

Труды по прикл. бот., ген. и селекции. Т. 162, С-П. 2006, с. 108-113.

УДК 575.3: 633.13

Доктор б. наук
Лоскутов И.Г.,
кандидат б. наук
Абрамова Л.И.

Морфологическое и кариологическое изучение дикорастущих видов
рода *Avena* L.

Изучение системы видов всеми современными методами, связанными с географическим и физиологическим обособлением, а так же с различиями по числу и по индивидуальной структуре хромосом позволяет точно установить градации соподчинения внутри сложной таксономической системы, уточнить границы между ее отдельными комплексами (Вавилов, 1965). Такой сложной полиморфной системой являются виды рода *Avena* L. Обширный ареал видов овса охватывает весь зерновой пояс Земного шара, распространившись от пустынь до полярных районов земледелия, что способствует формированию широкого внутрородового разнообразия признаков, всего полиплоидного ряда видов (Vaun, 1977).

Сравнительное изучение морфологического разнообразия видов овса в таксономическом отношении вызвано широким практическим интересом к использованию этих видов в селекционном процессе (Frey, 1991). На ряду с этим проведение кариологических исследований культурных растений и их диких сородичей часто подтверждает их систематическое положение на внутри- и межвидовом уровнях, что позволяет перейти к геномной характеристике селекционного материала и сопоставлению его с кариологическими описаниями.

В связи с этим целью данной работы было проведение изучения широкого морфологического разнообразия и кариологического исследования видов овса, а также попытка связать выявленные контрастные морфологические признаки и кариологические характеристики с определенными геномами, для уточнения таксономического положения изученных видов рода *Avena* L.

Морфологическое изучение проводилось на Павловской оп. ст. ВИР в полевых условиях на основе Классификатору рода *Avena* L. (1984). Были оценены следующие показатели: форма куста, опушение листовой пластинки, стебля и междоузлий, положение флагового листа после выметывания, толщина, положение и число стеблей, структура, форма и длина метелки, характер верхней части нижней цветочной чешуи, соотношение длины колосовых чешуй, а так же высота растений, продолжительность вегетационного периода, продуктивность, устойчивость к заболеваниям и другие.

Современное состояние кариологических исследований позволяет провести идентификацию всех или почти всех хромосом кариотипа, что дает возможность судить о межвидовых, внутривидовых и геномных различиях на хромосомном уровне. При изучении кариотипов видов овса основное внимание уделялось выявлению хромосом, которые могли бы служить маркерами для разных таксономических уровней.

Исследование проводилось на митотических хромосомах из корешков проростков по стандартной методике кариологических исследований с использованием морфологических параметров хромосом по длине и хромосомному индексу. Составлена характеристика каждой пары хромосом, группи-

ровка пар по общим признакам и выявлены различия кариотипов (Абрамова и др., 1982, 1983).

Рассматривая филогенетическую схему всего рода *Avena* L., можно видеть, что в подсекции *Aristulatae* Malz., куда входят виды, у которых нижняя цветочная чешуя на верхушке имеет две тонкие ости разной длины, наиболее древними формами являются диплоидные виды средиземноморского происхождения - *A.clauda* Dur. и *A.pilosa* M.B. (геном Ср). Эти виды имеют очень неравные колосовые чешуи; по характеру нижней колосовой чешуи, а также по экологическим особенностям и целому ряду других признаков, они из всех видов секции настоящих овсов ближе всего стоят к секции *Avenastrum* Koch, в которую входят многолетние перекрестноопыляемые овсяноподобные травы. Диплоидные виды *A.longiglumis* Dur. (геном Al), *A.bruhnsiana* Dur. и *A.ventricosa* Bal. (геном Cv) имеют менее неравные колосковые чешуи и отличаются, главным образом, очень удлиненным каллусом, что увязывается с экологическими особенностями этих видов, обитающих на более уплотненных субстратах. По мнению А.И.Мальцева (1930) все вышеперечисленные диплоидные виды отличаются бедностью разнообразия форм и имеют наиболее ограниченные ареалы распространения. Они не дают культурных форм и даже в качестве сорно-полевых растений, на возделываемых почвах, обычно не встречаются.

Изучение кариотипов диплоидных видов *A.clauda*, *A.pilosa* и *A.bruhnsiana* подтвердило, что эти виды относятся к геному С, основным кариологическим признаком, которого можно считать наличие в кариотипе двух пар средних резко неравноплечих хромосом (Абрамова, 1987). Кариотипы этих видов четко различаются между собой и по типам хромосом. При сравнении формул кариотипов обнаруживается, что в набор хромосом

A.bruhnsiana входит большее число пар резко неравноплечих хромосом, включая спутничные, что подтверждает данные Rajhathy и др. (1974). На основании этого кариотип *A.bruhnsiana* по сравнению с кариотипом *A.pilosa* можно считать более асимметричным.

