

РОЛЬ МОЛЕКУЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ПОЗНАНИИ ГЕНОФОНДА ОВСА И ЕГО ЭФФЕКТИВНОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ В СЕЛЕКЦИИ

И. Г. Лоскутов

Овес — одна из важнейших сельскохозяйственных культур универсального использования. В то же время использование овса в нашей стране ограничено исключительно зернофуражными целями, хотя за рубежом овес довольно широко, особенно в последнее время, используется на пищевые и диетические цели. Это связано с тем, что зерно овса характеризуется повышенным содержанием в белке незаменимых аминокислот, витаминов и других биологически активных соединений (β -глюканов, стеролов, токоферолов, авенантромидов). Среди зерновых злаков овес занимает особое место как высокомасличная культура и источник антиоксидантов. Все это дает возможность использовать овес как высокопитательный и лечебный продукт.

ГНЦ РФ ВНИИР им Н. И. Вавилова располагает обширной коллекцией, насчитывающей более 10 тыс. образцов культурных и 2 тыс. образцов дикорастущих видов овса, представляющей мировое генетическое и ботаническое разнообразие этой культуры с широчайшим диапазоном изменчивости важнейших селекционно-ценных признаков, что позволяет выявить генотипы, отвечающие разнообразным требованиям селекции. Это дает возможность в полной мере познать степень генетического полиморфизма данной культуры и с максимальной эффективностью использовать генофонд культуры для нужд селекции [1].

Белковые и ДНК-маркеры в последние десятилетия успешно используются для решения многих проблем прикладной ботаники, генетики и селекции. Многолетний опыт работы ВИР с белковыми маркерами различных культур — от злаков до плодовых, свидетельствует об эффективности запасных белков семян для решения проблем контроля генетической целостностью образцов коллекции, выявления дублетных образцов и их засорения. С использованием белковых маркеров успешно решаются такие вопросы как идентификация и регистрация генетических ресурсов в связи с различными проблемами культурных растений и их дикорастущих родичей. Для идентификации и регистрации сортов и биотипов зерновых культур успешно используется электрофорез запасных белков зерна — проламинов. Электрофоретические спектры проламина овса — авенина обладают довольно большим полиморфизмом, что позволяет использовать их для выявления видовой, внутривидовой и сортовой дифференциации. В последние десятилетия белковые и ДНК-маркеры стали все более часто использоваться в популяционных и эволюционных исследованиях генофонда, а также в селекционных программах. Сравнение результатов изучения с

использованием белковых и RAPD-маркеров показывает, что при сортовой идентификации растительного материала большей разрешающей способностью обладают белковые маркеры [2].

Изучение авенинов у овса показало, что эти белки характеризуются более низким уровнем электрофоретического полиморфизма по сравнению с глиадами пшеницы, но, тем не менее, могут быть использованы для анализа генетического разнообразия, в том числе для идентификации видов, сортов, образцов и биотипов культивируемого и дикорастущего овса [3].

Анализ электрофоретических спектров проламина у овса подтвердил их отличие от глиадинового спектра пшеницы. Спектр овса состоит из α - и β -зон (фракций), соответствующих α - и β -фракциям глиадины пшеницы, и зоны быстрых проламинов (БП), соответствующих зоне БП представителей триб злаков *Aveneae* Dum., *Phleaeae* Dum. и *Poeae* R. Br. [4]. В целом суммарный электрофоретический спектр авенина овса может быть записан в следующем виде:

БП 7 6 5 4 3 2 1 α 1₁ 1₂ 2 3 4 5 6 7 β 1₁ 1₂ 1₃ 2 3₁ 3₂ 3₃ 4 5.

Компонентов, соответствующих γ - и ω -фракциям глиадины выявлено не было.

