

А. Г. ГУКАСЯН

К ВОПРОСУ ПОЛИПЛОИДИИ В СЕМЕЙСТВЕ ЗЛАКОВ (*POACEAE*) ФЛОРЫ АРМЕНИИ

В статье, на основе многолетних кариологических исследований, сделана попытка проанализировать вопросы полиплоидии в семействе злаков (*Poaceae*) флоры Армении. Несмотря на то, что семейство *Poaceae* характеризуется высоким уровнем пloidности (38х, 20х, 18х и т. д.), у кариологически изученных видов злаков флоры Армении зарегистрированы лишь тетра- и гексаплоидные циторасы. Среди полиплоидов преобладают тетраплоидные циторасы.

Poaceae, число хромосом, полиплоид, цитора

Նուկայան Ա.Գ. Պոլիպլոիդությունը Հայաստանի ֆլորայի հացազգիների (*Poaceae*) ընտանիքում: Հոդվածում բազմամյա հետազոտությունների հիման վրա փորձ է արվել կատարել Հայաստանի ֆլորայի հացազգիների ընտանիքում առկա պոլիպլոիդության վերլուծություն: Ընդհանրապես, հայտնի է, որ հացազգիների (*Poaceae*) ընտանիքում առկա է պոլիպլոիդային բարձր մակարդակ՝ (38x, 20x, 18xx այլն), սակայն կարիոլոգիայի ուսումնասիրված Հայաստանի ֆլորայի հացազգիների տեսակների մոտ հայտնաբերվել է միայն տետրա- և հեքսապլոիդ ցիտոռասաներ, որոնց շարքում գերակշռում են տետրապլոիդ ցիտոռասաները:

Poaceae, քրոմոսոմային քվեր, պոլիպլոիդ, ցիտոռասան

Ghukasyan A. G. On the polyploidy in the family *Poaceae* of Armenian flora. In the paper is done an attempt to analyze the problems of polyploidy in *Poaceae* family, based on years of karyological researches. Despite the fact that the family *Poaceae* is characterized by high levels of ploidy (38x, 20x, 18x, etc.) the karyological study of grasses in Armenia registered only tetraploid and hexaploid cytoraces. Among the polyploids predominate tetraploid cytoraces.

Poaceae, chromosome numbers, polyploid, cytorace

В растительном мире значительна роль полиплоидии, т. е. кратного увеличения числа геномов. В настоящее время полиплоидия широко признана в качестве одного из способов образования новых видов у высших растений. Возрастание уровня пloidности, образование полиплоидных рядов — это сложный процесс, сопровождающийся генотипической перестройкой, происходящей во многих случаях при расселении в новые, не свойственные растениям условия местообитания. Широкое распространение повсеместно ди- и полиплоидов в царстве растений и очень большая редкость редукции уровня пloidности (т. е. возврат к диплоидному уровню) приводит к выводу, что процесс эволюции сосудистых растений шел от диплоидов к полиплоидам, и лишь в экстремально редких случаях диплоиды могли образоваться из полиплоидов (Raven, 1975). С. Stace (2000) высказывает предположение, что группы растений, состоящие только из полиплоидов могут рассматриваться как приближенные к конечной точке эволюции.

Согласно сводке Р. Goldblatt (1980), полиплоидия у однодольных в целом составляет 55-68% и наиболее часто встречается у представителей семейств *Cyperaceae* (55%) и *Poaceae* (77%), а среди остальных семейств однодольных частота полиплоидии составляет всего 19%. *Poaceae* является единственным большим семейством среди покрытосеменных, в котором преобладает процент полиплоидов. Лишь некоторые роды в семействе состоят преимущественно из диплоидов, такие как, например, род *Melica* L., насчитывающий около 60 видов, представленных в основном диплоидами. Для этого рода указывается лишь 14% полиплоидных видов (J. Hunziker & G. Stebbins, 1986). В остальных больших родах семейства злаков полиплоиды встречаются довольно часто. Так в роде *Eragrostis* N. M. Wolf — 300 видов, число полиплоидов составляет 69%, *Festuca* L. — 150, полиплоидов — 69%, *Panicum* L. — 500, число полиплоидов составляет 43%, *Paspalum* L. — 200, полиплоидов — 86%, *Stipa* L. — 250, полиплоидов — 91% (Hunziker, Stebbins, 1986). Наивысшего уровня пloidности в семействе достиг 38-пloidный вид *Poa litorosa* Cheeseman (38x, 2n=263-265), затем 20-пloidные виды родов *Calamagrostis* Adans. и *Danthonia* DC., а также 18-пloidные виды родов *Alopecurus* L., *Bothriochloa* O. Kuntze, *Helictotrichon* Bess. и *Saccharum* L. Следует отметить, что эти виды с высоким уровнем пloidности принадлежат к четырем разным трибам, что указывает на широкое распространение полиплоидии в семействе злаков вообще.

