

### СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА РОДА AVENA L.\*

В статье рассматриваются исторические вопросы систематики рода *Avena* L. и приводится современное состояние этой проблемы. На основе многолетнего изучения видового и внутривидового разнообразия по морфологическим, хозяйственно-ценным признакам, а также при использовании кариологических, белковых и молекулярных маркеров и анализа ареалов была предложена переработанная система рода. Здесь приводится конспект рода, ключи для определения всех видов и описание внутривидовых морфотипов.

Систематическое положение видов рода *Avena* L. до сих пор вызывает споры среди исследователей этой культуры. История систематики овса насчитывает около трех столетий. Первое подробное описание видов, среди которых был мелкозерный голозерный вид *A. nuda* L., и всего рода в целом дал К. Линней (Linnaeus, 1737; 1753; 1762), хотя этот род был известен и ранее. I. Schreber (1771) к известным видам овса добавил еще два – *A. orientalis* и *A. strigosa* и К. Roth (1787) описал вид *A. brevis*, встречающийся как сорное растение среди посевов зерновых культур. В 1799 г. Е. Pott выделил из образцов, собранных на территории Португалии, дикорастущий вид *A. barbata*, а в 1817 г. Fischer впервые описал крупнозерный вид голозерного овса из Австрии, как *A. nuda*  $\beta$  *A. chinensis* Fisch., который имел вдвое большие 5-цветковые колоски, по сравнению с первоначальной формой голозерного овса, описанной К. Линеем (Roemer и Schultes, 1817). Позднее было отмечено, что эти крупнозерные формы имеют более широкое распространение в Англии, Шотландии и Испании, а также обладают раскидистой метелкой, большим количеством цветков в колосках, имеющих одну (а не две, как указывал К. Линней) ость с гораздо более крупными зерновками (Metzger, 1824). D. R. Marschall и V. D. Bieberstein (1819) добавили *A. pilosa* M.B. к известным дикорастущим видам, а М. С. Durieu de Maisonneuve – *A. longiglumis* Dur., *A. clauda* Dur. (1845) и *A. ludoviciana* Dur. (1855). С. Koch (1848) описал культурный вид *A. byzantina* C. Koch, который он считал производным от *A. sterilis* L., А. Richter (1853) – *A. abyssinica* Hochst., М. Е. Cosson (1854) – *A. ventricosa* Balan. и J. Steudel (1855) – *A. wiestii* Steud.

По мере накопления материала по видам овса усиливалась и систематическая обработка рода. Среди многочисленных работ XIX столетия по систематике рода *Avena* L. следует отметить наиболее значительные системы D. R. Marschall и V. D. Bieberstein (1819),

\* Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 02-04-49667, № 05-04-48406.

А. Grisebach (1844), С. Koch (1848) и, наконец, наиболее подробно разработанную на тот период времени, классификацию М. Е. Cosson и М. С. Durie de Maisonneuve (1855). Все эти системы основывались на таких признаках, как форма метелки, характер опушения оси колоска и цветочных чешуй, а также характер отчленения цветков. Вышеперечисленные классификации не отражали филогенетических связей между родственными видами и, ввиду этого, были искусственными, но, в тоже время, они основывались на подробных морфологических описаниях различных видов овса и определяли место вновь описанным видам в единой системе полиморфного рода *Avena* L.

На совершенно новых принципах Э. Регель построил систему настоящих овсов, обрабатывая сборы овса из Туркестана (Regel, 1880). При построении своей классификации рода, кроме таких признаков, как характер опушенности оси колоска и цветковых чешуй и степень отчленения цветков, он взял за основу характер верхушки нижней цветковой чешуи (леммы) и число цветков в колоске. При составлении системы им было выделено для дикорастущих видов два типа верхушки леммы – двузубчатая и двураздельная с остевыми заострениями. В дальнейшем эти принципы деления использовались и другими исследователями и остаются в той или иной степени ведущими при разработке системы рода *Avena* L. до настоящего времени.

Особенно важную переработку всей группы настоящих овсов сделал С. Haussknecht (1885). Классифицируя формы овса и сравнивая виды *A. sativa* и *A. fatua* было определено, что они представляют собой один вид, отличаясь лишь различной степенью опушенности цветковых чешуй и характером отчленения зерновок. Подобный факт был отмечен и для других видов, наметив родственные пары: *A. fatua* L. – *A. sativa* L.; *A. sterilis* L. – *A. byzantina* C. Koch; *A. barbata* Pott. – *A. abyssinica* Hochst.; *A. strigosa* Schreb. – *A. nuda* L. Под видом С. Haussknecht понимал цикл форм, которые представляют естественный ряд переходных форм, характеризующихся крайними вариантами проявления одних и тех же признаков. Так, к сборному виду *A. fatua* он относил формы с различной степенью опушения цветковой чешуи – от очень сильной (дикий тип) до гладкой (культурный тип), а так же формы с различной степенью прикрепления цветка (зерновки) – от полного отсутствия прикрепления с хорошо выраженной подковкой (дикий тип) через плотное прикрепление (культурный пленчатый тип) до свободного отделения самой зерновки от цветковой чешуи (культурный голозерный тип). Такой же цикл форм был предложен им и для вида *A. sterilis* через *A. sterilis* var. *parellela* Hausskn. (*A. byzantina* C. Koch) к голозерным формам, которые он описал под названием var. *denudata* Hausskn, но не сохранившиеся до настоящего времени. Такие же циклы были предложены по диплоидным и тетраплоидным видам. Следует отметить, что С. Haussknecht первый совершенно правильно отнес *A. nuda*

L. к диплоидному циклу *A. strigosa* Schreb., а не к гексаплоидному циклу *A. sativa* L., как это делали предыдущие авторы. Таким образом, С. Haussknecht впервые доказал, что все гексаплоидные культурные овсы произошли не от одного, а, по крайней мере, от трех или нескольких дикорастущих видов. Подобных же взглядов на филогению овсов придерживались и другие исследователи, независимо друг от друга, пришедшие к мнению о полифилетическом происхождении этих видов (Thellung, 1911; Trabut, 1914; Zade, 1918).