В отличие от большинства морфологических признаков молекулярные маркеры (ММ) не подвержены влиянию окружающей среды, а также находятся под простым генетическим контролем. Наиболее надежные маркерные системы имеют кодоминантный характер наследования. В первую очередь это касается белковых маркеров — изоферментов и запасных белков, а также RFLP- и SSR-маркеров (микросателлиты). Имеется многолетний опыт использования молекулярных маркеров в решении всего комплекса проблем генетических ресурсов растений (ГРР), накопленный многими лабораториями, в том числе и в ВИРе. Наиболее успешным оказалось использование ММ для идентификации ГРР (образцов коллекций), генетической дифференциации [3].

С середины 80-х годов в ВИРе стали проводиться работы по идентификации районированных сортов овса. Первой публикацией на эту тему стал "Перечень возделываемых в СССР сортов овса с белковыми формулами" [5]. В результате этой работы были проанализированы 78 районированных сортов овса и были выделены как мономорфные, так и полиморфные формы. Наиболее полиморфными были сорта Крупнозерный, Львовский 1 и Сибиряк, имеющие по три типа спектра. Были найдены сорта с идентичными или близкими по

компонентному составу белковыми формулами. Анализ результатов проведенного исследования показал, что в основном такие сорта, были выведены в одном селекцентре из сестринских селекционных линий или они относятся к одной эколого-географической группе. Очень близкие по составу спектры авенина имеют сорта Льговский 1026 и Горизонт, полученные путем скрещивания Льговского 1026 с французским сортом *Blanche de Wattines*. Оба сорта созданы на Льговской селекционной станции Курской обл. Идентичные формулы авенина найдены у сортов *Pony* из Германии и *Przeboj II* из Польши. *Przeboj II* получен отбором из немецкого сорта *Flamingstrene*, а *Pony* скрещиванием этого сорта с *Firlbecks I*. Неразличимы по спектрам авенина сорта *Condor*, *Marino* и *Astor* из Нидерландов, имеющие сходные родословные [5].

В ВИРе сосредоточена одна из крупнейших в мире коллекция местных сортов-популяций посевного овса, в которой собрано все сортовое и эколого-географическое разнообразие этого вида. Это позволяет в полной мере познать степень генетического полиморфизма данной культуры и с максимальной эффективностью использовать генофонд культуры для нужд селекции [6].

Староместные сорта и формы овса посевного представляют особый интерес для современной селекции. В ходе длительного отбора среди местного ассортимента вырабатывались особенно приспособленные экологические типы. Сорта народной селекции обладают высоким полиморфизмом и представляют собой сложные популяции. Сохранение всего разнообразия этих сортов является одной из важных задач и серьезных проблем генных банков [2, 6].

Для идентификации генетического разнообразия местных сортов овса объектом исследования послужили семена 32 оригинальных образцов, собранных в 1921 – 1950 гг., а также их репродукций 1963 – 2000 гг. и таким образом было проанализировано около 150 образцов. В общей сложности у проанализированных образцов овса выявлено и зарегистрировано 423 типа спектров авенина [7].

Для 32 оригинальных образцов идентифицировано 54 основных типа спектра, из которых 40 оказались специфичными для отдельных образцов. Для характеристики современного состояния коллекции староместных форм овса были изучены 115 образцов репродукций последних лет. Выявлен 21 мономорфный образец (то есть с одним типом спектра) и 17 условно мономорфных (встречаемость доминирующего биотипа 93% и выше). Для остальных образцов идентифицировано от 2 до 9 типов спектра авенина.

Серьезной проблемой для генных банков является наличие в коллекциях вероятных дублетов. В частности, на поддержание и изучение одних и тех же образцов затрачиваются дополнительные средства. В ходе наших исследований выявлены образцы с идентичными или близкими по составу спектрами авенина, что указывает на их вероятную дублетную природу или генетическую близость. В результате выделено 12 групп

образцов, которые имели идентичные или близкие доминирующие типы спектра авенина. С некоторой долей условности данные образцы можно считать вероятными дублетами.

