

Н.М. СТРАШНЮК¹, М.О. ТВАРДОВСЬКА²,
В.М. МЕЛЬНИК²

¹ Тернопільський національний педагогічний університет
ім. Володимира Гнатюка
вул. М. Кривоноса, 2, м. Тернопіль, 46027, Україна
strashniuk@mail.ru

² Інститут молекулярної біології і генетики НАН України
вул. Заболотного, 150, м. Київ, 03680, Україна
v.m.melnyk@imbg.org.ua

КАРІОЛОГІЯ ЄВРОПЕЙСЬКИХ ВИДІВ РОДУ *GENTIANA* L. (*GENTIANACEAE*) *

Ключові слова: *Gentiana* L., європейські види, каріологія, хромосомні числа, диспloidія, поліплоїдія

Тирлич (*Gentiana* L.) — найбільший рід родини *Gentianaceae* Juss., який налічує близько 400 видів. Його види є типовими альпійськими рослинами, переважно трапляються на висоті понад 1000 м над р. м., проте деякі — винятково на рівнинах. Найбільша кількість видів розповсюджена в Азії (312), суттєво менше їх у Північній і Центральній Америці (35) та Європі (27—29), тимчасом як у Південній Америці відзначено лише три види, в Африці (Марокко) — два, а у східній Австралії — один [30, 62, 68].

Обсяг і класифікацію роду його монографи розглядають по-різному, що пояснюється як наявністю агрегатних видів у межах роду, так і складністю визначення родових меж, зумовленою особливостями еволюції тирличевих, які утворюють численні паралельні ряди конвергентних форм. На сьогодні існує кілька класифікацій роду, в основу яких покладені морфологічні, анатомічні, еколого-географічні, онтогенетичні ознаки (критерії) тощо [4, 8, 14, 30, 62].

Ми приймаємо поділ роду *Gentiana* на секції за Но, Liu [30], оскільки він ґрунтується на найповнішому вивченні видового складу. У межах роду виділяють 15 секцій; види 14 з них поширені в Азії, 8 — в Європі і 6 — в Америці. Секція *Ciminalis* (Adans.) Dumort. представлена лише в Європі, *Gentiana* і *Cruciata* Gaudin — в Європі та Азії, *Pneumonanthe* (Gled.) Gaudin, *Frigida* Kuhn., *Dolichocarpa* T.N. Но — в Європі, Азії та Америці, *Calathianae* Froelich. — в Європі, Азії, Америці та Африці, *Chondrophyllae* Bunge — в Європі, Азії, Америці, Австралії та Африці.

За класифікацією Но, Liu [30] для Європи наводиться 27 видів *Gentiana*, у «Flora Europaea» [62] — 29, з яких 17 є ендеміками, а інші — широко розповсюдженими. В Європі найбільше видів трапляється в гірських масивах: Альпах, Піренеях та Карпатах [30].

* Робота підтримана Фондом Королеви Ядвіги Ягеллонського університету (м. Краків, Польща) та Державним фондом фундаментальних досліджень при МОН України (проект № Ф25.5/009).

В Україні рід *Gentiana* представлений 10 видами, з них 8 — багаторічники (*G. acaulis* L., *G. asclepiadea* L., *G. cruciata* L., *G. laciniata* Kit. ex Kanitz., *G. lutea* L., *G. pneumonanthe* L., *G. punctata* L., *G. verna* L.) і 2 — однорічники (*G. nivalis* L. та *G. utriculosa* L.) [12]. *G. acaulis*, *G. asclepiadea*, *G. laciniata*, *G. lutea*, *G. punctata*, *G. verna*, *G. nivalis* та *G. utriculosa* поширені в межах флористичних районів Українських Карпат. *G. pneumonanthe* росте в усіх ботаніко-географічних районах України, за винятком Криму; *G. cruciata* поширений у південній частині лісових районів, у Лісостепу і Криму [10, 13, 17].

Зважаючи на численні нез'ясовані питання щодо систематики та еволюції роду, важливим, поряд з іншими дослідженнями, є вивчення каріології видів *Gentiana*. Такі роботи розпочато у 1921 році [59] і тривають досі.

Нині зібраний великий масив даних щодо цитогенетичних особливостей *Gentiana* з Європи, Азії, Америки та Африки. За даними про числа хромосом роблять припущення стосовно існування двох цитологічних центрів їх різноманітності: один — в Європейських Альпах, другий — у Гімалаях. Ще одним таким центром, зважаючи на високу різноманітність видів (зокрема велику кількість ендемічних), можуть бути гірські області Китаю [67].

Відомі на сьогодні результати цитогенетичного вивчення європейських представників роду *Gentiana* є фрагментарними (не охоплюють весь ареал виду), неоднозначними, а інколи — суперечливими [16, 32, 66]. Каріологічні дослідження видів роду з багатьох місць їх поширення, передусім тих, де вони зовсім не вивчені, дали б змогу наблизитися до відповіді на питання про шляхи еволюції каріотипу. Зокрема, у літературі відсутні дані про хромосомні числа зразків *Gentiana* з території України.

У роботі узагальнено існуючі на сьогодні дані про каріологію європейських видів роду та наведено результати власних цитогенетичних досліджень *Gentiana* з різних локалітетів в Україні.

Секція *Cruciata* Gaudin. (1828, Fl. Helv., 2: 269)

Aptera Kusn. (1893, Trudy imp. S.-Peterb. Bot. Sada., 13: 62); *Erythaliae* Bunge (1829, Nouv. Mem. Soc. imp. Nat. Mosc., 1, 7: 207).

