

БИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 582.542+631.523
DOI: 10.18101/2542-0623-2022-4-9-22

ИСКУССТВЕННЫЕ МЕЖВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ РОДА *LEYMUS* (HOCHST.) POACEAE

Н. К. Бадмаева

© Бадмаева Наталья Карловна
кандидат биологических наук,
Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
Россия, 670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
badmayevan@mail.ru

Аннотация. Получены искусственные межвидовые гибриды рода *Leymus* в трех комбинациях: 1. *L. chinensis* (Бурятия №36) x *L. littoralis* (Бурятия); 2. *L. chinensis* (Бурятия) x *L. dasystachys* (Алтай); 3. *L. chinensis* (Бурятия) x *L. paboanus* (Тыва). Даны морфологические и диагностические характеристики полученных гибридов. Описан метод межвидовой гибридизации, проведенной простым скрещиванием между родительскими видами путем кастрации и принудительного опыления. В результате исследования установлено, что искусственные межвидовые гибриды обладают наиболее качественными свойствами.

Ключевые слова: *Leymus*, гибридизация, межвидовые гибриды, морфологические характеристики.

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы государственного задания № 0271-2021-0001. Автор выражает благодарность д-ру биол. наук А. В. Агафонову за всестороннюю помощь и консультации при проведении исследований.

Для цитирования

Бадмаева Н. К. Искусственные межвидовые гибриды рода *Leymus* (Hochst.) Poaceae // Природа Внутренней Азии. Nature of Inner Asia. 2022. № 4. С. 9–22.
DOI: 10.18101/2542-0623-2022-4-9-22

Введение

Род *Leymus* Hochst. входит в хозяйствственно важную трибу злаков *Triticeae* и включает многолетние перекрестно-опыляющиеся злаки со сложным геномом $NsXm$, с хромосомными числами $2n = 28, 42, 56, 84$ [Dewey, 1984; Love, 1984; Wang et al., 1994]. По данным разных авторов, род содержит различное число видов: по D. R. Dewey [1984] — 30; по A. Love [1984] — 32; по Н. Н. Цвелееву [1976] — 50, распространенных в умеренных районах Евразии, Северной Америки и Южной Америки, простирающихся до субтропиков и тропических альпийских областей [Barkworth, Atkins, 1984; Zhi, Teng, 2005; Fan et al., 2009; Sha et al., 2008, 2017]. Благодаря разнообразию морфологии, цитологии, экологии и

широкому распространению род *Leymus* является хорошей моделью для изучения полиплоидного видеообразования [Zhang, Dvorak, 1991; Yen, Yang, 2008]. Высокая полиплоидность многих видов и межвидовая гибридизация препятствуют созданию четкой системы рода и усложняют разграничение видов. В роде *Leymus* спонтанная гибридизация составляет особую трудность в идентификации образцов, но существенным является то, что отличаются дальнейшие пути развития и биологическое значение образовавшихся гибридов. Абсолютно стерильные гибриды рода *Leymus* могут существовать многие сотни лет за счет интенсивного вегетативного размножения и занимать обширные территории, распространяя корневища по сезонным водным потокам на большие расстояния. А также могут образовываться полиплоидные гибриды.

Исследования, проведенные в рамках проекта РФФИ 04-04-48720, показали, что распространение в Южной Сибири низкофертильных или стерильных клонов рода *Leymus* гибридного происхождения значительно шире, чем можно было ожидать исходя из формального списка произрастающих видов. Вероятнее всего, в процессе образования гибридных клонов, интенсивно размножающихся вегетативно, принимает участие ограниченный набор таксонов с нормальным гаметогенезом и высокой семенной продуктивностью при перекрестном опылении. В последние годы описано много новых видов с территории Внутренней Азии (Южная Сибирь) Г. А. Пешковой [1985, 1990] и Центральной Азии (Китай) Cai Lian-Bing [1995, 2000], Cui Da-Fang [1998].

В статье приводятся наши результаты получения межвидовых гибридов рода *Leymus* искусственным путем.