Семейство *Poaceae* во флоре Армении представлено 335 видами, из которых кариологически изучено около 200 видов (Назарова, Гукасян, 2004; Гукасян, 2003, 2004а, 2004б, 2008, 2009, 2010, 2011). Несмотря на то, что *Poaceae* характеризуется высоким уровнем пloidности (38х, 20х, 18х и т. д.), у кариологически изученных видов злаков флоры Армении зарегистрированы лишь тетра- и гексаплоидные циторасы (табл. 1), с преобладанием тетраплоидных циторас (Гукасян, 2003, 2004а). Очевидно, это те оптимальные уровни пloidности, которые в данных условиях способствуют дальнейшим генотипическим преобразованиям.

Среди изученных однолетников преобладают виды с диплоидными циторасами, тогда как среди многолетников больше полиплоидных видов. Например, триба *Bromeae* во флоре Армении представлена однолетними, в основном диплоидными видами родов *Bromus* L., *Anisantha* L., *Boissiera* Hochst. ex Steud., имеющими более дифференцированные кариотипы, чем у многолетних, большей частью полиплоидных видов рода *Bromopsis* Fourg., что указывает на их разную эволюционную стратегию (Гукасян, 2008). Лишь у однолетнего вида *Bromus pseudodanthoniae* Drob., который имеет гибридогенное происхождение от диплоидных видов *B. danthoniae* Trin. и *B. scoparius* L. (Цвелев, 1976), выявлена тетраплоидная цитора 2n=28.

Таблица 1.

Известные основные числа хромосом (х) и полиплоидные ряды у злаков флоры Армении

х	2	5	6	7	9	10	11	12	13
2х	4	10	12	14	18	20		24	26
3х						30			
4х	8	20	24	28	36	40	44		
5х				35					
6х	12	30		42	54	60			

Виды родов *Triticum* L., *Arrhenaterum* Beauv., *Bromopsis* Fourg., *Festuca* L., *Vulpia* C. C. Gmel. и др., имеющие соматическое число хромосом 2n=14, 28, 42, с основным числом х = 7, входят в группу полиплоидов с многократным увеличением первоначального основного числа. Среди представителей видов рода *Vulpia* во флоре Армении (*V. hirtiglumis* Boiss. & Hausskn. 2n = 28; *V. myuros* (L.) C. C. Gmel. 2n = 42; *V. persica* (Boiss. & Buhse.) V. Kresz. & Bobr. 2n = 42) доминируют тетра- и гексаплоидные циторасы (4х, 6х) 2n = 28, 42 (Гукасян, 2009).

Другая группа полиплоидов включает анеуплоидные серии, которые большей частью являются основой для аллоплоидов с разными основными числами. Например, виды рода *Poa* L.: *P. alpina* L. 2n=33, 34, 35; *P. bulbosa* L. 2n=14, 28, 36; *P. pratensis* L. 2n=36 (Назарова, Гукасян, 2004). Эти числа могли быть образованы при разных комбинациях основных чисел х=5, 6, 7.

Следует отметить, что в эволюции злаков большое значение имеет гибридизация. Согласно Н. Н. Цвелеву (1987), не менее 2/3 современных видов злаков имеют гибридное происхождение, как и очень многие роды, в том числе и такие широко известные, как *Calamagrostis* Adans. и *Stipa* L. Стабилизация гибридов у злаков очень часто происходит путем амфиплоидии — удвоения числа хромосом. Поэтому гибридогенные виды, в результате неоднократных гибридизаций обычно имеющие высокие хромосомные числа, обладают большим количеством избыточной информации, которая, в частности, проявляется в их значительной изменчивости. Так, например, гексаплоидные виды *Elytrigia repens* (L.) Nevski (2n=42) и *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. (2n=42) отличаются необычайно широкой амплитудой изменчивости (Гукасян, 2003).

