

ТВАРДОВСЬКА М. О. ✉, АНДРЕЄВ І. О., КУНАХ В. А.

Інститут молекулярної біології і генетики НАН України,
Україна, 03680, м. Київ, вул. Академіка Заболотного, 150
✉ maryana.tvardovska@gmail.com

З'ЯСУВАННЯ ПОХОДЖЕННЯ КАРІОТИПУ *IRIS PUMILA* L.

Мета. Метою роботи було проведення порівняльного цитогенетичного аналізу рослин *Iris pumila*, *I. attica* та *I. pseudopumila*, дослідження каріотипів цих видів, а також з'ясування походження каріотипу *I. pumila*. **Методи.** Цитогенетичний аналіз клітин кореневої меристеми, визначення хромосомного числа у метафазах мітозів, проведення анафазного аналізу. **Результати.** Встановлено хромосомні числа $2n=32$ для *I. pumila* з різних місць зростання на території України і $2n=16$ для *I. attica* та *I. pseudopumila*, що зростають на території Греції та Італії відповідно. Рослини характеризувалися міксоплоїдією, рівень якої був найнижчим для *I. pseudopumila* – 10,9 % та найвищим для *I. pumila* з усіх досліджених популяцій – 60–80 %. Анафазний аналіз виявив 2,6 % клітин із хромосомними порушеннями у клітинах корінців проростків *I. pseudopumila*. Найвищим рівень структурних перебудов хромосом був у клітинах апікальної меристеми корінців проростків *I. pumila* – 9,2 %. **Висновки.** Визначено хромосомні числа $2n=32$ для досліджених рослин *I. pumila* та $2n=16$ для рослин *I. attica* та *I. pseudopumila*. Виявлено високий рівень міксоплоїдії (60–80% міксоплоїдних рослин) та анафазних аберацій хромосом (до 9,2 %) в апікальній меристемі корінців проростків *I. pumila*. Встановлено амфідиплоїдну природу *I. pumila*, каріотип якого міг утворитися внаслідок комбінації хромосомних наборів гіпотетичних предкових видів *I. attica* та *I. pseudopumila*.

Ключові слова: *Iris pumila* L., *Iris attica* Boiss. & Heldr., *Iris pseudopumila* Tineo, хромосомне число, амфідиплоїд, міксоплоїдія.

Поліплоїдія сьогодні трактується як геномна мутація, в результаті якої основний набір хромосом збільшується у два, чотири, шість і більше разів. Залежно від ступеня подвоєння поліплоїдні таксони бувають триплоїдними ($3n$), тетраплоїдними ($4n$), пентаплоїдними ($5n$), гексаплоїдними ($6n$) і т. д. Механізм утворення поліплоїдних геномів у різних таксонів не одна-

ковий [1, 2]. Розрізняють автополіплоїдію (набір хромосом збільшується в декілька разів, спостерігається у природі досить рідко) та алополіплоїдію (набір хромосом, який сформувався внаслідок гібридизації різних таксонів) [2–4]. Ало- або амфіплоїдія веде до подвоєння кількості хромосом у міжвидових гібридів [5]. Природні гібриди часто стерильні, оскільки під час формування гамет виникає проблема з редукцією хромосом у мейозі, однак у разі подвоєння хромосомного набору утворення гамет може відбуватися нормально і гібриди стають фертильними. Вони відрізняються за морфологією від батьківських форм, і їх визнають окремими видами [6, 7].

У більшості випадків віддалені міжвидові і міжсортіві гібриди в рослин виникають там, де ареали батьківських видів стикаються або перекриваються. Наслідки такої гібридизації можуть бути різними і залежать від того, чи зберігається у гібриду той же набір хромосом, який він отримав від батьківських форм (гомоплоїдний), чи у нього відбулася кратна зміна числа хромосом (амфіплоїдний гібрид) [8].

Число хромосом у гібридів може змінюватися в наступних поколіннях, але проявляється чітка тенденція до збереження балансу генів: втрата однієї хромосоми або пари, які походять від одного батька, як правило, компенсується додаванням відповідної кількості гомологічних хромосом із другого батьківського геному [9].

Вважається, що поліплоїдія є основним механізмом адаптації та видоутворення, а також рушійною силою еволюції [10, 11]. Підраховано, що від 30 до 70 % наявних видів квіткових рослин є природними поліплоїдами.