Материал и методика

В 2005–2007 гг. на экспериментальном участке ЦСБС СО РАН была создана большая коллекция из живых образцов разных видов рода *Leymus* из разных регионов Сибири (Алтай, Тува, Бурятия). На основе этой коллекции в 2008–2010 гг. нами было создано несколько межвидовых гибридов рода *Leymus* с участием *L. chinensis* (Trin.) Tzvel., *L. littoralis* (Griseb.) Peschkova, *L. dasystachys* (Trin.) Pilger, *L. raboanus* (Glaus) Pilger: 1. *L. chinensis* (Бурятия № 36) x *L. littoralis* (Бурятия); 2. *L. chinensis* (Бурятия) x *L. dasystachys* (Алтай); 3. *L. chinensis* (Бурятия) x *L. raboanus* (Тува). В таблице 1 даны морфологические характеристики родительских видов. Межвидовая гибридизация была проведена простым скрещиванием между родительскими видами путем кастрации и принудительного опыления. Кастрацию проводили после выколачивания растений перед началом цветения. С помощью пинцета удаляли менее развитые нижние и верхние колоски в колосе, затем в колоске менее развитые верхние и средние цветки. При кастрации из каждого нормально развитого цветка пинцетом удаляли три тычинки, не травмируя рыльца. Кастрированный колос помещали в одиночные изоляторы. Виды рода *Leymus* по типу цветения являются послелуденными злаками и поэтому принудительное опыление производили с 14 до 18 ч зрелыми тычинками родительских видов, которые пинцетом переносили и выссыпали на рыльца кастрированных цветков и защищенных изолятором.

Гибридные семена F1 поколения были высеваны осенью 2008 г. после искусственной яровизации. В 2009 г. все растения сформировали первичные кусты,

состоящие у одних только из укороченных, у других из укороченных и удлиненных побегов. Но в первый год все гибридные растения не сформировали колосья, так как виды рода *Leymus* являются ди- и полициклическими видами. В 2010 г. некоторые гибридные растения сформировали колосья (рис. 1), что дало возможность провести изучение морфологических признаков генеративных органов и поверхность листовых пластинок как важнейших для таксономии видов, с помощью электронного сканирующего микроскопа Hitachi TM-1000 с высоким разрешением.

Таблица 1

Места сбора образцов родительских видов,
их морфологические характеристики

Вид	Место сбора образцов	Жизненная форма	Опушение нижних цветковых чешуй	Опушение влагалищного сочленения	Опушение листовой пластинки с адаксиальной стороны
<i>L. chinensis</i>	Бурятия	Длинно-корневищная	Голые	Густо-опущенные длинными волосками	Опущенная длинными волосками
<i>L. chinensis</i>	Бурятия	Длинно-корневищная	Голые	Голые	Опущенная длинными волосками
<i>L. littoralis</i>	Бурятия	Длинно-корневищная	Опушение длинными волосками	Голые	Опущенная короткими шипиками
<i>L. asystachys</i>	Алтай	Длинно-корневищная	Опушение длинными волосками	Голые	Опущенная короткими шипиками
<i>L. paboanus</i>	Тува	Плотно-кустовая	Опушение длинными волосками	Голые	Густоопущенная длинными волосками

Результаты и обсуждение

6-1. Гибрид *L. chinensis* x *L. littoralis* в 2009 г. состоял из четырех укороченных, трех удлиненных побегов и четырех корневищных отбегов. Удлиненные побеги в большей части присущи *L. chinensis*; *L. littoralis* формирует только укороченные побеги. Оба родительских вида являются длиннокорневищными растениями, и для них характерны корневищные отбеги. В 2010 г. гибрид сформировал колосья. Пыльники все были закрыты. Нами проведен анализ родительских видов и полученного гибрида по следующим признакам: а) поверхность нижних цветковых чешуй (НЦЧ) (рис. 2); б) сочленение влагалища листа и листовой пластинки (СВЛ-ЛП) (рис. 3); в) адаксиальная часть листовой пластинки (ЛП) (рис. 4).

Исследование показало, что у гибрида НЦЧ опушены как короткими шипиками, так и длинными волосками.

У *L. chinensis* НЦЧ опушены только очень короткими шипиками, которые видны только на электронном микроскопе, и определяется признаком «голые НЦЧ». У *L. littoralis* НЦЧ опушены длинными волосками. Этот признак является диагностическим у видов рода *Leymus*.

По признаку СВЛ-ЛП выявлено, что у гибридного растения сочленение густо опушено длинными волосками, как и у родительской формы *L. chinensis*.