Пониженная фертильность гибридогенных видов очень часто компенсируется переходом к вегетативному размножению, например, образованием длинных ползучих корневищ, что особенно хорошо выражено у такого древ-

него и несомненно гибридного злака, как *Phragmites australis* L., почти потерявшего способность к генеративному размножению. Переход к апомиксису и вивипарии в семействе злаков также является способом стабилизации гибридов. Апомиктические и вивипарные виды оказываются как бы преадаптированными к суровым климатическим условиям, при которых перекрестное опыление затруднено и не каждый год может осуществляться. (Цвелев, 1987). Именно поэтому вивипарные злаки обычно приурочены к Арктике или высокогорьям, а также к аридным районам, как например гексаплоидный вид *Poa bulbosa* L. ssp. *vivipara* (Koel.) Arcang. $2n=42$ (Гукасян, 2010).

При гибридизации многолетних видов гибриды нередко бывают стерильными при первом цветении, но в последующие годы они могут восстанавливать фертильность. Гибридные однолетники лишены этой возможности, поэтому процент диплоидных видов, особенно первичных гибридов с $2n=14$ у однолетних злаков значительно выше, чем у многолетних, где гибридизация и последующая стабилизация гибридов путем амфиплоидии идут значительно успешнее. Таким образом, все высокоспециализированные в отношении жизненной формы средиземноморские однолетники-эфемеры очень часто сохраняют первичные, диплоидные хромосомные числа и в этом отношении оказываются менее специализированными, чем родственные им многолетники-полиплоиды (Цвелев, 1987).

Для некоторых исследованных видов характерны геномные преобразования на видовом уровне, при этом следует различать внутривидовое варьирование хромосомных чисел: межпопуляционное и внутривидовое. Гораздо чаще во флоре Армении наблюдается внутривидовая изменчивость хромосомных чисел, что свидетельствует об имеющих место значительных формообразовательных процессах. Анеуплоидный внутривидовый хромосомный полиморфизм выявлен у *Nardus stricta* L. $2n=24, 25, 26$; *Poa alpina* L. $2n=33, 34, 35$; *P. bulbosa* L. $2n=14, 28, 36$; *P. pratensis* L. $2n=36$ (Назарова, Гукасян, 2004; Гукасян, 2010).

Виды рода *Millium* L. также представляют большой интерес в кариологическом отношении, поскольку имеют различные основные числа хромосом ($x=4, 5, 7, 9, 11$). Эти числа позволяют предположить, что эволюция внутри данного рода связана с процессами как анеуплоидии, так и гибридизации, сопровождающейся возникновением полиплоидных форм. Интересно отметить, что у циторас уникального однолетнего вида *Millium vernale* M. Bieb. с различными основными числами хромосом ($x=4, 5, 7, 9$) не выявлены морфологические различия, позволяющие придать этим циторасам статус самостоятельных таксонов (Гукасян, 2004б), что не исключает их появления в дальнейшем. А. П. Соколовская и Н. С. Пробатова (1976) отмечают сходство вида *Millium vernale* с представителями рода *Zingieria* и отмечают возможность происхождения 18-хромосомного вида *M. vernale* путем гибридизации 4-хромосомного вида *Z. biebersteiniana* с исходной 14-хромосомной расой *M. vernale*, сохранившейся, вероятно, только в районе Талыша. Таким путем у *M. vernale* ($2n=18$) могло возникнуть амфиплоидное вторичное основное число хромосом $x=9$.

Эуплоидная внутривидовая изменчивость выявлена у *Z. trichopoda* (Boiss.) P. A. Smirn. ($2n=4, 8$) из Сисианского района. Вообще, у представителей рода *Zingieria* P. A. Smirn., произрастающих во флоре Армении, установлен трехчленный полиплоидный ряд: диплоид *Z. biebersteiniana* (Claus) P. A. Smirn. ($2n=4$), ди- и тетраплоид *Z. trichopoda* (Boiss.) P. A. Smirn. ($2n=8$) и гексаплоид *Z. kochii* (Mez) Tzvelev ($2n=12$) (Гукасян, 2011). Предполагается, что вид *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. совместно с *Z. biebersteiniana* были предковыми формами, участвовавшими в образовании аллополиплоидных видов *Z. trichopoda* и

Z. kochii (Kotseruba et al., 2003, 2005). В геноме *Z. kochii* отмечена гибридизация с четырьмя не принадлежащими *Z. biebersteiniana* хромосомами, позволяющая предполагать наличие трех геномов у этого вида. Возможно, существовал (или существует) еще один 4-хромосомный вид, который как и *Z. biebersteiniana* участвовал в гибридизации при образовании обеих аллополиплоидных цингерий (Kotseruba et al., 2010). Произрастание всех этих видов во флоре Армении свидетельствует о наличии здесь значительных формообразовательных процессов внутри рода *Zingieria*.

