

## ОБЗОРНЫЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 633.13:631.523

МЕЖВИДОВЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ В РОДЕ *Avena* L.

© 2001 г. И. Г. Лоскутов

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова,  
Санкт-Петербург 190000; факс: (812) 311-87-68; e-mail: i.loskutov@vir.nw.ruПоступила в редакцию 14.06.2000 г.  
Окончательный вариант получен 19.09.2000 г.

Рассматриваются вопросы, связанные с межвидовыми скрещиваниями у различных видов овса, для выяснения их систематического положения и установления геномного состава отдельных представителей этого рода. Обсуждается проблема эволюции рода и подходы к нахождению диплоидного и тетраплоидного прародителя гексаплоидных видов. Также показана роль и использование дикорастущих видов овса для целей селекции. Представлены результаты работы ВИР по изучению генофонда дикорастущих видов овса для разработки фундаментальных проблем филогении и практических задач селекции.

Проблема происхождения многих родов и видов растений стала до некоторой степени доступной экспериментальному исследованию при помощи межвидовой гибридизации. Большой интерес в эволюционном отношении представляет цитогенетическое изучение межвидовых гибридов современными методами. Практическая значимость отдаленной гибридизации заключается в объединении свойств видов, резко разошедшихся в процессе эволюции, притом, что культурные виды в большинстве случаев утратили многие признаки, первоначально принадлежащие дикорастущим предкам. Многочисленные исследования растительных ресурсов позволили выявить ценные признаки и свойства отдельных видов, практическое использование которых открывает большие перспективы перед селекцией.

Скрещивания видов с одинаковой и различной плоидностью давно привлекали внимание исследователей. Система рода *Avena* L., представленная большим видовым разнообразием, имеет три уровня плоидности и представлена ди-, тетра- и гексаплоидными видами, большинство из которых являются дикорастущими (таблица). В каждой группе выделяются культурные виды: *A. strigosa* Schreb. ( $2n = 14$ ), *A. abyssinica* Hochst. ( $2n = 28$ ) и *A. byzantina* C.K. и *A. sativa* L. ( $2n = 42$ ) [1].

Многие дикорастущие виды рода *Avena* L. обладают разнообразными хозяйственно-важными признаками. Диплоидным видам *A. pilosa* M.B., *A. ventricosa* Bal., *A. hirtula* Lag. и *A. prostrata* Ladiz. присуща устойчивость к мучнистой росе; *A. wiestii* Steud. обладает высокой устойчивостью к септориозу (*Septoria avenae* Frank.); *A. longiglumis* Dur. является генетическим промежуточным переносчиком при скрещивании нескрещиваемых тетраплоидов с посевным овсом [2]. Тетраплоидные виды, такие как *A. magna* Mur. et Terr. и *A. murphyi*

*Ladiz.*, имеют повышенное содержание белка (до 30%), лизина и масла в зерновке, устойчивы к мучнистой росе и корончатой ржавчине, характеризуются крупнозерностью (масса 1000 зерен достигает 35 г) и повышенной продуктивной кустистостью. Устойчивость к патогенам мучнистой росы, стеблевой и корончатой ржавчине и толерантность к вирусу желтой карликовости ячменя (BYDV) присуща *A. barbata* Pott. [3]. Многолетний перекрестноопыляемый вид *A. macrostachya* Val. характеризуется абсолютной устойчивостью к стеблевой и корончатой ржавчине, к вирусу BYDV, к повреждению тлями и повышенной зимостойкостью [4].

Дикорастущие гексаплоидные виды играют значительную роль в селекционном процессе. *A. sterilis* L. обладает практически всеми хозяйственно-ценными признаками – это крупнозерность, повышенное содержание хорошо сбалансированного по аминокислотному составу белка (до 25%), масла (до 10%),  $\beta$ -глюканов (до 6%) в зерновке, при скрещивании цитоплазматические гены этого вида увеличивают урожай зерна и зеленой массы [5]. Растения устойчивы к низким температурам, обладают устойчивостью к стеблевой и корончатой ржавчине, мучнистой росе, видам головни, корневым гнилям и нематодам [6]. Другой гексаплоидный вид – *A. fatua* L. – так же широко используется в селекции овса, так как обладает скороспелостью, короткостебельностью, холодостойкостью, повышенным содержанием белка и масла в зерновке, устойчивостью к осыпанию, стеблевой и корончатой ржавчине, к видам головни и толерантностью к вирусу BYDV [5].

Впервые систематические исследования рода *Avena* L. в России были начаты в 1909 г. [7]. Это было связано со сбором, изучением и систематизацией дикорастущих и сорно-полевых видов ов-

Скрещиваемость видов рода *Avena* L.

№ п.п.	Вид	Плоидность	Геном	Диплоидные												Тетраплоидные						Гексаплоидные						
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	<i>A. clauda</i>	7	Cp	-	Ф	С				О			О	О				О										
2	<i>A. pilosa</i>	7	Cp	-	С				О	О			О	О	О			О	Ч									Ч
3	<i>A. ventricosa</i>	7	Cv		-	Ф				О			О	О	О			О	О				Б					Ч
4	<i>A. bruhnsiana</i>	7	Cv			-				О			О	О	О			О	О				Б					Ч
5	<i>A. prostrata</i>	7	Ap					О	Ч	О			Б	С	С	С			С	С							Ч	
6	<i>A. damascena</i>	7	Ad					-	О	С			О	С	О	О			О	С								С
7	<i>A. longiglumis</i>	7	Al						-	О	С		С	С	С	Б			С	Ч	С						Ч	
8	<i>A. canariensis</i>	7	Ac							-						Б			Ч	С							Ч	
9	<i>A. wiestii</i>	7	As									-	Ф	Ф	Ф	С	С			Ч							Ч	
10	<i>A. hirtula</i>	7	As										-	Ф	Ф	Ф	С	С		Ч							С	
11	<i>A. atlantica</i>	7	As											-	Ф	Ф	Ч	С		Ч			О	С	С	С	С	Ч
12	<i>A. strigosa</i>	7	As												-	Ф	Ч	С		Ч			О	С	С	С	С	С
13	<i>A. barbata</i>	14	AB												-	Ф	Ч	Ф	Ч	О	Ч		Б	Б	Б	Б	Б	Б
14	<i>A. vaviloviana</i>	14	AB													-	Ф	С	Ч	Ч							С	
15	<i>A. agadiriana</i>	14	AB																	Ч	Ч						С	
16	<i>A. abyssinica</i>	14	AB																	С	С		С	С	С	С	С	С
17	<i>A. magna</i>	14	AC																	С	Б	Б					Ч	
18	<i>A. murphyi</i>	14	AC																	Б	Б						Ч	
19	<i>A. insularis</i>	14	CD?																	Б	Б						Ч	
20	<i>A. macrostachya</i>	14	AA																								Ч	
21	<i>A. fatua</i>	21	ACD																								Б	
22	<i>A. occidentalis</i>	21	ACD																						-	Ф	Ф	Ф
23	<i>A. sterilis</i>	21	ACD																							-	Ф	Ф
24	<i>A. ludoviciana</i>	21	ACD																								-	Ф
25	<i>A. sativa</i>	21	ACD																									-
26	<i>A. byzantina</i>	21	ACD																									-