Формула кариотипа *A.pilosa*:
 $K=2n=14=2(3Ms+2Ma+1Ms5t10+1Ms5t20)$.

Формула кариотипа *A.bruhnsiana*: $K=2n=14=2(5Ma+1Ms5t20+1Ma5t20)$, где Ms - средние неравноплечие хромосомы, Ma - средние резко равноплечие хромосомы, Ms5t10, Ms5t20, Ma5t20 - спутничные хромосомы с разным типом спутников.

Выявленные нами отличия у исследованных видов подтверждают общее правило, выведенное для кариотипов диплоидных видов (Thomas, 1992), заключающееся в том, что различия хромосомной морфологии у диплоидов, в основном, заключены в положении центромера и вторичных перетяжек. В то же время по мнению G.L Stebbins (1971), все эти виды с асимметричным кариотипом не являются примитивными в полном смысле этого слова, а лишь только архаичными, то есть более медленно проходящими эволюционный процесс по так называемому брадательному типу.

Существование структурных различий у видов с А и С геномами позволило разделить основные геномы А и С на более мелкие варианты (Rajhathy et al., 1959; Rajhathy, 1961; Fominaya et al., 1988).

Другие диплоидные виды *A.prostrata* Ladiz. (геном Ap) и *A.damascena* Raj.et Baum (геном Ad), имеющие почти равные колосковые чешуи и нижнюю цветочную чешую на верхушке с двумя остями. Эти виды не обладают большим разнообразием форм, существенными морфологическими различиями.

ями и обширным ареалом (особенно последний). Они имеют другую структуру кариотипа, подобную *A. longiglumis*, которая представлена четырьмя парами средних равноплечих хромосом, что дает право считать такие кариотипы более симметричными, и следовательно более примитивными (Rajhathy et al., 1974, Абрамова, 1987). В то же время кариотип *A. prostrata* менее симметричен по сравнению с кариотипами *A. damascena* и *A. longiglumis*, так как имеет одну пару резко неравноплечих хромосом, и может являться переходной формой к видам с асимметричным кариотипом с геномом As (Rajhathy et al., 1972).

Виды, имеющие геном As – *A. wiestii* Steud., *A. hirtula* Lag., *A. atlantica* Baum, относящиеся к подсекции *Aristulatae*, отличаются более широким ареалом распространения, особенно первые два из них, большим разнообразием форм и наличием культурных форм вида – *A. strigosa* Schreb. Кариологическое изучение подтвердило, что этот асимметричный кариотип характеризуется наличием двух пар средних равноплечих и двух пар средних неравноплечих хромосом (Авдулов, 1931).

Эндемичный диплоидный вид *A. canariensis* Baum (геном As), произрастающий, как видно из названия, на Канарских о-вах (Испания), не отличался большим разнообразием морфологических признаков. В то же время этот вид имеет нижнюю цветочную чешую на верхушке с двумя зубцами и типично яровой тип развития, что отличает его ультра скороспелостью при созревании зерновок. При изучении кариологии этого вида было установлено, что он имеет симметричный кариотип характерный для генома A и содержит: две пары спутничных хромосом, которые различаются размером спутников. По своему типу спутничные хромосомы характерны для хромосом этого типа и встречаются у всех видов с геномом A. Две пары средних

хромосом почти равноплечие и две пары хромосом неравноплечие. Самая короткая пара хромосом неравноплечая. Кариотип этого вида может быть представлен формулой: $2n=14=2(1Mt1m+1Mt2m+2Mm+2Msm+1Mst)$

По морфологическому типу хромосом кариотип этого вида ближе к кариотипам *A.hirtula* и *A.strigosa*, т.к. эти виды обладают общим типом короткой неравноплечей хромосомы.

Тетраплоидные виды среди прочих морфологических признаков, в зависимости от четких различий по типу верхней части нижней цветочной чешуи, обладали кариотипами различной степени симметричности. Наиболее важной с практической точки зрения характеристикой этих видов является устойчивость к болезням.

Вид *A.barbata* Pott, имеющий нижнюю цветочную чешую на верхушке с двумя тонкими остями, отличался наибольшим разнообразием форм и самым широким ареалом среди тетраплоидных видов. Изучение же морфологии хромосом этого вида показало, что его кариотип относительно симметричен и содержит 10 пар хромосом близких к равноплечим и только две пары из всего набора можно было отнести к резко неравноплечим хромосомам. Две пары хромосом имели спутники, различающиеся своими размерами. Установлено, что подобный кариотип характерен для видов, имеющих геном АВ – *A.vaviloviana* Mordv. и *A.abysinica* Hoch.

