

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М. Г. ХОЛОДНОГО

КІШ
РОМАН ЯРОСЛАВОВИЧ

УДК 582.572.8:574.3(477)

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ КАРІОТИПІВ
ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИН *LILIACEAE* JUSS. S. L. ТА
***AMARYLLIDACEAE* JAUME ST.-HIL. ФЛОРИ ЗАКАРПАТТЯ**

03.00.05 – ботаніка

Автореферат дисертації
на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2016

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана в державному вищому навчальному закладі "Ужгородський національний університет" МОНМС України.

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор,
заслужений діяч науки і техніки України,
академік АН ВШ України
†КОМЕНДАР ВАСИЛЬ ІВАНОВИЧ

Офіційні опоненти: член-кореспондент НАН України,
доктор біологічних наук, професор
МОСЯКІН СЕРГІЙ ЛЕОНІДОВИЧ
Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН
України, директор

доктор біологічних наук, старший науковий
співробітник
КРАВЕЦЬ ОЛЕНА АДЛЬФІВНА
Інститут харчової біотехнології та геноміки
НАН України,
провідний науковий співробітник відділу геноміки
та молекулярної біотехнології

Захист дисертації відбудеться 17 жовтня 2016 р. о 14-00 год. на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.211.01 Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України за адресою: 01004, м. Київ, вул. Терещенківська, 2.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України за адресою: 01025, м. Київ, вул. Велика Житомирська, 28.

Автореферат розісланий «___» вересня 2016 р.

Учений секретар
спеціалізованої вченої ради
доктор біологічних наук

О. М. Виноградова

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Дослідження каріотипу – одного з головних діагностичних параметрів таксону – належать до фундаментальних напрямів пізнання біологічного різноманіття. Особливості будови каріотипу розглядаються як один із головних диференційних критеріїв у систематиці, широко використовується при з'ясуванні філогенетичної спорідненості та еволюційних трендів, вирішенні питань популяційної біології, флорогенетики та міграційних шляхів, а також при вивченні внутрішньовидової дивергенції, процесів формо- і видоутворення, міжта внутрішньопопуляційної мінливості (Агапова, Васильєва, 1987; Дмитриєва, Парфенов, 1991; Greilhuber, Ehrendorfer, 1988; Levin, 2002; Stace, 2000; Stebbins, 1971; Stuessy, 1990 та ін.). Вагомим в останньому аспекті є встановлення диференціації таксонів на хромосомні раси або цитотипи, зазвичай, з певною еколого-географічною приуроченістю.

Родини *Liliaceae* Juss. s.l. і *Amaryllidaceae* Jaume St.-Hil. належать до таксономічно складних груп, систематика яких в останні десятиліття зазнала суттєвих змін (Мосякін, 2013; APG III, 2009; Chase, Reveal, 2009; Chase, Reveal, Fay, 2009; Reveal, 2010, 2012; Takhtajan, 2009; Thorne, Reveal, 2007 та ін.). Втім, і зараз лишається чимало спірних питань щодо класифікаційної схеми цих родин, а також таксономії, генезису, філогенетичних зв'язків їхніх численних представників.

Карпатський регіон вирізняється високим видовим різноманіттям *Liliaceae* s.l. і *Amaryllidaceae*, таксономія яких до сьогодні залишається дискусійною і на українських просторах Карпат маловивченою (Малиновський та ін., 2002). Тому дослідження каріотипів у таксонів згаданих груп, виконані на популяційному рівні, нададуть можливість не тільки уточнити їхню таксономічну диференціацію, філогенетичну спорідненість, але й дозволять виявити серед гетерогенного пулу популяцій початкові етапи расового розподілу та простежити окремі мікроеволюційні тренди, зокрема, пов'язані з гібридаційними процесами і міграційними потоками.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана автором як складова частина наукової тематики науково-дослідної лабораторії охорони природних екосистем при кафедрі ботаніки Ужгородського національного університету за темами: “Популяційно-біологічне та созологічне дослідження раритетних видів природної флори Карпат” (№ держреєстрації 0194U038518); “Дослідження функціонування фітосистем під дією несприятливих факторів та опрацювання заходів по їх охороні в умовах антропогенного навантаження” (№ держреєстрації 0198U003131); “Антропогенні зміни у популяціях загрожуваних видів рослин при різних режимах господарювання, їх моніторинг та опрацювання заходів охорони” (№ держреєстрації 0100U005355); “Популяційно-біологічний, флористичний та созологічний аналіз раритетного фітогенофонду Карпат та наукові основи його збереження”, (№ держреєстрації 0103U001701); “Созологічне дослідження та збереження біорізноманіття фітобіоти і ландшафтів Українських Карпат”; “Наукові основи екологічного менеджменту созологічно значимих природних комплексів і фітобіоти Карпатського регіону”

(№ держреєстрації ДР 0109U000875); “Розробка нових підходів созологічної оптимізації природних комплексів Карпатського регіону як основа їх екологічного менеджменту” (№ держреєстрації НДР 0112U001551).

Мета і завдання дослідження. Здійснити порівняльний аналіз каріотипів на рівні особин і популяцій представників родин *Liliaceae* s.l. і *Amaryllidaceae* флори Закарпаття для уточнення таксономії, генезису, філогенетичних зв'язків та реконструкції їх міграційної історії.

Для досягнення мети були поставлені такі завдання:

- встановити хромосомні числа представників родин *Liliaceae* s.l. і *Amaryllidaceae* у популяціях Закарпаття;
- з'ясувати будову каріотипу особин з різних популяцій;
- провести порівняння каріотипів рослин досліджуваних таксонів з популяцій Закарпаття та з інших частин ареалу;
- уточнити таксономічну диференціацію, генезис і філогенетичні зв'язки досліджуваних таксонів;
- окреслити ареали та реконструювати міграційну історію представників родин *Liliaceae* s.l. і *Amaryllidaceae* у Карпатському регіоні.

Об'єкт дослідження – каріотипи представників родин *Liliaceae* s.l. та *Amaryllidaceae* флори Закарпаття.

Предмет дослідження – каріосистематика, цитогеографія, міжпопуляційна та внутрішньопопуляційна мінливість і порівняльний аналіз каріотипів досліджуваних таксонів.

Методи досліджень: польові маршрутні, лабораторні цитологічні, статистичні.

Наукова новизна одержаних результатів. Визначено хромосомні числа 18 таксонів родин *Liliaceae* s.l. і *Amaryllidaceae*, з яких у 8 – вперше для флори України та у 9 – для регіону Українських Карпат. Встановлено наявність аутотриплоїдів з $2n=36$ серед рослин білокріткової популяції *Erythronium dens-canis* (трактованої як *subsp. niveus*). Вперше для флори України описано будову каріотипів 16 таксонів, побудовано каріо- та ідіограми та здійснено порівняння каріотипів рослин з різних місцезростань в межах ареалу кожного таксона. У каріотипах *Allium schoenoprasum* *subsp. alpinum*, *A. ursinum* *subsp. ucrainicum*, *Muscari comosum*, видів роду *Leucojum* з популяцій Закарпаття зафіксовано супутниковий поліморфізм. Виявлено у *A. schoenoprasum* *subsp. alpinum*, *L. aestivum* супутникові асоціації. У каріотипах *Lilium martagon*, *A. montanum*, видів роду *Ornithogalum* встановлено міжпопуляційний та інтраіндивідуальний В-хромосомний поліморфізм. В *O. kochii* виявлено інгибуючий вплив накопичення В-хромосом на розвиток особин, зокрема, на затримку проходження фенофаз. Вперше для України досліджено структуру каріотипів *A. montanum* і *Scilla kladnii* методом диференційного забарвлення хромосом Giemsa (Giemsa C-banding). У гірських популяціях *S. kladnii* ідентифіковані додаткові точкові вкраплення інтеркалярного гетерохроматина, найімовірніше, транспозонної природи. Визначено розмір геному *A. montanum* передгірної та високогірної рас, зафіксовано високу інтраіндивідуальну мінливість за розміром генома серед рослин високогірної популяції.

Виділено “балканський” (представлений на Закарпатті) та “центрально-європейський” цитотипи в *A. scorodoprasmum*; “північний” та “південний” цитотипи *A. vineale*; доведено подібність закарпатських і балканських “архаїчних” каріотипів у *M. comosum*. На основі спорідненості цитотипів підтверджено балкано-східнокарпатські зв’язки, обґрунтовано превалюючу роль дакійського мігреоелементу у постгляціальній колонізації і формуванні флорорізноманіття Східнокарпатського регіону.

Уточнено таксономію, з’ясовано питання номенклатури *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *A. ursinum* subsp. *ucrainicum*, *E. dens-canis* subsp. *niveus*, *L. vernum* subsp. *carpathicum*, *M. transsilvanicum*, *O. kochii*, *O. umbellatum*, *S. kladnii*.

Практичне значення одержаних результатів. Апробовані та частково модифіковані нами цитологічні методики дослідження каріотипів можуть бути використані при каріосистематичному аналізі флори Українських Карпат і України загалом, а також бути задіяними при цитогенетичних дослідженнях окремих таксонів.

Результати досліджень важливі для критико-систематичного опрацювання представників родин *Liliaceae* s.l. та *Amaryllidaceae* у центральноєвропейському регіоні. Це сприятиме підвищенню ефективності організації їхньої охорони на теренах Карпат (більшість досліджених таксонів сьогодні включені до природоохоронних переліків різного рангу, зокрема, 7 видів занесено до Червоної книги України (2009)). Отримані відомості можуть бути застосовані при підготовці наступних видань національної Червоної книги, при укладанні регіональних “Визначників ...”, “Флор ...”, природоохоронних переліків, хорологічних атласів тощо.

Отримані в процесі роботи матеріали та розроблені протоколи цитологічних методик використовуються в навчальному процесі біологічного факультету Ужгородського національного університету.

Особистий внесок здобувача. Дисертація є оригінальним завершеним дослідженням. Автором особисто здійснено збір матеріалу, обрано та вдосконалено експериментальні методи лабораторного вивчення, виготовлено препарати та проведено їх опрацювання, проаналізовано отримані результати, сформульовано висновки, підготовано текст і рисунки роботи. Наукові положення, що виносяться на захист, отримані здобувачем самостійно. У публікаціях, надрукованих у співавторстві, автор є повноправним членом творчого колективу, права співавторів не порушено.