Примечание. Ф – фертильное потомство, Ч – частичная стерильность, Б – сильная стерильность, С – полная стерильность, О – нескрещиваемость.

са, которые проводил сотрудник Бюро прикладной ботаники А.И. Мальцев [8]. Сборы были проведены по многим губерниям России, Средней Азии и Закавказья, а также путем выписки из других коллекций и ботанических садов мира. В дальнейшем коллекция пополнялась материалом, собранным в экспедициях ВИР под руководством Н.И. Вавилова, П.М. Жуковского и другими специалистами института [9, 10].

Для изучения генетики различных морфологических, хозяйственно-ценных признаков, иммунитета и для выяснения характера совместимости различных видов овса А.И. Мальцевым в 1912 г. был передан представительный набор видов С.И. Жегалову в Петровскую сельскохозяйствен-

ную академию [11, 12]. В проводимых скрещиваниях с культурным видом *A. sativa* L. использовались *A. fatua*, *A. sterilis*, *A. ludoviciana* Dur. и *A. strigosa*. В дальнейшем были проведены скрещивания *A. sativa* с видом *A. barbata* и другими тетраплоидными дикорастущими видами [13–17].

На основе большого фактического материала по изучению морфологии, экологии и результатов межвидовых скрещиваний А.И. Мальцевым [7, 18] была создана наиболее естественная классификация типовой секции рода *Avena* L. (*Euavena* Griseb.), которая была подтверждена изучением кариологии этих видов [19] и уточнена последующими исследованиями. В результате этих работ было показано, что при скрещивании диплоид-

ных и тетраплоидных видов с гексаплоидными наблюдалась их несовместимость или растения  $F_1$  оказывались стерильными, виды же с одинаковым уровнем пloidности скрещивались довольно хорошо [7].

Фертильные межвидовые гибриды овса были получены в Японии [20] с участием тетраплоидного вида *A. barbata*, а в дальнейшем между культурными видами посевного и песчаного овса. В 1930-х годах была сделана попытка передать устойчивость к мучнистой росе культурным видам от диплоидного дикорастущего вида *A. hirtula*, собранного в Испании [21]. Большинство попыток скрестить виды с различной пloidностью, которые предпринимались в это время, оказались неудачными.

Комплексные экспедиции конца 50-х и начала 60-х годов в районы происхождения и разнообразия видов рода *Avena* L. [22–24] привлекли внимание многих исследователей к изучению кариологии и цитогенетики культурных форм овса и их дикорастущих сородичей для того, чтобы лучше понять механизмы, ответственные за репродуктивную изоляцию этих видов.

Начиная с 50-х годов систематические исследования дикорастущих и культурных видов овса сопровождались проведением межвидовых скрещиваний в зависимости от поставленных целей [25]. С одной стороны, такие работы ставили перед собой чисто теоретические задачи – разобраться с эволюционной точки зрения в нахождении диплоидного прародителя культурного гексаплоидного овса, что в свою очередь приблизило бы понимание цитогенетической структуры этого вида и выяснение его геномной формулы. С другой стороны, они имели чисто практические задачи – это поиск среди дикорастущих форм хозяйственно-ценных признаков и их передача в культурные виды для расширения генетической основы последних.

Одной из первых для выяснения геномной формулы культурного овса стала работа Nishiyama [20], который провел скрещивания *A. sativa* × *A. strigosa* и, исходя из характера конъюгации хромосом в мейозе, установил, что диплоидный вид *A. strigosa* является близкородственным видом посевного овса. Геномная формула диплоидного вида была обозначена как А. Кариологические работы подтвердили это предположение [26].

В дальнейшем выяснилось, что скрещивания *A. strigosa* с диплоидными видами *A. hirtula* и *A. wiestii* давали фертильное потомство и их хромосомы были полностью гомологичны, из чего делался вывод, что эти виды относятся к группе, имеющей один и тот же геном. Это подтвердило предположение А.И. Мальцева [7] о близкородственности таких форм, которые он относил к одному виду *A. strigosa*. Было установлено, что эти

виды идентичны по структуре хромосом, поскольку гибриды между ними регулярно образовывали по 7 бивалентов [27]. Позднее этот геном был обозначен как As.

Открытый в Марокко [28] диплоидный вид *A. atlantica* Baum при скрещивании его с *A. strigosa* и другими видами этой группы давал плодовитое потомство, что позволило отнести его к группе видов, имеющих геном As, в дальнейшем это было подтверждено кариологическими исследованиями [29]. Некоторые авторы стали считать этот вид дикорастущим аналогом *A. strigosa* вместо *A. hirtula* [30].

Другие диплоидные виды с хромосомными вариантами генома А, такие как *A. canariensis* Baum (Ac), *A. damascena* Rajh. et Baum (Ad), *A. prostrata* (Ap) и *A. longiglumis* (Al), различаются по результатам скрещивания. *A. prostrata* хорошо совместим со всеми перечисленными видами, а *A. longiglumis* хорошо скрещивается с *A. strigosa*, гибриды *A. canariensis* и *A. damascena* были стерильны [29, 30–35].

При скрещивании диплоидного вида *A. pilosa* с посевным овсом наблюдалась частичная гомология хромосом с одним из геномов этих видов. Скрещивания, проведенные ранее между диплоидными видами с геномом А и гексаплоидными видами, давали большую или полную гомологию, но эти виды не скрещивались с *A. pilosa*. На этом основании был сделан вывод, что *A. pilosa* обладает вариантом генома С [27].