У *L. littoralis* СВЛ-ЛП опушено очень короткими шипиками, длинные волоски отсутствуют. У гибридного растения листовая пластинка с адаксиальной стороны покрыта короткими шипиками, как у *L. littoralis*, но в то же время редко встречаются длинные волоски, как у *L. chinensis*.

Таким образом, гибридное растение имеет признаки обоих родительских видов: опушенные НЦЧ от *L. littoralis*, опушенные СВЛ-ЛП от *L. chinensis*, и редкое опушение длинными волосками (от *L. chinensis*) листовой пластинки с адаксиальной стороны и шипиками (от *L. littoralis*). Родительский вид *L. chinensis* (Бурятия № 36) имеет происхождение из Еравнинской котловины Бурятии, и для него характерны очень опущенные влагалища листовой пластинки, что не всегда встречается у разных популяций *L. chinensis*.



Рис. 1. Экспериментальный участок ЦСБС СО РАН
с выращенными гибридами рода *Leymus*, 2010 г.

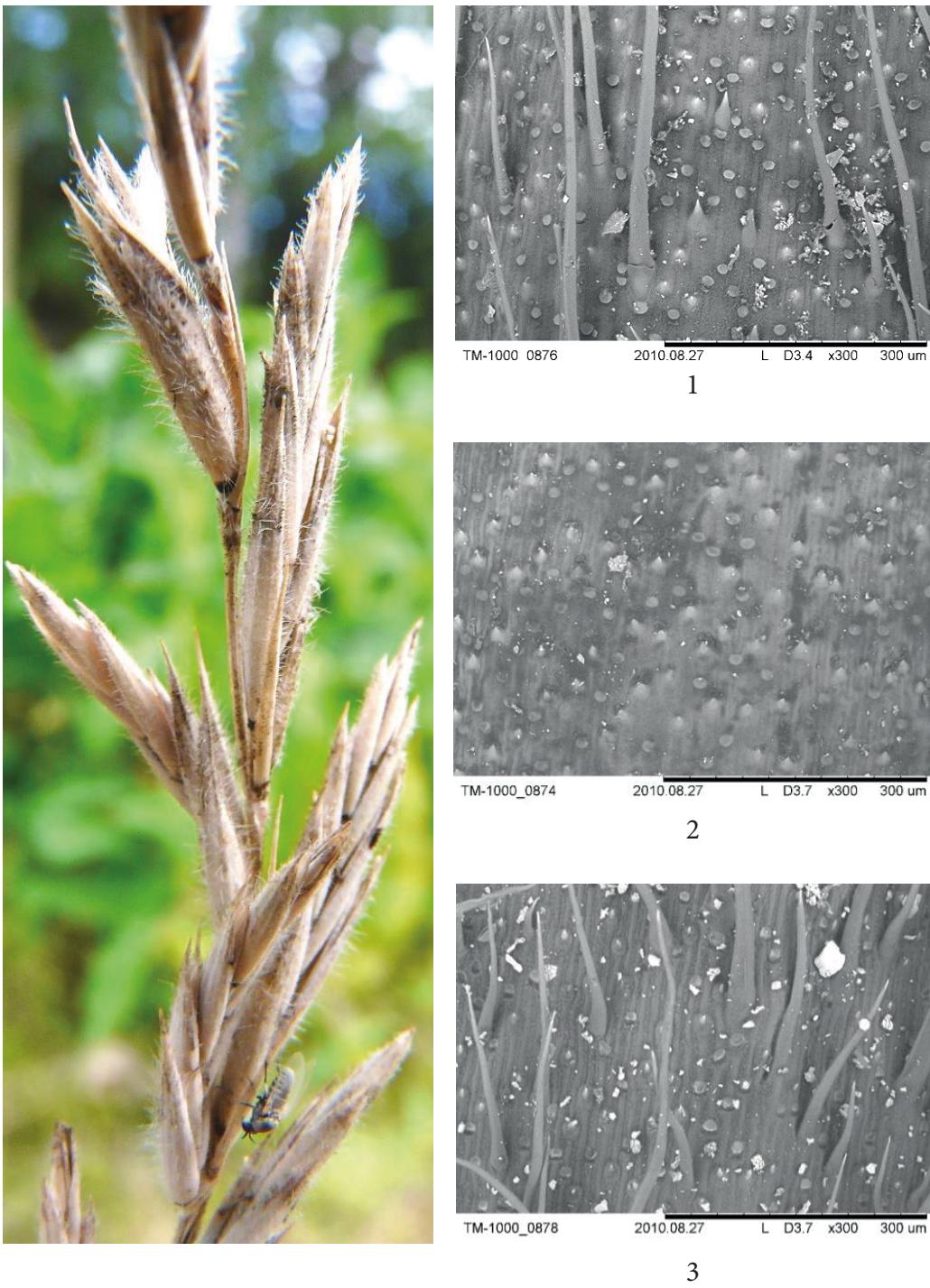
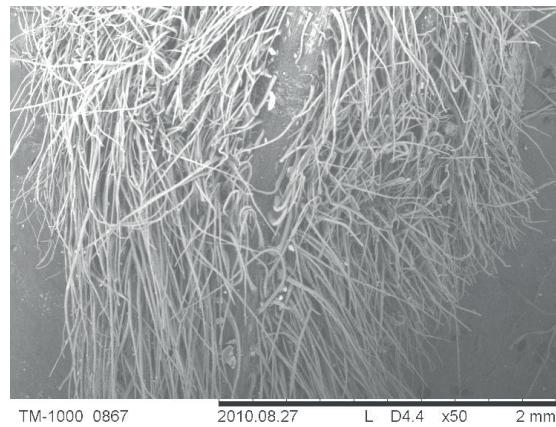
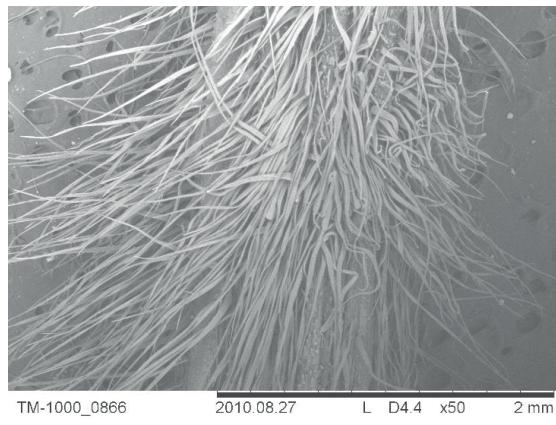


