

Актуальные проблемы, обзоры, итоги науки

УДК 633.13:575.8

НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ВИДОВ РОДА *Avena* L.

И.Г. ЛОСКУТОВ

На основании комплексного изучения морфологических признаков, структуры кариотипов, белковых маркеров авенина и RAPD-анализа дана оценка филогенетических связей и направлений эволюции видов *Avena* L., различающихся по плоидности и структуре генома. Описаны существенные различия между двумя основными геномами рода *Avena* L. (A и C) по ареалам видов. Посредством анализа внутривидового разнообразия внесены уточнения локализации центров формообразования всех культурных видов овса — *A. strigosa*, *A. abyssinica*, *A. byzantina* и *A. sativa*.

Эволюционное становление видов растений проходит во времени при определенных условиях среды и наличии факторов спонтанной гибридизации и мутаций. В первичных центрах, где возник тот или иной вид, идет процесс его расселения; при разнообразии почвенно-климатических условий происходит накопление большого генетического разнообразия вида. Значение открытия центров происхождения культурных растений Н.И. Вавиловым в 1926 году состоит в возможности нахождения в этих областях ценного генофонда наиболее адаптивных к разнообразным условиям среды форм растений, представленных гетерогенными популяциями (1). Специфическое отличие этих зон состоит в том, что в них наблюдаются тесные контакты между культурными формами растений, их дикорастущими сородичами и сорными видами, в результате чего между этими тремя группами растений часто происходит обмен генетической информацией. Следовательно, эти зоны являются центрами естественной интенсивной интрогрессии. В первичных центрах параллельно и независимо друг от друга могут проходить разнообразные, а иногда разнонаправленные, генетические процессы, приводящие к несовпадению центров происхождения растений и центров наибольшего внутреннего генетического разнообразия. В генцентрах 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 можно оценить формообразовательные процессы, темпы и стадию эволюции видов.

Эволюция ставит перед собой цели познания взаимоотношения видов на основе морфолого-географических данных с учетом наследственности и изменчивости, физиологии и биохимии, цитогенетики и молекулярной биологии. Вопросы эволюции, географического распространения видов овса по континентам и локализации районов их происхождения и разнообразия рассматривались многими исследователями (1-7). Вхождение в культуру различных видов овса и отдельных их форм как производных от дикорастущих видов происходило во многих местах одновременно и независимо друг от друга (8-12). Выявление очагов локализации формообразования как культурных видов, так и их дикорастущих предков является вопросом исследования последних лет. Большой интерес в эволюционном отношении представляет цитогенетический и молекулярно-биологический анализ форм и межвидовых гибридов современными методами. Это позволило выяснить ряд вопросов, связанных с филогенией видов овса, прояснить степень родства между ними и установить их геномный состав (13).

Рассматривая весь род *Avena* L., можно видеть, что наиболее многочисленной и разнообразной группой являются диплоидные виды. А.И. Мальцев характеризовал некоторые диплоидные виды — *A. clauda*, *A. pilosa* (геном Ср), *A. ventricosa*, *A. bruhsiana* (геном Cv), *A. longiglumis* — как наиболее примитивные (2).

Существует предположение, что эволюция диплоидных видов с геномом А (в различных вариантах) шла в направлении *A. damascena* > *A. prostrata* > *A. longiglumis* > *A. wiestii* = *A. hirtula* (14). В дальнейшем Thomas в начало этой схемы добавил *A. canariensis* (15). На основе исследования большого материала было высказано предположение об участии вида *A. canariensis* в происхождении гексаплоидов по схеме, представленной гомологичным рядом: *A. canariensis* > *A. magna* > *A. sterilis* (16).

Диплоидные дикорастущие виды, имея наибольшее разнообразие форм в западной части Средиземноморья, дали начало культурному виду *A. strigosa* (As), распространение которого наблюдалось на Пиренейском полуострове. Дикорастущие виды группы *strigosa* — *A. hirtula* и *A. wiestii*, по всей видимости, дали начало автотетраплоидному виду *A. barbata* (14, 15).

Rajhathy с соавт. на основании большого фактического материала сделали вывод о том, что геномы А и С, характеризующие диплоидные виды, произошли в результате широкой структурной дивергенции от генома прародителя этих видов (17). Более мелкие варианты каждого из этих геномов были получены уже в процессе незначительных изменений у гипотетической переходной формы, предшествующей появлению современных видов. Наличие строго симметричного кариотипа говорит о примитивности видов этой группы, а асимметричный кариотип свидетельствует о гетерогенности и их эволюционной продвинутости (18, 19). Таким образом, основываясь на структуре кариотипов диплоидных видов *Avena*, некоторые исследователи предполагают, что виды с геномом А, обладая симметричным кариотипом, являются кариологически более примитивными, чем виды с геномом С (20). Однако виды с геномом С, как выше отмечалось, морфологически очень примитивны, поэтому и относятся к видам, которые медленно проходят эволюционный процесс. Stebbins полагает, что виды, которые имеют высокую асимметрию кариотипа, но принадлежат к древним группам по морфологическим признакам, по всей вероятности, архаичны и развиваются по брадителическому типу эволюции, но не являются истинно примитивными (19).

По мнению А.И. Мальцева, именно из первичного центра (западная часть Средиземноморского центра, Пиренеи) всех диплоидных видов овса, где сосредоточено наибольшее разнообразие этих форм, оси современных ареалов всех 14-хромосомных видов направлены на восток (2).

При рассмотрении эволюции тетраплоидных видов овса можно проследить две основные независимые ветви — виды с геномами АВ и АС. Геномная структура видов с геномом АВ, скорее всего, ведет свое происхождение от диплоидов с вариантом генома As. Одни исследователи считали, что *A. barbata* является автотетраплоидом одного из диплоидных видов (21). Источником генома *A. barbata* могло быть удвоение числа хромосом у одного из диплоидных видов, в результате чего геном последнего состоит из двух одинаковых или очень близких (AA') геномов (22). Предполагалось, что этот вид имеет не автотетраплоидное, а сегментно аллотетраплоидное происхождение (23). По данным анализа локусов энзимов, вид *A. barbata* можно определить как диплоидизированный тетраплоид (24-26).

Предполагается, что сорный вид *A. barbata*, занесенный в Эфиопию с семенами ячменя, дал начало культурному виду *A. abyssinica*, который до

настоящего времени засоряет посевы ячменя (15). В то же время предполагается, что *A. vaviloviana* и *A. abyssinica* по некоторым морфологическим признакам могут быть реликтами древней флоры Африки (27).

Группа видов с геномом AC имеет большее сродство к гексаплоидным видам. Предполагается гибридогенное происхождение вида *A. magna* как результат контактов по границам распространения диплоидных видов, которые, по-видимому, обусловили появление этого аллотетраплоида. Некоторые исследователи на основании результатов межвидовых скрещиваний считают, что тетраплоиды с геномом AC произошли от диплоидных видов, имеющих эти геномы, — предположительно это *A. canariensis* (Ac) и *A. ventricosa* (Cv) (17).

Геномы *A. murphyi* и *A. magna* состоят из А- и С-геномов, которые на 50 % представлены геномными транслокациями (28). С помощью проб ДНК исследовали порядок последовательности нуклеотидов у видов с различными геномами и хромосомными наборами. Проба Am1 была выделена у образцов *A. murphyi* Ladiz. (AC); было показано, что такая последовательность присутствует у видов с геномом С и отсутствует у диплоидов и тетраплоидов без генома С. Эта последовательность была определена как специфический сателлит ДНК гетерохроматина генома С (29, 30).

На основе большого фактического материала Rajhathu с соавт. пришли к выводу, что в аллоплоидной конвергенции видов с геномом AC при участии неизвестного вида с геномом D в процессе эволюции рода появились гексаплоидные формы овса (17).

Данные последних лет исследований свидетельствуют о том, что у пентаплоидов, полученных при гибридизации недавно открытого вида *A. insularis* и *A. sativa*, в мейозе наблюдается низкая частота образования унивалентов, высокое число хиазм на одну клетку и высокая степень гомологии хромосом (до 80 %). При скрещивании *A. insularis* с *A. magna* и *A. murphyi* эти показатели были ниже и гибриды оказались стерильными; при скрещивании с *A. strigosa* у триплоидов отмечена фертильность. На основании этого высказывается предварительное предположение, что прародителем гексаплоидных видов может считаться вид *A. insularis* (31, 32). По неподтвержденным данным, этот вид может служить источником геномов С и D или только генома D.