Виды с геномом С хорошо скрещиваются между собой, образуя по 7 бивалентов, в то же время не было найдено межвидовых гибридов между видами с геномной формулой А и С. Обычно в таких работах в качестве генома С использовался вид *A. ventricosa* Val. [36]. Географическое распространение этого вида (Алжир, Кипр) полностью изолировано от видов с геномами А, что подтвердило их несовместимость. Малое число бивалентов у гибридов *A. strigosa* × *A. pilosa*, обладающих А- и С-геномами, подтвердило существенную разницу у этих двух геномов [37].

Исследования по цитогенетике видов с геномами С подтвердили предположение А.И. Мальцева [7] об их значительных отличительных признаках, основанные на экологии и морфологии этих таксонов, в связи с чем он относил к сериям диплоидных видов – *Inaequaliglumes* Malz. (*A. pilosa* и *A. clauda* Dur.) и *Stipitatae* Malz. (*A. ventricosa* и *A. bruhsiana* Grun.). Виды первой группы при их скрещивании между собой давали фертильное потомство [36, 37], а при скрещивании с видами другой группы обнаруживали репродуктивную изолированность. Кариологические исследования позволили обозначить этот геном символами Sp у *A. pilosa* и *A. clauda* [27, 38] и Cv у *A. ventricosa* и *A. bruhsiana* [27] и идентифицировать их как

наиболее примитивные виды секции *Euavena* Griseb. [25].

На основе межвидовых скрещиваний диплоидных видов и форм с другим уровнем пloidности было установлено, что донором генома А могут быть *A. strigosa* и *A. longiglumis* [39] или *A. canariensis* [31]. Была показана только частичная гомология между хромосомами диплоидов с геномом А и культурным овсом [25]. *A. canariensis* [31] по своим морфологическим признакам был похож на предка тетраплоидных и гексаплоидных видов, но цитологическое изучение гибридов показало отсутствие полной гомологии их хромосом [40].

На основе большого фактического материала была выдвинута гипотеза, что вид *A. ventricosa* мог быть диплоидным прародителем генома С у тетраплоидных и гексаплоидных видов [27].

Все тетраплоидные виды на основе кариотипа, морфологии и характера конъюгации хромосом при межвидовых скрещиваниях можно объединить в четыре группы. Первая группа включает виды *A. barbata*, *A. vaviloviana* Mordv. и *A. abyssinica* Hoch. Все они генетически однородны и обладают геномами АВ. По систематике А.И. Мальцева [7], эти виды входили в серию *Eubarbatae* Malz. вместе с *A. strigosa* и другими диплоидными видами, имеющими геном А. Их родство было впоследствии подтверждено тем, что тетраплоидные виды этой группы являются автотетраплоидами, произошедшими от диплоидных видов *A. hirtula* – *A. wiestii* [41–43]. Предполагалось, что геном АВ – это результат дивергенции исходного диплоидного генома А [25], который в последнее время обозначается АА' [44]. Эти виды имеют хорошую скрещиваемость со всеми видами рода *Avena* L., за исключением диплоидов с геномом С [45].

Во вторую группу входят виды *A. magna* и *A. murphyi*. При скрещивании диплоидных видов с геномом Аs и *A. magna* получались частично стерильные гибриды [29]. Цитогенетическое изучение гибридов F<sub>1</sub> *A. barbata* × *A. magna* показало, что эти виды не родственны друг другу. Гибриды F<sub>1</sub> между *A. sativa* и *A. magna* были также стерильны [2]. Большое морфологическое сходство между *A. magna* и дикими гексаплоидными формами, а также характер мейоза у полученных с участием *A. sativa* пентаплоидных гибридов позволили предположить, что вид *A. magna* мог присутствовать в виде тетраплоидной базы геномов АС в эволюции гексаплоидных видов [46].

На основе результатов реципрокных скрещиваний *A. magna* с посевным овсом и скрещиваний его с другими гексаплоидными видами был сделан вывод о важном значении его в эволюции гексаплоидных видов [3]. Некоторые исследователи на основании результатов межвидовых скрещиваний считают, что тетраплоиды с геномом АС произошли от диплоидных видов, имеющих

эти геномы, предположительно – это *A. canariensis* (А) и *A. ventricosa* (С), что подтверждается и результатами наших опытов [47]. Другая точка зрения предполагает, что геномы А у *A. magna* и *A. strigosa* идентичны, а геномы С родственны у *A. magna* и *A. pilosa*, в дальнейшем такая точка зрения была отвергнута [45, 48].

К третьей группе тетраплоидов относится вид *A. macrostachya*, который является многолетним автотетраплоидным видом с геномной формулой АА. Этот вид, на основании определения А.И. Мальцева [7] для рода *Avena* L., по морфологическим признакам может быть отнесен к наиболее примитивной секции *Avenastrum* Koch. Гомология хромосом при скрещивании этого вида с диплоидными видами (*A. damascena*, *A. prostrata*, *A. atlantica* и *A. canariensis*), имеющими разные производные генома А, очень мала [4, 49]. По другим данным, наиболее жизнеспособными были гибриды F<sub>1</sub> *A. pilosa* × *A. macrostachya*, они часто образовывали в метафазе триваленты. Гибриды с *A. atlantica* образовывали по 7 унивалентов и с *A. prostrata* по 7 бивалентов [50]. При скрещивании *A. barbata* × *A. macrostachya* и изучении митоза было высказано предположение, что последний имеет автотетраплоидное происхождение и наблюдается высокая степень родства между этими видами, хотя гибриды были стерильными даже после удвоения хромосом при помощи колхицина [51].

Явные отличия морфологии этого вида, а также низкий процент конъюгации хромосом у гибридов *A. macrostachya* с *A. sativa* и *A. murphyi* говорит о том, что данный вид не принимал участия в эволюции тетраплоидных и гексаплоидных видов [49]. Дальнейшие исследования показали, что геном *A. macrostachya* ближе к геному С (*A. pilosa*), чем к геному А (*A. strigosa*) [52], что подтверждает его примитивность в эволюционном плане [53]. Последний тезис не подтвердился в наших опытах. Наличие симметричного кариотипа, которым обладает этот многолетний вид, по нашим данным, не характерно для диплоидных видов с геномом С, этот признак сближает *A. macrostachya* скорее с видами овса с геномом А. Наличие строго симметричного кариотипа, по мнению Г.А. Левитского [54], подтверждает положение о примитивности видов данной группы.