Апробація результатів дисертації. Результати досліджень та основні положення дисертації доповідались на науково-практичному семінарі “Проблеми охорони видів фауни і флори, занесених до Червоної книги України” (Миколаїв, 1992); 13-th European workshop on the cell nucleus (Budapest, 1993); підсумкових наукових конференціях Ужгородського національного університету (Ужгород, 1994-2015); міжнародно-регіональній конференції “Стійкий розвиток сільського господарства та збереження біорізноманіття” (Ужгород, 1996); міжнародному регіональному семінарі “Охорона довкілля: сучасні дослідження в екології і мікробіології” (Ужгород, 1997); науково-практичній конференції “Збереження флористичного різноманіття Карпатського регіону” (Синевир,

1998); міжнародній науково-практичній конференції “Проблеми екологічної стабільності Східних Карпат” (Синевир, 1999); міжнародній науково-практичній школі для молодих вчених і спеціалістів “Природні екосистеми Карпат в умовах посиленого антропогенного впливу” (Ужгород, 2001); міжнародному симпозиумі “Deep Morphology. Toward a Renaissance of Morphology in Plant Systematics” (Vienna, 2001); міні-школі “Методи систематики” (Київ, 2003); на 17-му Міжнародному ботанічному конгресі (Vienna, 2005); на IV-му Балканському ботанічному конгресі “Plant, fungal and habitats diversity investigation and conservation” (Sofia, 2006); Міжнародній науковій конференції, присвяченій 15-річчю міжвідомчої НДЛ охорони природних екосистем УжНУ “Фіторізноманіття Карпат: сучасний стан, охорона та відтворення” (Ужгород, 2008); Міжнародній науковій конференції, присвяченій 130-річчю від дня народження Антонія Маргіттая “Два сторіччя дослідження рослинного покриву Карпат” (Мукачево-Берегово, 2010), міжнародній конференції “Starostlivost’ o biodiverzitu vo vidieckej krajine” (Nitra, 2010).

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 24 наукові праці, з них 1 – брошура, 9 статей (6 без співавторів) у наукових фахових виданнях, 4 статті в інших виданнях та 10 публікацій (з них 8 міжнародних) видано як матеріали і тези конференцій, семінарів та ін. Із загальної кількості 5 публікацій англійською мовою, одна – словацькою, 16 без співавторів.

Структура та обсяг роботи. Дисертація складається з вступу, 5 розділів, висновків, списку використаної літератури (810 найменувань, у тому числі 615 іноземних джерел на 21 мові). Обсяг дисертації становить 303 сторінки, з них 174 – основного тексту. Робота ілюстрована 195 рисунками, 20 таблицями та супроводжується трьома додатками, викладеними на 70 сторінках.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

КАРІОСИСТЕМАТИЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ФЛОРИ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ ТА ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ

Каріосистематичне вивчення судинних рослин флори Карпат та прилеглої Середньодунайської рівнини здійснено нерівномірно. Планомірними дослідженнями охоплені переважно Західні Карпати та прилеглі рівнини, де хромосомні числа більшості таксонів встановлені на аборигенному матеріалі (Majovsky, Murin et al., 1987; Pogan, Wcisło, 1990; Měsíček, Jarolimova, 1992; Dobeš, Vitek, 2000; Marhold et al., 2007). Подібні дослідження судинних видів флори української частини Карпатського регіону мають фрагментарний характер. У 1967 р. Н.А. Чуксановою (1967) одним з перших з цієї території було визначено хромосомне число $2n=24$ для *Ononis arvensis* L. Пізніше з регіону Карпат вітчизняними дослідниками опубліковано кілька списків хромосомних чисел, встановлених на місцевому матеріалі (Чопик, 1972; Стефаник, 1972, 1977; Величко, Стефаник, 1979; Пашук, 1982а, 1982б, 1987; Стефаник та ін., 1989; Кричфалуший, 1989; Гинда, 1999; Кіш, 1995, 1996, 2016). Важливим є цикл досліджень особливостей цитогенетичної мінливості та її амплітуди в різних

видів високогір'я залежно від ценотичних умов зростання, виконаних Х.Т. Пашук (1972, 1974, 1975, 1977, 1980).

Інформацію про хромосомні числа видів флори регіону містять окремі праці з цитотаксономії *Cardamine* L. (Спасская, 1979, Marhold, 1994), *Ornithogalum* L. (Агапова, 1980), *Ferulago* Koch (Томкович, 1982), *Peucedanum* L. (Solov'eva et al., 1985), *Crocus vernus* agg. (Brighton, 1976), *Scilla kladnii* Schur (Speta, 1994). Заслужують уваги роботи, в яких вперше наведено хромосомні числа ендемічних східнокарпатських таксонів, зокрема, *Galium transcarpaticum* Stojko et Tasenkevich, (Gynda, 1998), *Nigritella carpatica* (Zapał.) Terrner, Klein et Zagulskij (Terrner et al., 1994), результати цитотаксономічних досліджень окремих родів та видових агрегатів природної флори регіону, зокрема, роду *Salix* L. (Кричфалушій, Голишкін, 1985), *Anthoxanthum* L. (Пашук, 1970, 1980), *Leontodon* L. (Стефанік, 1975; Стефанік, Руденко, 1989), поліморфних комплексів *Ranunculus platanifolius* L. (Агапова, 1980б), *Ornithogalum umbellatum* agg. (Агапова, 1980а), роду *Achillea* L. (Андрощук, 1984) тощо. Отримані відомості про каріотипічну мінливість таксонів, зокрема, різноплоїдних рас *O. umbellatum* agg. (Мезев-Кричфалушій, 1989), популяцій *Narcissus angustifolius* Curt. з різних висотних поясів (Кричфалушій, Сवेशникова, 1985) та у *Galanthus nivalis* L. (Сवेशникова, 1971, 1991; Сवेशникова, Фодор, 1983).

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Упродовж 1992-2014 років досліджено 18 таксонів цибулинних геоефемероїдів природної флори Закарпаття з родин: *Alliaceae* Borkh., *Amaryllidaceae* Jaume St.-Hil., *Hyacinthaceae* Batsch ex Borkh, *Liliaceae* Juss. Для вивчення були використані живі цибулини рослин з 71 популяції. Для кожного таксона наведено детальні відомості про розташування та еколого-ценотичні умови місцезнаходжень досліджених популяцій. Фітогеографічне районування Закарпаття прийняте за В.І. Чопиком (1977) з модифікаціями.

Вивчення хромосомного апарату здійснювали за стандартною методикою давлених препаратів (Паушева, 1980) з власними модифікаціями на клітинах апікальної меристеми молодих коренів (Кіш, 2000). Розміри хромосом вимірювали за мікрофотографіями, виконаними на мікроскопі Ахіоскоп-Zeiss (об'єктив "А-Plan" 100x/ 1.25, Oil Ph3, окуляр Е-PL 10x/ 20Br.) з автоматичною фотокамерою. Центромерний індекс обраховували як відношення короткого плеча до всієї хромосоми за формулою $I^c = S/(S+L) \times 100\%$. Класифікація хромосом проведена за А. Levan et al. (1964). Статистична обробка морфометричних вимірів хромосом виконана за допомогою програми Statistica 7.0 for Windows.

Диференційне забарвлення хромосом та вимірювання розміру геному виконані у відділі систематичної каріології та ембріології інституту ботаніки Віденського університету (Австрія) під керівництвом проф. J. Greilhuber.

Диференційне забарвлення хромосом барвником Гімза (Giemsa C-banding) проводили за J. Greilhuber, F. Speta (1976) та T. Schwarzacher et al. (1980).

Розмір геному (вміст ДНК) в *Allium montanum* визначали методом фотометрії Фельген-пофарбованих препаратів кореневих апексів шляхом аналізу

відеозображення на CIRES (Cell Image Retrieval and Evaluation System, version 3.1) від KONTRON (Munich), Німеччина. Підготовку препаратів, фарбування, відеосканування, отримання і статистичну обробку результатів здійснювали згідно пакету робочих інструкцій J. Greilhuber (Greilhuber, 1988; Greilhuber, Ebert, 1994 etc.). За другим методом визначення розміру геному здійснювали методом пропідіумйодид проточної цитофлорометрії (flow cytometry), виконаної на молодих листках рослин за допомогою цитометра Partec SA II з ртутною лампою та комбінацією фільтрів (Baranyi, Greilhuber, 1996; Greilhuber, Obermayer, 1997). Одночасно з досліджуванним матеріалом як стандарт використовували *Allium cepa* сорту "Stuttgarter Riesener" з розміром геному $1C=16,75$ pg. Статистична обробка, дисперсійний та кореляційний аналіз отриманих результатів виконані за допомогою програмного пакету SPSS для Windows 95 version 7.5.2g (SPSS, Chicago, Ill., USA).

КАРІОТИПИ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИН AMARYLLIDACEAE ТА LILIACEAE S.L. ФЛОРИ ЗАКАРПАТТЯ

Установлено такі хромосомні числа таксонів: *Allium angulosum* L. – $2n=16$ (проаналізовано рослини з одної популяції), *A. montanum* F.C. Schmidt – $2n=32, 32+1B$ (3 популяції), *A. oleraceum* L. – $2n=40$ (3), *A. schoenoprasum* L. subsp. *alpinum* (DC.) Čelak. – $2n=16$ (2), *A. scorodoprasum* L. – $2n=16$ (6), *A. ursinum* L. subsp. *ucrainicum* Kleopow et Oxner – $2n=14$ (3), *A. victorialis* L. – $2n=16$ (6), *A. vineale* L. – $2n=32$ (4), *Leucojum aestivum* L. – $2n=22$ (2), *L. vernum* L. subsp. *carpathicum* (Sweet) K. Richt. – $2n=20$ (4), *Muscari comosum* (L.) Mill. – $2n=18$ (6), *M. transsilvanicum* Schur – $2n=18$ (3), *Ornithogalum kochii* Parl. – $2n=18, 18+1-3B, 27, 27+3B$ (6), *O. umbellatum* L. – $2n=45, 45+3B$ (3), *Scilla kladnii* Schur – $2n=18$ (8), *Erythronium dens-canis* L. – $2n=24, 36$ (3), *Fritillaria meleagris* L. – $2n=24$ (5), *Lilium martagon* L. – $2n=24, 24+1, 3, 4, 6 B$ (4 п-ції).

***Allium angulosum* L.** Описаний один за морфотипами хромосом диплоїдний каріотип, що складається з 6 пар метацентричних і двох пар субметацентричних хромосом, одна з яких є супутниковою (рис. 1a). За розмірами виділяються найбільші в каріотипі I-а та II-а пари метацентричних хромосом.

У межах ареалу *A. angulosum* частіше представлений диплоїдним цитотипом з $2n=16$. У каріотипах зразків з Європи виявлені одна-три B-хромосоми. Каріотип *A. angulosum* проявляє значну варіабельність. При порівнянні наших даних з наведеними у літературі описами каріотипів виду жоден не збігається за будовою та за морфотипами хромосом, подібність проявляється лише за наявністю у наборі однієї пари нерівноплечих супутникових хромосом.