Для характеристики генетической целостности образцов коллекции овса по спектрам авенина проведено сравнительное изучение 32 хранящихся в коллекции еще с 20-х годов прошлого столетия оригинальных образцов культурного овса и их репродукций, полученных путем многократных пересевов в течение 80 лет на опытных станциях ВИР.

Установлено, что в процессе репродукций у некоторых образцов овса изменялась частота встречаемости как основных, так и минорных типов спектра (или биотипов). Минорные биотипы оригинальных образцов иногда не выявлялись в поздних репродукциях, у которых были найдены новые типы спектра.

Было определено, что в ходе неоднократных пересевов образцов соотношение биотипов, их число и состав могут меняться, что ведет к обеднению и изменению структуры генофонда. Установлено, что в процессе репродуцирования изменялась частота встречаемости как основных, так и минорных биотипов: минорные биотипы, идентифицированные в оригинальных образцах, иногда отсутствовали в соответствующих образцах более поздних репродукций. В ряде случаев у последних были идентифицированы биотипы, не найденные в ранних репродукциях. В тоже время, минорные авениновые биотипы, зарегистрированные в оригинальных образцах, часто отсутствовали в последующих репродукциях [7].

Данные сравнительного анализа биотипного состава соответствующих оригинальных и репродуцированных коллекционных образцов позволили оценить современное состояние коллекции овса посевного. Для большинства образцов коллекции изменения в биотипном составе носят несущественный характер. Было показано, что степень изменения в биотипном составе в значительной мере зависит от условий (места) репродукции. Использованный подход к оценке генетической целостности образцов овса посевного позволяет контролировать поддержание мировой коллекции и оптимизировать процесс репродукции.

Использование факторного анализа позволило разделить всю исследуемую совокупность биотипов образцов-оригиналов по степени сходства электрофоретических спектров авенина на 10 групп, соответствующих десяти значимым компонентам со значениями факторных нагрузок от 1 до 0,35. Восемь групп, включавших от 3 до 6 биотипов, были отнесены к основным. Дифференциация основных доминирующих биотипов оригинальных образцов овса с использованием кластерного анализа в целом соответствовала таковой полученной методом главных компонент [7].

Таким образом, в результате изучения определено, что электрофоретические спектры авенина могут служить инструментом для выявления дублетных форм и для анализа генетической стабильности образцов кол-

лекции овса в ходе их репродукции. На основании полученных данных составлен каталог белковых формул и компьютерная база данных, которые могут быть использованы как элемент паспортной базы данных для дальнейшей работы с коллекцией овса, а также для более тщательного подбора генетического материала для целей селекции.

Коллекция ВИР располагает кроме местных сортов посевного овса местными формами, относящимися к другим культивируемым видам — это диплоидный вид *Avena strigosa* Schreb. и эндемичный тетраплоидный вид Эфиопского происхождения *A. abyssinica* Hochst. Эти виды, составляющие очень небольшую часть всей коллекции овса, в настоящее время являются малораспространенными и до сих пор остаются мало изученными. В связи с этим, нами было предпринято изучение 150 образцов по фенотипическому и генетическому разнообразию. Полевое изучение вида *A. strigosa* показало морфологическое разнообразие, как на подвидовом уровне (subsp. *strigosa*, subsp. *brevis*, subsp. *nudibrevis*), так и по отдельным образцам коллекции. Морфологическое изучение вида *A. abyssinica* выявило преимущественное однообразие по изученным параметрам. Для изучения генетического разнообразия вышеперечисленных видов использовали электрофоретические спектры запасных белков.

В результате изучения было выявлено, что культурный диплоидный вид *A. strigosa* имел достаточное генетическое разнообразие по спектрам авенина: у 60 образцов различного происхождения было выделено более 10 типов спектра. Сравнительный анализ состава изученных образцов показал, что 47 образцов являются мономорфными, а 13 образцов — полиморфны, каждый из которых имел от двух и более типов спектра авенина. Были выявлены образцы с идентичными или близкими по компонентному составу типами спектра авенина, что позволило значительное число образцов овса песчаного объединить в несколько групп вероятных дублетов.