Н.И.Вавилов (1919) считал бесспорным полифилитическое происхождение овса, как культуры. Это положение подтверждает физиологическая и генетическая обособленность отдельных видов, обусловленная морфологическими различиями, а также особенности их географического распространения. Он предложил отнести поражающиеся грибными болезнями крупнозерные формы голозерного овса к *A. sativa* L., а устойчивые к этим болезням мелкозерные, описанные К. Линнеем как *A. nuda* L., - к *A. strigosa* Schreb. В дальнейшем это полностью подтвердили данные генетики и цитологии.

Существенный вклад в познание рода *Avena* L. внес А. И. Мальцев (1929, 1930), который рассматривал его в широком объеме, взяв за основу большинство наработок и выводов С. Haussknecht (1885). А. И. Мальцев, исследовав все известные в то время виды овса, в своей монографии «Овсяги и овсы» (1930) дал наиболее полную филогенетическую систему типовой секции (*Euavena* - Grisebach, 1844) рода *Avena* L., разделив ее на две подсекции, используя при этом признак характера верхушки нижней цветковой чешуи (леммы) (Regel, 1880). Им были выделены subsect. *Aristulatae* Malz, у которой верхушка нижней цветковой чешуи рассечена на две ости, включающая диплоидные и тетраплоидные виды, и subsect. *Denticulatae* Malz., у которой верхушка нижней цветковой чешуи двузубчатая, включающая только гексаплоидные виды. Объем этих подсекций, по мнению автора, включал 7 видов, представленных 22 подвидами, состоящими из 184 более мелких наследственных форм. В основу данной классификации была положена работа А. Thellung (1928), но при этом был проведен тщательный анализ, как самой используемой системы, так и господствующих в то время основных принципов построения классификаций, в которых наиболее значимой таксономической единицей был подвид. Эта работа была по достоинству оценена многими исследователями и до сих пор остается наиболее цитируемой в мире монографией по систематике овса. Многие предположения по систематическому положению ряда видов, сделанные И. А. Мальцевым на основе анализа комплекса морфологических и биологических признаков, в дальнейшем были подтверждены данными генетики, кариологии и цитогенетики (Rajhathy et al., 1974).

При изучении большого разнообразия культурных видов овса, сосредоточенного в коллекции ВИР, А. И. Мордвинкина (1936) на основе уточнения ареалов этих видов и

данных по иммунитету растений, полученных Н. И. Вавиловым (1965а), а также на основании установленных филогенетических связей между видами, разработанных А. И. Мальцевым (1930), создала естественную систему рода *Avena* L. А. И. Мордвинкина в своей работе (1936) по сравнению с системой А. И. Мальцева (1930) уменьшила объем большинства видов, переведя все подвиды в ранг полноценных видов.

В современных классификациях рода *Avena* L. наблюдается две тенденции: увеличение объема видов по результатам скрещиваемости при сокращении числа видов – это 7 (Ladizinsky и Zohary, 1971) или 14 (Ladizinsky, 1989а) или дробление их на более мелкие на основании различий переходных форм по морфологическим признакам - 34 вида (Baum, 1977).

На основе своей концепции G. Ladizinsky и D. Zohary (1971) объединили все многообразие форм овса только в семь видов: *A. clauda* Dur., *A. strigosa* Schreb., *A. magna* Murphy et Ter., *A. murphy* Ladiz., *A. sativa* L., *A. ventricosa* Balan. и *A. longiglumis* Dur. В отличие от А. И. Мальцева (1930), они сделали диплоидный вид *A. pilosa* M. В. подвидом *A. clauda* Dur., а все гексаплоидные формы объединили в один вид *A. sativa*. Не следовало также, по нашему мнению, включать в один сборный вид *A. strigosa* диплоидные и тетраплоидные формы с различным ареалом распространения и различающимися кариотипами. Эта система не встретила поддержки в работах последующих исследователей.

Позднее G. Ladizinsky (1989b) добавил в многообразие форм овса еще 7 видов и в результате система стала состоять их 14 сборных, так называемых, биологических видов, которые на прямую не скрещиваются между собой. Остальные виды им определялись, как таксономические, и входили в состав биологических, без разделения на культурные и дикорастущие формы. Таксономические виды, по мнению G. Ladizinsky (1989а), могут обладать комплексом морфологических различий, но не обладают репродуктивным барьером.

В другом случае В. Baum (1977) в своей монографии описывает 27 видов и семь межвидовых гибридов F<sub>1</sub>. Для своей системы он использовал формальный подход, основанный на анализе изменчивости 27 признаков с применением метода нумерической таксономии. Среди наиболее значимых признаков им были использованы форма цветковых пленок-лодикул и эпибласта, а так же уровень пloidности вида. В. Baum (1974), проанализировав огромный растительный материал, включающий 10 тыс. листов гербария, 5 тыс. образцов, выращенных в поле и 4 тыс. образцов семян, собранных различными экспедициями в основных центрах происхождения рода *Avena* L., поделил весь род на 7 секций.

Н. Н. Цвелевым (1976) при таксономической обработке рода *Avena* L. было отмечено, что около 25 близкородственных видов овса распространено в странах древнего

Средиземноморья, и им было описано 13 из них (*A. sterilis* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. fatua* L., *A. aemulans* Nevski, *A. volgensis* (Vav.) Nevski, *A. sativa* L., *A. chinensis* Fisch., *A. barbata* Pott., *A. strigosa* Schreb., *A. nuda* L., *A. clauda* Dur., *A. eriantha* Dur., *A. ventricosa* Balan.), которые встречаются на территории бывшего СССР. В тоже время, по нашим данным, и по литературным источникам известно, что вид *A. nuda* L., в том виде, как его описывал К. Линней (1762), никогда не встречался на территории республик бывшего СССР. С другой стороны, формы, упомянутые Н. Н. Цвелевым (1976), как полноценные виды, *A. aemulans* Nevski, *A. volgensis* Nevski и *A. chinensis* Fisch. следует отнести к разряду разновидностей полиморфного вида *A. sativa* L., как считали еще Н. И. Вавилов (1965а) и А. И. Морвинкина (1936). Принципиальное отличие классификации Н. Н. Цвелева (1976) заключается в том, что он отказался от деления видов на подсекции и не использует в ключах для определения видов такой важный таксономический признак, как характер верхушки нижней цветковой чешуи, на котором базировали свои классификации крупнейшие систематики рода *Avena* L. Э. Регель (1880), А. И. Мальцев (1930), Р. Ю. Рожевиц (1934) и А. И. Морвинкина (1936).