***Allium montanum* F.C. Schmidt** У роботі окреслено ареал та здійснено таксономічний огляд європейських рас (раси) *A. senescens*, сукупність яких найчастіше ототожнюється з таксоном *A. montanum* [= *A. lusitanicum* Lam.] в ранзі виду чи підвиду. В Закарпатті за еколого-морфологічними ознаками виділено передгірну расу (потужні рослини, з висотою квітконоса до 40-50 см), що трапляється на кам'яних відслоненнях півд. схилів вулканічного горбогір'я

низовини та високогірну расу (рослини значно менші, з висотою квітконоса 10-20 (25) см), приурочену до карбонатовмісних відслонень високогір'я.

Усі зразки з трьох обстежених популяцій, дві з яких представляють передгірну расу, одна, Am1 "Пікуй" – високогірну, мають тетраплоїдний набір $2n=32$. У каріотипі окремих рослин високогірної популяції виявлено одну субтелоцентричну В-хромосому. Досліджені особини незалежно від расової приналежності мають подібну будову каріотипу, який складається з слабо диференційованих 13 пар метацентричних хромосом, однієї пари субметацентричних та двох – субтелоцентричних супутникових пар (рис. 1б). Частина гомологів, зокрема, I, IV, X пари, а також супутникові пари є гетероморфними – в останніх невеликі, точкового типу супутники спостерігаються тільки в однієї хромосоми з пари.

Диференційним забарвлення хромосом Giemsa також не виявлено міжрасових відмінностей – за кількістю, розташуванням та величиною С-сегментів конститутивного гетерохроматину каріотипи рослин передгірної та високогірної популяції подібні. У всіх хромосом відмічені невеликі прицентромernі сегменти, у більшості – виявлені прителомernі блоки різної величини – від незначних гетерохроматинових вкраплень до потовщених поперечних смуг. За невеликим винятком, у хромосом наявні інтеркалярні сегменти, специфічні у кожній парі. Частина гомологів є гетероморфною за наявністю/відсутністю, величиною окремих прителомernих та інтеркалярних гетерохроматинових блоків. Майже виключна попарність гомологів, а також розташування, число С-сегментів у хромосом, особливо у супутникових, указує на аллополіплоїдну природу каріотипу.

У двох популяціях Am2 "Чорна гора" і Am1 "Пікуй", що предсталиють, відповідно, передгірну та високогірну раси, фотометричним аналізом зображень на CIREС Фельген забарвлених ядер та з використанням пропідіумйодид (PJ) проточної цитофлорометрії визначено розмір геному. У рослин з популяції Am2 та з популяції Am1 розмір геному, виміряний проточною цитофлорометрією, становив відповідно $1C=23,55pg$ і $1C=23,61pg$, визначений методом аналізу зображень на CIREС – $1C=24,64pg$ і $1C=23,30pg$ відповідно. Встановлено статистично достовірну відсутність відмінностей за розміром геному *A. montanum* між рослинами передгірної та високогірної рас ($p<0,001$). У високогірній популяції методом проточної цитофлорометрії виявлена висока інтраіндивідуальна мінливість за розміром геному з найвищим рівнем статистичної достовірності ($p<0,001$), яку ми ув'язуємо з присутністю в каріотипі В-хромосоми.

Каріотип *A. montanum* рослин закарпатських популяцій за морфологією, в цілому, співпадає з каріотипами досліджених раніше європейських зразків, але найбільше – з каріотипами центральноєвропейських рослин (Friesen, Herrmann, 1998).

***Allium oleraceum* L.** Встановлено ареал, здійснено таксономічний огляд виявлених на Закарпатті різновидностей, проаналізовано їхню приуроченість.

Всі рослини з трьох обстежених популяцій є пентаплоїдами з $2n=40$. Каріотип слабо диференційований (рис. 1п), тому виділення окремих пар чи груп гомологів є мало достовірним, складається з 36 (рідше 34-35) метацентричних та 4 (5-6) субметацентричних хромосом. В однієї мета- та у двох субметацентричних хромосом виявлені невеликі супутники.

У межах ареалу для *A. oleraceum* найбільш характерними є два цитотипи – тетраплоїдний, з $2n=32$ та пентаплоїдний, з $2n=40$ (зрідка – гексаплоїдний), розподіл яких в Європі детально розглядається.

Аналіз структури хромосомних наборів як за нашими результатами так і за літературними даними вказує на аллополіплоїдну природу та на високий поліморфізм каріотипу *A. oleraceum*. Майже кожна проаналізована популяція унікальна та, часто, відмінна від інших за морфологічними особливостями каріотипу, зокрема, за кількістю та морфотипами характеристичних супутникових хромосом. Таке варіювання є ознакою каріологічної пластичності виду, яка підтримується домінуючим вегетативним розмноженням.

***Allium scorodoprasum* L.** Окреслено ареал та аргументується точка зору про видову самостійність таксону.

Всі досліджені особини є диплоїдами з $2n=16$ та ідентичні за морфологією каріотипу (рис. 1в), який складається з семи пар метацентричних хромосом та однієї пари субметацентриків. Остання, а також IV та VII пари метацентриків на коротшому плечі містять вторинні перетяжки, які всі, очевидно, є ядерцетворюючими, про що свідчить присутність у інтерфазних ядрах 6 ядерець.

В Європі вид представлений двома різноплоїдними цитотипами – домінуючим диплоїдним та триплоїдним з $2n=24$, розповсюдження яких детально розглядається. У диплоїдів з різних частин ареалу нами виділено два географічно розмежовані цитотипи, що відрізняються за кількістю хромосом з вторинними перетяжками: “центральноєвропейський” – з двома парами хромосом з вторинними перетяжками, ідентифікований в рослин з Австрії, Чехії, Словаччини (Speta, 1984; Murin, Feráková, 1988; Wetschnig, 1992) та “балканський” – з трьома парами, зафіксований на Балканах – в Болгарії (Чешмеджиев, 1971), Македонії (Шопова, 1968), а також виявлений нами в Закарпатті. При цьому спостерігається майже повна подібність за морфологією хромосом балканських і закарпатських наборів, що є доказом їх спорідненості, спільного походження, а також вказує на проникнення виду саме з Балкан та дакійський шлях міграції *A. scorodoprasum* у Схід. Карпати. Розділення двох цитотипів у Карпатському регіоні приблизно збігається з межею між Зах. і Схід. Карпатами.

***Allium schoenoprasum* L. subsp. *alpinum* (DC.) Čelak.** Згідно виконаної критико-систематичної ревізії сукупності *A. schoenoprasum* s.l. в Європі, огляду і порівняння за морфологічними ознаками, екологічною і географічною приуроченістю її основних, виділених на континенті рас, встановлено, що в Українських Карпатах поширена окрема аркто-монтанна раса, яку ми розглядаємо в ранзі підвиду. Дискутуються питання номенклатури, зокрема, поділяється підхід А.І. Толмачева (1963) вважати *A. sibiricum* L., з яким часто ототожнюється ця раса, як невдало виділений таксон, описаний К. Ліннеєм з альбіністичної форми.

Всі досліджені рослини є диплоїдними з $2n=16$ та мають ідентичний за морфологією каріотип, що складається з семи пар слабо диференційованих метацентричних та однієї пари супутникових акроцентричних хромосом (рис. 1г). Звичайно супутник спостерігається лише в однієї хромосоми з пари гомологів.

В Європі аркто-монтанна раса *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum* представлена диплоїдом. В каріотипах рослин як із високогір'я Карпат, так і в інших гірських

популяціях жодного разу не зафіксовані В-хромосоми. В той же час каріотиби низинних прирічкових європейських популяцій (як нами відслідковано – басейну північних морів) насичені особинами з різною кількістю (1-18) В-хромосом (Bougourd, Parker, 1975, 1979, 1979a; Halkka, 1985; Fialová, 1993-1995). Тому присутність/відсутність В-хромосом у каріотипах можна вважати додатковим розмежувальним критерієм двох рас у Європі, а хромосомну расу без В-хромосом трактуємо як молодшу та еволюційно просунутішу.

Будова каріотипу в межах всього комплексу *A. schoenoprasum* s.l. є дуже подібною – незалежно від расової приналежності чи географічної приуроченості зразків, не виявлено принципів відмінностей каріотипів ні за загальною будовою, ні за морфометричними параметрами окремих хромосом.

***Allium ursinum* L. subsp. *ucrainicum* Kleopow et Oxner.** В складі виду в Європі відособлюються дві раси – східна та західна, виділені, згідно сучасних позицій трактування, в окремі підвиди subsp. *ucrainicum* і subsp. *ursinum* відповідно, що розрізняються за наявністю/відсутністю сочевичок (папіл) на квітконіжках, а також за скульптурою поверхні квітконіжок та типами скульптури екзими пилкових зерен. Ареали цих підвидів у Карпатському регіоні формують широку смугу трансгресії, що проходить в зоні контакту рас на транскордонні Чехії і Словаччини (Soják, 1968) та у півд. Польщі (Rola, 2012). В Закарпатті трапляється тільки східна раса subsp. *ucrainicum*.

У досліджених рослин встановлено каріотип, що складається з 6 пар метацентричних та однієї пари субметацентричних хромосом, яка на коротшому плечі несе точкові супутники, що частіше проглядаються лише в однієї хромосоми з пари гомологів (рис. 1e). В обстежених каріотипах виявлено високий поліморфізм супутникових гомологів та значну варіабельність каріотипів по морфології супутникового району, який детальніше розглянутий в окремому розділі.

Будова каріотипу *A. ursinum* в межах ареалу подібна. Відмінності стосуються, переважно, наявності однієї або, рідше, двох пар супутникових хромосом в рослин з різних регіонів, втім без виявленої географічної приуроченості.

***Allium victorialis* L.** Поліморфний вид з євразійським ареалом, який в азійській частині розділяється на кілька географічних рас, що сьогодні, переважно, розглядаються як окремі види. Європейська раса, приурочена до гірських країн, більш однотипна, віднесена до *A. victorialis* s. str.

У рослин з шести досліджених популяцій встановлено єдине, відоме на континенті для виду, диплоїдне число $2n=16$ та описано однаковий за морфологією каріотип. Він складається з семи пар метацентричних та однієї пари субтелоцентричних хромосом, які на короткому плечі несуть великі, майже рівні довжині короткого плеча, супутники (рис. 1e). Будова каріотипу *A. victorialis* подібна по всьому ареалу та відзначається високою морфологічною стабільністю, незважаючи на географічну віддаленість або расову приналежність зразків.