Кроме этого было определено, что культурный тетраплоидный вид *A. abyssinica* имел минимальное генетическое разнообразие по спектрам авенина: у 20 образцов Эфиопского происхождения было выделено только 4 типа спектра авенина. Практически все образцы по своему составу были мономорфны, кроме двух форм, которые имели по два спектра авенина. Были выявлены образцы с идентичными или близкими по компонентному составу типами спектра авенина, что позволило все образцы овса абиссинского объединить в 4 группы вероятных дублетов.

Таким образом, изучение генетического разнообразия малораспространенных видов овса по спектрам запасных белков позволило подтвердить результаты их изучения по морфологическим и хозяйственно ценным признакам. Установлено, что часть образцов *A. strigosa* и *A. abyssinica* были определены как вероятные дублеты, *A. abyssinica* был мономорфен не только в полевых условиях, но и по спектрам авенина.

Коллекция ВИР, как было сказано выше, кроме культурных видов, располагает большим разнообразием дикорастущих видов овса, представленных 24 видами рода *Avena*. Материалом для изучения генетического разнообразия коллекции дикорастущих видов овса на основе электрофоретического полиморфизма авенина послужили образцы 10 диплоидных, 6 тетраплоидных и 4 гексаплоидных видов овса разного географического происхождения. Всего было изучено 250 образцов. Материал для изучения дикорастущих видов овса был представлен всем видовым разнообразием. Было изучено практически все внутривидовое разнообразие диплоидных (более 80 образцов) и тетраплоидных видов (более 20 образцов), а также все географическое и морфологическое разнообразие по гексаплоидным видам овса [1].

Разные типы спектров авенина формировались как за счет наличия и отсутствия и разного сочетания компонентов и субкомпонентов в зонах, так и за счет варьирования их интенсивности. У узкоэндемичных диплоидных видов найдено от 2 до 7 компонентов, у более распространенных диплоидных и большинства тетраплоидных видов выявлено от 8 до 13 компонентов. Широко распространенные диплоидные виды и тетраплоидный вид *A. barbata* имели 14–15 компонентов в спектрах. У гексаплоидных видов, обладающих наибольшими ареалами, отмечено наличие в спектрах авенина от 15 до 18 компонентов. В общей сложности у 250 образцов дикорастущих видов овса выявлено и зарегистрировано в виде белковых формул 130 типов спектра авенина.

Максимальное число типов спектров (10) было найдено у *A. barbata*, что подтверждает большое эколого-географическое разнообразие этого широко распространенного тетраплоидного вида. Гексаплоидные виды были еще более полиморфны по данному признаку. Так, у 78 изученных образцов *A. ludoviciana* выявлено 55 типов спектров авенина [8].

Нанесение на карту места сбора конкретных образцов, имеющих разные и идентичные типы спектров, позволило провести анализ географического распределения ареалов популяций различных видов и выявить вероятные дублеты коллекции. На территории стран СНГ наибольшее разнообразие дикорастущих видов овса встречается в Азербайджане, и поэтому этот район был выбран для иллюстрации географического картирования популяций по типам спектров запасных белков [8].

В ходе изучения возможностей использования полиморфизма авенина в идентификации отдельных геномов у видов овса, был проведен сравнительный анализ полученных спектров. Установлено, что для диплоидных видов характерны как определенные компоненты, так и их сочетание в различных зонах. Особенно четко это просматривается на спектрах авенина диплоидных видов с вариантами генома С. Прежде всего нужно отметить, что эти примитивные диплоидные виды имеют очень большое сходство по составу спектров авенина. Для видов *A. clauda* и *A. pilosa* (геном Ср)

характерно сходство по некоторым компонентам в зонах α , β и БП. Значительное сходство по спектрам авенина имеют виды *A. ventricosa*, *A. bruhsiana* (геном Cv). В отличие от видов с геномом Cp, эти виды имели различия в основном в зоне БП.

