

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Использование подходов Н.И. Вавилова к филогении и эволюции культурных видов рода *Avena* L.

И.Г. Лоскутов^{1, 2} , А.А. Гнутиков¹, Е.В. Блинова¹, А.В. Родионов^{2, 3}

¹ Федеральное исследовательское учреждение Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

² Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

³ Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

 i.loskutov@vir.nw.ru

Аннотация. Центральной проблемой, которую исследовал Н.И. Вавилов, было учение о мировом генофонде культурных растений. Теоретическую основу этого учения составили: закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, разработка проблемы вида как системы, ботанико-географические основы селекции и теория центров происхождения культурных растений. Собранные Н.И. Вавиловым и его соратниками со всех уголков мира коллекция генетических ресурсов растений ВИР, представляющая всю полноту ботанического, морфологического и генетического разнообразия, позволяет проводить исторические, эволюционные, филогенетические и прикладные селекционные исследования, направленные на раскрытие потенциала всего коллекционного материала. Положения Н.И. Вавилова по комплексному анализу всего видового и внутривидового разнообразия культурных и диких видов дают возможность сделать верные выводы при изучении сложных экологически дифференцированных видовых систем, связанных в своем формировании с определенной средой и воздействием отбора. Все разнообразие видов культурного овса, как было доказано Н.И. Вавиловым, имеет сорно-полевое происхождение. Этот процесс можно наглядно проследить в Испании – на примере культурного диплоидного вида *Avena strigosa*, в Эфиопии – *A. abyssinica*, в Турции и Иране – *A. byzantina* и на сорно-полевых формах *A. sativa*. Изучение комплекса морфологических признаков не дает полного представления об эволюционном и систематическом положении некоторых видов и форм овса. Для исследования полиморфизма, филогении и эволюции овса перспективны активно разрабатываемые в настоящее время методы и подходы с использованием ДНК-маркеров и геномных технологий. Появился ряд работ, затрагивающих молекулярные аспекты эволюции и филогении рода *Avena*. В исследованиях используют различные маркеры генов, участков генов, межгенных спейсеров (внутренних и внешних), как ядерных, так и хлоропластных и митохондриальных, геномные подходы и другие современные методы. На основе комплексного изучения полного внутривидового разнообразия из разных зон ареала культурных видов овса и анализа данных по географическому распределению ареалов форм и видов установлено, что процесс формирования гексаплоидных видов шел также в западной части Средиземноморья, и затем при продвижении на восток эти формы стали занимать значительные пространства в районе Юго-Западного Азиатского центра, образуя большое внутривидовое разнообразие диких и переходных сорных форм к культурным видам гексаплоидного овса. В результате анализа внутривидового разнообразия староместных сортов были уточнены центры формообразования всех культурных видов овса. Осуществленный с помощью метода секвенирования следующего поколения (NGS) филогенетический анализ представительного внутривидового разнообразия культурных и диких видов рода *Avena* показал, что диплоидные виды с вариантами генома А в действительности являются не первичными диплоидами, а своеобразным средиземноморским интрогрессивно-гибридизационным комплексом видов, спорадически вступающих в межвидовые скрещивания. Установлено, что тетраплоидный культурный вид *A. abyssinica*, вероятнее всего, происходит от дикого вида *A. vaviloviana*. Анализ путей одомашнивания культурных видов овса *A. sativa* и *A. byzantina* показал, что наиболее массовый риботип гексаплоида *A. sativa* унаследован от *A. ludoviciana*, а второй по массовости – от *A. magna*, в то же время *A. byzantina* обладает двумя уникальными семействами риботипов, скорее всего, унаследованными от вымершего вида овса или криптовида, до сегодняшнего дня не обнаруженного. Ключевые слова: виды овса; центры происхождения; внутривидовое разнообразие; закон гомологических рядов; NGS секвенирование; мировая коллекция ВИР.

Для цитирования: Лоскутов И.Г., Гнутиков А.А., Блинова Е.В., Родионов А.В. Использование подходов Н.И. Вавилова к филогении и эволюции культурных видов рода *Avena* L. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(8):921-932. DOI 10.18699/VJGB-23-107

The application of Vavilov's approaches to the phylogeny and evolution of cultivated species of the genus *Avena* L.

I.G. Loskutov^{1, 2} , A.A. Gnutikov¹, E.V. Blinova¹, A.V. Rodionov^{2, 3}

¹ Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

² Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

³ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

 i.loskutov@vir.nw.ru

Abstract. The central problem that Vavilov was investigating was the overall concept of global plant genetic resources. The theoretical basis of this concept consisted of the law of homologous series in variation, research on the problem of species as a system, botanical and geographical bases of plant breeding, and the key theory of the centers of origin of cultivated plants. The VIR global collection of plant genetic resources collected by Vavilov and his associates from all over the world reflects the fullness of botanical, morphological and genetic diversity, and can be used for historical, evolutionary, phylogenetic and applied breeding research aimed at unlocking the potential of all the collection material. The whole diversity of cultivated oats, as was proved by Vavilov, had originated from segetal weeds. This process can be clearly traced in Spain on the example of the cultivated diploid species *A. strigosa*, *A. abyssinica* in Ethiopia, *A. byzantina* in Turkey and Iran, and on segetal forms of *A. sativa*. The studies of the morphological features as a whole do not yield a complete picture of the evolutionary and systematic status of some oat species and forms. The methods and approaches that use DNA markers and genomic technologies, and are promising for the study of oat polymorphism and phylogeny have been actively researched recently. A number of works devoted to the molecular aspects of the evolution and phylogeny of the genus *Avena* have recently appeared. The research uses various markers of genes, gene regions, intergenic spacers (internal and external), both nuclear and chloroplast and mitochondrial, genomic approaches and other modern methods. On the basis of a comprehensive study of the complete intraspecific diversity from different zones of the distribution range of cultivated oat species as well as on the basis of an analysis of data on the geography of forms and species distribution ranges, it was established that the process of hexaploid species formation also took place in the western part of the Mediterranean, and subsequently, when moving eastward, these forms started occupying all the vast spaces in the region of the Southwest Asian center, forming a large intraspecific diversity of wild forms and weedy ones in transit to cultivated hexaploid oat species. An analysis of the intraspecific diversity of landraces has specified the centers of morphogenesis of all cultivated oat species. The phylogenetic analysis of the representative intraspecific diversity of cultivated and wild *Avena* species carried out using next generation sequencing (NGS) showed that diploid species with A-genome variants are in fact not primary diploids, but a peculiar Mediterranean introgressive hybridization complex of species that sporadically enter into interspecific hybridization. It was established that the tetraploid cultivated species *A. abyssinica* had most likely originated from the wild *A. vaviloviana*. An analysis of the ways of *A. sativa* and *A. byzantina* domestication showed that the most widespread ribotype of the *A. sativa* hexaploid was inherited from *A. ludoviciana*, and the second most widespread one, from *A. magna*, while *A. byzantina* has two unique ribotype families, most likely inherited from an extinct oat species or a still undiscovered cryptospecies.

Key words: *Avena* species; center of origin; intraspecific diversity; law of homologous series; NGS methods; sequences; VIR global collection.

For citation: Loskutov I.G., Gnutikov A.A., Blinova E.V., Rodionov A.V. The application of Vavilov's approaches to the phylogeny and evolution of cultivated species of the genus *Avena* L. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(8):921-932. DOI 10.18699/VJGB-23-107

Введение

При рассмотрении научного наследия Николая Ивановича Вавилова отмечается то, как переплетены и дополняют друг друга его исследования как растениевода, селекционера, ботаника и этнографа. Невозможно провести границы между его трудами селекционного, растениеводческого и генетического характера. Эта особенность имеет большое научное значение, она знаменует собой комплексный поворот в теории и методах исследования. Он всегда шел новыми путями и пытался взглянуть на исследуемый им мир растений с еще неизвестной точки зрения.

Центральной проблемой, которую Н.И. Вавилов разрабатывал всю жизнь, было учение о мировом генофонде культурных растений. Оно включает в себя ряд крупных теоретических обобщений, определивших новые пути в теории интродукции и прикладной ботанике, принесших Н.И. Вавилову мировую славу и сыгравших видную роль в развитии генетики и селекции сельскохозяйственных культур во всем мире. Теоретическую основу этого учения составили: закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, разработка проблемы вида как системы, ботанико-географические основы селекции и теория центров происхождения культурных растений (Loskutov, 1999; Loskutov, 2009).

Главные идеи в работах Н.И. Вавилова – эволюция растительного мира, основанная на ботанической географии, и последовательность этапов изменчивости в простран-

стве и во времени, свойственная культурным и диким видам растений (Vavilov, 1997).