В Європі поширені два види — *G. decumbens* L. та *G. cruciata*. Для *G. decumbens* з Росії наводяться два різні хромосомні числа — $2n=26$ [7] та $2n=52$ [43]. $2n=52$ встановлено для *G. cruciata* з різних частин ареалу, а також для рослин, культивованих у Канаді (табл. 1).

Цитологічний аналіз особин *G. cruciata* з двох географічно віддалених популяцій (с. Креничі, Київська обл., та природний заповідник «Медобори», Тернопільська обл.) засвідчує, що їх диплоїдний набір не відрізняється — $2n=52$, тобто є цитогенетично стабільним. Отримані нами результати щодо хромосомного числа *G. cruciata* узгоджуються з літературними даними. Для інших видів секції *Cruciata* (за винятком *G. macrophylla*) наводяться два значення диплоїдних наборів хромосом ($2n=52$ та 26) і таке ж, як і для *G. cruciata*, основне хромосомне число ($x=13$), що свідчить про цитогенетичну стабільність секції [67].

Таблиця 1. Хромосомні числа європейських видів роду *Gentiana* L. *

Вид	Локалітет	2n	Автор
Секція <i>Cruciata</i>			
<i>G. decumbens</i>	Росія	26	Крогулевич [7]
	Росія	52	Löve, Löve [43]
<i>G. cruciata</i>	Швейцарія	52	Favarger [21]
	Польща	52	Skalińska [58]
	Іспанія	52	Löve, Löve [43]
	Словаччина	52	Majovsky et al. [47]
	Білорусь	52	Семеренко [11]
	Грузія	52	Гагнідзе [2]
	культивовані в Канаді	52	Rork [55]
	Україна	52	Твардовська та ін. (2008) **
Секція <i>Frigida</i>			
<i>G. frigida</i>	Чехословаччина	24	Murin [52]
	Польські Татри	24	Skalińska [58]
<i>G. froelichii</i>	Словенія	42	Favarger [23] Lovka et al. [45, 46] Löve, Löve [43]
Секція <i>Gentiana</i>			
<i>G. burseri</i>	Іспанія	40	Löve, Löve [41, 43]
	Пиреней	40	Küpfer, Favarger [39] Favarger, Küpfer [23]
<i>G. pannonica</i>	Чехословаччина	40	Holub et al. [31]
	Австрія	40	Löve, Löve [43]
<i>G. purpurea</i>	Норвегія	40	Engelskjon [20] Löve, Löve [43]
	Швейцарія	40	Favarger [21]
	Скандинавія	40	Knaben, Engelskjon [36]
<i>G. lutea</i>	Альпи	40	Küpfer [38]
	Швейцарські Альпи	40	Favarger [21, 22]
	Польські Татри	40	Skalińska [58]
	Пиреней	40	Löve, Löve [41, 43]
	Греція	40	Strid, Andersson [60]
	Словенія	40	Löve, Löve [43]
	Болгарія	40	Andreev [18]
	—	42	Stolt [59]
	—	n=17-18	Woycicki [65]
	Карпати (Україна)	40	Твардовська та ін. (2008) **
<i>G. punctata</i>	Швейцарські Альпи	n=20	Favarger [22]
	Польські Татри	40	Skalińska [58]
	Словаччина	40	Murin [52]
	Австрія	40	Löve, Löve [43]
	—	40	Delay [19]
	Австрія	n=17-20	Mattick у книзі Tischler [61]
	Карпати (Україна)	40	Твардовська та ін. (2008) **
	Секція <i>Pneumonanthe</i>		
<i>G. pneumonanthe</i>	Німеччина	26	Scheerer [56]
	Іспанія	26	Löve, Löve [41] Fernandez et al. [27] Küpfer [37]

Вид	Локалітет	2n	Автор
<i>G. asclepiadea</i>	Польща	26	Pogan et al. [54]
	Франція	26	van Loon, de Jong [63]
	Україна	26	Твардовська та ін. (2008) **
	Словаччина	36	Uhríková у статті Majovsky et al. [47]
	Ліхтенштейн	36	Löve, Löve [43]
	Швейцарські Альпи	44	Favarger [21]
	Польські Татри і Карпати	44	Skalínska [58]
	Словаччина	44	Murin [52]
	Болгарія	44	Nikolov [53]
	Кавказ	44	Gagnidze et al. [28]
	культивовані у США	44	Rork [55]
Польські Татри	n=16	Woycicki [64]	
Україна	36	Твардовська та ін. (2008) **	
Секція <i>Calathianae</i>			
<i>G. bavarica</i>	Словенія	28	Löve, Löve [43]
	Німеччина	28	Mattick у книзі Tischler [61]
	Швейцарія	30	Favarger [23] Müller [50, 51]
<i>G. brachyphylla</i>	Німеччина	26	Mattick у книзі Tischler [61]
	Швейцарія	28	Favarger [23] Müller [50, 51] Scholte [57]
<i>G. sierrae</i> (синонім <i>G. brachyphylla</i>)	Пиренеї	28	Löve, Löve [43]
	Марокко, Іспанія	30	Müller [51]
<i>G. favratii</i> (підвид <i>G. brachyphylla</i>)	Швейцарія	32	Müller [50]
<i>G. brachyphylla</i>	Швейцарія	28-32	Favarger [25]
<i>G. nivalis</i>	Швейцарія	14	Müller [50, 51] Favarger [21, 22] Favarger, Kúpfer [26]
	Норвегія	14	Knaben [35] Laane [40]
	Ісландія	14	Löve [44] Löve, Löve [43]
<i>G. pumila</i>	Австрія	20	Müller [51]
	Альпи	20	Favarger [23]
	Словенія	21	Löve, Löve [43]
<i>G. rostanii</i>	Італія	28	Löve, Löve [43]
	Італія	30	Müller [50]
	Франція	30	Müller [51]
	Альпи	30	Favarger [24, 25]
<i>G. terglouensis</i>	Словенія	42	Löve, Löve [43]
	Австрія	38, 40	Müller [51]
<i>G. utriculosa</i>	Італія	n=11	Favarger [22]
	Словенія	28	Löve, Löve [43]
	Швейцарія, Італія	22, 33	Müller [51]
<i>G. verna</i>	Австрія	28	Mattick у книзі Tischler [61]
	Іспанія	28	Löve, Löve [42, 43]

