуляційну мінливість, коли в одній популяції обидві хромосоми II-ої пари метацентричні, а в іншій – обидві субтелоцентричні. З іншого боку, виявлена популяція, в рослин якої на одних метафазних пластинках обидві хромосоми II-ої пари були субтелоцентричними, а на інших пластинках склалися з мета- та субтелоцентричної хромосом. Останній феномен автор пояснює гібридним походженням цих рослин.

Детальні дослідження хромосомного поліморфізму однієї з пар великих хромосом-гомологів каріотипа *M. comosum* були проведені в популяціях з Егейського моря [16, 17, 20, 21]. Тут описано кілька морфотипів хромосомного набору, що відрізняються довжиною плечей хромосом цієї пари [21]. Загалом, виділено 4 основні, найбільш поширені морфотипи (окрім явних аберантів) пари (рис. 4): (+) тип (за авторами – “нормальний” тип) – хромосоми метацентричного типу з приблизно однаковими довгим та коротким плечами (укорочене, порівнюючи з типовим, довге плече); (+1) тип – з коротким плечем як у попереднього типу, однак, з сильно видовженим (extralong) довгим плечем; (i) тип (з перичентричною інверсією) – з укороченим коротким плечем та видовженим довгим, однак менше, ніж у попереднього типу плечем та (il) тип – з укороченим коротким (як у (i) типу – інверсія) і дуже видовженим довгим плечем (як у (+1) типу). В досліджених популяціях в різних особин зустрічалися всі типи хромосом та їх поєднання в межах пари, однак частота трапляння кожного типу хромосом та їх попарні варіанти в різних локалітетах є різною, окремі типи та варіанти в деяких популяціях відсутні. Розподіл вказаних типів у хромосомних наборах в більшості локалітетів добре узгоджується з очікуваним поширенням згідно закону Харді-Вайнберга. Найчастіше спостерігався перший, “нормальний” (+) тип та третій (i) тип хромосом та їх різне поєднання. Автори припускають, що ці типи вважаються еволюційно молодшими та просунутішими, на відміну від двох інших, які виявляються значно рідше, відсутні в багатьох популяціях, а поєднання їх в межах одного каріотипу зафіксовано взагалі лише в поодиноких рослин в окремих локалітетах. Важливо відмітити, що обидві хромосоми-гомологи II-ої пари каріотипів з Закарпаття представлені одним із таких “ретро” типів – а саме (il) типом з укороченим коротким і дуже видовженим довгим плечем, який ідентифікований у всіх досліджених нами локалітетах. Навпаки, в каріотипах досліджених рослин з південно-західних європейських локалітетів хромосоми II-ої пари найчастіше подібні до еволю-

ційно молодших (згідно вищезазначеного припущення) першого, “нормального” (+) типу та третього (i) типу хромосом з укороченим коротким плечем та видовженим довгим плечем.

Еволюційно молодші хромосоми цієї пари (+) та (i) типу, як вважають В. Bentzer та М. Ellmer [21] походять від хромосом (il) та (+1) типу, що, найімовірніше, відбувалося (як і інші зміни в хромосомах II-ої пари) шляхом перичентричної інверсії. Домінуюче поширення однієї і тієї ж інверсії також вказує на великий вік цього типу перебудови. Крім того, згадувані узгодженість між очікуваними і експериментальними частотами мінливості каріотипів у різних популяціях Егейського моря, на думку авторів, вказують на відсутність тиску відбору на будь-який з цитотипів, а різні частоти типів хромосом в популяціях можуть бути пояснені ефектом засновника чи дрейфом генів. Ймовірно, що таким чином може бути пояснений феномен стійкої мінливості каріотипа по всьому ареалу поширення виду.