***Allium vineale* L.** У досліджених рослин встановлений тетраплоїдний набір $2n=32$ та описаний однаковий за морфологією каріотип, побудований зі слабо диференційованих однієї пари субметацентричних та 15 пар метацентричних хромосом, з яких в трьох присутні вторинні перетяжки – в двох прицентромерні, в однієї – така, що ділить плече на дві нерівні частини.

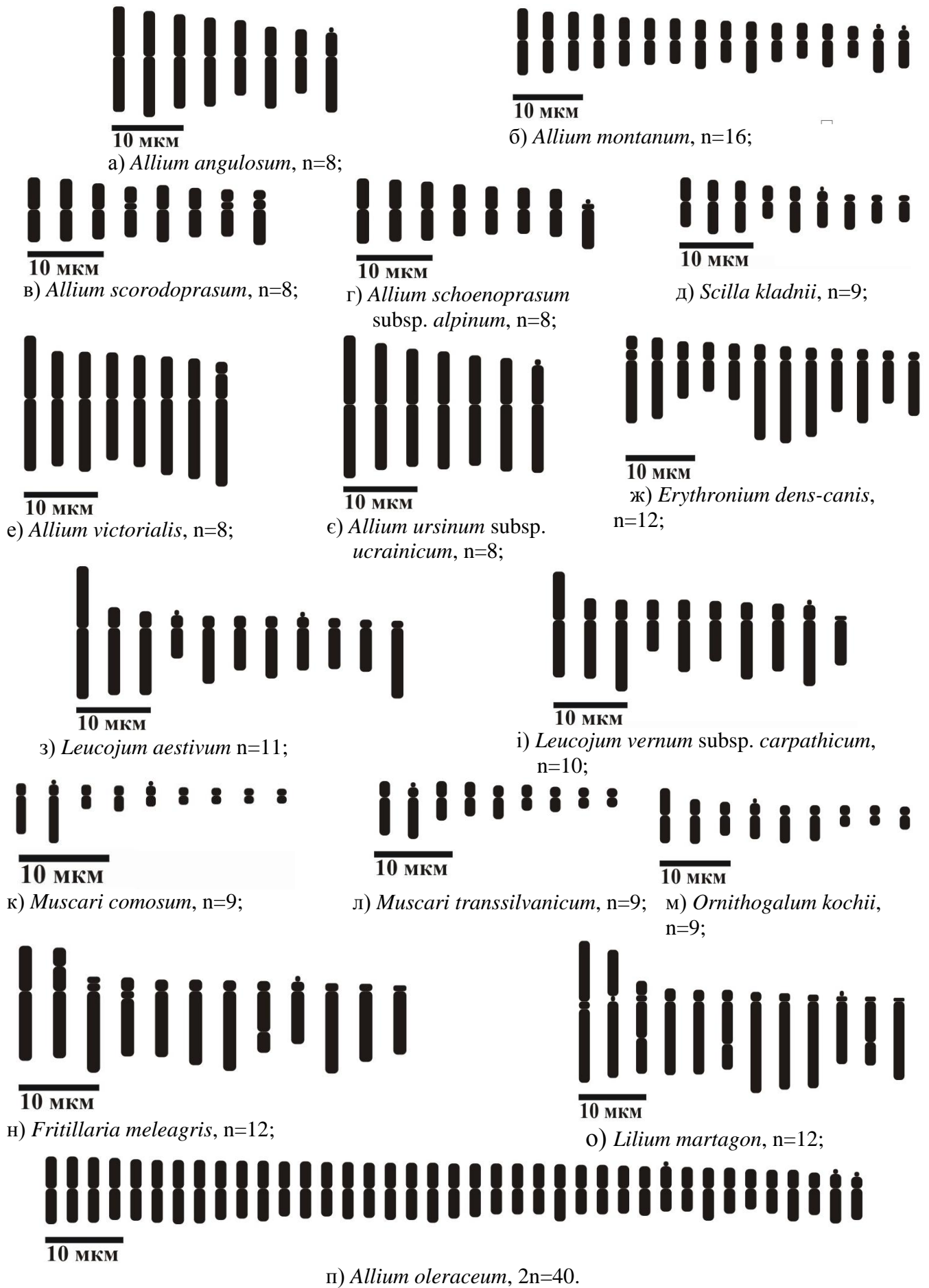


Рис. 1. Ідіограми каріотипів досліджених таксонів флори Закарпаття.

Тетраплоїдний цитотип є домінуючим для виду, інші рівні плоїдності трапляються лише локально (зокрема, пента- і гексаплоїди виявлені на Піренейському п-ві (Pastor, 1982), диплоїди – в Болгарії (Cheshmedjiev, 1974)). Слабо диференційований каріотип, переважно, з метацентричних хромосом є характерним для виду по всьому ареалу; головні відмінності проявляються за кількістю та морфологією хромосом з вторинними перетяжками. Нами виділено “південний” цитотип з чотирма парами (у тетраплоїдів) та більше (вищі рівні плоїдності) хромосом з вторинними перетяжками, приурочений до трьох п-вів Півд. Європи (за даними Scrugli, 1972; Чешмеджиев, 1973; Marchi, Capineri, 1974; Pastor, 1982), та “північний” цитотип з двома парами таких хромосом – зафіксований у зразків із Центр. Європи (Krawczyk et al., 1988; Wetschnig, 1992; Fialová, 1993-1995), у т.ч., за нашими даними – і в Закарпатті. Наявність у “південного” цитотипу кратних плоїдності груп хромосом-гомолгів із вторинними перетяжками, дозволяє судити про автополіплоїдну природу цитотипа. Навпаки, виключно попарна гомологічність або відсутність гомолгів у згаданих хромосом “північного” цитотипу схиляє до думки про його аллополіплоїдне походження, що вказує на можливі різні напрямки еволюції каріотипа виду.

***Leucojum aestivum* L.** Для виду в популяціях Закарпаття встановлено одне хромосомне число $2n=22$ та описано один морфотип хромосомного набору з (рис. 1з), в складі якого пара великих метацентричних хромосом, вісім пар субтелоцентричних хромосом, пара акроцентриків (XI) з найбільшим серед нерівноплечих хромосом довгим плечем та найменша (IV) пара субметацентриків. У двох пар (IV-ї і VIII-ї) ідентифіковано супутники, які частіше спостерігаються лише в однієї з хромосом-гомолгів. Між супутниковими хромосомами зафіксовано асоціації, детальніше розглянуті нижче.

Для *L. aestivum* домінуючим по ареалу є хромосомне число $2n=22$. Втім, в окремих природних популяціях (зокрема, з Ниж. Австрії) зафіксовано варіювання числа хромосом від $2n=20$ до $2n=24$ (Dobeš et al., 1997). В кількох локалітетах з Боснії і Герцеговині різні числа ідентифіковані навіть в різних клітинах меристеми однієї особини (Mededović, 1975). Будова каріотипу у порівнянні з літературними даними (Neves, 1939; Mededović, 1975; D’Amato, Bianchi, 1999) є подібною – відмічений один тип структури хромосомного набору, відповідний описаному нами. Деякі відмінності спостерігаються лише за кількістю супутникових хромосом – в окремих популяціях виявлено лише одну пару.

***Leucojum vernum* L. subsp. *carpathicum* (Sweet) K. Richt.** Детально розглянута таксономія та номенклатура карпатської раси (вирізняється могутнішими, більшими розмірами рослин та домінуванням двохквіткових особин), відособленої від основної частини ареалу виду широкою зоною гіатусу, яку розглядаємо як окремий відособлений таксон у ранзі підвиду із законною назвою *L. vernum* subsp. *carpathicum* (Sweet) K. Richt.

У рослин з обстежених популяцій встановлено число хромосом $2n=20$ та описаний подібний за будовою каріотип (рис. 1і), утворений, переважно, з асиметричних хромосом – пари великих метацентриків і малих метацентриків (IV пара), групи нерівноплечих хромосом субметацентричного (3 пари) і субтелоцентричного типу (4 пари), одна з яких супутникова, та пари найменших

хромосом-телоцентриків з майже редукованим коротким плечем. Каріотип в різних популяціях, а також в різних особин однієї популяції проявляє поліморфізм, формуючи окремі морфологічні варіанти хромосом-гомолів, причиною чого можуть бути хромосомні перебудови різного типу.

Для виду відомо кілька хромосомних чисел – від $2n=20$ до $2n=24$, втім, у рослин з природних локалітетів Центр. Європи, зокрема, і у відособленої карпатської раси, ідентифіковано тільки число $2n=20$ (Skalinska et al., 1968; Свешникова, 1988; Marhold et al., 2007). Каріотип *L. vernum* за даними різних авторів характеризується значною подібністю, але морфологічно повністю ідентичним до каріотипу закарпатських популяцій є каріотип рослин з Схід. Словаччини (Murin, 1992), що вказує на цитологічну спорідненість популяцій у цьому регіоні.

***Muscari comosum* (L.) Mill.** Рослини зі всіх обстежених популяцій є диплоїдами з $2n=18$, їх каріотип майже подібний за будовою, утворений з двох пар великих субтелоцентричних хромосом, одна з яких є супутниковою, трьох пар значно менших хромосом, одна з яких субметацентричного, а інші – метацентричного типу (найменша несе супутники) та чотирьох пар дрібних подібних між собою метацентричних хромосом (рис. 1к). Супутники метацентриків майже рівні величині плеча, спостерігаються в обох хромосом-гомолів. За локалізацією і розміром супутника у великих телоцентриків, ідентифікованого лише в однієї з хромосом пари, виявлені міжпопуляційні відмінності, розглянуті нижче.

В *M. comosum* у межах ареалу домінує диплоїдний набір $2n=18$ (у Півд. Європі зафіксовано три- та тетраплоїди). Каріотипи рослин з різних частин ареалу за будовою, загалом, подібні і відповідають наведеному нами опису, за винятком другої пари великих хромосом, феномен стійкого поліморфізму якої ідентифікований у каріотипах з багатьох популяцій по всьому ареалу *M. comosum*. Поширення морфотипів хромосом цієї пари часто має локальний характер, формуючи окремі географічні хромосомні раси, які детально розглядаються в роботі. Каріотип більшості закарпатських популяцій проявляє найвищу подібність до каріотипів хромосомних рас з окремих популяцій островів Егейського моря, зокрема, архаїчних рідкісних нині морфотипів (Bentzer, Ellmer, 1975) і, особливо, Македонії (Šorova et al., 1983), чітко відрізняючись від каріотипів рослин із західної частини Півд. Європи – Апеннінського та Піренейського п-ів, головним чином, за морфологією (розмірами та центромерним індексом) II-ої пари, а також каріотипів із Захід. та Сер. Європи. Це вказує на спільне походження та спорідненість закарпатських популяцій виду з балканськими.