Система рода *Avena* L. (Родионова и Солдатов, 1982; Родионова и др., 1994), которая долгое время использовалась для определения видов овса, была построена на основе системы А. И. Морвинкиной (1936, 1969). При разработке положения видов в системе рода были использованы принципы построения, предложенные А. И. Мальцевым (1930), основанные на характере верхушки нижней цветковой чешуи. Позже система была дополнена вновь описанными диплоидными и тетраплоидными видами (Родионова и Солдатов, 1982).

Все виды подсекции настоящих овсов делились на две подсекции *Aristulatae* Malz. и *Denticulatae* Malz. Первая подсекция делится на 5 серий. В серию *Inaequaliglumis*, *Stipitatae* и *Strigosa* входят диплоидные виды, в *Abyssinica* и *Mediaterranea* – тетраплоидные виды. Вторая подсекция, состоящая из двух серий *Fatua* и *Sativa*, объединяет все гексаплоидные виды. Все культурные виды, наряду с дикорастущими видами, входили в различные серии, имеющие их одноименные названия (*Strigosa*, *Abyssinica*, *Sativa*). В тоже время, традиционное деление настоящих овсов на две подсекции, в первую из которых входят все диплоиды и тетраплоиды, в настоящее время не оправданно. Подсекция *Aristulatae*, в понимании А. И. Мальцева (1930), объединяет все диплоидные и тетраплоидные виды с остевидными заострениями верхней части нижней цветковой чешуи, в тоже время, такие виды, как *A. bruhnsiana*, *A. ventricosa*, *A. canariensis*, *A. magna* и *A. murhpyi*, входящие в эту подсекцию, имеют зубовидные заострения верхней части нижней цветковой чешуи. Поэтому, такое деление не отражает понимание объема ранга подсекции

*Aristulatae*. Кроме этого, в последнее время были описаны тетраплоидные виды *A. agadiriana* (Baum et al., 1985) и *A. insularis* (Ladizinsky, 1998) с зубовидными заострениями верхней части нижней цветковой чешуи, которые по определению не могут быть отнесены к подсекции *Aristulatae*, как это сделано в системе Н. А. Родионовой и др. (1982). В связи с этим, появилась необходимость пересмотреть систематическое положение некоторых дикорастущих видов овса.

В системе Н. А. Родионовой и др. (1994) были дополнены и подробно разработаны внутривидовые таксоны для четырех культурных видов овса различной ploidy: *A. sativa* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. abyssinica* Hochst. и *A. strigosa* Schreb. В основу данной классификации были положены хорошо заметные и легко различимые морфологические признаки: форма метелки, цвет и опушение цветковых чешуй, длина колосковых чешуй, остистость, характер соединения цветков в колоске и наличие пленок у зерновки. Все эти признаки очень удобны в работе и легко определяются, как в поле, так и в лабораторных условиях при работе с коллекционным материалом.

В данной системе овес посевной *A. sativa* L. обосновано был разделен на два подвида – пленчатых (*A. sativa* subsp. *sativa*) и голозерных (*A. sativa* subsp. *nudisativa*) овсов, каждый из которых имеет свой ареал и существенные различия по морфологическим признакам строения метелки и цветковых чешуй. Типовой подвид, наиболее полиморфный, подразделялся на четыре группы разновидностей, в которые входили 27 разновидностей и 17 форм. Две группы разновидностей convar. *sativa* и convar. *orientalis* включали типичные культурные формы овса, две другие группы convar. *volgensis* и convar. *asiatica* – сорно-полевые формы, засоряющие посева. Во второй подвид в качестве разновидностей вошли все крупнозерные голозерные формы, описанные предыдущими авторами, как *A. chinensis* Fisch., состоящий из 6 разновидностей.

Другой гексаплоидный культурный вид *A. byzantina* C. Koch был логически разделен на три подвида subsp. *byzantina*, subsp. *nodipubescens* и subsp. *denudata*. Типовой подвид, наиболее полиморфный, подразделялся на две группы (convar. *byzantina* и convar. *secundae*) из 13 разновидностей, второй подвид subsp. *nodipubescens* насчитывает три разновидности и две формы и третий - существует только в виде гербарного образца и описания, которое дал А. И. Мальцев (1930). (Herb. С. Америка (America bor.): № 824 – Bureau of Plant Industry, 1925 (F. Coffman).

Диплоидный культурный вид *A. strigosa* Schreb. был целесообразно разделен на три подвида – subsp. *strigosa*, subsp. *brevis* и subsp. *nudibrevis*. В типовой подвид входили 10 разновидностей и четыре формы, во второй – 8 разновидностей и три формы и в третий входила форма, описанная К. Линнеем (1762) под названием вида *A. nuda* L., характери-

зующаяся полуоднoboкoй метелкoй, 3-цвeткoвыми колoскaми с двумя нижними остистыми цветкaми и oчень мeлкими зeрнoвкaми. У нaимeнee пoлимoрфнoгo мoнoтипичнoгo тeтрaплoиднoгo эндемичнoгo видa Эфиoпии *A. abyssinica* Hochst. нe былo делeния нa пoдвиды и былo выдeлeнo тoлькo 5 рaзновиднoстeй.

Таким oбрaзoм, рaссмoтрeннaя систeмa рoдa *Avena* L., в цeлoм нуждaeтcя в пeрeсмoтрe и в утoчнeнии пoлoжeния видoв, хoтя дeтaльнo рaзрaбoтaннaя внутривидoвaя клaссификaция кoльтурных видoв в пoлнoм oбъeмe мoжeт быть испoльзoвaнa в дaльнeйшeй рaбoтe с мирoвoй кoллeкциeй oвсa. Крoмe этoгo бoльшoe рaзнooбрaзиe и пoстoяннo увeличившийся oбъeм сoхрaняeмoгo мaтeриaлa пo дикoрaстущим видaм oвсa трeбует, нa oснoвe aнaлизa тaксoнoмичeски знaчимых признaкoв, пoстрoeния сoврeмeннoй, дeтaльнo рaзрaбoтaннoй и прaктичeски приeмлeмoй внутривидoвoй систeмы дикoрaстущих видoв.