Високий поліморфізм хромосом згаданої пари при майже відсутній морфологічній мінливості інших хромосом каріотипу *M. comosum*, безперечно, зумовлений високим вмістом гетерохроматину в хромосомах II-ої пари [20, 35]. Саме в області гетерохроматинових ділянок найчастіше відбуваються структурні хромосомні перебудови. Власне, як вважають R. de la Herran et al. [35] ампліфікація гетерохроматинових послідовностей та локалізація гетерохроматину в межах однієї хромосом могло внести вклад в прогресуючу асиметрію каріотипу в роді *Muscari*, де *M. comosum* є одним з найбільш еволюційно просунутих таксонів.

Окрім морфотипів, пов'язаних з однією парою великих хромосом-гомологів серед диплоїдних популяцій роду *Muscari* (sect. *Leopoldia*) з островів Егейського моря виділено два різних цитотипи, що відмінні за обома парами великих хромосом [16]. Перший з них (рис. 5), так званий “field”- тип (приурочений до окультурених ділянок), характеризується парою субтелоцентричних та парою субметацентричних (іноді гетерозиготних) безсупутникових хромосом (супутники цього каріотипу чітко видно в парі середніх метацентриків). Морфологічно популяції з “field”- типом автор ототожнює з *M. comosum*. Інший – так званий “phrygana”-тип (приурочений до угруповань фрігани) – відрізняється наявністю двох пар субтелоцентричних хромосом. Між собою пари розрізняються за величиною короткого плеча та за наявністю в однієї з пар (чи в I-ої, чи в II-ої) супутників, переважно на кінці довгого плеча. В різних популяціях супутники присутні в обох або лише в однієї з хромосом пари. Втім, в одній з популяцій з каріотипом “phrygana”-типу, рослини з якої, як вказує автор, мають схожість та морфологічно подібні до *Leopoldia longipes* (Boiss.) A. Los. (острів Unia Nisia) спостерігався каріотип з двома, дуже подібними між собою, парами великих хромосом-субтелоцентриків з майже однаковими короткими плечами, в яких супутники присутні на короткому плечі однієї з пар (в

обох гомологів) – єдиний випадок наявності супутника на короткому плечі хромосом у цитотипу “*rhugana*”-типу. Загалом, за морфотипами характеристичних хромосом I-ої та II-ої пари, саме цей каріотип дуже подібний до каріотипів рослин з більшості закарпатських популяцій, за винятком популяції “Онок”. Каріотипу останньої популяції (для якої характерною ознакою є один супутник на довгому плечі хромосоми-субтелоцентрика II-ї пари) майже ідентичним виглядає інший острівний каріотип з цитотипом “*rhugana*” – з популяції острова Milos – за винятком наявності в острівному каріотипі різниці між I-ою та II-ою парами за розмірами короткого плеча (пара гомологів з супутником має мале плече коротше). Принагідно відмітимо, що супутники на довгому плечі у великих субтелоцентриків загалом є характерні для каріотипу *M. tenuiflora* [27, 29, 30].

Таким чином, за результатами порівнянь каріотипів хромосомних рас *M. comosum* з різних пунктів ареалу, каріотип хромосомної раси більшості закарпатських популяцій за наступними ключовими ознаками характеристичних пар найбільших хромосом – субтелоцентричний тип та майже однакові розміри обох пар, супутник (супутники) на короткому плечі в пари з трохи довшими довгим плечем – проявляє найбільшу подібність до каріотипів хромосомних рас з окремих популяцій островів Егейського моря (“*rhugana*”-тип) та, особливо, Македонії, які мають саме таку будову каріотипу. (Зазначимо, що македонські дослідники [63] також вказують на подібність каріотипів *M. comosum* з популяцій в Македонії до каріотипів рослин з окремих островів Егейського моря, зокрема, о-ва Кітнос та відмінність від каріотипів, описаних Garbari F. [30] в рослин з Італії). Майже однакові за величиною субтелоцентрики має також каріотип з Молдови, однак супутники відмічені на довгому плечі в найбільшій I-ої пари – схоже як в закарпатській популяції “Онок” (тут – у II-ої пари). Навпаки, каріотипи хромосомної раси із Закарпаття проявляють відмінність від каріотипів рослин з західної частини Південної Європи – Апеннінського та Піренейського пів-ів, головним чином, за морфологією (розмірами та центромерним індексом) II-ої пари, а також і від швейцарського каріотипу, II-а безсупутникова пара великих хромосом якого, не зважаючи на високий поліморфізм завжди суттєво менша від дуже довгої I-ої пари з супутником у всіх проаналізованих популяціях.