Таким образом, у изученных видов злаков флоры Армении полиплоидия, зарегистрированная лишь на уровне тетра- и гексаплоидных циторас, обеспечивается процессами гибридизации, анеуплоидии, амфиплоидии.

Литература

- Гукасян А. Г. 2003. Кариологическое исследование злаков Армении // Автореф. дисс. ... уч. степ. канд. биол. наук. Ереван. 22 с.
- Гукасян А. Г. 2004а. Кариологическая изученность злаков (*Poaceae*) Армении // Фл., растит. и раст. рес. Армении, 15: 74-84.
- Гукасян А. Г. 2004б. К кариологии рода *Millium* L. (*Poaceae*) // Фл., растит. и раст. рес. Армении, 15: 89-90.
- Гукасян А. Г. 2008. Кариологическое исследование трибы *Bromeae* (*Poaceae*) флоры Армении // Матер. межд. конф. "Актуальные проблемы ботаники", посв. 70-летию Ин-та ботаники НАН РА. Ереван: 95-100.
- Гукасян А. Г. 2009. Кариологическое исследование рода *Vulpia* C. C. Gmel. (*Poaceae*) флоры Армении // Фл., растит. и раст. рес. Армении, 17: 44.
- Гукасян А. Г. 2010. Сводка хромосомных чисел семейства *Poaceae* // В кн.: Флора Армении (ред. А.Л. Тахтаджян). *Poaceae*. Т. 11. Ruggel/Liechtenstein. 545 с.
- Гукасян А. Г. 2011. Видообразование в роде *Zingieria* (*Poaceae*) флоры Армении // Takhtajania. 1: 142-143.
- Назарова Э. А., Гукасян А. Г. 2004. Числа хромосом цветковых растений флоры Армении. Ереван. 171 с.
- Соколовская А. П., Пробатова Н. С. 1976. К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (*Poaceae*) // Бот. журн., 60, 7: 969-973.
- Цвелев Н. Н. 1976. Злаки СССР. Ленинград. 787 с.
- Цвелев Н. Н. 1987. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция // Комаровские чтения, 37: 1-75.
- Goldblatt P. 1980. Polyploidy in angiosperms: monocotyledons // In: W. Lewis (ed.). Polyploidy, Biological Relevance, N.-Y., L.: 219-239.
- Hunziker J. H., Stebbins G. L. 1986. Chromosomal Evolution in the Gramineae // Grass. Syst. and Evol. Int. Symp.: 179-187.
- Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A. 2003. Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingieria trichopoda* ($2n=8$) // Genome, 46 (1): 156-163.
- Kotseruba V., Pistrick K., Gernand D., Meister A., Ghukasyan A., Gabrielyan I., Houben A. 2005. Characterization of the low-chromosome number grass *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. ($2n=4$) by molecular cytogenetics // Caryologia, 58 (3): 241-245.
- Kotseruba V., Pistrick K., Blattner F., Kumke K., Weiss O., Rutten T., Fuchs J., Endo T., Nasuda S., Ghukasyan A., Houben A. 2010. The evolution of the hexaploid grass *Zingieria kochii* (Mez) Tzvelev, ($2n=12$) was accompanied by complex hybridization and uniparental loss of ribosomal DNA // Molecular Phylogenetics and Evolution, 56: 146-155.
- Raven P. H. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: cytology // Ann. Missouri Bot. Gard., 62: 724-764.
- Stace C. A. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries // Taxon, 49: 451-477.
- Stebbins G. L. 1985. Polyploidy, hybridization and the invasion of new habitats // Ann. Miss. Bot. Gard., 72, 4: 824-832.
- Stebbins G. L. 1986. Grass systematics and evolution. Past, present and future // Grass. Syst. and Evol. Int. Symp.: 359-367.