Існують дані про те, що існувало декілька активів поліплоїдизації квіткових рослин [12]. Більшість із них пов'язані з екологічними кризами або припадають на періоди зміни геологічних епох [13]. Якщо такі припущення достовірні, то можна припускати, що алополіплоїди мали більше можливостей освоїти нові екологічні ніші, оскільки саме нащадки алополіплоїдів

змогли вижити в нових екологічних умовах [8]. Поліплоїдія має важливе адаптивне значення, про що свідчать факти зростання досить великої кількості поліплоїдних рослин в екстремальних екологічних умовах [14, 15]. Багато поліплоїдних рас є серед культурних рослин [10, 16]. Внаслідок зростання плоїдності вид підвищує свої адаптивні можливості, пристосовується до нових екологічних умов [17, 18].

Для визначення походження поліплоїдних форм, оцінки філогенетичної подібності видів рослин, а також для вивчення процесів внутрішньовидової дивергенції використовують хромосомний аналіз [19].

I. pumila є одним із видів, питання про походження якого залишається і досі відкритим. Одні вчені вважають цей вид автотетраплоїдною формою *I. attica* [20], інші – природним алотетраплоїдом, каріотип якого міг утворитися внаслідок комбінації хромосомних наборів *I. attica* та *I. pseudopumila* [21].

Метою цієї роботи було проведення цитогенетичного аналізу рослин *I. pumila*, *I. attica* та *I. pseudopumila*, порівняльне дослідження каріотипів цих видів, а також з'ясування можливого походження каріотипу *I. pumila*.

Матеріали і методи

Вихідним матеріалом слугувало насіння *I. pumila* із 4 географічно віддалених популяцій на території України (с. Придніпровське – Черкаська обл., с. Мигія, с. Дмитрівка – Миколаївська обл., м. Балаклава – АР Крим), *I. attica*, зібране на території природного парку Prespa (Греція) та *I. pseudopumila* – з природного парку Bosco e Paludi di Raussio (провінція Лечче, Італія).

Для цитогенетичного аналізу готували препарати клітин кореневої меристеми проростків довжиною 0,8–1 см, отримані з насіння в асептичних умовах. Умови стерилізації та пророщування насіння детально описані в роботі [22]. Зразки фіксували у суміші етанол: льодяна оцтова кислота у співвідношенні 3:1 протягом 1 доби. Після цього матеріал поміщали в 1 %-ий ацетоорсеїн на 3–7 днів та робили давлені препарати. Каріологічні дослідження проводили за методикою давлених препаратів [23]. Визначали число хромосом, їхні морфометричні параметри та тип, а також проводили анафазний аналіз. Аналізували лише такі метафазні пластинки, в яких можна достовірно підрахувати кількість

хромосом. Для кожної із популяцій *I. pumila* вивчали не менше 20 проростків.

У роботі використовували мікроскоп «NU-2E Carl Zeiss» із цифровим фотоапаратом «Canon 1000D». Отримані дані опрацьовували статистично [24].

Результати та обговорення

У результаті каріологічного аналізу клітин апікальної меристеми корінців проростків півників нами встановлено диплоїдні набори $2n=32$ для *I. pumila* [25] та $2n=16$ для *I. attica* та *I. pseudopumila* [26]. Типові метафазні пластинки цих видів представлені на рисунку 1.

Каріотипи *I. attica* та *I. pseudopumila* містять 8 пар хромосом розміром 7–14 мкм. Вони мають по одній парі метацентричних хромосом, а також по три пари хромосом із супутниками (рис. 2). Решта хромосом цих видів акроцентричні [26]. Аналогічні результати були отримані за каріологічного вивчення цих видів й іншими дослідниками [27]. Так, автори показали, що їхні каріотипи легко можна розрізнити, оскільки довгі хромосоми в *I. attica* – субметацентричні, а в *I. pseudopumila* – метацентричні. У таксономічному відношенні ці два види різні, хоча за зовнішнім виглядом подібні між собою. Каріотип *I. pumila* складається з 16 пар хромосом розміром 10–15 мкм [25].