Четвертую группу, в которую входит вид *A. agadiriana* Baum et Fed., нельзя назвать самостоятельной в полном смысле этого слова, так как этот вид недостаточно изучен [55]. Открытие этого вида было основано не на нахождении его в природе, а на выявлении тетраплоидных форм из коллекционных популяций диплоидного вида *A. canariensis*. В дальнейшем было установлено, что они имеют и разные ареалы распространения: диплоидный вид *A. canariensis* является эндемиком Канарских островов (Испания), а тетраплоидный

вид *A. agadiriana* встречается только на континенте в Марокко. В то же время считается, что последний имеет сродство с *A. barbata* большее, чем какой-либо другой тетраплоидный вид, и имеет геном АВ [56]. Кроме того, *A. agadiriana* имеет сходство по строению лодикул, верхней части леммы и другим признакам с *A. magna*, *A. murphyi* и с другими гексаплоидными видами, что может являться доказательством его участия в эволюции последних, на это указывает и его хорошая скрещиваемость с перечисленными видами [2, 57].

Для выяснения геномного состава наиболее важной группы гексаплоидных видов были использованы межвидовые скрещивания. Проведение скрещиваний диплоидных видов с геномом As (группа *strigosa*) и тетраплоидных видов с геномом АВ с *A. sariva* показало, что геном А присутствует у гексаплоидного вида, а геном В полностью отсутствует. На основе анализа морфологии хромосом гибридов было сделано заключение, что геномная формула посевного овса АСD [30]. Последующими работами было установлено, что геномы А и С сходны с аналогичными геномами диплоидов и тетраплоидов, происхождение же генома D еще не выяснено [25]. Предполагался следующий путь эволюции: *A. canariensis* > *A. magna* > *A. sterilis* [31]. Позднее было выяснено, что А-геномы *A. magna* и *A. sterilis* в большей степени близки, чем А-геномы *A. abyssinica* и *A. sativa*, и предполагалось, что *A. magna* – донор двух геномов (АС) гексаплоидных видов рода *Avena* L. [2]. По данным Leggett [45], геномы А и D в большей степени сходны и в свою очередь отличаются от генома С. Геном А диплоидного прародителя, по всей видимости, мог быть донором геномов А и D у гексаплоидных видов [58]. По последним данным, геном D предположительно является вариантом генома А", как и геном В, но отличается от последнего [59].

В 1998 г. появилось сообщение об открытии нового тетраплоидного вида *A. insularis* Ladiz., который, как предполагается, является одним из прародителей гексаплоидных видов, и существует предварительное мнение, что он имеет геном CD, или СА". Этот вид дает полностью фертильные гибриды с *A. strigosa*, с близкородственными видами *A. magna* и *A. murphyi* гибриды были стерильны, с гексаплоидными видами получены частично фертильные гибриды [60].

При поиске прародителя культурного овса на гексаплоидном уровне было установлено, что вид *A. sterilis* имеет преимущественное положение по сравнению с *A. fatua* [61, 62].

Исходя из большого фактического материала по межвидовым скрещиваниям, можно заключить, что, по всей видимости, в эволюции рода *Avena* L. принимали участие два различающихся в

сильной степени 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, по-видимому, в ходе эволюции возникших аллополиплоидов происходили структурные изменения хромосом, из-за чего возникла их частичная гомология.

Таким образом, современные виды овса являются сложными экологическими дифференцированными системами, связанными в своем формировании с определенной средой и воздействием отбора.

Чисто практическое значение проводимых межвидовых скрещиваний заключается в успехе переноса хозяйственно-важных признаков из дикорастущих и сорно-полевых видов в культурные формы. По степени скрещивания все виды рода *Avena* L. разделены на два генных пула. К первой группе относятся все сорно-полевые гексаплоидные виды, которые напрямую легко скрещиваются с посевным овсом, ко второй – диплоидные и тетраплоидные виды, которые если и скрещиваются напрямую, то последующие поколения являются стерильными или же для их скрещивания используют технику культуры ткани. Появление вновь описанных видов и поступление новых образцов существенно расширили генетическую основу для селекции овса с использованием дикорастущих видов.

Скрещивания же культурного овса с дикорастущими видами разделяются на две группы: 1) скрещивания осуществляются легко – потомство фертильно (со всеми гексаплоидными видами) или частично стерильно (с видами с геномом С, а также с *A. longiglumis*, *A. hirtula* и *A. magna*); 2) скрещивания затруднены – потомство в значительной степени (как с *A. barbata*) или полностью стерильно (как с *A. prostrata*, *A. vaviloviana* и *A. murphyi*).

В 60-е годы возможность передачи целых хромосом или их частей от диплоидных видов в геномы культурного гексаплоидного овса была подтверждена успешной гибридизацией многих видов [63, 64]. Ген устойчивости к корончатой ржавчине от диплоидного вида *A. strigosa* был перенесен в тетраплоидную линию, которая в дальнейшем использовалась для создания многолинейных сортов овса [65]. Позднее в Канаде на этой основе был получен фенотипически нечувствительный сорт Donald [66]. В 1968 г. в Великобритании был получен фертильный гексаплоид с частью хромосомы от *A. hirtula* с аллелем гена, ответственным за устойчивость к мучнистой росе [67]. R.A. Forsberg в 70-е годы передал ген *Pc-15* устойчивости к корончатой ржавчине

от *A. strigosa* в гексаплоидный вид [68]. В 1986 г. была получена гексаплоидная линия, устойчивая к стеблевой ржавчине с геном *Pg-16* от *A. barbata* [69].

В Великобритании при решении наиболее важной проблемы – устойчивости к мучнистой росе – используются тетраплоидные виды. Этот признак был передан от вида *A. barbata* ряду селекционных сортов овса: Maris Tabard, Maris Oberon, Margam и Maldwyn [70].

