## ОБЗОРНЫЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 575.224:633.13

# ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ДИКИХ И КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ РОДА ОВЕС (Avena L.)

© 2021 г. И. Г. Лоскутов<sup>1, 2</sup>, А. А. Гнутиков<sup>1, 2, \*</sup>, Е. В. Блинова<sup>1</sup>, А. В. Родионов<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, 190000 Россия <sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>3</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, 197376 Россия

\*e-mail: alexandr2911@yandex.ru Поступила в редакцию 04.08.2020 г. После доработки 21.09.2020 г. Принята к публикации 10.10.2020 г.

Род Avena L. представлен культурными видами, имеющими большое практическое значение, сегетальными сорняками и дикими видами, интересными как объекты потенциальных источников ценных признаков для селекции. До настоящего времени существуют значительные разногласия в понимании объема рода, особенно касающиеся выделения редких специализированных видов из видов-агрегатов. В обзоре проанализированы собственные и литературные данные по сравнительной геномике и систематике видов рода, обсуждается использование при молекулярно-генетических исследованиях различных генных маркеров для идентификации видов овса. В настоящее время современные исследования рода в значительной степени опираются на молекулярно-филогенетические и кариологические данные. Так, много работ посвящено родству единственного многолетнего тетраплоидного вида A. macrostachya и диплоидных видов рода Avena. В настоящей статье рассмотрены связи генома этого уникального автотетраплоидного вида, образовавшегося еще до эволюционного разделения рода на отдельные геномы, с А- и С-геномам других видов. С другой стороны, овес – хорошо изученная культура по агрономическим и хозяйственно ценным признакам с использованием традиционных полевых и лабораторных методов. Молекулярные маркеры часто используются для выделения источников устойчивости к биотическим стрессам. Отбор генотипов овса, устойчивых к заболеваниям и, в частности, к заражению фузариозом и накоплению микотоксина дезоксиниваленола (ДОН) в зерне, проводят с помощью картирования локусов количественных признаков (QTLs). Установлены QTLs, контролирующие устойчивость к накоплению микотоксина. Кроме того, были найдены QTLs, которые при увеличении продолжительности вегетационного периода и высоты растений уменьшают накопление микотоксина ДОН в зерновке овса. Обсуждается использование маркер-вспомогательной селекции (MAS) для выделения генотипов, устойчивых к основным заболеваниям овса, и для других селекционных признаков. Рассмотрены современные подходы к генотипировнию селекционно значимых признаков.

*Ключевые слова: Avena*, геномы, злаки, межвидовая гибридизация, молекулярные маркеры, oвес, QTLs, Poaceae, полиплоидия, происхождение культурных видов, резистентность к факторам среды, селекция.

DOI: 10.31857/S0016675821060060

Род Avena L. представлен несколькими культурными видами и немногочисленными сегетальными (сорно-полевыми) и дикими видами, интересными как потенциальные источники ценных признаков для селекции. Один из видов – A. sativa L. (овес посевной) – наиболее важная зерновая сельскохозяйственная культура, занимающая в мире около 10 млн га пахотных земель. Овес посевной дает один из лучших концентрированных кормов для скота, а зеленый корм и сено из овса, которые обычно используют в смеси с бобовыми культурами, имеют большое значение в животноводстве. Получаемые из зерна овса крупа и мука, и продукты питания на их основе, благодаря оптимальному соотношению питательных веществ обладают высокими пищевыми, диетическими и функциональными достоинствами.

Ареал диких и особенно сорно-полевых видов овса охватывает весь зерновой пояс земного шара. Широкий диапазон адаптации диких видов к неблагоприятным факторам внешней среды, их приспособленность к разнообразным почвенноклиматическим условиям, устойчивость к патогенным организмам, некоторые признаки, связанные с элементами повышенной продуктивности и качества, представляют уникальный источник исходного материала для селекции [1–5].

#### СИСТЕМА РОДА *Avena* В ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ОТНОШЕНИИ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ

В основе современной системы рода Avena L. лежит обработка К. Линнея [6, 7]. Линней в первом издании "Species Plantarum" в составе рода Avena из настоящих овсов описал два вида – A. sativa L. и A. fatua L. и восемь видов, которые сейчас рассматриваются как представители других родов (Achnatherum, Haeupleria, Trisetaria и др.). Интересно, что К. Линней считал таксономически значимым признаком для разделения A. sativa и А. fatua наличие (A. fatua) или отсутствие (A. sati*va*) волосков на цветковых чешуях, в то время как яркий отличительный для них признак - легко распадающаяся ось колоска при сочленениях у основания нижних цветковых чешуй у A. fatua — Линней не счел важным. Между тем, признак этот не только яркий, но и практически важный: именно неосыпание зерновок и сохранение целостности колоса до обмолота благоприятствовало превращению A. sativa в культурный вид и значимую сельскохозяйственную культуру [8]. Впрочем, в полном соответствии с законом гомологических рядов изменчивости [9], растения с "фатуоидным колосом" встречаются среди A. sativa, признак этот, по-видимому, контролируется одним геном и "фатуоидный" аллель рецессивен [10].

Форма с белыми цветковыми пленками культурного овса *A. sativa* L. – тип рода. Однако Линней описал *A. sativa* по формам с черными цветковыми пленками (овес с белыми пленками он считал вариантом последнего и обозначал " $\beta$ ") [6]. Таким образом, считать типовым образцом рода *Avena* форму с белыми пленками было незаконно, до тех пор, пока Баум из аутентичного материала не выбрал лектотип Baum, 1974: 579: Негb. Clifford: 25, хранящийся в Британском музее, тем самым узаконив тип *A. sativa* L. (форму с белыми цветковыми пленками) [11].

Учитывая, что современные представления о видовом составе рода *Avena* со времен Линнея существенно изменились и число видов, подвидов и разновидностей, когда-либо относимых к роду *Avena*, обозреть в рамках одной статьи невозможно (их не менее 436 [12] и только для флоры России их число превышает 100 [13, 133, 134]), далее мы будем говорить только о видах, отношение которых к роду *Avena* не вызывает сомнений у ведущих современных специалистов [1, 2, 12, 13].

Расхождение в числе принимаемых разными авторами видов в роде *Avena*, которое колеблется от 12–13 [14] до 27 [10], объясняется, с одной сто-

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

роны, тем, что часть видов овса на уровне макроморфологии ("образа" растений) неразличимы, различия между ними лежат в области микроморфологии [2, 10, 13]. С другой стороны, систематики расходятся во мнениях об относительном весе (таксономической значимости) того или иного признака и, прежде всего, такого признака как репродуктивная изоляция.

Одним из подходов, направленных против субъективности в определении границ видов, который был использован при исследовании внутриродового разнообразия в роде Avena, была численная систематика. При этом вся выборка анализируется по возможно большему числу признаков равного веса или также численно, но с учетом веса отобранных экспертом "значимых признаков". Используя эти приемы, Баум [10] изучил изменчивость 29 морфологических признаков на нескольких тысячах гербарных образцов из основных гербариев мира и у семенного потомства 5 тыс. образцов овса из разных природных популяций и селекционных сортов. В результате было предложено разделить все разнообразие овса на 26 видов плюс два варианта культурного овса A. sativa, типовой и фестукоидный [10].

С другой стороны, с генетической точки зрения среди таксономически значимых признаков особое место должна занимать генетическая обособленность (репродуктивная изоляция) вида [14-18]. Если считать критерием вида этот признак, как это делает Ладизинский [14, 18], то число известных сейчас видов рода Avena снижается до 12 (без учета вида A. macrostachya, который по мнению Ладизинского следовало бы отнести к роду *Helictotrichon*). Аргументация у Ладизинского следующая: вследствие вавиловского закона рядов гомологичной изменчивости морфологические признаки, которые представители классической школы таксономии считают видоспецифичными, с той или иной частотой встречаются у разных видов овсаи потому морфологический критерий вида не может раскрыть реального генетического и таксономического разнообразия рода. Так, поскольку диплоидные культурные виды овса A. brevis, A. hispanica, A. nuda, A. strigosa и дикие -A. hirtula, A. wiestii, A. atlantica могут быть скрещены в эксперименте и дают жизнеспособное и плодовитое потомство, нет оснований делить их на отдельные виды. Два других диплоидных диких вида, A. eriantha и A. clauda, различаются тем, что у A. clauda колосок ломкий в основании каждого цветка, а у *А. eriatha* только в основании колоска. Но признак этот, скорее всего, находится под моногенным контролем, виды в эксперименте легко скрещиваются и дают плодовитое потомство. По мнению Ладизинского, есть все основания считать их одним видом A. clauda. Все гексаплоидные виды овса – A. sativa, A. fatua, A. sterilis, A. byzantina легко скрещиваются между собой, при этом A. fatua, по-видимому, вообще не встречается в дикой природе, фактически не имеет своего специфического ареала и известен только как сорно-полевое растение, причем часто как интрогрессивный гибрид с *A. sativa*; по мнению Ладизинского все эти растения — лишь формы вида *A. sativa* [14, 18]. И наоборот, диплоидные виды *A. damascena* и *A. prostrata* морфологически неразличимы или трудно различимы, однако при скрещивании получить от них потомство не удается — это два хороших криптических вида [14].

Взгляды Ладизинского не нашли поддержки у большинства систематиков и генетиков [2–5, 13, 19-22]. Помимо причин психологических (традиционная система рода против новой), основанием для неприятия предложения сократить число видов в роде до числа репродуктивно изолированных групп служит то, что среди систематиков-флористов распространена тенденция к восприятию вида как вида "монотипного", внутривидовая вариабельность которого касается только признаков несущественных [23, 24]. Объединение "морфологических" видов в виды "биологические" преобразования, подобные тем, что предлагал для рода Avena L. Ладизинский, с точки зрения традиционной ботанической систематики ведут к тому, что пониженные в статусе до уровня подвидов, разновидностей и форм бывшие "виды" выпадают из системы исследования, учета и сохранения биологического разнообразия [17, 24].

Но есть и иные, более принципиальные возражения против радикальной редукции числа видов в роде *Avena* на основании результатов экспериментов по скрещиванию. Как отметил Баум [10], признание какого-либо вида видом "биологическим", генетически (репродуктивно) изолированным от других, совсем не опровергается тем, что эти виды могут давать жизнеспособное и продуктивное потомство в условиях эксперимента; в природе виды *Avena* могут быть полностью или почти полностью изолированы друг от друга вследствие разных ареалов (географически), фенологически (разное время цветения) или вследствие склонности к самоопылению.

В табл. 1 приведены основные сведения о распространении, кариотипах и геномах 27 видов рода *Avena* L. Возможно, со временем, по мере появления новых данных о генетических расстояниях между природными расами диких и сорно-полевых видов рода *Avena* среди уже известных видов будут выявлены новые виды, виды-двойники (сестринские и криптические виды) и/или будет показано, что некоторые из непризнанных пока видов, которые сейчас рассматриваются как синонимы уже известных видов [см.: 10, 12, 13], в действительности представляют собой генетически изолированные природные популяции. Ожидать это есть все основания: на сегодняшний день

далеко недостаточно изучены эколого-географические популяции видов Avena Средиземноморской флористической области, особенно островов Средиземного моря, стран Магриба, популяции Средней Азии, Индии, Ирана, Ирака, Турции. Немногочисленные экспедиции с целью изучения генетического разнообразия природных популяций овса с завидной регулярностью приводили к открытию новых видов и эколого-географических рас [1, 2, 14, 25-29]. Совершенно особая задача с точки зрения раскрытия и сохранения генетического разнообразия овса – поиск, сбор и изучение в значительной мере утраченной в условиях интенсивного земледелия группы эколого-географических рас и видов сорно-полевых овсов.

