



УДК 582.998.2:576.316.353.7.087

Цитогенетический анализ *Tripolium pannonicum* (Asteraceae)

М. Н. Ломоносова^{1, 2*}, Е. А. Корольюк^{1, 3}, Т. В. Панкова^{1, 4}

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, д. 101, г. Новосибирск, 630090, Россия

² E-mail: mlomonosova@mail.ru; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-0510-5349>

³ E-mail: l_koroljuk@mail.ru; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-3763-0466>

⁴ E-mail: ankova_tv@mail.ru; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-3661-0719>

*Автор для переписки

Ключевые слова: идиограмма, кариотип, проточная цитометрия, размер ядерного генома, сателлиты, числа хромосом, *Tripolium*.

Аннотация. Изучены 16 популяций галофитного вида *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. s. l. Прямой подсчет хромосом в меристемах проростков выявлено наличие стабильного уровня пloidности ($2n = 2x = 18$). Анализ кариотипов пяти популяций из различных участков ареала показал, что формулы кариотипов варьируют незначительно и представлены преимущественно метацентрическими хромосомами. Сателлиты отмечены только в одной популяции. Показан индекс асимметрии кариотипов (AI), который варьирует в пределах от 0,74 до 3,36. В двух популяциях из Новосибирской области методом проточной цитометрии (FCM) определен размер генома (2C), имеющий 20,33 пг и 20,12 пг.

Cytogenetic analysis of *Tripolium pannonicum* (Asteraceae) populations

M. N. Lomonosova, E. A. Korolyuk, T. V. Pankova

Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Zolotodolinskaya St., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

Keywords: chromosome numbers, flow cytometry, genome size, idiogram, karyotype asymmetry, satellite, *Tripolium*.

Summary. In present paper, 16 populations of the halophytic species *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. s. l. were studied. Direct counting of chromosomes in the meristems of seedlings revealed the presence of stable level of ploidy ($2n = 2x = 18$). An analysis of the karyotypes of five populations from different parts of the range showed that the karyotype formulas vary slightly and are mainly represented by metacentric chromosomes. The satellites are only found in one population. The karyotype asymmetry index (AI) is shown, which ranges from 0,74 to 3,36. In two populations from the Novosibirsk Region, the genome size (2C) of 20,33 pg and 20,12 pg was determined by flow cytometry (FCM).

Род *Tripolium* Nees принадлежит *Asterinae* (Cass.) Dumort. (Asteraceae) и, по современным данным, представлен тремя видами (Greuter, 2006+; Bánki et al., 2023; Govaerts et al., 2024). Среди них наиболее широко распространен *T. pannonicum* (Jacq.) Dobrocz., который занимает обширный ареал в Евразии от Атлантического побережья Европы до Тихого океана. Другие виды имеют ограниченное распространение: это *T. sorrentinoi* (Tod.) Raimondo et Greuter, эндемик острова Сицилия, и *T. alboetum* Vasjukov et Saksonov, недавно описанный вид с территории европейской части России (Vasjukov, Saksonov, 2020).

В составе вида *T. pannonicum* на основании ряда морфологических признаков и характера ареала обычно выделяются два подвида: *T. pannonicum* subsp. *pannonicum* и *T. pannonicum* subsp. *tripolium* (L.) Greuter. Однако недавно проведенный анализ одного из ключевых признаков, наличия или отсутствия гетерокарпии, не подтвердил такое разграничение (Korolyuk, 2022). Поэтому в данном исследовании мы принимаем этот вид как *T. pannonicum* s. l., который ранее указывался в литературе как *Aster tripolium* L.

Одной из важных характеристик таксона является цитогенетическая структура его кариотипа, т. е. совокупность признаков полного набора хромосом в соматических клетках. Сюда относятся число, размеры, форма, соотношение плеч хромосом, число и соотношение сателлитов, а также содержание ДНК в ядрах (размер генома).

По литературным данным известны числа хромосом для *T. pannonicum*, изученных из различных частей ареала (Goldblatt, Johnson, 1979+; Agarova et al., 1990; Rice et al., 2015), в том числе с территории России (Rudyka, 1988; Krasnikov, Lomonosova, 1990; Probatova et al., 1998; Krasnikov et al., 2003; Krasnikov, Korolyuk, 2011; Chepinoga et al., 2012). В подавляющем большинстве случаев приводится диплоидное число хромосом $2n = 18$. Другое число ($n = 9$, $2n = 36$) отмечено однажды для *Aster tripolium* subsp. *minoricensis* (Rodr.) A. Cardona на материале с острова Минорка, который входит в состав Балеарских островов (Cardona, 1991). Следует отметить, что данное название таксона в указанной работе было *nomen nudum* и валидизировано позднее как *Aster tripolium* subsp. *minoricensis* Romo subsp. nova. (Romo, 1994). Данный таксон не был признан в ранге подвида и отмечен как var. *minoricensis* J. J. Rodr. ex Willk. в составе *Aster tripolium* subsp. *pannonicum* (Jacq.) Soó во «Flora Iberica» (Aedo, 2019). Обсуждение номенклатуры

и таксономического статуса данной разновидности не входит в задачу нашего исследования, однако, учитывая уникальное указание тетраплоидного цитотипа для *Tripolium pannonicum*, необходимо более детальное изучение цитогенетической структуры популяций этого вида по всему ареалу.

Кроме чисел хромосом, другие признаки кариотипа редко исследовались у данного таксона или вообще не были известны ранее. Так, морфология и размеры хромосом были изучены Yukio Huziwaru (1957, 1962) на материале из Японии и на материале, присланном из ботанических садов Германии и Франции, без точного указания местонахождений. В кариотипе растений могут встречаться клетки различной ploidy (эндополиплоидия). Это явление относительно широко распространено у растений (Barow, 2006; Barow, Jovtchev, 2007; Leitch, Dodsworth, 2017). Встречается оно главным образом в дифференцированных тканях, но отмечено также и в меристемах, в том числе корня (Kunakh, 1994). В семействе Asteraceae эндополиплоидия встречается редко и не была ранее известна у *Tripolium*.

Исследования по определению ploidy (genome size) у растений начались сравнительно недавно с развитием методов проточной цитометрии, использование которых позволяет значительно быстрее определять ploidy образцов по сравнению с методом прямого подсчета хромосом в меристемах. Для *Tripolium* данные по размеру ядерного генома единичны и имеются только в базах данных флоры Чехии (Smarda et al., 2019), флоры Нидерландов (Zonneveld, 2019) и в статье Dolenc-Koce et al. (2008), в которой исследован материал из Словении.

Целью нашего исследования являлось сравнительное изучение строения кариотипов в популяциях рода *Tripolium* из различных географических регионов Евразии. Задачи включали (1) подсчет числа хромосом в 16 популяциях, а также построение и анализ идиограмм в пяти популяциях; (2) определение уровня ploidy по содержанию ДНК в ядрах методом проточной цитометрии в двух популяциях из Новосибирской области, (3) выявление сателлитов в хромосомном наборе.