Истоки особого подхода Н.И. Вавилова к изучению обширного растительного материала лежат в творчестве таких великих предшественников, как Альфонс Декандоль (Alphonse De Candolle) и Чарльз Дарвин (Charles Darwin). Примечательно, что книгу «Центры происхождения растений» (1926) Н.И. Вавилов начинает словами: «Посвящается памяти Альфонса Декандоля, автора “Géographie botanique raisonnée”, 1855, “La phytographie ou l’art de décrire les végétaux considérés sous différents points de vue”, 1880, “Origine des plantes cultivées”, 1882».

В статье «Учение о происхождении культурных растений после Дарвина» (1940) Н.И. Вавилов отмечал, что, подходя к изменчивости и эволюции культурных растений, Ч. Дарвин опирался прежде всего на труды А. Декандоля, но Дарвина интересовали эволюция видов, наследственные изменения, которым подвергся вид, взятый в культуру, а Декандоля – установление родины культурных растений. В отличие от А. Декандоля, Н.И. Вавилов, как и Ч. Дарвин, уделил большое внимание как основным областям возникновения видов, так и эволюционным этапам, пройденным видами при их расселении под действием культуры, условий среды и под влиянием естественного и искусственного отбора. Исходя из основных положений теорий Ч. Дарвина и А. Декандоля, Н.И. Вавилов сформулировал задачи исследований, рассчитанные на боль-

шой отрезок времени. Он задумал планомерное исследование генетического разнообразия и происхождения важнейших культур с охватом всех эволюционных этапов, от первичных областей, где можно еще проследить связи их с дикими формами и могут быть установлены филогенетические взаимоотношения различных диких видов с культурными формами, с прослеживанием дальнейшего исторического расселения видов, до конечных звеньев современной селекции (Vavilov, 1992).

Н.И. Вавилов подчеркивал, что эволюция шла в пространстве и во времени, а значит, только подойдя вплотную к географическим центрам формообразования, установив все звенья, связующие виды, можно искать пути овладения синтезом линнеевских видов, понимая последние как системы форм, обладающие огромным внутривидовым разнообразием аллелей. Сама проблема видообразования рассматривалась им не как проблема образования отдельных рас, которые, по представлению Дарвина, обособлялись в особые виды, а как процесс происхождения сложных генетически и фенотипически разнообразных популяций, каковыми являлись настоящие линнеевские виды, для каждого из которых и для каждой родственной группы характерен свой спектр морфологической и физиологической изменчивости (Vavilov, 1992).

Значение открытия центров происхождения культурных растений Н.И. Вавиловым в 1926 г. состоит в возможности нахождения в этих областях ценного генофонда форм растений, наиболее адаптивных к разнообразным условиям среды, представленных гетерогенными популяциями (Vavilov, 1992).

В первичных центрах параллельно и независимо друг от друга могут проходить разнообразные, а иногда разнонаправленные генетические процессы, приводящие к несовпадению центров происхождения растений и наибольшему внутреннему генетическому разнообразию. В этих центрах сосредоточено большинство доминантных аллелей генов. Зоны сосредоточения рецессивных форм – это районы интенсивного мутационного формообразования, находящиеся на периферии центров происхождения. На основе анализа соотношения доминантных и рецессивных форм в пределах видов в определенной географической зоне могут быть установлены уровень формообразовательных процессов, темп и стадия эволюции видов (Vavilov, 1992).

Подводя итог своей плодотворной работы по видообразованию, Н.И. Вавилов опубликовал работу «Линнеевский вид как система», основные положения которой были доложены в 1930 г. на V Международном ботаническом конгрессе в Кембридже (Великобритания) (Vavilov, 1931). Здесь концепция линнеевского вида как закономерной системы в определенных пределах фенотипически, физиологически, генетически варибельных форм представляется весьма существенной как для практического изучения культурных растений, так и для изучения основных вопросов эволюционного процесса. Подойти вплотную к исследованию этого процесса можно было, только понимая линнеевский вид в его разнообразии, а не как монотипный вид, описанный по немногим экземплярам. Поэтому решение основных вопросов эволюции не

могло быть принято без учета вида как сложной системы форм (генотипов). Генетика отдельных видов дает представление о наследственной природе вида только тогда, когда она базируется не на случайных нескольких образцах или сортах, а на определенном, тщательно подобранном, хотя бы выборочно, материале (Vavilov, 1992).

Собранная Н.И. Вавиловым и его соратниками со всех уголков мира коллекция генетических ресурсов растений, отражающая всю полноту ботанического, морфологического и генетического разнообразия и сохранный сотрудниками ВИР в тяжелейшие периоды истории, позволяет проводить исторические, эволюционные, филогенетические и прикладные селекционные исследования, направленные на раскрытие потенциала всего коллекционного материала (Лоскутов, 2009).

По Н.И. Вавилову, вид – это сложная, подвижная, обособленная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом, подчиняющаяся действию закона гомологических рядов в наследственной изменчивости (Vavilov, 1992). Для определения системы вида необходимы проведение исследования полного внутривидового разнообразия из разных зон ареала и установление размаха изменчивости признаков в разных условиях среды. Эти положения являются теоретической основой, которая дает возможность строить прогноз нахождения различных форм растений и объясняет, как система наследственных форм вида эволюционирует соответственно условиям произрастания. Закон гомологических рядов помогает установить твердые основы систематики культурных растений, дает представление о месте каждой систематической единицы в огромном богатстве растительного мира. И поэтому реальная внутривидовая классификация должна базироваться на комплексном подходе к понятию ранга разновидности как объективной единицы сложных полиморфных видовых систем. Н.И. Вавилов особо подчеркивал сложность системы вида как целого, состоящего из связанных и взаимно проникающих друг в друга частей, форм и генотипов, указывая на факты, связанные с родом *Avena* L. (Vavilov, 1951).

Н.И. Вавилов об эволюции и филогении рода *Avena*

В своих работах Н.И. Вавилов большое внимание уделял эволюции и филогении всего рода *Avena* L. В 1927 г. он говорил о четырех связанных происхождением основных генетических группах культурного овса: *A. sativa* L. – *A. fatua* L.; *A. byzantina* K. Koch – *A. sterilis* L.; *A. strigosa* Schreb. – *A. barbata* Pott ex Link; *A. abyssinica* Hochst. Особенно сложной была первая, чрезвычайно полиморфная группа *A. sativa*, происхождение которой связано с Азией (Vavilov, 1992). Эта точка зрения стала доминировать во всех исследованиях, в противоположность мнению о европейском происхождении культурного овса (Ladizinsky, 1989).

Овес (*Avena* L.) с генетической точки зрения по сравнению с другими зерновыми культурами и до настоящего времени изучен недостаточно. Планомерное исследование сортового разнообразия и отдельных видов рода в целом дает информацию о локализации центров их формооб-

разования, эволюции и доместикиации (Loskutov, 2007). Виды рода *Avena* отличаются большим морфологическим и эколого-географическим разнообразием, а местные сорта – высокой адаптивностью. В мировой литературе с начала XX в. накоплено значительное число данных о многочисленных формах и видах всего рода, центрах их наибольшего разнообразия и происхождения (Мальцев, 1930; Baum, 1977; Vavilov, 1992; Родионова и др., 1994; Loskutov, Rines, 2011; Ladizinsky, 2012).

Староместные сорта, в том числе средиземноморские, собранные экспедициями Н.И. Вавилова и его соратников, изучались в 1930–1950-е гг. и в настоящее время детально не исследованы (Мордвинкина, 1960). До сих пор многие проблемы остаются до конца нерешенными: нет единого мнения о происхождении, систематическом положении, родственных связях и путях вхождения в культуру видов овса. Сравнительное изучение (староместных и сорно-полевых) сортов и диких видов овса в эволюционном (процесс одомашнивания), таксономическом и селекционном отношении вызвано большим интересом селекционеров к их практическому использованию.

Для определения областей происхождения и формообразования видов овса используется дифференциальный ботанико-географический метод, разработанный и широко использованный Н.И. Вавиловым. Сущность этого метода состоит в определении большого внутривидового разнообразия в анализе дифференциации какого-либо вида растений на разновидности и генетические группы, в выяснении характера распределения наследственного разнообразия форм вида в пределах ареала с установлением географических центров скопления этого разнообразия и географической локализации формообразовательного процесса (Vavilov, 1992). Анализ коллекционных образцов показал, что все рассматриваемые формы овса, принадлежащие к отдельным видам, характеризовались морфологическими особенностями и определенными ареалами.

По мнению Н.И. Вавилова, свести происхождение видов культурного овса к одному географическому центру не представляется возможным. Виды культурного овса (диплоидные и полиплоидные), бесспорно, полифилетического происхождения. Отдельные виды, по всей вероятности, самостоятельно входили в культуру. Во всяком случае, было бы ошибочно считать культурный овес связанным только с Европой. Наличие в Китае эндемичных пленчатых и голозерных групп *A. sativa*, широкое распространение в диком виде и в качестве сорных растений *A. fatua* и *A. ludoviciana* Durieu в Туркестане, Бухаре, Афганистане, Персии, в Закавказье, Армении, присутствие здесь многих оригинальных групп сорного культурного овса и овсюгов свидетельствуют об участии Азии в формообразовании группы *A. fatua*–*A. ludoviciana*–*A. sativa* пленчатых и голозерных форм (Vavilov, 1992).