***Muscari transsilvanicum* Schur.** Розглянута таксономія та номенклатура *M. botryoides* agg. Встановлено, що в Півд.-Схід. Європі, у т. ч. і в Закарпатті поширена диплоїдна балкано-східнокарпатська раса, трактована як окремий вид *M. transsilvanicum*.

Досліджені популяції є диплоїдними з $2n=18$. Будова каріотипу ідентична у всіх рослин зі всіх популяцій. Каріотип складається (рис. 1л) з двох пар великих хромосом, одна з яких – субметацентричного типу, інша, єдина супутникова пара є субтелоцентриком, трьох пар середніх хромосом, дві з яких – метацентрики, одна – субметацентрик та чотирьох пар малих метацентричних хромосом.

M. botryoides agg. представлений ди- та тетраплоїдним цитотипами, просторовий розподіл яких географічно добре розмежований. Диплоїдний цитотип, що нині, переважно, ототожнюється з таксоном *M. transsilvanicum*, поширений на Балканах, в Східнокарпатському регіоні, а також на території угорського Алфельду (Garbari, 1970; Šopova et al., 1983; Karlén, 1984; Májovský et al., 1984; Somlyay, Pintér, 2006). Західніше він заміщується тетраплоїдними та вищого рівня плоїдності популяціями, які розглядаються як *M. botryoides* s.str. Диплоїдний цитотип *M. transsilvanicum* характеризується досить однорідною морфологічною будовою каріотипу по всьому ареалу, що доводять і наші результати.

Відзначено, що сучасні ареали двох різноплоїдних цитотипів *M. botryoides* agg. є наочним відображенням результатів зустрічних міграційних процесів при постгляціальному заселенні Карпатського регіону.

***Ornithogalum umbellatum* L. agg.** Детально оцінені діагностичні критерії і принципи диференціації агрегату, проаналізовано різні погляди на таксономічну інтерпретацію різноплоїдних цитотипів, на сутність, об'єм і номенклатуру таксонів, виокремлених з сукупності *O. umbellatum* та на цій основі запропоновано трактування цитотипів комплексу, виявлених в Закарпатті. Вважаємо, що на цій території зі складу *O. umbellatum* agg. природно трапляються два таксоми в ранзі виду – диплоїдний з $2n=18$ *O. kochii* Parl. і пентаплоїдний з $2n=45$ *O. umbellatum* L. s.str.

***Ornithogalum kochii* Parl.** У всіх популяціях цього диплоїдного цитотипа виявлено особини з одною-трьома додатковими В-хромосомами метацентричного типу, про що детальніше розглянуто в окремому розділі.

В локалітеті *O. kochii* Ou9 “Онок” знайдено особини з $2n=27$, які трактовані як спонтанні триплоїди. Також у кількох рослин із популяції Ou3 “Холмецька гора 2” встановлена соматична поліплоїдія – на метафазних пластинках поряд з диплоїдними з $2n=18$ були зафіксовані клітини з триплоїдним ($2n=27$) та тетраплоїдним ($2n=36$) наборами хромосом, але без формування “плоїдних зон” чи плоїдної агломерації клітин в апікальних меристемах.

Будова каріотипу *O. kochii* є однаковою у всіх проаналізованих рослин. Каріотип складається (рис. 1м) з двох великих пар метацентричних хромосом, чотирьох пар середніх, одна з яких метацентрик, а три інші – подібні між собою субметацентрики, (одна з них є супутниковою) і трьох пар малих метацентриків.

У межах ареалу таксону, який ототожнюється з *O. kochii*, домінуючим є $2n=18$, поряд з яким поодинокі зафіксовані анеуплоїди з $2n=16, 17, 19, 20, 20+f, 21$, три- та тетраплоїдні індивідууми та, досить рідко, особини з 1-4 (9) В-хромосомами. Відомі вказівки тетраплоїдних популяцій, віднесених до *O. kochii*.

Каріотип *O. kochii* без огляду на географію зразків проявляє високу подібність за морфотипами хромосом, як між “південними” каріотипами з Македонії, Іспанії, Марокко (Šopova, Sekovski, 1987; Moret et al., 1987), у т.ч. і зразків з *locus classicus* з Істрії (Giordani, Garbari, 1989), так і з центральноєвропейськими – з Австрії, Словаччини, Польщі (Czapik, 1965; Hroudá, 1980; Speta, 1990) включно і з каріотипом закарпатських популяцій. Це дозволяє розглядати морфопараметри каріотипу поряд з числом $2n=18$ важливими диференційними ознаками таксону.

***Ornithogalum umbellatum* L. s.str.** Рослини з досліджених популяцій є пентаплоїдами з $2n=45$. У популяції Ou5 “Тиса” виявлено екземпляр з трьома В-хромосомами. Встановлення будови каріотипу є утрудненим через недостовірність ідентифікації гомологічних пар чи автоплоїдних груп хромосом, кратних плоїдності. Розрізняються групи великих мета- і субметацентричних, середніх субмета-субтелоцентричних, в однієї з яких фіксується супутник та дрібних, переважно, рівноплечих хромосом. Окремо можна відділити 4 (5) (гомологи?) найбільших метацентриків. За морфотипами хромосом помічено значну схожість пентаплоїдного каріотипу з кратно збільшеним диплоїдним набором $2n=18$ в *O. kochii*.

При порівнянні прослідковується висока подібність пентаплоїдних каріотипів *O. umbellatum* із центральноєвропейського регіону (Hroudá, 1980; Speta, 2000). У формуванні поліплоїдної серії, зокрема, пентаплоїдів розглядається участь як ауто-, так і алополіплоїдизаційних та інших гібридизаційних процесів, хоча наявність у цих каріотипах, переважно, кратних п’яти морфологічно подібних хромосом (серед тих, що добре ідентифікуються) схиляє до думки про автополіплоїдну природу пентаплоїдного цитотипу, щонайменше, у Центр. Європі.

***Scilla kladnii* Schur** Розглянута таксономія та номенклатура комплексу *S. bifolia* agg. в Карпатах, досліджені популяції ототожені з окремим ендемічним таксоном в ранзі виду *S. kladni*, ареал якого обмежений Карпатським регіоном.

У проаналізованих рослин встановлено однаковий за будовою диплоїдний каріотип з $2n=18$. Він складається з трьох пар великих та пари малих метацентричних хромосом, двох пар субметацентриків, одна з яких є супутниковою, пари більших та двох, ідентичних між собою, менших пар субтелоцентричних хромосом (рис. 1д). Супутники, переважно, чітко виражені, прослідковуються в обох гомологів. Диференційним забарвленням Giemsa в каріотипах виявлено тільки незначні за розмірами прицентромernі та прителомernі С-сегменти, найбільший гетерохроматиновий блок розташований в області ЯУР супутникових хромосом. За кількістю розташуванням та величиною гетерохроматинових С-сегментів всі каріотипи закарпатських популяцій подібні, а також ідентичні з даними, наведеними для *S. kladnii* з інших частин ареалу в Румунії, Словаччині, Угорщині (Greilhuber, 1979, 1982, 1995).

У каріотипах рослин трьох гірських популяцій (890 м над р.м і вище) у II-ї пари хромосом ідентифіковані додаткові точкові вкраплення інтеркалярного гетерохроматину, найімовірніше, транспозонної природи, які, втім, також можна розглядати як локальне пристосування до гірських умов. У роботі дискутуються кілька версій пояснення цього феномену.

Детально проаналізовано просторовий розподіл різноплоїдних цитотипів *S. bifolia* agg. на континенті та в Центр. Європі зокрема. Згідно сучасних уявлень диплоїдний цитотип тут, за винятком *S. bifolia* s. str. (розповсюджена в Зах. та Півд.-Зах. Європі), представлений *S. kladnii* та *S. vindobonensis* Speta, що розглядаються як окремі добре відособлені види (Speta, 1981, 1982, 1998). Останній таксон вважається характерним елементом паннонської флори, натомість *S. kladnii* трактується як карпатський субендемік (Kochjarová., 2005). При порівнянні виявлена дискретна відмежованість між цими (а також тетраплоїдними) таксонами за параметрами ядерного апарата – будовою і структурою каріотипа, а

також, як встановлено раніше, за розміром геному, кількістю і розміщенням конститутивного гетерохроматину тощо, які для кожного з них є строго видоспецифічними (Greilhuber, 1978, 1979, 1982; Greilhuber, Speta, 1977, 1985). Навпаки, в межах *S. kladnii* прослідковується майже повна ідентичність за згаданими параметрами між рослинами з різних частин карпатського ареалу, що є додатковими доказами таксономічної обособленості.

***Erythronium dens-canis* L.** Поряд з типовими рожевоквітковими в Закарпатті трапляються популяції з білоквітковими рослинами, що розглядаються як окремий таксон в ранзі підвиду, віднесений за результатами номенклатурної ревізії до *E. dens-canis* subsp. *niveus* nom. provis., що ґрунтується на законному і пріоритетному базіонімі J. Baumgarten, однак, без зазначення авторства, оскільки назва таксону валідно не обнародована.

Рослини досліджених популяцій є диплоїдами з $2n=24$, однак у білоквітковій популяції Edc2 “Водиця”, віднесеної до *E. dens-canis* subsp. *niveus*, вперше для виду зафіксовані триплоїдні особини з $2n=36$, найімовірніше, автоплоїдної природи. Каріотип в *E. dens-canis* асиметричний, побудований з чотирьох пар субметацентричних хромосом, у однієї з яких на короткому плечі ідентифіковано вторинну перетяжку, пари акроцентриків та семи пар великих і малих хромосом субтелоцентричного типу (рис. 1ж). Відмінностей за морфологією хромосом між рослинами з біло- та рожевоквіткових популяцій не відмічено.

Для виду відоме лише одне диплоїдне число. Відмічена досить висока стабільність структури каріотипу за морфотипами хромосом у межах ареалу (вказуються виключно асиметричні хромосоми акро- субтелоцентричного типу (Carineri, D’Amato, Marchi, 1978; Šopova, Sekovski, 1981)). Зафіксовані прояви мінливості стосуються переважно гетероморфізму пар-гомолів та відмінностей за морфотипами поодиноких пар хромосом (Sen, 1973, 1975). Знаходження триплоїдних екземплярів саме в білоквітковій популяції, яку відносимо до еволюційно більш просунутого, молодшого таксону subsp. *niveus*, додатково указує на проходження в цих популяціях формотворчих еволюційних процесів.