Виявлена майже повна ідентичність закарпатського типу хромосомного набору *M. comosum* саме до балканських каріотипів з Македонії та окремих – островів Егейського моря, очевидно, вказує на їх спорідненість, спільне походження та, відповідно, на близькі генетичні зв'язки популяцій виду з Закарпаття саме з Балканами. При цьому, як і у випадку з *Allium scorodoprasum* L. [40], *Muscari transsilvanicum* Schur проглядається балканське походження закарпатських популяцій *M. comosum* та балканський (дакійський *sensu* R. Hendrych [33, 34, 64]) шлях міграції виду в Центральну Європу по передгір'ю Східних

Карпат. Все це, на нашу думку, ще раз демонструє тісні балкано-східнокарпатські зв'язки ксеротермної флори та вказує на дакійський (балканський) міграційний шлях як на головніший, як ми вважаємо, напрямок проникнення і заселення внутрішньої частини Східних Карпат середземноморськими та субсередземноморськими флористичними елементами (до яких належать рід *Muscari*). В той же час, високий поліморфізм каріотипа виду в різних локалітетах на півдні Балкан, зокрема, на островах Егейського моря, наявність тут численних хромосомних рас з каріотипами, варіанти яких (однак, не всі) прослідковуються також в різних пунктах європейської, зокрема, середньоевропейської частини ареалу *M. comosum* ще раз підтверджують медитеральний центр походження виду, де зконцентровані осередки його каріотипічної та, відповідно, генетичної різноманітності.

З іншого боку, ми не виключаємо можливості заносного походження *M. comosum* в Закарпатті, що могло відбуватися внаслідок занесення разом з багаторічними плодовими культурами, зокрема, виноградом. Подібно до ситуації з *A. scorodoprasum*, проаналізованої вище, на Закарпатті також спостерігається значна приуроченість місцезростань до антропогенізованих та вторинних біотопів, а в природних ценозах часто поблизу. Більш достовірне з'ясування зв'язків та походження закарпатських популяцій *M. comosum* шляхом каріотипічної (цитотипічної) подібності можливе при аналізі каріотипів рослин в проміжних популяціях між Балканами та Карпатами, в Паннонії, а також локалітетів південного передгір'я Західних Карпат та Угорського Середньогір'я – потенційних шляхів як природного, так і заносного проникнення виду в Закарпаття.

Висновки

Встановлено хромосомні числа та досліджено каріотипи *Muscari comosum* з шести популяцій в Закарпатті. У всіх рослин ідентифіковано диплоїдний хромосомний набір $2n=18$. Каріотип в рослин з п'яти популяцій складається з двох пар найбільших за розмірами субтелоцентричних хромосом, одна з яких (найбільша за розмірами II –а пара) на короткому плечі несе супутник, групи з трьох пар значно менших хромосом метацентричного типу (в найменшій з них виявлені супутники, за розмірами майже рівні величині самого плеча) та чотирьох пар дрібних метацентричних хромосом. В одній з популяцій (“Онок”) виявлена відмінність за локалізацією, числом та розмірами супутника, який тут зафіксований вже на кінці довгого плеча в одного з гомологів іншої (I-ої, меншої за розмірами) пари великих хромосом.