Все разнообразие видов культурного овса, как было показано Н.И. Вавиловым (Vavilov, 1992), имеет сорно-полевое происхождение. С распространением видов на север или в высокогорья, в более суровые и влажные условия произрастания, овес со временем замещал основные культуры (среди которых первоначально он был только одним из сорных растений) и сам становился самостоя-

тельно возделываемым растением. Этот процесс можно наглядно проследить в Испании на примере культурного диплоидного вида *A. strigosa*, в Эфиопии – *A. abyssinica*, в Турции и Иране – *A. byzantina* и на сорно-полевых формах *A. sativa* convar. *asiatica* (Vavilov) Rodionova et Soldatov и *A. sativa* convar. *volgensis* (Vavilov) Rodionova et Soldatov (Лоскутов, 2007).

Внутривидовое разнообразие культурных видов овса

Культурный диплоидный вид *A. strigosa*, по классификации Н.А. Родионовой с коллегами (1994), делится на три подвида: *A. strigosa* (Schreb.) subsp. *strigosa*, *A. strigosa* subsp. *brevis* (Roth) Husn. и *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (Vavilov) Kobl. et Rodionova, которые имеют четкую географическую дифференциацию. Из 15 определенных разновидностей всего вида *A. strigosa* 8 было обнаружено у местных образцов из Испании и 11 – у образцов из Португалии. Всего на Пиренейском п-ове встречается 13 разновидностей, большинство из которых являются эндемичными для этого региона. Наибольшая часть разнообразных форм этого вида имела распространение в Испании, Португалии, Германии и Великобритании, кроме этого, единичные формы происходили из ряда других европейских стран. Таким образом, центр происхождения и разнообразия диплоидного культурного вида *A. strigosa* – Пиренейский п-ов, где широко распространены и его дикие родичи, и вероятные прародители – диплоидные виды *A. hirtula* Lag. и *A. wiestii* Steud. (Loskutov, Rines, 2011). По археологическим данным, собранным А.И. Мальцевым (1930), *A. strigosa* был первым культурным видом овса, который возделывался в Европе уже в эпоху неолита, т. е. около 1500 лет до н. э.

Тетраплоидный культурный вид *A. abyssinica*, засоряющий поля ячменя и пшеницы, в настоящее время ограниченно возделывается в культуре, хотя имеет культурный тип сочленения зерновок, не осыпавшихся при созревании. Кроме этого эндемичного вида, на территории Эфиопии из диких видов произрастают только тетраплоидные – *A. vaviloviana* (Malzew) Mordv. и *A. barbata*. Вид *A. abyssinica* имеет очень много общих черт с *A. vaviloviana* и считается его культурным аналогом.

Все небольшое внутривидовое разнообразие из шести форм в ранге разновидностей *A. abyssinica* встречается только на территории современной Эфиопии (Родионова и др., 1994). По свидетельству А.И. Мальцева (1930), Эфиопский центр разнообразия тетраплоидных видов овса является вторичным, и формы, распространенные в нем, в ранней исторической эпохе имели связи со Средиземноморским центром происхождения. Вторичность происхождения этого центра доказывает и то, что два родственных вида, *A. vaviloviana* и *A. abyssinica*, характеризуются сугубо яровым типом развития, являющимся вторичным относительно озимого типа развития. По всей видимости, два вида, *A. vaviloviana* и *A. abyssinica*, найдя в Эфиопии наиболее благоприятные климатические и почвенные условия для произрастания южнее от Средиземноморского центра и распространившись здесь, не смогли продвинуться дальше из-за более жестких засуш-

ливых климатических условий в сопредельных с Эфиопией странах (Loskutov, Rines, 2011).

Гексаплоидный культурный вид *A. byzantina*, по мнению Н.А. Родионовой с коллегами (1994), насчитывает 15 разновидностей, из которых 9 обнаружено у местных образцов из Алжира, по 8 – из Марокко и Турции, 7 – из Греции, 6 – из Израиля и по 5 – из Испании и Италии; остальные страны, где был распространен этот вид, имели от трех до одной разновидности. Как отмечает Н.И. Вавилов, основной район многообразия этого вида концентрируется на Средиземноморском побережье Северной Африки (Vavilov, 1992). Таким образом, первичным центром формообразования *A. byzantina* являются территории Алжира и Марокко, где сосредоточено его наибольшее местное ботаническое разнообразие, а наличие значительного числа промежуточных форм на территории Турции говорит о том, что этот регион – вторичный центр разнообразия данного вида (Лоскутов, 2007).

Изучение внутривидового разнообразия коллекции пленчатых форм гексаплоидного культурного вида *A. sativa* L. показало, что сорно-полевые группы разновидностей, насчитывающие около 130 местных образцов в коллекции ВИР, локализуются на территории Ирана, Грузии и Российской Федерации (Дагестан, Татарстан, Башкортостан и Чувашия). Одна группа форм, засоряющая посевы, характеризовалась примитивными или переходными признаками и имела четкую приуроченность к определенным ареалам. Анализ данных по разновидностиному составу местных образцов коллекции показал, что формы *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* (Родионова и др., 1994) имели наибольшее разнообразие только на территории Ирана и Грузии, где были выделены все три разновидности, характеризующие данную группу, в Российской Федерации (Дагестан) обнаружена только одна разновидность этой группы.

Кроме того, здесь была найдена форма, принадлежащая разновидности из группы *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis* (Родионова и др., 1994), что является связующим звеном двух групп разновидностей между собой. Сама группа, *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis*, имеет четыре разновидности, наибольшее разнообразие которых приурочено к Российской Федерации, все четыре относятся к территории Татарстана, три разновидности были найдены в Башкортостане, Чувашии и Ульяновской области, две – в Удмуртии и лишь по одной – в Кировской, Саратовской областях и Мордовии. В других регионах распространения пленчатого овса эти формы не встречаются. По всей видимости, из Юго-Западного Азиатского центра через Иран и далее в Грузию, Российскую Федерацию (Дагестан, Саратовская область, Ульяновская область, Татарстан, Чувашия, Башкортостан) пленчатые формы *A. sativa* subsp. *sativa*, засоряя посевы, начали входить в культуру и распространяться по всем направлениям (Лоскутов, 2007).

Другой подвид, *A. sativa* subsp. *nudisativa* (Husn.) Rodionova et Soldatov, – или голозерные формы гексаплоидного овса (Родионова и др., 1994), по свидетельству Н.И. Вавилова (Vavilov, 1992), произошли из Китая. По литературным данным известно, что голозерный овес

имел распространение в Китае уже в V в. н. э. (Zukovskij, 1962). С удалением от основного центра разнообразия на восток изменились условия произрастания, в результате чего появились голозерные мутации *A. sativa*, которые закрепились на новых местообитаниях. Таким образом, у *A. sativa*, как и у *A. strigosa*, наблюдается цикл перехода форм дикого, культурного пленчатого и голозерного типа. И последний тип, будучи рецессивной мутацией, возникает на удалении от территории основного разнообразия близкородственных пленчатых форм.

Анализ данных по внутривидовому разнообразию голозерных староместных сортов гексаплоидного культурного вида *A. sativa*, насчитывающих свыше 40 образцов, показал, что из четырех разновидностей, определенных в коллекции ВИР (Родионова и др., 1994), все четыре были идентифицированы у образцов из Монголии, три – из Китая и две из сопредельной территории России (Красноярский край) (Loskutov, 1999). Для образцов из других регионов характерны две наиболее распространенные разновидности: *A. sativa* subsp. *nudisativa* var. *inermis* Koern. и *A. sativa* subsp. *nudisativa* var. *chinensis* Doell. Следовательно, центр разнообразия форм голозерного гексаплоидного овса – район Монголии и северо-западного Китая.

Использование ДНК-маркеров и геномных технологий

в исследованиях эволюции видов *Avena*

Изучение комплекса морфологических признаков не дает полного представления об эволюционном и систематическом положении некоторых видов и форм овса. Для исследования полиморфизма и филогении овса перспективны активно разрабатываемые в настоящее время методы и подходы с использованием ДНК-маркеров и геномных технологий.

Недавно появился ряд работ, затрагивающих молекулярные аспекты эволюции и филогении рода *Avena* (Fu, 2018; Peng et al., 2018, 2022; Latta et al., 2019; Ahmad et al., 2020; Liu et al., 2020; Fominaya et al., 2021; Jiang et al., 2021; Yan et al., 2021). В многочисленных исследованиях используют различные маркеры, такие как последовательности ITS1-гена 5.8S рРНК-ITS2 (Rodionov et al., 2005; Nikoloudakis et al., 2008; Nikoloudakis, Katsiotis, 2008; Тюпа и др., 2009), внешние транскрибируемые спейсеры (Rodrigues et al., 2017). Эти работы прояснили ряд родственных взаимоотношений между видами *Avena* с разными геномами (см. таблицу).