Многолетний тетраплоидный вид *A. macrostachya*, по определению А.И. Мальцева, можно отнести по морфологическим признакам к наиболее примитивной секции овсяноподобных трав *Avenastrum* C. Koch (2). Исследование вида *A. macrostachya* in situ с использованием окрашенных проб ДНК доказывает, что геномом этого многолетнего автотетраплоида является CC или C'C' (28). Это подтверждает примитивность вида *A. macrostachya* в эволюционном плане (19). Некоторые исследователи высказывают предварительное предположение, что этот вид имеет геном EE.

Эволюция гексаплоидных видов, тесно связанная с диплоидами и тетраплоидами, наиболее сложна и запутана. Изучение разнообразия ферментного состава митохондриальной ДНК показало, что формы *A. sterilis* и *A. fatua* имели подобные или идентичные спектры, как и культурные сорта овса. Формы *A. abyssinica* (AB), *A. barbata* (AB), *A. strigosa* (As) и *A. canariensis* (Ac) отличались от *A. sativa* по шести зонам спектров ферментов в зависимости от вида, а *A. ventricosa* (Cv) — по 10-12 зонам. Предполагается, что цитоплазма гексаплоидных видов произошла от видов с геномом А, а не С. Различия по зонам спектра митохондриальной ДНК диплоидных и тетраплоидных видов по сравнению с гексаплоидными свидетельствуют о том, что низкий уровень пloidности видов может быть источни-

ком увеличения интрогрессивного цитоплазматического разнообразия у гексаплоидных культурных форм овса (33).

По данным Leggett с соавт., геномы А и D имеют наибольшее сходство и в свою очередь сильно отличаются от генома С (34). Геном А диплоидного прародителя, вероятно, мог служить донором геномов А и D у гексаплоидных видов овса (35). По последним данным, геном D предположительно является неизвестным вариантом генома As — A", по аналогии с геномом В, но отличается от последнего (36, 37).

Исходя из структуры кариотипов, цитогенетических особенностей и данных межвидовых скрещиваний, можно заключить, что в эволюции рода *Avena* L. принимали участие, по-видимому, два значительно различающихся друг от друга генома А и С; остальные геномы были лишь в разной степени производными от этих форм. Если предположить по традиционной схеме, что диплоидные виды *A. canariensis* (геном А) и *A. ventricosa* (геном С) являются прародителями соответствующих геномов, то, возможно, в ходе эволюции у возникших аллополиплоидов происходили структурные изменения хромосом, из-за чего возникла их частичная гомология (16, 38).

По мнению А.И. Мальцева, сорно-полевой вид *A. fatua* и родственный ему *A. sterilis* произрастают преимущественно на возделываемых почвах и имеют наибольшее количество разнообразных форм (2). Эти очень полиморфные виды находятся на стадии бурного формообразования и распространения, в соответствии с чем и их географические ареалы (главным образом *A. fatua*) являются обширными. Главный центр разнообразия форм *A. fatua* находится в горах юго-западной Азии (особенно на Памире), где и сходятся «оси» современных ареалов основных подвидов этого полиморфного вида.

Н.И. Вавилов определенно говорил о четырех связанных происхождением основных генетических группах овса: *A. sativa*—*A. fatua*; *A. byzantina*—*A. sterilis*; *A. strigosa*—*A. barbata*; *A. abyssinica* (39). Особенно запутанной была первая, чрезвычайно полиморфная группа *A. sativa*, происхождение которой было связано с Азией. Эта точка зрения стала доминировать во всех исследованиях в противоположность мнению о европейском происхождении культурных форм овса (40).

По данным Coffman, родоначальником разнообразия гексаплоидных форм овса является вид *A. sterilis*, происходящий из Азии (7). От этого вида, по всей видимости, произошел культурный вид *A. byzantina*, а затем появился злостный сорняк культурных посевов — *A. fatua*. При дальнейшем рассмотрении эволюции гексаплоидных видов овса на основе анализа частоты транслокаций в хромосомах и соотношения географического распределения различных форм с использованием кластерного анализа выявлена высокая степень генетического родства между образцами *A. byzantina* и *A. sterilis* из северной Месопотамии, с одной стороны, и *A. sativa* и *A. sterilis* из Восточной Анатолии, с другой (41).

Дальнейшее изучение всех гексаплоидных видов показало, что для представителей *A. sativa* характерно наличие транслокаций (97 %) в отличие от таковых *A. byzantina* (11 %). В результате было высказано предположение, что два культурных вида овса — *A. sativa* и *A. byzantina* — независимо друг от друга вошли в культуру. При исследовании видов *A. fatua* и *A. occidentalis* установлено, что у большинства форм этих видов имеются такие же транслокации, как и у образцов *A. sativa*, вследствие чего их считают боковыми ветвями эволюции *Avena* (42). Предполагается, что *A. occidentalis*, первоначально найденный в Алжире, по некоторым морфологическим при-

знакам близок к *A. vaviloviana* и может быть одним из реликтов древней флоры Африки (43, 44).

Мальцев считал, что все гексаплоидные виды овса из своего азиатского центра двинулись преимущественно на запад, причем *A. fatua* занял главным образом северные и средние широты, а *A. sterilis* — более южные, достигнув самых западных границ Средиземноморской области (2). Следовательно, можно предположить, что *A. sterilis* и *A. fatua* произошли из одного общего первичного азиатского центра и, удаляясь на запад, сильно дифференцировались. Об этом свидетельствует сама постепенность этой дифференцировки, начиная от мелкозерного subsp. *ludoviciana* на востоке и кончая крупнозерным subsp. *macrocarpa* на западе. Наконец, следует принять во внимание и то обстоятельство, что subsp. *ludoviciana*, вообще говоря, очень близкий к *A. fatua*, гораздо легче с ним скрещивается, чем, например, более географически удаленный subsp. *macrocarpa*. Поэтому можно полагать, что все гексаплоидные виды имеют один общий первичный центр происхождения — в юго-западной Азии.

По мнению Thomas, у представителей *A. sterilis* во время продвижения на север появились мутации типа *fatua*, что привело к появлению вида *A. fatua*, от которого произошли культурные гексаплоидные формы (15). Среди прочих здесь же появились гексаплоидные голозерные формы, которые, по ошибочному мнению исследователей, двинулись в Китай (14, 15).

Как было уже показано, все гексаплоидные виды, имеющие Азиатский центр происхождения, являются более молодыми в эволюционном плане по сравнению с диплоидными и тетраплоидными видами, первичный центр которых находится на западе Средиземноморской области (2). Здесь же, в Средиземноморье, предполагается зарождение всего рода *Avena* L.; по крайней мере, около 50 % всех видов этого рода приурочено именно к этому региону.

Как отмечал Н.И. Вавилов, разнообразие ареалов показывает, что в общем полиплоиды (тетраплоиды и гексаплоиды) оказались более выносливыми, чем диплоиды, и более приспособленными к северным и альпийским условиям местообитания (*A. fatua*). Во всяком случае и автополиплоидия (*A. barbata*), и аллополиплоидия (*A. fatua* и *A. sativa*) способствуют образованию разных экотипов, нередко резко различающихся и поэтому играющих важную роль в эволюции. Довольно часто полиплоидные формы представлены многолетними видами (45). Следовательно, современные виды овса — сложные экологически дифференцированные системы, связанные с определенной средой обитания.

Только наличие полного ботанического и эколого-географического разнообразия и его комплексный анализ позволят выявить центры происхождения и разнообразия того или иного рода или вида. Мировая коллекция ВИР по овсу представлена всем видовым и внутривидовым разнообразием по культурным (10000 образцов) и дикорастущим (2000 образцов) видам рода *Avena* L. Полное ботанико-экологическое разнообразие образцов культурных видов представлено местными стародавними сортами-популяциями, собранными в 10-20-е годы XX столетия. Большинство этих форм привлечено из центров происхождения и разнообразия этой культуры, и они полностью отражают все географическое разнообразие по овсу.