Есть все основания думать, что некоторые из географически изолированных популяций, не всегда имеющих специфический синдром морфологических признаков (снова вспомним закон рядов гомологичной изменчивости Н.И. Вавилова), могут оказаться весьма удаленными друг от друга на филогенетическом древе видами-двойниками или близко родственными, но репродуктивно изолированными сестринскими видами (sibling species) [16, 17]. Если говорить о нашей стране, то представляет интерес исследование природных популяций A. barbata var. caspica Housskn., отличающихся от типовых образцов A. barbata по морфологии нижних цветковых чешуй [2, 13]. Требует изучения группа родства A. sativa (A. aggr. sativa), в частности пока неподтвержденные виды, такие как эндемик Поволжья A. volgensis (Vavilov) Nevski, европейско-среднеазиатский A. macrantha (Hack.) Nevski, европейско-кавказско-сибирский A. georgica Zuccagni и евросибирско-дальневосточный A. orientalis Schreb., а в составе A. aggr. fatua такие формы, как A. septentrionalis Malzew, A. cultiformis (Malzew) Malzew и A. aemulans Nevski – все это специализированные сорняки полбы и овса, ныне, в условиях интенсивного земледелия, встречающиеся довольно редко [13].

Генетически обоснованная система рода может быть построена, если мы правильно определим геномный состав диплоидных и полиплоидных видов рода *Avena*. Пионером исследования геномной конституции видов рода *Avena* был Нишияма, изучавший конъюгацию хромосом у межвидовых гибридов диплоидов и полиплоидов и обозначивший гаплоидный геном *A. strigosa* как A, геном тетраплоида *A. barbata* как AB' и геном *A. fatua* как ABC, причем B' и B были разными геномами [30]; поэтому по предложению Райхати и Моррисона [31] геномную конституцию тетраплоида стали обозначать как AB, а гексаплоиды как ACD.

Сравнительный анализ морфологии митотических хромосом Avena показал, что диплоидные

	1					
ГЕНЕТИКА	Вид рода А <i>vena</i>	"Биологический вид" по Ладизинскому [14]*	Геномная конституция	Распространенность	Размер генома 1Cn/1Cx***	Размер генома хлоропластов, тпн <sup>#</sup>
том 57	A. macrostachya Balansa ex Coss. & Durieu	<i>Helictotrichon</i> <i>macrostachyum</i> (Balansa ex Coss. & Durieu) Henrard	2n = 28, CmCm	Алжир	10.65/4.19	
№ 6 2	A. clauda Durieu	clauda	2n = 14, Cp	Алжир, Сирия, Южная Европа, Иран, Ср. Азия, Крым, Дагестан	5.04	135.557
021	A. eriantha Duricu	clauda	2n = 14, Cp	Алжир, Южная Европа, Иран, Ср. Азия, Крым, Сев. Кавказ	4.98	135.560
	A. ventricosa Balansa	ventricosa	2n = 14, Cv	Алжир, Кипр, Ливия, Азербайджан	5.03	135.681
	A. bruhnsiana Gruner	I	2n = 14, Cv	Азербайджан		
	A. canariensis B.R. Baum, Rajhathy et D.R. Sampson	canariensis	2n = 14, Ac	Канарские острова	4.30	135.955
	<i>A. damascena</i> Rajhathy & B.R. Baum	damascena	2n = 14, Ad	Сирия, Марокко	4.12	135.925
	A. longiglumis Durieu	longiglumis	2 <i>n</i> = 14, Al	Алжир, Египет, Израиль, Испания	4.51	135.728
	A. prostrata Ladiz.	prostrata	2 <i>n</i> = 14, Ap	Испания, Марокко		
	A. strigose Schreb.	strigosa	2n = 14, As	@ Северная Африка, Европа, Юг Сибири	4.43	135.938
	A. wiestii Steud.	strigosa	2 <i>n</i> = 14, As	Афганистан, Сев. Африка, Малая Азия	4.44	135.944
	A. hirtula Lag.	strigosa	2n = 14, As	Средиземноморье	4.44	
	A. atlantica B.R. Baum et G. Fedak	strigosa	2 <i>n</i> = 14, As	Марокко	4.51	136.006
	A. nuda L.**		2n = 14, Ac	Ср. Европа	4.44	135.934

Таблица 1. Виды рода Аvena и геномный состав их кариотипов

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ

635

ГЕНЕТИКА

Вид рода <i>Аvena</i>	"Биологический вид" по Ладизинскому [14]*	Геномная конституция	Распространенность	Размер генома lCn/lCx***	Размер генома хлоропластов, тпн <sup>#</sup>
A. barbata Pott ex Link	barbata	2n = 28, AB	Средиземноморье, Мал. Азия, Ср. Азия, Крым	8.03/4.01	135.946
A. abyssinica Hochst.	barbata	2n = 28, AB	@Эфиопия, Эритрея, Йемен	8.18/4.09	135.942
A. vaviloviana (Malzew) Mordv.	barbata	2n = 28, AB	Эфиопия, Эритрея, Йемен	8.01/4.00	135.946
A. agadiriana B.R. Baum & G. Fedak	agadiriana	2n = 28, AB	Марокко	8.55/4.27	135.945
A. insularis Ladiz.	insularis	2n = 28, CD	Сицилия, Тунис	9.09/4.54	135.967
A. maroccana Gand.	magna	2n = 28, CD	Марокко	9.05/4.52	135.887
A. murphyi Ladiz.	murphy	2n = 28, CD	Испания	9.14/4.57	135.892
A. sativa L.	sativa	2n = 42, ACD	@Повсеместно	12.57/4.19	135.886
A. fatua L.	sativa	2n = 42, ACD	Повсеместно	12.62/4.21	135.889
A. sterilis L.	sativa	2n = 42, ACD	Средиземноморье, Мал. Азия, Иран, Закавказье, Ср. Азия	12.59/4.20	135.888
A. byzantina K. Koch	sativa	2n = 42, ACD	@Турция, Вост. Закавказье, Ср. Азия		
A. Iudoviciana Durieu		2n = 42, ACD	Ср. Европа, Мал. Азия, Иран, Ср. Азия, Крым, Нижн. Дон		
A. occidentalis Durieu		2n = 42, ACD	Евразия	12.58/4.19	135.893
Примечание. * Не являясь сторонник: возможность межвиловой гибрилизац	ами предложенных Ладизи ии и получения плодовито	нским [14, 18] грани го потомства в услон	ц видов <i>Аvena</i> (пояснение см. в тексте), автор виях эксперимента – важнейшая характеристи	ы настоящего обз ика, отражающая	ора полагают, что генетическое род-

пределах рода *Avena.* \*\* Известны диплоидные и гексаплоидные линии голозерного овса. Признак этот простой и контролируется одним геном. Предложено сохранить линнеевское название вида *A. nuda* L. за диплоидными овсами, именуя гексаплоид *A. sativa* var. *nuda* [133]. Доказано, что голозерные формы являются подвидами плен-чатого вида: *A. strigosa* subsp. *strigosa* (пленчатый) и *A. strigosa* subsp. *nidibrevis* (Vav.) Kobyl. et Rod. (голозерный); овес пленчатый (*A. sativa* subsp. *sativa* L.) и голозерный

ство между видами [35], поэтому "биологические виды" Ладизинского понимаются нами как внеранговые внутриродовые группы родства одного уровня плоидности в

(*A. sativa* subsp. *nudisativa* (Husn.) Rod. et Sold.) [134]. \*\*\* Размер ядерного генома по [19]. Сп – размер гаплоидного генома в млрд пн, Сх – средний размер субгенома у тетра- и гексаплоидов.

Знаком @ отмечены культурные виды. # Размер генома хлоропластов из [21].

636

Таблица 1. Окончание

ГЕНЕТИКА том 57 2021 <u>№</u> 6

виды овса могут иметь геномы А- или С-типа, при этом было предложено различать два варианта С-геномов, Су и Ср, и пять вариантов А-геномов (As, Ap, Al, Ad, Ac) (табл. 1). Средний размер гаплоидного генома у диплоидных видов с А-геномами около 4.4 млрд пн, размер гаплоидного генома у диплоидов с С-геномами 5.0 млрд пн. У тетраплоидов гаплоидные геномы более разнообразны по размеру, причем AB < AC(DC) < CC (средний размер 1C = 8.2, 9.1 и 10.6 млрд пн соответственно). Размер гаплоидного генома у разных видов гексаплоидов примерно одинаков 12.6 млрд пн [19]. Легко видеть, что у полиплоидных видов Avena с AC-геномами суммарный размер генома меньше, чем можно было бы ожидать (AC < C + A), наблюдаются редукция величины Cx (genome downsizing) [32] – обычное для полиплоидов явление, природа которого состоит в постепенной потере полиплоидами части дуплицированных генов, прежде всего таких, продукты которых не работают в составе мультипротеиновых комплексов [16, 33, 34], и возможно "сброс" части рассеянных повторов одного из субгеномов аллополиплоида.

Варианты геномов А различаются по числу акроцентрических хромосом. Геномы Ар, Аl, Ad видоспецифичны, в то время как As встречается у нескольких диплоидных видов (*A. atlantica, A. strigosa* и *A. wiestii*) – эти виды с геномом As имеют разные ареалы, но в эксперименте скрещиваются, потомство их фертильно [14, 18, 35]. Сравнение нескольких тысяч SNPs в геномах As этих трех видов показывает лишь незначительные вариации – это генетически близкие эколого-географические расы [36].