Проведено порівняльний аналіз каріотипів рослин закарпатських популяцій *M. comosum* з каріотипами з різних місцезростань в межах ареалу, наведених в літературних джерелах. Каріотипи *M. comosum* з різних пунктів ареалу за будовою подібні, відповідають узагальненій формулі $4L+6M+8S$, однак, можуть відрізнитись за морфологією найбільших в ка-

ріотипі двох пар хромосом та наявністю в них і місцем локалізації супутників.

Особливої уваги заслуговує феномен стійкого поліморфізму II-ої, меншої за розмірами, пари найбільших хромосом, який був ідентифікований в каріотипах з багатьох локалітетів по всьому ареалу *M. comosum*. Загалом, каріотипічна мінливість виду проявляється саме через морфологічну мінливість хромосом цієї пари, поліморфізм якої в багатьох пунктах ареалу має локальний характер, формуючи окремі хромосомні раси. Розглянута географічна приуроченість окремих виділених хромосомних рас *M. comosum*.

Каріотип хромосомної раси більшості закарпатських популяцій проявляє найбільшу подібність до каріотипів хромосомних рас з окремих популяцій

островів Егейського моря, Македонії та дуже подібний до каріотипу з Молдови (популяція "Онок"). При цьому каріотипи Закарпаття відмінні від каріотипів рослин з Аппенінського та Піренейського півів, а також західних середньоевропейських каріотипів.

Виявлена майже повна ідентичність закарпатського типу хромосомного набору *M. comosum* саме до балканських каріотипів, очевидно, вказує на їх спорідненість, спільне походження та, відповідно, на близькі генетичні зв'язки популяцій виду в Закарпатті саме з Балканами. При цьому, проглядається балканське походження закарпатських популяцій *M. comosum* та балканський (дакійський *sensu* R. Hendrych) шлях міграції виду в Центральну Європу по передгір'ю Східних Карпат.

Подяки

Автор висловлює щирі подяки Prof. Johann Greilhuber та Dr. Irma Ebert (Інститут ботаніки, Віденський університет) за консультації та можливість роботи в лабораторії інституту, де була отримана частина результатів даної публікації, а також проф., чл.-кор. НАН України Є.Л. Кордюм (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України) за консультації та можливість перегляду і аналізу препаратів у лабораторії відділу клітинної біології та анатомії.