Серед усіх досліджених півників найвищий рівень міксоплоїдії виявлено у зразках *I. pumila*. Модальний клас становили диплоїдні клітини. Варіабельність хромосомних чисел спостерігали як між окремими рослинами, так і в популяціях меристемних клітин індивідуальних рослин. Найвищим рівень міксоплоїдії був у *I. pumila* (с. Дмитрівка) – 80 % міксоплоїдних рослин, дещо нижчим – для проаналізованих зразків із трьох інших досліджуваних популяцій цього виду (таблиця). Поряд із диплоїдними клітинами у них траплялися клітини з гаплоїдним, а також гіпо- та гіпердиплоїдним числами хромосом [25]. Найнижчим рівень міксоплоїдії був у зразках *I. pseudopumila*, він складав 13 %.

Модальним класом в усіх проаналізованих рослинах *I. attica* та *I. pseudopumila* були диплоїдні клітини ($2n=16$). Окрім цього, в апікальній меристемі *I. attica* виявлено гаплоїдні клітини, які містили 8, анеуплоїдні клітини, які мали 10, 12 та 14 хромосом, а також знайдено клітину з 32 хромосомами, що відповідає тетраплоїдному набору цього виду. Окрім клітин із 16 хромосомами в апікальній меристемі

I. pseudopumila, анеуплоїдні клітини мали 20, 22, 24, 28 та 30 хромосом. Слід зазначити, що анеуплоїдні клітини *I. attica* містили гіподиплоїдний, тоді як *I. pseudopumila* – гіпердиплоїдний набір хромосом [26].

Анафазний аналіз показав високий рівень аберацій у клітинах апікальної меристеми коріньків проростків *I. pumila* (у деяких досліджених

популяціях він становив 9,2 %). Для *I. pseudopumila* цей показник становив 2,6 %. За цитогенетичного дослідження *I. attica* структурних перебудов хромосом нами не виявлено [25, 26]. За даними наукової літератури, рівень спонтанних анафазних аберацій хромосом в інтактних рослинах у нормі зрідка перевищує 1 % [28].

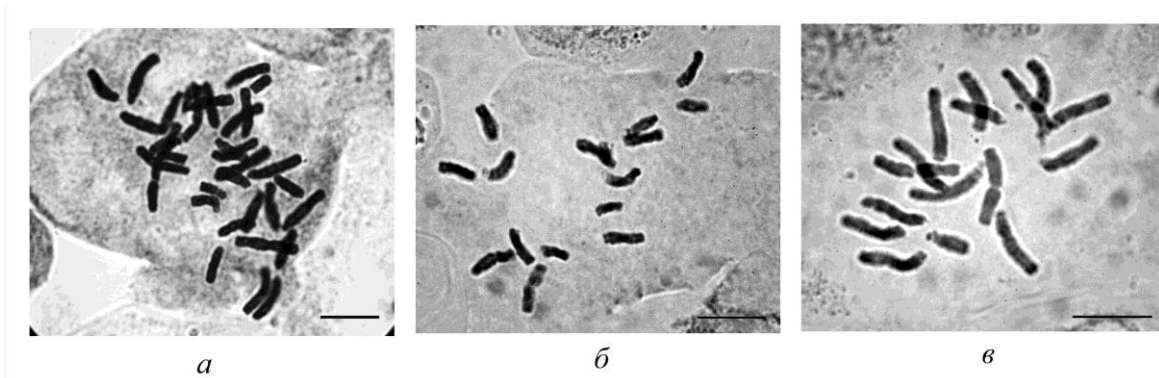


Рис. 1. Типові метафазні пластинки у клітинах апікальної меристеми трьох видів півників: а – *I. pumila* (32 хромосоми), б – *I. attica* (16 хромосом), в – *I. pseudopumila* (16 хромосом). Масштаб – 10 мкм.