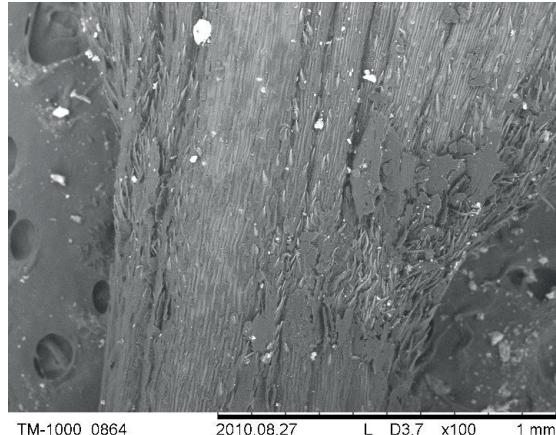
Рис. 2. Колос; характер опушения нижней цветковой чешуи,
в средней части колоса:
1 — гибрид *L. chinensis* x *L. littoralis*; 2 — *L. chinensis*; 3 — *L. littoralis*



4

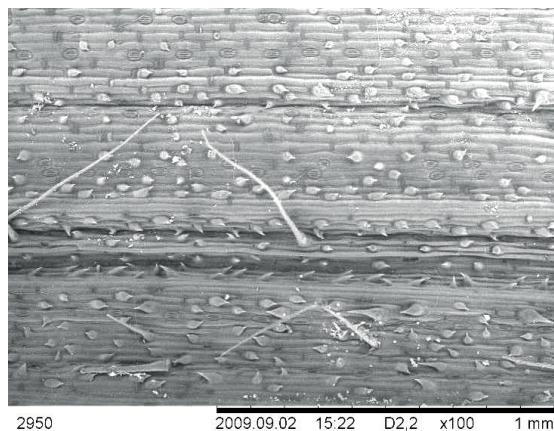


5

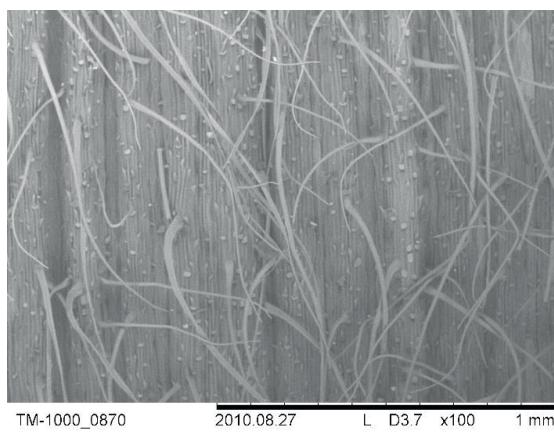


6

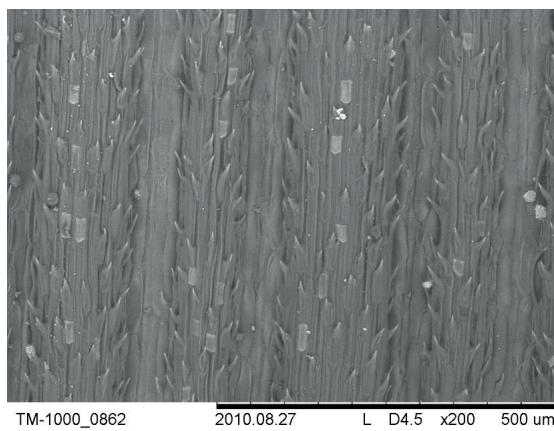
Рис. 3. Характер сочленения влагалища и листовой пластинки:
4 — гибрид *L. chinensis* x *L. littoralis*; 5 — *L. chinensis*; 6 — *L. littoralis*



7



8



9

Рис. 4. Характер опушения листовой пластинки с адаксиальной стороны:
7 — гибрид *L. chinensis* x *L. littoralis*; 8 — *L. chinensis*; 9 — *L. littoralis*

Основным диагностическим признаком длиннокорневищного вида *L. chinensis* являются голые и гладкие НЦЧ. К этому признаку мы добавляем признак опушения длинными волосками адаксиальной стороны листовой пластинки.

Следует отметить, что в природе вид *L. chinensis* имеет много форм, которые отличаются сизым восковым налетом; цветом от сизого, зеленого и желтоватого; опущенностью влагалищ листа, степенью опущенности (очень обильное, обильное, редкое); формой и размерами колоса, количеством колосков на уступе (от одного до двух); шириной основания колосковых чешуй: от ланцетного до узколанцетного.

Существующие формы и экотипы, а также изменчивость диагностических признаков *L. chinensis* хорошо освещены в работах китайских ботаников [Ren et al., 1999], а также в нашей публикации [Бадмаева и др., 2006]. В природе существует гибридный вид между *L. chinensis* x *L. littoralis*, описанный Г. А. Пешковой как *L. buriaticus* Peschkova [Пешкова, 1985], распространенный в Восточной Сибири при наложении ареалов двух родительских видов. Результаты по изучению этого гибридного вида в популяциях родительских видов представлены в нашей публикации [Бадмаева и др., 2010].

6-2. Гибрид *L. chinensis* x *L. dasystachys* (рис. 5). Гибридное растение в 2009 г. сформировало рыхлый куст из 5 укороченных и 2 удлиненных побегов с двумя корневищными отбегами. Растение в 2010 г. колосилось, но семян не было, пыльники все были закрыты. У гибрида присутствуют родительские признаки, которые являются диагностическими в роде *Leymus*. Так, от *L. chinensis* растение унаследовало голые НЦЧ, тогда как у *L. dasystachys* НЦЧ всегда опущены длинными волосками (рис. 6). От *L. dasystachys* гибрид унаследовал опущенные длинными волосками уступы колоса и оси колоска и колоса, а также листовые пластинки, опущенные с адаксиальной стороны шипиками (шипики у гибридного растения более редки, чем у *L. dasystachys*).

6-3. Гибрид *L. chinensis* x *L. rabeoanus* (рис. 7). Гибридное растение сформировало компактный куст из укороченных побегов. В 2010 г. колосилось. Пыльники были все закрыты. Удлиненные вегетативные побеги, характерные для *L. chinensis*, отсутствуют.