Утoчнeниe oбъeмa и пoлoжeниe видoв в систeмe рoдa, нa oснoвe кoмплeкснoгo изучeния внутривидoвoгo рaзнooбрaзиa, в пeрвую oчeрeдь пo мoрфoлoгичeским признaкaм, oчень вaжнo кaк для систeмaтизaции, тaк и для идентификaции мaтeриaлa в рaбoтe пo сoхрaнeнию oбрaзцoв рaститeльных рeсурсoв. Тaкoй кoмплeксный пoдxoд к систeмaтикe кoльтурных рaстeний и их диких сoрoдичeй вceгдa испoльзoвaлся при рaбoтe с мирoвыми кoллeкциaми ВИР (Мaльцeв, 1930; Рoзaнoвa, 1946; Aвдулoв, 1931; Вaвилoв, 1962; Кoрoвинa, 1981).

Пo Н. И. Вaвилoву, вид – этo слoжнaя пoдвижнaя, oбoсoблeннaя мoрфoфизioloгичeскaя систeмa, связaннaя в свoeм гeнeзисe с oпpeдeлeннoй срeдoй и aрeалoм, пoдчиняющaяся дeйствию зaкoнa гoмoлoгичeских рядoв в нaслeдствeннoй измeнчивoсти (Вaвилoв, 1965). Для oпpeдeлeния систeмы видa нeoбхoдимo прoвeдeниe изучeния внутривидoвoгo рaзнooбрaзиa из рaзных зoн aрeалa и устaнoвлeниe рaзмaхa измeнчивoсти признaкoв в рaзных услoвиях срeды. Этe пoлoжeния, пo нaшeму мнeнию, являютcя тeорeтичeскoй oснoвoй, кoтoрaя пoзвoляeт стрoить прoгнoз к нaхoждeнию рaзличных фoрм рaстeний, и oбъяснaeт, кaк систeмa нaслeдствeнных фoрм видa эвoлюциoнируeт сooтвeтствeннo услoвиям прoизрaстaния. Зaкoн гoмoлoгичeских рядoв пoмoгaeт устaнoвить твeрдые oснoвы систeмaтики кoльтурных рaстeний, дaeт пpeдстaвлeниe o мeстe кaждoй систeмaтичeскoй eдиницe в oгрoмнoм бoгaтствe рaститeльнoгo мирa. В нaшeм пoнимaнии вид – этo oснoвнaя тaксoнoмичeскaя кaтeгoрия. Схoдные мeжду сoбoй, близкиe рoдствeнныe видy фoрмируeт рoды. Рoд этo дискрeтный кoмплeкс видoв. Если вид пpeдпoлaгaeт спeцифичнoсть, oбoсoблeннoсть, тo рoд и бoлee высoкиe кaтeгoрии, нeсут фoнкциoнo oбъeдинeния и упoрядoчeния, пoдчeркивaя нe рaзличия мeжду видaми, a схoдствo мeжду группaми видoв. O слoжнoсти систeмы видa, кaк цeлoгo, сoстoящeгo из связанных и взиaмнo пpoникaющих друг в другa чaстeй, фoрм и гeнoтипoв, oсoбo пoдчeркивaeт в свoeй рaбoтe

Н.И.Вавилов (1965), указывая на факты, связанные с родом *Avena* L. И поэтому реальная внутривидовая классификация в нашем понимании базируется на комплексном подходе к понятию ранга разновидности, как объективной единицы сложных полиморфных видовых систем.

В настоящее время ВИР располагает мировой коллекцией овса, насчитывающей около 10000 образцов, относящихся к четырем культурным видам, и 2000 образцов, принадлежащих к 22 дикорастущим видам, которые достаточно полно отражают спектр всего внутри- и межвидового разнообразия рода *Avena* L. Предыдущее изучение видовой коллекции было проведено в 1970-1971 гг., когда она насчитывала только 160 образцов дикорастущих видов овса (Пасынков, 1972). В последующие годы коллекция дикорастущих видов существенно возросла и только за последнее десятилетие путем выписки она пополнилась более чем 400 новыми образцами, относящимися к традиционным и вновь описанным видам из всех регионов происхождения и разнообразия бассейна Средиземного и Черного морей. В коллекцию были привлечены дикорастущие виды овса, которые упоминались в систематике Н.А.Родионовой и др. (1994), но не были изучены по морфологическим признакам. Среди них были формы диплоидных видов *A. atlantica* Baum, *A. damascena* Rajh. et Baum, *A. prostrata* Ladiz., тетраплоидных - *A. agadiriana* Baum et Fedak, *A. murphyi* Ladiz., *A. macrostachya* Balan. и гексаплоидного - *A. occidentalis* Dur. (Loskutov, 1998). Кроме этого, в коллекцию были привлечены многолетний перекрестноопыляемый тетраплоидный вид *A. macrostachya* Balan. и недавно описанный тетраплоидный вид - *A. insularis* Ladiz.

В результате проведения исследования на полях Пушкинских лаб. ВИР в 1988-2001 гг. было изучено около 3000 местных и дикорастущих образцов овса, принадлежащих к 26 видам. Морфологические описания проводили согласно Методическим указаниям по изучению мировой коллекции ячменя и овса (Лукьянова и др., 1973), Международному классификатору СЭВ рода *Avena* L. (1984), и Oat Descriptors (1985). Данное таксономическое исследование основывается на изучении важнейших морфологических признаков, с использованием данных по структуре кариотипа, которые были подтверждены результатами изучения спектров авенина и RAPD-анализа, а так же на анализе паспортных баз данных по ареалам распространения, литературных источников по межвидовым скрещиваниям и данным цитогенетики (Лоскутов и др., 1999а; 1999б; Лоскутов, 2001; 2003; Перчук, Лоскутов, 2002).