Материалы и методы

Материал для исследований был собран в местах естественного произрастания в 16 популя-

циях преимущественно на территории России в Республиках Дагестан, Калмыкия, Крым, Тыва, Хакасия, в Самарской, Тюменской и Новосибирской областях, в Алтайском и Приморском краях, а также в Австрии и северном Китае (табл. 1, рис. 1). Гербарный материал (ваучеры) хранится в биоресурсной научной коллекции Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН «Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NS)», УНУ № USU 440537.

Анализ кариотипа

Прямой подсчет хромосом и кариотипирование проводили на стадии метафазы митоза корневой меристемы проростков. Семена проращивали в чашках Петри на влажном стерильном песке. Для предфиксационной обработки проростки выдерживали 2 часа в 0,2 процентном водном растворе колхицина, далее фиксировали в растворе уксуснокислого алкоголя. Метафазные пластинки получали из давленных препаратов с окраской ацетогематоксилином (Smirnov, 1968). Готовые препараты изучались под микроскопом Axioscop-40, с использованием цветной цифровой камеры высокого разрешения AxioCam MRc 5 и программы AxioVision 4.8. Подсчет и анализ хромосом производился в 5–10 пластинках при 100-кратном увеличении. Морфологию хромосом в кариотипе описывали в соответствии с классификацией Levan et al. (1964), симметрию кариотипов считали согласно Paszko (2006). Измерение длины хромосом и их отдельных участков проводили с помощью программного обеспечения MicroMeasure (Aaron Reeves, USA). Статистический анализ данных по размерам хромосом проводили с использованием программы Statistica 12 (StatSoft Inc.).

Размер генома

Содержание ядерной ДНК, или голоплоидный размер генома ($2C$, пг), определяли методом проточной цитометрии (FCM). Для исследования брали молодые листовые пластинки из верхней части побега свежесобранных растений. Ядра стандарта и образца выделяли и окрашивали одновременно в одной пробирке. Кусочек свежего листа размером $0,5 \times 0,5$ см измельчали острым лезвием в пластиковых чашках Петри вместе с соответствующим количеством внутреннего стандарта в 500 мкл охлажденного буфера Трис- $MgCl_2$ (200 мМ Трис, 4

мМ $MgCl_2 \cdot 6H_2O$, 0,5 % (об/об) Тритон X-100, pH 7,5) (Pfosser et al., 1995), добавляя пропидиум йодид (50 мг/мл), РНК-азу (50 мг/мл) и поливинилпирролидон (1 %). Образцы инкубировали при комнатной температуре в течение 1 мин. После экстракции ядер образцы фильтровали через одноразовый фильтр CellTrics Partec 30 мкм (Германия, Sysmex Partec) и еще раз добавляли 1,5 мл раствора для окрашивания. Окрашивание проводили при комнатной температуре в темном месте в течение 15 минут. Затем образец помещали в пробоотборник и анализировали с помощью зеленого лазера с длиной волны 532 нм при частоте 30–50 событий в минуту. Анализ образцов проводили на приборе Cy Flow Space (Sysmex Partec, Gorlitz, Германия) с лазерным источником излучения 532 и со штатным ПО. Анализ каждого образца проводили в два этапа по протоколу (Doležel, Bartoš, 2005). Для дальнейшей интерпретации данных использовали пики с не менее чем 1000 детектируемых частиц, при детекции 10000–15000 событий. Не менее трех образцов из каждой популяции анализировали три дня подряд, чтобы исключить погрешность прибора. В качестве стандарта использовали свежие листья *Pisum sativum* L. 'Ctirad' ($2C = 9,09$ пг) (Doležel et al., 1998).

Голоплоидный размер генома ($2C$, пг) (Greilhuber et al., 2005) рассчитывали по формуле: $2C$ образца = $2C$ стандарта $\times$ (средняя флуоресценция пика образца/средняя флуоресценция пика стандарта). Полученные результаты обрабатывали при помощи ПО FloMax 2.9, Flowing Software 2.5.1 (автор Perttu Terho) и Statistica 12 (StatSoft Inc.).

Результаты и обсуждение

Число хромосом и размер генома

В 16 исследованных популяциях определено число хромосом ($2n$) прямым подсчетом в меристемах кончиков корней проростков (табл. 1, рис. 1). Все изученные образцы являются диплоидами и имеют стабильное число хромосом $2n = 2x = 18$. В половине изученных популяций были отмечены эндополиплоидные клетки с $2n = 36$, доля которых не превышала одного процента делящихся клеток в стадии метафазы. Это явление впервые обнаружено у *Tripolium pannonicum*.

В двух популяциях из Новосибирской области уровень пloidности был определен по размеру генома методом проточной цитометрии. Этот метод позволяет определять содержание

Таблица 1. Местонахождения и особенности кариотипа изученных популяций
Tripolium rannonicum