Вид	Локалітет	2п	Автор
	Швейцарія	28	Müvller [50, 51]
	Польща	28	Skalińska [58]
	Франція	28	Müller [51]
	Карпати (Україна)	28	Твардовська та ін. (2008) **
<i>G. verna</i> (ssp. <i>balkanica</i>)	Греція	30	Müller [51]
<i>G. verna</i> (ssp. <i>pontica</i>)	Іран	30	Müller [51]
Секція <i>Ciminalis</i>			
<i>G. acaulis</i>	Іспанія	36	Löve, Löve [42]
	Словенія	36	Löve, Löve [43]
	Югославія	36	Mededovic et al. [49]
	культивовані у США	36	Rork [55]
	Карпати (Україна)	36	Твардовська та ін. (2008) **
<i>G. alpina</i>	Швейцарія	36	Favarger [21]
	Піреней	36	Favarger, Küpfer [26]
	Альпи	36	Küpfer [38]
	Іспанія	36	Löve, Löve [42, 43]
<i>G. angustifolia</i>	Франція	36	Favarger [23]
	Піреней	36	Favarger, Küpfer [26]
	Італія	36	Löve, Löve [43]
<i>G. clusii</i>	Швейцарія	36	Favarger [21]
	Словенія	36	Lovka et al. [46]
			Löve, Löve [43]
	Словаччина	36	Majovsky et al. [47]
			Murin [52]
	Польські Татри	36	Skalińska [58]
<i>G. dinarica</i>	Італія	36	Löve, Löve [43]
	Югославія	36	Mededovic et al. [49]
<i>G. ligustica</i>	Приморські Альпи	36	Löve, Löve [43]
<i>G. occidentalis</i>	Іспанія	36	Löve, Löve [42, 43]
Секція <i>Dolichocarpa</i>			
<i>G. prostrata</i>	Австрія	36	Löve, Löve [43]
	Швейцарія	36	Favarger [22]
	Чукотка	36	Жукова [3]
	Колорадо (США)	36	Löve, Löve [41]
	Аляска	32-36	Johnson, Packer [34]
Секція <i>Chondrophyllae</i>			
<i>G. boryi</i>	Іспанія	20	Küpfer [37]
	Піреней	20	Löve, Löve [43]
	Іспанія	26	Löve, Löve [42]
<i>G. pyrenaica</i>	Піреней	26	Küpfer, Favarger [39]
			Favarger, Küpfer [26]
			Löve, Löve [43]
	Іспанія	26	Löve, Löve [42]
	Болгарія	26	Nikolov [53]
	Кавказ	26	Gagnidze et al. [28]

П р и м і т к и: «*» — за літературними даними [32, 66], систематизованими та доповненими авторами; «***» — власні дані авторів, які публікуються вперше.

Таблиця 2. Кількість диплоїдних та мікспоїдних проростків *G. cruciata* ($2n=52$) (природний заповідник «Медобори»)

Вивчені проростки (шт.)	Проаналізовані метафази (шт.)	Кількість проростків			
		диплоїдних		мікспоїдних	
		шт.	%	шт.	%
8	20	6	75±15,3	2	25±15,3

Таблиця 3. Кількість хромосом у кінчиках корінців мікспоїдних проростків *G. cruciata* ($2n=52$) (природний заповідник «Медобори»)

№ проростка	Кількість метафаз (шт.)	Числа хромосом		
		Виявлені*	Модальне	
			число	кількість метафаз з модальним числом, %
1	6	52(3), 36(1), 26(2)	52	50
2	3	52(2), 36(1)	52	66,7

* У дужках наведено кількість метафаз з даним числом хромосом.

Мікспоїдія в інтактних рослинах *G. cruciata*

Деякі із досліджених корінців проростків *G. cruciata* (природний заповідник «Медобори») були мікспоїдними (табл. 2): поряд із диплоїдними ($2n=52$) у них виявлено до 41,7 % гаплоїдних та гіподиплоїдних клітин (табл. 3).

Мікспоїдія для видів роду *Gentiana* досі не була виявлена. Однак відомо, що це явище у природі доволі поширене. Для рослин воно більшою мірою є правилом, ніж винятком. Мікспоїдія описана, наприклад, для *Panax ginseng* С.А. Меу [1, 6], видів родів *Iris* L. [5], *Bromus* L. [33] та ін. За літературними даними у меристемах різних видів рослин частка клітин з кількістю хромосом, відмінною від диплоїдного набору, може досягати 77 %. Є думка, що мікспоїдія підвищує адаптивний потенціал рослин [9].