Признак, который отличает Ср-геном от Су-генома, - это число хромосом со спутниками: в геномах Ср две спутничные хромосомы, с большим и малым спутником, в Cv – одна пара хромосом с малым спутником. Хромосомы А-и С-геномов различаются не только тем, что в геномах и субгеномах А-типа хромосомы более равноплечные, чем в геномах и субгеномах С-типа [37-40], но и совсем разным рисунком С-окрашивания [38-41]. Хромосомы С-геномов диплоидов и С-субгеномов полиплоидов не только несут более крупные блоки С-гетерохроматина, но и в целом окрашиваются после С-бэндинга в более темный цвет красителями Гимза-Романовского и Райта. Джеллен [41] и Бадаева [38] называют этот тип окрашивания "диффузным гетерохроматином". Феномен этот заслуживает обсуждения. Напомним, что факультативный гетерохроматин (транскрипционно инертный эухроматин, инактивированная Х-хромосома самок млекопитающих и обедненные генами темные G-блоки плеч хромосом) при C-бэндинге не окрашивается [42, 43]. Темноокрашенные С-блоки – это обогащенные тандемными повторами и характерными для конститутивного гетерохроматина протеинами (НР1, Н3К9те3,

H4K20me3 и др.) районы хромосом [43, 44]. Темное окрашивание плеч хромосом у диплоидных видов Avena с С-геномами и С-субгеномов полиплоидов свидетельствует о том, что в них по всей длине плеч хромосом распределены участки хроматина особого, не характерного для плеч хромосом состава, устойчивые к депуринизации и бета-элиминации ДНК после С-обработок [45]. В эухроматине плеч хромосом диплоидных видов овса с А-геномамии их дериватов у полиплоидов такого хроматина мало или нет совсем. Наиболее вероятно, что различия связаны с экспансией в С-геномах и С-субгеномах рассеянных по длине плеч относительно протяженных и/или многочисленных кластеров тандемных повторов, связанных с НР-1 и другими, характерными для тандемных повторов протеинами, а не с ретротранспозонами. Характерные для плеч А-субгеномов микросателлиты (например, [46]) или недостаточно многочисленны в А-субгеномах, чтобы влиять на С-окрашивание, или связанные с ними протеины иные, такие, которые не дают темного окрашивания плеч хромосом при С-бэндинге. Прямым указанием на то, что в геномах видов Avena с А- и С-геномами среди распределенных по плечам хромосом тандемных повторов доминируют разные семейства, служит TO, что при тотальном секвенировании генома A. atlantica (А-геном) оказалось, что у этого вида наиболее массовыми микросателлитами, рассеянными по плечам, являются  $(AT)_n$  и  $(AAC)_n$ , а у вида с С-геномом A. eriantha – микросателлиты  $(GGC)_n$  и  $(TTTA)_n$  [36]. Кроме того, при тотальном секвенировании А-и С-геномов было показано, что в хромосомах A. eriantha кластеры субтеломерного сателлита 665 пн найдены и

Диплоидные виды с разными геномами не скрещиваются, гибриды между разными вариантами А-генома могут быть получены, однако они полностью или почти полностью стерильны [35].

во внутренних районах плеч хромосом [36].

Тетраплоидные виды рода Avena разнообразны по геномной конституции: тетраплоид A. macrostachya имеет кариотип CmCmCmCm [38, 47], у A. barbata, A. vaviloviana, A. abissinica, A. agadariana, кариотип AABB [37, 39], у A. maroccana, A. murphyi, A. insularis DDCC [38, 46]. Все гексаплоиды имеют кариотип AACCDD [37, 40].

А- и С-геномы современных диплоидных видов рода *Avena* дивергировали по разным оценкам 5–13 [36] или 19–21 млн лет назад [20]. 2–4-кратные различия в хронологии обусловлены неясностью в определении времени дивергенции основных ветвей злаков. Инда и соавт. [48], например, полагают, что линии *Avena* и *Triticum* дивергировали примерно 15 млн лет назад [88], Фу [20] полагает, что это имело место 25 млн лет назад, а Ванг и соавт. [49] относят это событие ко времени не ранее 25, но не позже 51 млн лет назад. За время дивергенции А- и С-геномы накопили достаточно различий, чтобы заметно различаться в экспериментах по геномной *in situ*-гибридизации (GISH) [50–52]. В то же время с помощью этого метода неудается дифференцировать ни А- и В-субгеномы тетрапоидов [50, 53], ни А- и D-субгеномы гексаплоидов в роде *Avena* [50, 51].

Насколько существенно это различие при попарном сравнении геномов А/С, А/В, А/D? Универсальной шкалы для оценки аналитической силы метода GISH, к сожалению, пока не существует, но, как правило, хромосомы разного происхождения у аллополиплоидов и гибридов, произошедших от скрещивания близких родов, различимы с помощью GISH (обзор: [54]). Редкое исключение из этого правила демонстрируют хромосомы двух близких родов злаков *Leymus* Hochst. и *Psathyrostachys* Nevski, сходным образом "красящиеся" при GISH [55].

Использование FISH и GISH выявило интересную особенность эволюции геномов полиплоидных видов Avena — в кариотипе/геноме Avena относительно часто встречаются транслокации, часть из которых видоспецифична, но есть и транслокации, найденные только в отдельных природных популяциях, линиях и сортах овса. Транслокации могут быть как в пределах одного субгенома, так и между хромосомами разных субгеномов [22, 36, 38, 46, 56, 57]. При этом у A. sativa транслокации чаще происходили между хромосомами субгеномов С и D, чем между С- или D-субгеномами и А-субгеномом [22, 58, 59]. Сравнение групп сцепления A. atlantica и A. eriantha с генетическими картами Hordeum vulgare L. показало, что А-геном овса (*A. atlantica*) сохранил протяженные синтенные группы с ячменем, в то время как геном С-типа (A. eriantha) претерпел множественные транслокации [36]. Не отличаясь от А-субгеномов по рисунку GISH, В-геномы отличаются от А большим числом хромосомных перестроек, что косвенно свидетельствует в пользу того, что тетраплоиды с АВ-геномами не авто-, а аллополиплоиды [22].

Ядерные геномы диплоидных видов овса A. atlantica (As-тип генома) и A. eriantha (Ср-тип генома) секвенированы [36]. Аннотированные последовательности охватывают 3.69 и 3.78 млрд пн соответственно (для сравнения с размерами геномов, определенными цитофотометрически – табл. 1, предполагается, что несеквенированными и неаннотированными остались районы, насыщенные повторами [36]). Средний процент GC-пар в секвенированных участках генома был 44.4 (A. atlantica) и 43.9 (A. eriantha), что согласуется с результатами, полученными ранее при секвенировании геномов других злаков (Sorghum bicolor (L.) Moench- 43.9; Oryza sativa L. -43.6% G + C), но значительно выше, чем процент G + C у двудольных (*Carica papava* L.– 34; Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. – 36) [60]. Примерно 83% диплоидных геномов А- и С-типа представлены транспозонами, среди которых наиболее многочисленны LTR-содержащие, что типично для геномов растений. В частности, более 60% генома овса – Gypsy-и Соріа-подобные транспозоны (в соотношении между ними 2.3 : 1 и 3.5 : 1 для *A. atlantica* и *A. eriantha* соответственно). Следующий по частоте копий в геномах *Avena* транспозон – 5% генома – это ДНК-транспозон СМС-EnSm [36]. Интересно, что 10–14% повторов генома овса с А- и С-геномами ранее не были известны – возможно, они специфичны для геномов рода *Avena* [36].

Многократно повторенный тандемный повтор (159)<sub>n</sub> лежит у *A. atlantica* и *A. eriantha* в центромерных районах [36]. Сателлитные последовательности с близкой длиной повторяющейся единицы 156 пн найдены в центромерах *Brachypodium distachyon* (L.) Р. Beauv. и *Zea mays* L., 154 пн длина центромерного повтора у *Oryza brachyantha* A. Chev. & Roehrich [61], однако центромерный повтор *Avena* отличается по последовательностям от повторов в геномах других родов [36].

Как и у других злаков, число протеин-кодирующих генов в геномах овса значительно больше, чем в геноме человека, их не менее 51100 у *A. atlantica* и 49100 у *A. eriantha*, средняя длина транскрипта при этом 3 тпн [36]. Гены *Avena* относительно GC-обогащены (в среднем ~52% у обоих видов при среднем по геному ~44% G + C). Тенденция к GC-обогащению значительной части генов за счет высокой частоты G + C в третьем положении кодона — свойство, характерное как для злаков, что отличает их от двудольных [62, 63], так и для теплокровных позвоночных, в отличие от беспозвоночных, амфибий и рыб [64, 65].

Только 2.2–2.3% протеин-кодирующих генов в изученных геномах диплоидных видов *Avena* дуплицированы [36] — удивительно мало. Возможно, этот результат требует проверки — это самый низкий показатель среди всех растений, геномы которых секвенированы. Для сравнения укажем, что в геноме ячменя *Hordeum vulgare* таких генов не менее 16%, в геноме риса *Oryza sativa* — не менее 49% [66], а в среднем в геномах растений дуплицированы 64.5% генов [67].

Бекеле и соавт. [68] недавно опубликовали генетическую карту *A. sativa*с высокой плотностью полиморфных маркеров по всем 21 группам сцепления. Сравнение ее с результатами секвенирования А- и С-геномов диплоидных видов овса показало, что частота кроссинговера в перицентрических районах хромосом у *Avena* сильно подавлена [36]. Картирование молекулярных маркеров было выполнено на основе популяции рекомбинантных имбредных линий (RIL), полученных от скрещивания различных сортов овса [22, 36, 69]. Построение карт молекулярных маркеров облегчает картирование селекционно-ценных генетических локусов. Особый интерес для селекции овса представляет картирование генов устойчивости к болезням. Среди них такие, как толерантность к вирусу желтой карликовости ячменя (BYDV) [70], устойчивость к корончатой ржавчине [71], мучнистой росе [72], головне [73]. Были проведены многочисленные работы по картированию генов, контролирующих качественные признаки — это содержание белка, масла, фенольных алкалоидов и β-глюканов в зерновке овса [74—78].

Гены-кандидаты, ответственные за такие критически важные признаки овса, как устойчивость к заражению фузариозом и накоплению микотоксина дезоксиниваленола (ДОН) в зерне, картируют используя технологию QTL. QTL чаще всего идентифицируют путем картирования сцепления с использованием экспериментальных семей F<sub>2</sub>, обратного скрещивания, продвинутых инбредных или двойных гаплоидных семейств [74]. Альтернативным подходом к обнаружению OTL являются исследования геномных ассоциаций (GWAS) [78-81]. Установлено, что основные QTLs, контролирующие устойчивость к накоплению микотоксина, находятся на хромосомах 17А/7С, 5С, 9D, 13А, 14D 13A [81, 82]: в частности, собственно накопление микотоксина наиболее тесно связано с локусом avgbs 6K 95238.1, продукт которого относится к классу zinc-finger-протеинов — это липазо-подобный протеин или предшественник липазы [81]. Найдены QTLs, которые при увеличении продолжительности вегетационного периода и высоты растений уменьшают накопление микотоксина в зерновке овса [83]. При изучении большого массива образцов овса с использованием маркеров Diversity Array Technology (DArT) было установлено, что три независимых SNPs были достоверно связаны с содержанием бета-глюканов в зерновке овса [78].

GWAS был использован для идентификации OTLs, связанных с таким важным агрономическим признаком овса, как полегание растений. Материалом для исследования послужили 126 яровых и озимых сортов овса (как современных селекционных, так и староместных), собранных в 27 европейских странах. Было показано, что QTLs, ассоциированные с высотой растения, сконцентрированы в группах сцепления Mrg01, Mrg08, Mrg09, Mrg11 и Mrg13 [58, 80]. Обращает на себя внимание, что QTLs, ассоциированные с высотой растения и картированные в группах сцепления Mrg01 иMrg13, совпадали по локализации с OTLs, определяющими время колошения, а "отвечающий за высоту" QTL на Mrg11 колокализовался с геном, отвечающим за устойчивость к заморозкам [75, 76, 79, 80].

Признаком, прямо связанным с продуктивностью и зависящим от большого числа локусов, является продолжительность периода развития растения до выметывания (колошения). Исследование SNPs в геномах 682 линий европейских сортов овса показало, что связанные с этим признаком локусы сконцентрированы в группах сцепления Mrg02 и Mrg24, а также в Mrg12, Mrg13 и Mrg33 [58, 84, 85]. Эти результаты позволяют целенаправленно вести подбор исходного материала для селекции уже на ранних этапах развития растений и в ранних гибридных поколениях при проведении маркер-вспомогательной селекции (marker assisted selection, MAS) [85].