№ популяции	Местонахождения исследованных популяций	Ваучер	Число хромосом (2n) / Размер генома (2C, пг)
1*	Austria, Burgelland Federal State, vicinity of Hoelle, 47°56'1.8" с. ш. 16°50'29.5" в. д. 31 X 2015. М. Ломоносова s. n.	NS0061755, NS0061756, NS0060121	18**
2*	Россия, Самарская область, Ставропольский р-н, окр. пос. Санчелеево, разнотравно-бескильницево-полынный солонцеватый луг, 53°40'23.4" с. ш. 49°12'39.4" в. д. 22 IX 2013. М. Н. Ломоносова. № 1061.	NS0060978, NS0060979	18**
3*	Россия, Республика Калмыкия, г. Элиста, Целинный р-н, 30 км трассы на Волгоград, засоленный луг на дне балки, 46°23'42.5" с. ш. 44°15'38.9" в. д. 30 IX 2012. М. Н. Ломоносова. № 959.	NS0060991	18** SAT
4*	Россия, Республика Хакасия, Алтайский р-н, 7 км СЗ с. Новомихайловка, урочище Трехозерки, солончак, 53°15'15.7" с. ш. 91°15'15.7" в. д. 8 IX 2013. Е. А. Королюк, А. Ю. Королюк.	NS0060976, NS0060977	18
5*	Россия, Новосибирская область, Искитимский р-н, окр. с. Искитим, сырое место, 54°36'36.1" с. ш. 83°19'49.1" в. д. 8 X 2015. Е. Королюк. № 84ЕК.	NS0060989, NS0060990	18**
6	Россия, Новосибирская область, Кочковский р-н, 6 км на ЮЗ от пос. Кочки, засоленный луг, 54°18'34.1" с. ш. 80°23'58.0" в. д. 25 IX 2020. А. Ю. Королюк, Е. А. Королюк. № 10-20 ЕК.		18 / 20,33
7	Россия, Новосибирская область, Карасукский р-н, окр. с. Рассказово, берег озера Горькое, пересохший солонец, 53°37'40.6" с. ш. 77°55'60.0" в. д. 26 IX 2020. Е. А. Королюк, А. Ю. Королюк. № 15-20 ЕК.	NS0060988, NS0060123	18 / 20,12
8	Россия, Алтайский край, Алейский р-н, в 5 км на северо-запад от с. Моховское, окр. с. Чернышевское, 52°38'14.4" с. ш. 82°24'39.4" в. д. 25 VIII 2018. А. Ю. Королюк, Е. А. Королюк. № 18-524 АК.		18**
9	Россия, Республика Тыва, Эрзинский район, 12 км на СЗ от с. Эрзин, южное побережье оз. Дус-Холь, солончаки, 50°22'30.0" с. ш. 94°51'43.2" в. д. 3 IX 2013. А. Ю. Королюк, Е. А. Королюк. № 468 АК.	NS0060985, NS0060986, NS00609987	18
10	Китай, Синьцзянь-Уйгурский АО, провинция Алтай, окр. г. Алтай. 47°49'58.1" с. ш. 88°07'12.4" в. д. 22 IX 2012. Д. Н. Шауло, С. В. Смирнов, А. С. Эрст.	NS0060994	18
11	Россия, Тюменская область, 11 км от г. Тюмень по трассе на Салаир, 57°13'0" с. ш. 65°28'0" в. д. 15 IX 2018. А. А. Красников.		18
12	Россия, Алтайский край, Кулундинский район, южное побережье оз. Улькенколь, солончаковый луг, 52°29'0" с. ш. 87°54'0" в. д. 20 IX 2009. Е. А. Королюк.	NS0060981	18
13	Россия, Алтайский край, Хабарский район, окр. с. Серп и Молот, разнотравно-злаковый солончаковый луг, 53°42'13.6" с. ш. 79°51'16.4" в. д. 25 VIII 2022. Е. А. Королюк, А. Ю. Королюк № 22-19ек.	NS0060975	18**
14	Россия, Республика Дагестан, Каякентский район, окр. пос. Инче, вдоль берега Каспийского моря, по краю временного пресного водотока, 57°13'0" с. ш. 65°28'0" в. д. 08 X 2021. Е. Королюк. № 114 ЕК.	NS0060982	18
15	Россия, Республика Крым, г. Керчь, окр. с. Приморское, береговая линия моря, 45°09'3.9" с. ш. 35°29'57.7" в. д. 9 X 2016. О. Н. Демина, Л. Рогаль.	NS0060980, NS0060984, NS0060983	18**
16	Россия, Приморский край, Находкинский р-н, пос. Авангард, речная губа, 43°16'32.6" с. ш. 133°13'14.3" в. д. 19 IX 2015. М. Н. Ломоносова, И. А. Горбунова. № 1247.	NS0060992, NS0060993	18**

Примеч.: * – популяции, в которых выполнено кариотипирование; ** – образцы, в которых обнаружена эндополиплоидия; SAT – сателлит. Эти же номера популяций используются далее в тексте, таблицах и рисунках.

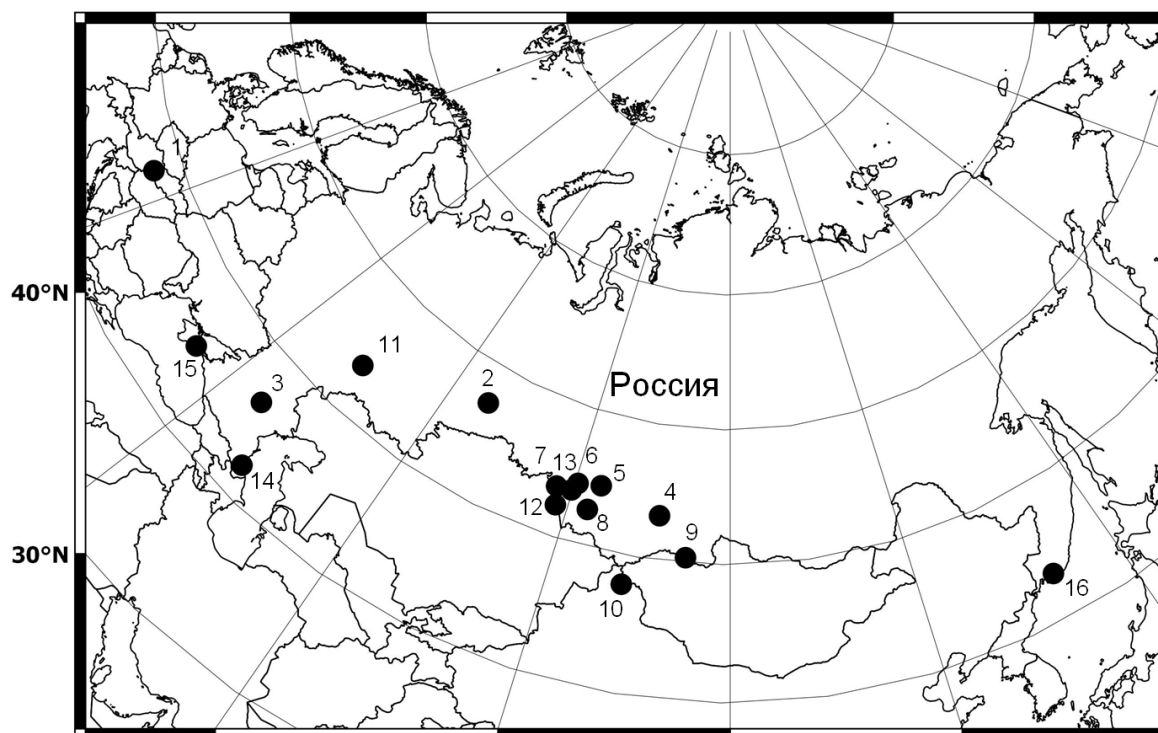


Рис. 1. Картосхема распространения изученных популяций *Tripolium pannonicum*.

ДНК в ядрах в любых тканях растений. Однако для установления уровня пloidности необходимо на начальном этапе исследования производить верификацию полученных значений размера генома прямым подсчетом хромосом в изучаемом растении и использовать полученное значение при дальнейшем определении уровня пloidности у данного таксона. Так, на материале из Новосибирской области было показано, что в популяциях № 6 и № 7 число хромосом $2n = 18$, голопloidный размер генома ($2C$) равен 20,33 пг и 20,12 пг соответственно (табл. 2).