1. Борділовський Є.І. Родина XXVII. Лілійні – Liliaceae Hall. // Флора УРСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1950. – Т. 3. – С. 61-266.
2. Визначник рослин Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 334-340.
3. Вульф Е.В. Флора Крима. – Ленинград: Издание Никитского Ботанического сада, 1930. – Том 1, вып. 3. – 126 с.
4. Делоне Л.М. Сравнительно-кариологическое исследование видов *Muscari* Mill. // Зап. Киевск. общ. естествоиспытателей. – 1915. – 1. – с. 33-64.
5. Делоне Л.Н. Сравнительно-кариологическое исследование видов *Muscari* Mill. и *Bellevalia Lapeyr.* // Вестн. Тифлисс. бот. сада Н. С., сер. II. – 1923. – 1. – С. 24-56.
6. Делоне Л.Н. Укорочение хромосом при охлаждении // Зап. Сельскохоз. Масловск. инст. – 1931. – 4, 11. – С. 11-21.
7. Кіш Р.Я. Числа хромосом деяких представників родин Alliaceae, Amaryllidaceae, Hyacinthaceae, Iridaceae та Liliaceae флори Закарпаття // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. біол. – 1995. – 2. – С. 29-30.
8. Кіш Р.Я. Цито-кариологічне дослідження деяких представників порядку Liliales s. l. флори Закарпаття // Охорона довкілля: сучасні дослідження в екології і мікробіології: Матер. міжнар. регіон. семінару (13-16 травня 1997 р., Ужгород, Україна). – Ужгород, 1997. – Т. 1. – С. 180-187
9. Кіш Р. Порівняльний аналіз каріотипу *Lilium martagon* L. (Liliaceae). // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. – 2000. – 8. – С. 135-140.
10. Мордак Е.В. Род Мускари – *Muscari* Mill. // Флора Европейской части СССР. – Ленинград: Наука, 1979. – т. 4. – С. 253-255.
11. Определитель высших растений Украины / Отв. ред. Ю. Н. Прокудин. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
12. Чеботарь А.А., Челак В.Р., Ботнарченко П.М. и др. Кариология однодольных Молдавии. – Кишинев: Штиинца, 1977. – 68 с.
13. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства Aceraceae – Menyanthaceae. – Ленинград: Наука, 1990. – 509 с.
14. Baldini R.M. Numeri Cromosomici per la Flora Italiana: 1284-1289 // Inform. Bot. Ital. – 1992. – 24. – P. 189-195.
15. Badr A. Chromosome counts of six Egyptian plants // United Arab Rep. J. Bot. – 1980. – 23. – P. 127-129.
16. Bentzer B. Chromosome morphology in Aegean Populations of *Leopoldia* Parl. (Liliaceae) // Bot. Notiser. – 1969. – 122. – P. 457-480.
17. Bentzer B. Variation in the chromosome complement of *Leopoldia comosa* (L.) Parl. (Liliaceae) in the Aegean (Grece) // Bot. Notiser. – 1972. – 125. – P. 406-418.
18. Bentzer B. Taxonomy, variation and evolution in representatives of *Leopoldia* Parl. (Liliaceae) in Southern and Central Aegean // Bot. Notiser. – 1973. – 126. – P. 69-132.
19. Bentzer B. Karyotypes and Meiosis in *Leopoldia* Parl. (Liliaceae) from the Southern and Central Aegean (Greece) // Bot. Notiser. – 1974. – 127. – P. 69-86.
20. Bentzer B., Landström Th. Polymorphism in chromosomes of *Leopoldia comosa* (Liliaceae) revealed by Giemsa staining // Hereditas. – 1975. – 80. – P. 219-232.
21. Bentzer B., Ellmer M. A case of stable chromosomal polymorphism in *Leopoldia comosa* (Liliaceae) // Hereditas. – 1975. – 81. – P. 127-132.
22. Dalgıç G. Cytotaxonomical studies on the genus *Muscari* in European Turkey // Bot. Chron. – 1991. – 10. – P. 819-825.
23. Delaunay L.N. Phylogenetische Chromosomenverkürzung // Zeitschr. Zellforsch. u. microsok. Anat. – 1926. – Bd. 4, H. 3. – S. 338-364.
24. Fernandes A., Garcia J., Fernandes R. Herbarizações nos dominios da fundação da casa de Bragança. I. Vendas Novas // Mem. Soc. Broteriana. – 1948. – 4. – P. 5-89.
25. Gadella T.W.J., Kliphuis E., Mennega E.A. Chromosome numbers of some flowering plants of Spain and S. France // Acta Bot. Neerl. – 1966. – 15. – P. 484-489.
26. Galland N. Recherche sur l'origine de la flore orophile du Maroc étude caryologique et cytogéographique // Trav. Inst. Sci. Univ. Mohammed V. Sér. Bot. (Rabat). – 1988. – 35. – P. 1-168.
27. Garbari F. Contributo allo studio citologico dei *Muscari* Italiani // Caryologia. – 1966. – 19, 4. – P. 419-428.
28. Garbari F. Sur rango tassonomica di "Leopoldia" Parl., "Muscarimia" Kostel., "Muscari" Mill. // Giorn. Bot. Ital. – 1967. – 101. – P. 300-301.
29. Garbari F. Il genere *Muscari* (Liliaceae): contributo alla revisione citotassonomica // 1968. – 102, 2. – P. 87-105.
30. Garbari F. Nuove osservazioni citologiche sui generi *Muscari* e *Leopoldia* // Giorn. Bot. Ital. – 1969. – 103, 1. – P. 1-9.
31. Garbari F., Greuter W. On the taxonomy and typification of *Muscari* Miller (Liliaceae) and allied genera, and on the typification of generic names // Taxon. – 1970. – 19. – P. 329-335.
32. Guignard L. Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation // Bull. Soc. Bot. France. – 1889. – 36. – P. 100-146.
33. Hendrych R. *Primula vulgaris* in der Slowakai und in den umliegenden Gebieten // Preslia. – 1996. – 68. – P. 135-156.