***Fritillaria meleagris* L.** Рослини зі всіх досліджених популяцій є диплоїдами з $2n=24$ та мають однаковий за будовою каріотип. Він складається з двох пар великих метацентричних хромосом та групи з десяти пар нерівноплечих хромосом – шести пар субтелоцентричного типу, найменша з яких (IX-a) є супутниковою та чотирьох пар (VII-a, X-XII-a) акроцентриків (рис. 1н). У чотирьох пар хромосом зафіксовані вторинні перетяжки: на короткому плечі II-ї пари великих хромосом-метацентриків, прицентромєрні перетяжки у III-ї пари хромосом (на короткому плечі) і в IV-ї пари (на довгому плечі) та зміщену до дистального кінця довгого плеча перетяжку у VIII-ї пари хромосом.

Для виду відоме лише одне число $2n=24$. Будова каріотипу співпадає з отриманими нами результатами. Описаний каріотип *F. meleagris*, забарвлений методом Giemsa (La-Cour, 1978), проявляє майже повну відповідність за числом та локалізацією між неприцентромєрними гетерохроматиновими С-сегментами хромосом та ідентифікованими нами вторинними конструкціями (супутники, вторинні перетяжки), що дозволяє розглядати останні як морфологічні, імовірніше, видоспецифічні маркери каріотипа виду.

Lilium martagon L. Досліджені рослини є диплоїдами з $2n=24$, у всіх популяціях з різною частотою виявлено особини, у каріотипах яких зафіксовано від 1 до 6 В-хромосом, що детальніше розглянуто в окремому розділі.

Каріотип досліджених екземплярів подібний за будовою, складається з двох пар великих метацентричних хромосом, чотирьох пар субтелоцентричних та шести – акроцентричних, одна з яких є супутниковою (рис. 1о). У п'яти пар хромосом виявлені вторинні перетяжки: прицентромерні – у обох пар великих метацентриків, зміщені до дистального кінця на довгому плечі в VI-ї і XI-ї пар та дві перетяжки на обох плечах у III-ї пари субтелоцентриків.

Для виду відоме одне число хромосом $2n=24$ та неодноразово в природних локалітетах фіксувались 1-6 В-хромосом. У різних частинах ареалу та в різних популяціях Європи для *L. martagon* встановлена значна мінливість каріотипу за окремими морфотипами хромосом, особливо, за присутністю та локалізацією вторинних перетяжок (Кудряшова, 1969; Sorova, 1971). При цьому каріотипи рослин закарпатських популяцій проявляють найвищу подібність до каріотипів з окремих локалітетів Балкан, зокрема, з Македонії і Болгарії (Попова, 1969; Sorova, 1971), що є доказом їхньої спорідненості та вказує на балканські коріння східнокарпатських популяцій.

ХРОМОСОМНИЙ ТА КАРІОТИПІЧНИЙ ПОЛІМОРФІЗМ

У популяціях проаналізованих нами таксонів виявлений широкий спектр міжпопуляційної, внутрішньопопуляційної та інтраіндивідуальної каріотипічної мінливості.

Супутниковий поліморфізм. В каріотипах *A. ursinum*, *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *M. comosum* та ін. виявлено гетероморфізм супутникових гомологів та значну варіабельність каріотипів по морфології супутникового району.

Зокрема, в *A. ursinum* (частково, у *M. comosum*), зафіксовано хромосоми з супутником на довгій супутниковій нитці, з різко укороченою супутниковою ниткою – при цьому супутник “втягнутий”, з “дифузним” супутником, який майже не проглядається на кінці супутникової нитки або, навпаки, дуже “розмитий” та “класичним” супутником – з добре вираженою короткою супутниковою ниткою. У досліджених особин навіть на різних метафазних пластинках в межах одного препарату з одного корінця супутникова пара гомологів часто є гетероморфною і представлена поєднанням вище вказаних типів. Найпоширеніший варіант – хромосома з “класичним” супутником – безсупутникова хромосома.

У *M. comosum* виявлено міжпопуляційний супутниковий поліморфізм. У каріотипах рослин всіх проаналізованих популяцій точковий супутник прикріплений до короткого плеча одного з гомологів II-ї пари великих хромосом, однак в особин з популяції Mc2 “Онок” супутник, рівний товщині хромосоми, зафіксований на кінці довгого плеча в одного з гомологів I-ої пари великих хромосом, але відсутній у хромосом II-ї пари.

Наявність супутникового поліморфізму при загальній стійкій стабільності каріотипу виявлений на сьогодні в багатьох видів. Аналізуються та порівнюються різноманітні прояви супутникового поліморфізму, його поширення серед судинних рослин, описані в літературі, обговорюються різні погляди на природу

цього феномену, наголошується його не випадковий характер, вказується про вплив на адаптаційні можливості організмів. Наші результати пояснюються з позицій дії механізмів конкурентності чи супресії в ЯУР, які впливають на різну ступінь конденсації ядерцевої зони супутникових хромосом.

Окремо розглянуто супутникові асоціації – з'єднання супутникових хромосом у зоні ЯУР, зафіксовані на поодиноких метафазних пластинках у каріотипах *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *L. aestivum*. В останнього виду з двома парами супутникових хромосом у каріотипі виявлено асоціації як між хромосомами-гомологами, так і між негомологічними хромосомами з різних пар та потрійні асоціації, а в ядрах фіксувались інтерфазні ядра з двома (трьома) різнорозмірними ядерцями, що, очевидно, є результатом об'єднання кількох ядерць у зоні хромосомних супутникових асоціацій.

Аналізується феномен супутникових асоціацій, який в клітинах рослин спостерігався лише зрідка (Малахова, 1979; Sharma, Langer, Koul, 1989; Dhar, Kaul, 2004), відмічено залежність між супутниковими асоціаціями та кількістю і розмірами ядерць в ядрі (Sato, Matsumoto, Kuroki, 1981).

В-хромосоми. Ці хромосоми виявлені лише в окремих видів, в яких спостерігались не у всіх популяціях. Зокрема, в *A. montanum* В-хромосома ($2n=32+1B$) відмічена у каріотипах окремих рослин високогірних популяцій та відсутня у рослин з вулканічного передгір'я. Значний В-хромосомний поліморфізм зафіксований у популяціях *L. martagon* ($2n=24+1-6B$) та у таксонів *O. umbellatum* agg. ($2n=18+1-3B$, $2n=27+3B$, $2n=45+3B$).

В *O. umbellatum* agg. В-хромосоми з різною частотою виявлені як у диплоїдних популяціях з $2n=18$, віднесених до *O. kochii*, так і у пентаплоїдних з $2n=45$, трактованих як *O. umbellatum* s.str. Екземпляри з однією В-хромосомою в *O. kochii* зафіксовані з більшою частотою, ніж з двома або трьома В-хромосомами. Встановлено стійкий інгібуючий вплив накопичення В-хромосом на розвиток особин, зокрема, на кількаденну затримку в проходженні фенофаз розвитку залежно від кількості накопичених у каріотипі рослини В-хромосом, найзначніший ефект затримки спостерігався при трьох В-хромосомах.

Міжпопуляційна та індивідуальна мінливість за частотою трапляння та числом В-хромосом встановлена у каріотипах *L. martagon*, де В-хромосоми метacentричного типу виявлені у всіх обстежених популяціях, відмінних за висотним градієнтом (передгір'я – верхній лісовий пояс) та еколого-ценотичними умовами (ліс – лука). В одних популяціях зафіксовано лише поодинокі особини з однією двома В-хромосомами, в інших – каріотип майже кожної рослини містив від одної до шести В-хромосом, причому їх число часом варіювало навіть у різних клітинах кореневого апекса одної особини. Корелятивних змін у габітусі, чи проходженні фенофаз у рослин навіть з максимальним числом В-хромосом не відмічено. В окремих В-хромосом не чітко проглядаються супутники з укороченою супутниковою ниткою – такий супутник морфологічно виглядає “втягнутим”.

Не встановлено залежності накопичення В-хромосом у *L. martagon* від умов місцезростань рослин. У порівнянні з оригінальним матеріалом обговорюються різноманітні, зафіксовані в літературі для різних видів, прояви (часом, взаємопротилежні) впливу накопичення В-хромосом на життєвий стан, процеси розмноження у рослин.

ПОСТГЛЯЦІАЛЬНІ МІГРАЦІЙНІ ПРОЦЕСИ В КАРПАТСЬКОМУ РЕГІОНІ ТА ЇХ РОЛЬ У ФОРМУВАННІ КАРІОТИПІЧНОЇ РІЗНОРІДНОСТІ ЦИТОТИПІВ

У розділі оглянуто важливіші напрямки застосування ознак каріотипу для з'ясування питань історичного походження, флорогенетичних зв'язків споріднених груп таксонів та їх міграційних шляхів. Аналіз середземноморсько-центральноєвропейських взаємозв'язків та сучасна географічна приуроченість цитотипів дозволили виявити, з одного боку, головні еволюційні тренди різних таксономічних груп, з іншого – локалізувати вихідні центри походження цитотипів таксонів (Ehrendorfer, 1962, 1970; Favarger, 1967), що пов'язані зі середземноморськими і локальними південнокарпатськими вторинними рефугіумами (Habel, Assmann (eds.), 2010; Hewitt, 2000, 2001, 2004; Stewart, Lister, 2001; Taberlet et al., 1998), реконструювати міграційні польодовикові процеси, причетні до формування сучасних ареалів таксонів у Карпатському регіоні.

На нашу думку, саме з локальними вторинними рефугіумами слід пов'язувати поширення на теренах Карпат *S. kladnii*, що за комплексом ознак розглядається (Greilhuber, 1978, 1979, 1982, 1995) як еволюційно найбільш примітивний вихідний таксон комплексу *S. bifolia* agg. З вторинними карпато-північнобалканськими рефугіумами, очевидно, пов'язане знаходження в Закарпатті та у Македонії, при відсутності в інших регіонах Центр. Європи, цитотипу *M. comosum* (відрізняється довжиною плечей великих хромосом-гомолів II-ї пари), який віднесений (Bentzer, Ellmer, 1975) до архаїчного вихідного типу в *M. comosum* і у популяціях Егейського моря – осередку різноманіття та, відповідно, імовірного центру походження підроду *Leopoldia* (Parl.) Peterm. вже трапляється лише зрідка.

Значна подібність за числом та морфологією хромосом каріотипів закарпатських та балканських цитотипів, ідентифікована та описана у частини досліджених нами таксонів, яскраво ілюструє та добре узгоджується з теорією R. Hendrich (Hendrich, 1996; Hendrych, Hendrychová, 1979, 1989) постгляціального заселення Карпат та Карпатського басейну зустрічними шляхами ілірійським та дакійським мігроелементами – т.з. “дакійсько-ілірійськими кліщами”.