Однако при сравнении наших данных с таковыми, полученными исследователями из Чехии (табл. 2) с использованием того же метода проточной цитометрии (FCM) и пропидия иодида в качестве красителя, значения размера генома в трех исследованных популяциях (от 15,93 до 15,54 пг) отличаются от полученных нами (от 20,12 до 20,33 пг). В данном случае эти отличия могут быть связаны с различными значениями стандарта (Temsch et al., 2022; Skaptsov et al., 2024; Soni and Henry, 2025). Для *Pisum sativum* L. 'Ctirad' мы использовали значение ($2C = 9,09$ пг) согласно Doležel et al. (1998), тогда как при анализе размера генома флоры Чехии значение стандарта для этого сорта *Pisum* было принято как $2C = 8,018$ пг (Šmarda et al., 2019). Следует учитывать, что наши образцы имеют коэф-

фициент вариации (CV) пиков от 3 до 4 %, что также может сказаться на результатах. Некоторое различие в значениях может быть связано с методическими аспектами при использовании различных буферов и/или цитометров, а также присутствием в анализируемых образцах вторичных метаболитических соединений, таких как дубильные вещества, флавоноиды и антоцианы, которые влияют на окрашивание ДНК.

Кроме того, внутривидовая вариабельность размера генома может быть обусловлена таксономической гетерогенностью изучаемых таксонов (Greilhuber, Speta, 1985; Greilhuber, Obermayer, 1997), а также различными условиями окружающей среды и географическим распространением популяций (Dušková et al., 2010; Olšavská et al., 2012). Многочисленные молекулярно-генетические исследования показали, что наибольшая изменчивость размера генома связана с различиями в содержании повторяющейся ДНК (LTR ретротранспозонов) (Bennetzen et al., 2010; etc.).

Для выявления причин внутривидовой вариабельности размера генома у *Tripolium pannonicum* необходимо проведение дополнительных исследований, в том числе молекулярно-генетических, на более репрезентативном материале.

Таблица 2. Сведения о размере генома *Tripolium ranponicum*

Местонахождение	Координаты	Размер генома (2C, пг)	Метод, краситель	Стандарт	Источник
Slovenia, Strunjan saltpan	45°32'2.61" с. ш. 13°36'24.5" в. д.	21,43	Densitometry	<i>Pisum sativum</i> 'Kleine Rheinlaenderin' 2C = 8,84 пг	Dolenc Koce et al., 2008
Czech Republik, Moravia, Sedlec, 120 m N	48°46'44" с. ш. 16°4'38" в. д.	15,93	FCM, PI	<i>Vicia faba</i> 'Inovec' 2C = 23,796 пг	Šmarda et al., 2019
Czech Republik, Prague Bot. Garden	50°5'15" с. ш. 14°25'17" в. д.	15,57	FCM, PI	<i>Vicia faba</i> 'Inovec' 2C = 23,796 пг	Šmarda et al., 2019
Czech Republik, Moravia, Sedlec, 160 m NE	45°32'2.61" с. ш. 13°36'24.5" в. д.	15,54	FCM, PI	2C = 23,796 пг	Šmarda et al., 2019
Nitherlands	50° с. ш. 06° в. д.	12,9	FCM, DAPI	<i>Agave americana</i> 'Aureomarginata' 2C = 12,8 пг	Zonneved (2019)
Россия, Новосибирская область, популяция № 6	54°18'34" с. ш. 80°23'58" в. д.	20,33	FCM, PI	<i>Pisum sativum</i> 'Ctirad' 2C = 9,09 пг	наши данные
Россия, Новосибирская область, популяция № 7	53°37'41" с. ш. 77°59'36" в. д.	20,12	FCM, PI	<i>Pisum sativum</i> 'Ctirad' 2C = 9,09 пг	наши данные

Кариотип

В пяти популяциях изучена морфология хромосом и приведены идиограммы кариотипов (рис. 2, 3). Исходные параметры отдельных хромосом в кариотипах приведены в табл. 3. Согласно номенклатуре Levan (1964), кариотип популяций № 1, № 2 и № 5 представлен девятью парами метацентрических (m) хромосом; в кариотипе популяций № 3 и № 4 по восемь пар метацентрических хромосом (m) и по одной паре почти субметацентрических (sm/m). При сходстве морфологии между хромосомами в кариотипе имеются заметные различия в размерах. (табл. 3, рис. 4). Самые мелкие хромосомы отмечены в популяции № 1, общая длина которых варьирует от 2,71 мкм до 4,31 мкм. Самые крупные хромосомы обнаружены в кариотипе популяции № 3, их длина варьирует от 12,45 мкм до 5,19 мкм, хромосома № 1 при этом имеет сателлит длиной 1,7 мкм.

Ранее сведения по морфологии хромосом *T. ranponicum* были приведены Huziwara (1957) для японских популяций. В кариотипе, имеющем девять пар (3m и 6 sm) хромосом, их длина варьировала от 11,4 мкм до 5,4 мкм. Автором отмечено, что для этого вида характерна большая величина хромосом по сравнению с другими видами, которые в 1960-е годы относили к роду *Aster* L. s. l. При этом также были обнаружены сателлиты, но у самой маленькой пары хромосом. В другой работе (Huziwara, 1962) кариотип *Tripolium* (*Aster tripolium*), изученный на европейском материале, не был охарактеризован детально, в таблице автором было отмечено, что этот вид представлен шестью метацентрическими и 12 субметацентрическими хромосомами, не имеющими сателлиты. Однако на рисунке автором сателлиты показаны, также как в предыдущем кариотипе, у самой маленькой пары хромосом.

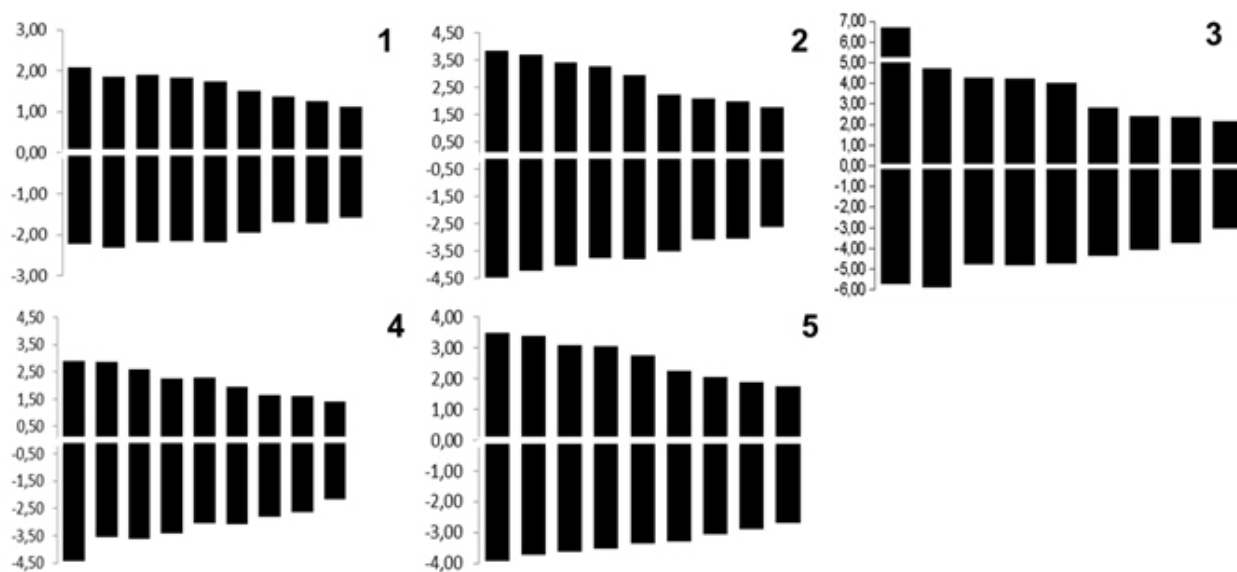


Рис. 2. Идиограммы популяций *Tripolium rannonicum*.