При технологии MAS, в принципе, могут использоваться молекулярные маркеры не только генома ядра, но и геномов органелл. До настоящего времени опубликовано описание митохондриального генома только культурного вида овса — A. sativa [86]. Митохондриальный геном посевного овса кольцевой, 596 тпн, содержит шесть прямых повторов 1–7 тпн длиной и два инвертированных повтора длиной 12 и 3 тпн. Есть все основания думать, что в клетке митохондриальный геном может присутствовать в виде нескольких изомерных форм и в виде нескольких кольцевых молекул разного размера. 14 генов митохондриального генома Avena кодируют белки, три гена – pPHK (rrn26, rrn18 и rrn5) и 18 генов – тРНК. Из них два гена – coxI и rrn26 представлены в митохондриальном геноме овса в двух копиях [86]. То, что ген coxI у A. sativa дуплицирован, заставляет вспомнить, что дупликация этого гена у сарептской горчицы (Brassica juncea (L.) Czern.) сопровождалась цитоплазматической мужской стерильностью [87].

Исследование полиморфизма мтДНК с помощью рестриктаз показало, что митохондрии гексаплоидных и тетраплоидных видов овса происходят от видов с АА-геномами. NGS-секвенирование мт-геномов 25 видов *Avena* выявило в них 1243 парсимонично-информативных SNPs [20], однако детальное аннотированное описание мт-геномов диких видов пока не опубликовано.

Геномы хлоропластов 25 видов рода Avena недавно были секвенированы и аннотированы Фу с соавт. [20, 21]. Сравнительный анализ полученных последовательностей показал, что размер хлоропластных геномов Avena варьирует в диапазоне от 135557 до 136006 пн (табл. 1). В геноме 130 генов и по 4–6 псевдогенов в каждом геноме. Среди них 84 гена кодировали протеины, восемь – pPHK и 38 генов – тPHK. 13 протеин-кодирующих и восемь генов тPHK имели интроны. Степень сходства хп-геномов разных видов Avena при попарном сравнении нуклеотидных последовательностей варьировала от 98.38 до 99.996% при среднем 99.5%. Вариации в основном были связаны с межгенны-

ми районами. Сравнение геномов 25 видов выявило 1313 позиций, в которых отмечены SNPs, 583 SNPs (44.4%) были найдены в генах, 714 (54.4%) – в межгенных районах, 15 SNPs (1.2%) – в псевдогенах. Число кластеров микросателлитов (SSRs) на геном варьировало от 256 (A. clauda и *A. eriantha*) до 280 (*A. atlantica*), при среднем 276.8. Наиболее часто встречались следующие SSRs:  $A_{8-18}$ , С<sub>8-14</sub>, (AT)<sub>5-7</sub>, (AG)<sub>5</sub>. Авторы цитируемой работы [21] справедливо полагают, что результаты исследования полиморфизма хлоропластных геномов могут быть использованы для разработки ДНКштрих-кодов, применимых для ДНК-паспортизации сортового разнообразия и верификации заключений о таксономической принадлежности образцов к диким видам Avena.

#### ПРОИСХОЖДЕНИЕ СУБГЕНОМОВ ПОЛИПЛОИДНЫХ ВИДОВ *AVENA* – РЕЗУЛЬТАТЫ, ПОЛУЧЕННЫЕ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ НОВОГО ПОКОЛЕНИЯ

Все вилы наземных растений и вилы рода Avena. в частности, прошли через несколько раундов полногеномных дупликаций и межвидовых гибридизаций [16, 34, 89]. В результате возвратных скрещиваний, межгеномных транслокаций, потери части генов одного из родителей, экспансии транспозонов, постепенно идущей вторичной диплоидизации кариотипов [16, 34] ядерные геномы современных растений имеют сложное, мозаичное по происхождению строение, в котором в тех или иных пропорциях представлены гены нескольких предков. По этой причине митохондриальные и хлоропластные геномы, на первый взгляд, должны быть более удобны для реконструкции происхождения родов и видов растений. Показано, что у большинства растений, в том числе у злаков, хлоропластные и митохондриальные ДНК наследуются преимущественно по материнской линии, хотя известны и исключения из этого правила [90, 91]. У большинства растений, в том числе у злаков, хлоропластные и митохондриальные геномы отца теряются в ходе микроспорогенеза, либо во время оплодотворения. Во время развития пыльцы сигналы ДНК в органеллах обнаруживаются в микроспорах, но на более поздних стадиях и в зрелой пыльце цитофотометрически уже определимы. Деградация хлоропластной и митохондриальной ДНК в микроспорогенезе идет путем разрушения нуклеоидов хлоропластов и митохондрий [90, 91]. У злаков хлоропластная ДНК отцовского происхождения иногда обнаруживается в потомстве [91-93], но вероятность передачи отцовского хлоропластного генома потомству у злаков низка например, у Setaria P. Beauv. она была равна  $3 \times 10^{-4}$ [93]. Однако следует помнить, что у межвидовых и возвратных гибридов злаков вероятность обнаружить у потомства отцовские хлоропласты возрастает [94, 95].

Можно предположить, что "традиционное" для злаков материнское наследование митохондриального и хлоропластного геномов находится под согласованным контролем ядерного и митохондриального геномов и механизм этот перестает надежно работать, когда в одной клетке объединяются ядерный и цитоплазматические геномы разного происхождения. Это, как раз, наш случай: все полиплоидные виды в роде Avena, кроме, может быть, A. macrostachya, - аллополиплоиды с геномными композициями AC, AB, CD, ACD (табл. 1). Фу с соавт. [20, 21] попытались рассчитать время, когда сформировались А- и С-геномы Avena, когда появились варианты геномов А- и С-типа, когда появились тетраплоиды. При всей условности абсолютной хронологической шкалы, используемой для определения времени дивергенции основных филогенетических ветвей злаков, относительное время дивергенции видов, которое они дают, по-видимому, должно быть верным. Фу [20], сравнивая паттерны SNPs в геномах митохондрий и хлоропластов, рассчитал, что если линии диплоидных видов овсов с А-геномами и С-геномами дивергировали около 20 млн лет назад, то линия A. ventricosa (Сv-геном) отделилась от A. clauda и *А. eriantha* (Ср-геном) около 10–11 млн лет назад. Среди видов с ядерным геномом А ранее всех, около 13-15 млн лет назад, отделился от общей ветви A. canariensis (Ас-геном).Затем, около 11-12 млн лет назад, сформировалась ветвь А. damascena (Ad-геном). Ветвь A. longiglumis стала самостоятельной около 9-10 млн лет назад; хлоропластный геном, родственный A. longiglumis, 8-9 млн лет назад получил предок тетраплоидов с АС/DС-геномом, около 6-7 млн лет появился тетраплоидный предоквидов с DC-геномом ядра (A. murphyi и A. maroccana), от которого дериват хлоропластного генома A. longiglumis получили гексаплоиды A. sterilis, A. sativa, A. hybrida, A. occidentalis и A. fatua. Возможно, разные гексаплоидные виды A. sativa + A. sterilia, A. occidentalis + + A. hybrida, A. fatua возникали в разных частях ареала независимо – во всяком случае по данным Фу [20] хлоропластный геном тетраплоидов A. murphyi и A. maroccana заметно ближе к хлоропластному геному A. fatua, чем к хп-геномам A. sativa и A. sterilis. Филогенетические ветви гексаплоидов (A. sativa + A. sterilis) и (A. occidentalis + A. fatua), по данным Фу [20], разошлись 7.4 млн лет назад, время разделения A. sativa от A. sterilis было оценено в 4.9 млн лет, а A. fatua от A. occidentalis – в 6.5 млн лет. Одна из ветвей среди диплоидных видов рода Avena, отделившаяся от общего древа около 10 млн лет назад, дала диплоиды с Аѕ-геномами, хлоропластный геном этой ветви около 6-7 млн лет назад достался предку тетраплоидных овсов с геномной формулой AB (A. abyssinica,

*А. barbata, A. vaviloviana*). Интересно, что *А. agadiriana* (ядерный геном AB), по-видимому, возник 6–7 млн лет назад независимо – у этого вида другой тип хлоропластного генома – его хпДНК ближе других к хлоропластному геному *А. longiglumis* [20].

Исследуя происхождение полиплоидных видов Avena с помощью методов локус-специфичного секвенирования нового поколения, мы показали [96], что полиплоидные виды Avena утратили большую часть генов 35S pPHK, пришедших от предков с С-субгеномами. Теоретически их могло бы быть 50% у A. insularis (кариотип DDCC) и 30% у гексаплоидов (кариотип AACCDD). На деле их оказалось около 3.2% у A. insularis и 1.4-2.4% у гексаплоидов. Во всех случаях среднее *p*-расстояние (*p*-distance). измеряемое как доля различий в нуклеотидах между попарно сравниваемыми последовательностями, для последовательностей 18S pPHK, ITS1 и 5.8S pДНК в С-субгеномах было на порядок выше, чем в последовательностях А-субгеномов [96].

Результаты молекулярно-филогенетического анализа сходства С-субгеномных последовательностей показывают, что ни один из современных диплоидных видов *Avena* с С-геномами не был прямым предком полиплоидных видов. Каждый из полиплоидных видов имеет в своем геноме несколько разных семейств С-субгеномных последовательностей (рис. 1). Бутстреп-индексы во всех случаях низкие, что связано с малым числом замен, по которым различаются сравниваемые последовательности геномов и субгеномов.

Результаты молекулярно-филогенетического анализа сходства А-субгеномных последовательностей полиплоидов показывают, что ни один из современных диплоидных видов Avena с А-геномами не был прямым предком полиплоидных видов. Каждый из полиплоидных видов имеет в своем геноме несколько разных семейств А-субгеномных последовательностей. В геноме A. insularis имеется относительно много транскрибируемых спейсеров, близких по последовательностям одного из исследованных ранее образцов A. hirtula (рис. 2).

Далее мы обработали результаты targeted-секвенирования "популяции" ITS-последовательностей полиплоидных геномов *Avena* с помощью программы TCS [97]. Алгоритм TCS основан на вероятностном методе статистической парсимонии и позволяет определять вероятность связи между всеми гаплотипами с индикацией числа мутаций, по которым различаются исследуемые гаплотипы. Результаты TCS-расчетов мы обрабатывали в программе tcsBU [98]. Близость (родство) рДНК С-субгеномов и А-субгеномов полиплоидных видов *A. insularis*, *A. fatua*, *A. ludovociana*, *A. sterilis* можно видеть на рис. 3, 4.

Из данных, представленных на рис. 3, следует, что A. pilosa (синоним A. eriantha) и A. clauda действительно имеют общий С-геном (Ср), отличный от С-генома типа Су, характерного для A. ventricosa, и Ст-генома A. macrostachya. С-субгеномы исследованных полиплоидных видов разнообразны, но среди них можно выделить основной (core) вариант, примерно равноудаленный от ITS диплоидов, несущих С-геном, и от A. macrostachya. Система субгеномов А-типа у исследованных полиплоидов иная. А-субгеномы A. insularis представлены несколькими семействами, одно из которых близко к А-геномам A. longiglumis и A. canariensis. Что касается A. fatua, A. sterilis и A. ludoviciana, то в их геномах выявлено два или три семейства рДНК А-типа, возможно соответствующих субгеномам, именуемым цитогенетиками А и D. Последовательность рДНК (строго говоря, участок ITS1) вариантов предполагаемого D-субгенома дальше отстоит от рДНК А-геномов диплоидов и вариантов предполагаемого А-субгенома (рис. 4).