Виды *A.magna* Murr.et Terr. и *A.murphyi* Ladiz. (геном АС) имели нижнюю цветочную чешую на верхушке с двумя зубцами. Для этих видов характерно наличие небольшого разнообразия форм и ограниченный ареал распространения, что отличает их от предыдущей группы. Изучение кариологии показало, что они имеют относительно симметричный кариотип, который

представлен: четырьмя парами спутничных хромосом – одной парой хромосом с микроспутниками и тремя парами с макроспутниками, тремя парами средних резко неравноплечих хромосом, тремя парами средних равноплечих хромосом, двумя парами коротких неравноплечих хромосом и двумя парами средних неравноплечих хромосом.

Кариотип этого вида может быть представлен формулой:
 $2n=28=2(1Mt1m+3Mt2m+2Msm+3Mm+3Mst+2Ssm)$.

Процент резко неравноплечих хромосом, которыми характеризуется геном С, в этом кариотипе небольшой.

Тетраплоидный многолетний вид *A. macrostachya* Val., относящийся к секции *Avenastrum* Koch имел неравные по длине колосковые чешуи и нижнюю цветочную чешую на верхушке с двумя остями, в то же время он характеризовался большим однообразием форм и узкоэндемичным ареалом, расположенным в горах Атласа (Алжир).

По данным кариологических исследований этот автополиплоидный вид имел $2n=28$, симметричный кариотип с преобладанием равноплечих хромосом, слабо различающихся размерами, представляющих по длине постепенно убывающий ряд. Кариотип состоит из пары более длинных неравноплечих хромосом со спутниками, 10 пар средних почти равноплечих хромосом и трех пар средних неравноплечих хромосом. Хотя хромосомы слабо различались по длине, можно выделить пару более длинных хромосом со спутниками и одну пару самых коротких и наиболее неравноплечих хромосом в группе неравноплечих хромосом. В результате формула кариотипа имела следующий вид: $K=2n=28=2(I Mms + 10 Mm + 3Msm)$. Наличие симметричного кариотипа не характерно для диплоидных видов с геномом С, этот признак

сближает *A. macrostachya* скорее с видами овса с геномом А (Абрамова, 1987). Наличие строго симметричного кариотипа по мнению Г.А.Левитского (1931) говорит о примитивности видов данной группы, что подтверждается более примитивными физиологическими признаками, такими как многолетний тип развития и перекрестное опыление. С другой стороны, изучение структуры хромосом с помощью С-бэндинга и методов дифференциального окрашивания нуклеотид-специфичными флуорохромами показало наличие крупных блоков С-гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом, что указывает на родство *A. macrostachya* с С геномными видами (Родионов и др., 2005).

Гексаплоидные виды (геном АСD), обладая наибольшим морфологическим разнообразием по габитусу растений и самым широким ареалом распространения, не имели различий по строению верхушки нижней цветочной чешуи, которая оканчивалась двумя зубцами, и структура кариотипа этих видов была одинакова. Виды этой группы (*A. sterilis* L., *A. ludoviciana* Dur., *A. fatua* L., *A. occidentalis* Dur., *A. sativa* L. и *A. byzantina* Koch) содержат 42 хромосомы в соматических клетках. Морфологически хромосомы типичны для всех гексаплоидных видов (Rajhathy et al, 1959; Rajhathy, 1963). Кариотип гексаплоидных видов включает геном А, состоящий из двух пар спутничных хромосом: одной - неравноплечей с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1), одной – резко неравноплечей с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы; двух - равноплечих с длинными и короткими хромосомами; двух - неравноплечих с длинными и короткими хромосомами и единственной парой – резко неравноплечих хромосом, и геномы CD, объединяющие одну пару резко неравноплечих спут-

ничных хромосом с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы; две пары - равноплечих хромосом меньшего размера, чем две предыдущие аналогичные пары; пять пар неравноплечих, две из которых длинные, две - короче и последняя - самая короткая; и шесть пар резко неравноплечих, одна из которых самая длинная равная предыдущей аналогичной паре, четыре - короче и последняя самая короткая во всем роде.

У всех изученных видов межвидовой полиморфизм затрагивает пару самых коротких резко неравноплечих или равноплечих хромосом набора или пару спутничных неравноплечих, различающихся по соотношению размеров спутника и плеча, к которому он прикреплен.

Все полиплоидные виды (кроме *A. macrostachya*), содержащие набор геномов, характеризовались разнообразием числа спутничных хромосом разных типов и отсутствием кратности числа одинаковых пар хромосом в наборах, что может свидетельствовать в пользу их аллополиплоидного происхождения.