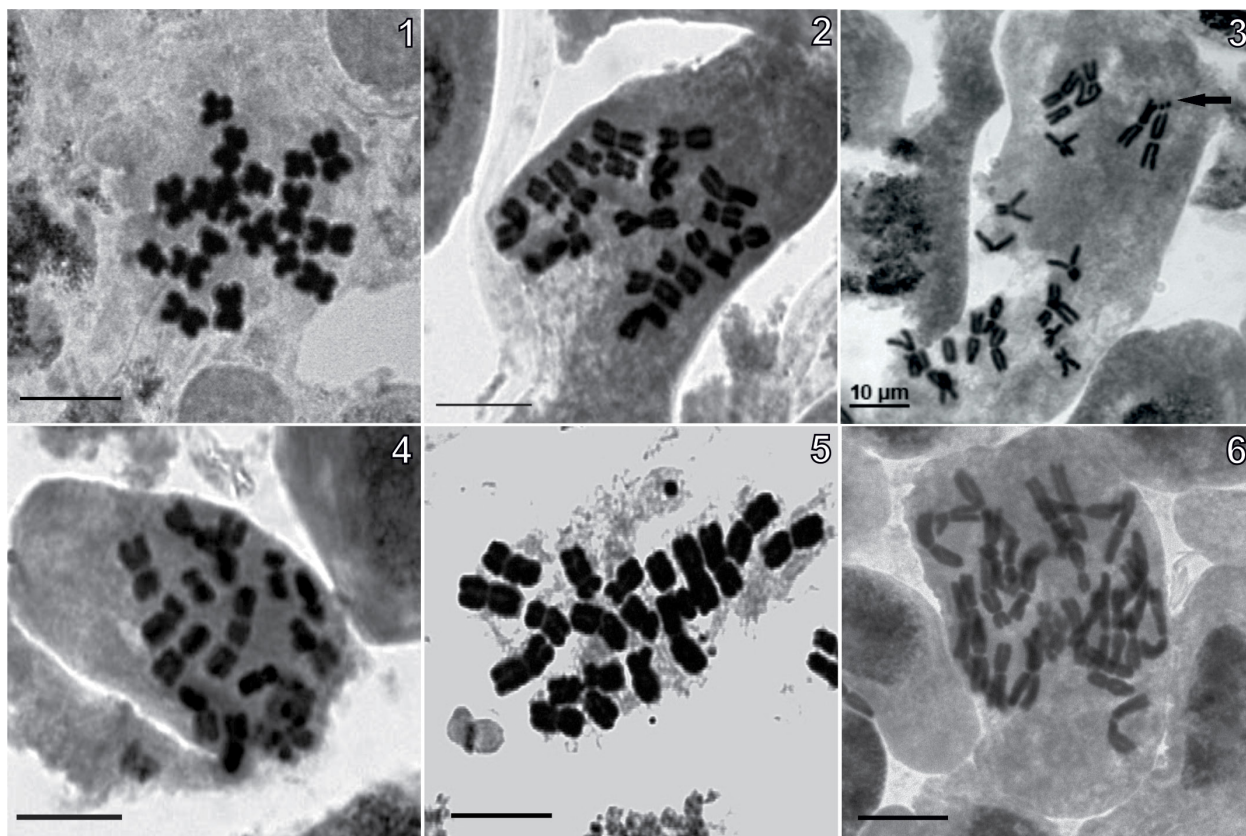


Рис. 3. Микрофотографии соматических метафазных пластинок *Tripolium rannonicum* из разных популяций. Масштабная линейка = 10 μ m. Популяции: 1–5 – $2n = 18$; 6 – эндополиплоидная клетка с $2n = 36$. Стрелкой указан сателлит. Нумерация рисунков соответствует таблице 1.

Таблица 3. Средние значения параметров пар хромосом митотических метафаз изученных популяций
Tripolium pannonicum

№	N	LT (μm)	L (μm)	S (μm)	AR	CI	CT
1	1	4,31	2,23	2,08	1,07	48,26	m
	2	4,17	2,32	1,85	1,25	44,36	m
	3	4,09	2,18	1,91	1,14	46,70	m
	4	4	2,17	1,83	1,19	45,75	m
	5	3,91	2,18	1,74	1,25	44,50	m
	6	3,47	1,96	1,51	1,30	43,52	m
	7	3,09	1,71	1,38	1,24	44,66	m
	8	2,99	1,73	1,27	1,36	42,47	m
	9	2,71	1,58	1,13	1,40	41,70	m
2	1	8,29	4,45	3,84	1,16	46,32	m
	2	7,93	4,23	3,7	1,14	46,66	m
	3	7,46	4,04	3,42	1,18	45,84	m
	4	7,01	3,74	3,27	1,14	46,65	m
	5	6,75	3,79	2,96	1,28	43,85	m
	6	5,77	3,52	2,25	1,56	38,99	m
	7	5,17	3,08	2,09	1,47	40,43	m
	8	5,03	3,02	2	1,51	39,76	m
	9	4,4	2,63	1,78	1,48	40,45	m
3	1	12,45	5,73	5,02	0,85	53,98	m ^{SAT}
	2	10,6	5,89	4,71	1,25	44,43	m
	3	9,06	4,78	4,28	1,12	47,24	m
	4	9,03	4,79	4,24	1,13	48,24	m
	5	8,76	4,73	4,03	1,17	46	m
	6	7,19	4,34	2,85	1,52	39,64	m
	7	6,48	4,07	2,41	1,69	37,19	sm/m
	8	6,14	3,75	2,39	1,57	38,93	m
	9	5,19	3,02	2,17	1,39	41,81	m
4	1	7,31	4,41	2,89	1,53	39,53	m
	2	6,42	3,55	2,87	1,24	44,70	m
	3	6,21	3,61	2,6	1,39	41,87	m
	4	5,67	3,42	2,24	1,53	39,51	m
	5	5,33	3,04	2,3	1,32	43,15	m
	6	5,03	3,09	1,94	1,59	38,57	m
	7	4,44	2,79	1,65	1,69	37,16	sm/m
	8	4,25	2,64	1,61	1,64	37,88	m
	9	3,59	2,17	1,43	1,52	39,83	m
5	1	7,42	3,92	3,5	1,12	47,17	m
	2	7,1	3,72	3,39	1,10	47,75	M
	3	6,71	3,63	3,07	1,18	45,75	m
	4	6,61	3,54	3,07	1,15	46,44	m
	5	6,12	3,36	2,75	1,22	44,93	m
	6	5,53	3,28	2,25	1,46	40,69	m
	7	5,11	3,07	2,04	1,50	39,92	m
	8	4,79	2,9	1,9	1,53	39,67	m
	9	4,42	2,68	1,74	1,54	39,37	m

Примеч.: LT – длина хромосомы; L – длина длинного плеча; S – длина короткого плеча; AR – соотношение плеч; CI – центромерный индекс; CT – тип хромосомы (m, M – метацентрическая, sm – субметацентрическая, m^{SAT} – наличие сателлита).