Трудность введения генов от диплоидных и тетраплоидных видов в гексаплоидные формы заключается в преодолении барьеров нескрещиваемости, для чего может быть использован метод беккроссов, мутанты и генетические промежуточные переносчики. Пентаплоидные стерильные гибриды могут быть получены путем простого скрещивания между тетраплоидными видами *A. magna*, *A. murphyi* и посевным овсом, в дальнейшем при беккроссировании их пылью *A. sativa* фертильность может быть восстановлена. Такая схема использования тетраплоидных видов в селекции овса на качество зерна и его крупнозерность разработана в Швеции [71]. Процедура естественного беккроссирования при посеве пентаплоидных гибридов  $F_1$  в посевах посевного овса может быть применена и при использовании в скрещиваниях видов *A. barbata* и *A. macrostachya*. Для преодоления стерильности у гибридов между диплоидами и посевным овсом часто используют удвоение хромосом при помощи колхицинирования. Использование тепловых нейтронов дало возможность передать гены устойчивости к корончатой ржавчине от *A. abyssinica* к *A. sativa* [72].

Наиболее удачный метод преодоления неспаривания хромосом был разработан [73] с использованием образца CW-57 диплоидного вида *A. longiglumis*, который способствовал конъюгации гомеологичных хромосом при передаче генов устойчивости к мучнистой росе от тетраплоида *A. barbata* к посевному овсу. Ярким примером использования такого переносчика является создание гексаплоидной линии Amagalon, несущей аллель гена *Pc-91*, переданный от *A. magna* через *A. longiglumis* [74]. Такая же процедура может быть использована при скрещивании и других видов.

В настоящее время наиболее широко используются в селекционной практике межвидовые скрещивания среди гексаплоидных видов овса, так как передача все новых аллелей генов может происходить через хорошо разработанные программы циклических скрещиваний.

Начиная с 60-х годов в США селекция овса была построена на вовлечении в нее гексаплоидных дикорастущих видов [5, 75]. В настоящее время использование видов *A. fatua* и *A. sterilis* в скрещиваниях для целей селекции является уже рутин-

ным делом. На основе этих видов создано много сортов овса, занимающих большие площади в США, Канаде и Австралии – это Rapida, Sierra [76, 77], Mesa [78], Calif. C.C.II, Montezuma [79, 80], Marvellous [81], Dumont, Fidler [82, 83], Multiline E77, Multiline E76, Webster [84, 85], Starter [86], Pan-five, Centennial, Ozark [87] и др.

Разработанные селекционные методы позволяют говорить о том, что многие селекционно-важные признаки могут быть перенесены в посевной овес для расширения его наследственного потенциала и генетической основы всего рода в целом.

В России использование межвидовых скрещиваний и, в частности, использование дикорастущих видов в селекции овса, крайне ограничено. В связи с этим в ВНИИР им. Н.И. Вавилова было начато изучение генофонда дикорастущих видов с целью расширения наследственного потенциала культурных видов овса [88, 89].

В настоящее время ВИР располагает большим разнообразием видов рода *Avena* L. Коллекция института насчитывает помимо 4 культурных, содержащих около 10 тыс. образцов, и 21 дикорастущий вид овса. Вся коллекция дикорастущих видов составляет около 2000 образцов, представляющих многообразие их морфологических форм и географического распространения в странах Средиземноморья. Собрана представительная коллекция из республик Закавказья – района наибольшего разнообразия этих видов в странах СНГ [90, 91].

Видовая принадлежность образцов, кроме таксономического определения с использованием морфологических признаков, была уточнена на основании данных, полученных методом идентификации видов по белковым маркерам спектра авенина. Он состоит в определении специфических запасных белков для каждого вида и служит, кроме того, для выяснения филогенетических связей близкородственных видов и их положения внутри рода [92].

Ревизия некоторых образцов была проведена на основании кариологических данных по подсчету числа хромосом (выяснения их пloidности) и описания кариотипов [93].

Для разработки подходов при проведении межвидовых скрещиваний большая часть коллекции дикорастущих и сорно-полевых видов была изучена на полях Пушкинских лабораторий ВИР. Главной задачей изучения было выделение яровых скороспелых форм среди ди- и тетраплоидных видов, что позволило бы проводить скрещивания с посевным овсом в полевых условиях и дало бы возможность получить качественный посевной материал как гибридов, так и родительских форм.

Для выяснения агрономической ценности видов они были изучены по многим показателям — полевой устойчивости к болезням (корончатая и стеблевая ржавчина, мучнистая роса, вирус BYDV и др.), продолжительности вегетационного периода (выделены скороспелые (74–100 дней) и тяготеющие к озимому типу развития формы), высоте растений (выделены короткостебельные формы до 60 см), по некоторым элементам продуктивности (масса 1000 зерен более 35 г, низкий % пленчатости) и урожайности зерна, а также набору морфологических признаков, которые тесно коррелировали с агрономическими признаками [92, 94–100].

Кроме того, были выделены формы с разной чувствительностью к фотопериоду и яровизации [101]. При определении солеустойчивости выяснилось, что изученные образцы коллекции дикорастущих видов в несколько раз устойчивее полевому овсу к этому фактору [102].

По качественным показателям зерна большой набор видов овса был изучен на содержание белка, лизина, аминокислотный состав, а также на содержание масла и жирнокислотный состав. Выделены образцы с содержанием белка до 28%, лизина до 5.7% к содержанию белка и масла до 10% [92, 103, 104, 106].

Следующим этапом работы было использование ди- и тетраплоидных видов в программе гибридизации. Для этого были проведены скрещивания диплоидных видов с посевным овсом для выяснения их совместимости и изучения регенерационной и каллусообразующей способности видов с различной ploidy и их гибридов [105].

Результаты многолетних исследований позволили провести межвидовые скрещивания по различным направлениям: с целью повышения содержания масла в зерновке, получения короткостебельных гибридов и линий, устойчивых к корончатой ржавчине.