При изучении родства гексаплоидных *A. sativa*, *A. sterilis* и диплоида *A. strigosa* были использованы ретро-транспозоны и ITS-последовательности. Анализ ITS-последовательностей показал очень высокую гомологию у всех трех видов, но при проведении FISH (fluorescent *in situ* hybridization) обнаружены различия в расположении ядрышковых организаторов (содержащих рДНК). По картине полиморфизма ретро-транспозонов гексаплоид *A. sativa* оказался ближе к *A. sterilis*, чем к диплоиду *A. strigosa* (Tomas et al., 2016). Диплоидные дикие виды, обладая наибольшим разнообразием форм в западной части Средиземноморья, предположительно, дали начало культурному виду *A. strigosa*, который шире всего распространен на

Система подрода *Avena* рода *Avena* L. (Лоскутов, 2007)

Секция	Виды		Геном	2n
	Дикорастущие		Культурные	
	осыпающиеся цветками		осыпающиеся колосками	
<i>Aristulatae</i> (Malzew) Losk. comb. nova	<i>A. clauda</i> Durieu	<i>A. pilosa</i> M. B.	Cp	14
	<i>A. longiglumis</i> Durieu		Al	
	<i>A. damascena</i> Rajhathy & B.R. Baum		Ad	
	<i>A. prostrata</i> Ladiz.		Ap	
	<i>A. wiestii</i> Steud.	<i>A. atlantica</i> B.R. Baum & Fedak	As	
	<i>A. hirtula</i> Lag.	<i>A. strigosa</i> Schreb.		
	<i>A. barbata</i> Pott ex Link		AB	28
	<i>A. vaviloviana</i> (Malzew) Mordv.	<i>A. abyssinica</i> Hochst.		
	Avenae	<i>A. ventricosa</i> Balansa		Cv
<i>A. bruhsiana</i> Gruner				
<i>A. canariensis</i> B.R. Baum, Rajhathy & D.R. Sampson			Ac	
<i>A. agadiriana</i> B.R. Baum & Fedak			AB	28
<i>A. magna</i> H.C. Murphy & Terrell			AC	
<i>A. murphyi</i> Ladiz.				
<i>A. insularis</i> Ladiz.			AC?	
<i>A. fatua</i> L.		<i>A. sterilis</i> L.	<i>A. byzantina</i> K. Koch	ACD
<i>A. occidentalis</i> Durieu	<i>A. ludoviciana</i> Durieu	<i>A. sativa</i> L.		

Пиренейском п-ове. Дикие виды *A. hirtula* и *A. wiestii*, по всей видимости, дали начало автотетраплоидному виду *A. barbata* (Holden, 1979; Thomas, 1995).

Исследование происхождения полиплоидных видов овса путем сравнительного изучения характеристик генома и ДНК-маркеров пока не позволяет сделать однозначных выводов. Так, С. Li с коллегами (2000) изучили встречаемость видоспецифичной сателлитной ДНК ASS49 у 40 микросателлитов и 4 минисателлитов среди диплоидов и полиплоидов для того, чтобы определить вид, который был диплоидным и тетраплоидным предком гексаплоидного овса. Это сравнение показало, что геном Ac диплоида *A. canariensis* B.R. Baum, Rajhathy & D.R. Sampson является вероятным предковым геномом для субгеномов A гексаплоидов скорее, чем *A. strigosa*, обычно рассматриваемая в этом качестве.

Однако изучение других полиморфных маркеров дает иные результаты. Так, паттерны AFLP ди-, тетра- и гексаплоидных видов овса показывают, что не *A. canariensis*, а *A. wiestii* представляется более вероятным донором геномов A гексаплоидов с геномной конституцией ACD (Fu, Williams, 2008).

С помощью проб ДНК изучали порядок последовательностей нуклеотидов у видов с различными хромосомными наборами. Проба pAs102, выделенная из *A. strigosa* (As), при *in situ* гибридизации показала, что последовательности, комплементарные этой пробе, проходят через диплоиды с геномами A и C, тетраплоиды – с геномом AC и

гексаплоиды – с геномом ACD. С другой стороны, гомологичные последовательности пробы pAs102 найдены у *A. strigosa*, *A. longiglumis* Durieu и *A. sativa*, не очень точная последовательность присутствует у *A. murphyi* Ladiz. и полностью отсутствует в остальных диплоидных видах с вариантами геномов A и C (Linares et al., 1996, 1998).

Предполагается, что тетраплоидный дикий вид *A. vaviloviana* (культурный аналог *A. abyssinica*) по некоторым морфологическим признакам близок к гексаплоидному дикому виду *A. occidentalis* Durieu, первоначально найденному в Алжире. Установлено, что по некоторым морфологическим признакам *A. vaviloviana* и *A. abyssinica* могут быть реликтами древней флоры Африки (Baum, 1971). Кроме того, В. Baum (1972) отмечает, что было найдено морфологическое сходство между тремя видами – *A. vaviloviana*, *A. occidentalis* и сомнительным, с нашей точки зрения, видом *A. septentrionalis*, который А.И. Мальцев (1930) относил к подвиду *A. fatua*, произрастающему в Сибири. Эти виды в настоящее время размещаются на территории в виде разорванных (дизъюнктивных) ареалов реликтового характера и, таким образом, подтверждают точку зрения, согласно которой виды рода *Avena* в недавнем геологическом прошлом занимали сплошные (а не разобщенные) и разнообразные ареалы по сравнению с ареалами современных видов (Baum, 1971; Rajhathy, 1971).

Генетическое единство и интерфертильность *A. barbata* и *A. vaviloviana* с *A. abyssinica* были подтверждены генетическим изучением гибридов. Предполагается, что

сорный вид *A. barbata*, занесенный в Эфиопию с зерном ячменя, дал начало культурному виду *A. abyssinica*, который до настоящего времени засоряет посевы ячменя (Thomas, 1995). На основе материала по изучению и анализу межвидовых скрещиваний, структуры хромосом, морфологических, биохимических признаков и географического распространения видов было сделано заключение, что диплоидные виды с геномом *As* (*hirtula-wiestii*) были родоначальниками группы тетраплоидных видов с геномом АВ (*barbata-vaviloviana-abyssinica*) или АА'. В свою очередь, последняя группа, эволюционно не связанная ни с какой другой группой видов овса, и является боковой ветвью рода *Avena* (Rajhathy, Thomas, 1974).

В соответствии с данными F.A. Coffman (1977), родоначальник разнообразия культурных гексаплоидных форм – вид *A. sterilis*, происходящий с Азиатского континента. От этого вида, по всей видимости, произошел культурный вид *A. byzantina*, а затем появился злостный сорняк, засоряющий культурные посевы, – вид *A. fatua*. Дальнейшее рассмотрение вопросов эволюции гексаплоидных видов показало, что при изучении транслокаций в хромосомах овса и соотношении географического распределения различных форм с использованием кластерного анализа данных отмечена большая степень генетического родства между образцами вида *A. byzantina* и формами *A. sterilis* из северной Месопотамии, с одной стороны, и образцами *A. sativa* и формами *A. sterilis* из восточной Анатолии, с другой (Zhou et al., 1999).

Изучение всех гексаплоидных видов показало, что для вида *A. sativa* характерно наличие транслокаций (97%), в отличие от вида *A. byzantina* (11%). В результате было высказано предположение, что два культурных вида, *A. sativa* и *A. byzantina*, независимо друг от друга вошли в культуру. Исследование видов *A. fatua* и *A. occidentalis* выявило, что большинство форм этих видов имеют такие же транслокации, как и *A. sativa*, и, вследствие этого, считаются боковыми ветвями эволюции овса (Jellen, Beard, 2000).

Различия в размере генома между видами с разными уровнями пloidности были существенными и зависели от геномной дупликации, в то время как такие изменения в геномных размерах внутри определенного уровня пloidности были связаны в основном с разной геномной композицией. Метод поточной цитометрии позволил диагностировать отдельные виды и в ряде случаев установить межгеномное родство между ними (Yan et al., 2016).

С использованием 12 пар праймеров микросателлитных маркеров хлоропластного генома было проанализировано 70 образцов 25 видов рода *Avena* из коллекции ВИР. Обнаружено от 2 до 9 аллелей, среднее значение генетического разнообразия (H) составило 0.479. По различиям длины аллелей выделено 45 гаплотипов. Наиболее полиморфными были диплоидные виды *A. eriantha* Durieu (*A. pilosa* M. B.) и *A. ventricosa* Balansa с геномом С, один из диплоидных видов с геномом *As* (*A. atlantica* B.R. Baum & Fedak) и тетраплоидные виды *A. insularis* Ladiz. (геном АС) и *A. agadiriana* B.R. Baum & Fedak (геном АаВа). Вид *A. insularis*, который часто рассматривается как наиболее близкий к гексаплоидным видам, вероятно, является наиболее примитивным среди тетраплоидных видов с геномом АС и не может быть прямым предком гексапло-

идных видов. Это исследование позволило найти новые информативные маркеры для анализа хлоропластного генома рода *Avena* и уточнить данные о филогенетических взаимоотношениях видов овса (Yan et al., 2016).