Мы провели комплексное исследование видов овса с целью уточнения системы рода *Avena*, направления эволюции и филогенетических связей между видами. Дикорастущие и культурные виды овса представлены всем видовым и эколого-географическим разнообразием из всех регионов происхождения, поступившим в последнее время из различных генных банков мира. С 1987 по 2002 год мы исследовали 3000 образцов

дикорастущих видов и староместных сортов овса. Полевые фенологические наблюдения и морфологический анализ проводили, согласно «Методическим указаниям по изучению мировой коллекции ячменя и овса» (46), «Международному классификатору рода *Avena* L.» (47) и «Oat Descriptors» (48), описание кариотипов — по стандартной методике (49, 50), идентификацию и регистрацию образцов видов овса — по электрофоретическим спектрам запасных белков зерновок в полиакриламидном геле по стандартным методикам (51, 52), RAPD-анализ — по методу Okuno (53). При определении областей происхождения и формообразования видов овса использовали дифференциальный ботанико-географический метод, разработанный и широко использованный Н.И. Вавиловым (39).

При анализе комплексных данных по географическому распространению и морфологическим признакам образцов наиболее многочисленной по видовому составу группы диплоидных и тетраплоидных видов овса было установлено, что формы дикорастущих видов имеют наибольшее распространение на территории северо-западной части Африки и, частично, на юго-западной оконечности Европы (табл. 1).

1. Географическое распространение различных видов овса по странам

Вид рода <i>Avena</i> L.	Геном	Испания	Марокко	Алжир
<i>A. ventricosa</i>	Cv	—	—	+++
<i>A. bruhsiana</i>	Cv	—	—	—
<i>A. clauda</i>	Cp	—	+	+
<i>A. pilosa</i>	Cp	+	—	+
<i>A. prostrata</i>	Ap	++	++	—
<i>A. damascena</i>	Ad	—	+++	—
<i>A. longiglumis</i>	Al	+	+	+
<i>A. canariensis</i>	Ac	++	—	—
<i>A. wiestii</i>	As	+	—	+
<i>A. hirtula</i>	As	+	+	+
<i>A. atlantica</i>	As	—	++	—
<i>A. strigosa</i>	As	+	—	—
<i>A. barbata</i>	AB	+	+	+
<i>A. vaviloviana</i>	AB	—	—	—
<i>A. abyssinica</i>	AB	—	—	—
<i>A. agadiriana</i>	AB (?)	—	++	—
<i>A. magna</i>	AC	—	++	—
<i>A. murphyi</i>	AC	++	++	—
<i>A. insularis</i>	AC (?)	—	—	—
<i>A. macrostachya</i>	CC (?)	—	—	++
<i>A. fatua</i>	ACD	+	+	+
<i>A. occidentalis</i>	ACD	++	—	—
<i>A. ludoviciana</i>	ACD	+	+	+
<i>A. sterilis</i>	ACD	+	+	+

Примечание: (+), (++) и (+++) — наличие соответственно популяций вида, эндемичного вида и еще одной малочисленной популяции в другом месте; (—) — отсутствие популяций.

Наибольшее разнообразие по морфологическим признакам, связанным с габитусом растений, систематическим признакам, характеризующим строение колоска, цветка или зерновки, и хозяйственно ценным признакам (особенно устойчивости к различным заболеваниям) наблюдалось у форм, происходящих из западной части Средиземноморского центра происхождения культурных растений. На основе комплексного анализа видового и внутривидового разнообразия нами была предложена уточненная система подрода *Avena* (табл. 2) (54).

При детальной оценке кариотипов различных видов овса были идентифицированы и разделены на группы отдельные виды в зависимости от пloidности, положения центромеры и вторичных перетяжек. Наиболее примитивными с морфологической точки зрения являются виды с геномом С — *A. pilosa* М.В. (Cp) и *A. bruhsiana* Grun. (Cv), кариотип которых характеризуется асимметричностью, различием по типу спутничных хромо-

2. Систематика подрода *Avena* рода *Avena* L.

Представители дикорастущих видов		Культурные виды
осыпающиеся цветками	осыпающиеся колосками	
Секция <i>Aristulatae</i> (Malz.) Losk.		
<i>A. clauda</i> Dur. (Cp, 2n = 14)	<i>A. pilosa</i> M.B. (Cp, 2n = 14)	<i>A. strigosa</i> Schreb. (As, 2n = 14)
<i>A. longiglumis</i> Dur. (Al, 2n = 14)	<i>A. atlantica</i> Baum (As, 2n = 14)	<i>A. abyssinica</i> Hochst. (AB, 2n = 28)
<i>A. damascena</i> Rajh. et Baum (Ad, 2n = 14)		
<i>A. prostrata</i> Ladiz. (Ap, 2n = 14)		
<i>A. wiestii</i> Steud. (As, 2n = 14)		
<i>A. hirtula</i> Lagas. (As, 2n = 14)		
<i>A. barbata</i> Pott. (AB, 2n = 28)		
<i>A. vaviloviana</i> Mordv. (AB, 2n = 28)		
Секция <i>Avena</i> (L.) Losk.		
<i>A. fatua</i> L. (ACD, 2n = 42)	<i>A. ventricosa</i> Balan. (Cv, 2n = 14)	<i>A. byzantina</i> C. Koch (ACD, 2n = 42)
<i>A. occidentalis</i> Dur. (ACD, 2n = 42)	<i>A. bruhnsiana</i> Grun. (Cv, 2n = 14)	<i>A. sativa</i> L. (ACD, 2n = 42)
	<i>A. canariensis</i> Baum (Ac, 2n = 14)	
	<i>A. agadiriana</i> Baum et Fed. (AB, 2n = 28)	
	<i>A. magna</i> Murphy et Terr. (AC, 2n = 28)	
	<i>A. murphyi</i> Ladiz. (AC, 2n = 28)	
	<i>A. insularis</i> Ladiz. (AC (?), 2n = 28)	
	<i>A. sterilis</i> L. (ACD, 2n = 42)	
	<i>A. ludoviciana</i> Dur. (ACD, 2n = 42)	

сом. В то же время морфологически продвинутый в эволюционном отношении и очень близкий по морфологическим признакам к гексаплоидным формам диплоидный вид *A. canariensis* (Ac) имеет моногенный симметричный кариотип. Наличие в кариотипах видов *A. barbata* и *A. macrostachya* 10-кратного числа одинаковых пар хромосом свидетельствует об автотетраплоидной природе. Для диплоидных видов с геномом С была характерна большая гетерогенность и эволюционная продвинутость, но по морфологическим признакам эти виды оказались примитивными (55). По мнению Stebbins, подобные виды архаичны, но не являются истинно примитивными (19).

Использование электрофоретических спектров авенина позволило выявить различия между диплоидными видами с геномами А и С; выделены группы видов внутри геномов С (Cp и Cv) и А (Al, Ap, Ad и As, Ac), что подтверждает обособленность геномов, их вариантов и отдельных видов. Существенные различия отмечены у представителей двух групп тетраплоидных видов с геномами АВ и АС. Степень различий между всеми видами подтверждает правильность систематической обособленности каждого из них. Кроме этого, выявлены компоненты спектров, объединяющие диплоидные виды с геномом С, тетраплоидные с геномом АС и гексаплоидные виды, что указывает на их филогенетическое родство (56).

RAPD-анализ позволяет осуществить оценку представителей различных видов овса в соответствии с геномным составом, уровнем плоидности и внутривидовой дифференциацией. Так, все виды с геномом As были объединены в один, а другие диплоидные виды с вариантами генома А (*A. atlantica*, *A. longiglumis* и *A. canariensis*) — в другой кластер. Между представителями диплоидных видов с вариантами генома С и А отмечена низкая степень сходства, как и внутри своей группы между геномами Cv и Cp, что подтверждает удаленность отдельных геномов (А и С) друг от друга и даже отдельных их вариантов (Cv и Cp). Существенные различия были характерны для представителей двух групп тетраплоидных видов с геномами АВ и АС. В группе гексаплоидных видов систематическая обособленность выявлена у представителей культурных видов *A. sativa* L. и *A. byzantina* C. Koch, которые образовали относительно компактные группы, удаленные друг от друга (57).

Данные RAPD-анализа и спектры белковых маркеров авенина под-

твердили резкую обособленность диплоидных видов с геномом С. В то же время в многочисленных исследованиях установлено, что геном С проходит в неизменном состоянии через все уровни пloidности и считается одним из основных геномов рода *Avena* L. На этом основании мы предполагаем, что геном С является тем скрытым источником гетерогенности в процессе эволюции, которая привела к появлению гексаплоидных видов этого рода. Наши исследования кариотипа представителей *A. macrostachya* показали, что последний относится к автотетраплоидам с геномом АА (55). Исследование же структуры хромосом с помощью С-бэндинга и методов дифференциального окрашивания нуклеотид-специфичными флуорохромами позволило выявить наличие крупных блоков С-гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом, что указывает на родство *A. macrostachya* с С-геномными видами (58). При этом симметричный кариотип и комплекс морфологических признаков представителей *A. macrostachya* свидетельствуют об истинной примитивности последнего. Все это подтверждается наличием многолетнего типа развития и перекрестного опыления, которое характерно для группы видов овсяноподобных трав подрода *Avenastrum* С. Koch. Таким образом, можно предположить, что геном С наиболее древний и моногенный по структуре кариотипа.

По мнению Родионова с соавт., разделение филогенетических линий овса с геномами А и С сопровождалось увеличением различий по рассеянным повторам и накоплением специфичных для каждой ветви транзаций и трансверсий (58). Затем в линиях с геномом С произошло разделение филогенетических ветвей *A. macrostachya* и предка других видов с геномом С, после чего у предков *A. macrostachya* произошло удвоение хромосомного набора и появление крупных блоков С-гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом, а у предков видов с геномом С имели место «десимметризация» и гетерохроматизация хромосом, определившая необычный рисунок при окрашивании хромосом генома С диплоидных и полиплоидных видов.

В дальнейшем геном А стал развиваться независимо от генома С, что привело к появлению многочисленных вариантов — А1, Аp, Аd, Ас, Аs — и в конечном счете выделению культурного диплоидного вида *A. stri-gosa* с геномом Аs (рис. 1).

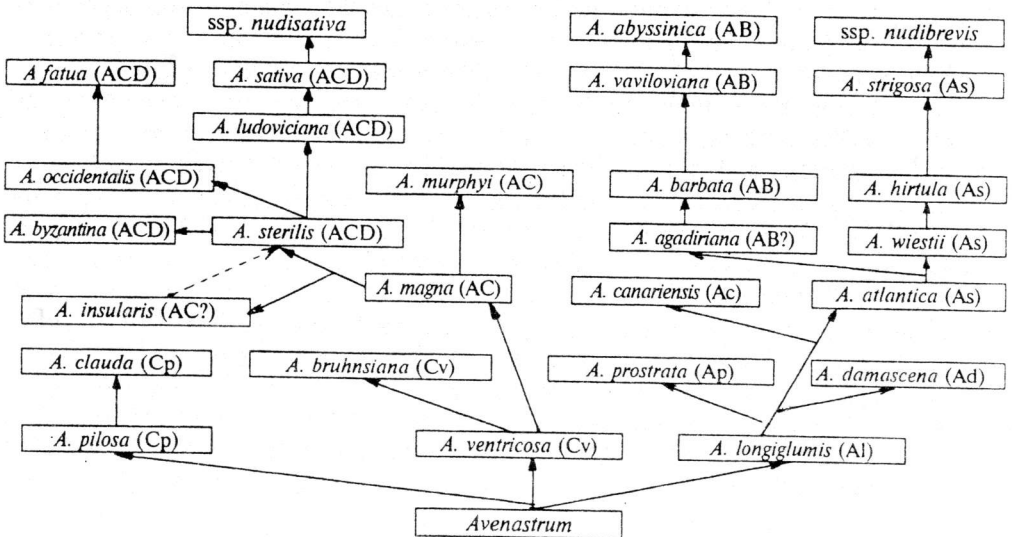


Рис. 1. Филогения видов рода *Avena* L.

Согласно результатам RAPD-анализа и спектру белковых маркеров авенина установлено, что при всем различии видов с геномом А можно говорить об их косвенной эволюционной близости. Появление тетраплоидных видов стало возможным при удвоении числа хромосом у одного из диплоидных видов (АА) или при спонтанной гибридизации двух близкородственных диплоидных видов — $AB = AA'$. При этом произошел переход на более высокий уровень ploидности и смогла образоваться тетраплоидная группа видов с геномом АВ или AA' , в результате чего появился культурный тетраплоидный вид *A. abyssinica* с геномом АВ. Далее диплоидные виды с генами А и С соединились в одном генотипе — *A. canariensis* (Ac) и *A. ventricosa* (Cv), где в одной из промежуточных форм геном А на основе структурной дивергенции трансформировался в геном D или, как сейчас предполагают, в геном А". Существенные различия тетраплоидных видов с геномами АВ и АС были подтверждены RAPD-анализом и данными по спектрам белковых маркеров авенина. В дальнейшем произошла гибридизация видов с тремя геномами — А, С и D, и появился аллогексаплоидный вид, предположительно *A. sterilis*, который дал начало большой группе видов, и в том числе культурным гексаплоидным видам *A. byzantina* и *A. sativa* с геномом АСD (АСА"). Дивергенцию двух основных геномов рода *Avena* L. — А и С — можно проследить по структуре кариотипа, спектрам белковых маркеров авенина и данным RAPD-анализа. Кроме этого, были выявлены четкие различия по ареалам видов, содержащих эти геномы. Виды, обладающие геномами А и АВ (AA'), занимают большие ареалы (чаще всего увеличивающиеся в настоящее время), а виды с геномами С и АС — очень ограниченные ареалы (чаще всего сокращающиеся в настоящее время). Гексаплоидные виды с геномом АСD (АСА") занимают значительные площади, не сравнимые с видами других групп, в силу своей аллополиплоидности и, возможно, благодаря наличию двух (модифицированных) геномов А.

В своем труде «Центры происхождения культурных растений» Н.И. Вавилов пишет о диких «родоначальниках», то есть о формах с приспособлениями, способствующими саморазмножению и саморассеиванию, которые представляют любопытную группу родственных переходных форм, соответствующих культурным видам, связанным с дикорастущими сородичами (1). Ареалы этих диких «родоначальных» форм чаще всего бывают очень узки и приурочены к ограниченному изолированным районам локализации первичных центров происхождения культурных растений.

Таковыми родоначальными переходными формами для гексаплоидных культурных видов в роде *Avena* L., по нашему мнению, могут быть дикорастущие диплоидные и тетраплоидные формы, имеющие характерный признак, присущий гексаплоидным видам, то есть наличие двух зубцов на верхушке нижней цветковой чешуи (секция *Avena* (L.) Losk.) (см. табл. 2). К таким видам относятся *A. ventricosa*, *A. bruhsiana*, *A. canariensis*, *A. agadihana*, *A. magna*, *A. murphyi* и *A. insularis*, растения которых осыпаются только колосками и не имеют прямых культурных аналогов (см. рис. 1). Тип рассеивания целыми колосками является переходным по сравнению с рассеиванием отдельными зерновками. Некоторые из этих видов являются узкоэндемичными или имеют прерывистый и очень ограниченный ареал, являясь типичными дикорастущими представителями естественных фитоценозов, не засоряющих культурные посевы, которым присущ первичный тип рассеивания — отдельными колосками. По всей видимости, все вышеперечисленные виды когда-то занимали большие ареалы, но так как они являются обитателями сугубо ненарушенных фитоценозов, их ареал сильно умень-

шился в силу каких-то причин, что является характерным для переходных форм. К этой же группе можно отнести и вид *A. sterilis*, ареал которого намного меньше, чем территории, занимаемые *A. fatua* (54).

К другой группе диплоидных и тетраплоидных видов относятся формы из секции *Aristulatae* (Malz.) Losk., обладающие двуслойной верхушкой нижней цветковой чешуи и в большинстве случаев осыпаящиеся зерновками (цветками) (см. табл. 2). У некоторых из этих видов имеются культурные аналоги с тем же уровнем плоидности (*A. wiestii*, *A. hirtula* — *A. strigosa*; *A. vaviloviana* — *A. abyssinica*), они занимают обширные ареалы (*A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. barbata*) и являются довольно активными сеgetальными или рудеральными сорняками (*A. clauda*, *A. pilosa*, *A. damascena*, *A. longiglumis*, *A. barbata*) с типичной для них формой рассеивания — отдельными зерновками (см. рис. 1). По всей видимости, виды этой группы являются боковой ветвью эволюции, и все они не принимали участия в происхождении гексаплоидных видов овса (59).

Вероятно, в западной части Средиземноморья, на месте наибольшего видового разнообразия рода *Avena* L., в результате спонтанной гибридизации тетраплоидных видов из группы переходных форм с геномами А, С и D произошло формирование аллогексаплоидных видов (рис. 2). Скорее всего, такая гексаплоидная форма была очень близка современному виду *A. sterilis*. В противовес мнению А.И. Мальцева, что гексаплоидные виды продвигались с востока Средиземноморья на запад (2), мы считаем, что *A. sterilis* при продвижении на восток стал занимать все большие пространства, вероятнее всего, в районе Юго-Западного Азиатского центра. Появление наибольшего разнообразия полиплоидов в восточной части Передней Азии, где преобладают более жесткие почвенно-климатические условия по сравнению с западным Средиземноморьем, подтверждается высказыванием Н.И. Вавилова о большей выносливости видов этой группы по сравнению с диплоидными, так как аллополиплоидные виды способствуют образованию резко различающихся экотипов, играющих важную роль в эволюции (45). По мере продвижения от центра происхождения в сторону Юго-Западного Азиатского центра появляются более мелкозерные и адаптивные гексаплоидные формы дикорастущих видов, которые, вероятно, имели большое сходство с современным видом *A. ludoviciana* и при увеличении уровня плоидности распространялись в различных направлениях, образуя большое внутривидовое разнообразие дикорастущих и переходных сорных форм к культурным видам гексаплоидного овса (см. рис. 2).

Все разнообразие культурных видов овса, как было доказано Н.И. Вавиловым, имеет сорно-полевое происхождение (39, 60). С распространением видов на север, в более влажные условия произрастания, овес вытеснял основные культуры, которые он засорял, и сам становился самостоятельно возделываемой культурой. 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* Vav. и *A. sativa* convar. *volgensis* Vav. (см. рис. 2). В настоящее время все эти культурные формы (самостоятельно не осыпаящиеся) являются рудеральными и сеgetальными сорняками.

Многостороннее изучение 180 местных образцов коллекции культурного диплоидного вида *A. strigosa* по морфологическим признакам и выяснение ареалов различных форм привело к подтверждению локализации области формообразования всего вида. Анализ мирового разнообразия местных сортов коллекции ВИР, собранных Н.И. Вавиловым во время средиземноморской экспедиции (1926-1927 годы), показал, что наибольшее внутривидовое разнообразие этого вида встречается на территории Великобритании, Германии, Испании и особенно Португалии.

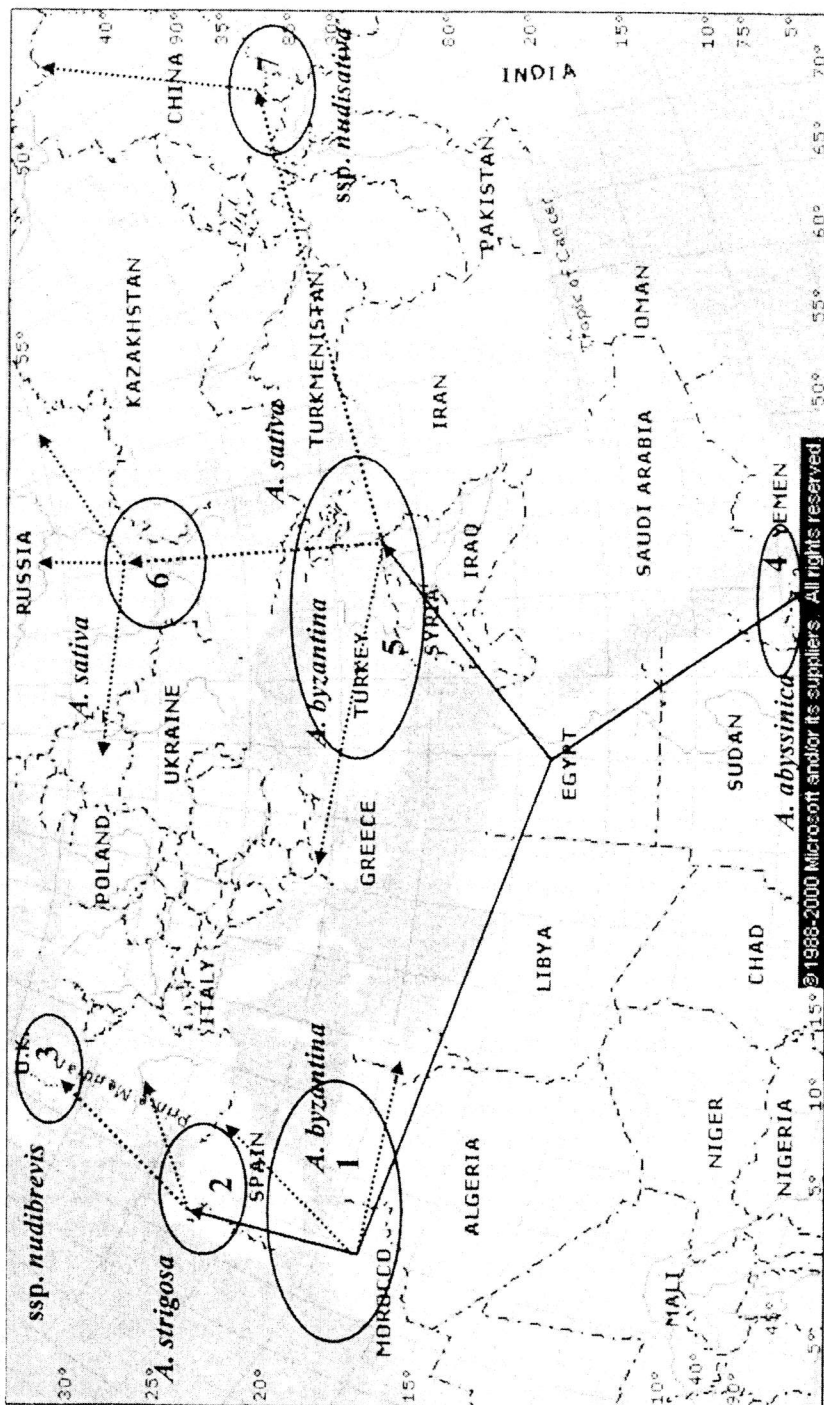


Рис. 2. Направление эволюции видов рода *Avena* L. Центры разнообразия различных видов овса: 1 — *A. byzantina* (Средиземноморский центр — Марокко, Алжир, Испания); 2 — *A. strigosa* (Испания, Португалия); 3 — *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (Великобритания); 4 — *A. abyssinica* (Абиссинский центр — Эфиопия); 5 — *A. byzantina* (Юго-Западный Азиатский центр — Турция, Иран, Сирия); 6 — *A. sativa* (Азиатский центр — Таджикистан, Башкирия); 7 — *A. sativa* subsp. *nudisativa* (Китай, Монголия). Стрелками показано направление распространения культурных видов и форм овса.

Вид *A. strigosa*, по классификации Родионовой с соавт. (61), делится на три подвида — *A. strigosa* subsp. *strigosa*, *A. strigosa* subsp. *brevis* Husn. и *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (Vav.) Kobyl. et Rod., которые имеют четкую географическую дифференциацию. Из 15 разновидностей *A. strigosa*, представленных в коллекции, 8 было обнаружено в Испании, 11 — в Португалии. Насчитывается 13 разновидностей, встречающихся на Пиренейском полуострове, большинство из которых являются эндемичными для этого региона. Как отмечает Н.И. Вавилов, основной район местного многообразия этого вида концентрируется в северной Португалии и северо-западной Испании (Галисия и Баскония) (см. рис. 2) (62). Наибольшая часть разнообразных форм, относящихся к subsp. *strigosa*, была распространена в Испании, Португалии, Германии и Великобритании, кроме того, единичные формы происходили из ряда европейских стран. В Германии, Франции и Польше, где формы *A. strigosa* были широко распространены в конце XIX и начале XX столетия, их ботаническое разнообразие крайне ограничено, и в каждой стране было определено не более двух разновидностей, относящихся только к подвиду *strigosa*. Следует отметить, что довольно многочисленная группа местных форм, происходящих из Украины, Белоруссии и России, не имела также большого внутривидового разнообразия. Таким образом, центром происхождения и разнообразия диплоидного культурного вида *A. strigosa* является Пиренейский полуостров, где широко представлены и его дикорастущие сородичи, и вероятные прародители — диплоидные виды *A. hirtula* и *A. wiestii*. По археологическим данным, собранным А.И. Мальцевым, *A. strigosa* был первым культурным видом овса, который возделывали в Европе уже в эпоху неолита, то есть около 1500 лет до н.э. (2).

Наиболее типичным центром происхождения местных форм *A. strigosa* subsp. *brevis* являются Португалия, Великобритания и в меньшей степени Испания. В Великобритании было выделено 10 разновидностей, и, по всей видимости, этот регион является вторичным центром разнообразия вида *A. strigosa* в Европе. Большинство из этих разновидностей встречается только в Великобритании, причем растения имеют опушение, характеризуются разнообразными окраской и строением цветковых чешуй, присущих голозерным диплоидным формам овса, относящимся к *A. strigosa* subsp. *nudibrevis*. Для голозерных форм *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* единственным наиболее вероятным местом происхождения является Великобритания; в другие страны растения этого вида могли быть только занесены (см. рис. 2). По данным Welch, в Великобритании уже в средние века (XIII-XIV) возделывали мелкозерный и голозерный мелкозерный овес под специфическим названием «pillcorn» (63). Мальцев также отмечает, что мелкозерный голозерный овес был распространен в Англии и Шотландии не позднее XVI столетия (2).

Скорее всего, голозерные формы появились в результате дальнейшего изменения механизма рассеивания зерновок. Если рассматривать цикл дикорастущих, культурных и голозерных форм, то характер прикрепления цветка (зерновки) имеет следующий вид: от полного отсутствия прикрепления зерновки при созревании с хорошо выраженной подковкой (дикий тип) через плотное прикрепление (культурный пленчатый тип) до свободного отделения самой зерновки от цветковой чешуи (культурный голозерный тип).

При распространении *A. strigosa* на север в сторону Великобритании произошли изменения условий произрастания, что привело к увеличению ареала *A. strigosa* subsp. *brevis*, а затем и появлению рецессивных мутаций типа голозерных форм *A. strigosa* subsp. *nudibrevis*, которые и были описаны К. Линнеем как *A. nuda* L. При рассмотрении другого тетраплоидного культурного вида *A. abyssinica*, насчитывающего в коллекции около 60 местных образцов

(эндемик Эфиопии, который также имеет сорно-полевое происхождение), была подтверждена область его формообразования. Этот вид, засоряющий посевы ячменя и пшеницы, в настоящее время не возделывают в культуре, хотя растения имеют тип сочленения зерновок, присущий культурным формам, — неосыпаемость при созревании. Кроме того, на территории Эфиопии из дикорастущих видов распространены только тетраплоидные — *A. vaviloviana* и *A. barbata*. Вид *A. abyssinica* имеет очень много общих черт с *A. vaviloviana* и считается его культурным аналогом (см. рис. 2). Шесть форм в ранге разновидностей *A. abyssinica*, описанные в «Культурной флоре» (61), встречаются только на территории современной Эфиопии. Что касается морфологических признаков габитуса растений этого вида и хозяйственно ценных признаков, то их разнообразие также минимально. Родственный дикорастущий вид *A. vaviloviana*, распространенный только на территории Эфиопии, также не отличается большим разнообразием морфологических форм, что было показано нами и подтверждено исследованием спектров белковых маркеров авенина (54, 57). По свидетельству А.И. Мальцева, Эфиопский центр разнообразия тетраплоидных видов овса является вторичным и формы, распространенные в нем, в ранний исторический период были связаны со Средиземноморским центром происхождения (2). Вторичность происхождения этого центра доказывает и то, что два родственных вида *A. vaviloviana* и *A. abyssinica* имеют сугубо яровой тип развития, что относительно озимого типа является вторичным. По всей вероятности, два вида — *A. vaviloviana* и *A. abyssinica* — не смогли продвинуться дальше от Средиземноморского центра из-за более жестких засушливых климатических условий в сопредельных с Эфиопией странах.

Таким образом, можно объяснить то незначительное разнообразие имеющихся в коллекциях немногочисленных форм этих видов, которые в настоящее время, по свидетельству эфиопских специалистов, практически все утрачены в природе. Следует отметить, что у культурных видов с диплоидным и гексаплоидным уровнем ploидности имеются голозерные формы, а на тетраплоидном уровне такие формы отсутствуют. Мы считаем, что виды этой группы не смогли далеко распространиться от своего центра происхождения, то есть отсутствовали условия для появления рецессивных мутаций, обуславливающих голозерный тип. Все это свидетельствует о том, что только западная часть Средиземноморского региона является одним из центров не только разнообразия, но и происхождения большинства дикорастущих и культурных видов овса.

Родоначальником всей группы гексаплоидных видов, которая сформировалась в западной части Средиземноморского центра происхождения культурных растений, был крупноплодный вид *A. sterilis*, рассеивающийся отдельными колосками. У этого вида произошли мутации по типу рассеивания зерновок, что, с одной стороны, привело к образованию культурного вида *A. byzantina*, а с другой, — к возникновению дикорастущего, растения которого осыпаются отдельными зерновками, — *A. occidentalis*; этот вид в настоящее время встречается только на Канарских островах (Испания), хотя первоначально был открыт на территории Марокко (см. рис. 2). Вероятно, благодаря измененному типу рассеивания *A. occidentalis* занимал большие площади, кроме того, он характеризуется доминантным озимым и полуозимым типом развития, который мы считаем первичным по сравнению с яровым. Далее при распространении на восток происходит дифференциация *A. sterilis* на более адаптивные мелкоплодные более озерненные формы вида *A. ludoviciana*, у которого в Переднеазиатском центре происходят мутации по типу рассеивания зерновок. Это в свою очередь приводит к появлению сорно-

полевых форм *A. sativa*. У вида *A. occidentalis* при продвижении на восток появляются более скороспелые типично яровые формы, которые образовали вид *A. fatua*, растения которого осыпаются исключительно отдельными зерновками; этот злостный сорняк занял огромные ареалы на севере и на востоке Европы и Азии. Как установлено, низкая чувствительность к яровизации и высокая чувствительность к продолжительности светового дня свидетельствуют об истинно яровой природе *A. fatua*, что позволило последнему, засоряя поля, занять наиболее обширные площади сельскохозяйственных угодий на земном шаре. Истинно яровая природа *A. fatua* доказывает вторичность происхождения этого вида по сравнению с *A. sterilis* и *A. ludoviciana* (64).

Широко распространенный на территории Алжира и Марокко гексаплоидный дикорастущий вид *A. sterilis* дал начало переходным формам, из которых произошел культурный вид *A. byzantina*. Следует отметить, что ранее *A. byzantina* рассматривали в объеме вида *A. sterilis*, подразумевая их общее происхождение. Древнегреческие авторы, говоря об овсе, имели в виду греческий овес, а именно *A. byzantina*, который использовался в пищу и наряду с дикорастущим видом *A. sterilis* засорял посевы ячменя и пшеницы (61).

При анализе данных мирового географического и морфологического разнообразия образцов гексаплоидного культурного вида *A. byzantina* из коллекции ВИР, насчитывающей около 1500 местных форм, было показано, что последние имеют наибольшее распространение на территории стран Средиземноморского бассейна.

По данным анализа большого количества местных форм коллекции, собранной Н.И. Вавиловым (1926-1927 годы), П.М. Жуковским (1925-1927 годы) и В.В. Марковичем (1926-1928 годы) во время их экспедиций, наибольшее внутривидовое разнообразие *A. byzantina* встречается на территории Алжира, Марокко, Испании, Италии, Израиля, Греции, Турции и некоторых других стран.