Эти результаты не только расширяют знания об эволюции генома овса, но также имеют значение для сохранения и использования гермоплазмы овса в селекции.

#### РЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ДИКИХ И КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ РОДА ОВЕС

Эффективное использование всего потенциала внутривидового разнообразия видов рода Avena по селекционноценным признакам невозможно без предварительной оценки генетического разнообразия диких видов и староместных сортов культивируемых видов рода Avena [1–5]. При этом важной задачей является паспортизация новых и староместных сортов Avena, для чего наиболее информативным методом на сегодняшний день, по-видимому, является SSR-анализ [74, 99, 100]. В условиях интенсивного сельского хозяйства результаты паспортизации сортов в ряде случаев могут быть важны при установлении приоритетов, авторства сортов и утверждения исключительных прав на результаты селекции.

В условиях интенсивного сельского хозяйства в последнюю четверть XX—начале XXI в. и на Западе, и на Востоке отмечались признаки "генетической эрозии" у современных селекционных сортов [100—102]. Молекулярно-генетические исследования (SSR, AFLP и DArT) показывают, что местные и старые сорта овса имеют большее генетическое разнообразие по сравнению с современными коммерческими сортами по широкому спектру изученных признаков, что подтвердило ценность местных сортов в качестве источников для проведения селекционных работ [100, 103]. При этом у сортов с разным типом развития (озимые, яровые) степень генетического разнообразия может существенно различаться. Например, в работе



ITS1 - последовательности полиплоидных геномов Avena

Рис. 1. Молекулярно-филогенетическое древо (алгоритм минимальная эволюция ME) сходства ITS1-последовательностей С-субгенома и ITS-последовательностей диплоидных видов Avena.

Клос с соавт. [84] 635 линий овса посевного сравнивались по 4561 SNPs. Было показано, что у линий ярового овса генетическое разнообразие меньше, чем у сортов, культивируемых в южных штатах, где овес возделывается как зимующая культура.

В этих условиях критически важным становится разработка эффективных программ сохранения и обогащения генетического разнообразия овса за счет воспроизводства староместных сортов в генетических коллекциях и использования в качестве селекционноценных локусов диких видов овса [1–5, 74, 100]. Так, скрещивание *A. sativa* с *A. sterilis* может быть использовано для введения в геном селекционных сортов генов устойчивости к мучнистой росе, корончатой и стеблевой ржавчине [5, 104, 105]. *А. fatua* был задействован в программах по получению линий овса, устойчивых к вирусу желтой карликовости ячменя (BYDV)



Рис. 2. Молекулярно-филогенетическое древо (алгоритм минимальная эволюция ME) сходства ITS1-последовательностей А-субгенома и ITS-последовательностей диплоидных видов *Avena*.

[106]. Гексаплоид *A. byzantina* был донором для передачи *A. sativa* признака устойчивости к мучнистой росе и корончатой ржавчине [107]. Аллель *Pc91* гена устойчивости к корончатой ржавчине был интрогрессирован в культивируемый овес из генома тетраплоида *A. magna* [108], тогда как аллель *Pc94* был интрогрессирован в *A. sativa* из диплоида *A. strigosa* [109].

Гексаплоидные виды *A. fatua, A. sterilis* и тетраплоид *A. macrostachya* использовались и используются в селекционных программах при выведении холодоустойчивых сортов овса посевного [110, 111].

Метаболомный анализ — новый эффективный подход к оценке ресурсного потенциала отдельных сортов и популяций диких видов овса. Проведенное нами метаболомное профилирование зерновок сортов и диких видов *Avena* показало, что диапазон изменчивости метаболомного профиля у селекционных сортов по сравнению с дикими видами значительно уже. Выявлены метаболиты, содержание которых уменьшалось в процессе окультуривания или по которым дикие виды овса отличаются от сортов этой культуры [112]. Предполагается, что это может быть связано с отбором при доместикации овса, снижением разнообразия метаболома при формировании признаков "domestication syndrome" [113]. Разнообразие метаболомных профилей может быть утрачено в



Рис. 3. Система гаплотипов С-типа у диплоидов и полиплоидов.

процессе отбора при создании высокоспециализированных узколинейных современных сортов интенсивного типа, так как этот процесс всегда сопровождается снижением генетического полиморфизма объекта селекции в сравнении с метагеномом множества экотипов и местных сортов, сотен природных рас десятка диких видов [112, 113]. При изучении метаболомных спектров зерновок у образцов овса, подверженных заражению фузариозом, были выявлены корреляционные связи между этими показателями. Установлено, что высокобелковые формы овса поражаются фузариозом слабее и накапливают меньше токсинов, они более адаптивны к биотическому стрессу [114]. При изучении голозерных и пленчатых форм посевного овса было показано различие метаболомных профилей у этих форм, что служит еще одним подтверждением в пользу разделения этих подвидов посевного овса [112, 115]. Сравнение метаболомных профилей групп сортов овса — местных, примитивных, а также современных – российской и французской селекции продемонстрировало достоверные различия между изученными группами. Различия были получены при сравнении метаболитов, имеющих важное значение для формирования признаков устойчивости культуры к стрессорам, а также пищевых, лечебных, диетических достоинств зерновой продукции. Выделены наиболее информационно ценные признаки, позволившие достоверно разделить образцы овса различного происхождения и с разной степенью селекционной проработки. Исследование показало, что при проведении селекционных работ на улучшение биохимических показателей зерновок овса необходимо использовать ресурсы генетического разнообразия российских местных и примитивных селекционных сортов, собранных и созданных в 20– 30-е гг. ХХ столетия [116].

В последнее время овес посевной становится одной из перспективных и востребованных сельскохозяйственных культур, поскольку обладает рядом ценных свойств, отвечающих требованиям к продуктам "функционального питания". Одним из классов таких соединений являются полифенольные авенантрамиды, обладающие антиоксидантными, противовоспалительными и антиатерогенными свойствами [117]. Показано, что разные сорта овса различаются по содержанию в них авенан-



Рис. 4. Система геномов А-типа (гаплотипов ITS1) у диплоидов и полиплоидов рода *Avena*. Выделены кластеры предполагаемых А- и D-субгеномов и кластер, объединяющий диплоидные виды с А-геномами.

трамидов: сорт Jaak (1.1-2.7 г/кг) содержал неизменно высокую концентрацию по сравнению с другими стандартными сортами (Belinda – 0.5– 1.2 г/кг; Ivory – 0.3–1.7 г/кг). При этом диплоидный культурный вид A. strigosa показал очень высокое содержание авенантрамидов – до 4.1 г/кг, а гексаплоидный A. byzantina – 3.0 г/кг. Напротив, дикие виды разной плоидности A. hirtula, A. barbata, A. fatua, A. sterilis отличались относительно низким содержанием авенантрамидов (240-1585 мг/кг) [118]. Еще большее разнообразие по содержанию авенантрамидов в зерновке было получено при изучении представительного набора образцов культурных и диких видов овса [119]. Овес также содержит два класса сапонинов: авенакозиды (сахара, связанные со стероидами) и авенацины (сахара, связанные с тритерпеноидом), которые, как было показано, снижают уровень холестерина, стимулируют иммунную систему и обладают антиканцерогенными свойствами [120]. Целенаправленная селекция на увеличение содержания этих веществ в линиях овса ранее не проводилась, однако меж-

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

линейные и межвидовые различия по этому показателю были найдены [121].

Среди многих продуктов биосинтеза овса пожалуй наибольшую роль для человека играют растворимые волокна клетчатки и прежде всего В-глюканы (а также арабиноксилан, ксилоглюкан и некоторые другие второстепенные компоненты клетчатки), которые снижают уровень холистерина в крови и заметно снижают риск сердечно-сосудистых заболеваний [122-124]. Многочисленные доказательства полезной роли овсяных β-глюканов заставили Управление по санитарному надзору за качеством пищевых продуктов и медикаментов США (FDA) официально заявить, что растворимые пищевые волокна из цельной зерновки овса в виде хлопьев, отрубей и муки способствуют снижению риска сердечно-сосудистых заболеваний, для чего требуется принимать с пищей по меньшей мере 3 г β-глюканов в день. Затем аналогичные рекомендации были одобрены Европейской комиссией и компетентными органами Австралии, Новой Зеландии, Канады, Бразилии, Малайзии, Индонезии и Южной Кореи [124].

Генетическое разнообразие овса по содержанию В-глюканов в зерновке оценивалось в рамках двух европейских программ. В проекте HEALTHGRAIN Diversity Screen v изученных пяти сортов овса содержание В-глюканов и антиоксидантов в зерновке существенно различалось [125]. В проекте "Генетические ресурсы овса для качественного питания людей" (European Project – "Avena genetic resources for quality in human consumption") изучение 658 сортов овса подтвердило вклад как генетической, так и экологической составляющей в формирование признака [126]. Интересно, что высокое содержание β-глюканов и других антиоксидантов в зерновке по сравнению с культурными и другими дикорастушими ди- и тетраплоидными видами овса обнаружено у гексаплоидных видов A. fatua, A. occidentalis, A. byzantina и у диплоида A. atlantica [123, 126-129].

Сикора с соавт. [130] проанализировали 1700 линий овса, выделенных из сорта Belinda (Швеция) и несущих мутации, индуцированные EMS, и выявили 10 линий, у которых концентрация  $\beta$ -глюканов в зерновках была выше 6.7%, и 10 линий, у которых их содержание было менее 3.6% (у сорта Belinda концентрация  $\beta$ -глюкана 4.9%). Максимальный размах в содержании указанных полисахаридов среди 1700 мутантных линий составил от 1.8 до 7.5%.

На сегодняшний день уже положено начало исследований ассоциаций между генотипом и содержанием  $\beta$ -глюканов и жирных кислот в овсе методом GWAS. Так, исследователями были определены четыре локуса, которые способствуют изменению содержания и состава жирных кислот в зерне овса. Однако остаются неизученными геномные районы, способствующие изменению содержания белков, масел, сахарных и уроновых кислот, которые в свою очередь непосредственно влияют на качество зерна [77].

Информация, полученная с использованием молекулярно-метаболомного подхода mOTL (metabolite quantitative trait loci) и mGWAS (metabolome-based GWAS), позволяет на новом уровне качественно и количественно охарактеризовать вторичные метаболиты, представляющие интерес для селекции. Такой анализ может дать информацию о взаимосвязи метаболитов друг с другом, а также с важными селекционными признаками. что может привести к разработке более рациональных моделей, связывающих конкретный метаболит с признаками продуктивности или качества конечной продукции. Еще более многообещающей является возможность изучения связи между количественным изменением метаболитов и изменением фенотипа растения [131].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, дикие и культурные виды рода Avena L. являются объектами таксономических, филогенетических, генетических, молекулярногенетических, "омиксных" исследований. Результаты этих исследований можно было видеть на прошедшей в 2016 г. последней 10-й Международной конференции по овсу (10th International Oat Conference) в Санкт-Петербурге [132]. К сожалению, в России виды рода Avena L. не являются объектами многочисленных исследований, хотя овес посевной – одна из ведущих зерновых культур, которая широко используется в сельскохозяйственном производстве на кормовые цели и в последнее время для получения пищевых, диетических и функциональных продуктов питания.