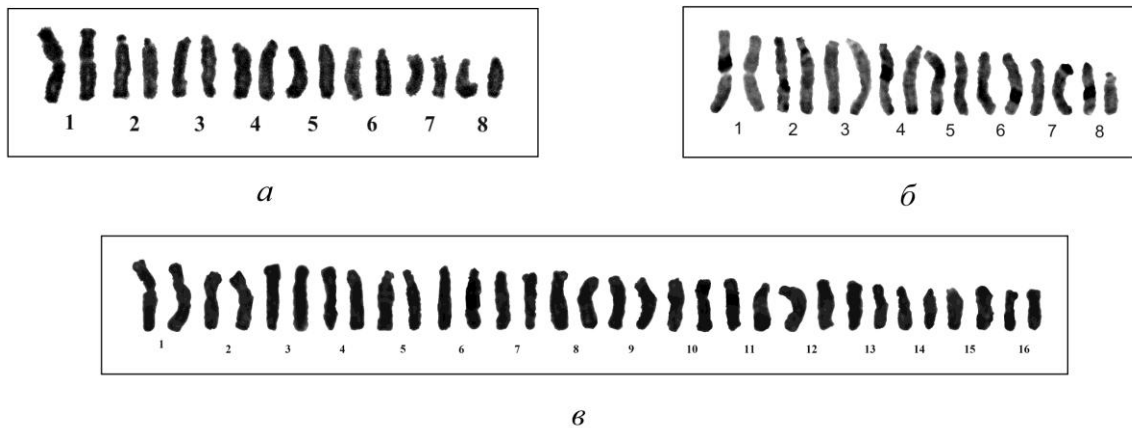


Рис. 2. Ідіограми досліджених видів півників: а – *I. attica*, б – *I. pseudopumila*, в – *I. pumila*.

Таблиця. Кількість диплоїдних і міксоплоїдних проростків досліджених видів роду *Iris* L.

Вид	Місце росту	Вивчені проростки, шт.	Проаналізовані метафази, шт.	Кількість проростків			
				диплоїдних		міксоплоїдних	
				шт.	%	шт.	%
<i>I. pumila</i>	с. Придніпровське	20	91	8	40,0±11	12	60,0±11
	с. Дмитрівка	20	278	4	20,0±8,9	16	80,0±8,9
	с. Мигія	23	113	7	30,4±9,6	16	69,6±9,6
	м. Балаклава	22	78	7	31,8±9,9	15	68,2±9,9
<i>I. attica</i>	парк Преспа, Греція	23	209	16	69,6±9,6	7	30,4±9,6
<i>I. pseudopumila</i>	парк Рауссіо, Італія	23	164	20	87,0±7	3	13,0±7

Відомо, що особини з різним числом хромосом, які спонтанно виникають у популяціях, забезпечують генетичний матеріал для виникнення нових форм, рас та навіть видів. Зміну числа хромосом (міксоплоїдія, анеуплоїдія, поліплоїдія) розглядають також як один із факторів еволюції рослин [1, 2, 4]. Відомо, що високий рівень анеуплоїдії спостерігається у видів, які розмножуються вегетативно або шляхом апоміксису [28]. Можна припустити, що високий відсоток міксоплоїдів та структурних перебудов хромосом у *I. pumila* може бути пов'язаний із гібридним походженням виду, а також з особливостями його біології та системи розмноження.

Ми підтвердили амфідиплоїдну природу *I. pumila*. Отже, цей вид є природним алотетраплоїдом, каріотип якого міг утворитися внаслідок комбінації хромосомних наборів гіпотетичних предкових видів *I. attica* та *I. pseudopumila* [20, 21].

М. Сімонет [Simonet, 1934] припускав, що каріотип *I. pumila* містить два набори хромосом диплоїда *I. attica* і вважав його автотетраплоїдною формою цього виду, однак ці два види мають різні таксономічні характеристики, тому було б нелогічним вважати *I. pumila* автотетраплоїдною формою *I. attica* [27].

Амфідиплоїдну природу встановлено і для інших півників, зокрема для *I. italica* Parl. ($2n=40$) та *I. balkana* Janka ($2n=48$) [21]. За класичною теорією Андерсона [29], *I. versicolor* L. ($2n = 108$, вид із найбільшою кількістю хромосом у роді) є алополіплоїдом *I. virginica* L. ($2n = 70$) та *I. setosa* Pall. ($2n = 38$). Згодом це припущення підтвердили й інші дослідники [30]. Результати GISH аналізу показали, що каріотип *I. verticolor* утворився внаслідок комбінації хромосомних наборів *I. virginica* та *I. setosa* [30]. У геномі *I. verticolor* виявлено

2 локуси 5S рДНК – по одному від кожного з предкових видів. Також показано, що всі 3 локуси 18-26S рДНК *I. verticolor* успадкував від *I. virginica*, оскільки подібні локуси відсутні в *I. setosa*. Це вказує на те, що виявлені зміни не є стохастичними і торкнулися здебільшого частини геному, що належала раніше *I. setosa*. В *I. verticolor* елімінація рДНК субгеному *I. setosa* не супроводжується збільшенням рДНК субгеному *I. virginica*. Можливо, в подальшому рДНК субгеному *I. setosa* зазнала транскрипційної інактивації та гетерохроматинізації в геномі *I. verticolor*, а потім була поступово втрачена [30]. Аналогічно різні генетичні та епігенетичні зміни в одному із субгеномів виявлені в алополіплоїдів *Nicotiana* [31], *Brassica* [32], *Tragopogon* [33], *Senecio* [34]. Останнім часом існує великий інтерес до алополіплоїдії через значну її роль у дивергенції багатьох видів покритонасінних [35, 36].