Секція *Frigida* Kusn. (1893, *Trudy imp. S.-Peterb. Bot. Sada.*, 13: 61)

В Європі поширені два види: *G. frigida* Haenke і *G. froelichii* Jan ex Reichsch. У літературі наводиться лише по одному хромосомному числу цих видів — відповідно, $2n=24$ та $2n=42$ (табл. 1).

Для інших (неєвропейських) видів секції відоме ще одне хромосомне число $2n=26$ [66].

Секція *Gentiana*

Coelanthae Froelich. (1796, *Gentiana*: 15).

У Європі поширені п'ять видів: *G. burseri* Lapeyr., *G. lutea*, *G. pannonica* Scop., *G. punctata*, *G. purpurea* L. Для всіх них з різних місць зростання Європи диплоїдний набір хромосом становить $2n=40$ (табл. 1).

У літературі для *G. lutea* переважно наводять $2n=40$ (табл. 1). У той же час, існують повідомлення про інші значення хромосомних чисел цього виду: $n=17$ —

18 і 21; $2n=42$ (табл. 1). Можна припустити, що розбіжності хромосомних чисел *G. lutea* зумовлені складністю підрахунку кількості хромосом цього виду.

Наші дослідження показали, що диплоїдний набір хромосом у *G. lutea* з території України становить $2n=40$. При цьому не виявлено відмінностей щодо числа хромосом між рослинами з двох популяцій — полонини Рогнеска (хр. Черногора) та гори Трояска (хр. Свидовець).

У більшості наукових праць, присвячених каріологічним дослідженням *G. punctata*, наводиться хромосомне число $2n=40$ (табл. 1). Ї лише Mattick (1950), вивчаючи рослини *G. punctata* з Австрії, у книзі [61] описав $n=17-20$. Очевидно, як і для *G. lutea*, різні значення хромосомних чисел для *G. punctata* зумовлені складністю підрахунку хромосом.

Ми встановили однакове число хромосом ($2n=40$) для особин *G. punctata* з двох високогірних карпатських популяцій (г. Брескул, хр. Черногора та г. Трояска, хр. Свидовець).

Отримані нами результати каріологічних досліджень *G. lutea* та *G. punctata* з Українських Карпат збігаються з наведеними багатьма іншими авторами для цих видів і таким чином підтверджують їх цитогенетичну стабільність.

Відомо, що більшість тирличів є природними поліплоїдами [55]. Для видів секції *Gentiana* у літературі наводять основне хромосомне число $x=5$ і вважають їх природними октаплоїдами ($2n=8x=40$) [21, 58].

Секція *Pneumonanthe* (Gled.) Gaudin (1828, Fl. Helv., 2: 269)

В Європі поширені два види: *G. pneumonanthe* та *G. asclepiadea*.

У літературі для *G. pneumonanthe* наводиться лише одне значення хромосомного числа — $2n=26$, вперше повідомлене Scheerer для рослин з Німеччини [56]. Такий самий диплоїдний набір хромосом виявили інші автори, досліджуючи рослини цього виду з різних частин ареалу (табл. 1).

Для зразків *G. pneumonanthe* з двох географічно віддалених популяцій в Україні — с. Вигода (Івано-Франківська обл.) та Корюківське лісництво (Чернігівська обл.) ми встановили однаковий диплоїдний набір хромосом — $2n=26$. Ці результати підтверджують каріотипову консервативність *G. pneumonanthe*.

Для цього виду, як і для секції *Pneumonanthe* загалом, наводять основне хромосомне число $x=13$ і вважають *G. pneumonanthe* природним диплоїдом ($2n=2x=26$) [42, 67].

Винятком у даній секції є *G. asclepiadea* [47, 48, 55, 68], для якого відомі два значення хромосомних чисел — $2n=36$ та 44 (табл. 1). Гаплоїдний набір ($n=16$), встановлений Woysicki для *G. asclepiadea* з Польських Татр [64], відрізняється від хромосомних чисел, наведених іншими авторами, і навіть для зразків з цього ж гірського масиву. Очевидно, Woysicki визначив хромосомне число помилково.

Ми з'ясували, що диплоїдний набір хромосом для особин *G. asclepiadea* з двох популяцій — г. Пожижевська (хр. Черногора) та г. Велика Мигла (хр. Горгани) не відрізняється і становить $2n=36$.

Наявність у межах ареалу *G. asclepiadea* рослин з різними хромосомними числами ($2n=36$ і 44) свідчить про існування різних цитологічних рас цього виду

[55]. Наші дані підтверджують диплоїдний набір хромосом, характерний для однієї із них.

Для *G. asclepiadea* наводять основні хромосомні числа $x=9$ [43] та $x=11$ [21] і вважають цей вид природним тетраплоїдом ($2n=4x=36$ і $2n=4x=44$).

Секція *Calathianae* Froelich. (1796, *Gentiana*: 57)

Cyclostigma Griseb. (1838, Gen. sp. Gent.: 259).

На території Європи поширені 8 видів: *G. bavarica* L., *G. brachyphylla* Vill., *G. nivalis*, *G. pumila* Jacq., *G. rostanii* Reuter ex Verlot, *G. terglouensis* Насц., *G. utriculosa*, *G. verna*. Для європейських видів відомі різні значення хромосомних чисел: $2n=14, 20, 21, 22, 24, 28, 30-33, 38, 40, 42$ (табл. 1).