34. Hendrych R., Hendrychová H. Preliminary report on the Dacian migroelement in the flora of Slovakia // *Preslia*. – 1979. – 51. – P. 313-332.
35. Herrán de la R., Robles F., Cunado N., Santos J.L., Ruiz Rejón M., Garrido-Ramos M.A., Ruiz Rejón C. A heterochromatic satellite DNA is highly amplified in a single chromosome of *Muscari* (Hyacinthaceae) // *Chromosoma*. – 2001. – 110. – P. 197-202.
36. Hess H.E., Landolt E., Hirzel R. *Flora der Schweiz*. – Basel und Stuttgart: Birkhäuser Verlag. – 1967. – Bd. 1.-
37. Jafari A., Maassoumi A. A., Farsi M. Karyological Study on *Bellevalia* and *Muscari* (Liliaceae) Species of Iran // *Asian Journal of Plant Sciences*. – 2008. – 7. – P. 50-59.
38. Kamari G., Blanché C., Garbari F. (eds.) *Mediterranean chromosome number reports – 11* // *Fl. Medit.* – 2001. – 11. – P. 435-483.
39. Kapasa M., Nikolaidi T., Bareka E.-P., Kamari G. *Mediterranean chromosome number reports 11 (1236-1243)* // *Fl. Medit.* – 2001. – 11. – P. 448-454.
40. Kish R. Karyological studies of Liliaceae s.l. taxa in Transcarpathian Region (Ukraine) // XVII International Botanical Congress. Abstracts. Vienna, Austria, 17-23 July 2005. – Vienna: ROBIDRUCK, 2005. – P. 467.
41. Larsen K. Cytological and experimental studies on the flowering plants of the Canary Islands // *K. Danske Videnskab. Selskab. Bid. Skr.* – 1960. – 11, 1-3. – P. 1-60.
42. Levan A., Fredga K., Sandberg A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // *Hereditas*. – 1964. – 52, № 2. – P. 201-220.
43. Měsíček J., Jarolimova V. List of Chromosome Numbers of the Czech Vascular Plants. – Praha: Académia, 1992. – 144 s.
44. Montmollin B. de Étude cytotoxonomique de la flore de la Crête. III. Nombres chromosomiques // *Candollea*. – 1986. – 41. – P. 431-439.
45. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural Checklist*. – Kiev: M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 1999. – 346 p.
46. Meusel H., Jäger E., Weinert E. *Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora*. – Jena: VEB Gustav Fischer, 1965. – 583+258 s.
47. Murin A., Májovský J. Karyological study of Slovakian flora. I. // *Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen. Bot.* – 1979. – 27. – P. 127-133.
48. Natarajan G. Etude caryosystématique de quelques monocotyledones de la garrigue Languedocienne // *Naturalia Monspel.*, Ser. Bot. – 1979. – 30. – P. 1-27.
49. Natarajan G. In: *IOPB chromosome number reports LXV* // *Taxon*. – 1979a. – 28. – P. 629.
50. Neves J. de B. Contribution à la connaissance citotaxonomique des Spermatophyta du Portugal. VIII. Liliaceae // *Bol. Soc. Broteriana*, Ser. 2A. – 1973. – 47. – P. 157-212.
51. Özhatay N., Johnson M. A. T. Some karyological remarks on Turkish *Allium* sect. *Allium*, *Bellevalia*, *Muscari*, and *Ornithogalum* subg. *Ornithogalum*. // *Bocconea*. – 1996. – 5. – P. 239-249.