На основе секвенированного и аннотированного эталонного генома овса выявлены и охарактеризованы локусы количественных признаков (QTL), представляющие хозяйственно ценные признаки и признаки, связанные с качеством зерна у популяций культурного овса *A. sativa*. Обнаружены сильные и значимые связи между позициями генов-кандидатов и QTL, которые влияют на дату колошения, а также на концентрацию масла и β-глюканов в зерновке (Tinker et al., 2022).

В 2022 г. были полностью секвенированы геномы трех видов рода *Avena* L. – аллогексаплоидного культурного вида посевного овса (*Avena sativa*, AACCCDD, $2n=6x=42$) и двух его близких родственников, диплоидного (*A. longiglumis*, AA, $2n=14$) и тетраплоидного (*A. insularis*, CCDD, $2n=4x=28$) диких видов.

Работа N. Kamal с коллегами (2022) по результатам полногеномного секвенирования показала, что эталонный геном культурного овса *A. sativa* имеет мозаичную структуру, резко отличающуюся от геномов других представителей семейства Poaceae. Это исследование выявило, что при образовании гексаплоидного вида овса в субгеномы А и D были перераспределены не менее 226 Мб богатых генами областей из субгенома С, что связано не с потерей отдельных генов, а с большим числом транслокаций в последнем. В отличие от гексаплоидной мягкой пшеницы, скрещивания видов с различной пloidностью и чужеродные интрогрессии были чрезвычайно сложны у рода *Avena*, что позволяет предположить наличие несовместимой архитектуры генома, которая является дополнительным барьером, препятствующим генетическому улучшению посевного овса. При транскриптомном анализе средние значения экспрессии в шести тканях показали, что гены субгенома С были менее экспрессированы (32.32%), чем гены в субгеномах D (33.53%) и А (33.76%). Сетевой подход продемонстрировал, что экспрессия генов из субгенома С обнаруживалась в дивергентных модулях экспрессии чаще, чем у их гомеологов из субгеномов А и D (Kamal et al., 2022).

На основе секвенированного и аннотированного эталонного генома овса исследованы полногеномные профили рекомбинации для подтверждения наличия крупной несбалансированной транслокации с хромосомы 1С на хромосому 1А и возможной инверсии на хромосоме 7D, которые типичны для овса (Tinker et al., 2022).

В дальнейшем было рассчитано время расхождения трех субгеномов овса. Время дивергенции составило: субгенома А – ~47.3 тыс. лет назад, субгенома С – ~47.0, субгенома D – ~53.3 тыс. лет назад (Nan et al., 2023).

Комплексное изучение разнообразия видов рода *Avena* с использованием методов секвенирования следующего поколения (NGS)

Комплексное изучение репрезентативного набора образцов с широким эколого-географическим разнообразием всех четырех культурных видов и 21 дикого вида рода *Avena* L., имеющих разный уровень пloidности, из кол-

лекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) показало, что диплоидный вид *A. bruhsiana* Gruner имеет гибридное происхождение (нотовид), одним из его предков был *A. ventricosa*, а вторым, по-видимому, – *A. clauda*. Поскольку кариотип *A. bruhsiana* диплоидный ($2n = 14$) (Лоскутов, Абрамова, 2006), можно предположить, что это гомоплоидный гибрид. Судя по разнообразию последовательностей рДНК, вероятно, и сам *A. clauda* также гомоплоидный гибрид: один из его основных риботипов идентичен *A. pilosa*, а другой обособлен (Gnutikov et al., 2022b).

Таким образом, из четырех исследованных диплоидных видов овса с геномом С два являются гомоплоидными гибридами. Установлено также, что виды с двумя ядрышковыми организаторами в геноме на разных хромосомах зачастую имеют как минимум два риботипа, тогда как *A. ventricosa*, обладающий одним ядрышковым организатором (NOR), имеет только один риботип. Это может указывать на то, что гомогенизация рДНК происходит в пределах одного NOR более эффективно, чем гомогенизация рДНК по локусам, лежащим на разных хромосомах. Возможно, это объясняется тем, что один из механизмов гомогенизации рДНК связан с конъюгацией гомологичных хромосом и, следовательно, более эффективно происходит внутри одного NOR, чем между NOR, располагающимися на разных хромосомах (Eickbush T.H., Eickbush D.G., 2007; Sochorová et al., 2018).

Среди изученных С-геномных видов овса имеется один автотетраплоид ($2n = 28$) – многолетний, перекрестно-опыляемый узкоэндемичный вид из Алжира *A. macrostachya* Balansa & Durieu. Этот вид считается самым древним видом рода *Avena* (Nikoloudakis, Katsiotis, 2008; Peng et al., 2008, 2010). По своим морфологическим признакам этот многолетник – примитивный представитель рода *Avena* (Мальцев, 1930). Некоторые исследователи даже относили его к роду *Helictotrichon* Besser (Holub, 1958). *Avena macrostachya* отличается от диплоидных видов овса с геномом С симметричным кариотипом с преобладанием равноплечих хромосом, отсутствием диффузного гетерохроматина, преимущественно прицентромерным расположением С-позитивных полос, а также размерами и морфологией сателлитных хромосом (Badaeva et al., 2010). Как оказалось, симметричный кариотип не характерен для диплоидных видов с геномом С. В то же время крупные блоки С-гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом этого вида указывают на его родство с видами с геномом С. Это подтверждает наличие у *A. macrostachya* особого типа генома С, обозначенного как CmCm (Rodionov et al., 2005). Считалось также, что *A. macrostachya* могла иметь неописанный ранее геном EE (Лоскутов, 2007). Наш анализ данных NGS по последовательностям 18S-ITS1-5.8S рДНК показал, что риботипы *A. macrostachya* сравнительно далеки от других существующих С-геномных овсов.

Анализ внутригеномного полиморфизма рДНК диплоидных видов овса с разными вариантами генома А выявил существенные различия в числе риботипов, гаплотипов, индексах нуклеотидного разнообразия, генетической дистанции и генетической дифференциации (Rodionov et al., 2005).

В изучении были использованы образцы с большим эколого-географическим разнообразием, которые представляли все варианты генома А – As (*A. atlantica*, *A. hirtula*, *A. wiestii*), Ac (*A. canariensis*), Ad (*A. damascena* Rajhathy & B.R. Baum), Al (*A. longiglumis*), Ap (*A. prostrata* Ladiz.). В анализ также был взят один вид с геномом С – *A. clauda*. Последовательности 169 образцов выделили 156 гаплотипов, из которых семь являются общими для двух-пяти видов. Обнаружено 16 риботипов, состоящих из уникальной последовательности с характерным набором однонуклеотидных полиморфизмов и делеций. Количество риботипов на вид варьировало от одного у *A. longiglumis* до четырех у *A. wiestii*. Хотя большинство риботипов были видоспецифичными, найдены два риботипа, общие для трех видов (один – для *A. damascena*, *A. hirtula* и *A. wiestii*, а второй – для *A. longiglumis*, *A. atlantica* и *A. wiestii*), и третий риботип – общий для *A. atlantica* и *A. wiestii*. Характерная особенность риботипа *A. clauda*, вида с диплоидным геномом С, – то, что у этого вида обнаружено два разных семейства риботипов. Некоторые из этих риботипов присущи видам с геномом Ср, тогда как другие тесно связаны с риботипами с геномом As. Это означает, что *A. clauda* может быть гибридом овса с геномами As и С.

Несмотря на то что изученные виды рода *Avena* были диплоидами, оказалось, что большинство из них содержало несколько различных семейств рДНК. Сравнительное изучение паттернов рДНК у отдельных видов овса с геномом А могут отражать события гибридизации, имевшие место в их эволюционном прошлом, как способ их видообразования (Loskutov et al., 2021; Gnutikov et al., 2022a).

В изучение был взят большой набор местных сортов с уникальными так называемыми сорно-полевыми разновидностями культурного овса, – это специализированные сорняки полбы и ячменя, которые распространяются с зерном культурных растений, засоряя посева. Все разновидности сформировали отдельную кладу с хорошим уровнем поддержки, при этом различия их между собой невелики (р-расстояние от 0.003 до 0.02). Все они – гексаплоиды с геномом ACD (Loskutov, Rines, 2011), однако следует помнить, что секвенирование по Сэнгеру выявляет лишь наиболее массовый вариант субгенома в полиплоидном геномном наборе.