У літературі для *G. bavarica* з різних місць зростання встановлено хромосомні набори $2n=28$ і 30 ; для *G. brachyphylla* — $2n=26$ і 28 . Хромосомне число $2n=30$ наводять для *G. sierrae* Briq. (синонім *G. brachyphylla*) з Марокко та Іспанії. Для *G. favratii* (Rittener) Favrat (підвид *G. brachyphylla*) визначено диплоїдні набори $2n=28-32$. Лише одне хромосомне число ($2n=14$) виявлено для *G. nivalis* з різних місцезнаходжень. Кілька значень хромосомних чисел у літературі наводять для *G. pumila* ($2n=20$ та 21); *G. rostanii* ($2n=28$ та 30); *G. terglouensis* ($2n=38, 40, 42$). Гаплоїдне число $n=11$ та диплоїдні $2n=22, 28$ і 33 визначені для *G. utriculosa*. Для *G. verna* з різних місць росту наводять $2n=28$. Лише для представників цього виду з Греції (ssp. *balcanica*) та Ірану (ssp. *pontica* (Soltok.) Hayek.) виявлено інший диплоїдний набір хромосом $2n=30$ (табл. 1).

Для рослин *G. verna* з Українських Карпат (урочище Гереджівка, смт. Ясиня, Закарпатська обл.) ми встановили диплоїдний набір хромосом $2n=28$, що узгоджується з наведеним більшістю дослідників для даного виду з різних місць зростання. *G. verna* є природним тетраплоїдом — з літератури для нього відоме основне хромосомне число $x=7$ ($2n=4x=28$) [22, 51]. Хромосомні числа *G. nivalis* та *G. utriculosa* з території України поки що не визначені.

У цілому для секції *Calathianae* наводять, як мінімум, сім основних хромосомних чисел ($x=5, 6, 7, 8, 11, 15, 19$) [51], що свідчить про її каріотипову варіабельність. При цьому слід зауважити, що види цієї секції з однаковим значенням основного хромосомного числа не завжди подібні за морфологічними ознаками [67].

Секція *Ciminalis* (Adans.) Dumort. (1827, Fl. Belg.: 51)

Megalanthe Gaudin. (1828, Fl. Helv., 2: 270); *Thylacites* Griseb. (1845, DC.. Prodr., 9: 115).

На території Європи поширені сім видів: *G. acaulis*, *G. alpina* Vill., *G. angustifolia* Vill., *G. clusii* E.P. Perr. & Song., *G. dinarica* G. Beck., *G. ligustica* R. De Vilmorin & Chopinet, *G. occidentalis* Jakowatz. Для усіх них з різних місць зростання в Європі з'ясовано лише одне значення диплоїдного набору хромосом — $2n=36$ (табл. 1).

Досліджуючи *G. acaulis*, ми встановили, що диплоїдний набір хромосом для його зразків з Українських Карпат (гори Туркул та Ребра, хр. Чорногора) становить $2n=36$. Наші дані підтверджують каріотипову стабільність виду *G. acaulis*.

Наявність лише одного значення диплоїдного набору хромосом для всіх видів секції з різних місць росту, в тому числі з території України, є свідченням цитогенетичної консервативності секції, для якої наводять основне хромосомне число $x=9$. Види з цієї секції вважають природними тетраплоїдами ($2n=4x=36$) [42, 55].

Секція *Dolichocarpa* Т. Н. Но (1985, Bull. bot. Res. Harbin., 5, 4: 16)

Її види поширені переважно в Азії [29]. В Європі трапляється лише *G. prostrata* Haenke, для якого з літератури відомі хромосомні числа в діапазоні $2n=32-36$ (табл. 1).

Аналіз літературних даних щодо інших видів секції *Dolichocarpa* допоміг встановити наявність різних диплоїдних наборів хромосом: $2n=12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 30, 32-36$ [66, 67], що свідчить про її варіабельність.

Секція *Chondrophyllae* Bunge (1829, Nouv. Mem. Soc. imp. Nat. Mosc., 1, 7: 207)

В Європі поширені три види: *G. boryi* Boiss., *G. pyrenaica* L., *G. laciniata*. Для *G. boryi* наводять хромосомні числа $2n=20$ та 26; *G. pyrenaica* — $2n=26$ (табл. 1). У «Flora Europaea» [62] *G. laciniata* вважають синонімом *G. pyrenaica*, хоча *G. laciniata* виділений як вид ще в 1862 р. Kit. ex Kanitz. і наводиться як окремий таксон для флори Українських Карпат [13, 15, 17]. Значення хромосомних чисел для *G. laciniata* не вказані в літературі і поки що не визначені нами.

Отже, для європейських видів секції *Chondrophyllae* відомі два значення хромосомних наборів — $2n=20$ і 26, тимчасом як для інших (неєвропейських) видів цієї секції — широкий діапазон диплоїдних наборів хромосом: $2n=12, 14, 18, 20, 24, 26, 36, 38, 40, 44, 48, 60, 96-98$ [66, 67]. Це свідчить про її каріотипову варіабельність.

Таким чином, ми узагальнили результати каріологічних досліджень європейських видів роду *Gentiana*. Аналіз літературних джерел виявив каріотипову консервативність ендемічної для Європи секції *Ciminalis* (сім видів поширені лише в Європі) та майже ендемічної *Gentiana* (один з п'яти видів трапляється, крім Європи, в Азії). Найбільш варіабельною є представлена переважно в Європі секція *Calathianae* (два з восьми видів поширені не лише в Європі, а й в Америці та Марокко), для європейських видів якої наводиться 13 різних диплоїдних наборів хромосом.