Изучение путей происхождения, "доместикации" и систематического положения видов рода Avena позволяет лучше понять генетическую природу всех видов и, в свою очередь, наметить направления сохранения их биологического разнообразия и использования ресурсного потенциала. Наиболее перспективное направление изучения и идентификации генетического разнообразия применительно к задачам селекции – использование техники секвенирования и молекулярных маркеров. В настоящее время ни одно направление исследований не обходится без использования ДНК-технологий, позволяющих на новом уровне достаточно быстро проводить генотипирование. генетическое картирование и маркер-вспомогательную селекцию (MAS) для выявления генотипов с ценными аллелями генов, контролирующих различные селекционно ценные признаки, что многократно сокращает путь на поля высокоустойчивых и высокопродуктивных сортов овса.

Работа выполнена на средства гранта РФФИ № 19-116-50133 Экспансия. Часть собственных экспериментов, описанных в статье, финансировалась из средств грантов РФФИ 17-00-00340, 17-00-0037, 17-00-0038, а также грантом СПбГУ PURE ID 60256916.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лоскутов И.Г. Овес (Avena L.). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб: ГНЦ РФ ВИР, 2007. 336 с.
- Loskutov I.G., Rines H.W. Wild crop relatives: genomic and breeding resources // Avena. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. P. 109–183.

- 3. *Loskutov I.G., Melnikova S.V., Bagmet L.V.* Eco-geographical assessment of *Avena* L. wild species at the VIR herbarium and Genebank collection // Genet. Resour. Crop Evol. 2017. V. 64. P. 177–188. https://doi.org/10.1007/s10722-015-0344-1
- Gagkaeva T.Y., Gavrilova O.P., Orina A.S. et al. Response of wild Avena species to fungal infection of grain // The Crop J. 2017. V. 5. P. 499–508.
- Ociepa T. The oat gene pools—review about the use of wild species in improving cultivated oat // J. Central Eur. Agriculture. 2019. V. 20. P. 251–261. https://doi.org/10.5513/JCEA01/20.1.2044
- 6. Linnaeus C. Species Plantarum. V. 1. 1753. 500 p.
- 7. Linnaeus C. Species Plantarum. V. 1. 1762. 784 p.
- Fuller D.Q., Allaby R. Seed dispersal and crop domestication: Shattering, germination and seasonality in evolution under cultivation // Annual Plant Reviews. 2009. V. 38. P. 238–295. https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0414
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genet. 1922. V. 12. P. 47–89.
- Baum B.R. Oats: Wild and Cultivated. A Monograph of the Genus Avena L. (Poaceae). Ottawa: Minister of Supply and Services Canada, 1977. 463 p.
- 11. *Baum B.R.* Typification of linnaean species of oats, *Avena //* Taxon. 1974. V. 23. P. 579–583.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. Publ. on the Internet; http://www.theplantlist.org/ (accessed 1st January).
- 13. *Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С.* Злаки России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2019. 646 с.
- 14. *Ladizinsky G.* Studies in Oats Evolution. Heidelberg e.a.: Springer, 2012. 87 p.
- Dobrzhansky T. A critique of the species concept in biology // Philosophy of Science. 1935. V. 2. P. 344– 355.
- 16. Родионов А.В., Шнеер В.С., Гнутиков А.А. и др. Диалектика видов: от исходного единообразия, через максимально возможное разнообразие к конечному единообразию // Бот. журн. 2020. Т. 105. № 7. С. 3–21. https://doi.org/10.31857/S0006813620070091
- 17. *Родионов А.В., Шнеер В.С., Пунина Е.О. и др.* Закон гомологических рядов и систематика // Генетика. 2020. Т. 56. № 11. С. 1227–1238.
- Ladizinsky G., Zohary D. Notes on species delimitation, species relationships and polyploidy in Avena L. // Euphytica. 1971. V. 20. P. 380–395.
- Yan H., Martin S.L., Bekele W.A. et al. Genome size variation in the genus Avena // Genome. 2016. V. 59. P. 209–220.

https://doi.org/10.1139/gen-2015-0132

 Fu Y.B. Oat evolution revealed in the maternal lineages of 25 Avena species // Sci. Rep. 2018. V. 8. P. 4252. https://doi.org/10.1038/s41598-018-22478-4

- Fu Y.B., Li P., Biligetu B. Developing chloroplast genomic resources from 25 Avena species for the characterization of oat wild relative germplasm // Plants. 2019. V. 8. № 11. P. 438. https://doi.org/10.3390/plants8110438
- 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. V. 9. P. 12298. https://doi.org/10.1038/s41598-019-48639-7
- Tutin T.G. et al. (eds). Flora Europaea, 2nd ed. V. 1. Psilotaceae to Platanaceae. N.Y.: Cambr. Univ. Press, 1993. 581 p.
- Цвелев Н.Н. О внутривидовых таксонах у высших растений // Цвелев Н.Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М., СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 60–68.
- Baum B.R., Rajhathy T., Sampson D.R. An important new diploid Avena species discovered on the Canary Islands // Can. J. Bot. 1973. V. 51. P. 759–762.
- Baum B.R., Fedak G. Avena atlantica, a new diploid species of the oat genus from Morocco // Can. J. Bot.1985. V. 63. P. 1057–1060.
- Baum B.R., Fedak G. A new tetraploid species of Avena discovered in Morocco // Can. J. Bot. 1985. V. 63. P. 1379–1385.
- Morikawa T., Leggett J.M. Isozyme polymorphism and genetic differentiation in natural populations of a new tetraploid species Avena agadiriana, from Morocco // Genet Resour Crop Evol. 2005. V. 52. P. 363–370. https://doi.org/10.1007/s10722-005-2248-y
- Шнеер В.С., Коцеруба В.В. Криптические виды растений и их выявление по генетической дифференциации популяций // Экол. генетика. 2014. Т. 12. № 3. С. 12–31.
- Nishiyama I. Cytogenetical studies in Avena // Cytologia. 1936. V. 7. P. 276–281.
- Rajhathy T., Morrison J.W. Chromosome morphology in the genus Avena // Can. J. Bot. 1959. V. 37. P. 331– 337.
- 32. *Leitch I., Bennett M.* Genome downsizing in polyploid plants // Biol. J. Linn. Soc. 2004. V. 82. P. 651–663.
- D'Hont A., Denoeud F., Aury J.M. et al. The banana (Musa acuminata) genome and the evolution of monocotyledonous plants // Nature. 2012. V. 488. P. 213– 217.

https://doi.org/10.1038/nature11241

- 34. Родионов А.В., Амосова А.В., Беляков Е.А. и др. Генетические последствия межвидовой гибридизации, ее роль в видообразовании и фенотипическом разнообразии растений // Генетика. 2019. Т. 55. № 3. С. 255–272.
- 35. Лоскутов И.Г. Межвидовые скрещивания вроде *Avena* L. // Генетика. 2001. Т. 37. № 5. С. 581–590.
- 36. *Maughan P.J., Lee R., Walstead R. et al.* Genomic insights from the first chromosome-scale assemblies of

oat (*Avena* spp.) diploid species // BMC Biology. 2019. V. 17. P. 92. https://doi.org/10.1186/s12915-019-0712-y

- 37. *Rajhathy T., Thomas H*. Cytogenetics of oats (*Avena* L.) // Ottawa: Genet. Soc. Can. Misc. Publ. 1974. № 2. P. 1–90.
- Badaeva E.D., Shelukhina O.Y., Diederichsen A. et al. Comparative cytogenetic analysis of Avena macrostachya and diploid C-genome Avena species // Genome. 2010. V. 53. P. 125–137. https://doi.org/10.1139/G09-089
- Badaeva E.D., Shelukhina O.Y., Goryunova S.V. et al. Phylogenetic relationships of tetraploid AB-genome *Avena* species evaluated by means of cytogenetic (C-banding and FISH) and RAPD analyses // J. Botany. 2010. V. 2010. P. 742307. https://doi.org/10.1155/2010/742307
- 40. Бадаева Е.Д., Шелухина О.Ю., Дедкова О.С. и др. Сравнительное цитогенетическое исследование гексаплоидных видов Avena L. // Генетика. 2011. Т. 47. № 6. С. 783–795.
- Jellen E.N., Phillips R.L., Rines H.W. C-banded karyotypes and polymorphisms in hexaploid oat accessions (Avena spp.) using Wright's stain // Genome. 1993. V. 36. P. 1129–1137.
- 43. *Sumner A.T.* Chromosome Banding. London: Unwin, Hyman, 1990. 434 p.
- Nishibuchi G., Déjardin J. The molecular basis of the organization of repetitive DNA-containing constitutive heterochromatin in mammals // Chromosome Res. 2017. V. 25. P. 77–87. https://doi.org/10.1007/s10577-016-9547-3
- Holmquist G. The mechanism of C-banding: depurination and β-elimination // Chromosoma. 1979.
  V. 72. P. 203–224.
- 46. Fominaya A., Loarce Y., Montes A., Ferrer E. Chromosomal distribution patterns of the (AC) 10 microsatellite and other repetitive sequences, and their use in chromosome rearrangement analysis of species of the genus Avena // Genome. 2017. V. 60. P. 216–227. https://doi.org/10.1139/gen-2016-0146
- 47. Родионов А.В., Тюпа Н.Б., Ким Е.С. и др. Геномная конституция автотетраплоидного овса Avena macrostachya, выявленная путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов на ранних этапах дивергенции видов рода Avena // Генетика. 2005. Т. 41. № 5. С. 646–656.
- Inda L.A., Segarra-Moragues J.G., Müller J. et al. Dated historical biogeography of the temperate Loliinae (Poaceae, Pooideae) grasses in the northern and southern hemispheres // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. V. 46. P. 932–957. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.11.022

49. Wang X., Wang J., Jin D. et al. Genome alignment spanning major Poaceae lineages reveals heterogeneous evolutionary rates and alters inferred dates for key evolutionary events // Mol. Plant. 2015. V. 8. P. 885–898.