На основе комплексного изучения всего видового потенциала предлагается уточненная система видов рода *Avena* L. Мы предлагаем делить весь род на два подрода *Avenastrum* C. Koch, к которым относятся многолетние овсяноподобные травы, и типовой

подрод *Avena*, куда относятся все однолетние виды овса. Типовой подрод *Avena* L. мы подразделяем на две секции *Aristulatae* (Malz.) Losk. и *Avena* (L.) Losk. Мы считаем не правомерным деление рода на секции и секции на подсекции, предложенное А. И. Мальцевым (1930), где он включал все диплоидные и тетраплоидные виды в подсекцию *Aristulatae*, а гексаплоидные в *Denticulatae*. Виды, имеющие промежуточный характер нижней цветковой чешуи, который А. И. Мальцев называл *bisubulatae*, то есть шиловидным заострением, он относил к подсекции *Aristulatae* Malz. (в то время только виды *A. ventricosa* Balan. и *A. bruhnsiana* Grun. имели этот признак), мы относим такие виды к подсекции *Avena* (L.) Losk. В настоящее время таких видов с промежуточным шиловидным заострением нижней цветковой чешуи насчитывается уже четыре вида с различным уровнем плоидности.

#### Конспект системы рода *Avena* L.

##### I. Subgenus *Avenastrum* (C. Koch) Losk. comb.nov.

1. *Avena macrostachya* Bal.

##### II. Subgenus *Avena*

###### 1. Sectia *Aristulatae* (Malz.) Losk. comb.nov.

1. *A. pilosa* M. B.
2. *A. clauda* Dur.
3. *A. prostrata* Ladiz.
4. *A. damascena* Rajh. et Baum
5. *A. longiglumis* Dur.
6. *A. wiestii* Steud.
7. *A. hirtula* Lagas.
8. *A. atlantica* Baum
9. *A. strigosa* Schreb.

###### 2. Sectia *Avenae* (L.) Losk. comb.nov.

1. *A. ventricosa* Bal.
2. *A. bruhnsiana* Grun.
3. *A. canariensis* Baum
4. *A. agadiriana* Baum et Fed.
5. *A. magna* Murph. et Terr.
6. *A. murphyi* Ladiz.
7. *A. insularis* Ladiz.
8. *A. fatua* L.
9. *A. occidentalis* Dur.

10. *A. sterilis* L.
11. *A. ludoviciana* Dur.
12. *A. byzantina* C. Koch
13. *A. sativa*

Если рассматривать всю систему видов с эволюционной точки зрения, то можно прийти к выводу, что все виды секции *Aristulatae* (Malz.) Losk., с нашей точки зрения, являются боковыми тупиковыми ветвями эволюции, которые не участвовали в формировании гексаплоидных видов овса (Loskutov, 2003). Как диплоидный, так и тетраплоидный ряд этих видов заканчивается родственной этим видам культурной формой овса – *A. strigosa* Schreb. и *A. abyssinica* Hoch. соответственно. Большинство из этих дикорастущих видов сорно-полевые, то есть распространяются с зерном культурных растений, засоряя посевы сельскохозяйственных культур, и это обстоятельство увеличивает их жизнеспособность. Все они занимают достаточно широкие ареалы распространения и, до недавнего времени, занимали и занимают новые ареалы. Такими примерами могут служить, диплоидные виды *A. wiestii* Steud., *A. hirtula* Lagas., произрастающие во всех странах Средиземноморья и тетраплоид *A. barbata* Pott., который иногда конкурирует по распространению с *A. fatua* L. на всех континентах мира. С другой стороны, культурные виды, особенно, *A. strigosa* Schreb., который довольно широко использовался в Европе в XVI-XIX вв., сейчас практически не используется, а, в основном, сохраняется как реликтовая культура в нашей коллекции. *A. abyssinica* Hoch. вероятно, использовался как культура при очень примитивном уровне цивилизации, которая существовала до недавнего времени на территории Эфиопии. В настоящее время этот вид практически не используется. Вместе с *A. abyssinica* Hoch. в Эфиопии широко распространен эндемичный вид, его дикорастущий аналог – *A. vaviloviana* Mordv. Виды *A. strigosa* Schreb. и *A. abyssinica* Hoch. можно встретить как сорное растение на полях, как Европы так и Африки.

Все диплоидные и тетраплоидные виды секции *Avena* (L.) Losk., по нашему мнению, относятся только к дикорастущим или рудеральным растениям, то есть они не засоряют посевы культурных растений, а являются частью естественных фитоценозов некоторых стран Африканского побережья Средиземноморья, южного побережья Испании, Италии, Греции и части островов Средиземного моря и Атлантического океана. Большинство этих ареалов прерывисто и занимают островные территории, являясь эндемичными для данной области. В данное время ареалы этих видов сокращаются не только из-за антропогенного фактора, но и в силу других причин. Так, в своей работе, А. И. Мальцев (1930) отмечал, что вид *A. ventricosa* Val. имел широкое распространение в Алжире и на Кипре, в настоящее время мы имеем только очень узкий ареал этого вида с единичными растения-

ми в этих регионах. Эндемичный диплоидный вид *A. canariensis* Baum встречается только на ограниченном ареале Канарских о-вов (Испания) или другой тетраплоидный вид, выделенный из диплоидного вида и морфологически похожий на него, *A. agadiriana* Baum et Fed. распространен только на узком ареале в Алжире у г. Агадира. По сообщению испанских исследователей, тетраплоидные виды *A. magna* и *A. murphyi* Ladiz. уменьшили свои ареалы по сравнению с 70-ми годами XX столетия, когда проходили сборы Б. Баума, а *A. murphyi* Ladiz. ими вообще не был найден (Perez de la Vega et al., 1998). Много усилий было потрачено на нахождение промежуточной формы между тетраплоидными и гексаплоидными видами, и недавно был описан новый тетраплоидный вид *A. insularis* Ladiz., который был обнаружен в Италии (о-в Сицилия), на очень узком ареале. На материковой части Европы или Африки этот вид не встречается (Ladizinsky, 1998). По всей видимости, все выше перечисленные виды когда-то занимали большие ареалы, но, являясь обитателями сугубо ненарушенных фитоценозов, в силу определенных причин сильно уменьшили их. Все это наталкивает на вывод, что эти виды являются промежуточными формами, с сокращающимися ареалами, которые, в той или иной степени, явились прародителями гексаплоидных видов. Гексаплоидные виды секции *Avena* (L.) Losk. делятся на дикорастущие сорно-полевые и культурные виды, которые конкурируют между собой в завоевании новых ареалов распространения и использования.