Порівняння хромосомних чисел європейських видів секцій, представлених у флорі Європи одним-трьома видами (*Dolichocarpa* — один вид, *Cruciata*, *Pneumonanthe*, *Frigida* — по два види, *Chondrophyllae* — три види), з диплоїдними наборами хромосом для неєвропейських видів, дало змогу виділити каріотипово консервативні та варіабельні секції. Консервативною можна вважати секцію *Pneumonanthe*, для видів якої (за винятком *G. asclepiadea*) в літературі наводять лише одне число хромосом — $2n=26$. Відносно консервативними ми вважаємо секції *Cruciata* та *Frigida* — для кожної з них встановлено по три різні хромосомні числа. Варіабельними є секції *Dolichocarpa* та *Chondrophyllae*, для яких визначено, відповідно, 11 та 14 різних диплоїдних наборів хромосом.

Хромосомні числа для секцій *Dolichocarpa*, *Chondrophyllae* та *Calathianae* представлені типовими дисплоїдними серіями, можливими причинами виник-

нення яких могли бути структурні перебудови хромосом та генні мутації [67]. Аналіз літературних даних показав, що переважна більшість європейських видів роду *Gentiana* є природними поліплоїдами. Припускають, що диспloidизация у поєднанні з поліплоїдизацією могли відіграти важливу роль у каріологічній еволюції роду *Gentiana* [68]. Очевидно, саме цим можна пояснити існування цитологічних рас усіх європейських видів секції *Calathianae* (за винятком *G. nivalis*), а також *G. decumbens* (секція *Cruciata*), *G. boryi* (секція *Chondrophyllae*), *G. asclepiadea* (секція *Pneumonanthe*).

Встановлені нами хромосомні числа для семи видів роду *Gentiana* не відрізнялися для зразків з різних місцезнаходжень в Україні: для *G. lutea* $2n=40$, *G. punctata* $2n=40$, *G. acaulis* $2n=36$, *G. verna* $2n=28$, *G. cruciata* $2n=52$, *G. pneumonanthe* $2n=26$, *G. asclepiadea* $2n=36$. Ці хромосомні числа підтверджують дані, наведені іншими дослідниками для цих видів, і свідчать про їхню консервативність щодо кількості хромосом. Отримане нами для *G. asclepiadea* хромосомне число $2n=36$ збігається зі встановленим для однієї з цитологічних рас цього виду диплоїдним набором.

Подальші каріологічні дослідження видів роду *Gentiana*, зокрема з інших локалітетів, дадуть змогу наблизитися до розуміння особливостей еволюції роду та розв'язання проблеми класифікації його окремих таксонів.

1. Булгаков В.П., Лауве Л.С., Чернопед Г.К. и др. Хромосомная вариабельность клеток женьшеня, трансформированных растительным онкогеном *rolC* // Генетика. — 2000. — 36, № 2. — С. 209—216.
2. Гагидзе Р.И., Гвиниашвили Ц.Н., Джинджалия Л.Д. Числа хромосом некоторых видов флоры Грузии // Ботан. журн. — 2006. — 91, № 12. — С. 1928—1929.
3. Жукова П.Г. Числа хромосом некоторых видов растений северо-востока Азии // Ботан. журн. — 1982. — 67, № 3. — С. 360—365.
4. Зуев В.В. К систематике семейства горечавковых (*Gentianaceae*) в Сибири // Ботан. журн. — 1990. — 75, № 9. — С. 1296—1305.
5. Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Лауве Л.С., Болтенков Е.В. Анализ генетической изменчивости каллусных культур некоторых видов рода *Iris* L. // Биотехнология. — 2002. — № 4. — С. 38—48.
6. Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Лауве Л.С., Журавлев Ю.Н., Реунова Г.Д. Генетическая изменчивость каллусных линий женьшеня *Panax ginseng* // Биотехнология. — 2001. — № 1. — С. 19—26.
7. Крогулевич Р.Е. Каріологічний аналіз видів флори Восточного Саяна // Флора Прибайкалья. — Новосибирск: Наука, 1978. — С. 19—48.
8. Кузнецов Н.И. Подрод *Eugentiana* Kusn. рода *Gentiana* Turnefort: систематическая, морфологическая и географическая обработка. — С.-Пб., 1894. — 532 с.
9. Кунах В.А. Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. — К.: Логос, 2005. — 730 с.
10. *Определитель* высших растений Украины / Отв. ред. Ю.Н. Прокудин. — Киев: Наук. думка, 1987. — 546 с.
11. Семеренко Л.В. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений флоры Белоруссии // Ботан. журн. — 1985. — 70, №7. — С. 992—994.
12. Страшнюк Н.М., Грицак Л.Р., Леськова О.М., Мельник В.М. Види роду *Gentiana* L. флори України у природі та культурі *in vitro* // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 3. — С. 337—348.