Висновки

У результаті проведеного цитогенетичного аналізу видів роду *Iris* встановлено хромосомні числа $2n=32$ для рослин *I. pumila* з різних місць зростання на території України, а також $2n=16$ для рослин *I. attica* та *I. pseudopumila*, що зростають на території Греції та Італії відповідно. Виявлено високий рівень міксоплоїдії (60–80 % міксоплоїдних рослин) та анафазних аберацій хромосом (до 9,2 %) в апікальній меристемі корінців проростків *I. pumila*. Припускаємо, що це може бути пов'язано з гібридним походженням цього виду, а також з особливостями його розмноження. Встановлено амфідиплоїдну природу *I. pumila*, каріотип якого міг утворитися внаслідок комбінації хромосомних наборів гіпотетичних предкових видів *I. attica* та *I. pseudopumila*.

References

1. Madlung A. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity*. 2013. Vol. 110. P. 99–104. doi: 10.1038/hdy.2012.79.
2. Alix K., Gerard P.R., Schwarzacher T., Heslop-Harrison J.S. Polyploidy and interspecific hybridization: partners for adaptation, speciation and evolution in plants. *Ann. Bot.* 2017. Vol. 120. P. 183–194. doi: 10.1093/aob/mcx079.
3. Levin D.A. The role of chromosomal change in plant evolution. New York: Oxford University Press, 2002. 230 p.
4. Otto S.P. The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*. 2007. Vol. 131. P. 452–462. doi: 10.1016/j.cell.2007.10.022.
5. Ramsey J., Schemske D.W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1998. Vol. 29. P. 467–501. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467.
6. Robertson A., Rich T.C., Allen A.M., Houston L., Roberts C., Bridle J.R., Harris S.A., Hiscock S.J. Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in *Sorbus*. *Mol. Ecol.* 2010. Vol. 19. P. 1675–1690. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04585.x.
7. Alsayied N., Fernández J.A., Schwarzacher T., Heslop-Harrison J.S. Diversity and relationships of *Crocus sativus* and its relatives analysed by inter-retroelement amplified polymorphism (IRAP). *Ann. Bot.* 2015. Vol. 116. P. 359–368. doi: 10.1093/aob/mcv103.