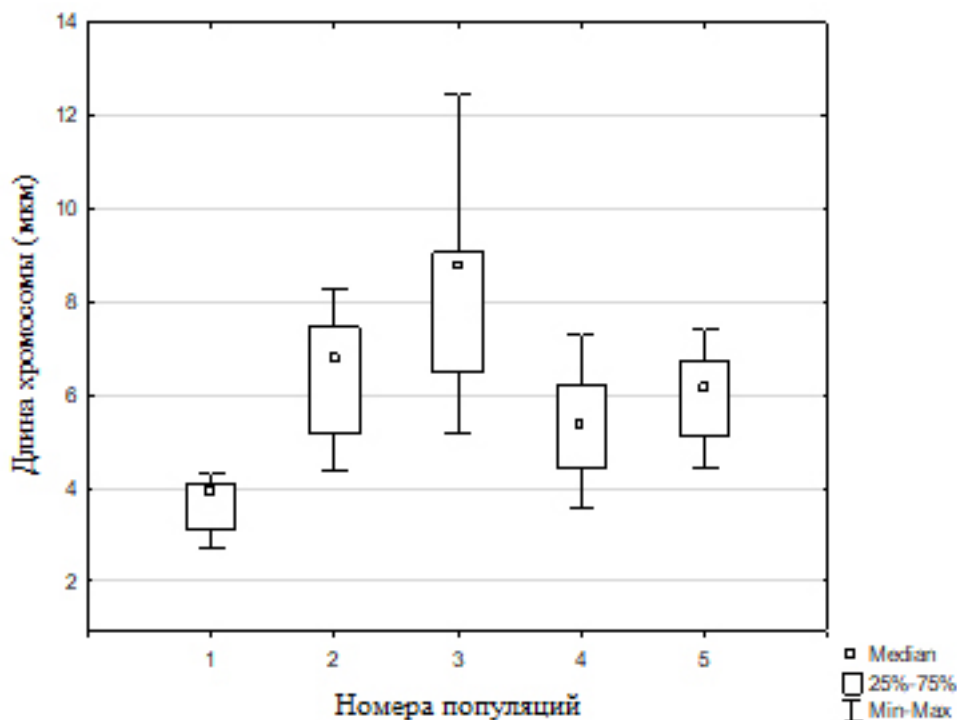


Рис. 4. Показатели длин хромосом для 5 популяций *Tripolium pannonicum*. Вох-plot длин хромосом изученных популяций *T. pannonicum* (по Kruskal–Wallis). Границы прямоугольника определяют 1 и 3 квартили (25-й и 75-й процентиля) значений, квадрат внутри прямоугольника – медиана, вертикальный отрезок соответствует минимальному и максимальному значению.

Таким образом, все изученные к настоящему времени популяции *Tripolium pannonicum* имеют сходный кариотип, состоящий из метацентрических и субметацентрических хромосом.

Важным показателем при сравнении морфологии хромосом в наборе является симметрия кариотипа и центромерный индекс (ЦИ), который определяется по соотношению длин плеча и хромосомы. Концепция асимметрии кариотипа, т. е. кариотипа, характеризующегося преобладанием хромосом с терминальными / субтерминальными центромерами (внутрихромосомная асимметрия) и высокой гетерогенностью размеров хромосом (межхромосомная асимметрия), была впервые разработана Г. А. Левицким (Lewitsky, 1931).

Stebbins (1971) считал симметричным кариотип, хромосомы которого примерно равны по размерам и имеют медианное или субмедианное положение центромеры. Гриф, Свешникова (Grif, Sveshnikova, 1975) определяли ЦИ как отношение длины большего плеча к длине всей хромосомы, которое является величиной с фиксированными границами – от 0,5 до 1. Huziwara (1962) предложил определять индекс симметрии (F) по процентному соотношению длины короткого плеча

к длине всей хромосомы. Позднее было предложено несколько индексов асимметрии, критический обзор которых представлен Paszko (2006), Zuo, Yuan (2011) и Peruzzi, Eroğlu (2013).

В данной работе мы определяли асимметрию кариотипов по индексу, предложенному Paszko (2006), который зависит не только от вариативности центромерного индекса, но также от вариативности длины хромосом в кариотипе. Асимметрия возрастает, если происходит изменение положения центромеры или увеличивается различие в относительном размере хромосом. При относительной слабой вариации центромерного индекса в кариотипах изученных популяций средняя длина хромосом достаточно хорошо различается (рис. 4, табл. 4).

Симметрия кариотипа (AI) согласно индексу Paszko (2006) показана в таблице 5. Наиболее симметричный кариотип выявлен в популяции № 1 из Австрии, асимметрия которого равна 0,74. Обращает на себя внимание, что хромосомы этого кариотипа значительно меньше хромосом остальных четырех кариотипов. Наиболее асимметричный кариотип отмечен в популяции № 3 (из Калмыкии), асимметрия которого равна 3,36, и кариотип при этом имеет наибольшую

Таблица 4. Кариоморфологические параметры изученных кариотипов *Tripolium rannonicum*

№ п/п	Диапазон	Соотно- шение	p (µm)	q (µm)		CL		CI	Формула кариотипа
	SC–LC (µm)	LC/SC	mean ± SD	mean ± SD	medi- an	mean ± SD	medi- an	mean ± SD	
1	2,71–4,31	1,59	2,01 ± 0,27	1,63 ± 0,32	1,74	3,64 ± 0,59	3,91	44,66 ± 2,04	8m+1sm/m
2	4,4–8,29	1,88	3,61 ± 0,60	2,81 ± 0,79	2,96	6,42 ± 1,38	6,75	43,22 ± 3,27	9m
3	5,19–2,45	2,40	4,57 ± 0,91	3,57 ± 1,11	4,03	8,32 ± 2,31	8,76	44,16 ± 5,34	8m + 1 sm/m
4	3,59–7,31	2,04	3,19 ± 0,65	2,17 ± 0,55	2,24	5,36 ± 1,18	5,33	40,24 ± 2,50	9m
5	4,42–7,42	1,68	3,34 ± 0,40	2,63 ± 0,67	2,75	5,99 ± 1,07	6,12	43,52 ± 3,53	9m

Примеч.: SC – самая короткая хромосома; LC – самая длинная хромосома; CI – центромерный индекс; CL – средняя и медиана длины хромосом; p – средняя длина длинного плеча; q – средняя и медиана длины короткого плеча.