Углубленное исследование всего видового разнообразия рода *Avena* L. позволяет ближе подойти к решению проблемы филогении такой важной зерновой культуры, как овес посевной. Использование в селекции дикорастущих видов овса во всем их природном разнообразии с учетом морфологических признаков, географического распространения и экологических условий выращивания является наиболее перспективным методом уменьшения генетической эрозии культурных сортов. Большое значение здесь приобретает тщательность подбора и изучения дикорастущего исходного материала для селекции с учетом результатов, полученных методами физиологии, фитопатологии, биохимии и молекулярной биологии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е. и др. Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. Овес. М.: Колос, 1994. 367 с.
2. Thomas H. New species of *Avena* // Proc. 3rd Int. Oat Confer. Lund, Sweden, 1989. P. 18–23.
3. Ladizinsky G. Biological species and wild genetic resources in *Avena* // Proc. 3rd Int. Oat Confer. Lund, Sweden, 1989. P. 76–86.
4. Leggett J.M. A further *Avena macrostachya* hybrid // Proc. 4th Int. Oat Confer. Adelaide, Australia, 1992. V. III. P. 152–153.
5. Frey K.J. Genetic resources of oats // Use of plant introductions in cultivar development. 1991. Pt 1. № 17.
6. Пасынков В.И. Использование в селекции диких видов овса // Сел. хоз-во за рубежом. 1971. № 7. С. 18–20.
7. Мальцев А.И. Овсяги и овсы sectio *Euavena* Griseb. Приложение 38-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1930. 522 с.
8. Мальцев А.И. Из наблюдений над развитием дикорастущих и сорных овсов // Тр. Бюро прикл. бот. 1914. IV. 12. С. 788. Прим. 4.
9. Loskutov I.G. Some historical aspects of VIR *Avena* world collection // Proc. 2nd Int. Crop. Sci. Cong. New Delhi, India, 1996. P. 140.
10. Loskutov I.G. Vavilov and his institute. A history of the world collection of plant genetic resources in Russia. Rome: IPGRI, 1999. 189 p.
11. Вавилов Н.И. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков к паразитическим грибкам // Тр. селекц. ст. Моск. с.-х. ин-та. 1913. № 1. С. 16–28, 66–69.
12. Вавилов Н.И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям // Отт. из Изв. Петровск. с.-х. акад., год 1918. М., 1919. С. 25–27, 128–134, 180–184.
13. Жегалов С.И. Из наблюдений над овсяными гибридами // Тр. III. Всерос. съезда по селекции и генетике. Саратов, 1920. С. 84.
14. Жегалов С.И. Скрещивание пленчатых овсов с голыми // Научн. агр. журн. 1924. I. № 2. С. 130.
15. Жегалов С.И. Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. М.-Л., 1927.
16. Митрофанова К.С. К изучению некоторых межвидовых скрещиваний овса // Научно-агрономический журн. 1927. № 4.
17. Николаева А.Г. Применение цитологического метода при решении некоторых вопросов генетики // Тр. III. Всерос. съезда по селекции и генетики. Саратов, 1920. С. 39.
18. Мальцев А.И. Новая система sectio *Euavena* Griseb. // Бюл. по прикл. бот., ген. и селекции. 1929. Т. 20. С. 127–149.
19. Эмме Е.К. Кариосистематическое исследование овсов секции *Euavena* Griseb. // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Сер. II. 1932. № 1. С. 147–168.
20. Nishiyama I. The genetic and cytology of certain cereals. I. Morphological and cytological studies in triploid, pentaploid and hexaploid *Avena* hybrids // Jap. J. Genet. 1929. № 5. P. 1–48.

21. Jones E.T. A comparison of the segregation of wild versus normal or cultivated base in the grain of diploid, tetraploid and hexaploid species of oats // *Genetica*. 1940. № 22. P. 419–434.
22. Baum B.R., Rajhathy T., Fleischmann G. et al. Wild oat gene pool. A collection maintained by the Canada Department of Agriculture. Publ. 1475. Can. Dep. Agric., 1972. 62 p.
23. Rajhathy T., Zillinsky F.J., Hayes J.D. Report on Canada–Wales Expedition, 1964 // *Can. Dep. Agric.*, 1964.
24. Rajhathy T., Zillinsky F.J., Hayes J.D. A collection of wild oat Mediterranean region // *Can. Dep. Agric. Res.*, Ottawa, 1966.
25. Rajhathy T., Thomas H. Cytogenetics of oats (*Avena L.*) // *Misc. Publ. Genetics Soc. Canada*. 1974. № 2. P. 5–90.
26. Rajhathy T. A standard karyotype for *Avena sativa* // *Can. J. Gen. Cytol.* 1963. V. 5. № 2. P. 127–132.
27. Rajhathy T. Evidence and hypothesis for the origin of the C genome of hexaploid *Avena* // *Can. J. Gen. Cytol.* 1966. V. 8. № 4. P. 774–779.
28. 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.
29. Leggett J.M. Interspecific hybrids involving the recently described diploid taxon *Avena atlantica* // *Genome*. 1987. V. 29. P. 361–364.
30. Rajhathy T., Morrison J.W. Chromosome morphology in the genus *Avena* // *Can. J. Bot.* 1959. V. 37. № 3. P. 372–377.
31. 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.
32. Ladizinsky G. The cytogenetic position of *Avena prostrata* among the diploid oats // *Can. J. Genet. Cytol.* 1973. V. 15. P. 443–450.
33. Leggett J.M. Morphology and metaphase chromosome pairing in three *Avena* hybrids // *Can. J. Genet. Cytol.* 1984. V. 26. P. 361–364.
34. Rajhathy T. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena* // *Can. J. Gen. Cytol.* 1961. V. 3. № 4. P. 372–377.
35. Rajhathy T., Baum B.R. *Avena damascena*: a new diploid oat species // *Can. J. Genet. Cytol.* 1972. V. 14. P. 645–654.
36. Rajhathy T., Thomas H. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena*. III. Mediterranean wild populations // *Can. J. Gen. Cytol.* 1967. V. 9. № 1. P. 52–68.
37. Nishiyama I., Yabuno T. Meiotic chromosome pairing in two interspecific hybrids and a criticism of the evolutionary relationship of diploid *Avena* // *Jap. J. Genet.* 1975. V. 50. P. 443–451.
38. Rajhathy T., Dyck P.L. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena*. II. The karyotype of *A. pilosa* // *Can. J. Genet. Cytol.* 1963. V. 5. № 2. P. 175–179.
39. Rajhathy T. The allopolyploid model in *Avena* // *Proc. Stadler Symposium 3*. 1971. P. 71–87.
40. Leggett J.M. Chromosome relationships and morphological comparisons between the diploid oats *Avena prostrata*, *A. canariensis* and the tetraploid *A. maroccana* // *Can. J. Genet. Cytol.* 1980. V. 22. P. 287–294.
41. Holden J.H.W. Species relationships in the *Avenae* // *Chromosoma (Berlin)*. 1966. V. 20. № 1. P. 75–124.
42. Ladizinsky G., Zohary D. Genetic relationships between diploids and tetraploids in series Eubarbatæ of *Avena* // *Can. J. Genet. Cytol.* 1968. V. 16. P. 105–112.
43. Sadasivaiah R.S., Rajhathy T. Genome relationships in tetraploid *Avena* // *Can. J. Genet. Cytol.* 1968. V. 10. P. 655–669.
44. Fabijanski S., Fedak G., Armstrong K., Altosaar I. A repeated sequence probe for the C genome in *Avena* (oats) // *Theor. Appl. Genet.* 1990. V. 79. P. 1–7.
45. Leggett J.M., Markland G.S. The genomic structure of *Avena* revealed by GISH // *Proc. Kew Chrom. Conf. IV*. 1995. P. 133–139.
46. Ladizinsky G., Zohary D. Notes on species delimitation species relationships and polyploidy in *Avena L.* // *Euphytica*. 1971. V. 20. № 3. P. 380–395.
47. Loskutov I.G. On the taxonomy of genus *Avena L.* // *Proc. XVI Internat. Bot. Congr. USA*. 1999. P. 422.
48. Leggett J.M. Chromosome and genomic relationship between the diploid species *Avena strigosa*, *A. eriantha* and the tetraploid *A. maroccana* // *Heredity*. 1998. V. 80. № 3. P. 361–367.
49. Leggett J.M. Interspecific hybrids involving the perennial oat species *Avena macrostachya* // *Can. J. Genet. Cytol.* 1985. V. 27. P. 29–32.
50. Pohler W., Hoppe H.D. Homeology between the chromosomes of *Avena macrostachya* and the *Avena C* genome // *Plant Breeding*. 1991. V. 106. № 3. P. 250–253.
51. Hoppe H.D., Pohler W. Hybrids between *Avena barbata* and *A. macrostachya* // *Cereal Res. Commun.* 1989. V. 17. № 2. P. 129–134.
52. Leggett J.M. A new triploid hybrid between *Avena eriantha* and *A. macrostachya* // *Cereal Res. Commun.* 1990. V. 18. № 1–2. P. 97–110.
53. Stebbins G.L. Chromosomal evolution in higher plants. L., 1971. 216 p.
54. Левицкий Г.А. Цитология растений (1931). Избранные труды. М.: Наука, 1976. 350 с.
55. Baum B.R., Fedak G. A new tetraploid species of *Avena* discovered in Morocco // *Can. J. Bot.* 1985. V. 63. P. 1379–1385.
56. Leggett J.M. Inter- and intra-specific hybrids involving the tetraploid species *Avena agadiriana* Baum et Fedak sp. nov. ( $2n = 4x = 28$ ) // *Proc. 3rd Int. Oar Confer. Lund, Sweden*, 1989. P. 62–67.
57. Alicchio R., Aranci L., Conte L. Restriction fragment length polymorphism based phylogenetic analysis of *Avena L.* // *Genome*. 1995. V. 38. № 6. P. 1279–1284.
58. Linares C., Gonzalez J., Ferrer E., Fominaya A. The use of double fluorescence *in situ* hybridization to physically map the positions 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. V. 39. № 3. P. 535–542.
59. Leggett J.M. A revision of genome evolution in hexaploid *Avena*? Experimental biology online. 1997. Aberystwyth cell genetics group meeting, 7–10 January. 1997.