https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.04.004

- Leggett J.M., Markhand G.S. The genomic structure of Avena revealed by GISH // Proc. Kew Chromosome Conf. IV. Kew: The Royal Bot. Gardens, 1995. P. 133–139.
- Jellen E.N., Gill B.S., Cox T.S. Genomic in situ hybridization differentiates between A/D- and C-genome chromatin and detects intergenomic translocations in polyploid oat species (genus Avena) // Genome. 1994. V. 37. P. 613–618.
- Luo X., Tinker N.A., Zhou Y. et al. Genomic relationships among sixteen species of Avena based on (ACT) 6 trinucleotide repeat FISH // Genome. 2018. V. 61. P. 63–70. https://doi.org/10.1139/gen-2017-0132
- 53. Katsiotis A., Hagidimitriou M., Heslop-Harrison J.S. The close relationship between the A and B genomes in Avena L. (Poaceae) determined by molecular cytogenetic analysis of total genomic, tandemly and dispersed repetitive DNA sequences // Ann. Bot. 1997. V. 79. P. 103–109.
- Raina S.N., Rani V. GISH technology in plant genome research // Methods in Cell Sci. 2001. V. 23. P. 83– 104.
- Orgaard M., Heslop-Harrison J.S. Investigations of genome relationships between Leymus, Psathyrostachys and Hordeum inferred by genomic DNA: DNA in situ hybridization // Ann. Bot. 1994. V. 73. P. 195–203.
- Hayasaki M., Morikawa T., Tarumoto I. Intergenomic translocations of polyploid oats (genus Avena) revealed by genomic *in situ* hybridization // Genes Genet. Syst. 2000. V. 75. P. 167–171.
- Linares C., Irigoyen M.L., Fominaya A. Identification of C-genome chromosomes involved in intergenomic translocations in *Avena sativa* L., using cloned repetitive DNA sequences // Theor. Appl. Genet. 2000. V. 100. P. 353–360.
- 58. *Chaffin A.S., Huang Y.F., Smith S. et al.* A consensus map in cultivated hexaploid oat reveals conserved grass synteny with substantial sub genome rearrangement // Plant Genome. 2016. V. 9. № 2. P. 1–21. https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.10.0102
- 59. Yan H., Bekele W.A., Wight C.P. et al. High-density marker profiling confirms ancestral genomes of Avena species and identifies D-genome chromosomes of hexaploid oat // Theor. Appl. Genet. 2016. V. 129. P. 2133–2149. https://doi.org/10.1007/s00122-016-2762-7
- Singh R., Ming R., Yu Q.Y. Comparative analysis of GC content variations in plant genomes // Trop. Plant Biol. 2016. V. 9. P. 136–149. https://doi.org/10.1007/s12042-016-9165-4

648

- Jiang J., Birchler J.A., Parrott W.A., Dawe R.K. A molecular view of plant centromeres // Trends Plant Sci. 2003. V. 8. № 12. P. 570–575.
- Matassi G., Montero L.M., Salinas J., Bernardi G. The isochore organization and the compositional distribution of homologous coding sequence in the nuclear genome of plants // Nucleic Acids Res. 1989. V. 17. P. 5273–5290.
- Tatarinova T.V., Alexandrov N.N., Bouck J.B., Feldmann K.A. GC<sub>3</sub> biology in corn, rice, sorghum and other grasses // BMC Genomics. 2010. V. 11. P. 308. https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-308
- Andreozzi L., Federico C., Motta S. et al. Compositional mapping of chicken chromosomes and identification of the gene-richest regions // Chromosome Res. 2001. V. 9. P. 521–532.
- Costantini M., Musto H. The isochores as a fundamental level of genome structure and organization: A general overview // J. Mol. Evol. 2017. V. 84. P. 93–103. https://doi.org/10.1007/s00239-017-9785-9
- Blanc G., Wolfe K.H. Widespread paleopolyploidy in model plant species inferred from age distributions of duplicate genes // Plant Cell. 2004. V. 16. P. 1667– 1678.
- Panchy N., Lehti-Shiu M., Shiu S.H. Evolution of gene duplication in plants // Plant Physiol. 2016. V. 171. P. 2294–2316. https://doi.org/10.1104/pp.16.00523
- Bekele W.A., Wight C.P., Chao S.M. et al. Haplotypebased genotyping-by-sequencing in oat genome research // Plant Biotechnol. J. 2018. V. 16. P. 1452– 1463.

https://doi.org/10.1111/pbi.12888

- O'Donoughue L.S., Sorrells M.E., Tanksley S.D. et al. A molecular linkage map of cultivated oat // Genome. 1995. V. 38. P. 368–380.
- 70. Foresman B.J., Oliver R.E., Jackson E.W. et al. Genome-wide association mapping of barley yellow dwarf virus tolerance in spring oat (Avena sativa L.) // PLoS One. 2016. V. 11. № 5. P. e0155376. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155376
- 71. Loarce Y, Navas E., Paniagua C. et al. Identification of genes in a partially resistant genotype of Avena sativa expressed in response to Puccinia coronate infection // Front. Plant Sci. 2016. V. 7. P. 731. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00731
- 72. Admassu-Yimer B., Bonman J.M., Esvelt Klos K. Mapping of crown rust resistance gene Pc53 in oat (Avena sativa) // PLoS One. 2018. V. 13. № 12. P. e0209105. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209105
- Rines H.W., Miller M.E., Carson M. et al. Identification, introgression, and molecular marker genetic analysis and selection of a highly effective novel oat crown rust resistance from diploid oat, Avena strigosa // Theor. Appl. Genet. 2018. V. 131. P. 721–733. https://doi.org/10.1007/s00122-017-3031-0
- 74. *Rines H.W., Molnar S.J., Tinker N.A., Phillips R.L.* Oat // Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants.

V. 1. Cereals and Millets. Berlin; Heidelberg: Springer, 2006. P. 211–242.

- 75. Orr W., Molnar S.J. Development of PCR-based SCAR and CAPS markers linked to β-glucan and protein content QTL regions in oat // Genome. 2008. V. 51. P. 421–425. https://doi.org/10.1139/G08-026
- 76. Tanhuanpää P., Manninen O., Beattie A. et al.An updated doubled haploid oat linkage map and QTL mapping of agronomic and grain quality traits from Canadian field trials // Genome. 2012. V. 55. P. 289–301. https://doi.org/10.1139/g2012-017
- 77. Carlson M.O., Montilla-Bascon G., Hoekenga O.A. et al. Multivariate genome-wide association analyses reveal the genetic basis of seed fatty acid composition in oat (Avena sativa L.) // G3: Genes, Genomes, Genetics. 2019. V. 9. P. 2963–2975. https://doi.org/10.1534/g3.119.400228
- Newell M.A., Asoro F.G., Scott M.P. et al. Genomewide association study for oat (Avena sativa L.) betaglucan concentration using germplasm of worldwide origin // Theor. Appl. Genet.2012. V. 125. P. 1687– 1696.

https://doi.org/10.1007/s00122-012-1945-0

- Tumino G., Voorrips R.E., Rizza F. et al. Population structure and genome-wide association analysis for frost tolerance in oat using continuous SNP array signal intensity ratios // Theor. Appl. Genet. 2016. V. 129. P. 1711–1724. https://doi.org/10.1007/s00122-016-2734-y
- Tumino G., Voorrips R.E., Morcia C. et al. Genomewide association analysis for lodging tolerance and plant height in a diverse European hexaploid oat collection // Euphytica. 2017. V. 213. P. 163. https://doi.org/10.1007/s10681-017-1939-8
- Isidro-Sánchez J., D'Arcy Cusack K., Verheecke-Vaessen C. et al. Genome-wide association mapping of Fusarium langsethiae infection and mycotoxin accumulation in oat (Avena sativa L.) // The Plant Genome. 2020. V. 2020. P. e20023. https://doi.org/10.1002/tpg2.20023
- He X., Skinnes H., Oliver R.E. et al. Linkage mapping and identification of QTL affecting deoxynivalenol (DON) content (*Fusarium* resistance) in oats (*Avena* sativa L.) // Theor. Appl. Genet. 2013. V. 126. P. 2655–2670. https://doi.org/10.1007/s00122-013-2163-0
- Bjørnstad Å., Skinnes H. Resistance to Fusarium infection in oats (Avena sativa L.) // Cereal Res. Commun. 2008. V. 36. Suppl. 6. P. 57–62. https://doi.org/10.1556/crc.36.2008.suppl.b.9
- 84. Esvelt Klos K., Huang Y.F., Bekele W.A. et al. Population genomics related to adaptation in elite oat germplasm // The Plant Genome. 2016. V. 9. № 2. P. 1–12. https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.10.0103
- 85. Zimmer C.M., Ubert I.P., Pacheco M.T., Federizzi L.C. Molecular and comparative mapping for heading date

and plant height in oat // Euphytica. 2018. V. 214. P. 101. https://doi.org/10.1007/s10681-018-2182-7

- Siculella L., Damiano F., Cortese M.R. et al. Gene content and organization of the oat mitochondrial genome // Theor. Appl. Genet. 2001. V. 103. P. 359–365.
- Pathania A., Kumar R., Kumar V.D. et al. A duplicated coxI gene is associated with cytoplasmic male sterility in an alloplasmic *Brassica juncea* line derived from somatic hybridization with *Diplotaxis catholica* // J. Genet.2007. V. 86. P. 93–101.
- Soltis P.S., Soltis D.E. Ancient WGD events as drivers of key innovations in angiosperms // Curr. Opin. Plant. Biol. 2016. V. 30. P. 159–165. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.03.015
- Rines H.W., Gengenbach B.G., Boylan K.L., Storey K.K. Mitochondrial DNA diversity in oat cultivars and species // Crop Sci. 1988. V. 28. P. 171–176.
- 90. Kuroiwa T. Review of cytological studies on cellular and molecular mechanisms of uniparental (maternal or paternal) inheritance of plastid and mitochondrial genomes induced by active digestion of organelle nuclei (nucleoids) // J. Plant Res. 2010. V. 123. P. 207– 230.

https://doi.org/10.1007/s10265-009-0306-9

- Ramsey A.J., Mandel J.R. When one genome is not enough: Organellar heteroplasmy in plants // Annu. Plant Rev. Online. 2018. V. 2. P. 619–658. https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0616
- 92. Moon E., Kao T.H., Wu R. Rice chloroplast DNA molecules are heterogeneous as revealed by DNA sequences of a cluster of genes // Nucl. Acids Res. 1987. V. 15. P. 611–630.
- Wang T., Li Y., Shi Y. et al. Low frequency transmission of a plastid-encoded trait in Setaria italica // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 108. P. 315–320.
- 94. Kiang A.S., Connolly V., McConnell D.J., Kavanagh T.A. Paternal inheritance of mitochondria and chloroplasts in *Festuca pratensis–Lolium perenne* intergeneric hybrids // Theor. Appl. Genet. 1994. V. 87. P. 681–688.
- 95. Бильданова Л.Л., Бадаева Е.Д., Першина Л.А., Салина Е.А. Молекулярно-генетический анализ и С-окрашивание хромосом аллоплазматических линий мягкой пшеницы, полученных на основе беккроссных потомков ячменно-пшеничных гибридов Hordeum vulgare L. (2n = 14) × Triticum aestivum L. (2n = 42) и различающихся по проявлению фертильности // Генетика. 2004. Т. 40. № 12. С. 1668–1677.
- 96. Родионов А.В., Амосова А.В., Крайнова Л.М. и др. Феномен высокой частоты мутаций в генах 35S рРНК С-субгенома у полиплоидных видов Avena L. // Генетика. 2020. Т. 56. № 6. С. 657–666.
- Clement M., Posada D.C.K.A., Crandall K.A. TCS: A computer program to estimate gene genealogies // Mol. Ecol. 2000. V. 9. P. 1657–1659.
- 98. Murias dos Santos A., Cabezas M.P., Tavares A.I. et al. tcsBU: A tool to extend TCS network layout and visu-

alization visualization // Bioinformatics. 2015. V. 32. P. 627–628.