8. Rodionov A.V. Poliploidii i mezhydivovaia gibridizatsiia v evoliutsii tsvetkovykh rasteniy. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*. 2013. T. 17, № 4/2. P. 916–929. [in Russian] / Родионов А.В. Полиплоидия и межвидовая гибридизация в эволюции цветковых растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013. Т. 17, № 4/2. С. 916–929.
9. Xiong Z., Gaeta R.T., Pires J.C. Homoeologous shuffling and chromosome compensation maintain genome balance in resynthesized allopolyploid *Brassica napus*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2011. Vol. 108. P. 7908–7913. doi: 10.1073/pnas.1014138108.
10. Udall J.A., Wendel J.F. Polyploidy and crop improvement. *Crop Sci.* 2006. Vol. 46. P. 3–14. doi: 10.2135/cropsci2006.07.0489tpg.
11. Van de Peer Y., Mizrachi E., Marchal K. The evolutionary significance of polyploidy. *Nat. Rev. Genet.* 2017. Vol. 18. P. 411–424. doi: 10.1038/nrg.2017.26.
12. Jiao Y., Wickett N.J., Ayyampalayam S., Chanderbali A.S., Landherr L., Ralph P. E., Tomsho L.P. Hu Y., Liang H., Soltis P.S., Soltis D.E., Clifton S.W., Schlarbaum S.E., Schuster S.C., Ma H., Leebens-Mack J., de Pamphilis C.W. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature*. 2011. Vol. 473. P. 97–100. doi: 10.1038/nature09916.
13. D'Hont A., Denoeud F., Aury J.-M., Baurens F.-C., Carreel F., Garsmeur O., Noel B., Bocs S., Droc G., Rouard M. et al. The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants. *Nature*. 2012. Vol. 488. P. 213–217. doi: 10.1038/nature11241.
14. Husband B.C., Baldwin S.J., Suda J. The incidence of polyploidy in natural plant populations: major patterns and evolutionary processes. In: Leitch I.J., Greilhuber J., Dolezel J., Wendel J.F., eds. *Plant genome diversity. 2: Physical structure, behaviour and evolution of plant genomes*. Dordrecht: Springer. 2013. P. 255–276.
15. Weiss-Schneeweiss H., Emadzade K., Jang T.S., Schneeweiss G.M. Evolutionary consequences, constraints and potential of polyploidy in plants. *Cytogenet. Genome Res.* 2013. Vol. 140. P. 137–150. doi: 10.1159/000351727.
16. Salman-Minkov A., Sabath N., Mayrose I. Whole-genome duplication as a key factor in crop domestication. *Nature Plants*. 2016. Vol. 2. P. 1–4. doi: 10.1038/nplants.2016.115.
17. Ramsey J. Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 2011. Vol. 108. P. 7096–7101. doi: 10.1073/pnas.1016631108.
18. Herben T., Suda J., Klimesova J. Polyploid species rely on vegetative reproduction more than diploids: a re-examination of the old hypothesis. *Ann. Bot.* 2017. Vol. 120. P. 341–349. doi: 10.1093/aob/mcx009.
19. Badaeva E.D., Salina E.A. Struktura genoma i khromosomnyy analiz rasteniy. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*. 2013. T. 17, № 4/2. P. 1017–1042. [in Russian] / Бадаева Е.Д., Салина Е.А. Структура генома и хромосомный анализ растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013. Т. 17, № 4/2. С. 1017–1042.
20. Simonet M. Nouvelles recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris*. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 1934. Vol. 16. P. 229–383.
21. Mitra J. Karyotype analysis of bearded iris. *Bot. Gaz.* 1956. Vol. 117. P. 265–293.
22. Twardovska M.O., Kunakh V.A. *In vitro* culture initiation of *Iris pumila* L. *Plant introduction*. 2013. № 3. P. 29–33. [in Ukrainian] / Твардовська М.О., Кунах В.А. Введення в культуру *in vitro* півників низьких (*Iris pumila* L.). *Інтродукція рослин*. 2013. № 3. С. 29–33.
23. Kunakh V.A., Levenko B.A. Modifikatsiia metoda davlenykh preparatov dlia izucheniia khromosom v kletkakh kul'tury tkanej rasteniy. *Cytol. Genet. (Tsitologiya i genetika)*. 1975. T. 9, № 1. P. 56–60. [in Russian] / Кунах В.А., Левенко Б.А. Модифікація метода давлених препаратів для вивчення хромосом в клітках культури тканин рослин. *Цитологія і генетика*. 1975. Т. 9, № 1. С. 56–60.
24. Plokhinskij N.A. Biometriia: uchebnoe posobie. Izdanie 2-e. Moskva: Izd-vo MGU, 1970. 367 p. [in Russian] / Плехинский Н.А. Биометрия. Издание 2-е. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
25. Twardovska M.O., Andreev I.O., Kunakh V.A. Intraspecific chromosomal polymorphism of *Iris pumila* L. from the territory of Ukraine. *Cytol. Genet.* 2015. Vol. 49, № 5. P. 322–327. doi: 10.3103/S0095452715050096.
26. Twardovska M.O., Andreev I.O., Kunakh V.A. Introduction into *in vitro* culture and cytogenetic analysis of *Iris attica* Boiss. & Heldr. and *Iris pseudopumila* Tineo plants. *Visn. ukr. genet. sel.* 2018. T. 16, № 2. P. 203–211. [In Ukrainian] / Твардовська М.О., Андреев І.О., Кунах В.А. Введення в культуру *in vitro* та цитогенетичний аналіз рослин *Iris attica* Boiss. & Heldr. та *Iris pseudopumila* Tineo. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. Т. 16, № 2. С. 203–211.
27. Randolph L.F., Mitra J. Karyotypes of *Iris pumila* and related species. *Am. J. Bot.* 1959. Vol. 46, № 2. P. 93–102. doi: 10.2307/2439464.
28. Kunakh V.A. Biotechnology of medicinal plants. Genetic, physiological and biochemical basis. Kyiv: Logos, 2005. 724 p. [in Ukrainian] / Кунах В.А. Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. К.: Логос, 2005. 724 с.
29. Anderson E. The species problem in *Iris*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1936. Vol. 23. P. 457–509.
30. Lim K.Y., Matyasek R., Kovarik A., Leitch A. Parental Origin and Genome Evolution in the allopolyploid *Iris versicolor*. *Ann. Bot.* 2007. Vol. 100. P. 219–224. doi: 10.1093/aob/mcm116.
31. Skalicka K., Lim K.Y., Matyasek R., Matzke M., Leitch A.R., Kovarik A. Preferential elimination of repeated DNA sequences from the paternal, *Nicotiana tomentosiformis* genome donor of a synthetic allotetraploid tobacco. *New Phytologist*. 2005. Vol. 166. P. 291–303. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01297.x.
32. Hasterok R., Wolny E., Kulak S., Zdziechiewicz A., Maluszynska J., Heneen W.K. Molecular cytogenetic analysis of *Brassica rapa*-*Brassica oleracea* var. *alboglabra* monosomic addition lines. *Theor. Appl. Genet.* 2005. Vol. 111. P. 196–205. doi: 10.1007/s00122-005-1942-7.
33. Soltis D.E., Soltis P.S., Pires J.C., Kovarik A., Tate J.A., Mavrodiev E. Recent and recurrent polyploidy in *Tragopogon* (Asteraceae): cytogenetic, genomic, genomic and genetic comparisons. *Biol. J. Linn. Soc.* 2004. Vol. 82. P. 485–501.
34. Abbott R.J., Lowe A.J. Origins, establishment and evolution of two new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *S. eboracensis* in the British Isles. *Biol. J. Linn. Soc.* 2004. Vol. 82. P. 467–474. doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00333.x.