Для подтверждения систематической обособленности некоторые виды были изучены более детально, в связи с тем, что по морфологическим признакам они отличались не столь значительно – это диплоидные виды *A. clauda* и *A. pilosa*, *A. ventricosa* и *A. bruhsiana*, *A. wiestii* и *A. hirtula*, тетраплоидные *A. magna* и *A. murphyi*, гексаплоидные *A. sterilis* и *A. ludoviciana*, *A. fatua* и *A. occidentalis*, *A. sativa* и *A. byzantina* (Лоскутов, 2003). Таким образом, все вышеперечисленные формы мы рассматриваем в ранге самостоятельных видов, которые представлены в уточненной системе видов рода *Avena* L.

Для определения всех видов данного рода были разработаны новые ключи. Необходимость изменения ключей для определения видов была продиктована тем, что современная система рода, в соответствии с последним изданием ботанической номенклатуры, должна была иметь строго дихотомическую структуру на уровне тезы и антитезы. С другой стороны многим видам, которые упоминались в предыдущей системе Родионовой и др. (1994), не были даны ключи для их определения. Среди таких дикорастущих видов, были диплоидные *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. atlantica*, тетраплоидные *A. murphyi*, *A. agadiriana*, *A. macrostasha* и гексаплоидный *A. occidentalis*, а так же вновь открытый тетраплоидный вид *A. insularis*.

Ключи для определения видов рода *Avena* L. были составлены на основании изучения морфологических признаков образцов мировой коллекции всего видового разнообразия.

Ключи для определения видов рода *Avena* L.

1. Многолетние растения.....*A. macrostachya* Bal.  
- Однолетние растения.....2
2. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя тонкими остями ...юююю.....3  
- Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя зубцами или шиловидными заострениями.....14
3. Колосковые чешуи очень неравные, нижняя почти вдвое короче верхней.....4  
- Колосковые чешуи почти равные или немного неравные.....5
4. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко опадают.....*A. clauda* Dur.  
- Только один нижний цветок в колоске с отчленением, опадает колоском.....*A. pilosa* M.B.
5. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко опадают.....6  
- Только один нижний цветок в колоске с отчленением, опадает колоском.....7
6. Колосовые чешуи длиной до 40 мм, каллус очень длинный около 10 мм, шиловидный.....*A. longiglumis* Dur.  
- Колосовые чешуи длиной 10-20 мм, каллус округлый или отсутствует.....8
7. Каллус эллиптической формы, ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой чешуи.....*A. atlantica* Baum  
- Ость прикрепляется в других частях цветковой чешуи.....9
8. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко опадают.....10  
- Все цветки в колоске без сочленений, при созревании не опадают.....13
9. Колосковые чешуи длиной только 12-15 мм, стебель стелющийся.....*A. prostrata* Ladiz.  
- Колосковые чешуи длиной около 20 мм, стебель прямостоячий.....*A. damascena* Rajh. et Baum
10. Нижняя цветковая чешуя на верхушке заканчивается только двумя остями, колосковые чешуи с 9-10 жилками.....*A. barbata* Pott.  
- Нижняя цветковая чешуя на верхушке, кроме двух остей, несет 1-2 боковых зубчика, колосковые чешуи с 7-9 жилками.....11
11. Нижняя цветковая чешуя на верхушке несет один боковой зубчик и две длинные ости, которые заметно превышают колосковые чешуи, след сочленения на каллусе продолговатый.....*A. hirtula* Lagas.  
- Нижняя цветочная чешуя на верхушке несет два боковых зубчика и две ости, след сочленения на каллусе почти яйцевидный или округлый.....12
12. Ости на концах цветковых чешуй длиной 3-6 мм.....*A. wiestii* Steud.

- Ости на концах цветковых чешуй длиной всего около 1 мм.....*A. vaviloviana* (Malz.) Mordv. 15
- 13. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя длинными остями иногда несет еще один боковой зубчик, метелка прямостоячая или одногривая.....*A. strigosa* Schreb.
- Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя короткими остями и с двумя боковыми зубчиками, метелка пониклая.....*A. abyssinica* Hochst.
- 14. Все цветки в колоске при созревании легко опадают.....15
- Все цветки в колоске при созревании отделяются только обламыванием.....24
- 15. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании опадают отдельными цветками.....16
- Только один нижний цветок в колоске с отчленением, опадает колоском.....17
- 16. Колоски с 2-3 цветками, колосковые чешуи длиной 23-25 мм.....*A. fatua* L.
- Колоски с 3-4 цветками, колосковые чешуи длиной 16-20 мм.....*A. occidentalis* Dur.
- 17. Каллус длинный шиловидной формы .....18
- Каллус эллиптической, овальной или округлой формы.....19
- 18. Каллус длиной 5 мм, колосковые чешуи длиной 27-30 мм.....*A. ventricosa* Balan.
- Каллус длиной 10 мм, колосковые чешуи длиной до 40 мм.....*A. bruhsiana* Grun.
- 19. Колоски маленького размера, длина колосковой чешуи 15-20 мм.....20
- Колоски большого размера, длина колосковой чешуи 25-30 мм.....21
- 20. Колоски маленького размера с 2-3 цветками, колосковые чешуи длиной 18-20 мм.....*A. canariensis* Baum
- Колоски маленького размера с 2 цветками, колосковые чешуи длиной 15-18 мм.....*A. agadiriana* Baum et Fedak
- 21. Колоски большого размера с 2 реже 3 цветками, колосковые чешуи длиной 25-30 мм.....*A. ludoviciana* Dur.
- Колоски большого размера с 3-5 цветками.....22
- 22. Колоски с 3-4 цветками, цветковая чешуя очень сильно опушена.....*A. magna* Murphy et Terr.
- Колоски V-образной формы с 3-5 цветками, цветковая чешуя средне опушена.....*A. sterilis* L.
- 23. Ость прикрепляется в 1/4 части от верхушки цветковой чешуи, каллус овальной формы.....*A. tumpurhyi* Ladiz.
- Ость прикрепляется ниже 1/3 части от верхушки цветковой чешуи, каллус эллиптической формы.....*A. insularis* Ladiz.