13. *Флора УРСР*. Т. 8. / Відп. ред. Д.К. Зеров. — К.: Вид-во. АН УРСР, 1957. — С. 236—256.
14. *Цвелев Н.Н.* Семейство *Gentianaceae* // *Фл. Европ. части СССР*. — Т. 3. — Л.: Наука, 1978. — С. 54—87.
15. *Червона книга України*. Рослинний світ / Відп. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. — К.: УЕ, 1996. — 608 с.
16. *Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства Aceraceae—Menyanthaceae* / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — Л.: Наука, 1990. — 509 с.
17. *Чоник В.И.* Високогірна флора Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1976. — 269 с.
18. *Andreev N.* IOPB chromosome number reports LXXVI // *Taxon*. — 1982. — **31**. — P. 575—576.
19. *Delay J.* Orophytes // *Inf. Ann. Caryosyst. Cytogenet.* — 1970. — **4**. — P. 1—16.
20. *Engelskjon T.* Chromosome numbers in vascular plants from Norway, including Svalbard // *Opera Bot.* — 1979. — **52**. — P. 1—38.
21. *Favarger C.* Contribution a l'étude caryologique et biologique des *Gentianaceae* // *Bull. Soc. Bot. Suisse*. — 1949. — **59**. — P. 62—86.
22. *Favarger C.* Contribution a l'étude caryologique et biologique des *Gentianaceae*. II // *Bull. Soc. Bot. Suisse*. — 1952. — **62**. — P. 244—257.
23. *Favarger C.* Notes de caryologie Alpine. IV // *Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.* — 1965. — **88**. — P. 5—60.
24. *Favarger C.* IOPB chromosome number reports XXII // *Taxon*. — 1969. — **18**. — P. 433—442.
25. *Favarger C.* Notes de caryologie Alpine. V // *Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.* — 1969. — **92**. — P. 13—30.
26. *Favarger C., Küpfer P.* Contribution a la cytotaxonomie de la flore alpine des Pyrenees // *Collect. Bot.* — 1968. — **7**. — P. 325—352.
27. *Fernandez I., Diéz M.J., Pastor J.* Numeros cromosomicos para la flora Espanola // *Lagascalía*. — 1985. — **13**. — P. 189—194.
28. *Gagnidze R., Küpfer P., Yuan Y.-M.* Chromosome numbers of some *Gentianaceae* from the Caucasus // *Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.* — 1992. — **115**. — P. 47—52.
29. *Ho T.-N.* A study on the *Gentiana* of China. IV // *Bull. Bot. Res. (Harbin)*. — 1985. — **5**, № 4. — P. 1—22.
30. *Ho T.-N., Liu S.-W.* The infrageneric classification of *Gentiana* (*Gentianaceae*) // *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* — 1990. — **20**, № 2. — P. 169—192.
31. *Holub J., Mesicek J., Javurkova V.* Annotated chromosome counts of Czechoslovak plants (1—15) // *Folia Geobot. Phytotax.* — 1970. — **5**. — P. 339—368.
32. <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.html>
33. *Joachimiak A., Kula A., Sliwinska E., Sobieszczanska A.* C-banding and nuclear DNA amount in six *Bromus* species // *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* — 2001. — **43**. — P. 105—115.
34. *Johnson A.W., Packer J.G.* Chromosome numbers in the flora of Ogotruk Creek, N.W. Alaska // *Bot. Not.* — 1968. — **121**. — P. 403—456.
35. *Knaben G.* Chromosome numbers of Scandinavian arctic-alpine plant species. I // *Blyttia*. — 1950. — **8**. — P. 129—155.
36. *Knaben G., Engelskjon T.* Chromosome numbers of Scandinavian arctic-alpine plant species. II // *Act. Boreal. Acad. Sci.* — 1967. — **21**. — P. 1—57.
37. *Küpfer P.* Nouvelles prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada // *Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.* — 1968. — **91**. — P. 87—104.
38. *Küpfer P.* Recherches sur les liens de parente entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrenees // *Boissiera*. — 1974. — **23**. — P. 1—322.
39. *Küpfer P., Favarger C.* Premieres prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrenees et de la Sierra Nevada // *Comp. Rend. Hebd. Seances Acad. Sci.* — 1967. — **264**. — P. 2463—2465.
40. *Laane M.M.* Further cytological studies in Norwegian vascular plants // *Blyttia*. — 1969. — **27**. — P. 5—17.
41. *Löve A., Löve D.* IOPB chromosome number reports L // *Taxon*. — 1975. — **24**. — P. 671—678.