60. *Ladizinsky G.* Cytogenetic relationships between *Avena insularis* ( $2n = 28$ ) and both *A. strigosa* ( $2n = 14$ ) and *A. murphyi* ( $2n = 28$ ) // *Genetic Res. and Crop Evol.* 1999. V. 46. P. 501–504.
61. *Zhou X., Jellen E.N., Murphy J.P.* Progenitor germplasm of domesticated hexaploid oat // *Crop Sci.* 1999. V. 39. P. 1208–1214.
62. *Jellen E.N., Beard J.* Geographical distribution of a chromosome 7C and 17 intergenomic translocation in cultivated oat // *Crop Sci.* 2000. V. 40. P. 256–263.
63. *Rajhathy T., Sadasivaiah R.S.* The cytogenetic status of *Avena magna* // *Can. J. Gen. Cytol.* 1969. V. 11. P. 77–85.
64. *Thomas H., Thomas P.* Cytology // *Report Welsh Plant Breed. St.* 1962. P. 94–96.
65. *Zillinsky F.J., Derick R.A.* Crown rust resistant derivatives from crosses between autotetraploid *Avena strigosa* and *A. sativa* // *Can. J. Plant. Sci.* 1960. V. 40. P. 366–370.
66. *Burows V.C.* Donald oats // *Can. J. Plant Sci.* 1984. V. 64. P. 411–413.
67. *Thomas H.* The addition of single chromosome of *Avena hirtula* to the cultivated hexaploid oat *A. sativa* // *Can. J. Gen. Cytol.* 1968. V. 10. P. 551–563.
68. *Thomas H.* Cytogenetics of *Avena* // *Oat Science and Technology / Eds Marshall H.G., Sorrells M.E. Agronomy.* № 33. USA, 1992. P. 473–507.
69. *Ohm H.W., Shaner G.* Breeding oat for resistance to diseases // *Oat Science and Technology / Eds Marshall H.G., Sorrells M.E. Agronomy.* № 33. USA, 1992. P. 657–698.
70. *Jones I.T., O'Reilly A.M., Davies I.J.E.R.* Cereal breeding. Durable resistance to powdery mildew in oats // *Annual report, 1983. Oats. Welsh Plant Breed. St.* 1984. P. 93–94.
71. *Hagberg P.* Interspecific crosses in oats (Abstract) // *Nordisk-Jordbrugsforskning.* 1983. V. 65. № 2. 271 p.
72. *Sharma D.C., Forsberg R.A.* Spontaneous and induced interspecific gene transfer for crown rust resistance in *Avena* // *Crop Sci.* 1977. V. 17. P. 855–860.
73. *Thomas H., Powell W., Aung T.* Interfering with regular meiotic behaviour in *Avena sativa* as a method of incorporating the gene for mildew resistance from *A. barbata* // *Euphytica.* 1980. V. 29. P. 635–640.
74. *Rothman P.G.* Registration of four stem rust and crown rust resistant oat germplasm lines // *Crop Sci.* 1984. V. 24. P. 1217–1218.
75. *Frey K.J.* Remaking a crop gene pool: the case history of *Avena* // *Toward enhanced and sustainable agricultural productivity in the 2000's: breeding research and biotechnology: Proc. SABRAO 7th international congress and WSAA symposium held at Academia Sinica, Nankang, Taipei, Taiwan, November 16–20, 1993. V. I. Special Publication Taichung District Agricultural Improvement Station, 1994. № 35. P. 1–14.*
76. *Suneson C.A.* Registration of Rapida oats // *Crop Sci.* 1967. V. 7. P. 168.
77. *Suneson C.A.* Registration of Sierra oats // *Crop Sci.* 1967. V. 7. P. 168.
78. *Thompson R.K.* Registration of Mesa oats // *Crop Sci.* 1967. V. 7. P. 167.
79. *Suneson C.A.* Registration of Calif. C.C.II oat germplasm // *Crop Sci.* 1969. V. 9. P. 527.
80. *Suneson C.A.* Registration of Montezuma oats // *Crop Sci.* 1969. V. 9. P. 527.
81. *Baum B.R.* Pedigrees and other basis data of cultivars oats // *World wide material that is needed for identification and registration. Res. Branch Canada Dep. Agr.* 1969.
82. *McKenzie R.I.H., Brown P.D., Martens J.W. et al.* Registration of Dumont oats // *Crop Sci.* 1984. V. 24. P. 207.
83. *McKenzie R.I.H., Martens J.W., Brown P.D. et al.* Registration of Fidler oats // *Crop Sci.* 1981. V. 21. P. 623.
84. *Frey K.J., Browning J.A., Simons M.D.* Registration of Multiline E76 and Multiline E77 oats // *Crop Sci.* 1985. V. 25. P. 1125.
85. *Frey K.J., Michel L.J., Murphy J.P., Browning J.A.* Registration of Webster isolines // *Crop Sci.* 1986. V. 26. P. 374–375.
86. *Stuthman D.D., Wilcoxson R.D., Rines H.W.* Registration of Starter oat // *Crop Sci.* 1990. V. 30. P. 1365–1366.
87. *McMullen M.S., Patterson F.L.* Oat cultivar development in the USA and Canada // *Oat Science and Technology / Eds Marshall H.G., Sorrells M.E. Agronomy.* № 33. USA, 1992. P. 573–612.
88. *Трофимовская А.Я., Пасынков В.И., Родионова Н.А., Солдатов В.Н.* Генетический потенциал секции настоящих овсов рода *Avena* и его значение в селекции // *Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1976. Т. 58. Вып. 2. С. 83–109.*
89. *Ярош Н.П., Родионова Н.А., Пасынков В.А.* Биохимические свойства некоторых диких и культурных видов овса // *Бюл. ВНИИР. 1977. Вып. 73. С. 14–20.*
90. *Солдатов В.Н., Лоскутов И.Г.* Дикорастущие виды овса Закавказья // *Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1992. Вып. 224. С. 34–37.*
91. *Loskutov I.G.* Introduction to VIR's oat collection: documentation, characterization and evaluation // *Report of a Working Group on Avena, Godolo, Hungary. IBPGR, 1993. P. 30–36.*
92. *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. 44 с.
93. *Абрамова Л.И.* Кариотипические характеристики видов овса (*Avena* L.) с разными геномами // *Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1987. Вып. 170. С. 51–55.*
94. *Лоскутов И.Г.* Внутривидовое разнообразие овса *Avena barbata* Pott. и *A. sterilis* L. // *Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1990. Вып. 201. С. 53–57.*
95. *Лоскутов И.Г.* Дикорастущие виды овса как источник устойчивости к полеганию // *Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1992. Вып. 226. С. 13–17.*
96. *Лоскутов И.Г.* Коллекция дикорастущих видов рода *Avena* L. – источник разнообразия хозяйст-