Проведение морфологических и кариологических исследований видов овса служит для уточнения эволюционного процесса этих таксонов. Полученные результаты выявили внутри рода тип кариологической изменчивости, который прослеживает связь по ряду важных морфолого-таксономических признаков. Выявленные морфологические и кариологические признаки, характеризующие, как отдельные виды, так и геномы, позволяют с большей степенью достоверности уточнить положение видов в системе рода *Avena* L.

Структура кариотипов видов рода *Avena* L.

Вид	Геном	Типы хромосом					
		Ms ^{t1}	Ms ^{t2}	Ma ^{t2}	Mm	Ms	Ma
<i>A.bruhnsiana</i> Grun.	Cv	-	-	1	-	1	5
<i>A.ventricosa</i> Bal.	Cv	-	-	1	-	-	6
<i>A.clauda</i> Dur.	Cp	1	-	1	-	-	5
<i>A.pilosa</i> M.B.	Cp	1	-	1	-	-	5
<i>A.prostrata</i> Ladiz.	Ap	1	-	1	3	1	1
<i>A.damascena</i> Raj.et Baum	Ad	1	-	1	4	1	-
<i>A.longiglumis</i> Dur.	Al	1	-	1	4	1	-
<i>A.canariensis</i> Baum	Ac	1	-	1	4	1	-
<i>A.wiestii</i> Steud.	As	1	-	1	2	2	1
<i>A.barbata</i> Pott.	AB	1	-	1	4	6	2
<i>A.agadiriana</i> Baum et Fed.	AB?	-	-	2	2	7	3
<i>A.magna</i> Mur.et Terr.	AC	1	1	1	4	2	5
<i>A.murphyi</i> Ladiz.	AC	1	-	1	4	6	2
<i>A.insularis</i> Ladiz.	CD??	1	-	1	4	7	1
<i>A.macrostachya</i> Bal.	CC??	-	2	-	10	-	2
<i>Все гексаплоиды</i>	ACD	1	-	2	4	7	7

Литература.

1. Абрамова Л.И. Кариотипические характеристики видов овса (*Avena L.*) с разными геномами. Науч.-техн. бюл. ВИР. 1987. вып.170, 51-55.
2. Абрамова Л.И., Ковалева О.Н. Метод дифференцированного окрашивания в применении к хромосомам овса и ячменя. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции ВНИИР, 1983. 74, 3-6.
3. Абрамова Л.И., Орлова И.Н. Цитологическая и цитоэмбриологическая техника (для исследования культурных растений). Методические указания. Л. ВИР. 1982, 118 с.
4. Авдулов Н.П. Кариосистематическое исследование семейства злаков. Прил. к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции., 1931, N 44, 1.
5. Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. Избранные труды. т.5. 1965. с.233-252.
6. Левицкий Г.А. Цитология растений. Избранные труды. М., Наука, 1976, 350с.
7. Мальцев А.И. Овсяги и овсы *sectio Euavena Griseb.* Приложение 38-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1930, 522 с.
8. Международный классификатор СЭВ рода *Avena L.*- Л., 1984.
9. Родионов А.В., Тюпа Н.Б., Ким Е.С., Мачс Э.М., Лоскутов И.Г. Геномная конституция автотетраплоидного овса *Avena macrostachya*, выявленная путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсягов на ранних этапах дивергенции видов рода *Avena*. Генетика, 2005, т. 41, № 1, 1-11.

10. Baum B.R. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (Poaceae). Canada, monogr. 14., 1977, 463pp.
11. Fominaya A., Vega C., Ferrer E. Giemsa C-banded karyotypes of *Avena* species. *Genome.*, 1988, 30, 5, 627-632.
12. Frey K.J. Genetic resources of oats. In: Use of plant introductions in cultivar development. Part 1, 1991, CSSA Special publ. N.17, 15-24.
13. Rajhathy T. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena*. *Can. J. Gen. Cytol.*, 1961, v.3, 4, 372-377.
14. Rajhathy T., Baum B.R. *Avena damascena*: a new diploid oat species. *Can. J. Genet. Cytol.*, 1972, 14, 3, 645-654.
15. Rajhathy T., Morrison J.W. Chromosome morphology in the genus *Avena*. *Can. J. Bot.*, 1959, v.37, 3, 331-337.
16. Rajhathy T., Thomas H. Cytogenetics of oats (*Avena* L.). *Misc. Publ. Genetics Soc. Canada*. N2. 1974, pp 5-90.
17. Stebbins G.L. Chromosomal evolution in higher plants, 1971. London. 216 p.
18. Thomas H. Cytogenetics of *Avena*. In: *Oat Science and Technology*. Ed. by H.G. Marshall and M.E. Sorrels. *Agronomy No.33*, USA, 1992, 473-507.