Диплоидные виды с вариантами генома А обладают значительно большим разнообразием типов спектра авенина за счет увеличения числа вариантов БП, α и особенно β зон. Всего у изученных представителей видов с геномом А выявлено 9 вариантов α зоны и 16 вариантов β зоны. Анализ выявленных типов спектра показал, что вид *A. prostrata* (геном Ap) мономорфен по авенину. Три типа спектра *A. longiglumis* (геном Al) имеют такую же БП зону, как и у *A. prostrata* (геном Ap), но в α - и β -зонах выявлены различия. Специфический тип спектра имеет мономорфный по авенину вид *A. damascena* (геном Ad). Отсутствие БП7 компонента и присутствие β_2 отличает этот вид от других видов с геномом А. У вида *A. canariensis* (геном Ac) наряду с типом спектра БП выявлены специфические типы спектров в а и b зонах. Всего у вида было выявлено 4 типа спектра. Новые варианты БП, α и β зон выявлены в спектрах авенина *A. wiestii* и *A. hirtula* (геном As). Судя по полученным данным, диплоидные виды овса с различными вариантами геномов С и А имеют характерные типы спектров авенина со специфическими компонентами или специфическими сочетаниями компонентов в определенных зонах, которые могут быть маркерами геномов. Кроме этого были выделены группы видов внутри отдельных геномов С (Cp и Cv) и А (Al, Ap, Ad и As, Ac), что подтверждает обособленность геномов и отдельных видов [8].

Тетраплоидные виды с геномами АВ и АС имели существенные различия по спектрам авенина. Самым полиморфным по данному признаку оказался вид *A. barbata* (геном АВ). Большое сходство с ним имеет мономорфный по компонентному составу авенина вид *A. vaviloviana* (геном АВ). Нужно отметить, что БП зона с отсутствием компонента 3 и присутствием хорошо выраженного компонента 1, характерная для представителей видов *A. barbata* и *A. vaviloviana*, встречается в спектрах авенина культивируемого вида *A. abyssinica* (геном АВ). У вида *A. agadirina* (АВ) выявлены совершенно иные по составу два типа спектра. Тетраплоидные виды с геномами АС — *A. magna* и *A. murphyi* имеют сходство по составу α зон, одинаковые компоненты могут присутствовать в БП и β зонах. Вид *A. insularis* (CD?) по составу запасного белка авенина оказался мономорфным и имеет тип спектра, по составу БП- и β -зон близкий к *A. magna*. Специфический тип спектра имел мономорфный по авенину вид *A. macrostachya* (геном CC), который был близок к видам этой группы по наличию схожих компонентов [8].

Существенные отличия были характерны для двух групп тетраплоидных видов с геномами АВ и АС. Сравнительный анализ спектров авенина тетраплоидных и диплоидных видов выявил близость *A. barbata* и *A. vaviloviana* (АВ) с *A. wiestii* (As). В спектрах указанных

тетраплоидных видов выявлены как отдельные компоненты, так и их сочетания, характерные для *A. wiestii*. У видов *A. magna* и *A. murphyi* (AC), а также у *A. insularis* (CD?) просматривается сходство с видами *A. ventricosa* и *A. bruhsiana* (Cv) по наличию у основных типов спектра хорошо выраженного компонента β_4 , а также по строению α -зоны. Основной тип спектра *A. murphyi* имеет идентичную с указанными диплоидными видами БП-зону, для которой характерно полное отсутствие компонента БП1.

Гексаплоидные виды достоверно различались между собой по спектрам авенина. В то же время, предварительные результаты не позволили найти специфические особенности отдельных геномов в аллополиплоидном генотипе этих видов. Особенности отдельных видов этой группы можно считать только различия по наличию или отсутствию отдельных компонентов различного типа спектров.