https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv636

- 99. Montilla-Bascón G., Sánchez-Martín J., Rispail N. et al. Genetic diversity and population structure among oat cultivars and landraces // Plant Mol. Biol. Rep. 2013. V. 31. P. 1305–1314. https://doi.org/10.1007/s11105-013-0598-8
- 100. Nikoloudakis N., Bladenopoulos K., Katsiotis A. Structural patterns and genetic diversity among oat (Avena) landraces assessed by microsatellite markers and morphological analysis // Genet. Res. Crop Evol. 2016. V. 63. P. 801–811. https://doi.org/10.1007/s10722-015-0284-9
- Baohong G., Zhou X., Murphy J.P. Genetic variation within Chinese and Western cultivated oat accessions // Cereal Res. Commun. 2003. V. 31. P. 339–346.
- 102. Achleitner A., Tinker N.A., Zechner E., Buerstmayr H. Genetic diversity among oat varieties of worldwide origin and associations of AFLP markers with quantitative traits // Theor. Appl. Genet. 2008. V. 117. P. 1041–1053. https://doi.org/10.1007/s00122-008-0843-v
- 103. He X., Bjørnstad Å. Diversity of North European oat analyzed by SSR, AFLP and DArT markers // Theor. Appl. Genet. 2012. V. 125. P. 57–70. https://doi.org/10.1007/s00122-012-1816-8
- 104. Paczos-Grzęda E., Sowa S., Boczkowska M., Langdon T. Detached leaf assays for resistance to crown rust reveal diversity within populations of Avena sterilis // Plant Disease. 2019. V. 103. P. 832–840. https://doi.org/10.1094/PDIS-06-18-1045-RE
- 105. Okoń S., Paczos-Grzęda E., Ociepa T. et al. Avena sterilis L. genotypes as a potential source of resistance to oat powdery mildew // Plant Disease. 2016. V. 100. P. 2145–2151.
  - https://doi.org/10.1094/PDIS-11-15-1365-RE
- 106. Comeau A. Barley yellow dwarf virus resistance in the genus Avena // Euphytica. 1984. V. 33. P. 49–55. https://doi.org/10.1007/BF00022749
- 107. Mohler V., Stadlmeier M., Sood A. et al. Genetic analysis of new sources of seedling resistance to powdery mildew and crown rust in oat // Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs, 69. Jahrestagung 2018, 19–21 November, Raumberg-Gumpenstein. Vienna: BOKU-Univ. Nat. Resources and Life Sci., 2019. P. 29–31.
- 108. McCartney C.A., Stonehouse R.G., Rossnagel B.G. et al. Mapping of the oat crown rust resistance gene Pc91 // Theor. Appl. Genet. 2011. V. 122. P. 317–325. https://doi.org/10.1007/s00122-010-1448-9
- 109. Rines H.W., Porter H.L., Carson M.L., Ochocki G.E. Introgression of crown rust resistance from diploid oat Avena strigosa into hexaploid cultivated oat A. sativa by two methods: Direct crosses and through an initial 2x, 4x synthetic hexaploid // Euphytica. 2007. V. 158. P. 67–79.

https://doi.org/10.1007/s10681-007-9426-2

- 110. Suneson C.A., Marshall H.G. Cold resistance in wild oats // Crop Sci. 1967. V. 7. P. 667–668.
- 111. Лапински Б., Рачвалска А. Использование Avena macrostachya для улучшения зимостойкости овса в Польше // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2017. Т. 178. № 1. С. 58–67. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-1-58-67
- 112. Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V. et al. The metabolomic approach to the comparative analysis of wild and cultivated species of oats (Avena L.) // Rus. J.Genet. Appl. Res. 2017. V. 7. № 5. P. 501–508. https://doi.org/10.1134/s2079059717050136
- Beleggia R., Rau D., Laido G. et al. Evolutionary metabolomics reveals domestication-associated changes in tetraploid wheat kernels // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 33. P. 1740–1753. A. https://doi.org/10.1093/molbev/msw050A
- 114. Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В. и др. Биохимические аспекты взаимоотношений грибов и растений на примере фузариоза овса // С.-х. биология. 2019. Т. 54. № 3. С. 575–588. https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.3.575rus
- 115. Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В. и др. Новый подход к структурированию сортового разнообразия голозерных и пленчатых форм культурного овса (Avena sativa L.) // Экол. генетика. 2020. Т. 18. № 1. С. 27–41. https://doi.org/10.17816/ecogen12977
- 116. Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V. et al. Differentiation among oat varieties from the VIR collection according to their degree of breeding level on the basis of metabolomic profiling // Euphytica. 2021. В печати.
- 117. Tripathi V., Mohd A.S., Ashraf T. Avenanthramides of oats: Medicinal importance and future perspectives // Phcog. Rev. 2018. V. 12. P. 66–71. https://doi.org/10.4103/phrev.phrev\_34\_17
- Redaelli R., Dimberg L., Germeier C. U. et al. Variability of tocopherols, tocotrienols and avenanthramides contents in European oat germplasm // Euphytica. 2016. V. 207. P. 273–292. https://doi.org/10.1007/s10681-015-1535-8
- 119. Leonova S., Gnutikov A., Loskutov I. et al. Diversity of avenanthramide content in wild and cultivated oats // Proc. Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020. V. 181. № 1. P. 30–47. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-1-30-47
- 120. *Sang S., Chu Y.* Whole grain oats, more than just a fiber: Role of unique phytochemicals // Mol. Nutr. Food Res. 2017. V. 61. № 7. P. 1600715. https://doi.org/10.1002/mnfr.201600715
- Carraro-Lemes C.F., Scheffer-Basso S.M., Deuner C., Berghahn S. Analysis of genotypic variability in Avena spp. regarding allelopathic potentiality // Planta Daninha. 2019. V. 37. P. 1–12. https://doi.org/10.1590/S0100-83582019370100100
- 122. *Tiwari U., Cummins E.* Meta-analysis of the effect of beta-glucan intake on blood cholesterol and glucose

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

levels // Nutrition. 2011. V. 27. P. 1008–1016. https://doi.org/10.1016/j.nut.2010.11.006

- 123. Лоскутов И.Г., Полонский В.И. Селекция на содержание β-глюканов в зерне овса как перспективное направление для получения продуктов здорового питания, сырья и фуража (обзор) // С.-х. биология. 2017. Т. 52. № 4. С. 646–657.
- 124. Joyce S.A., Kamil A., Fleige L., Gahan C.G. The cholesterol-lowering effect of oats and oat beta glucan: Modes of action and potential role of bile acids and the microbiome // Front. Nutr. 2019. V. 6. P. 171. https://doi.org/10.3389/fnut.2019.00171
- 125. Shewry P.R., Piironen V, Lampi A.-M. et al. Phytochemical and fiber components in oat varieties in the HEALTHGRAIN diversity screen // J. Agr. Food Chem. 2008. V. 56. P. 9777–9784. https://doi.org/10.1021/jf801880d
- 126. *Redaelli R., Del Frate V., Bellato S. et al.* Genetic and environmental variability in total and soluble β-glucan in European oat genotypes // J. Cereal Sci. 2013. V. 57. P. 193–199. https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.09.003
- 127. Polonskiy V., Loskutov I., Sumina A. Biological role and health benefits of antioxidant compounds in cereals // Bio. Comm. 2020. V. 65. № 1. P. 53–67. https://doi.org/10.21638/spbu03.2020.105
- 128. Welch R.W., Leggett J.M., Lloyd J.D. Variation in the kernel  $(1 \rightarrow 3)(1 \rightarrow 4)$ - $\beta$ -D-glucan content of oat cultivars and wild *Avena* species and its relationship to other characteristics // J. Cereal Sci. 1991. V. 13. P. 173–178.

https://doi.org/10.1016/S0733-5210(09)80034-9

- 129. Welch R.W., Brown J.C.W., Leggett J.M. Interspecific and intraspecific variation in grain and groat characteristics of wild oat (*Avena*) species: Very high groat  $(1 \rightarrow 3), (1 \rightarrow 4)$ - $\beta$ -D-glucan in an *Avena atlantica* genotype // J. Cereal Sci. 2000. V. 31. P. 273–279. https://doi.org/10.1006/jcrs.2000.0301
- 130. Sikora P., Tosh S.M., Brummer Y., Olsson O. Identification of high β-glucan oat lines and localization and chemical characterization of their seed kernel β-glucans // Food Chem. 2013. V. 137. P. 83–91. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.10.007
- Carreno-Quintero N., Bouwmeester H.J., Keurentjes J.J. Genetic analysis of metabolome-phenotype interactions: From model to crop species // Trends Genet. 2013. V. 29. P. 41–50. https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.09.006
- 132. Abstracts of oral and poster presentation. The 10th Intern. Oat Conf.: Innovation for Food and Health "OATS 2016". Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). 2016.
- 133. *Leggett J.M.* Classification and speciation in *Avena //* Oat Science and Technology. 1992. V. 33. P. 29–52.
- 134. Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е. и др. Овес. Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. / Под ред. Кобылянского В.Д., Солдатова В.Н. М.: Колос, 1994. 367 с.

# Origin and Resource Potential of Wild and Cultivated Species of the Genus Oats (Avena L.)

I. G. Loskutov<sup>a, b</sup>, A. A. Gnutikov<sup>a, b, \*</sup>, E. V. Blinova<sup>a</sup>, and A. V. Rodionov<sup>b, c</sup>

<sup>a</sup>Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, 190000 Russia
 <sup>b</sup>Saint-Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia
 <sup>c</sup>Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 197376 Russia
 \*e-mail: alexandr2911@vandex.ru

The genus Avena L. is represented by cultivated species of great practical importance, segetal weeds and wild species, which are interesting as objects of potential sources of valuable traits for breeding. Until now, there are significant disagreements in understanding the size of the genus, especially regarding the isolation of rare specialized species from aggregate species. The review analyzes our own and published data on comparative genomics and taxonomy of species of the genus, discusses the use of various gene markers in molecular genetic studies for identifying oat species. Currently, modern studies of the genus are largely based on molecular phylogenetic and karvological data. Thus, many works are devoted to the relationship of the only perennial tetraploid species A. macrostachya and diploid species of the genus Avena. The article examines the relationship of the genome of this unique autotetraploid species, formed even before the evolutionary division of the genus into separate genomes, with the A and C genomes of other species. On the other hand, oats are a wellstudied crop for agronomic and economically valuable traits using traditional field and laboratory methods. Molecular markers are often used to highlight sources of resistance to biotic stress. The selection of genotypes of oats resistant to diseases, and, in particular, to fusarium infection and the accumulation of mycotoxin deoxynivalenol (DON) in grain is carried out by mapping quantitative trait loci (QTLs). Established QTLs that control resistance to mycotoxin accumulation. In addition, QTLs were found that, with an increase in the length of the growing season and plant height, reduce the accumulation of mycotoxin DON in the oat caryopsis. The use of the marker of auxiliary selection (MAS) for the isolation of genotypes resistant to the main diseases of oats and for other breeding traits is discussed. The article discusses modern approaches to genotyping of selectively significant traits.

**Keywords:** *Avena*, genomes, cereals, interspecific hybridization, molecular markers, oats, QTLs, Poaceae, polyploidy, origin of cultivated species, resistance to environmental factors, breeding.