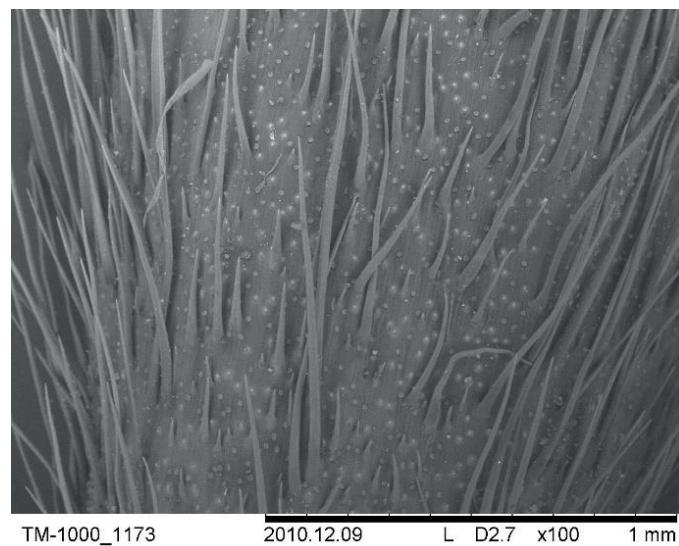
По общему габитусу вегетативных побегов растение схоже с *L. rabeoanus* (компактный куст, узкие листья вегетативных и генеративных побегов). Для *L. chinensis* характерны более широкие листья. По колосу и расположению колосков гибридное растение схоже с *L. chinensis*, но при этом нижние цветковые чешуи опущены, что не характерно для *L. chinensis* (голые НЦЧ), но опушение более редкое, чем у *L. rabeoanus*.

По характеру опушения листовой пластинки с адаксиальной стороны гибридное растение имеет признаки обоих родительских видов (опушение длинными волосками, как у *L. chinensis*, и шипиками, как у *L. rabeoanus* (рис. 8). В природе такой гибрид не отмечен, так как ареалы родительских видов не совпадают.

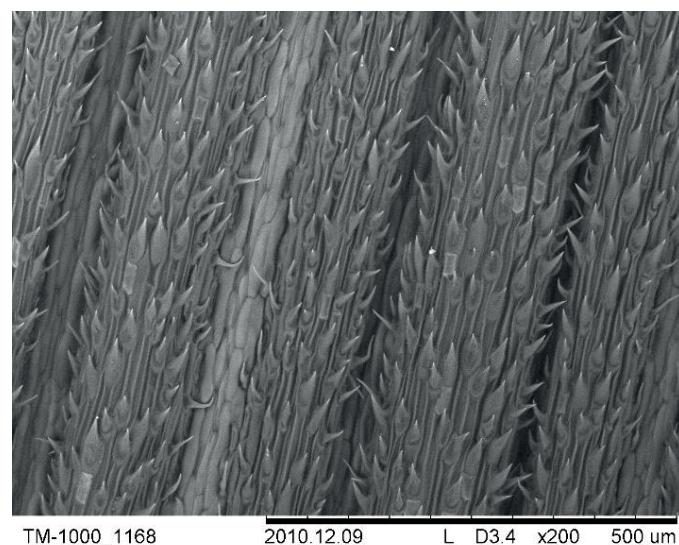


Рис. 5. Гибрид *L. chinensis* x *L. dasystachys*:

10 — нижняя цветковая чешуя; 11 — колосковые чешуи, нижняя часть, у уступов;
12 — поверхность листовой пластинки