Таблица 5. Индекс асимметрии кариотипа исследованных популяций *Tripolium rannonicum*

№ популяции	CLT(µm)	CV _{CL}	CV _{CI}	AI
1	65,48	16,21	4,57	0,74
2	115,62	21,50	7,57	1,63
3	149,8	27,76	12,09	3,36
4	96,5	22,01	6,21	1,37
5	107,62	17,86	8,11	1,45

шую длину хромосом, что обусловлено также наличием сателлитов у первой пары хромосом в наборе. Отмечено (табл. 4), что коэффициенты вариации длины хромосом и центромерного индекса возрастают с увеличением общей длины хромосом.

Заключение

На материале из 16 популяций *T. rannonicum* из разных частей ареала: Европа, Западная и Средняя Сибирь, Китай, Дальний Восток – нами установлено стабильное соматическое число хромосом $2n = 18$. Впервые у вида обнаружена эндополиплоидия, отмеченная в половине исследованных популяций.

Выявленные различия по размерам хромосом и асимметрии кариотипов свидетельствуют о гетерогенности изученных нами популяций.

Отличия по содержанию ядерной ДНК (размеру генома) между популяциями из Новосибирской области и Чехии и наличие наиболее мелких хромосом в популяции из Австрии отражают гетерогенность *Tripolium rannonicum* в целом. Полученные данные пока не позволяют сделать окончательные выводы о причинах такой изменчивости. Однако, учитывая, что популяции находятся почти в пяти тысячах километров друг от друга и в различных климатических условиях, можно предположить, что причиной изменчивости может быть неоднородность этого вида в результате адаптации к условиям окружающей среды. Для выявления скрытого таксономического разнообразия этого вида, принимаемого в настоящее время в широком объеме, необходимо сопоставление данных по размеру генома и структуре кариотипов с морфологией на более обширном материале.

Благодарности

Работа выполнена в рамках госзадания ЦСБС СО РАН № 126021217213-2. Благодарим А. Ю. Королюка за оформление картосхемы распространения изученных популяций (рис. 1), И. А. Артемова за ценные замечания при подготовке рукописи статьи, а также Д. Н. Шауло и О. Н. Демину за предоставление гербарных образцов из КНР и Республики Крым.

ЛИТЕРАТУРА / REFERENCES

- Aedo C.** 2019. *Aster L.* In: S. Castroviejo et al. (eds.). *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Vol. XVI (III): Compositae (partim). Madrid: Real Jardín Botánico CSIC. Pp. 1981–1994.
- Agapova N. D., Arkharova K. B., Vakhtina L. I., Zemskova E. A., Tarvis L. V.** 1990. *Chisla khromosom tsvetkovykh rasteniy flory SSSR: Aceraceae – Menyanthaceae* [Chromosome numbers of flowering plants of the USSR flora: Aceraceae – Menyanthaceae]. Vol. 1. Leningrad: Nauka. 509 pp. [In Russian] (**Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И., Земскова Е. А., Тарвис Л. В.** Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Aceraceae – Menyanthaceae. Т. 1. Л.: Наука, 1990. 509 с.).
- Bánki O., Roskov Y., Döring M., Ower G., Hernández Robles D. R., Plata Corredor C. A., et al.** 2023. *Catalogue of Life Checklist* (version 2023-11-24). Leiden, Netherlands. URL: <https://www.checklistbank.org/dataset/278910> (Accessed 26 May 2026). <https://doi.org/10.48580/dfgnm>
- Barow M.** 2006. Endopolyploidy in seed plants. *Bioessays* 28: 271–281. <https://doi.org/10.1002/bies.20371>
- Barow M., Jovtchev G.** 2007. Endopolyploidy in plants and its analysis by flow cytometry. In: J. Doležal, J. Greilhuber, J. Suda (eds.). *Flow Cytometry with Plant Cells: Analysis of Genes, Chromosomes and Genomes*. Weinheim, Germany: Wiley-VCH. Pp. 349–372.
- Bennetzen J. L., Jianxi M., Devos K. M.** 2010. Mechanisms of recent genome size variation in flowering plants. *Annals of Botany* 95: 127–132. <https://doi.org/10.1093/aob/mci008>
- Cardona A.** 1991. [Report]. In: C. A. Stace (ed.). *IOPB Chromosome data 3 Newsletter* 17: 7–8.
- Chepinoga V. V., Gnaticov F. F., Lubogoshinsky P. I., Fleckenstein K. M.** 2012. [Report]. In: K. Marhold (ed.). *IAPT/IOPB chromosome data 13. Taxon* 61(4): 889–891, E 5–10.
- Dolenc-Koce J., Škondrić S., Bačić T., Dermastria M.** 2008. Amounts of nuclear DNA in marine halophytes. *Aquatic Botany* 89: 385–389. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.04.009>
- Doležal J., Bartoš J.** 2005. Plant DNA flow cytometry and estimation of nuclear genome size. *Annals of Botany* 95(1): 99–110. <https://doi.org/10.1093/aob/mci005>
- Doležal J., Greilhuber J., Lucretti S., Meister A., Lysáková M. A., Nardi L., Obermayer R.** 1998. Plant genome size estimation by flow cytometry: Inter-laboratory comparison. *Annals of Botany* 82, Suppl. A.: 17–26. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.073030>
- Dušková E., Kolář F., Sklenář P., Rauchová J., Kubešová M., Fér T., Suda J., Marhold K.** 2010. Genome size correlates with growth form, habitat and phylogeny in the Andean genus *Lasiocephalus* (Asteraceae). *Preslia* 82: 127–148.
- Goldblatt P., Johnson D. E.** (eds.). 1979+. *Index to plant chromosome numbers (IPCN)*. URL: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN> (Accessed 26 May 2026).
- Govaerts R.** (ed.). 2024. *WCVP: World Checklist of Vascular Plants*. Kew: Facilitated by the Royal Botanic Gardens. <http://wcvp.science.kew.org> (Accessed 26 May 2026).
- Greilhuber J., Doležal J., Lysáková M., Bennett M. D.** 2005. The origin, evolution, and proposed stabilisation of the terms “genome size” and, C-value” to describe nuclear DNA contents. *Annals of Botany* 95: 255–260. <https://doi.org/10.1093/aob/mci019>
- Greilhuber J., Speta F.** 1985. Geographical variation of genome size at low taxonomic levels in the *Scilla bifolia* alliance (Hyacinthaceae). *Flora* 176: 431–438. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30139-1](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30139-1)
- Greuter W.** (2006+): Compositae (pro parte majore). In: W. Greuter, E. von Raab-Straube (eds.). *Compositae. Euro+Med Plantbase*. URL: <http://w2.bgbm.org/EuroPlusMed/> (Accessed 25 May 2026).
- Grif V. G., Sveshnikova L. I.** 1975. Regularity of changes in linear sizes of plant chromosomes at different degree of spiralization (examined by *Trillium camschatcense* Ker-Gawl.). *Bot. Zhurn.* 60(5): 636–645. [In Russian] (**Гриф В. Г., Свешникова Л. И.** Закономерности изменения линейных размеров хромосом растений при различной спирализации (на примере *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. // Бот. журн., 1975. Т. 60, № 5. С. 636–645).
- Huziwara Y.** 1957. Karyotype analysis in some genera of Compositae II. The karyotype of Japanese *Aster* species. *Cytologia* 22: 96–112.
- Huziwara Y.** 1962. Karyotype analysis in some genera of Compositae IX. Chromosomes of European species. *Bot. Mag. Tokyo* 75: 143–149.
- Korolyuk E. A.** 2022. Species diagnostics in *Tripolium* genus (Asteraceae) with a view to heterocarpy. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 15(2): 103–117.
- Krasnikov A. A., Korolyuk E. A.** 2011. [Report]. In: K. Marhold (ed.) *IAPT/IOPB chromosome data 11. Taxon* 60(4): 1221–1223, E 11–12.
- Krasnikov A. A., Lomonosova M. N.** 1990. Chromosome numbers in representatives of some families of vascular plants in the flora of the Novosibirsk Region. I. *Bot. Zhurn.* 75(1): 116–118. [In Russian] (**Красников А. А., Ломоно-**