Из 15 разновидностей коллекции *A. byzantina*, описанных Родионовой с соавт., наибольшее число разновидностей обнаружено среди местных образцов из Алжира, Марокко, Турции, Греции, Израиля, Испании и Италии (соответственно девять, восемь, восемь, семь, шесть, пять и пять); остальные страны, где был распространен этот вид, имели от трех до одной разновидности (61). Как отмечал Н.И. Вавилов, основной район многообразия этого вида концентрируется на Средиземноморском побережье Северной Африки (1, 39). По нашим данным, наибольшее ботаническое разнообразие *A. byzantina* сосредоточено в Алжире и Марокко, где насчитывается в целом 12 разновидностей, некоторые из которых (из Марокко) являются эндемичными.

Итак, первичным центром формообразования *A. byzantina* являются территории Алжира и Марокко, где сосредоточено наибольшее ботаническое разнообразие вида, а наличие большого числа промежуточных форм на территории Турции свидетельствует о том, что этот регион является вторичным центром разнообразия этого вида.

Другим направлением распространения гексаплоидных форм было северное. С переходом к иным климатическим условиям появились мутации типа *A. sativa*, которые, как и *A. byzantina*, вначале засоряли посевы пшеницы и ячменя. На основе RAPD-анализа было установлено, что представители культурных видов *A. sativa* и *A. byzantina* образовывали удаленные друг от друга относительно компактные группы, что подтверждает географическую обособленность их вхождения в культуру: *A. byzantina* — из западной части Средиземноморского, *A. sativa* — из Юго-Западного Азиатского центра происхождения культурных растений (см. рис. 2).

В результате исследования внутривидового разнообразия коллекции пленчатых форм *A. sativa* subsp. *sativa* показано, что сорно-полевые предста-

вители этого подвида (convar. *asiatica* и convar. *volgensis*), насчитывающие около 130 местных образцов, локализуются на территории Ирана, Грузии и России (Дагестан, Татарстан, Башкирия и Чувашия). Разные популяции внутри вида (convar. *asiatica* Vav. и convar. *volgensis* Vav.), характеризующиеся примитивными или переходными признаками и засоряющие посевы, имеют четкую приуроченность к определенным ареалам (см. рис. 2). При анализе видового состава местных образцов коллекции ВИР, собранных в 20-30-х годах прошлого столетия, было установлено, что формы convar. *asiatica* имели наибольшее разнообразие только на территории Ирана и Грузии — по три из трех разновидностей, характеризующих эту группу; в Дагестане — только одна. Кроме того, в Дагестане была обнаружена форма из группы convar. *volgensis*, что является связующим звеном между двумя группами. Другая группа convar. *volgensis* имеет четыре разновидности, наибольшее разнообразие которых приурочено к Татарстану (четыре разновидности). По три разновидности было выделено в Башкирии, Чувашии и Ульяновской области, две — в Удмуртии и лишь по одной — в Кировской, Саратовской областях и Мордовии; в других регионах распространения пленчатых форм овса эти разновидности не встречаются. По всей видимости, из Юго-Западного Азиатского центра через Иран и далее в Грузию, Дагестан и среднее Поволжье (Саратовская, Ульяновская области, Татарстан, Чувашия, Башкирия) пленчатые формы subsp. *sativa*, сначала засоряя посевы, начали входить в культуру и распространяться по всем направлениям.

Подвид *A. sativa* subsp. *nudisativa*, или голозерные формы гексаплоидного овса, по свидетельству Н.И. Вавилова, произошел из Китая (1). По данным литературы, голозерные формы овса были распространены в Китае уже в V в. н.э. (4). При удалении от основного центра разнообразия на восток изменились условия произрастания, в результате чего у представителей *A. sativa* появились голозерные формы, которые закрепились на новых местобитаниях. Таким образом, у *A. sativa*, как и у *A. strigosa*, наблюдается цикл перехода форм дикого, культурного пленчатого и голозерного типа, причем последний тип, будучи рецессивной мутацией, появляется на удалении от территории основного разнообразия близкородственных пленчатых форм.

Анализ внутривидового разнообразия голозерных староместных сортов *A. sativa*, насчитывающих свыше 40 образцов, показал, что из разновидностей, идентифицированных в коллекции ВИР, четыре происходили из Монголии (собраны экспедицией Писарева в 1922-1923 годах), три — из Китая и по две — из сопредельных областей России (61). Другие местные голозерные формы овса происходили из европейской части России и стран Европы и были представлены двумя наиболее распространенными разновидностями. Следовательно, центром разнообразия голозерных гексаплоидных форм овса является Монголия и северо-западный район Китая (см. рис. 2).

Заключение

Итак, комплексное исследование 26 видов овса по морфологическим признакам, структуре кариотипа, электрофоретическим спектрам авенина и данным RAPD-анализа позволило уточнить положение видов в системе рода, определить филогенетические связи между видами и направление эволюции последних. Мы пришли к выводу, что первичный центр происхождения видов рода *Avena* L. находится в западной части Средиземноморья, а вторичный центр их формообразования — на территории Юго-Западного Азиатского центра происхождения культурных растений. Формообразование культурных видов овса происходило в следующих странах: *A. strigosa* (диплоидные формы) — Испания и Португалия; *A. strigosa* (диплоидные голозерные формы) — Великобритания; *A. abyssinica* (тетраплоидные формы) — Эфиопия; *A. byzantina* (гексаплоидные формы)

— Алжир и Марокко (вторичный центр на территории Турции); *A. sativa* (пленчатые формы) — Иран, Грузия, Россия (Татарстан); *A. sativa* (голозерные формы) — Монголия и Китай.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. Избр. тр. М.-Л., 1965а, 5: 9-107.
2. Мальцев А.И. Овсяги и овсы sectio *Euavena* Griseb. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. (приложение 38-е). Л., 1930.
3. Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры. Л., 1969: 98-99.
4. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1971.
5. Baum B.R., Fleischmann G., Martens J.W. e.a. Notes on the habitat and distribution of *Avena species* in the Mediterranean and Middle East. Can. J. Bot., 1972, 50, 6: 1385-1397.
6. Baum B.R., Rajhathy T., Martens J.W. e.a. Wild oat gene pool. Canada, Ottawa, 1975, publ. 1475, ed. 2.
7. Coffman F.A. Oat history, identification and classification. Washington, 1977.
8. Мальцев А.И. Новая система sectio *Euavena* Griseb. Бюл. по прикл. бот., ген. и сел., 1929, 20: 127-149.
9. Мордвикина А.И. Овес. *Avena*. Культурная флора СССР. Хлебные злаки. Рожь, ячмень, овес. М.-Л., 1936, 2: 333-438.
10. Haussknecht C. Symbolae ad floram graecam. Mittel. Thur. bot. N. F. 1899, XIII-XIV: 43-51.
11. Theellung A. Über die Abstammung, den systematischen Wert und die Kulturgeschichte der Saathafer-Arten (*Avena sativa* Cosson), Beitrag zu einer natürlichen Systematic von *Avena* sect. *Euavena*. Veierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. Zurich, 1911, LVI: 311-345.
12. Traub L. Origin of cultivated oats. J. Heredity, 1914, 5, 2: 74-85.
13. Лоскутов И.Г. Межвидовые скрещивания в роде *Avena* L. Генетика, 2001, 37, 5: 581-590.
14. Holden J.H.W. 28 Oats. *Avena* spp. (*Gramineae* — *Aveneae*). In: Evolution of crop plants /Ed. N.W. Simmonds. London, 1979: 86-90.
15. Thomas H. 29 Oats. *Avena* spp. (*Gramineae* — *Aveneae*). In: Evolution of crop plants /Eds. J. Smart, N.W. Simmonds. Second edition. London, 1995: 132-137.
16. Baum B.R., Rajhathy T., Sampson D.R. An important new diploid *Avena species* discovered on the Canary Islands. Can. J. Bot., 1973, 51: 4759-4762.
17. Rajhathy T., Thomas H. Cytogenetics of oats (*Avena* L.). Misc. Publ. Genetics Soc. Canada, 1974, 2: 5-90.
18. Левицкий Г.А. Цитология растений. Избр. тр. М., 1976.
19. Stebbins G.L. Chromosomal evolution in higher plants. London, 1971.
20. Leggett M., Thomas H. Oat evolution and cytogenetics. In: The oat crop. Production and utilization /Ed. R.W. Welch. London, 1995: 120-149.
21. Шепелева Е.М. Кариологическое исследование культурных и диких видов овса. Докл. АН СССР, 1939, 25, 3: 215-218.
22. Fabijanski S., Fedak G., Armstrong K. e.a. A repeated sequence probe for the C genome in *Avena* (oats). Theor. Appl. Genet., 1990, 79, 1: 1-7.
23. Yang D.P., Dodson E.O., Rajhathy T. Relative among of nuclear DNA and relationships of *Avena* species. Can. J. Gen. Cytol., 1969, II: 137-145.
24. Hutchinson E.S., Hakim-Elahi A., Miller R.D. e.a. The genetics of the diploidized tetraploid *Avena barbata*. Acid phosphatase, esterase, leucine aminopeptidase, peroxidase, and 6-phosphogluconate dehydrogenase loci. J. Heredity, 1983a, 74, 5: 325-330.
25. Hutchinson E.S., Price S.C., Kahler A.L. e.a. An experimental verification of segregation theory in a diploidized tetraploid: esterase loci in *Avena barbata*. Heredity, 1983b, 74, 5: 381-383.
26. Hakim-Elahi A., Allard R.W. Distribution of homoeoalleles at two loci in a diploidized tetraploid: leucine aminopeptidase loci in *Avena barbata*. Heredity, 1983, 74, 5: 379-380.
27. Baum B.R. Taxonomic studies in *Avena abyssinica* and *A. vaviloviana*, and related species. Can. J. Bot., 1971b, 49: 2227-2232.
28. Leggett J.M., Markland G.S. The genomic structure of *Avena* revealed by GISH. Proc. Kew Chrom. Conf. IV. London, 1995a: 133-139.
29. Solano R., Hueros G., Fominaya A. e.a. Organization of repeated sequences in species of the genus *Avena*. Theor. Appl. Genet., 1992, 83, 5: 602-607.
30. Fominaya A., Hueros G., Loarce Y. e.a. Chromosomal distribution of a repeated DNA sequence from C-genome heterochromatin and the identification of a new ribosomal DNA locus in the *Avena* genus. Genome, 1995, 38: 548-557.
31. Ladizinsky G. A new species of *Avena* from Sicily, possible the tetraploid progenitor of hexaploid oats. Genetic Resources and Crop Evolution, 1998, 45, 263-269.
32. Ladizinsky G. Cytogenetic relationships between *Avena insularis* ($2n = 28$) and both *A. strigosa* ($2n = 14$) and *A. murphyi* ($2n = 28$). Gen. Res. and Crop Evol., 1999, 46: 501-504.
33. Rines H.W., Gengenbach B.G., Boylan K.L. e.a. Mitochondrial DNA diversity in oat cultivars and species. Crop Sci., 1988, 28, 1: 171-176.
34. Leggett J.M., Markland G.S. The genomic identification of some monosomics of *Avena sativa* L. cv. Sun II using genomic in situ hybridization. Genome, 1995b, 38: 747-751.
35. Linares C., Gonzalez J., Ferrer E. e.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: 535-542.
36. Leggett J.M. Using and conserving *Avena* genetic resources. Proc. 5th Inter. Oat Confer., Canada, 1996, 1: 128-132.
37. Leggett J.M. Chromosome and genomic relationship between the diploid species *Avena strigosa*,