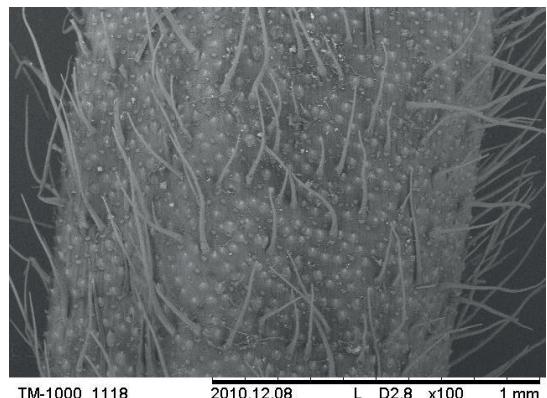
13



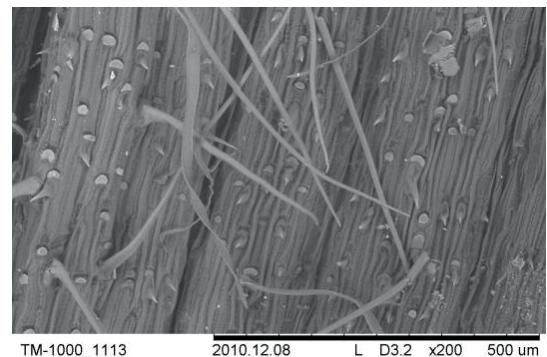
14

*Rис. 6. Характер опушения *L. dasystachys*:*
13 — нижняя цветковая чешуя, средняя часть; 14 — поверхность листовой пластинки

18

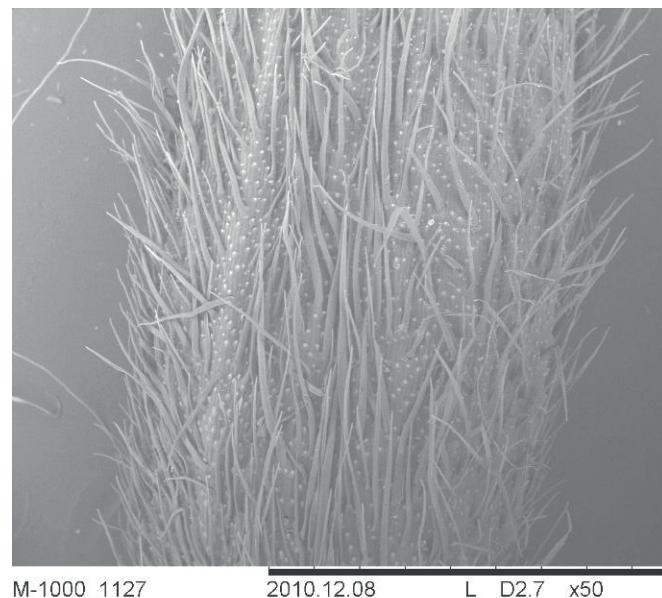


15

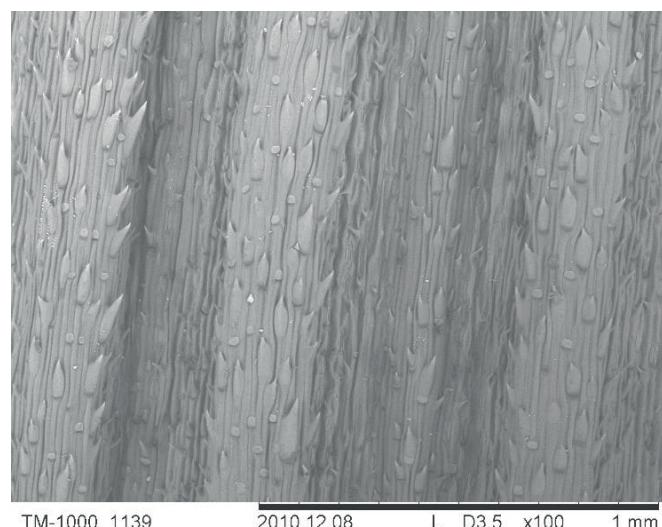


16

*Rис. 7. Гибрид *L. chinensis* x *L. paboanus*:*
15 — характер опушения нижней цветковой чешуи; 16 — листовая пластинка
с адаксиальной стороны, опущенная шипиками и длинными волосками



17



18

Ruc 8. L. paboanus (Тува):
17 — характер опушения нижней цветковой чешуи; 18 — листовая пластинка
с адаксиальной стороны, опущенная короткими шипиками

Заключение

Получены искусственные межвидовые гибриды рода *Leymus* в трех комбинациях: 1. *L. chinensis* x *L. littoralis*; 2. *L. chinensis* x *L. dasystachys*; 3. *L. chinensis* x *L. paboanus*. Таким образом, по предварительным данным установлено, что растения видов рода *Leymus* легко скрещиваются между собой.