сова М. Н. Хромосомные числа представителей из некоторых семейств флоры Новосибирской области, 1 // Бот. журн., 1990. Т. 75, № 1. С. 116–118).

Krasnikov A. A., Zhirova O. S., Lomonosova M. N., Smirnov S. V. 2003. Chromosome numbers of Asteraceae from the southern Siberia and Kazakhstan. *Bot. Zhurn.* 88(9): 151–153. [In Russian] (**Красников А. А., Жирова О. С., Ломоносова М. Н., Смирнов С. В.** Числа хромосом представителей семейства Asteraceae из Южной Сибири и Казахстана // Бот. журн., 2003. Т. 88, № 9. С. 151–153).

Kunakh V. A. 1994. Genome variability of plant somatic cells. I. Variability during ontogenesis. *Biopolymery i kletka* [Biopolymers and Cell] 10(5): 5–31. [In Russian] (**Кунах В. А.** Геномная изменчивость соматических клеток растений. I. Изменчивость в онтогенезе // Биополимеры и клетка, 1994. Т. 10, № 5. С. 5–31).

Leitch I. J., Dodsworth S. 2017. Endopolyploidy in Plants. In: *Encyclopedia of Life*. Chichester; John Wiley & Sons, Ltd. Pp. 1–10. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020097.pub2>

Levan A., Fredga K., Sanberg A. A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201–220.

Lewitsky G. A. 1931. The “Karyotype” in systematics (On the base of karyology of the subfamily Helleboreae). *Bull. Appl. Bot. Gen. Pl. Breed* 27(1): 220–240.

Olšavská K., Perný M., Španiel S., Šingliarová B. 2012. Nuclear DNA content variation among perennial taxa of the genus *Cyanus* (Asteraceae) in Central Europe and adjacent areas. *Plant Syst. Evol.* 298: 1463–1482. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0650-4>

Paszko B. 2006. A critical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices. *Pl. Syst. Evol.* 238: 39–48. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0389-2>

Peruzzi L., Eroğlu H. E. 2013. Karyotype asymmetry: again, how to measure and what to measure. *Comp. Cytogen.* 7(1): 1–9. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v7i.4431>

Pfossor M., Amon A., Lelley T., Heberle-Bors E. 1995. Evaluation of sensitivity of flow cytometry in detecting aneuploidy in wheat using disomic and ditelosomic wheat-rye addition lines. *Cytometry* 21(4): 387–393. <https://doi.org/10.1002/cyto.990210412>

Probatova N. S., Rudyka E. G., Sokolovskaja A. P. 1998. Chromosome numbers in vascular plants from the islands of Peter the Great Bay and Muravyov-Amursky peninsula (Primorsky territory). *Bot. Zhurn.* 83(5): 125–130. [In Russian] (**Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П.** Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн., 1998. Т. 83, № 5. С. 125–130).

Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. 2015. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytol.* 206(1): 19–25. URL: <http://ccdb.tau.ac.il> (Accessed 26 May 2026).

Romo A. M. 1994. *Flores silvestres de Boleares*. Madrid: Rueda. 294 pp.

Rudyka E. G. 1988. Chromosome numbers in some vascular plants species from the Far East of the USSR. *Bot. Zhurn.* 73(2): 294–295. [In Russian] (**Рудыка Э. Г.** Числа хромосом некоторых сосудистых растений Дальнего Востока СССР // Бот. журн., 1988. Т. 73, № 2. С. 294–295).

Skaptsov M. V., Kutsev M. G., Smirnov S. V., Vaganov A. V., Uvarova O. V., Shmakov A. I. 2024. Standards in plant flow cytometry: An overview, polymorphism and linearity issues. *Turczaninowia* 27, 2: 86–104. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.27.2.10>

Šmarda P., Knápek O., Březinová A., Horová L., Grulich V., Danihelka J., Veselý P., Šmerda J., Rotreklová O., Petr Bureš P. 2019. Genome sizes and genomic guanine+cytosine (GC) contents of the Czech vascular flora with new estimates for 1700 species. *Preslia* 91: 117–142. <https://doi.org/10.23855/preslia.2019.117>

Smirnov Yu. A. 1968. Accelerated method for studying somatic chromosomes in fruit trees. *Tsitologia* 10(12): 1132–1134. [In Russian] (**Смирнов Ю. А.** Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология, 1968. Т. 10, № 12. С. 1132–1134).

Soni A., Henry R. J. Re-calibration of flow cytometry standards for plant genome size estimation. *Front. Plant Sci.* 16:1548766. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1548766>

Temtsch E. M., Koutecký P., Urfus T., Šmarda P., Doležel J. 2022. Reference standards for flow cytometric estimation of absolute nuclear DNA content in plants. *Cytometry A* 101(9): 710–724. <https://doi.org/10.1002/cyto.a.24495>

Vasjukov V. M., Saksonov S. V. 2022. Notes of the genus *Tripolium* (Asteraceae). *Botanika* 49: 11–14. [In Russian] (**Васюков В. М., Саксонов С. В.** Заметка о роде *Tripolium* (Asteraceae) // Ботаника (исследования), 2022. Вып. 49. С. 11–14).

Zhuo L., Yuan Q. 2011. The difference between the heterogeneity of the centromeric index and intrachromosomal asymmetry. *Plant Syst. Evol.* 297: 141–145. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0528-x>

Zonneveld B. J. M. 2019. The DNA weights per nucleus (genome size) of more than 2350 species of the flora of the Netherlands, of which 1370 are new to science, including the pattern of their DNA peaks. *Forum geobotanicum* 8: 24–78. <https://doi.org/10.3264/FG.2019.1022>