- венных признаков // Труды 1-й Всерос. конф. по бот. ресурсоведению. СПб., 1996. С. 158–159.
97. Лоскутов И.Г. Коллекция дикорастущих видов овса, собранных на территории бывшего СССР, источник разнообразия агрономических признаков // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 1997. Т. 151. С. 81–88.
98. Лоскутов И.Г., Мережко В.Е. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес (образцы с идентифицированными генами, контролирующими биологические, морфологические и хозяйственно-ценные признаки). СПб., 1997. Вып. 687. 83 с.
99. Loskutov I.G. The collection of wild species of CIS as a source of diversity in agricultural traits // Genetic resources and crop evolution. 1998. V. 45. № 4. P. 191–195.
100. Soldatov V.N., Merezko V.E., Loskutov I.G. Evaluation of cultivated and wild oat species for tolerant to BYDV // Oat Newsletter. 1990. V. 41. P. 70.
101. Loskutov I.G. Influence of vernalization and photoperiod to the vegetation period of wild species of oats (*Avena* spp.) // Euphytica. 2001. V. 117. № 2. P. 125–131.
102. Косарева И.А., Лоскутов И.Г., Семенова Е.В., Давыдова Г.В. Изучение алюмоустойчивости дикорастущих видов овса // Тр. конф. "Актуальные проблемы селекции и семеновод. зерновых культур Юго-Восточного региона РФ". Саратов, 1999. С. 81–82.
103. Лоскутов И.Г., Москалева Г.И. Использование анатомического метода для определения содержания масла в зерновках овса // Тр. Межд. конф. по анатомии и морфологии раст. СПб., 1997. С. 83–84.
104. Лоскутов И.Г., Чмелева З.В. Агрономические признаки и биохимические характеристики зерна дикорастущих видов овса // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 1997. Т. 151. С. 98–106.
105. Лоскутов И.Г., Пендинен Г.И. Особенности регенерации *in vitro* дикорастущих видов *Avena* L. с различным геномным составом // Тез. II межд. конф. по биотехнологии. М., 2000. С. 137–138.
106. Loskutov I.G. Some quality groat characters in oat wild species // Proc. 6th Int. Oat Conf. New Zealand, 2000. P. 248–253.

## Interspecific Crosses in the Genus *Avena* L.

I. G. Loskutov

Vavilov All-Russia Institute for Plant Industry, St. Petersburg, 190000 Russia;  
fax: (812) 311-87-68; e-mail: i.loskutov@vir.nw.ru

Problems of crosses between various oat species are considered with regard to establishing their taxonomic positions and genomic compositions of individual species. The evolution of the genus and approaches to the search for the diploid and tetraploid ancestor of the hexaploid species are considered. Use of wild oat species in breeding is demonstrated. The results of studies of the gene pool of wild oat species are presented. These studies were performed at the Vavilov All-Russian Plant Breeding Institute with the purpose of solving problems of phylogeny and practical breeding.