- A. eriantha* and the tetraploid *A. maroccana*. *Heredity*, 1998, 80, 3: 361-367.
38. Rajhathy T. Evidence and an hypothesis for the origin of the C genome of hexaploid *Avena*. *Can. J. Gen. Cytol.*, 1966, 8, 4: 774-779.
 39. Вавилов Н.И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений. Избр. тр. М.-Л., 1965, 5: 108-119.
 40. DeCandolle A. L'origine des plantes cultivees. Paris, 1883.
 41. Zhou X., Jellen E.N., Murphy J.P. Progenitor germplasm of domesticated hexaploid oat. *Crop Sci.*, 1999, 39: 1208-1214.
 42. Jellen E.N., Beard J.L. Geographical distribution of a chromosome 7C and 17 intergenomic translocation in cultivated oat. *Crop Sci.*, 2000, 40: 256-263.
 43. Baum B.R. *Avena occidentalis*, a hitherto overlooked species of oats. *Can. J. Bot.*, 1971a, 49: 1055-1057.
 44. Baum B.R. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (*Poaceae*). Canada, 1977, 14.
 45. Вавилов Н.И. Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции. Избр. тр. М.-Л., 1960, 2: 444-460.
 46. Лукьянова М.В., Родионова Н.А., Трофимовская А.Я. Методические указания по изучению мировой коллекции ячменя и овса. Л., 1973.
 47. Международный классификатор рода *Avena* Л. Л., 1984.
 48. Oat Descriptors. Rome, IBPGR, 1985.
 49. Абрамова Л.И., Ковалева О.Н. Метод дифференцированного окрашивания в применении к хромосомам овса и ячменя. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб, 1983, 74: 3-6.
 50. Абрамова Л.И., Орлова И.Н., Вишнякова М.А. и др. Цитологическая и цитогенетическая техника (для исследования культурных растений). Метод. указ. Л., 1981.
 51. Салмина И.С., Дягилева Г.Е. Идентификация овса по электрофоретическим спектрам авенина. *Бюл. ВИР*. Л., 1979, 22: 41-44.
 52. Кошарев А.В., Введенская И.О. Идентификация компонентов в электрофоретических спектрах проламинов злаков из триб *Aveneae* Dum. и *Poaceae* R. Br. Докл. ВАСХНИЛ, 1984, 11: 16.
 53. Okuno K., Ebana K., Noon V. et al. Genetic diversity of Central Asian and North Caucasian *Aegilops* species as revealed by RAPD markers. *Gen. Res. and Crop Evol.*, 1998, 45, 4: 389-394.
 54. Лоскутов И.Г. Видовое разнообразие и селекционный потенциал рода *Avena* L. Автореф. докт. дис. СПб, 2003.
 55. Лоскутов И.Г., Абрамова Л.И. Морфологическая и кариологическая инвентаризация видов рода *Avena* L. *Цитология*, 1999, 41, 12: 1069-1070.
 56. Лоскутов И.Г., Чмелева З.В., Губарева Н.К. и др. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес. (Характеристика зерна образцов дикорастущих видов овса по содержанию и аминокислотному составу белка и по содержанию и жирнокислотному составу масла в условиях Ленинградской области. Белковые формулы овса по электрофоретическим спектрам авенина). СПб, 1999, вып. № 704.
 57. Перчук И.Н., Лоскутов И.Г. Изучение видового разнообразия овса с использованием RAPD-анализа. *Аграрная Россия*, 2002, 3: 41-43.
 58. 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 овсягогов на ранних этапах дивергенции видов рода *Avena*. *Генетика*, 2005, 41, 1: 1-11.
 59. Loskutov I.G. On the taxonomy of genus *Avena* L. *Proc. XVI International Botanical Congress. USA*, 1999d: 422.
 60. Вавилов Н.И. О происхождении культурной ржи. Избр. тр. М.-Л., 1962a, 3: 446-467.
 61. Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е. и др. Овес. В кн.: Культурная флора. Л., 1994, 2, 3.
 62. Вавилов Н.И. Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур. М.-Л., 1957.
 63. Welch R.W. The chemical composition of oats. In: *The oat crop. Production and utilization* /Ed. R.W. Welch. London, 1995: 279-320.
 64. Loskutov I.G. Influence of vernalization and photoperiod to the vegetation period of wild species of oats (*Avena* spp.). *Euphytica*, 2001, 117, 2: 125-131.

Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова,
190000, С.-Петербург, ул. Большая Морская, 44;
e-mail: i.loskutov@vir.nw.ru

Поступила в редакцию
18 апреля 2005 года

TREND OF EVOLUTION IN SPECIES OF *Avena* L. GENUS

I. G. Loskutov

S u m m a r y

On the basis of complex investigation of morphological characteristics, karyotypes structure, protein markers of avenine and RAPD-analyze the author estimated the phylogenetic relations and trend of evolution in species of *Avena* L. distinguished on ploidy and genome structure. The essential differences between two main genomes of *Avena* L. genus (A and C) on species areas were determined. The data of intraspecies diversity permitted to determine more exact the centers of formation of all oats cultural species — *A. strigosa*, *A. abyssinica*, *A. byzantina* and *A. sativa*. It was shown, that a process of species formation has occurred in the west part of Mediterranean center of origin of cultural plants.