Такі міграційні процеси у Карпатах добре відслідковуються на прикладі *A. ursinum* та *L. vernum*, в складі яких виділені східна та західна раси, трактовані нині в ранзі підвидів, обриси ареалів яких у Карпатському регіоні демонструють результати зустрічних міграцій. При цьому сучасне поширення в Карпатах східної раси subsp. *ucrainicum* ілюструє дакійський міграційний шлях, натомість ареал західної раси номінантного підвиду subsp. *ursinum* віддзеркалює міграцію західним ілірійським маршрутом (Sramkó, 2004) з формуванням на транскордонні Чехії і Словаччини широкої зони трансгресії між расами (Soják, 1968). Так само ареал ендемічного *L. vernum* subsp. *carpathicum*, розповсюдженого в Схід. та Півд. Карпатах, є прикладом колонізації Карпат дакійськими мігроелементами, натомість ареал subsp. *vernum*, відділений в Карпатському регіоні від попереднього підвиду зоною гіатусу, окреслює ілірійський шлях.

Наочним відображенням зустрічних польодовикових міграцій ілірійським та дакійським маршрутами є сучасний просторовий розподіл у Карпатському ре-

гіоні двох виділених нами цитотипів *A. scorodoprasum* – “центральноєвропейського”, виявленого у рослин з Сер. Європи, та “балканського”, зафіксованого на Балканах і у східнокарпатському регіоні. Важливо, що на відміну від більшості таксонів, розселення яких у Карпатському басейні відбувалось зустрічною міграцією, в *A. scorodoprasum* вдалось виявити початки расової диференціації таксону на рівні цитотипів, пов’язаної з просторовим та часовим розділенням популяцій в процесі зустрічного мігрування ізольованими маршрутами.

Так само зустрічними міграційними процесами зумовлене сучасне розповсюдження у Карпатському регіоні двох різноплоїдних рас *M. botryoides* agg. Південно-східний диплоїдний цитотип, ототожнений з *M. transsilvanicum*, чий ареал охоплює Балкани, Велику Середньодунайську низовину (Альфелд) та південні відроги Схід. Карпат, є яскравим відображенням дакійського міграційного шляху субсередземноморських флористичних елементів на простори Карпатського басейну. Натомість поширення в передгір’ях Захід. Карпат тетраплоїдного (еволюційно молодшого) *M. botryoides* s. str. віддзеркалює зустрічний, північно-західний або ілірійський міграційний шлях згаданих елементів флори в Карпатську дугу.

Загалом, на основі спорідненості цитотипів майже половини досліджених нами таксонів, добре відслідковуються балкано-східнокарпатські зв’язки та, у підтвердження міграційної теорії R. Hendrich, яскраво простежується дакійський міграційний шлях проникнення цих таксонів на територію Закарпаття. Це вказує на превалюючу роль дакійського мігреоелементу в колонізації і формуванні флорорізноманіття Східнокарпатського регіону (та й загалом, Карпат). При цьому розмежувальна лінія між цитотипами (*A. scorodoprasum*) чи таксонами (*M. transsilvanicum* і *M. botryoides* s. str., *L. vernum* subsp. *vernum* і *L. vernum* subsp. *carpathicum*) часто збігається з фітогеографічною межею між Схід. і Зах. Карпатами.

ВИСНОВКИ

У дисертації наведено результати порівняльного аналізу каріотипів 18 таксонів родин *Liliaceae* s.l. та *Amaryllidaceae* з 71 популяції, які охоплюють повний спектр екологічних умов кожного з них у Закарпатті. Встановлено хромосомні числа, з’ясовано будову каріотипу, зафіксовано різноманітні прояви каріотипічної мінливості. Уточнено таксономію, філогенетичні зв’язки досліджених таксонів та здійснено реконструкцію їхньої міграційної історії.

1. Серед досліджених таксонів 14 є диплоїдами, два – тетраплоїдами (*Allium montanum* і *A. vineale* з $2n=32$), два представлені пентаплоїдами (*A. oleraceum* з $2n=40$, *Ornithogalum umbellatum* s.str. з $2n=45$), у білокрітковій популяції *Erythronium dens-canis* (трактована як subsp. *niveus*) поряд з диплоїдами з $2n=24$, зафіксовано рослини-триплоїди з $2n=36$ автоплоїдної природи.

2. Супутниковий поліморфізм, зафіксований у каріотипах *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *A. ursinum* subsp. *ucrainicum*, *Muscari comosum*, видів *Leucojum*, проявляється в гетероморфізмі супутникових гомологів і варіабельності каріотипів за морфологією супутникового району. Також у каріотипах *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *L. aestivum* виявлено супутникові асоціації, зокрема, в *L. aestivum* з двома парами супутникових хромосом, як подвійні так і потрійні.

3. Значна міжпопуляційна та індивідуальна мінливість за частотою трапляння та числом В-хромосом встановлена у каріотипах *Lilium martagon*, де зафіксовано від однієї до шести В-хромосом та у видів роду *Ornithogalum*, в яких 1-3 В-хромосоми трапляються як у диплоїдного *O. kochii*, так і пентаплоїдного *O. umbellatum* s. str. Присутність В-хромосом чи їх відсутність у каріотипах може служити міжрасовим розмежувальним критерієм між аркто-альпійською расою *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum* (В-хромосоми не виявлені) та *A. schoenoprasum* s. str., а також між передгірною та високогірною (з В-хромосомами) расами *A. montanum*. Хромосомні раси без В-хромосом трактуємо як молодші та еволюційно просунутіші.

4. У карпатського ендеміка *Scilla kladnii*, що є диплоїдом з $2n=18$, кількість, розташування та розміри гетерохроматинових С-сегментів у каріотипі є важливою диференційною ознакою таксону, чітко відрізняючись від каріотипів інших видів *S. bifolia* agg. з прилеглих ареалів.

5. Встановлено двома різними методами статистично достовірну відсутність відмінностей за розміром геному *A. montanum* між передгірною та високогірною расами, але в останньої зафіксовано високу інтраіндивідуальну мінливість за цим показником.

6. В окремих таксонів виділено цитотипи, які розрізняються за плоїдністю (*M. botryoides* agg.), присутністю/відсутністю В-хромосом, кількістю та локалізацією вторинних перетяжок або супутників у хромосом (*M. comosum*). В *A. vineale* виокремлено “південний” (приурочений до Південної Європи) та “північний” (Середня Європа) цитотипи з чотирма та, відповідно, з двома парами хромосом з вторинними перетяжками в каріотипі. У *A. scorodoprasum* ($2n=16$) виділено “центральноевропейський” цитотип – з двома парами хромосом з вторинними перетяжками та “балканський” – з трьома парами, розділення яких у Карпатському регіоні проходить по межі між Західними та Східними Карпатами.

7. За морфологією двох пар великих хромосом і локалізацією в них супутників каріотип *M. comosum* ($2n=18$) більшості закарпатських популяцій проявляє найбільшу подібність до каріотипів балканських хромосомних рас Македонії та окремих популяцій островів Егейського моря (зокрема, архаїчних рідкісних нині морфотипів), але відмінний від каріотипів рослин з Аппенінського та Піренейського пів-ів, а також із Західної та Середньої Європи. Це вказує на спільне походження та спорідненість закарпатських популяцій цього виду з балканськими популяціями.

8. У Карпатському регіоні *M. botryoides* agg. представлений двома просторово розмежованими цитотипами. В Закарпатті поширений східний диплоїдний цитотип з $2n=18$, виділений в окремий вид *M. transsilvanicum*, розмежування якого із західним тетраплоїдним *M. botryoides* s. str. збігається з межею між Західними та Східними Карпатами.

9. Просторовий розподіл хромосомних рас або цитотипів *M. comosum*, *M. transsilvanicum*, *A. scorodoprasum* в Карпатському басейні, а також сучасні ареали двох підвидів у *A. ursinum* і *L. vernum* з широкою зоною трансгресії (західного subsp. *ursinum* та східного subsp. *ucrainicum*) чи гіатусу (subsp. *vernum* і ендемічного subsp. *carpathicum*) є наочним відображенням зустрічних міграційних процесів північно-західним або ілрійським і північно-східним або дакійсь-

ким шляхами при постгляціальному заселенні регіону. При цьому виявлена спорідненість східнокарпатських і балканських цитотипів та їх відмінність від середньо- і центральноєвропейських вказує на балканські коріння закарпатських популяцій та превалюючу роль потужного струменю дакійського мігроелементу в колонізації та формуванні флорорізноманіття Східнокарпатського регіону.

10. Уточнено номенклатуру, таксономію та доведено присутність у флорі Карпатського регіону України *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *A. ursinum* subsp. *ucrainicum*, *O. kochii*, *O. umbellatum* s. str., *E. dens-canis* subsp. *niveus*, *L. vernum* subsp. *carpathicum*, *M. transsilvanicum*, *S. kladnii*. Останні чотири таксони у Східних Карпатах представлені окремими хромосомними, переважно, ендемічними расами.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

- Кіш Р.Я.** Числа хромосом деяких представників родин *Alliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Hyacinthaceae*, *Iridaceae* та *Liliaceae* флори Закарпаття / Р.Я. Кіш // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол.– 1995.– 2.– С. 29-30.
- Кіш Р.Я.** Числа хромосом деяких представників родин *Alliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Hyacinthaceae*, *Iridaceae* та *Liliaceae* флори Закарпаття. II. / Р.Я. Кіш // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол.– 1996.– 3.– С. 14-15.
- Кіш Р.Я.** Порівняльний аналіз каріотипу *Lilium martagon* L. (*Liliaceae*). / Р.Я. Кіш // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол.– 2000.– 8.– С. 135-140.
- Бесеганич І.В. До вивчення *Lloydia serotina* (L) Reichenb. в Українських Карпатах / І.В. Бесеганич, **Р.Я. Кіш**, І.М. Данилик // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. – 2001. – Вип. 10. – С. 10-13.
- Кіш Р.Я.** Рід *Allium* (*Alliaceae*) у флорі Закарпаття. Підроди *Allium* та *Amerallium* Traub. / Р.Я. Кіш // Укр. бот. журн. – 2001. – 58, 6. – С. 693-700.
- Кіш Р.Я.** Родини *Asparagaceae* Juss. та *Convallariaceae* Hor. у флорі Закарпаття / Р.Я. Кіш, Л.Ю. Ненько // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. – 2004. – Вип. 14. – С. 74-81.
- Данилик І.М. Еколого-фітоценотичні особливості інсуляризованих популяцій *Carex strigosa* Huds. (*Cyperaceae*) в Закарпатті / І.М. Данилик, **Р.Я. Кіш** // Укр. бот. журн. – 2008. – 65, 2. – С. 189-197.
- Кіш Р.Я.** Каріотипи *Muscari comosum* (L.) Mill. (*Hyacinthaceae*) популяцій в Закарпатті та аналіз каріотипічної мінливості виду в межах ареалу. / Р.Я. Кіш // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. – 2014. – 36. – С. 30-39.
- Kish R.** Chromosome numbers of bulbous monocotyledons of the Transcarpathian flora (Ukraine) / R. Kish // Thaiszia. – 2016. – 26, 1. – P. 21-26.
- Кіш Р.Я.** Гадюча цибулька гроноподібна / Р.Я. Кіш, Є.Й. Андрик // Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 143.
- Bedalov M. *Araceae*: in IOPB Chromosome Data 18. / M. Bedalov, **R. Kish**, Ph. K pfer // IOPB Newsletter. – 2002. – 34. – P. 19-20.
- Лях О.А. Таксономічний статус *Swertia alpestris* Baumg. ex Fuss з території України за результатами аналізу вторинної структури послідовності ITS2