Среди гексаплоидных видов, имеющих геномы ACD, высоким полиморфизмом обладали виды с широким ареалом: *A. fatua* (выявлено 16 типов спектра) и *A. ludoviciana* (более 50 типов спектра). У эндемичного вида Канарских островов *A. occidentalis* выявлено пять типов, а шесть образцов *A. sterilis* из Краснодарского края, Турции и Марокко имели четыре типа спектра авенина. Если БП-зона у гексаплоидных видов представлена в основном одними и теми же компонентами и варианты по этой зоне основаны только на интенсивности их проявления, то α - и β -зоны очень разнообразны как по составу компонентов и их сочетанию, так и по интенсивности. По составу типов спектров просматривается связь гексаплоидных видов с тетраплоидными (с геномами AC) и диплоидными, в частности по структуре α зоны с видами с геномом Cp, а по структуре БП и β зоны с видами с геномами As. Однако при наличии такого полиморфизма по спектрам авенина найти с большой достоверностью специфические особенности отдельных геномов в аллополиплоидном генотипе изученных гексаплоидных видов очень сложно [8].

Генетические маркеры играют исключительно важную роль в оценке наследственной природы организма. С привлечением молекулярных признаков появились новые возможности в решении ряда теоретических вопросов филогении растений и практических задач селекции. Поскольку генетические системы разных уровней сложности локализованы в конкретных хромосомах, составляющих геномы, то белки или ДНК одновременно могут быть маркерами соответствующей системы, и тем самым отражать структуру генома и специфику генотипа растения в целом [2, 4].

Перспективными для исследования полиморфизма овса являются активно разрабатываемые в последнее время методы ДНК-маркеров. Молекулярное маркирование генетических систем организма основано на использовании биологической специфичности нуклеиновых кислот.

В то же время использование полиморфизма ДНК-маркеров дает полноценные и наиболее достоверные

результаты только в том случае, если оно дополняется комплексным изучением тщательно подобранного видового или сортового разнообразия.

В работе с использованием техники RAPD-анализа использовался материал из мировой коллекции ВИР, который предварительно был изучен по полиморфизму запасных белков — авенинов. В изучение было взято 74 образца овса, относящихся к 20 видам различного уровня ploидности, из районов происхождения и наибольшего разнообразия данного рода, преимущественно из стран бассейна Средиземного и Черного морей [9].

В данном изучении для оценки межвидового разнообразия овса было проверено 113 праймеров, из которых было отобрано только 15 с наибольшим числом полиморфных компонентов. Анализ данных показал, что наиболее высокий уровень полиморфизма отмечался у диплоидных видов — для 15 форм этой группы было выявлено 50 компонентов (амплифицированных фрагментов ДНК). Другие группы полиплоидных видов были менее полиморфны, так для 12 образцов тетраплоидных видов было выявлено уже 32 компонента, а для 47 форм гексаплоидных видов только 26 компонентов. Таким образом, межвидовой полиморфизм рода *Avena* L., выявленный RAPD-анализом, показывает, что наблюдается четкая зависимость уменьшения полиморфизма с увеличением уровня ploидности вида. Так формы диплоидных видов обладали наибольшим полиморфизмом по сравнению с дикорастущими образцами и местными формами, относящимися к гексаплоидным видам овса [10]. В то же время при изучении полиморфизма с использованием спектров авенина зависимость была обратная [8].

При анализе данных кластерного анализа было отмечено, что все изученные образцы овса разделились на два основных кластера — А и В. Кластер А состоял из двух подкластеров. Подкластер А₁ объединял большинство тетраплоидных видов — *A. abyssinica*, *A. barbata* и *A. vaviloviana* с геномом АВ. В состав подкластера А₂ вошли все гексаплоидные виды и тетраплоидные виды с геномом АС — *A. magna* и *A. murphyi*, а также диплоидный вид *A. atlantica* предположительно с геномом Аs. Следует отметить, что именно эти два тетраплоидных вида рассматриваются как источники геномов А и С гексаплоидных форм овса, что может служить объяснением их родства к гексаплоидным видам. Кластер В, резко отличающийся от предыдущего кластера, включал в себя только представителей трех диплоидных видов овса с вариантами генома С: Сv и Ср.