24. Площадка излома нижнего цветка прямая, верхний цветок при обмолоте отделяется от ножки колоска вверху, ножка остается при нижнем цветке.....*A. sativa* L.  
 - Площадка излома нижнего цветка скошенная, верхний цветок, сросшийся с ножкой, при обмолоте ножка ломается посередине.....*A. byzantina* C.Koch

При работе с коллекциями всех четырех культурных видов овса мы используем внутривидовую классификацию А. И. Мордвиной (1936) с изменениями Н. А. Родионовой и др. (1994), которые даются в Культурной флоре по овсу (Родионова и др., 1994). В таксономии А. И. Морвиной, основываясь на подходах F. Alefeld (1866) и других систематиков, которые изучали внутривидовой полиморфизм, были подробно разработаны внутривидовые таксоны для четырех культурных видов различной ploidy: *A. sativa* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. abyssinica* Hochst. и *A. strigosa* Schreb. В основу классификации были положены хорошо заметные и легко различимые признаки: форма метелки, цвет и опушение цветковых чешуй, длина колосковых чешуй, остистость, характер соединения цветков в колоске и наличие пленок у зерновки.

На основе многолетнего изучения коллекции дикорастущих видов по морфологическим признакам с учетом тщательного анализа существующих систем рода были определены внутривидовые морфотипы, отражающие весь спектр внутривидового полиморфизма (табл. 1). Морфотипы были выделены на основе Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1965б), который применим к близкородственным видам и родам. При изучении всего разнообразия дикорастущих видов овса было установлено, что наибольший размах изменчивости признаков характерный для всех видов, с одной стороны, и стабильность их проявления по годам независимо от места изучения - с другой, имеют признаки, связанные с цветком (зерновкой). Таковыми были цвет цветковой чешуи (леммы), характер и окраска ее опушения, которые отмечались неоднократно при изучении данного материала как А. И. Мальцевым (1930), так и Н. И. Вавиловым (1965б). Эти признаки можно считать наиболее таксономически значимыми и на протяжении почти десяти лет они используются для идентификации и проверки чистоты материала дикорастущих видов овса, который поступает в коллекцию после его изучения и размножения. Эти признаки являются первостепенно важными при выделении более мелких таксонов в пределах вида. Первоначально каждый из этих признаков был оценен баллами в соответствии с Международным классификатором рода *Avena* L. (1984). При комплексном подходе с целью разработки классификации морфотипов, существующая система видов была тщательно детализирована до ранга форм. При этом, основными признаками внутривидовых таксонов должны быть хорошо различимые и легко определяемые признаки зерновки.

Таблица 1. Основные морфотипы, характерные для форм дикорастущих и сорно-полевых видов рода *Avena* L.

Цвет леммы	Опушение леммы	Цвет опушения	Морфотипы
Белый	гладкий		<i>albida</i> (Marq.) Losk.
	опушенный		<i>albescens</i> (Malz.) Losk.
Серый (черный)	гладкий		<i>nigra</i> (Alef.) Losk.
	опушенный		<i>nigrescens</i> (Malz.) Losk.
Желтый	гладкий		<i>flava</i> (Koern.) Losk.
	опушенный		<i>flavescens</i> (Malz.) Losk.
Коричневый	гладкий		<i>braunii</i> (Koern.) Losk.
	опушенный	светлый	<i>genuina</i> (Malz.) Losk.
		темный	<i>atherantha</i> (Malz.) Losk.

Результаты изучения морфологических признаков, сведенные в базу данных позволила нам выделить контрастные ботанические морфотипы дикорастущих видов овса. Основываясь на Вавиловском законе гомологических рядов в наследственной изменчивости, предлагается использовать определенные морфотипы по всем дикорастущим и сорно-полевым видам овса. Использование на практике идентификации образцов согласно определенным ботаническим морфотипам внутри видов позволяет лучше сохранять богатство разнообразия дикорастущих видов овса (Loskutov, 2003).

Таким образом, на основе современных данных, полученных в результате анализа мировой литературы, паспортных баз данных всего мирового разнообразия по овсу, всестороннего изучения морфологического и биологического полиморфизма с привлечением данных по структуре кариотипа, по спектрам запасных белков авенина и RAPD-анализу была разработана, основанная на степени родства с гексаплоидными видами, измененная система рода *Avena* L.

## Литература

1. Авдулов Н. П. Кариосистематическое исследование семейства злаков//Приложен. 44-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1931. 430 с.
2. Вавилов Н. И. Иммуниетет растений к инфекционным заболеваниям//Отч. из изв. Петровск.с.-х. акад. год 1918. М., 1919. 25-27. 128-134. 180-184.
3. Вавилов Н. И. Новая систематика культурных растений. Избранные труды. т. 3. 1962. с. 492-503.
4. Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Избранные труды. Т. 5. 1965а. с. 9-107.
5. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избранные труды. Т. 5. 1965б. С. 179-222.
6. Коровина О. Н. Методические указания к систематике растений. Л., 1981. 167 с.
7. Лоскутов И. Г., Абрамова Л. И. Морфологическая и кариологическая инвентаризация видов рода *Avena* L//Цитология. 1999а. Т. 41. № 12. С. 1069-1070.
8. Лоскутов И. Г., Чмелева З. В., Губарева Н. К., Хорева В. И., Низова Г. К. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес. (Характеристика зерна образцов дикорастущих видов овса по содержанию и аминокислотному составу белка и по содержанию и жирнокислотному составу маслу в условиях Ленинградской области. Белковые формулы овса по электрофоретическим спектрам авенина). С-П., 1999б. Вып. 704. 44 с.
9. Лоскутов И. Г. Межвидовые скрещивания в роде *Avena* L//Генетика. 2001. V. 37. № 5. С. 581-590.
10. Лоскутов И. Г. Видовое разнообразие и селекционный потенциал рода *Avena* L. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. С-П., ВИР. 2003. 38 с.
11. Лукьянова М. В., Родионова Н. А., Трофимовская А. Я. Методические указания по изучению мировой коллекции ячменя и овса. Л., 1973. 29 с.
12. Мальцев А. И. Новая система sectio *Euavena* Griseb//Бюл. по прикл. бот., ген. и селекции. 1929. 20. С. 127-149.
13. Мальцев А. И. Овсяги и овсы sectio *Euavena* Griseb. Приложение 38-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1930. 522 с.
14. Международный классификатор рода *Avena* L. Л., ВИР. 1984. 39 с.
15. Мордвинкина А. И. Овес.- *Avena*. Культурная флора СССР. Т. 2. Хлебные злаки. Рожь, ячмень, овес. М-Л., 1936. С. 333-438.
16. Мордвинкина А. И. Сортовые ресурсы овса//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1969. Т. 41. Вып. 1. С. 87-93.

17. Пасынков В. И. Дикие виды овса и перспективы их использования в селекции. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Л., 1972. 16 с.
18. Перчук И. Н., Лоскутов И. Г. Изучение видового разнообразия овса с использованием RAPD-анализа//Аграрная Россия. 2002. № 3.С. 41-43.
19. Родионова Н. А., Солдатов В. Н. К истории систематики рода *Avena* L//Тр. по прикл. бот., генет. и селекции ВНИИР. 1982. Т. 73. Вып. 1. С. 3-9.
20. Родионова Н. А., Солдатов В. Н., Мережко В. Е., Ярош Н. П., Кобылянский В. Д. Овес. Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. 1994. 367 с.
21. Рожевец Р. Ю. Род 132. *Avena* L. Флора СССР. Из-во АН СССР. Л., Т. 2. 1934. С. 259-270.
22. Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. АН СССР. М.-Л., 1946. 255 с.
23. Цвелев Н. Н. *Avena*. Злаки СССР. Л., 1976. С. 235-246.
24. Alefeld F. Landwirtschaftliche Flora. Berlin. 1866. С. 319-322.
25. Baum B. R. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (*Poaceae*). Canada. monogr. 14. 1977. 463 pp.
26. Baum B. R. Classification of the oat species (*Avena*, *Poaceae*) using various taximetric methods and an information-theoretic model//Can. J. Bot. 1974. V. 52. P. 2241-2262.
27. Baum B. R., Fedak G. A new tetraploid species of *Avena* discovered in Morocco//Can. J. Bot. 1985. V. 63. 8. P. 1379-1385.
28. Cosson M. E. Classification des especes du genre *Avena*//Bull soc. bot. France. 1854. I. 11.
29. Durieu de Maisonneuve M. C. Rev. bot. I. 1845. 359.
30. Durieu de Maisonneuve M. C. Act. Soc. Linn. Bordeaux. 1855. XX. 37-47.
31. Grisebach A. Spicil. flora Rumel. 1844. II. 452.
32. Haussknecht C. Uber Abstammung des Saathabers. Mitteil. d. geogr. Gesellsch. (Thur.) Jena III. 1885. P. 31-242.
33. Koch C. Beitrage zu einer Flora des Orientes. Linneaea. 1848. XXI. 289-443.
34. Ladizinsky G., Zohary D. Notes on species delimitation species relationships and polyploidy in *Avena* L//Euphytica. 1971. V. 20. 3.P. 380-395.
35. Ladizinsky G. Biological species and wild genetic resources in *Avena*//Proc. 3rd Inter. Oat Confer. Lund. Sweden. 1989a. P. 76-86.
36. Ladizinsky G. Biological species and wild genetic resources in *Avena*//IBPGR. Report of a Working Group on *Avena*. Radzikow. Poland. 1989b. P. 19-32.

37. *Ladizinsky G.* A new species of *Avena* from Sicily, possible the tetraploid progenitor of hexaploid oats//Genetic Resources and Crop Evolution. 1998. V. 45. P. 263-269.
38. *Linneaus C.* Genera plantarum. 1737. 15.
39. *Linneaus C.* Species Plantarum. 1753. V. 1. A facsimile of the first edition. London 1957. 1959.
40. *Linneaus C.* Species Plantarum. 1762. V. 2. London. 118 p.
41. *Loskutov I. G.* Establishment of the core collection of *Avena* wild species//Report of a Working Group on *Avena*. Fifth meeting. Vilnius. Lithuania. IPGRI. Rome. Italy. 1998. P. 34-36.
42. *Loskutov I. G.* Classification and diversity of genus *Avena* L//Report of ECP/GR Cereals Network, 1-st meeting, Armenia, IBPGR, 2003.
43. *Marschall D. R., Bieberstein V. D.* Flora Taur.-cauc. III. Suppl. 1819. 84.
44. *Metzger J.* Europaeischen Cerealen. Heidelberg. 1824. 54. XIV.
45. Oat Descriptors. Rome. IBPGR. 1985. 21 p.
46. *Perez de la Vega M., Saenz de Miera L. E., Garcia P.* Collecting wild germplasm in Spain//IBPGR, Report of a Working Group on *Avena*, Vilnius, Lithuania, 1998. P. 65-69.
47. *Rajhathy T., Thomas H.* Cytogenetics of oats (*Avena* L.). Misc. Publ. Genetics Soc. Canada. N2. 1974. P. 5-90.
48. *Regel E.* Acta Horti Petropolitani. 1880. V. VII. 8. 632 pp.
49. *Richter A.* Tent. flora Abyss. II. 1853. 415.
50. *Roth K.* Bot. Abh. Beob. 1787. 42.
51. *Roemer, Schultes.* Syst. Veg. II. 1817. 669.
52. *Schreber I.* Spicil. Flora Lips. 1771. 52.
53. *Steudel J.* Syn. plan. gram. 1855. I. P. 231-234.
54. *Thellung A.* Uber die Abstammung, den systematischen Wert und die Kulturgeschichte der Saathafer-Arten (*Avena sativa* Cosson), Beitrag zu einer naturlichen Systematic von *Avena* sect. *Euavena*//Veierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. Zurich. 1911. LVI. P. 311-345.
55. *Thellung A.* Dier Ubergangsformen von Wildhafertypus (*Avena agrestes*) zum Saathafertypus (*Avena sativae*)//Recueil des travaux botaniques neerlandais. 1928. V. XXVa. P. 416-444.
56. *Trabut L.* Origin of cultivated oats//Journal of Heredity. 1914. V. 5. N 2. P. 74-85.
57. *Zade A.* Der Hafer. Eine monographie auf wiss. u. practisch//Grundlage. B. 2-1 (Jena), 1918.