35. Soltis D.E., Soltis P.S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends Ecol. Evol.* 1999. Vol. 14. P. 348–352.
36. Wendel J.F. Genome evolution in polyploids. *Plant Mol. Biol.* 2000. Vol. 42. P. 225–249. doi: 10.1007/978-94-011-4221-2_12.

TWARDOVSKA M. O., ANDREEV I. O., KUNAKH V. A.

*Institute of molecular biology and genetics of NAS of Ukraine,
Ukraine, 03143, Kyiv, Akademik Zabolotny str., 150*

IDENTIFICATION OF PUTATIVE ORIGIN OF *IRIS PUMILA* L. KARYOTYPE

Aim. The study was aimed at cytogenetic analysis of *Iris pumila*, *I. attica*, and *I. pseudopumila*, comparative study of the karyotypes of these species, as well as identification of putative origin of *I. pumila* karyotype. **Methods.** Cytogenetic analysis of root apical meristem, determination of chromosome number in mitotic metaphase plates, anaphase analysis.

Results. The chromosome numbers observed were $2n=32$ for *I. pumila* plants from different localities in Ukraine and $2n=16$ for *I. attica* and *I. pseudopumila* plants from Greece and Italy, respectively. Some of the plants were mixoploids, the smallest proportion of mixoploids was in *I. pseudopumila* (10.9%) and the largest in *I. pumila* from all studied populations (60–80%). Anaphase analysis showed the presence of chromosomal aberrations in 2.6% of cells in roots of *I. pseudopumila* seedlings. The highest level of structural chromosomal aberrations (9.2%) was found in root apical meristem cells of *I. pumila* seedlings. **Conclusions.** The chromosome number was established as $2n=32$ for *I. pumila* plants and $2n=16$ for *I. attica* and *I. pseudopumila* plants. The high level of mixoploidy (60–80% of mixoploid plants) and anaphase chromosomal aberrations (up to 9.2%) was found in apical meristem of *I. pumila* seedlings. The amphidiploid nature of *I. pumila* was established; the karyotype of the species could be formed as a result of a combination of chromosome sets from hypothetical ancestral species *I. attica* and *I. pseudopumila*.

Keywords: *Iris pumila* L., *Iris attica* Boiss. & Heldr., *Iris pseudopumila* Tineo, chromosome number, amphidiploid, mixoploidy.