42. Löve A., Löve D. The Spanish gentians // Anal. Inst. Bot. Cavanilles. — 1975. — **32**. — P. 221—232.
43. Löve A., Löve D. IOPB chromosome number reports XCIII // Taxon. — 1986. — **35**. — P. 897—903.
44. Löve D. Cytotaxonomical remarks on the *Gentianaceae* // Hereditas. — 1953. — **39**. — P. 225—235.
45. Lovka M., Susnik F., Löve A., Löve D. IOPB chromosome number reports XXXIV // Taxon. — 1971. — **20**. — P. 785—797.
46. Lovka M., Susnik F., Löve A., Löve D. IOPB chromosome number reports XXXVI // Taxon. — 1972. — **21**. — P. 333—346.
47. Majovsky J. et al. Index of chromosome numbers of Slovakian flora (part 3) // Act. Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana Bot. — 1974. — **22**. — P. 1—20.
48. Majovsky J. et al. Index of chromosome numbers of Slovakian flora (part 4) // Act. Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana Bot. — 1974. — **23**. — P. 1—23.
49. Mededovic S., Siljak-Yakovlev S., Misic L. Comparative biosystematic study on the *Gentiana aculis* L. and *Gentiana dinarica* Beck. species // God. Biol. Inst. — 1984. — **37**. — P. 79—90.
50. Müller G. IOPB chromosome number reports XLIV // Taxon. — 1974. — **23**. — P. 373—380.
51. Müller G. Contribution a la cytotaxonomiie de la section *Cyclostigma* Griseb. du genre *Gentiana* // Fed. Rep. — 1982. — **93**. — P. 625—722.
52. Murin A. Index of chromosome numbers of Slovakian flora (part 4) // Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana Bot. — 1974. — **23**. — P. 1—23.
53. Nikolov N.A. Chromosome numbers of Bulgarian angiosperms from North Pirin Mountain: Reserve «Bajvici Dupki-Dzindzirica» // Fitologiya (Sofia). — 1991. — **41**. — P. 70—75.
54. Pogan E., Jankun A., Turala-Szybowska K. Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. Part XX // Acta Biol. Cracov., ser. Bot. — 1987. — **29**. — P. 1—17.
55. Rork C.L. Cytological studies in the *Gentianaceae* // American Journal of Botany. — 1949. — **36**. — P. 687—701.
56. Scheerer H. Chromosomenzahlen aus der Schleswig-Holstenischen Flora I // Planta. — 1939. — **29**. — P. 636—642.
57. Scholte G. IOPB chromosome number reports LVI // Taxon. — 1977. — **26**. — P. 257—274.
58. Skalinska M. Cytological studies in *Gentiana* species from the Tatra and Pieniny Mts. // Bull. Acad. Polonaise Sci., Ser. B. — 1951. — **1**. — P. 119—137.
59. Stolt K.A.H. Zur Embriologie der Gentianaceen und Menyanthaceen // Svensk. Vet. Hand. Band. — 1921. — **61**. — P. 3—55.
60. Strid A., Andersson I.A. Chromosome numbers of Greek mountain plants. An annotated list of 115 species // Bot. Jahrb. Syst. — 1985. — **107**. — P. 203—228.
61. Tischler G. Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Kluwer Academ. Publ., 1950. — P. 1—263.
62. Tutin T.G. *Gentiana* L. // Flora Europea / T.G. Tutin, V.H. Heywood et al. (eds.). — Cambridge: University Press. — 1972. — **3**. — P. 59—63.
63. Van Loon J.C., de Jong H. In IOPB chromosome number reports LIX // Taxon. — 1978. — **27**. — P. 53—61.
64. Woycicki Z. Nieco szczegółów z zakresu rozwoju pylników i pilku u niektórych przedstawicieli rodzaju *Gentiana*. I. *Gentiana asclepiadea* L. (Quelques détails du développement des anthères et du pollen chez certain représentants du genre *Gentiana*. I. *Gentiana asclepiadea* L.) // Acta Soc. Bot. Polon. — 1932. — **9**, № 1—2. — P. 7—30.
65. Woycicki Z. Nieco szczegółów z zakresu rozwoju pylników i pilku u niektórych przedstawicieli rodzaju *Gentiana*. III. *Gentiana lutea* L. (Zur Entwicklungsgeschichte der Antheren and des Pollens bei einigen Repräsentanten der Gattung *Gentiana*. III. *Gentiana lutea* L.) // Acta Soc. Bot. Polon. — 1935. — **12**. — P. 207—226.
66. www.unine.ch/bota/ebolab/gentianaceae/Gentianeae_chromosome/Gentiana.html
67. Yuan Y.-M. Karyological studies on *Gentiana* sect. *Cruciata* (*Gentianaceae*) from China // Caryologia. — 1993. — **46**, № 2—3. — P. 99—114.

68. Yuan Y.-M., Küpfer Ph., Doyle J.J. Infrageneric phylogeny of the genus *Gentiana* (*Gentianaceae*) inferred from nucleotide sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA // American Journal of Botany. — 1996. — 83, № 5. — P. 641–652.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 27.12.07

Н.М. Страшнюк¹, М.О. Твардовская², В.Н. Мельник²

¹Тернопольский национальный педагогический университет им. Владимира Гнатюка

²Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины, г. Киев

КАРИОЛОГИЯ ЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ РОДА *GENTIANA* L. (*GENTIANACEAE*)

Обобщены литературные данные о хромосомных числах европейских видов рода *Gentiana*, представлены собственные результаты их цитогенетических исследований из разных локалитетов в Украине. Сравнение результатов собственных кариологических исследований с литературными данными подтверждает полученные ранее хромосомные числа видов *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis*, *G. verna*, *G. cruciata*, *G. pneumonanthe*, а также одной из цитологических рас *G. asclepiadea*. Рассмотрены кариологические особенности секций и отдельных представителей рода в связи с их распространением. Обсуждается необходимость дальнейших кариологических исследований для выяснения эволюции видов рода *Gentiana* и классификации его отдельных таксонов.

Ключевые слова: *Gentiana* L., европейские виды, кариология, хромосомные числа, диспloidия, полипloidия.

N.M. Strashniuk¹, M.O. Twardovska², V.M. Mel'nyk²

¹Volodymyr Hnatiuk Ternopil' National Pedagogical University

²Institute of Molecular Biology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

KARYOLOGY OF SOME EUROPEAN SPECIES OF *GENTIANA* L. (*GENTIANACEAE*)

The work summarizes the literature data on chromosome numbers of European species of *Gentiana* and our original results concerning their cytogenetics from various localities in Ukraine. Based on the comparison of the results of our own studies with those of literature, there were confirmed previously reported chromosome numbers in *G.lutea*, *G.punctata*, *G.acaulis*, *G.verna*, *G.cruciata* and *G.pneumonanthe*, as well as those of one race of *G.asclepiadea*. Karyological details for some sections and individual members of the genus in context of their propagation were considered. The necessity for further karyological investigations to elucidate *Gentiana* species evolution and taxonomy was discussed.

Key words: *Gentiana* L., European species, karyology, chromosome numbers, dysploidy, polyploidy.