52. Peruzzi L., Cesca G. *Mediterranean chromosome number reports 12 (1295-1304)* // *Fl. Medit.* – 2002. – 12. – P. 461-470.
53. Pfosser M., Speta F. Phylogenetics of Hyacinthaceae based on plastid DNA sequences // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1999. – 86. – P. 852-875.
54. Pólya L. Magyarországi növényfajok kromoszómaszámai. II. // *Ann. Biol. Univ. Debreceniensis*. – 1950. – 1. – Old. 46-56.
55. Raciborski M., Szafer W. *Flora Polska*. – Krakow: Nakl. Akad. Umiejetnosci, 1919. – T. 1. – 427 s.
56. Ruiz Rejón M. In *IOPB chromosome number reports LII* // *Taxon*. – 1976. – 25. – P. 341-346.
57. Ruiz Rejón M. Estudios cariologicos en especies espanolas del orden Liliales. III. Familia Liliaceae // *Ann. Inst. Bot. Cavanilles*. – 1978. – 34. – P. 739-759.
58. Ruiz Rejón M., Pascual C., Ruiz Rejon C., Oliver Jimenez J.L. In *Números cromosómicos para la flora Española*, 240-244. // *Lagascalia*. – 1981. – 10. – P. 247-252.
59. Ruiz Rejón C., Lozano R., Ruiz Rejón M. In *Números cromosómicos para la flora Española*, 479-484 // *Lagascalia*. – 1986. – 14. – P. 292-296.
60. Ruiz Rejón C., Lozano R., Ruiz Rejón M. Genetic variability in *Muscari comosum* L. (Liliaceae). II. Characterization and effects of the polymorphic variants of chromosome 2 on chiasmata formation // *Genome*. – 1987. – 29. – P. 695-701.
61. Ruiz Rejón C., Lozano R., Ruiz Rejón M. Genetic variability in *Muscari comosum* L. (Liliaceae) IV. Geographical distribution and adaptive role of the polymorphic variants of chromosome 2 // *Genetica*. – 1990. – 81. – P. 133-142.
62. Satô D. Karyotype alteration and phylogeny in Liliaceae and allied families // *Jap. Jour. Bot.* – 1942. – 12, 1-2. – P. 57-161.
63. Šopova M., Sekovski Ž., Jovanovska M. Cytotaxonomy of the genus *Muscari* Mill. from SR Macedonia // *Fragmenta Balc. Musei Maced. Sci. Natur.* – 1983. – 11, 16. – P. 151-161.
64. Sramkó G. „Dunátúli“ közép-dunai flóráválasztós fajok a *Matricum* flórájában // *Kitaibelia*. – 2004. – 9, 1. – P. 31-56.
65. Stearn W.T. The Linnaean species of *Hyacinthus* (Liliaceae: Hyacinthaceae) // *Ann. Musei Goulandris*. – 1990. – 8. – P. 181-222.
66. Steck-Blaser B. Karyologische Untersuchungen an *Muscari comosum* (L.) Miller, *M. botryoides* (L.) Miller emend. D.C. and *M. racemosum* (L.) Miller emend. D.C. im Gebiet der Schweiz // *Bot. Helv.* – 1992. – 102. – S. 211-227.
67. Stuart D.C. Chromosome numbers in the genus *Muscari* Mill. // *Notes Roy. Bot. Garden Edinb.* – 1970. – 30. – P. 189-196.
68. Valdes B., Pastor J., Uberta J. In *Números cromosómicos para la flora Española*. 1-44. // *Lagascalia*. – 1978. – 7. – P. 191-216.
69. Van Loon J.C., Snelders H.C.M. // In *IOPB chromosome number reports LXV* // *Taxon*. – 1979. – 28. – P. 632-634.
70. Wunderlich R. Zur vergleichenden Embryologie der Liliaceae-Scilloideae // *Flora*. – 1937. – 132, 1. – S. 48-91.

Отримано: 8 липня 2014 р.

Прийнято до друку: 9 вересня 2014 р.