- / О.А. Лях, **Р.Я. Кіш**, Н.І. Карпенко, І.Ю. Костіков // Чорноморськ. бот. ж. – 2013. – Т. 9, № 4. – С. 497-507.
- Budnikov G. Ochrana fytodiverzity na Zakarpatsku (Ukrajina): stav a perspektivy / G. Budnikov, **R. Kish**, A. Mihaly, E. Andrik // Starostlivost o biodiverzitu vo vidieckej krajine: zbornik vedeckych prac. – Nitra, 2010. – S. 27-30.
- Кіш Р.** Біотопи Natura 2000 на Закарпатській низовині / Р. Кіш, Є. Андрик, В. Мірутенко – Ужгород: Мистецька лінія, 2006. – 64 с.
- Кіш Р.Я.** Цитологічний моніторинг рідкісних і зникаючих видів флори Карпат / Р.Я. Кіш // Проблеми охорони видів фауни і флори, занесених до Червоної книги України: Тези доп. наук.-практ. семінару. – Миколаїв: Ойкумена, 1992. – С. 71-73.
- Кіш Р.Я.** Цито-морфологічне дослідження раритетного фітогенофонду Карпат / Р.Я. Кіш // Тези доп. 48-ї наук. конф. УжДУ. Сер. біол. – Ужгород, 1994. – С. 18-19.
- Кіш Р.Я.** Поліплоїдизація як процес пристосування до антропогенно-трансформованих умов середовища / Р.Я. Кіш // Стійкий розвиток сільського господарства та збереження біорізноманіття: Матер. міжнар.-регіон. конф. (17-18 травня 1996 р., Ужгород). – Ужгород: Патент, 1996. – С. 52-54.
- Кіш Р.Я.** Цито-каріологічне дослідження деяких представників порядку *Liliales* s. l. флори Закарпаття / Р.Я. Кіш // 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.
- Кіш Р.Я.** Вивчення В-хромосом в популяціях *Lilium martagon* L. на Закарпатті / Р.Я. Кіш // Збереження флористичного різноманіття Карпатського регіону: Матер. наук.-практ. конф. (1-4 жовтня 1998 р., Синевир). – Ужгород, 1998. – С. 57-59.
- Kish R.** Pollen morphology of *Hyacinthaceae* exemplified by genus *Muscari* Mill. / R. Kish // Abstr. Intern. Symp. “Deep Morphology. Toward a Renaissance of Morphology in Plant Systematics” (19-21 October 2001, Vienna, Austria). – P. 54.
- Kish R.** Karyological studies of *Liliaceae* s.l. taxa in Transcarpathian Region (Ukraine) / R. Kish // XVII International Botanical Congress. Abstracts. Vienna, Austria, 17-23 July 2005. – Vienna: ROBIDRUCK, 2005. – P. 467.
- Kish R.** Cytogeographical support of Balkan route of plant migration and its borders in the Carpathians / R. Kish // Plant, fungal and habitats diversity investigation and conservation. – IV Balkan Botanical Congress. Abstracts. Sofia, Bulgaria, 20-26 June 2006. – Sofia, 2006. – P. 180. [English].
- Кіш Р.Я.** Каріотипічна мінливість цибулиних однодольних флори Закарпаття / Р.Я. Кіш // Матеріали міжнародної наукової конференції, присвяченої 15-річчю МНДЛ ОПЕ УжНУ (Ужгород, 11-13 вересня, 2008). – Ужгород: Ліра, 2008. – С. 75-78.
- Кіш Р.Я.** Короткий нарис історії каріосистематичних та цитогенетичних досліджень флори Українських Карпат / Р.Я. Кіш // Два сторіччя дослідження рослинного покриву Карпат. Матеріали міжнародної наукової конференції, присвяченої 130-річчю від дня народження Антонія Маргіттая (16-18 вересня 2010 р., мм. Мукачево-Берегово). – Ужгород: Карпати, 2010. – С. 98-107.

АНОТАЦІЯ

Киш Р.Я. Порівняльний аналіз каріотипів представників родин *Liliaceae* JUSS. S. L. та *Amaryllidaceae* JAUME ST.-HIL. флори Закарпаття. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.05. – ботаніка. – Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ, 2016.

Дисертація присвячена каріосистематичному дослідженню таксонів родин *Liliaceae* та *Amaryllidaceae* флори Закарпаття. Для 18 таксонів визначено хромосомні числа, описано будову каріотипів, побудовано каріо- та ідіограми та здійснено порівняння каріотипів рослин з різних місцезростань в межах ареалу кожного таксона. У каріотипах частини досліджених таксонів зафіксовано супутниковий поліморфізм, виявлено супутникові асоціації, встановлено міжпопуляційний та інтраіндивідуальний В-хромосомний поліморфізм. Досліджено структуру каріотипів *Allium montanum* і *Scilla kladnii* методом диференційного забарвлення Giemsa, визначено розмір геному *A. montanum* передгірної та високогірної рас.

На основі спорідненості цитотипів підтверджено балкано-східнокарпатські зв'язки, обґрунтовано превалюючу роль дакійського мігроелементу в постгляціальній колонізації і формуванні флорорізноманіття Східнокарпатського регіону.

Уточнено таксономію, з'ясовано питання номенклатури *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *A. ursinum* subsp. *ucrainicum*, *E. dens-canis* subsp. *niveus*, *L. vernalis* subsp. *carpathicum*, *M. transsilvanicum*, *O. kochii*, *O. umbellatum*, *S. kladnii*.

Ключові слова: *Liliaceae* s.l., *Amaryllidaceae*, хромосомні числа, каріотип, розмір геному, таксономія, номенклатура, цитогеографія, флора Закарпаття, Карпати.

АННОТАЦИЯ

Киш Р.Я. Сравнительный анализ кариотипов представителей семейств *Liliaceae* JUSS. S. L. и *Amaryllidaceae* JAUME ST.-HIL. флоры Закарпатья. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.05. – ботаника. – Институт ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины, Киев, 2016.

Диссертация посвящена кариосистематическому исследованию таксонов семейств *Liliaceae* s.l. и *Amaryllidaceae* флоры Закарпатья. Для 18 таксонов определены хромосомные числа, описано строение кариотипов, построены каріо- и идиограммы и выполнено сравнение кариотипов растений из разных местообитаний в пределах ареала каждого таксона. В кариотипах части исследованных таксонов зафиксирован спутничный полиморфизм, обнаружены спутниковые ассоциации, установлен межпопуляционный и интраиндивидуальный В-хромосомный полиморфизм. Исследована структура кариотипов *A. montanum* и *Scilla kladnii* методом дифференциальной окраски Giemsa, определен размер генома *A. montanum* предгорной и высокогорной рас.

На основе родства цитотипов подтверждены балкано-восточнокарпатские связи, обоснована превалирующая роль дакийского мигроэлемента в постгляциальной колонизации и формировании флороразнообразия Восточнокарпатского региона.

Уточнена таксономия, выяснены вопросы номенклатуры *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *A. ursinum* subsp. *ucrainicum*, *E. dens-canis* subsp. *niveus*, *L. vernum* subsp. *carpathicum*, *M. transsilvanicum*, *O. kochii*, *O. umbellatum*, *S. kladnii*.

Ключевые слова: *Liliaceae* s.l., *Amaryllidaceae*, хромосомные числа, кариотип, размер генома, таксономия, номенклатура, цитогеография, флора Закарпатья, Карпаты.

SUMMARY

Kish R. Comparative analysis of karyotypes representatives of the families *Liliaceae* JUSS. S. L. and *Amaryllidaceae* JAUME ST.-HIL. of Transcarpathia flora. – Manuscript.

Thesis for the degree of Doctor of Philosophy (Ph. D.) in Biology, speciality 03.00.05. – botany. – M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2016.

The thesis is devoted to the karyotaxonomical studies of 18 taxa of the families *Liliaceae* s.l. and *Amaryllidaceae* from the Transcarpathian flora. For the 18 taxa the chromosome numbers were identified, structures of karyotypes were described, kario- and idiograms were built, and plants karyotypes from different habitats within the area of each taxon were compared. The satellite polymorphism and satellite associations were found in the karyotypes of some of the studied taxa. Intrapopulation and intraindividual B-chromosome polymorphism was stated. The structures of *Allium montanum* and *Scilla kladnii* karyotypes were studied by Giemsa differential staining. The genome size in plants of *A. montanum* of both foothills and alpine races was identified.

On the basis of the cytotypes relationship we confirmed the Balkan-Eastcarpathians relations and corroborated the role of Dacian microelement in the postglacial colonization and formation of floristic diversity of the Eastern Carpathian region.

The taxonomy and nomenclature of *A. schoenoprasum* subsp. *alpinum*, *A. ursinum* subsp. *ucrainicum*, *E. dens-canis* subsp. *niveus*, *L. vernum* subsp. *carpathicum*, *M. transsilvanicum*, *O. kochii*, *O. umbellatum*, *S. kladnii* have been specified.

Key words: *Liliaceae* s.l., *Amaryllidaceae*, chromosome numbers, karyotype, genome size, taxonomy, cytogeography, nomenclature, Transcarpathian flora, Carpathians.

Підписано до друку 29.08.2016 р. Формат 60x90/16
Гарнітура Times New Roman. Папір офс.
Ум. друк. арк. 0,96. Тираж 150 прим. Зам. № 322.

ТзОВ “Спектраль”
88000, вул. Гагаріна, 36, м. Ужгород,
тел.: (0312) 66-08-88

Свідоцтво про внесення до Держреєстру видавців, виготівників і
розповсюджувачів видавничої продукції
Серія ЗТ №14 від 09.07.2001 р.