При проведении анализа по всем диплоидным видам установлено, что они разделились на два кластера. Первый кластер состоял из видов с различными вариантами генома А. Причем, большинство представителей этих видов, для которых характерны различия в структуре кариотипов, образовывали два подкластера: первая группа объединяла представителей с Аs геномом, среди которых был культурный вид *A. strigosa*, вторая группа состояла из представителей с геномами А1 и Ас.

Второй кластер объединил виды с вариантами генома С, причем в этой группе отмечалось четкое разделение представителей с Сv- и с Ср-геномом. Следует отметить, что виды с вариантами генома С имели высокий коэффициент различия, в тоже время отличия у видов *A. pilosa* и *A. clauda* с геномом Ср так же значительны, что доказывает правильность разделения их на два отдельных вида [10].

Согласно результатам анализа тетраплоиды также были разделены на два кластера. Кластер А объединял все виды с геномом АВ — *A. abyssinica* (культурный вид), *A. barbata* и *A. vaviloviana*. Было установлено, что культурный вид *A. abyssinica*, который является эндемиком Эфиопии и отличается большой мономорфностью по морфологическим признакам и по спектрам авенина, характеризовался двумя самостоятельными отличными друг от друга спектрами. Родственные дикорастущие виды *A. barbata* и особенно *A. vaviloviana*, который является эндемиком Эфиопии, были выделены в отдельные близкородственные к культурному виду группы. Другой кластер В состоял из представителей видов с геномом АС — *A. magna* и *A. murphyi*. Степень различия между последними видами была так же существенной, что подтверждает правильность их систематической обособленности.

Как отмечалось ранее, гексаплоидные виды оказались наименее полиморфны. При проведении анализа данных не было выявлено четких кластеров, объединяющих представителей одного вида, хотя были выделены формы, которые имели идентичные спектры. Только представители культурных видов *A. sativa* и *A. byzantina* образовали относительно компактные группы. Четких закономерностей между дикорастущими гексаплоидными видами не было найдено. Такое распределение видов можно объяснить тем, что все они имеют единую структуру генома — АСD.

Данное изучение продемонстрировало возможность разделения представителей различных видов овса в соответствии с их геномным составом, уровнем ploидности и внутривидовой дифференциацией. В результате изучения выявлено, что разрешающая способность RAPD-анализа была ниже, чем при использовании электрофоретических спектров авенина [10].

Анализ данных комплексного исследования культурных и дикорастущих видов овса с привлечением полевых и лабораторных методов изучения с использованием электрофоретических спектров авенина и техники RAPD-анализа позволили предложить вероятный путь эволюции видов рода *Avena*. Подтверждена резкая обособленность диплоидных видов с геномом С. В то же время, многочисленными исследованиями установлено, что геном С проходит в неизменном состоянии через все уровни ploидности и считается одним из основных геномов овса. В дальнейшем геном С стал развиваться независимо от генома А, что привело к появлению многочисленных его вариантов (А1, Аp, Аd, Ас, Аs), и, в конечном счете, — культурного диплоидного вида *A. strigosa* с геномом Аs. Согласно результа-

там RAPD-анализа и данным по белковым маркерам (авенинам) установлено, что, при всем различии видов с геномом А, можно говорить об их косвенной эволюционной близости [1].