Литература

1. Бадмаева Н. К., Агафонов А. В., Яблонская Е. С. Изменчивость диагностических признаков в сибирских популяциях комплекса *Leymus ramosus* — *L. chinensis* // Сибирский ботанический вестник. 2006. Т. 1, вып. 1. С. 37–41. Текст : непосредственный.
2. Бадмаева Н. К., Липин А. С., Агафонов А. В. Таксономическое положение критического таксона *Leymus buriaticus* (Poaceae) по результатам морфологического анализа и SDS-электрофореза запасных белков эндосперма и гистона H1 // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 1(5). С. 1–11. Текст : непосредственный.
3. Пешкова Г. А. Новые виды рода *Leymus* (Poaceae) из Сибири // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 11. С. 1554–1557. Текст : непосредственный.
4. Пешкова Г. А. Флора Сибири. Poaceae (Gramineae). Род *Leymus* Hochst. — Колосняк. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1990. Т. 2. С. 41–53. Текст : непосредственный.
5. Цвелеев Н. Н. Злаки СССР. Ленинград : Наука, 1976. 788 с. Текст : непосредственный.
6. Barkworth M. E., Atkins R. J. *Leymus* Hochst. (Gramineae: Triticeae) in North America: Taxonomy and Distribution. *Am. J. Bot.* 1984; 71: 609–625.
7. Cai L. B. New Taxa of *Leymus* from Qinghai, China. *Acta Phytotax. Sin.* 1995; 33: 491–496.
8. Cai L. B. Two New Species of *Leymus* (Poaceae, Triticeae) from Qinghai, China. *Novon*. 2000; 10: 7–10.
9. Cui D. F. New Taxa of *Leymus* Hochst. from Xinjiang. *Bull. Bot Res.* 1998; 18: 144–148.
10. Dewey D. R. The genomic System of Classification as a Guide to Intergeneric Hybridization with the Perennial Triticeae. *Gene Manipulation in Plant Improvement*. Ed. by J. P. Gustafson. Plenum Press, New York, 1984; 209–279.
11. Fan X., Li-Na Sha L. N., Yang R. W., Zhang H. Q., Kang H. Y., Ding C. B., Zhang L., Zheng Y. L., and Zhou Y. H. Phylogeny and Evolutionary History of *Leymus* (Triticeae; Poaceae) based on a Single-Copy Nuclear Gene Encoding Plastid Acetyl-CoA Carboxylase. *BMC Evolutionary Biology*. 2009; 9: 247. doi:10.1186/1471-2148-9-247
12. Liu Z. P., Chen Z. Y., Pan J., Li X. F., Su M., Wang L. J., Li H. J., Liu G. S. Phylogenetic Relationships in *Leymus* (Poaceae: Triticeae) Revealed by the Nuclear Ribosomal Internal Transcribed Spacer and Chloroplast *trnL*-F Sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2008; 46: 278–289.
13. Löve Å. Conspectus of the Triticeae. *Feddes Repert.* 1984; 95: 425–521.
14. Ren W. W., Qian I. J., and Zheng S. Z. A Comparative Study on Genetic Differentiation of *Leymus* Chinensis in Different Geographic Populations. *Acta Ecol. Sinica*. 1999; 19: 689–696.
15. Sha L. N., Fan X., Li J., Liao J. O., Zeng J., Wang Y., Kang H. Y., Zhang H. Q., Zheng Y. L., Zhou Y. H. Contrasting Evolutionary Patterns of Multiple Loci Uncover New Aspects in the Genome Origin and Evolutionary History of *Leymus* (Triticeae; Poaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2017; 114: 175–188.
16. Sha L. N., Yang R. W., Fan X., Wang X. L., Zhou Y. H. Phylogenetic Analysis of *Leymus* (Poaceae: Triticeae) Inferred from Nuclear rDNA ITS Sequences. *Biochem Genet.* 2008; 46: 605–619.
17. Wang R. R.-C., Bothmer R. V., Dvorak J., Fedak G., Linde-Laursen I., Muramatsu M. Genome Symbols in the Triticeae (Poaceae). *Proc 2nd Intern.* Ed. by R. R.-C. Wang, K.B. Jensen, C. Jaussi. Triticeae Symp, Logan, Utah, USA, 1994; 29–34.
18. Wang R. R.-C., Jensen K. B. Absence of the J genome in *Leymus* species (Poaceae: Triticeae): Evidence from DNA Hybridization and Meiotic Pairing. *Genome*. 1994; 37: 231–235.
19. Yen C., Yang J. L. Triticeae Biosystematics. Vol. 4. Chinese Agricultural Press, Beijing, 2008. (In Chinese).