Результаты NGS показали два наиболее представленных по количеству последовательностей семейства риботипов в полиплоидном геномном наборе, общих почти для всех исследованных разновидностей из родства *A. fatua* и *A. sativa*. Эти два семейства риботипов соответствуют последовательностям генома А и D (А')-генома, который, как предполагалось ранее, является вариантом генома А (Лоскутов, 2007). Причем большинство риботипов в этих геномах были общими для всех исследованных образцов.

Вызывает большой интерес и то, что последовательности генома С в общем пуле последовательностей гексаплоидов не обнаружены, они располагаются отдельно, образуя очень небольшую фракцию, вероятно, сильно измененную процессами постгибридизационной транс-

формации. Подобные данные подтверждаются и цитогенетическими исследованиями. Метод FISH показал, что субгеномы С полиплоидных видов овса потеряли большую часть рДНК, и на них удастся выявить только очень слабые 35S рДНК-позитивные сигналы (Badaeva et al., 2010).

С помощью локус-специфичного ДНК-секвенирования на платформе Roche 454 изучили внутригеномный полиморфизм одного из районов гена 35S рПНК (фрагмент 18S рДНК–ITS1–фрагмент 5.8S рДНК) у трех гексаплоидных видов *Avena* с кариотипом AACCCD и у тетраплоида *A. insularis* (AACCC или CCDD) (Rodionov et al., 2020). В геномах этих полиплоидов найдены рДНК, полученные от предков-диплоидов как с А-, так и С-геномами. У *A. insularis* вместо ожидаемых 50 % ITS1 С-типа было только 3.3 %, а у гексаплоидов рДНК, полученной от предков с геномами С, – только 1.4–2.4 %. Последовательности 18S рДНК, ITS1 и 5.8S рДНК субгеномов С были в 10 раз более вариабельны, чем те же последовательности субгеномов А. Некоторые из последовательностей субгеномов С содержали делеции, в том числе делеции в районе, кодирующем 18S рПНК.

Результаты FISH с зондами рТа71 и рТа794 подтверждают факт утраты полиплоидами значительной части 35S рДНК и 5S рДНК субгенома, полученного от диплоида с кариотипом CC. Последовательности ITS1 субгеномов С полиплоидных видов разнообразны, но среди них можно выделить основной (core) вариант, примерно равноудаленный от ITS диплоидов, несущих геномы Cv и Cp. Результаты показывают, что утрата 35S рДНК субгеномов С происходит на фоне накопления в этих последовательностях множества однонуклеотидных замен (SNP) и делеций. В «репрессируемых» локусах 35S рПНК субгеномов С множественное мутирование, по-видимому, не сопровождается гомогенизацией рДНК, есть основания думать, что процессы изогенизации рДНК и процессы транскрипции/сайленсинга – связанные явления (Rodionov et al., 2020).

Получение результатов с помощью метода локус-специфичного секвенирования следующего поколения на платформе Illumina позволило провести филогенетический анализ представительного внутривидового разнообразия культурных и диких видов рода *Avena*. Установлено, что диплоидные виды с геномом А (варианты геномов Al, Ap и As) в действительности являются не первичными диплоидами, а своеобразным средиземноморским интрогрессивно-гибридизационным комплексом видов, спорадически вступающих в межвидовые гибридации. Определено, что вклад *A. canariensis* (считается донором генома А для гексаплоидов) в геномную конституцию гексаплоидов (ACD) незначителен, а сам он, по нашим данным, гибридного происхождения: в его формировании принимали участие два предковых вида с близкими, но не идентичными риботипами. Установлено, что тетраплоидный культурный вид *A. abyssinica*, вероятнее всего, происходит от дикорастущего *A. vaviloviana*. При этом вид *A. agadiriana*, считавшийся ранее предковым для *A. abyssinica* и его группы родства, формирует отдельные уникальные субгеномы (семейства риботипов).

Анализ путей одомашнивания трех культурных видов овса, *A. abyssinica*, *A. sativa*, *A. byzantina*, показал, что наиболее массовый риботип гексаплоида *A. sativa* унаследован от *A. ludoviciana*, а второй по массовости – от *A. magna* Н.С. Murphy & Terrell. Культурный вид *A. byzantina* обладает двумя уникальными семействами риботипов, скорее всего, унаследованными от вымершего вида овса или криптовида, до сегодняшнего дня не обнаруженного (Гнутиков и др., 2021, 2022).

На представительном наборе видов овса (*Avena* L.) проанализировано происхождение диких полиплоидных видов. Для анализа NGS использовали участок 18S–ITS1–5.8S рДНК. У полиплоидных овсов обнаружено 15 основных риботипов (более 1000 прочтений на пул рДНК). Сравнивали пулы маркерных последовательностей полиплоидных видов овса с последовательностями предполагаемых диплоидных предков: *A. atlantica* (геном As), *A. hirtula* (As), *A. canariensis* (Ac), *A. ventricosa* (Cv) и *A. clauda* (палеополиплоид с геномом Cp и последовательностями рДНК, родственными геному А). Результаты подтвердили некоторые более ранние гипотезы о происхождении полиплоидных видов рода *Avena*. Тетраплоидные овсы, которые ранее были определены как виды с геномом AC, действительно имеют эту геномную конституцию. Полученные данные не подтверждают гипотезу о наборе генома CD у тетраплоидных видов *A. magna*, *A. murphyi* и *A. insularis*. При этом последовательности генома D не обнаружены у тетраплоидных овсов с геномом AC, родственных овсам с геномом ACD.

Последовательности, связанные с геномом А, возможно, были унаследованы от As-геномного вида *A. atlantica*, в то же время последовательности, связанные с геномом D, образовались уже у гексаплоидного овса или были взяты от неизвестного предка, родственного *A. clauda*. Обнаружено, что АВ-тетраплоидный овес, возможно, унаследовал свои риботипы генома А от *A. atlantica* (As1-риботип), тогда как их риботип В генома специфичен и может быть производным от семейства геномов А. Последовательности генома А у видов генома ACD рода *Avena*, вероятно, были унаследованы от *A. murphyi* (AC). Последовательности, связанные с геномом С, могли быть получены от диплоидного вида *A. ventricosa*. Все гексаплоидные виды демонстрируют другой рисунок риботипов, чем тетраплоиды; основные риботипы, *A. fatua*, *A. ludoviciana* и *A. sterilis*, вероятно, принадлежат к D-группе и также являются общими с одним из основных риботипов диплоидного вида *A. clauda* (Gnutikov et al., 2023).

Заключение

Таким образом, на основании комплексного изучения полного внутривидового разнообразия из разных зон ареала культурных видов овса и анализа данных по географическому распределению ареалов форм и видов подтверждено, что место наибольшего распространения и формирования видов рода *Avena* находится в западной части Средиземноморского центра происхождения культурных растений, а именно: на территории северо-западной части Африканского континента и частично на юго-западной оконечности Европы. Установлено, что

процесс формирования гексаплоидных видов шел также в западной части Средиземноморья, и затем при продвижении на восток эти формы стали занимать все большие пространства в районе Юго-Западного Азиатского центра, образуя большое внутривидовое разнообразие диких и переходных сорных форм к культурным видам гексаплоидного овса. Благодаря анализу внутривидового разнообразия староместных сортов были уточнены центры формообразования всех культурных видов овса.

Проведенный с помощью методов NGS филогенетический анализ представительного внутривидового разнообразия культурных и диких видов рода *Avena* показал, что диплоидные виды с вариантами генома А в действительности являются не первичными диплоидами, а своеобразным средиземноморским интрогрессивно-гибридизационным комплексом видов, спорадически вступающих в межвидовые гибридизации. Установлено, что тетраплоидный культурный вид *A. abyssinica*, вероятнее всего, происходит от дикого вида *A. vaviloviana*. Анализ путей одомашнивания культурных видов овса *A. sativa* и *A. byzantina* показал, что наиболее массовый риботип гексаплоида *A. sativa* унаследован от *A. ludoviciana*, а второй по массовости – от *A. magna*, в то же время *A. byzantina* обладает двумя уникальными семействами риботипов, скорее всего, унаследованными от вымершего вида овса или криптовида, до настоящего времени не обнаруженного. Гексаплоидные дикие виды демонстрируют другой, чем тетраплоиды, рисунок риботипов. Основные риботипы *A. fatua*, *A. ludoviciana* и *A. sterilis*, вероятно, принадлежат к D-группе и также являются общими с одним из основных риботипов диплоидного вида *A. clauda*.

Список литературы / References

Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. *Труды по прикл. ботанике и селекции*. 1926;16(2):248 [Vavilov N.I. The Centers of Origin of Cultivated Plants. In: *Trudy po Prikladnoy Botanike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany and Plant Breeding*. 1926;16(2):248. (in Russian)]

Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. (Доклад на Дарвиновской сессии АН СССР 28.11.1939). *Советская наука*. 1940;2:55-75 [Vavilov N.I. The doctrine of the origin of cultivated plants after Darwin. (Report at the Darwin symposium of the Academy of Sciences of the USSR, November 28, 1939). *Sovetskaya Nauka = Soviet Science*. 1940;2:55-75 (in Russian)]

Гнутиков А.А., Носов Н.Н., Лоскутов И.Г., Блинова Е.В., Родионов А.В. Молекулярно-филогенетическое исследование редких сорно-полевых видов рода *Avena* L. *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*. 2021;20(1):108-111. DOI 10.14258/pbssm.2021022 [Gnutikov A.A., Nosov N.N., Loskutov I.G., Blinova E.V., Rodionov A.V. Molecular phylogenetic study of rare weed species of the genus *Avena* L. *Problemy Botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii = Problems of Botany of South Siberia and Mongolia*. 2021;20(1):108-111. DOI 10.14258/pbssm.2021022 (in Russian)]

Гнутиков А.А., Носов Н.Н., Лоскутов И.Г., Блинова Е.В., Родионов А.В. Исследование филогенетических связей диких и культурных видов овса (*Avena* L.). *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*. 2022;21(2):16-20. DOI 10.14258/pbssm.2022046 [Gnutikov A.A., Nosov N.N., Loskutov I.G., Blinova E.V., Rodionov A.V. Study of phylogenetic relationships between wild and

cultivated oat species (*Avena* L.). *Problemy Botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii = Problems of Botany of South Siberia and Mongolia*. 2022;21(2):16-20. DOI 10.14258/pbssm.2022046 (in Russian)]

Лоскутов И.Г. Овес (*Avena* L.). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: ВИР, 2007 [Loskutov I.G. Oat (*Avena* L.). Distribution, Taxonomy, Evolution, and Breeding Value. St. Petersburg: VIR, 2007 (in Russian)]

Лоскутов И.Г. История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. СПб.: ВИР, 2009 [Loskutov I.G. The History of the World Collection of Plant Genetic Resources in Russia. St. Petersburg: VIR, 2009 (in Russian)]

Лоскутов И.Г., Абрамова Л.И. Морфологическое и кариологическое изучение дикорастущих видов рода *Avena* L. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2006;162:108-113 [Loskutov I.G., Abramova L.I. Morphological and karyological study of wild *Avena* L. species. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2006;162:108-113 (in Russian)]

Мальцев А.И. Овсяги и овсы (Sectio *Euavena* Griseb). Приложение 38. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1930 [Malzew A.I. Wild and cultivated oats (Sectio *Euavena* Griseb). Suppl. 38. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1930 (in Russian)]

Мордвинкина А.И. Исходный материал для селекции овса в СССР. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1960;32(2):57-100 [Mordvinkina A.I. Parent material for oat breeding in the USSR. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1960;32(2):57-100 (in Russian)]

Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., Ярош Н.П., Кобылянский В.Д. Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. Овес. М.: Колос, 1994 [Rodionova N.A., Soldatov V.N., Merezko V.E., Yarosh N.P., Kobylansky V.D. Flora of Cultivated Plants. Vol. 2. Pt. 3. Oat. Moscow: Kolos Publ., 1994 (in Russian)]

Тюпа Н.Б., Ким Е.С., Родионов А.В., Лоскутов И.Г. К происхождению полиплоидов в роде *Avena* L.: молекулярно-филогенетические исследования. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:13-20 [Tyupa N.B., Kim E.S., Rodionov A.V., Loskutov I.G. On the origin polyploids in the *Avena* L. genus: a molecular-phylogenetic investigation. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2009;165:13-20 (in Russian)]

Ahmad M., Jehangir I.A., Rizvan R., Dar S.A., Iqbal S., Wani S.H., Mehraj U., Hassan R. Phylogenetic relationship of oats (*Avena sativa* L.): A guide to conservation and utilisation of genetic resources. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2020;9(11):831-845. DOI 10.20546/ijcmas.2020.911.101

Badaeva E.D., Shelukhina O., Diederichsen A., Loskutov I.G., Pukhalskiy V.A. Comparative cytogenetic analysis of *Avena macrostachya* and diploid C-genome *Avena* species. *Genome*. 2010;53(2):125-137. DOI 10.1139/g09-089

Baum B.R. Taxonomic studies in *Avena abyssinica* and *A. vaviloviana*, and related species. *Can. J. Bot.* 1971;49(12):2227-2232. DOI 10.1139/b71-31

Baum B.R. *Avena septentrionalis*, and the semispecies concept. *Can. J. Bot.* 1972;50(10):2063-2066. DOI 10.1139/b72-264

Baum B.R. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (Poaceae). Ottawa: Biosystematics Research Institute, 1977

Coffman F.A. Oat History, Identification and Classification. Washington: United States Department of Agriculture, 1977

Eickbush T.H., Eickbush D.G. Finely orchestrated movements: evolution of the ribosomal RNA genes. *Genetics*. 2007;175(2):477-485. DOI 10.1534/genetics.107.071399

- Fominaya A., Loarce Y., González J.M., Ferrer E. Cytogenetic evidence supports *Avena insularis* being closely related to hexaploid oats. *PLoS One*. 2021;16(10):e0257100. DOI 10.1371/journal.pone.0257100
- Fu Y.-B., Williams D.J. AFLP variation in 25 *Avena* species. *Theor. Appl. Genet.* 2008;117:333-342. DOI 10.1007/s00122-008-0778-3
- Fu Y.B. Oat evolution revealed in the maternal lineages of 25 *Avena* species. *Sci. Rep.* 2018;8(1):4252. DOI 10.1038/s41598-018-22478-4
- Gnutikov A.A., Nosov N.N., Loskutov I.G., Blinova E.V., Shneyer V.S., Probatova N.S., Rodionov A.V. New insights into the genomic structure of *Avena* L.: comparison of the divergence of A-genome and one C-genome oat species. *Plants*. 2022a;11(9):1103. DOI 10.3390/plants11091103
- Gnutikov A.A., Nosov N.N., Loskutov I.G., Machs E.M., Blinova E.V., Probatova N.S., Langdon T., Rodionov A.V. New insights into the genomic structure of the oats (*Avena* L., Poaceae): intragenomic polymorphism of ITS1 sequences of rare endemic species *Avena bruhsiana* Gruner and its relationship to other species with C-genomes. *Euphytica*. 2022b;218:3. DOI 10.1007/s10681-021-02956-z
- Gnutikov A.A., Nosov N.N., Loskutov I.G., Blinova E.V., Shneyer V.S., Rodionov A.V. Origin of wild polyploid *Avena* species inferred from polymorphism of the ITS1 rDNA in their genomes. *Diversity*. 2023; 15(6):717. DOI 10.3390/d15060717
- Holden J.H.W. 28 Oats. *Avena* spp. (Gramineae–Aveneae). In: Simmonds N.W. (Ed.). *Evolution of Crop Plants*. London & New York: Longman, 1979;86-90
- Holub J. Bemerkungen zur taxonomie der gattung *Helictotrichon* Bess. In: Klášterský I. (Ed.). *Philipp Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie*. Prague: Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, 1958;101-133
- Jellen E.N., Beard J.L. Geographical distribution of a chromosome 7C and 17 intergenomic translocation in cultivated oat. *Crop Sci.* 2000; 40(1):256-263. DOI 10.2135/cropsci2000.401256x
- Jiang W., Jiang C., Yuan W., Zhang M., Fang Z., Li Y., Li G., Jia J., Yang Z. A universal karyotypic system for hexaploid and diploid *Avena* species brings oat cytogenetics into the genomics era. *BMC Plant Biol.* 2021;21(1):213. DOI 10.1186/s12870-021-02999-3
- Kamal N., Tsardakas Renhuldt N., Bentzer J., Gundlach H., Haberer G., Juhász A., Lux T., Bos U., Tye-Din J.A., Lang D., van Gessel N., Reski R., Fu Y.-B., Spégl P., Ceplitis A., Himmelbach A., Waters A.J., Bekele W.A., Colgrave M.L., Hansson M., Stein N., Mayer K.F.X., Jellen E.N., Maughan P.J., Tinker N.A., Mascher M., Olsson O., Spannagl M., Sirijovski N. The mosaic oat genome gives insights into a uniquely healthy cereal crop. *Nature*. 2022;606(7912):113-119. DOI 10.1038/s41586-022-04732-y
- Ladizinsky G. Biological species and wild genetic resources in *Avena*. In: *Proceedings 3rd International Oat Conference, Lund, Sweden, 4-8 July 1988*. Printed by grants from Svalöv A.B. (Sweden), 1989; 76-86
- Ladizinsky G. *Studies in Oat Evolution: A Man's Life with Avena*. Heidelberg, Germany: Springer, 2012
- Latta R.G., Bekele W.A., Wight C.P., Tinker N.A. Comparative linkage mapping of diploid, tetraploid, and hexaploid *Avena* species suggests extensive chromosome rearrangement in ancestral diploids. *Sci. Rep.* 2019;9(1):12298. DOI 10.1038/s41598-019-48639-7
- Li C., Rossnagel B., Scoles G. The development of oat microsatellite markers and their use in identifying relationships among *Avena* species and oat cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 2000;101:1259-1268. DOI 10.1007/s001220051605
- Linares C., Gonzalez J., Ferrer E., Fominaya A. The use of double fluorescence *in situ* hybridization to physical map the position of 5S rDNA genes in relation to the chromosomal location of 18S-5.8S-26S rDNA and a C genome specific DNA sequence in the genus *Avena*. *Genome*. 1996;39(3):535-542. DOI 10.1139/g96-068
- Linares C., Ferrer E., Fominaya A. Discrimination of the closely related A and D genomes of the hexaploid *Avena sativa* L. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1998;95(21):12450-12455. DOI 10.1073/pnas.95.21.12450
- Liu Q., Li X., Li M., Xu W., Schwarzacher T., Heslop-Harrison J.S. Comparative chloroplast genome analyses of *Avena*: insights into evolutionary dynamics and phylogeny. *BMC Plant Biol.* 2020; 20(1):406. DOI 10.1186/s12870-020-02621-y
- Loskutov I.G. Vavilov and his Institute. A History of the World Collection of Plant Resources in Russia. Rome: IPGRI, 1999
- Loskutov I.G., Rines H.W. *Avena*. In: Kole C. (Ed.). *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Heidelberg; Berlin: Springer, 2011;109-183. DOI 10.1007/978-3-642-14228-4_3
- Loskutov I.G., Gnutikov A.A., Blinova E.V., Rodionov A.V. The origin and resource potential of wild and cultivated species of the genus of oats (*Avena* L.). *Russ. J. Genet.* 2021;57(6):642-661. DOI 10.1134/S1022795421060065
- Nan J., Ling Y., An J., Wang T., Chai M., Fu J., Wang G., Yang C., Yang Y., Han B. Genome resequencing reveals independent domestication and breeding improvement of naked oat. *GigaScience*. 2023;12:giad061. DOI 10.1093/gigascience/giad061
- Nikoloudakis N., Katsiotis A. The origin of the C-genome and cytoplasm of *Avena* polyploids. *Theor. Appl. Genet.* 2008;117(2):273-281. DOI 10.1007/s00122-008-0772-9
- Nikoloudakis N., Skaracis G., Katsiotis A. Evolutionary insights inferred by molecular analysis of the ITS1-5.8S-ITS2 and IGS *Avena* sp. sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2008;46(1):102-115. DOI 10.1016/j.ympev.2007.10.007
- Peng Y.Y., Wei Y.M., Baum B.R., Zheng Y.L. Molecular diversity of 5S rDNA gene and genomic relationships in genus *Avena* (Poaceae: Aveneae). *Genome*. 2008;51(2):137-154. DOI 10.1139/G07-111
- Peng Y.Y., Wei Y.M., Baum B.R., Jiang Q.T., Lan X.J., Dai S.F., Zheng Y.L. Phylogenetic investigation of *Avena* diploid species and the maternal genome donor of *Avena* polyploids. *Taxon*. 2010;59(5): 1472-1482. DOI 10.1002/tax.595012
- Peng Y., Zhou P., Zhao J., Li J., Lai S., Tinker N.A., Liao S., Yan H. Phylogenetic relationships in the genus *Avena* based on the nuclear *Pgk1* gene. *PLoS One*. 2018;13(11):e0200047. DOI 10.1371/journal.pone.0200047
- Peng Y., Yan H., Guo L., Deng C., Wang C., Wang Y., Kang L., Zho P., Yu K., Dong X., Liu X., Sun Z., Peng Y., Zhao J., Deng D., Xu Y., Li Y., Jiang Q., Li Y., Wei L., Wang J., Ma J., Hao M., Li W., Kang H., Peng Z., Liu D., Jia J., Zheng Y., Ma T., Wei Y., Lu F., Ren C. Reference genome assemblies reveal the origin and evolution of allohexaploid oat. *Nat. Genet.* 2022;54(8):1248-1258. DOI 10.1038/s41588-022-01127-7
- Rajhathy T. The allopolyploid model in *Avena*. In: *Stadler Genetics Symposia*. Vol. 3. Columbia: University of Missouri, 1971;71-87
- Rajhathy T., Thomas H. *Cytogenetics of oats (Avena L.)*. Ottawa: Genetics Society of Canada, 1974
- Rodionov A.V., Tyupa N.B., Kim E.S., Machs E.M., Loskutov I.G. Genomic configuration of the autotetraploid oat species *Avena macrostachya* inferred from comparative analysis of ITS1 and ITS2 sequences: on the oat karyotype evolution during the early events of the *Avena* species divergence. *Russ. J. Genet.* 2005;41(5):518-528. DOI 10.1007/s11177-005-0120-y
- Rodionov A.V., Amosova A.V., Krainova L.M., Machs E.M., Mikhailova Yu.V., Gnutikov A.A., Muravenko O.V., Loskutov I.G. Phenomenon of multiple mutations in the 35S rRNA genes of the C subgenome of polyploid *Avena* L. species. *Russ. J. Genet.* 2020;56(6): 674-683. DOI 10.31857/S0016675820060090
- Rodriguez J., Viegas W., Silva M. 45S rDNA external transcribed spacer organization reveals new phylogenetic relationships in *Avena* genus. *PLoS One*. 2017;12(4):e0176170. DOI 10.1371/journal.pone.0176170
- Sochorová J., Garcia S., Gálvez F., Symonová R., Kovařík A. Evolutionary trends in animal ribosomal DNA loci: introduction to a new online database. *Chromosoma*. 2018;127(1):141-150. DOI 10.1007/s00412-017-0651-8

- Thomas H. 29 Oats. *Avena* spp. (Gramineae–Aveneae). In: Smartt J., Simmonds N.W. (Eds.). *Evolution of Crop Plants*. Harlow: Longman Scientific and Technical, 1995;132-137
- Tinker N.A., Wight C.P., Bekele W.A., Yan W., Jellen E.N., Renhuldt N.T., Sirijovski N., Lux T., Spannagl M., Mascher M. Genome analysis in *Avena sativa* reveals hidden breeding barriers and opportunities for oat improvement. *Commun. Biol.* 2022;5(1):474. DOI 10.1038/s42003-022-03256-5
- Tomas D., Rodrigues J., Varela A., Veloso M.M., Viegas W., Silva M. Use of repetitive sequences for molecular and cytogenetic characterization of *Avena* species from Portugal. *Int. J. Mol. Sci.* 2016;17(2): 203. DOI 10.3390/ijms17020203
- Vavilov N.I. The Linnean species as a system. Report of proceeding of V International Botanical Congress. Cambridge. 1931;213-216
- Vavilov N.I. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. New York: Ronald Press, 1951
- Vavilov N.I. Origin and Geography of Cultivated Plants. Cambridge: Cambridge University Press, 1992
- Vavilov N.I. Five Continents. Rome: IPGRI/VIR, 1997
- Yan H., Bekele W.A., Wight Ch.P., Peng Y., Langdon T., Latta R.G., Fu Y.-B., Diederichsen A., Howarth C.J., Jellen E.N., Boyle B., Wei Y., Tinker N.A. High-density marker profiling confirms ancestral genomes of *Avena* species and identifies D-genome chromosomes of hexaploid oat. *Theor. Appl. Genet.* 2016;129(11):2133-2149. DOI 10.1007/s00122-016-2762-7
- Yan H., Ren Z., Deng D., Yang K., Yang C., Zhou P., Wight C.P., Ren C., Peng Y. New evidence confirming the CD genomic constitutions of the tetraploid *Avena* species in the section *Pachycarpa* Baum. *PLoS One.* 2021;16(1):e0240703. DOI 10.1371/journal.pone.0240703
- Zhou X., Jellen E.N., Murphy J.P. Progenitor germplasm of domesticated hexaploid oat. *Crop Sci.* 1999;39(4):1208-1214. DOI 10.2135/cropsci1999.0011183X003900040042x
- Zukovskij P.M. Cultivated Plants and Their Wild Relatives. London: C'wealth Agric. Bureaux, 1962

ORCID

I.G. Loskutov orcid.org/0000-0002-9250-7225
A.A. Gnutikov orcid.org/0000-0002-5264-5594
E.V. Blinova orcid.org/0000-0002-8898-4926
A.V. Rodionov orcid.org/0000-0003-1146-1622

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Минобрнауки России «Национальная сетевая коллекция генетических ресурсов растений для эффективного научно-технологического развития РФ в сфере генетических технологий» по соглашению № 075-15-2021-1050 от 28.09.2021. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Вклад авторов. Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 20.04.2023. После доработки 10.09.2023. Принята к публикации 12.09.2023.