Появление тетраплоидных видов стало возможным при удвоении числа хромосом у одного из диплоидных видов (АА) или при спонтанной гибридизации двух близкородственных (АВ = АА') диплоидных видов. В результате этого произошел переход на более высокий уровень пloidности, и смогла образоваться тетраплоидная группа видов с геномом АВ или АА', которая дала возможность появиться культурному тетраплоидному виду *A. abyssinica* с геномом АВ. Далее диплоидные виды с генами А и С соединились в одном генотипе (вероятно, *A. canariensis*, Ас и *A. ventricosa*, Сv), где в одной из промежуточных форм геном А на основе структурной дивергенции трансформировался в геном D или, как сейчас предполагают, в геном А". Существенные отличия тетраплоидных видов с геномами АВ и АС были подтверждены данными по RAPD-анализу и белковым маркерам. В дальнейшем произошла гибридизация видов с тремя геномами А, С и D и появился аллогексаплоидный вид, предположительно предок *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* — А и С можно проследить по спектрам авенина и по данным RAPD-анализа. Кроме этого, были найдены четкие различия по ареалам видов, содержащих эти геномы. Виды, обладающие геном А и АВ (АА'), имеют большие и, чаще всего, увеличивающиеся до настоящего времени ареалы, а виды с геномами С и АС имеют очень ограниченные и, чаще всего, сокращающиеся в настоящее время ареалы. Гексаплоидные виды с геномом АСD (АСА") занимают значительные площади, несравнимые с другими группами видов, в силу своей аллополиплоидности и, возможно, благодаря наличию двух (модифицированных) геномов А [1].

Таким образом, в результате комплексного изучения более чем 800 образцов овса с использованием молекулярно-биологических методов установлено, что формы культурных и дикорастущих видов разного уровня пloidности обладают значительным полиморфизмом по изученным показателям. Данные методы могут быть эффективны при изучении генетического

разнообразия коллекции овса, кроме этого в комплексе с другими методами изучения они могут быть использованы в идентификации сортов для целей селекции и семеноводства. В то же время использованные методы могут служить одним из инструментов для выявления вероятных дублетных образцов коллекций, для уточнения видовой принадлежности каждого образца, а также для анализа генетической стабильности образцов коллекции овса в ходе их репродукции. Кроме этого, использование молекулярно-биологических методов помогает установить филогенетические связи между отдельными видами и группами видов для целей систематики и эволюции данного рода в целом. Полученные данные в виде каталога белковых формул и компьютерной базы данных могут использоваться как элемент паспортной базы данных для более эффективной работы с генетическими ресурсами растений и более тщательного подбора материала для селекции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лоскутов И. Г. Овес (*Avena* L.). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. — СПб.: ВИР, 2007. — 360 с.
2. Конарев А. В. Адаптивный характер молекулярного полиморфизма и его использование в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // Аграрная Россия. — 2002. — № 3. — С. 4–11.
3. Конарев А. В., Введенская И. О. Идентификация компонентов в электрофоретических спектрах проламинов злаков из триб *Aveneae* Dum. и *Poeae* R. Br // Докл. ВАСХНИЛ. — 1984. — № 11. — С. 16.
4. Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Губарева Н. К. и др. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. Теоретические основы селекции. Т. 1. Под ред. В. Г. Конарева. — М.: Колос, 1993. — 447 с.
5. Губарева Н. К., Павлова Н. Е., Родионова Н. А., Солдатов В. Н. Перечень возделываемых в СССР сортов овса с белковыми формулами. — Л., 1987. — 15 с.
6. Родионова Н. А., Солдатов В. Н., Мережко В. Е. и др. Овес. Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. — СПб.: ВИР, 1994. — 367 с.
7. Зеленская Я. Г., Конарев А. В., Лоскутов И. Г. и др. Характеристика генофонда староместных форм овса посевного (*Avena sativa* L.) по полиморфизму авенина // Аграрная Россия. — 2004. — № 6. — С. 50–58.
8. Лоскутов И. Г., Губарева Н. К., Алпатьева Н. В. Полиморфизм авенина в изучении дикорастущих видов овса // Аграрная Россия. — 2005. — № 2. — С. 43–48.
9. Лоскутов И. Г. Видовое разнообразие и селекционный потенциал рода *Avena* L. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб.: ВИР, 2003.
10. Перчук И. Н., Лоскутов И. Г., Окуно К. Изучение видового разнообразия овса с использованием RAPD-анализа // Аграрная Россия. — 2002. — № 3. — С. 41–43.

Лоскутов И. Г., докт. биол. наук, профессор,
Всероссийский НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова