

И.Г. Лоскутов

**ОВЕС (Avena L.)
РАСПРОСТРАНЕНИЕ,
СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ
И СЕЛЕКЦИОННАЯ ЦЕННОСТЬ**

120-летию со дня рождения
Николая Ивановича ВАВИЛОВА
посвящается



RUSSIAN ACADEMY OF AGRICULTURAL SCIENCE

State Scientific Centre of the Russian Federation
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry

Igor G. Loskutov

**OAT (*AVENA L.*).
DISTRIBUTION, TAXONOMY, EVOLUTION
AND BREEDING VALUE.**

Sankt-Petersburg

2007

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

Государственный научный центр Российской Федерации
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства имени Н. И. Вавилова (ГНЦ РФ ВИР)

И. Г. Лоскутов

**ОВЕС (*AVENA L.*).
РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ И
СЕЛЕКЦИОННАЯ ЦЕННОСТЬ.**

Санкт-Петербург

2007

УДК 633.13:631.527:631.524.86

И.Г.Лоскутов. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб: ГНЦ РФ ВИР. 2007. 336 с.

В книге сделан обзор отечественной и зарубежной литературы, а так же приведены собственные результаты исследований культурных и дикорастущих видов овса. Представлены данные по распространению, морфологическим и кариологическим особенностям, молекулярно-биологическому изучению, систематики, эволюции и селекционно-генетической ценности видов овса.

Монография предназначена для научных работников генетико-селекционных учреждений и преподавателей высших учебных заведений биологического и сельскохозяйственного профиля.

Рис. - 21, табл. – 57, библиогр. – 788 назв.

Рецензенты:

д-р биол. наук, профессор А. В. Конарев (ГНЦ РФ ВИР),
д-р биол. наук, профессор С. С. Медведев (СПбГУ),
д-р биол. наук А. В. Родионов (БИН РАН)

Рекомендовано к печати Ученым советом
ГНЦ Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И.Вавилова

I. G. Loskutov. Oat (*Avena L.*). Distribution, taxonomy, evolution and breeding value. St-P.SSC RF VIR. 2007. 336 p.

Publication on oat taxonomy and breeding are reviewed. The book includes data on oat diversity, morphological and karyological features, molecular-biological evaluation, systematics, evolution and breeding value.

The book is interested to botanists, geneticists and plant breeders.

Tables – 57, figures – 21, references – 788.

Reviewers:

Prof. A. V. Konarev (VIR), prof. S. S. Medvedev (St-Petersburg State University),
prof A. V. Rodionov (Botanical Institute, St-Petersburg)

© И. Г. Лоскутов, 2007
© Государственный научный
центр РФ Всероссийский
НИИ растениеводства имени
Н. И. Вавилова (ГНЦ РФ
ВИР), 2007

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение

Глава 1. Экологические условия произрастания и географические закономерности в распространении видов рода *Avena* L.

Диплоидные виды

Тетраплоидные виды

Гексаплоидные виды

Географические закономерности в распределении ареалов видов.

Глава 2. Морфологические особенности.

Глава 3. Кариологические особенности и геномная структура.

Глава 4. Молекулярные маркеры в филогенетическом анализе растений.

Классификация видов по полиморфизму запасных белков.

Классификация видов по ДНК маркерам.

Глава 5. Филогенетические связи и таксономическая характеристика.

Современная система рода.

Систематические подходы к положению видов.

Глава 6. Проблема эволюции видов

Направление эволюции видов.

Глава 7. Потенциал разнообразия рода *Avena* L. по основным селекционно-ценным признакам.

Генетическая коллекция овса.

Особенности вегетационного периода.

Реакция на фотопериод и яровизацию.

Высота растений и устойчивость к полеганию.

Высота растений

Культурные виды

Дикорастущие виды

Устойчивость к полеганию
Культурные виды
Дикорастущие виды

Хозяйственно-ценные признаки.

Структура метелки
Пленчатость и крупность зерна
Кормовая ценность

Устойчивость к болезням и вредителям.

Устойчивость к болезням.

Корончатая и стеблевая ржавчина
Мучнистая роса
Гельминтоспориоз
Септориоз
Палевачая некротическая пятнистость
Головневые заболевания
Корневые гнили
Бурый бактериоз
Вирус желтой карликовости ячменя

Устойчивость к вредителям.

Овсяная цистообразующая и стеблевая нематоды
Шведская муха
Черемуховая тля
Зерновой листовой жук или пьявица

Показатели качества зерна.

Белок
Аминокислотный состав белка
Жиры
Жирнокислотный состав масла
Крахмал
 β -глюканы
Витамины
Стероиды
Авенантрамиды
Антиоксидантная активность

Устойчивость к абиотическим факторам.

Географические закономерности в распределении важнейших селекционно ценных признаков.

Заключение

Литература

CONTENTS

Introduction

Chapter 1. Ecological condition of habitats and geographical regularities of distribution of species of genus *Avena* L.

Diploid species

Tetraploid species

Hexaploid species

Geographical regularities of distribution of species habitats

Chapter 2. Morphological characters.

Chapter 3. Kariological characters and genome structure.

Chapter 4. Molecular markers in phylogenetic analysis of plants.

Classification species for polymorphism of storage proteins.

Classification species for DNA markers.

Chapter 5. Phylogenetic relationships and taxonomic characteristics.

Modern taxonomy of the genus.

Systematical approaches to position of species.

Chapter 6. Problem of species evolution.

Pathway of species evolution.

Chapter 7. Potential diversity of genus *Avena* L. for main agronomic valuable characters.

Features of vegetative period.

Response to photoperiod and vernalization.

Plant height and lodging resistance.

Plant height

Cultivated species

Wild species

Lodging resistance

Cultivated species

Wild species

Valuable characters.

- Structure of panicle
- Huskness and size of the grain
- Forage valuable

Resistance to diseases and pests.

Resistance to diseases.

- Crown and stem rust
- Powdery mildew
- Helminthosporium leaf blotch
- Septoria leaf blight
- Pale necrotic mottle
- Smurt diseases
- Fusarium diseases
- Bacterial blight
- Barley yellow dwarf virus

Resistance to pests.

- Cereal cyst and stem nematodes
- Frit fly
- Bird cherry-oat aphid
- Cereal leaf beetle

Quality characters of grain.

- Protein
- Amino acid composition
- Fat
- Fatty acid composition
- Starch
- β -glucane
- Vitamins
- Sterols
- Avenanthromids
- Antioxidant activity

Resistance to abiotic stress.

Geographical regularities in distribution of main valuable characters.

Conclusion

Literature

ВВЕДЕНИЕ

Изучение конкретных видов в системе рода с использованием всех современных методов исследования, позволяет точно установить градации соподчинения и уточнить границы между отдельными группами видов. Планомерное изучение отдельных видов рода в целом дает информацию о локализации центров их формообразования. Род *Avena* L. представлен культурными видами, имеющими большое практическое значение, и дикорастущими видами, интересными как объекты таксономических исследований и источники селекционно ценных признаков для использования в селекции. Система рода *Avena* L. насчитывает 26 видов, которые имеют три уровня ploидности и представлены ди-, тетра- и гексаploидными группами видов, большинство из которых являются дикорастущими. В каждой группе имеются культурные виды овса, довольно хорошо изученные в селекционном плане: *A. strigosa* Schreb. ($2n=14$), *A. abyssinica* Hochst. ($2n=28$) и *A. byzantina* C.K. и *A. sativa* L. ($2n=42$).

Виды рода *Avena* L. отличаются большим морфологическим и эколого-географическим разнообразием. В мировой литературе накоплено значительное количество данных о многочисленных формах и видах всего рода, центрах их наибольшего разнообразия и происхождения. Однако описания видов и результаты их изучения чаще всего фрагментарны или касаются случайного набора образцов, комплексный подход к изучению ботанического разнообразия и селекционных признаков отсутствует. До сих пор многие проблемы остаются до конца нерешенными: нет единого мнения о происхождении видов овса, их систематическом положении, существует некоторая путаница по голозерным формам диплоидного и гексаploидного культурного овса.

Овес посевной (*Avena sativa* L.) – одна из наиболее важных зерновых сельскохозяйственных культур на земном шаре, занимающая около 20 млн. га пахотных земель. Селекционная проработка современных сортов овса довольно высока. Вовлечение разнообразного, географически отдаленного, местного и дикорастущего материала в селекционный процесс, при использовании наряду с традиционными методами селекции достижений современной молекулярной генетики, отвечает требованиям улучшения данной культуры и сокращения генетической эрозии. Обширный ареал дикорастущих и, особенно, сорно-полевых видов охватывает весь зерновой пояс земного шара, распространившись от пустынь до полярных районов земледелия, что способствует формированию широкого внутривидового разнообразия признаков, полиploидного ряда этих видов. Сравнительное изучение дикорастущих видов овса в таксономиче-

ском и селекционном отношении вызвано широким интересом селекционеров к их практическому использованию, чему немало способствовало развитие цитологических, иммунологических, биохимических и других исследований. Широкий диапазон адаптации дикорастущих видов к неблагоприятным факторам внешней среды, их приспособленности к разнообразным почвенно-климатическим условиям, устойчивости к патогенным организмам, некоторых признаков, связанных с элементами повышенной продуктивности и качества - представляет уникальный источник исходного материала для селекции.

Данная публикация представляет интерес для ботаников, селекционеров, научных работников и студентов биологических и сельскохозяйственных вузов.

Автор выражает благодарность за просмотр рукописи и высказывание критических замечаний доктору биологических наук, профессору А. В. Конареву, кандидатам биологических наук Т. Н. Смекаловой и И. Г. Чухиной и кандидату с.-х. наук Е. В. Блиновой.

Глава 1

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РАСПРАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ РОДА *AVENA* L.

Овес распространен на всех континентах мира, охватывая весь зерновой пояс Земного шара. Природно-экологические условия произрастания видов овса значительно отличаются по количеству осадков, температурному режиму, высоте над уровнем моря, типам почв и подстилающим породам. Распространение овса от пустынь до полярных районов земледелия привело к формированию огромного разнообразия форм, отличных по комплексу морфологических и биологических признаков. Территория наибольшего распространения и разнообразия видов овса приурочена к узкой полосе между 20-40⁰ северной широты. Она располагается в основном по побережью бассейнов Средиземного, Черного и Каспийского морей, но экологические условия здесь очень разнообразны.

В настоящее время род *Avena* L. представлен 26 видами, имеющими три уровня плоидности и сильно различающимися по геномному составу и эколого-географическому происхождению. Большинство этих видов являются дикорастущими, произрастающими только в ненарушенных фитоценозах, или, как сегетальные и рудеральные сорняки, засоряющими посевы и местообитание человека. В то же время каждый уровень плоидности имеет своего культурного представителя, хорошо изученного в селекционном плане. Большинство видов имеют разные по величине непрерывные ареалы, у некоторых эти ареалы дизъюнктивны или занимают только островные территории. Одни виды расширяют свои ареалы при использовании их в культуре или, засоряя все большие и большие территории, и встречаются сейчас на всех континентах, другие, менее приспособленные дикорастущие виды постоянно сокращают свои ареалы и имеют тенденцию к исчезновению.

ДИПЛОИДНЫЕ ВИДЫ

Представителями диплоидных видов овса на территории стран СНГ являются два близкородственных вида *A. clauda* Durieu и *A. pilosa* M. B. (синоним *A. eriantha* Durieu), которые встречаются на горных степных перевалах Восточного Закавказья, реже в полупустынной и пустынной зоне горных районах Средней Азии (Узбекистана), на сухих склонах или сорных местах [97, 152]. В Азербайджане виды встречаются на Ширванской равнине Кура-Араксинской низменности, на Кусарской равнине и на Самур-Дивичинской

низменности [167]. *A. pilosa* на территории стран СНГ был найден в Крыму (Украина), в Дагестане (Россия), в Азербайджане в Нахичеванской обл. (120, 152], иногда в Туркменистане в окрестностях Ашхабада [97]. Столь широкое распространение данного вида в последнее время не подтвердилось [167]. На территории Закавказья оба вида произрастают в условиях полупустынного и степного климата с уровнем осадков до 350 мм в год на следующих типах почв: прибрежных песках, сероземно-бурых и сероземно-луговых, аллювиально-луговых, каштановых и подзолистых желтоземах.

В Греции (Фракия, Македония) *A. pilosa* произрастает обычно в смеси с *A. clauda*. Он встречается в Малой Азии, Иране, Турецком и Иракском Курдистане, Ливане и Сирии. *A. clauda* и *A. pilosa* широко распространены на бедных почвах в зоне осадков 500-800 мм в год, где встречаются совместно с *A. barbata* Pott и *A. sterilis* L., но созревают почти на месяц раньше последних. *A. clauda* в Европе зарегистрирован в Болгарии, в Греции вблизи Афин, в Аттике, Македонии, Фракии и на о. Крит. Вид широко встречается по всей Малой Азии, особенно в районе г. Кемальпаша. Широко распространен в Турецком, в Иранском и Иракском Курдистане [218]. В Турции найдены популяции в районах Чардак и Чейлапинар (Cardak, Seylapinar) и на побережье Эгейского моря. Небольшая популяция найдена в высокогорьях Иордании [424] и в Алжире вблизи г. Оран и Батна (Oran, Batna). В Марокко в предгорьях Малых Атласских гор у г. Азру (Azrou) была найдена обширная популяция [485]. Вид довольно широко распространен в Израиле [455], хотя данные В. Ваум [215] говорят, что в районах Средиземноморья популяции не многочисленны (рис. 1). В большинстве случаев этот вид встречается на коричневатых и желтоватых бурых каменистых почвах в зарослях в ассоциации с диким ячменем, эгилопсом, пыреем и молочаем. В горах Загрос (Zagros) в Иране этот вид встречается в степных устойчивых фитоценозах в зарослях фисташки и миндаля. *A. clauda* засоряет поля пшеницы, ячменя, орошаемые поля с люцерной. Вместе с *A. barbata* и *A. pilosa* он произрастает вдоль дорог и у различных построек. *A. clauda* является большей частью сеgetальным и рудеральным растением. *A. pilosa* встречается в разных частях Испании [644]. В Турции он так же встречается в районах Чардак и Чейлапинар (Cardak, Seylapinar) и озера Ван (Van) по краям солончаков, на засоленном побережье и на краю болот [218]. Небольшая популяция найдена в высокогорьях Иордании [424]. Вид широко распространен в Израиле [455], хотя данные В. Ваум [215] это не подтверждают. Этот вид произрастает в степных ненарушенных местообитаниях на каменистых серых почвах, в полынных и эфемеретруме полупустынной зоны, в сухих руслах рек, и у дорог, на мелкокаменистых тяжело суглинистых почвах в устойчивых растительных сообществах [218]. Встречается на склонах Атласских гор в Марокко у г. Азру (Azrou) и г. Бени Меллал (Beni Mellal), вблизи г. Оран (Oran) [485] и Батна (Batna)

(Алжир) (рис. 1). В отдельности *A. pilosa* обильно встречается в зарослях маквиса среди дуба и фисташки, в ценозах заброшенных пастбищ, на известняковых склонах и в «карманах» узких расщелин на склонах гор [215, 485]. *A. pilosa* встречается только как рудеральный или полурудеральный сорняк, а также в ненарушенных зарослях маквиса.

A. bruhsiana Gruner по данным А. И. Мальцева [97], в изобилии произрастал на Апшеронском полуострове Азербайджана на песчаных и глинистых сухих местах, на стравливаемых пастбищах, около виноградников, по залежам [97, 152]. В настоящее время этот вид встречается только в северо-восточной его части (Ширванская степь, остров Жилой, Артем (Святой), Булла) [167] (рис. 2). Он растет у прибрежных песков, в ненарушенных растительных сообществах с *A. pilosa* [118] на сероземно-бурых почвах.

A. ventricosa Balan. встречается на о. Кипр, как заносное растение. Первичный очаг распространения этого вида находится в Алжире [97], вблизи г. Оран (Oran) на высоте 200 м н. у. м. (где в начале XX века встречался довольно обильно) (рис. 2). Вторичный очаг, по неподтвержденным данным, находится в Иране [228]. По мнению А. И. Мальцева [97], для него наиболее типичными являются ненарушенные ксероморфные местообитания с каменистыми почвами с поверхностью, образующей твердую глинистую корку, к которой этот вид очень хорошо адаптирован. На основе гербарных данных этот вид встречался также в Ираке и в Саудовской Аравии. Произрастает он на различных типах почв от известняковых до пустынных песчаных, где встречается в незначительном количестве [218]. В противоположность этому, на основании ботанического обследования была доказана видовая дифференциация *A. ventricosa* и *A. bruhsiana* и эндемичность последнего для территории Азербайджана [119]. Оба вида являются сугубо рудеральными растениями.

A. longiglumis Durieu считается типичным представителем Средиземноморья. Он обитает преимущественно на более уплотненных субстратах Западного Средиземноморья [97]. В Европе встречается редко на юге Испании (провинции Чельба и Севилья (Huelva и Seville) [593, 644], а так же в Португалии, Греции и Италии. Этот вид находят в Сирии, Ливии (в окрестностях г. Триполи), Алжире (западнее г. Оран) [218] и в Израиле в долине Шарон (Sharon) и в районе Мертвого моря на нейтральных красных песчаных почвах, в нарушенных и ненарушенных фитоценозах [455]. На известняковых почвах он встречается редко [215]. Это довольно типичное растение для Марокко, где оно часто встречается на побережье [485] и в окрестностях г. Рабат (Rabat) (рис. 2). Этот вид предпочитает большей частью легкие песчаные почвы с различной степенью увлажненности. Часто представлен двумя большими популяциями: первую составляют высокие мощные растения (до 2 м в высоту), растущие на морском побережье на плодородных, хорошо увлажненных песчаных почвах, вторую составляют более низкие растения (30-60 см в высоту),

встречающиеся на бедных пустынных песчаных почвах. Здесь он произрастает под покровом эвкалиптовых лесов в сообществе с видами *A. atlantica* Baum и *A. agadiriana* Baum et Fed. [485]. Растения высокорослой популяции засоряют поля [620]. Этот вид довольно широко распространен в долинах Иордании [424], являясь сеgetальным и рудеральным растением.

A. prostrata Ladiz. впервые был собран на юго-западном побережье Испании недалеко от г. Лорка (Lorca), где он довольно массово произрастает в прибрежных районах Средиземноморья на бедных лессовых отложениях, образованных на известняковых и метаморфических породах, а также на каменистых местообитаниях, вдоль дорог и полей. [454]. Далее этот вид был найден в совершенно других условиях Марокко, где в прибрежной части на плодородных красно-коричневых почвах был собран один образец в окрестностях г. Фес (Fes) в 7 км юго-восточнее Бир Там-Там (Bir Tam-Tam) [485]. В других регионах формы этого вида найдены не были (рис. 3). Так как этот вид не является сеgetальным сорняком, существует вероятность утраты столь небольшой популяции на территории Марокко.

A. damascena Rajh. et Baum впервые был единично собран в Сирии в 10 км от г. Дамаска в сухом русле реки [615]. Несколько немногочисленных популяций было найдено в «карманах» узких расщелин на склонах гор [215]. Впоследствии многочисленные популяции этого вида были собраны на склонах Атласских гор в Марокко в районе городов Марракеш – Бени Меллал и Азру (Marrakech - Beni Mellal и Azrou). Этот вид произрастал в условиях сухой каменистой пустыне на аллювиально-галичных почвах, в другом регионе он обильно произрастает на высоте 700-1650 м н.у.м. на коричневых и красно-коричневых супесчаных сухих почвах в ненарушенных сообществах с *A. pilosa*, *Aegilops* spp. и *Festuca* spp. [485] (рис. 3). большей частью это типично дикорастущее растение, которое не было замечено в качестве сорняка.

A. canariensis Baum et Fedak является эндемиком Канарских островов (Испания), и широко распространен, в частности, на островах Fuerteventura и Lanzarote, где было собрано большое число образцов (более 40 популяций) этого вида [222] (рис. 3). Там он довольно широко представлен на высоте 200 м н.у.м., иногда поднимается до 550 м и произрастает на гудах базальтовых камней, на вулканической золе или на хорошо структурированных сухих вулканических почвах в ненарушенных ассоциациях с видами *A. barbata*, *A. occidentalis* Dur. и *A. sterilis* [215]. Он часто встречается вдоль дорог, на открытых местах, исключительно как рудеральное растение, но он не является сеgetальным сорняком, как *A. occidentalis* и *A. sterilis* [558].

A. wiestii Steud. на территории СНГ распространен в Восточном Закавказье [97, 152], в Азербайджане на Апшеронском полуострове, в Ленкорани (Апшеронская и Ленкоранская низменности, Муганская и Сальянская равнины Кура-Араксинской низменности) и на южных склонах Большого Кавказского хребта [167]. В Закавказье этот вид произрастает на низменностях, сухих травянистых местах, приморских песках, известковых склонах, по холмам, в ассоциации с представителями эфемерной растительности степей и пустынь. Местообитания этого вида характеризуются следующими типами почв: сероземно-бурыми, сероземно-луговыми и аллювиально-луговыми. Наиболее часто вид встречается в Испании [641, 644]. Здесь он растет изолированными островками в степи на песчаных лессовых почвах, на склонах гор, в понижениях и реже на отвесных скалах, в открытых растительных ассоциациях, в засушливой зоне с осадками 50-250 мм в год. Вид произрастает по краю юга Средиземноморской территории, в Алжире (Djelfa), Египте, Сирии, Иордании, Израиле (Oorim, Misaf Haneger), Турции, Ираке, Иране (Chalus, Ghazvin), на севере Сахары, на Аравийском п-ове (рис. 4). В Средиземноморской зоне он довольно широко встречается на прибрежных дюнах, на сухих каменистых или песчаных холмах, на глинисто-песчаных почвах пустынь и на вулканических почвах в ненарушенных ассоциациях с *A. barbata* и *Stipa* spp. [218].

A. hirtula Lagas. не упоминается во Флоре СССР [152], и кавказское происхождение этого вида не подтверждается в работах А. И. Мальцева [97]. В то же время экспедиционные сборы в Азербайджане на Апшеронском полуострове подтвердили, что данный вид на территории СНГ произрастает как эндемик [118]. Сборы ВИР не подтвердили эти находки [167]. Наибольший полиморфизм и распространение вид имеет в Испании и Португалии. В отрогах Пиренеев *A. hirtula* отличается поразительным разнообразием [23]. Типичными местообитаниями для *A. hirtula* являются мелкокаменистые и известняковые почвы, песчаные дюны, пастбища, заброшенные каналы и поля. Он довольно редко встречается на плодородных почвах и хорошо окультуренных почвах [215]. В последнее время на юге Испании были найдены 12 очень полиморфных популяций этого вида [593]. Рассеяно вид встречается по всему Средиземноморью, особенно в Арабо-Нубийской его части, часто вместе с морфологически почти неразличимым видом *A. barbata*, от которого его можно надежно отличить только по числу хромосом [218]. Растения данного вида в настоящее время находили на о-вах Крит, Сардиния, Сицилия и Корсика; в Алжире, Марокко (Атласские горы), Тунисе, Турции (рис. 4). В восточном Средиземноморье вид встречается в Сирии, Иордании и Израиле. Растет, чаще на сухих каменистых почвах, склонах, покрытых кустарниками маквиса, или как сорное рудеральное растение по обочинам полей и

дорог, а также в прибрежной зоне на песчаных почвах в ненарушенных ассоциациях с *A. barbata* и *A. longiglumis* [623].

A. atlantica Baum et Fedak является эндемичным видом для Марокко. Экспедициями 1985-1988 гг. был собран ряд образцов этого вида на побережье Атлантического океана и Средиземного моря от г. Эссауира (Essaouira) до г. Тизнит (Tiznit) [216]. Популяция этого вида была найдена южнее г. Сафи (Safi) и простирается полосой шириной 75-100 км вдоль берега моря через г. Эссауира (Essaouira), г. Агадир (Agadir) до г. Тизнит (Tiznit) и вокруг него [485] (рис. 4). Вид поднимается по северо-западным склонам Атласских гор (Марокко) до высоты 1000 м н.у.м. Он предпочитает красно-бурые, очень сухие песчаные и каменистые почвы предгорий и встречается в ненарушенных ассоциациях с тетраплоидным видом *A. agadiriana*, а также с *A. hirtula*, *A. barbata*, реже с *A. sterilis*. Растения вида часто встречаются в пригородах и около деревень, засоряя посевы, в каменистой прибрежной зоне и на степных склонах и на засушливых местообитаниях, являясь рудеральным растением [216, 485].

A. strigosa Schreb. распространен в странах западной Европы и на северо-западе России, в Белоруссии, Эстонии. Ни в южных районах европейской части, ни тем более в азиатской части России, ни в Иране, ни в Афганистане *A. strigosa* или его подвид *A. strigosa* subsp. *brevis* не известны ни в качестве возделываемых растений, ни в качестве сорняка [20]. Нахождение этого вида на Кавказе весьма сомнительно. Центр разнообразия вида тяготеет к северо-западной и западной Европе [97], и, как следует из его русского названия – песчаный овес, это растение предпочитает песчаные легкие почвы. Вид *A. strigosa* распространен издавна по многим странам Европы как в виде сорного (рудерального и сеgetального) растения, так отчасти и в культуре. Использование этого вида в культуре доходило до средней полосы европейской части СССР, захватывало Польшу, Германию, Англию, Францию и Пиренейский п-ов. На всем этом огромном ареале этот вид представлен лишь небольшим числом форм, которые укладываются в две-три разновидности. Основной район многообразия этого вида оказался сконцентрирован в северной Португалии и северо-западной Испании (Галисии), где сосредоточен весь комплекс разновидностных признаков этого вида, большое число эндемичных форм, неизвестных в других странах Европы [12, 23]. В настоящее время вторичный центр разнообразия вида *A. strigosa* находится в Южной Америке, а именно в Бразилии (Rio Grande do Sul) [297]. В сорном состоянии различные экологические группы этого вида встречаются в Японии и Южной Корее [775, 777, 778]. При анализе мирового разнообразия установлено, что немногочисленные диплоидные голозерные формы (*A. strigosa* subsp. *nudibrevis*) этого вида были распространены исключительно в Великобритании. Первоначально такие формы были определены

К. Линнеем [496], как *A. nuda* L. В то же время некоторые исследователи [178] утверждают, что этот вид встречался на территории республик бывшего СССР, но доказательств, подтверждающих этот факт, до настоящего времени не найдено.

ТЕТРАПЛОИДНЫЕ ВИДЫ

A. barbata Pott произрастает на территории стран СНГ в Крыму (Украина), на Апшеронском полуострове (Азербайджан), в окрестностях Дербента (Россия, Дагестан), на юге Краснодарского края и у Ашхабада (Туркменистан). В Азербайджане он встречается на Самур-Дивичинской, Апшеронской и Ленкоранской низменностях и на Карабахском нагорье [167]. В то же время этот вид не встречается в Грузии и Армении. Как сорное растение упоминается в Восточном и Южном Закавказье, в горном Туркменистане и в горах Кара-Кума ([152, 153]. На южных территориях стран СНГ этот вид распространен как злостный сеgetальный и рудеральный сорняк на полях, огородах, в садах, на пастбищах, растет по канавам и обочинам дорог, на сухих и каменистых склонах. Произрастает на сероземно-бурых, подзолистых желтоземах, горно-луговых и аллювиально-луговых почвах. Он произрастает по всему Средиземноморью и Атлантическому побережью Европы, на востоке его ареал простирается через Малую Азию, Ирак и Иран до Гималаев. В районах Средиземноморья предпочитает мелкокаменистые холмы, открытые нарушенные ценозы и пастбища. Типичный рудеральный сорняк полей, дорог и различных строений. Растет по краям солончаков, на известняковых почвах и на затопляемых рисовых чеках. Спорадически произрастает на песчаных почвах по побережью Каспийского моря и поднимается на каменистые горные склоны. Часто встречается на вырубках леса и в зарослях фисташки и миндаля, а также по склонам осыпей и на лессовидных всхолмлениях [24]. Следует отметить, что, по мнению А. И. Мальцева [97], в начале XX столетия этот вид был полностью дикорастущим, то есть не засорял поля сельскохозяйственных культур. Широко распространен на Иберийском п-ове и Балеарских о-вах, где разделяется на собственно *A. barbata* subsp. *barbata* и *A. barbata* subsp. *lusitanica* [642]. Встречается на Канарских о-вах [499], на юге Франции [443]. Изредка встречается в северном Афганистане в Нарыме (около Ханабада); около Хинджана (кишлак Баг-и-Баир) по склонам осыпей; около Кушки [24]. Широко представлен в Израиле в ассоциации с видами *A. hirtula*, *A. longiglumis* и *A. sterilis* [455]. Здесь это вид произрастает на пониженных местах аллювиальных отложений, на красных песчаных почвах; на вулканических и на бедных мелко каменистых почвах, на целине в ассоциации с видами *A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. longiglumis* и *A. sterilis* [218, 455]. *A. barbata* встречается на Эфиопском плато в районе г. Харар (Harar), как сеgetаль-

ный сорняк, на высоте 2200-2800 м н.у.м. на тяжелых базальтовых почвах и на почвах, формирующихся на известняковых, метаморфических и легких песчаных породах, преимущественно на полях пшеницы и ячменя [459]. В качестве заносного сорняка распространен в Бразилии (Rio Grande do Sul) [297] и Японии [97]. В Австралии вид произрастает в восточной части континента по склонам холмов и на равнинах, морфологическое разнообразие естественных популяций *A. barbata* ниже по сравнению с *A. fatua* и *A. ludoviciana* [762].

A. agadiriana Baum et Fedak. является эндемичным видом для Марокко. Ряд образцов этого вида был собран на Атлантическом и Средиземноморском побережье [217]. Большая популяция этого вида была найдена южнее г. Эль Джадида (El Jadida) и простиралась полосой шириной 75-100 км вдоль берега моря до г. Агадира (Agadir) [485] (рис. 5). Этот вид предпочитает красно-бурые песчано-каменистые почвы и встречается в ненарушенных ассоциациях с диплоидными видами *A. atlantica* и *A. longiglumis*. Чаще всего он произрастает под тенью кустарников и под покровом эвкалиптовых лесов, не засоряя посева [485]. большей частью это типично дикорастущее растение, которое не было замечено в качестве сорняка.

Два родственных вида, *A. vaviloviana* Mordv. и *A. abyssinica* Hochst., являются эндемичными для Эфиопии, Эритреи и Йемена, где распространены повсеместно [21, 112] (рис. 5). Эти два вида засоряют посева, но первый считается дикорастущим и его семена при созревании опадают, второй – культурный, так как его семена не опадают. *A. vaviloviana* обычно встречается, как сорное растение, в посевах, по краям полей, предпочитая возделываемые плодородные почвы, так же имеет луговые и полевые формы. Вид встречается на Эфиопском плато на высоте 2200-2800 м н.у.м. преимущественно как сегетальное растение на полях пшеницы и ячменя [459]. *A. abyssinica*, типичный для Эфиопии вид, с переходом к северу, в более увлажненные районы, вытеснил другие зерновые культуры, в частности ячмень, и сам сделался возделываемым растением. На юге страны он обычный сегетальный сорняк полбы и ячменя [21]. Современные экспедиции полностью подтвердили эти факты [215].

A. macrostachya Balan. - этот многолетний перекрестноопыляющийся узкоэндемичный вид впервые был собран в 1971 г. в виде отдельных побегов (клонов) на большой высоте у самой кромки снегов (1500 м н.у.м.) в горном районе Джурджура (Djurdjura) Атласских гор на северо-востоке Алжира [219, 221]. В 1988 г. популяции этого вида были собраны в двух горных районах Аурес и Джурджура (Aures и Djurdjura). В первом районе этот вид был менее многочислен по сравнению со вторым и рос на известняковых почвах, предпочитая открытые местообитания [358] (рис. 5). По горным каменистым склонам лу-

гов и пастбищ этот вид, как рудеральное растение, может подниматься до 2000 м н.у.м. [215].

Первые образцы *A. magna* Murphy et Terr. (синоним *A. maroccana* Gdgr.) были собраны в 1964 году на Марокканском побережье [623]. Позднее наиболее многочисленные популяции были найдены южнее г. Рабат (Rabat) на высоте 1000-1300 м н.у.м., юго-восточнее г. Касабланка (Casablanca) на высоте 500 м н.у.м. и северо-западнее г. Фес (Fes) на склонах Атласских гор на высоте до 600 м н.у.м. (рис. 6). Во всех местообитаниях этот вид растет на плодородных рыхлых красновато-коричневых аллювиальных суглинистых почвах, часто по канавам в смеси со *A. sterilis*, но не засоряет поля в такой степени, как последний. Однако была найдена большая популяция этого вида, растения которой достигали в высоту 2 м и с успехом засоряли зерновые культуры, образуя полог над ними. Эта популяция была приурочена также к богатым аллювиальным почвам, где ведется интенсивная сельскохозяйственная деятельность, что может привести к уничтожению местной популяции данного вида или вытеснению ее более агрессивным членом данного сообщества - типичным сегетальным сорняком гексаплоидом *A. sterilis* [485]. Сообщения о том, что на о. Сардиния найдены тетраплоидные образцы, похожие на *A. magna*, не подтвердились [622].

A. murphyi Ladiz. происходит из локального ареала на юге Испании (между Тарифа (Tarifa) и Херес-де-ля-Фронтера (Vejer de la Frontera), где произрастает в типично Средиземноморском климате на мощных аллювиальных почвах в ненарушенных ассоциациях среди форм *A. sterilis*, с которыми он морфологически схож [453]. В 1985 г. кроме сборов на юго-западе Испании (прибрежная зона), где был найден ряд образцов этого вида, немногочисленные формы были найдены в северной части Марокко у г. Танжер (Tanger) (побережье). Марокканская популяция этого вида приурочена к богатым аллювиальным почвам, где ведется интенсивная сельскохозяйственная деятельность, что может привести к уничтожению данного вида или вытеснению его более агрессивным членом данного сообщества гексаплоидом *A. sterilis*, который интенсивно засоряет посевы [485]. В последнее время в Испании были найдены только несколько растений этого вида на юге страны в провинции Кадис (Cadiz), что подтверждает предположение о резком сокращении численности или частичном исчезновении этого вида с испанской территории [593] (рис. 6).

A. insularis Ladiz. был открыт на о-ве Сицилия в 1996 г. Четыре популяции нашли между городами Gela и Butera на юге Сицилии, где они произрастали в ненарушенных ценозах, на холмах на высоте 50-150 м н.у.м. на аллювиальных глинистых почвах с песчано-глинистой и конгломератно-каменистой подпочвой. Цвет песчано-глинистой подпочвы определяет цвет самой почвы, которая была от беловатой, серой, черной, коричневой до

красной с рН 7,8. Среднее годовое количество осадков на этой территории составляет 400 мм [464]. Впоследствии популяции этого вида были обнаружены в Тунисе в Темиме и Баргоне (Temime и Bargon) (рис. 6).

ГЕКСАПЛОИДНЫЕ ВИДЫ

К настоящему времени, как свидетельствуют многочисленные источники, распространение *A. fatua* L. дошло экстремальных границ земледелия на севере и на юге, и высоко в горах. Этот вид произрастает на различных типах почв и в различных климатических условиях от тропиков и вплоть до Полярного круга, поднимаясь в горы до границ возделывания сельскохозяйственных культур. В горах Кавказа вид встречается от низин до верхнего горного пояса (выше 2000 м). На севере России его находили в Архангельской губернии уже в 90-х годах XIX века [182]. Как злостный сорняк широко распространен в Сибири. Многочисленные виды, которые А. И. Мальцев [97] относит к подвидам данного вида, и разновидности упоминаются почти во всех флористических областях стран СНГ [152, 153]. *A. fatua* в Афганистане определенно приурочен к горным и даже высокогорным районам. Выше 2300-2400 м всюду преобладает этот вид. Он является бичом пшеницы в древнем Бамийском районе (2500-2800 м н.у.м.) и широко распространен к северу и востоку от Бамиана. В огромном количестве этот вид засоряет поля к северу от Чарикара, у подножья перевала Саланг (селение Тачь на высоте 2750-2800 м н.у.м.). Область распространения *A. fatua* доходит до высоты 3000 м н.у.м. Пятнами встречается у Бала-Мургаба в северном Афганистане [24]. Овсяг проник почти во все зоны земледелия Земного шара от Атлантики по всей Евразии до Монголии, в Северную и Южную Америку, распространился по югу и северу Африки, в Австралии и Новой Зеландии. В семи районах Швеции найдены формы этого вида, которые при изучении распределились на несколько групп по морфологическим и физиологическим признакам [572]. В Чехословакии наибольшее разнообразие этого вида отмечено в восточной Моравии и Словакии [451]. Во Франции в департаменте Vienne найдены разнообразные формы по времени прорастания зерновок [359]. В Португалии встречается 7 популяций *A. fatua*, которые распространены не так широко, как другие гексаплоидные виды этот вид был найден только на северо-востоке страны, на западном побережье и в долине Тагус (Tagus) [285]. В то же время в Средиземноморье, где разнообразие дикорастущих видов больше всего, популяции этого вида не так многочисленны по сравнению с другим сорно-полевым видом *A. sterilis* [218]. В США этот злостный сорняк распространен довольно широко. Были проведены сборы естественных популяций по всем штатам, и их количество составило более 2200 образцов [635]. *A.*

fatua встречается на территории Японии и Южной Кореи [775]. В Австралии он растет на юго-востоке континента, при изучении естественных популяций все образцы были строго яровыми формами [762]. Необычайный полиморфизм вида и его высокая степень адаптивности привели к широкому распространению *A. fatua* во всех сельскохозяйственных районах мира в качестве злостного сеgetального, а также рудерального сорняка.

A. occidentalis Durieu. произрастает в основном на Канарских островах, но встречается, по неподтвержденным данным, в небольших количествах по свидетельству В. Baum [215] и на континенте в Португалии, Египте, Эфиопии, а также на Азорских о-вах и на о. Мадейра, хотя первоначально он был описан М. Durieu de Maisonneuve при обработке гербарного материала собранного в Алжире [302]. Этот вид, засоряя поля, в естественных фитоценозах предпочитает аллювиальные почвы долин и каменистых склонов островов Канарского архипелага [211].

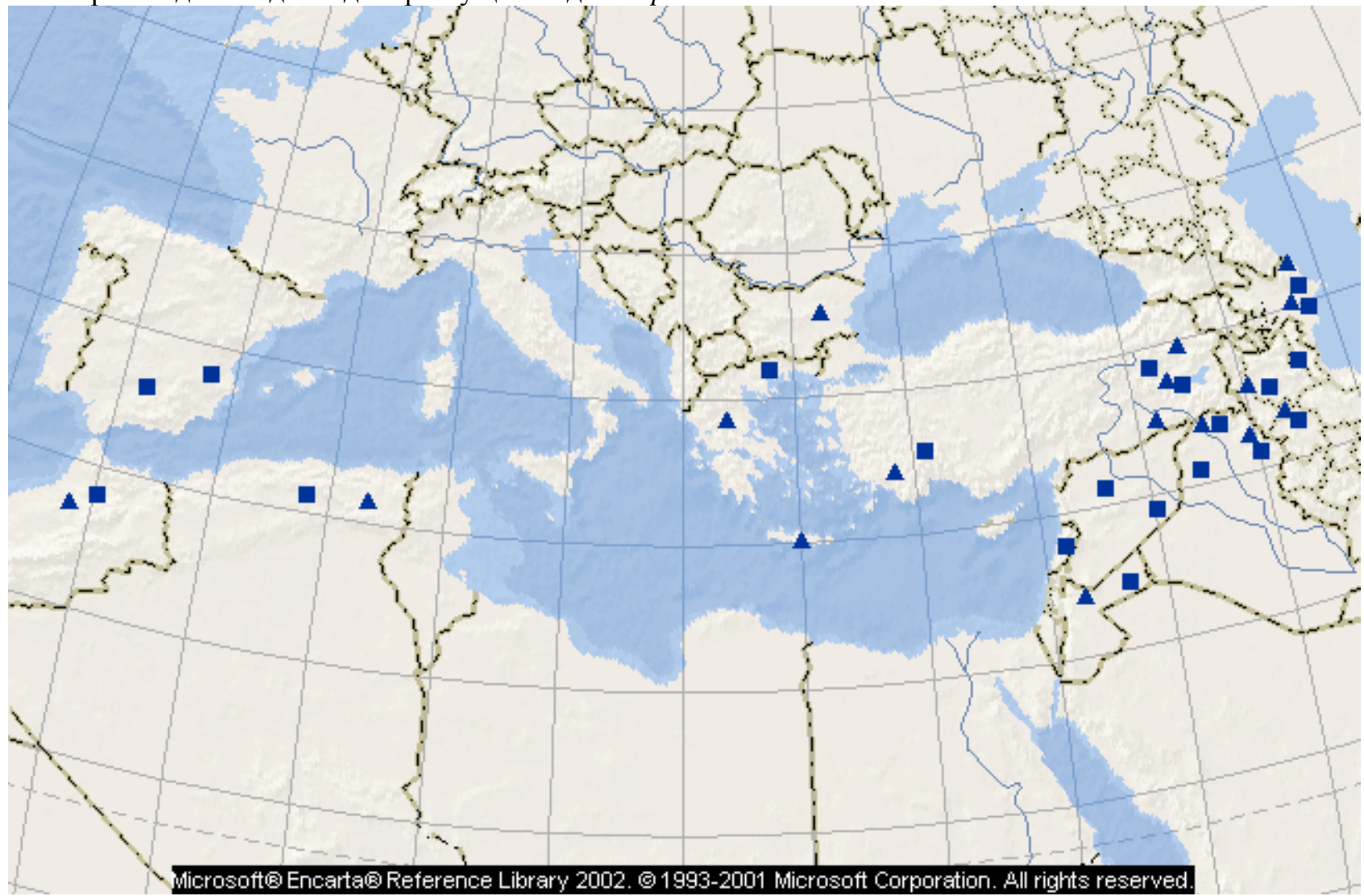
A. sterilis L. на территории стран СНГ имеет вторичный ареал в результате его случайной интродукции сначала в район Колхиды, Сухуми и Батуми [152], а позднее в Крым, Закавказье и Туркмению [69]. Наиболее широко он распространен по всему Средиземноморью, от Атлантики до Гималаев - в Испании, Италии, Швейцарии, на юге Франции, в северном Иране, Турции и во всех странах северной Африке [7]. Он встречается повсеместно, как сеgetальный и рудеральный сорняк, а также во многих естественных ценозах, в климатических зонах с уровнем осадков от 50 до 800 мм, почти на всех типах песчаных и глинистых почв, на базальтовых скалах, на высотах выше 600-700 м н.у.м. [391]. Во Франции крупнозерные формы *A. sterilis* var. *macrocarpa* встречаются чаще на Средиземноморском побережье (Provence) и в континентальной части (Limagne) [516]. В Испании известны 6 групп этого вида, сгруппированные по морфологическим признакам [344, 345]. Формы, относящиеся по длине цветковой чешуи (леммы) и по количеству цветков в колоске к *A. sterilis* subsp. *macrocarpa*, в большинстве случаев распространены в Испании южнее широты Мадрида [344, 643]. В Португалии повсеместно встречается 6 популяций этого вида, кроме умеренной зоны северо-востока страны [285]. Различные (в зависимости от климатических и почвенных условий) формы *A. sterilis* subsp. *macrocarpa* засоряют посевы пшеницы в Марокко [660]. В Иордании он доходит до высоты более 1300 м н.у.м. [424]. На Эфиопском плато вид по сравнению со Средиземноморьем встречается довольно редко, только в провинциях Шоа, Тигре и Эритрея (Shoa, Tigre и Erithrea) на высоте 2200-2800 м н.у.м., преимущественно на полях пшеницы и ячменя, что говорит о его недавнем появлении в этом районе; предпочитает плодородные почвы полей, фруктовых садов; чаще встречается в долинах, чем в горах, занимая все большие площади [459]. В настоящее

время на территории Японии и Южной Кореи встречаются многочисленные формы *A. sterilis* [775].

A. ludoviciana Durieu на территории стран СНГ распространен в степях Украины, в Крыму, в Нижне-Волжском регионе как сорное растение; встречается в Закавказье кроме Западного региона, широко представлен в Азербайджане, от низменностей до верхней горной полосы (1800-2000 м н. у.м.) [69], в садах Средней Азии, в Туркменистане, в долине рек Сыр-Дарья и Аму-Дарья, в горах Тянь-Шаня и на Памире [152, 154]. В приграничных районах СНГ вид широко распространен по всему северному Афганистану и представлен большим разнообразием форм по окраске и опушению цветковых чешуй. Заросли *A. sterilis* subsp. *ludoviciana* можно наблюдать в качестве сорного растения, а также и вне полей к югу от Кушки, неподалеку от Маймене, Бану, Бала-Мургаба; в Бадахшане он доходит до 2300 м н.у.м. (Чакаран). В общем, этот подвид определенно тяготеет к северному Афганистану и приурочен преимущественно к низинным местностям страны [24]. Этот вид часто встречается в Европе - на юге Англии, во Франции, Швейцарии, Италии, Испании. В Румынии два местных гербарных образца были переопределены, как *A. ludoviciana*, хотя до этого считалось, что этот вид не встречается на территории этой страны [449]. Во Франции в департаменте Vienne найдены разнообразные формы по времени прорастания зерновок [359]. Формы, относящиеся к *A. sterilis* subsp. *ludoviciana*, в большинстве случаев, встречаются в Испании севернее широты Мадрида и в Португалии [285, 344, 643]. Восточнее областей Средиземного моря этот вид встречается повсеместно как сегетальный и рудеральный сорняк, а также во многих естественных ценозах, почти на всех типах песчаных и глинистых почв [392]. Он распространен также в Иране, Малой Азии, в Юго-Западной Азии. Большое разнообразие форм в зависимости от климатических и почвенных условий *A. sterilis* subsp. *trichophylla* и *A. sterilis* subsp. *ludoviciana* засоряют посевы пшеницы в Марокко [660], а также по всему побережью Северной Африке и Средиземного моря. Вид занесен в Северную, Южную Австралию и Новую Зеландию. В Австралии этот вид распространен на северо-востоке континента, обладает большим разнообразием морфологических признаков, встречаются зимующие формы [762].

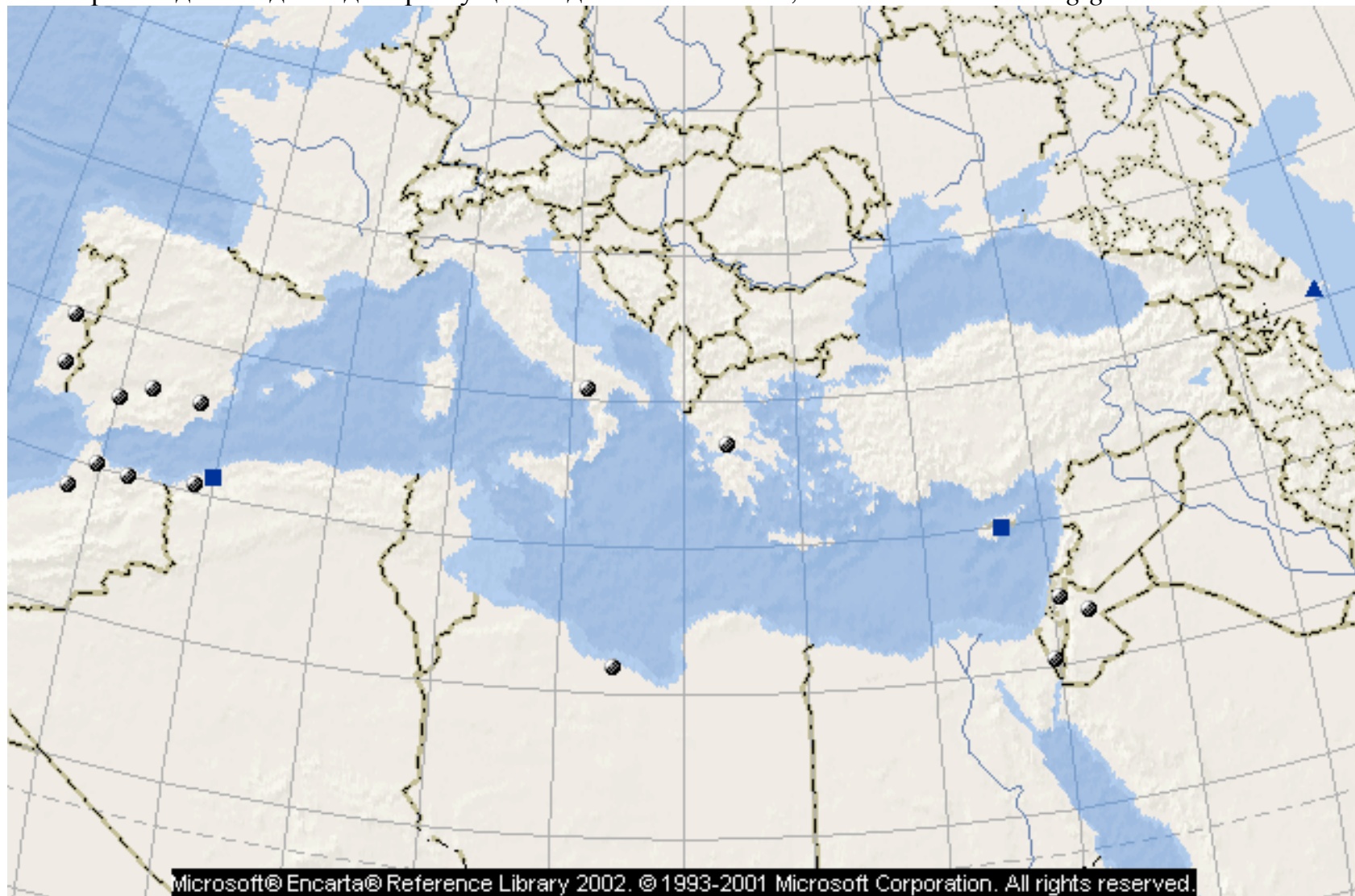
Таким образом, виды рода *Avena*, занимающие обширные территории в бассейнах Средиземного, Черного и Каспийского морей, отличаются большой приспособленностью к различным эколого-географическим и почвенным условиям этого региона.

Рис. 1. Ареалы диплоидных дикорастущих видов *A. pilosa* и *A. clauda*.



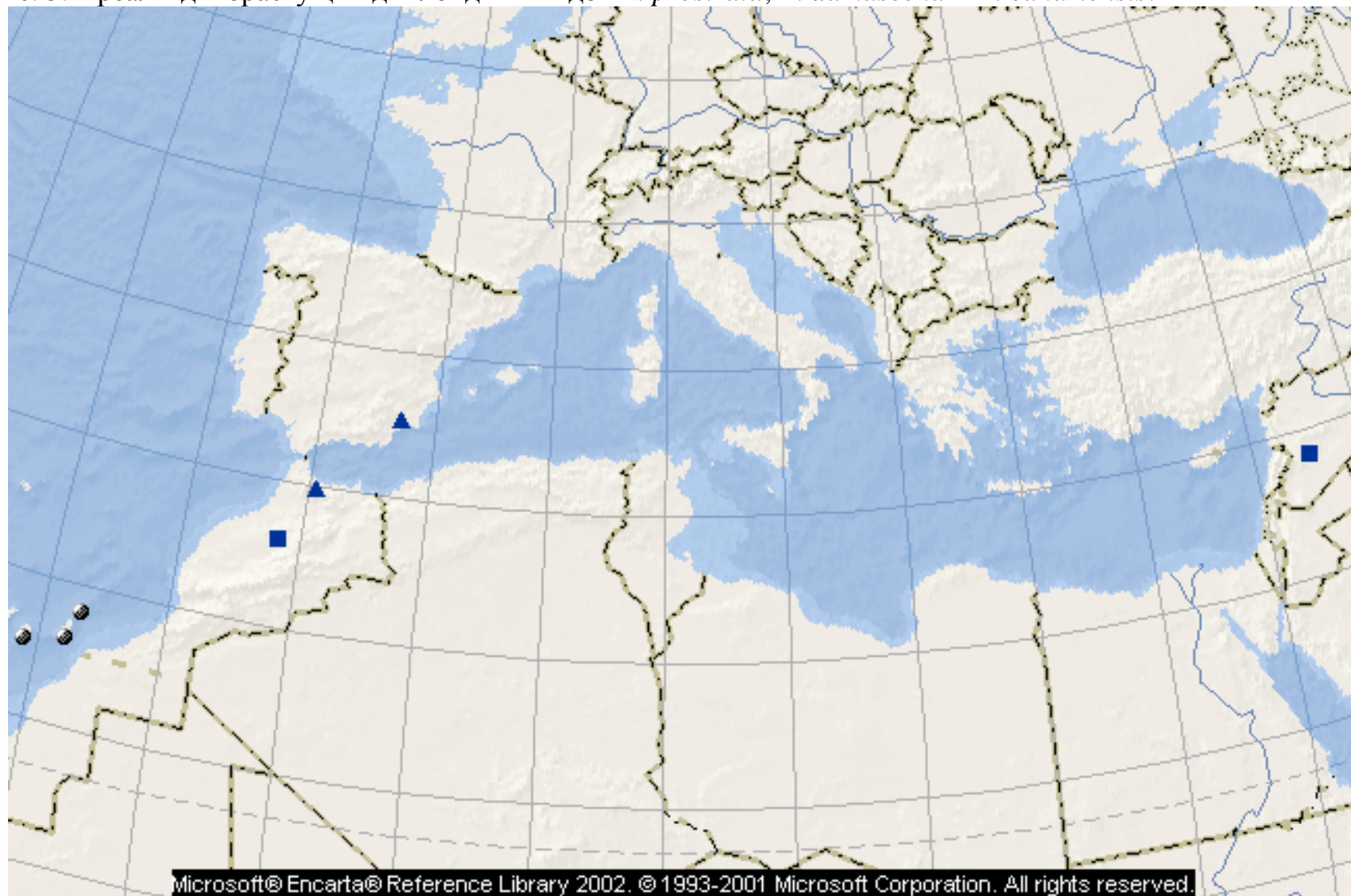
■ - *A. pilosa*, ▲ - *A. clauda*

Рис. 2. Ареалы диплоидных дикорастущих видов *A. bruhsiana*, *A. ventricosa* и *A. longiglumis*.



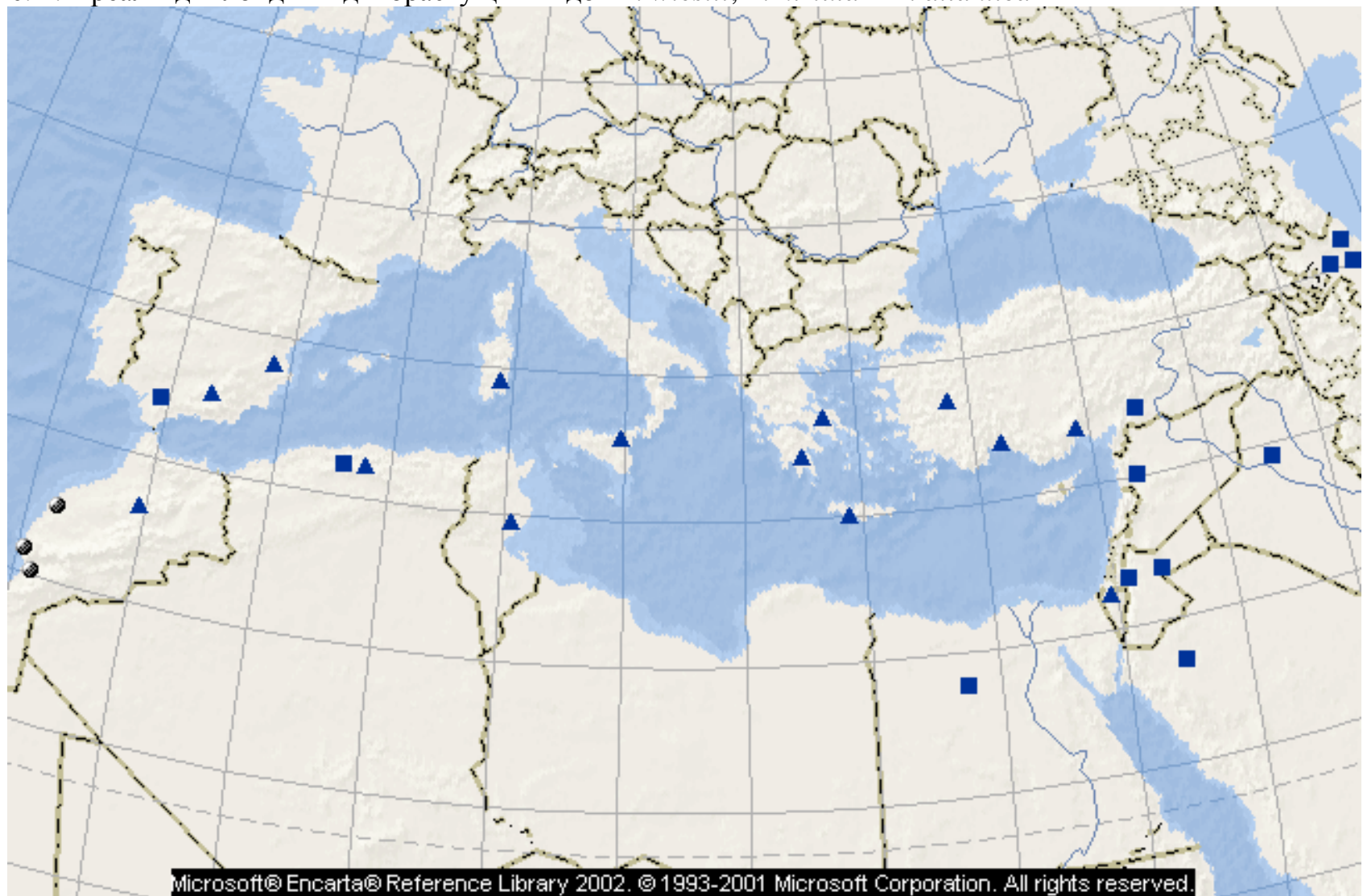
■ - *A. ventricosa*, ▲ - *A. bruhsiana*, ● - *A. longiglumis*

Рис. 3. Ареалы дикорастущих диплоидных видов *A. prostrata*, *A. damascena* и *A. canariensis*.



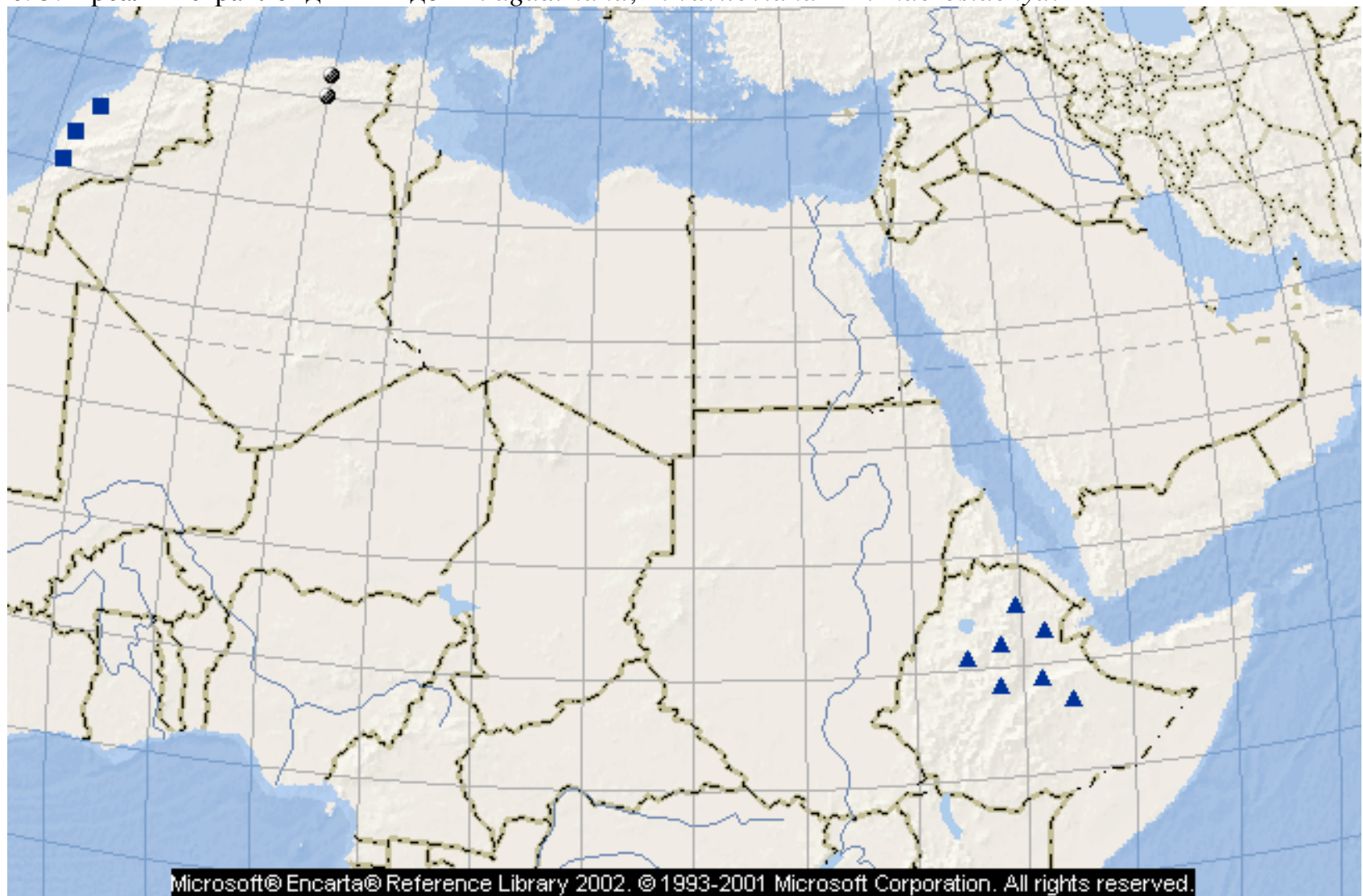
■ - *A. damascena*, ▲ - *A. prostrata*, ● - *A. canariensis*.

Рис. 4. Ареалы диплоидных дикорастущих видов *A. wiestii*, *A. hirtula* и *A. atlantica*



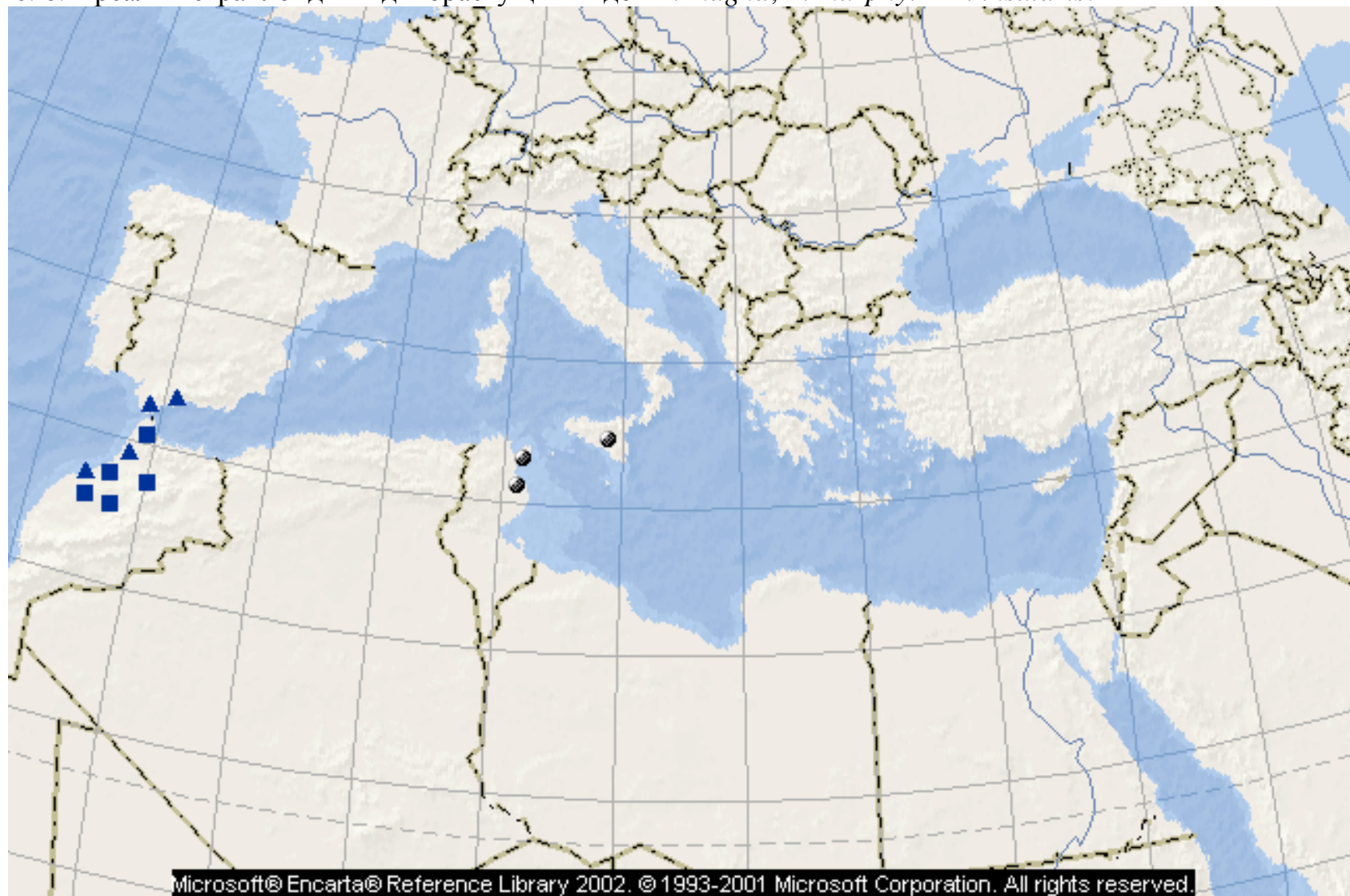
■ - *A. wiestii*, ▲ - *A. hirtula*, ● - *A. atlantica*.

Рис. 5. Ареалы тетраплоидных видов *A. agadiriana*, *A. vaviloviana* и *A. macrostachya*.



■ - *A. agadiriana*, ▲ - *A. vaviloviana*, ● - *A. macrostachya*.

Рис. 6. Ареалы тетраплоидных дикорастущих видов *A. magna*, *A. murphyi* и *A. insularis*.



■ - *A. magna*, ▲ - *A. murphyi*, ● - *A. insularis*.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ АРЕАЛОВ ВИДОВ

Все дикорастущие виды овса по экологическим условиям произрастания делятся на собственно дикорастущие популяции, предпочитающие ненарушенные фитоценозы, и формы (сегетальные и рудеральные сорняки), засоряющие посевы и местообитания человека. Дикорастущие популяции и рудеральные сорняки заселяют бедные уплотненные субстраты с каменистой или суглинистой почвой, сегетальные сорняки предпочитают богатые аллювиальные почвы. Из диплоидных видов сегетальными сорняками лишь частично являются *A. clauda* и *A. longiglumis*, из тетраплоидов – *A. barbata* и *A. vaviloviana*, и все гексаплоидные виды – *A. fatua*, *A. ludoviciana*, *A. occidentalis* и *A. sterilis*, из которых наиболее злостными сорняками являются *A. fatua* и *A. barbata*.

При анализе данных географического распространения и разнообразия дикорастущих видов овса было установлено, что диплоидные виды с геномом С - эндемики Алжира (район Орана), Кипра (*A. ventricosa*) и Азербайджана (район Апшеронского п-ва) (*A. bruhnsiana*), другие виды *A. pilosa* и *A. clauda* широко распространены в Алжире (районы Batna, Boghari), Иране (районы Bistoon, Kermanshan, Shah-Pasand), Турции (районы Cardak, Seylarinar, озера Ван) и Азербайджане (районы п-ва Апшерон, Шемахинское плато), а также в Греции, Ираке, Сирии и Марокко.

Диплоидные виды с геномом А чаще распространены на Африканском побережье. Из широко распространенных видов *A. longiglumis* встречается чаще всего в Марокко (окрестности Рабата), а также в Испании, Португалии, Алжире, Ливии и Израиле; *A. hirtula* – чаще всего в Греции (о-в Крит), а также в Италии (о-ва Сицилия и Сардиния), Франции (о-в Корсика), Испании, Турции, Марокко, Алжире, Тунисе и в Израиле; *A. wiestii* - чаще всего в Азербайджане (район п-ва Апшерон, Ленкорань), Иране (районы Chalus, Ghazvin), Израиле (районы Oorim, Misaf Haneger), а также в Испании, Ираке, Алжире и Египте. Другие диплоидные виды являются эндемичными для небольшого района конкретной страны - *A. prostrata* (побережье южной Испании и северного Марокко), *A. damascena* (Сирия, район Дамаска и Марокко), *A. canariensis* (Испания, Канарские о-ва, о-в Фуентевентура) и *A. atlantica* (побережье Марокко).

Среди тетраплоидных видов наиболее распространен и разнообразен вид *A. barbata*, который встречается во всех центрах разнообразия рода *Avena* и распространен, как заносной сорняк вместе с культурными сортами овса на всех континентах мира. Представительные коллекции были собраны американским, канадским и австралийским генными банками. В то же время наибольшее разнообразие форм всеми генными банками

было собрано в Испании, Турции, Алжире, Израле, Марокко и Тунисе. Другие виды менее распространены и являются большей частью эндемичными - *A. vaviloviana* (на всей территории Эфиопии, как сорняк культурного вида *A. abyssinica*), *A. agadiriana* (Марокко, район Агадира), *A. magna* (побережье Марокко) и *A. murphyi* (побережье южной Испании и северного Марокко), *A. insularis* (Италия, о-в Сицилия и Тунис, Temime и Bargon); единственный многолетний перекрестноопыляющийся вид *A. macrostachya* встречается только в Алжире в горах Djurdjura [501].

Среди гексаплоидных видов *A. fatua* является злостным сорняком на всех континентах. Представительные коллекции этого вида были собраны в США (более 1000 образцов), Австралии, Японии и на территории бывшего СССР. Но наибольший интерес для генных банков представляют образцы из центров происхождения овса - из Испании, Алжира, Марокко, Ирана, Ирака, Турции и Афганистана. *A. occidentalis* – эндемичный вид Канарских о-вов (Испания) представлен в коллекциях немногочисленными образцами. Самые популярные и широко используемые в селекции овса виды *A. sterilis* и *A. ludoviciana* широко распространены в Испании, Алжире, Эфиопии, Иране, Израиле, Марокко, Тунисе, Турции и Азербайджане, а также встречаются и в других странах бассейнов Средиземного и Черного морей.

Таким образом, наиболее разнообразны дикорастущие виды в странах северо-западной Африки – Марокко и Алжире (в меньшей степени в Тунисе) и частично на территории юго-западной материковой и островной части Испании. В этом регионе встречаются 19 из 22 дикорастущих видов овса, только на территории Марокко произрастает 13 видов, Испании – 12 и Алжира - 11 из них (табл. 1). Многие из этих видов являются эндемиками этого района. Для Алжира и Испании эндемичными являются только несколько видов, наибольшее число эндемичных видов было найдено на территории Марокко. Кроме этого, все эндемичные виды предпочитают расти на ненарушенных местообитаниях и не являются сегетальными сорняками. Все они имеют очень ограниченные или дизъюнктивные ареалы.

При рассмотрении географического распространения форм видов рода *Avena* было установлено, что только у четырех диплоидных и тетраплоидных видов нет форм из западной части Средиземноморья, а именно из Испании, Марокко и Алжира. Этими видами являются диплоидный вид *A. bruhsiana*, очень близкородственный виду *A. ventricosa*, у которого есть формы из Алжира, два тетраплоидных эндемичных вида из Эфиопии - *A. vaviloviana* и *A. abyssinica* и недавно открытый на о. Сицилия (Италия) эндемичный вид – *A. insularis*. Правда, в последнее время, были обнаружены формы этого вида на Африканском континенте в Тунисе.

Если посмотреть на климатическую карту Средиземноморского региона и сравнить ее с картой ареалов видов овса, то видно, что все диплоидные и тетраплоидные виды предпочитают в основном умеренно жаркий, полуаридный и сухой климат и иногда умеренно-влажный, а на востоке умеренно-полуаридный или умеренно-аридный климат, при этом они не растут в жарко-аридном климате (рис. 7). На Африканском континенте благоприятными для овса типами климата отличаются территории Марокко, Алжира и прибрежных районов Туниса на севере и Эфиопии на востоке, на Европейском континенте – это южная часть Европы и, особенно, Испании и островные территории Средиземного моря, на азиатском континенте – это Израиль, Иордания, Сирия, Турция, Азербайджан, северная часть Ирака и Ирана, и именно здесь встречается все разнообразие диплоидных и тетраплоидных видов овса. Таким образом, можно говорить о том, что виды рода *Avena* наиболее разнообразны в трех центрах происхождения культурных растений [20] – в Средиземноморском, Абиссинском и Юго-Западном Азиатском.

Если рассматривать тектоническую ситуацию в этом регионе, можно видеть, что разлом между Евро-Азиатским плато на севере и Африканским плато на юге проходит по дну Средиземного моря, притом что все острова, кроме о-ва Сицилия (Италия), относятся к Евро-Азиатскому плато, и только о-в Сицилия относится к Африканскому плато. Виды, произрастающие на этих островах, можно считать занесенными с Европейского континента, и только формы, встречающиеся на о-ве Сицилия, скорее всего, имеют африканское происхождение и раньше имели сплошной ареал происхождения, и на этом основании их можно считать реликтовыми формами древней африканской флоры. К таким видам можно отнести недавно открытый тетраплоидный вид *A. insularis* [464], который впоследствии был найден в Тунисе. Большинство дикорастущих видов овса произрастают на каменистых, песчаных почвах и на вулканических породах, но, как указано выше, наибольшее предпочтение эти формы отдают глинистым аллювиальным типам почв. Это наиболее типичная особенность всех дикорастущих и сорно-полевых видов. И именно в вышеперечисленных регионах Европы, Азии и Африки можно найти различные комбинации этих типов почв.

Сравнение климатической карты Средиземноморского, Юго-Западного Азиатского и Абиссинского генцентров и ареалов видов овса показало, что все виды овса предпочитают в основном умеренно жаркий, полуаридный и сухой климат, а на востоке умеренно-полуаридный или умеренно-аридный климат и не растут в засушливом жарко-аридном климате. На Африканском континенте комбинацией благоприятных для овса типов климата характеризуются территории Марокко, Алжира и прибрежных районов Туниса на севере и Эфиопии на востоке. На Европейском континенте – это южная часть Европы и,

особенно, Испании и островные территории Средиземного моря. На азиатском континенте – это Израиль, Иордания, Сирия, Турция, Азербайджан, северная часть Ирака, Ирана, Среднеазиатские государства, и именно здесь встречается все разнообразие видов овса. Таким образом, можно говорить о том, что виды рода *Avena* имеют наибольшее разнообразие в трех центрах происхождения культурных растений – в Средиземноморском, Абиссинском и Юго-Западном Азиатском.

Таким образом, географическая приуроченность к определенным местообитаниям видов овса в первую очередь определяется климатическими и почвенными особенностями данного района. Анализ данных по географическому распространению дикорастущих видов овса позволил получить полную картину всего видового разнообразия в мире и планировать дальнейшие сборы, а при сочетании с данными по изучению этих видов позволяет целенаправленно проводить поиск форм с заданными признаками и характеристиками и использовать их в практических целях.

Таблица 1. Географические аспекты распространения видов овса.

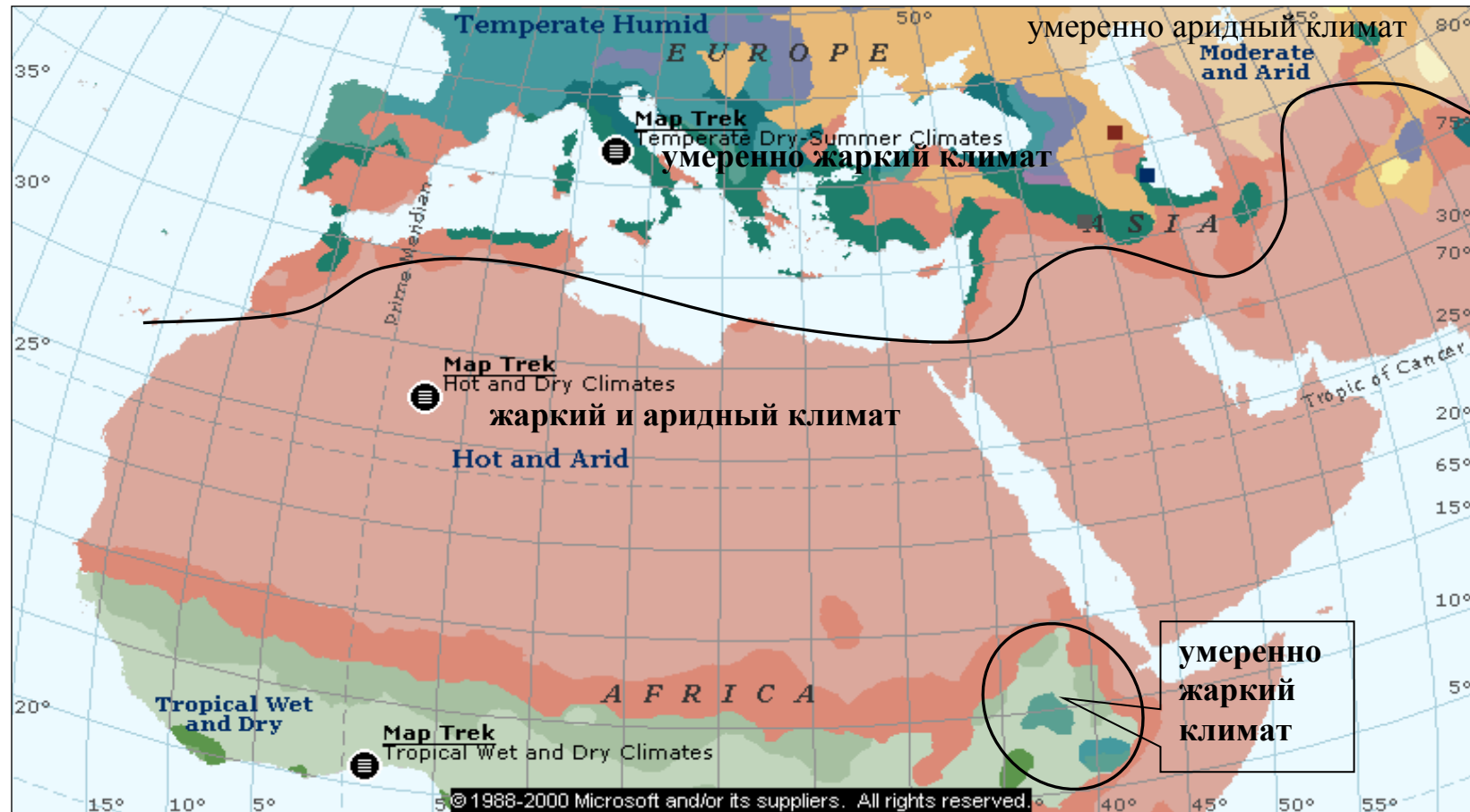
Вид	Геном	Распространение видов овса по странам		
		Испания	Марокко	Алжир
<i>A. ventricosa</i>	Cv			+*
<i>A. bruhnsiana</i>	Cv			
<i>A. clauda</i>	Cp		+	+
<i>A. pilosa</i>	Cp	+		+
<i>A. prostrata</i>	Ap	++	++	
<i>A. damascena</i>	Ad		+*	
<i>A. longiglumis</i>	Al	+	+	+
<i>A. canariensis</i>	Ac	++		
<i>A. 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	+	+	+

+ - наличие популяций данного вида

++ - наличие эндемичного вида

* - наличие еще одной малочисленной популяции в другом месте

Рис. 7. Распределение климатических поясов в районе центра разнообразия видов овса.



— - граница распространения видов рода *Avena L.*

Глава 2

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Изучение внутривидового разнообразия форм, в первую очередь по морфологическим признакам, очень важно как для их систематизации, так и для идентификации генетических растительных ресурсов. Систематизация и морфологическое описание видов рода *Avena* L. было начато еще в XVI веке [740] и продолжалось до конца XX века. Множество видов было описано большим числом исследователей, начиная с первой биномиальной системы, предложенной К. Линнеем [495] (табл. 2). В большинстве случаев характеристика вида давалась на основе морфологических признаков, но с развитием методов исследования она дополнялась данными комплексного изучения сложных взаимоотношений растительных форм и видов.

Одним из первых описаний диплоидных видов овса является характеристика культурного вида *Avena strigosa* Schreb., которая была дана в 1771 г. I. Schreber. Позднее в 1789 г. Arduino описал этот вид как *A. hispanica* Ard. [97]. Другой диплоидный дикорастущий вид *A. pilosa* M.B. впервые был описан в 1819 г. при изучении материала собранного в Закавказье [522]. В 1845 г. при обработке алжирского материала этот же вид был описан под названием *A. eriantha* Durieu., а другой оригинальный вид - под названием *A. clauda* Durieu. [302]. Эти два вида морфологически сходны, и их различия состоят лишь в том, что *A. clauda* осыпается отдельными зерновками, а не целыми колосками, как *A. pilosa*, что определяется наличием каллуса (подковки) только у нижней зерновки, и этот признак контролируется одним или двумя генами [619]. Согласно мнению А. И. Мальцева [97], осыпание целыми колосками, по сравнению с отдельными зерновками, является более совершенным способом рассеивания плодов, так как при помощи двух остей у колоска плоды могут более активно передвигаться по поверхности земли и ввинчиваться в почву, чем при наличии только одной ости у отдельного зерна; но кроме этого, здесь одновременно достигается зарывание в почву не одного, а нескольких зерен сразу, что в наибольшей степени обеспечивает их прорастание. Есть еще два близкородственных вида, из которых первый был описан в 1854 г. М. Е. Cosson под названием *A. ventricosa* Balan., а другой вид - *A. bruhsiana* Grun. - был описан Gruner'ом в 1867 г. [97]. Эти виды при прочем морфологическом и физиологическом сходстве, обладая удлиненным каллусом, могут вбуравливаться в самую твердую каменистую почву даже при сильной засухе в условиях степи, пустынных местах и на пастбищах (см. главу 1). Согласно предложенной им схеме филогении овсов, предком вышеперечисленных видов является родственный им вид *A.*

longiglumis Durieu, который впервые был описан в 1845 г. М. Durieu de Maisonneuve при обработке им алжирского материала [302]. Все перечисленные выше виды, по мнению А. И. Мальцева [97], являются примитивными, что было доказано последующими исследователями [620].

Впервые вид *A. prostrata* Ladiz. был описан в 1971 году во время экспедиции при обследовании юго-западного побережья Испании. Наиболее типичными признаками этого вида являются минимальный размер зерновки и связанные с ней другие признаки и стелющаяся форма куста растения [454]. Вид *A. damascena* Rajh. et Baum впервые был описан во время экспедиции при обследовании территории Сирии [615]. Собранный на о-ве Fuerteventura (Испания, Канарские о-ва) диплоидный вид *A. canariensis* Baum et Fed. был описан в 1973 г. Этот вид, осыпаясь целыми колосками, имеет нижнюю цветковую чешую с двумя зубцами [222], что не является характерным признаком диплоидных видов. Вид имеет лодикулы и эпибласт гексаплоидного культурного типа, совершенно не характерные для диплоидных видов. Вид *A. wiestii* Steud. впервые был описан в 1855 г. Е. G. Steudel по образцам, которые Wiest собрал в Египте [97]. Вид *A. hirtula* Lagas. впервые был описан в 1816 г. М. Lagasca [97]. Вид *A. atlantica* Baum et Fedak был описан в 1985 г. во время экспедиционных сборов на Атлантическом побережье Марокко [216]. По морфологическим признакам этот вид сходен с *A. hirtula*, и разница состоит только в том, что он опадает целыми колосками, а не отдельными зерновками. G. Ladizinsky [461] относит этот вид в группу биологических видов *A. strigosa*.

Тетраплоидный вид *A. barbata* Pott впервые был описан в 1796 г. Е. Pott при разборе материала из Португалии. Позднее этот же тетраплоидный вид был описан К. Roth как *A. hirsuta* Roth [97], хотя *A. hirsuta*, по мнению В. Baum [215], является синонимом вида *A. matritensis* Baum. *A. barbata* другим исследователем разделяется на собственно *A. barbata* subsp. *barbata* и *A. barbata* subsp. *lusitanica* [642]. В. Baum [215] последний подвид вводит в ранг диплоидного вида *A. lusitanica* Baum. В последнее время уровень плоидности последнего вида ставится под сомнение [520]. Вид *A. vaviloviana* Mordv. был найден Н. И. Вавиловым в 1927 [21] в Эфиопии, и впервые был описан А. И. Мальцевым как подвид *A. strigosa* subsp. *vaviloviana* Malz., в дальнейшем он был выделен А. И. Мордвинкиной [112] в самостоятельный вид. А. И. Мордвинкина [112] считала, вслед за А. И. Мальцевым [97], что этот вид является дикой родоначальной формой *A. abyssinica*, с которым они связаны единым ареалом, отличным от других тетраплоидных видов. Вид *A. abyssinica* Hochst. впервые был описан А. Richter в 1853 г. [97]. По мнению Н. И. Вавилова, африканская группа культурных, диких и сорных овсов, исследованию которых положил начало L.

Trabut [741], должна подвергнуться специальному изучению, и пока нет никаких оснований объединять ее с европейскими и азиатскими видами [20]. В настоящее время эта группа видов рассматривается обособленно от других групп видов.

Впервые вид *A. agadiriana* Baum et Fedak. был описан в 1985 г. при обследовании территории Марокко на Атлантическом и Средиземноморском побережье. По своим морфологическим признакам он похож на *A. barbata* [217], но в то же время этот вид, осыпаясь целыми колосками, имеет нижнюю цветковую чешую с двумя зубцами, что резко отличает его от *A. barbata*.

Вид *A. magna* Murphy et Terr. впервые был описан в 1964 г. при обследовании Марокканского побережья Средиземного моря [623]. Хотя считается, что это вид был описан в 1908 г. как *A. maroccana* Gdgr., прямых доказательств этого описания не найдено. С открытием *A. magna* заполнились все ячейки по гомологии признаков у тетраплоидных видов, поскольку был найден вид с каллусом только у первого нижнего цветка. Ранее такой тип сочленения был описан у диплоидных и гексаплоидных видов. Другой вид, *A. murphyi* Ladiz., был открыт на юге Испании и описан G. Ladizinsky [453]. Он отнесен в секцию, которая характеризуется двумя зубцами на верхушке нижней цветковой чешуе, так как он похож на *A. magna* по ряду морфологических признаков. Впервые вид *A. insularis* Ladiz. был открыт и описан в 1996 г. в Италии на о-ве Сицилия. По морфологическим признакам он занимает промежуточное место между *A. murphyi* и *A. sterilis* [464].

Многолетний тетраплоидный вид *A. macrostachya* Balan. был открыт В. Balansa в Алжире в 1853 г. и описан в 1855 г. [284]. Первоначальное название вида было *Helictotrichon macrostachyum*, и в 1971 г. он был переоткрыт и собран в горном районе Джурджура (Djurdjura) Атласских гор на северо-востоке Алжира [219].

По своим морфологическим характеристикам этот многолетник представляется примитивным представителем рода *Avena*. В фазе кущения он имеет раскидистую форму куста, замедленные темпы развития до фазы выхода в трубку, прямостоячий флаговый лист с реснитчатым опушением края, опушение стебля и междоузлий отсутствует. Формы этого вида обладают прямостоячей сжатой небольшой по длине (13-17 см) метелкой с малым числом многоцветковых (6-8 цветков) почти прямостоячих колосков (8-9), колосковые чешуи имеют 7 жилков, нижняя цветочная чешуя на верхушке с двумя остями, цветки с крупными пыльниками желтого цвета с антоцианом. Растения характеризуются хорошей облиственностью и кустистостью с отрастанием стеблей до конца вегетации, продолжительность которой достигает более 110 дней.

Гексаплоидный вид *A. fatua* L. впервые был описан К. Линнеем [495], но, несмотря на обширнейшие исследования, до сих пор не выработано единой гипотезы происхождения этого вида. Трудность установления прародителя этого вида связана с очень широким его полиморфизмом, который, согласно Н. И. Вавилову [20], связан с расширением его ареала. Впервые вид *A. occidentalis* Durieu. был описан в 1845 г. при обработке алжирского материала [302]. Этот вид очень похож на *A. fatua*, но имеет некоторые отличия по устойчивости к болезням и продолжительности вегетационного периода. Вид *A. sterilis* L. впервые был описан К. Линнеем [496]. Как самостоятельный вид *A. ludoviciana* Durieu. был описан в 1855 г. [284]. Культурные гексаплоидные виды *A. sativa* L. впервые были описаны К. Линнеем [495], а вид *A. byzantina* C. Koch был описан в 1848 г. [444].

Выбранные морфологические признаки для характеристики видов и для установления филогенетических связей между ними были связаны с вегетативной частью растений, а именно с положением листовых пластинок в фазу кущения и флаг-листа в фазу выметывания, наличием и формой язычка листовой пластинки, опушением листа, влагалища и узлов стебля растений. Кроме этого, были использованы морфологические признаки, связанные со строением генеративных органов овса. По всем рассмотренным признакам было найдено большое разнообразие на видовом и внутривидовом уровне [86].

Анализ данных по окраске цветковых чешуй показал, что наиболее распространенная окраска цветковых чешуй у дикорастущих видов – это коричневая и далее серая, белая и очень редкая желтая. Для диплоидных видов коричневый цвет окраски чешуй был не характерен, а для тетраплоидных и гексаплоидных видов это наиболее типичный признак. Наличие опушения только у самого каллуса было характерно для диплоидов *A. clauda*, *A. pilosa* и тетраплоида *A. murphyi*, наиболее сильное опушение всей цветковой чешуи характерно для диплоида *A. canariensis* и тетраплоидов *A. magna* и *A. insularis*, для этих же видов типично опушение только светлого цвета.

По длине нижней цветковой чешуи было определено, что все виды разделились на группы: наименьшим значением этого признака обладали диплоидные виды *A. prostrata*, *A. canariensis* и тетраплоидные виды *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. agadiriana*; а наибольшим – диплоиды *A. longiglumis*, *A. pilosa*, *A. damascena* и тетраплоиды *A. magna*, *A. murphyi* и *A. insularis*.

Основным систематическим признаком для классификации всего рода *Avena* является характер верхушки нижней цветковой чешуи. Наиболее отличительной чертой диплоидных и некоторых тетраплоидных видов является наличие на верхушке цветковой чешуи двух тонких остей, характерных для диплоидных *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. damascena*,

A. prostrata, *A. longiglumis*, *A. atlantica*, *A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. strigosa* и тетраплоидных видов *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. abyssinica*. Диплоидные *A. ventricosa*, *A. bruhsiana*, тетраплоидный *A. insularis* и гексаплоидный вид *A. occidentalis* имеют два похожие на зубчики толстых укороченных шиловидных заострения, которые мы считаем переходной формой. Видами, имеющими на верхушке цветковой чешуи два настоящих зубчика, являются диплоидный *A. canariensis*, тетраплоидные *A. agadiriana*, *A. magna*, *A. murphyi* и гексаплоидные виды *A. fatua*, *A. ludoviciana*, *A. sterilis*, *A. sativa* и *A. byzantina*.

Другой систематический признак - прикрепление ости к цветковой чешуе - зависит только от видовой принадлежности. Прикрепление ости в 1/4 части от верхушки цветковой чешуи характерно только для тетраплоидного вида *A. murphyi*, прикрепление на уровне 1/3 части - для диплоидных *A. clauda*, *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. hirtula*, *A. atlantica*, тетраплоидных *A. agadiriana*, *A. insularis* и гексаплоидных видов *A. ludoviciana*, *A. sterilis* и по середине чешуи для диплоидных *A. ventricosa*, *A. pilosa*, *A. longiglumis*, *A. canariensis*, *A. wiestii*, тетраплоидных *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. magna* и гексаплоидных видов *A. fatua*, *A. occidentalis*.

Соотношение длины верхней и нижней колосковых чешуй кроме систематического говорит и об эволюционном положении видов. Очень неравное соотношение длин чешуй характерно для наиболее примитивных видов, а равное - для видов более продвинутых в эволюционном плане. Формы только диплоидных *A. clauda*, *A. pilosa* и тетраплоидного вида *A. macrostachya* имеют колосковые чешуи очень неравные, из которых верхняя чешуя превышала нижнюю почти в два раза. Диплоидные *A. ventricosa*, *A. bruhsiana*, *A. longiglumis*, *A. hirtula*, *A. wiestii*, *A. atlantica*, *A. strigosa*, тетраплоидные *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. abyssinica*, *A. agadiriana*, *A. magna* и гексаплоидный вид *A. occidentalis* имеют немного неравные колосковые чешуи. Почти равные колосковые чешуи имеют диплоидные виды *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. canariensis*, тетраплоидные *A. murphyi*, *A. insularis* и гексаплоидные виды *A. fatua*, *A. sterilis* и *A. ludoviciana* (табл. 3).

Число жилок на колосковой чешуе - важный признак для определения отдельных близкородственных видов. Наименьшее число жилок - до 7 включительно характерно для наиболее примитивного тетраплоидного вида *A. macrostachya*, а наибольшее их число - для более продвинутых в эволюционном плане видов. Было установлено, что виды *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. ventricosa*, *A. damascena* имеют по 7 жилок, *A. wiestii*, *A. hirtula* - по 7-8, *A. vaviloviana*, *A. agadiriana*, *A. murphyi* - по 8, *A. barbata* - 8-9, *A. longiglumis*, *A. prostrata*, *A. canariensis*, *A. atlantica*, *A. insularis*, *A. occidentalis* - по 9 жилок, *A. magna* - 8-10 и *A. fatua*, *A. sterilis* и *A. ludoviciana* - 9-10 жилок.

По длине колосковых чешуй наименьшие показатели были отмечены у диплоидного вида *A. prostrata* (14,5 мм), а наиболее крупные чешуи имели диплоидные *A. longiglumis*, *A. ventricosa* (28,5 - 32,0 мм) и тетраплоидные виды *A. magna*, *A. murphyi* и *A. insularis* (35,0 – 42,5 мм).

Признак число цветков в колоске иногда бывает определяющим при рассмотрении близкородственных видов. Наименьшее число цветков в колоске (2) характерно для видов *A. ventricosa*, *A. wiestii* и *A. agadiriana*, наибольшее (3-5) – для *A. clauda*, *A. murphyi*, *A. magna*, *A. insularis* и *A. sterilis*.

По типу сочленения зерновок в колоске осыпание колосками было характерно для диплоидных *A. pilosa*, *A. ventricosa*, *A. bruhsiana*, *A. canariensis*, *A. atlantica*, тетраплоидных *A. agadiriana*, *A. magna*, *A. murphyi*, *A. insularis* и гексаплоидных видов *A. sterilis* и *A. ludoviciana*. Осыпание отдельными зерновками имели диплоидные *A. clauda*, *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. longiglumis*, *A. wiestii*, *A. hirtula*, тетраплоидные *A. barbata*, *A. vaviloviana* и гексаплоидные виды *A. fatua* и *A. occidentalis*.

Форма сочленения и размер каллуса дикорастущих видов имеют систематическое значение для определения отдельных видов. Установлено, что наиболее примитивные виды, скорее всего, отличаются линейно-удлиненной формой каллуса (диплоидные *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. ventricosa*, *A. Bruhsiana*, *A. longiglumis* и тетраплоидные *A. barbata*, *A. vaviloviana* и *A. macrostahya*), а более продвинутые - укороченным овально-эллиптическим каллусом (диплоидные *A. damascena*, *A. prostrata*, *A. canariensis*, *A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. atlantica*, тетраплоидные *A. agadiriana*, *A. magna*, *A. murphyi*, *A. insularis* и все гексаплоидные виды).

Детальное морфологическое описание и изучение особенностей того или иного вида овса помогает определить точное систематическое место каждого из них в сложной системе всего рода, имеющего разные уровни ploидности и огромное морфологическое разнообразие, связанное с обширным ареалом дикорастущих, сорно-полевых и культурных видов. В то же время это наряду с другими признаками и свойствами помогает уточнить систематическое положение традиционных, давно открытых видов, и определить место в системе рода недавно описанных видов овса.

Таблица 2. История открытия и описания видов рода *Avena* L.

Вид	Плоидность	Год описания	Столетие
<i>A. fatua</i> L.	6	1753	XVIII
<i>A. sativa</i> L.	6	1753	XVIII
<i>A. sterilis</i> L.	6	1762	XVIII
<i>A. strigosa</i> Schreb.	2	1771	XVIII
<i>A. barbata</i> Pott	4	1796	XVIII
<i>A. hirtula</i> Lagas.	2	1816	XIX
<i>A. pilosa</i> M.B.	2	1819	XIX
<i>A. clauda</i> Durieu	2	1845	XIX
<i>A. longiglumis</i> Durieu	2	1845	XIX
<i>A. occidentalis</i> Durieu	6	1845	XIX
<i>A. byzantina</i> C. Koch	6	1848	XIX
<i>A. abyssinica</i> Hoch.	4	1853	XIX
<i>A. macrostachya</i> Balan.	4	1853	XIX
<i>A. ventricosa</i> Balan.	2	1854	XIX
<i>A. wiestii</i> Steud.	2	1855	XIX
<i>A. ludoviciana</i> Durieu.	6	1855	XIX
<i>A. bruhnsiana</i> Grun.	2	1867	XIX
<i>A. vaviloviana</i> Mordv.	4	1927	XX
<i>A. magna</i> Murph. et Terr.	4	1964	XX
<i>A. prostrata</i> Ladiz.	2	1971	XX
<i>A. murphyi</i> Ladiz.	4	1971	XX
<i>A. damascena</i> Rajh. et Baum	2	1972	XX
<i>A. canariensis</i> Baum et Fed.	2	1973	XX
<i>A. atlantica</i> Baum	2	1985	XX
<i>A. agadiriana</i> Baum et Fed.	4	1985	XX
<i>A. insularis</i> Ladiz.	4	1996	XX

Таблица 3. Характеристика видов овса по длине цветковой и колосковой чешуй. (Пушкин, 1997-1998 гг.)

Вид	Длина цветковых чешуй, мм	Длина колосковых чешуй, мм
<i>A. ventricosa</i>	15,4	28,5
<i>A. clauda</i>	14,3	23,0
<i>A. pilosa</i>	18,1	23,0
<i>A. prostrate</i>	12,8	14,5
<i>A. damascene</i>	16,1	19,5
<i>A. longiglumis</i>	19,8	32,0
<i>A. canariensis</i>	13,3	19,0
<i>A. wiestii</i>	13,8	21,5
<i>A. hirtula</i>	14,6	19,0
<i>A. atlantica</i>	14,4	21,0
<i>A. barbata</i>	16,0	29,0
<i>A. vaviloviana</i>	14,3	21,0
<i>A. agadiriana</i>	14,9	16,5
<i>A. magna</i>	24,5	42,5
<i>A. murphyi</i>	22,9	42,5
<i>A. insularis</i>	27,8	35,0
<i>A. fatua</i>	15,1	24,0
<i>A. occidentalis</i>	13,9	18,0
<i>A. ludoviciana</i>	18,3	27,5
<i>A. sterilis</i>	25,3	29,0
НСР ₀₅	0,6	3,8

Продолжение таблицы 4.

Название признака и его выраженность	<i>A. ventricosa</i>	<i>A. bruhsiana</i>	<i>A. clauda</i>	<i>A. pilosa</i>	<i>A. prostrata</i>	<i>A. damascena</i>	<i>A. longiglumis</i>	<i>A. canariensis</i>	<i>A. wiestii</i>	<i>A. hirtula</i>	<i>A. atlantica</i>	<i>A. barbata</i>	<i>A. vaviloviana</i>	<i>A. agadiriana</i>	<i>A. magna</i>	<i>A. murphyi</i>	<i>A. insularis</i>	<i>A. macrostachya</i>	<i>A. fatua</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. ludoviciana</i>	<i>A. sterilis</i>
Опушение узлов стебля																						
- опушенные				+			+								+				+	+	+	+
- голые	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Цвет цветковых чешуй																						
- белый		+	+	+			+			+		+			+				+	+	+	+
- серый (черный)		+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+	+			+		+	+
- желтый	+	+		+			+		+							+	+		+		+	+
- коричневый		+		+	+	+		+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+
Опушение цветковых чешуй																						
- отсутствует	+		+	+									+			+			+	+	+	+
- слабое		+	+	+					+	+		+	+					+	+		+	+
- среднее		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+
- сильное						+	+	+	+	+		+	+		+	+	+		+	+	+	+
Цвет опушения																						
- белый	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
- желтый									+			+							+		+	+

- черный										+		+	+	+		+			+		+	+
----------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	---	--	---	---	---	--	---	--	--	---	--	---	---

Продолжение таблицы 4.

Название признака и его выраженность	<i>A. ventricosa</i>	<i>A. bruhsiana</i>	<i>A. clauda</i>	<i>A. pilosa</i>	<i>A. prostrata</i>	<i>A. damascena</i>	<i>A. longiglumis</i>	<i>A. canariensis</i>	<i>A. wiestii</i>	<i>A. hirtula</i>	<i>A. atlantica</i>	<i>A. barbata</i>	<i>A. vaviloviana</i>	<i>A. agadiriana</i>	<i>A. magna</i>	<i>A. murphyi</i>	<i>A. insularis</i>	<i>A. macrostachya</i>	<i>A. fatua</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. ludoviciana</i>	<i>A. sterilis</i>
Длина цветковой чешуи																						
- малая	+		+		+			+	+	+	+	+	+						+	+	+	
- средняя		+	+	+		+	+		+	+		+	+				+	+	+		+	+
- большая							+							+	+	+						+
Верхушка цветковой чешуи																						
- с двумя остями			+	+	+	+	*		*	*	+	*	*					+				
- с двумя зубовидн. заострен.	+	+						+						+	+	+	+		+	+	+	+
Место прикрепление ости																						
- 1/4																+						
- 1/3			+		+	+				+	+			+			+	*			+	+
- 1/2	+	+		+			+	+	+			+	+		+				+	+		
Соотношение длины чешуй																						
- очень неравные			+	+														+				
- немного неравные	+	+					+		+	+	+	+	+	+	+							
- почти равные					+	+		+								+	+		+	+	+	+
Число жилок																						

-7	+	+	+	+		+			+	+							+					
- 8									+	+		+	+	+	+	+						
- 9-10					+		+	+			+	+			+		+		+	+	+	+

Продолжение таблицы 4.

Название признака и его выраженность	<i>A. ventricosa</i>	<i>A. bruhsiana</i>	<i>A. clauda</i>	<i>A. pilosa</i>	<i>A. prostrata</i>	<i>A. damascena</i>	<i>A. longiglumis</i>	<i>A. canariensis</i>	<i>A. wiestii</i>	<i>A. hirtula</i>	<i>A. atlantica</i>	<i>A. barbata</i>	<i>A. vaviloviana</i>	<i>A. agadiriana</i>	<i>A. magna</i>	<i>A. murphyi</i>	<i>A. insularis</i>	<i>A. macrostachya</i>	<i>A. fatua</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. ludoviciana</i>	<i>A. sterilis</i>
Длина колосковой чешуи																						
- малая			+	+	+	+		+	+	+	+		+	+				+	+	+		
- средняя	+						+					+							+		+	+
- большая		+													+	+	+					
Число цветков в колоске																						
- 2	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+		+	
- 3			+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
- больше			+									+			+	+	+	+		+		+
Тип сочленения зерновок																						
- осыпание колосками	+	+		+				+			+			+	+	+	+				+	+
- осыпание зерновками			+		+	+	+		+	+		+	+					+	+	+		
Форма сочленения зерновок																						
- линейно-удлиненная	+	+	+	+			+					+	+					+				
- овально-эллиптическая					+	+		+	+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+

Глава 3

КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ГЕНОМНАЯ СТРУКТУРА

Изучение системы видов растений разнообразными методами, использующими различия по числу и индивидуальной структуре хромосом, позволяет точно установить градации соподчинения внутри сложной таксономической системы, уточнить границы между ее отдельными комплексами [23]. Проведение кариологических исследований культурных растений и их диких сородичей часто подтверждает их систематическое положение на внутри- и межвидовом уровнях, что позволяет перейти к геномной характеристике данного материала. Такие работы имеют большое значение для установления уровня плоидности и точной видовой идентификации, что позволяет избежать ошибок в изучении материала и при длительном хранении образцов коллекции.

Кариологическое изучение видов рода *Avena* L. имеет давнюю историю [2, 128, 437, 620]. Наибольшее разнообразие по кариотипам было найдено у диплоидных видов овса (табл. 5), все они делятся на три группы: с наличием всех резко неравноплечих хромосом (*A. ventricosa*, *A. bruhnsiana*, *A. clauda* и *A. pilosa*), с одной парой таких хромосом (*A. prostrata*, *A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. atlantica* и *A. strigosa*) и с наличием неравноплечих и равноплечих хромосом (*A. damascena*, *A. longiglumis* и *A. canariensis*).

Виды *A. ventricosa* и *A. bruhnsiana* были определены как диплоидные с числом хромосом в соматических клетках, равным 14 [184]. Кариотип вида *A. ventricosa* включает одну пару резко неравноплечих хромосом с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы, и шесть пар резко ассиметричных хромосом, из которых одна - явно короче остальных хромосом [619]. Многочисленные исследования показали, что кариотип этого вида из Средиземноморья имеет Av тип ядерного наследственного материала при некоторых чертах сходства с видом *A. pilosa* [610, 611]. Позднее была показана модификация генома *A. ventricosa* относительно геномного комплекса *clauda-pilosa* [721], что было подтверждено при обозначении генома *A. ventricosa* - Cv, вместо ранее определенного генома Av [612, 614]. При исследовании кариотипа популяций вида *A. bruhnsiana*, собранных на Апшеронском п-ове (Азербайджан), было установлено, что он включает единственную пару резко ассиметричных хромосом с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы, одну пару длинных неравноплечих хромосом и пять пар резко неравноплечих хромосом, из которых одна - явно короче остальных [614]. Изучение популяции *A. bruhnsiana* (к-213) из коллекции ВИР показало, что все формы этого

вида, с изученными ранее [1] и собранными в Азербайджане, имеют 5 пар резко неравноплечих хромосом. Эти данные на кариологическом уровне доказывают наличие в этом регионе только вида *A. bruhnsiana*, что подтверждается морфологическим описанием видов, и отрицают присутствие *A. ventricosa*, у которого в кариотипе 6 пар таких хромосом. В результате формула кариотипа *A. bruhnsiana* стала иметь следующий вид: $K=2n=14=2(5Ma+1Ms^{12}+1Ma^{12})$ [87]. По схожести неравноплечих кариотипов эти виды были идентифицированы как очень примитивные в секции настоящих овсов [620].

Изучение уровня пloidности другой пары близкородственных диплоидных видов *A. clauda* и *A. pilosa* установило, что они имеют один и тот же кариотип [129, 184]. Этот кариотип включает две пары спутничных хромосом: одну - неравноплечую с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 1:1), одну – резко неравноплечую с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы, и пять пар резко ассиметричных хромосом: три неравноплечих и две - коротких очень неравноплечих [616]. Изучение кариотипов этих видов показало, что основной их особенностью можно считать наличие в кариотипе двух пар средних резко ассиметричных хромосом [1]. Кариологические исследования *A. pilosa* и *A. clauda* позволили обозначить этот геном символами *Sp*, вместо ранее определенного *Ap* [612], и идентифицировать их как примитивные виды секции настоящих овсов [620]. Кариотип *A. pilosa* может быть представлен формулой - $K=2n=14=2(3Ms+2Ma+1Ms^{11}+1Ms^{12})$ [87]. По исследованиям белков методом электрофореза было установлено, что геном этих видов, вероятно, является модифицированным геномом *Cv* [566].

Отличия между этими геномами подтверждает общее правило, выведенное для кариотипов диплоидных видов [723], заключающееся в том, что различия хромосомной морфологии у диплоидов в основном заключены в положении центромера и вторичных перетяжек. Кариотипы видов с геномом *C* различаются типом спутничных хромосом и соотношением неравно- и резко неравноплечих хромосом, то есть степенью ассиметрии всего набора хромосом [1]. В то же время, по мнению G. L. Stebbins [697], все вышеперечисленные виды с ассиметричным кариотипом не являются примитивными в полном смысле этого слова, а только лишь архаичными, то есть более медленно проходящими эволюционный процесс по так называемому брадителическому типу.

У вида *A. longiglumis* число хромосом в соматических клетках определили равным 14 [96], позднее это подтвердили другие исследователи [391]. Кариотип вида состоит из двух пар хромосом со спутниками: одна - неравноплечая с большим спутником, прикреп-

ленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 1:1), одна – резко ассиметричная с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы; четырех пар равноплечих хромосом: одна пара длинных хромосом, три - уменьшающихся по длине; и одной пары длинных неравноплечих хромосом [610]. При изучении разных популяций этого вида было обнаружено, что раноцветущие низкорослые формы имели две пары спутников, а поздноцветущие высокорослые только по одной [557]. По мнению одних исследователей, геном вида подобен геному *A. strigosa* [698], другие считали его отличным [356]. Геном был определен как A1 [617], и, в дальнейшем, отличие генома этого вида от других вариантов генома A было подтверждено различными методами [566, 610, 727].

У вида *A. prostrata* плоидность и структура кариотипа была определена в 1971 году [454]. Кариотип вида включает две пары спутничных хромосом: одну - неравноплечую с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1); одну – резко ассиметричную с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы; три пары равноплечих хромосом нисходящих по длине; одну пару длинных неравноплечих хромосом; и единственную пару резко неравноплечих хромосом с более длинным по размеру коротким плечом, чем в геноме As. Определен он был как геном Ap [615].

У вида *A. damascena* в соматических клетках число хромосом равняется 14 [615]. Кариотип вида включает две пары спутничных хромосом: одну - неравноплечую с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1, сходное с геномом As), одну – резко ассиметричную с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы; четыре пары равноплечих хромосом: две - длинных одинаковой длины, одну - короткой длины и одну - промежуточной длины; и одну пару неравноплечих хромосом. Этот кариотип, определенный как Ad, очень похож на кариотип генома A1 и отличается от него лишь соотношением (1:1) размера большого спутника с размером короткого плеча хромосомы, к которому он прикреплен [620].

У вида *A. canariensis* плоидность была определена в 1973 г. [222]. Кариотип вида характеризуется двумя парами неравноплечих хромосом со спутниками: неравноплечей с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1), второй парой с резко ассиметричными хромосомами с маленьким спутником (размер спутника чуть больше, чем у других видов и у генома As), прикрепленным к короткому плечу хромосомы, и четырьмя парами рав-

ноплечих хромосом: две - длинных, две - короче; и единственной парой длинных неравноплечих хромосом. Этот кариотип, определенный как As, похож на кариотипы Al, Ad, с той лишь разницей, что он имеет один спутник чуть большего размера. Кариотип *A. canariensis* может быть представлен формулой – $K = 2n = 14 = 2(1Mm^1 + 1Mm^2 + 2Mm + 2Msm + 1Mst)$ [87]. Предполагалось, что этот вид является донором генома A у гексаплоидных видов [222] и у тетраплоидных с геномом AC [473]. Разные популяции этого вида имели различное число хромосом со спутниками. У раноцветущих популяций с о-ва Lanzarote (Испания) была найдена только одна хромосома со спутником, у поздноцветущих популяций таких хромосом было две [558].

У культурного вида *A. strigosa* число хромосом в соматических клетках равняется $2n=14$ [437]. Кариотип вида, характерный для всей группы песчаного овса, в которую входят *A. hirtula* и *A. wiestii*, включает две пары спутничных хромосом: одну - неравноплечую с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1), одну – резко неравноплечую с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (1:2), две - равноплечих, две - неравноплечих (3:2) и одну - резко ассиметричных хромосом (1:4). Геном этой группы видов был определен как As [610]. К этой же группе относится дикорастущий вид *A. wiestii*, у которого обнаружили 14 хромосом [184], хотя первоначально этот вид был отнесен к тетраплоидной группе [407, 408]. Изучение кариотипа *A. wiestii* и сопоставление его с геномом A гексаплоидных видов первоначально подтвердило их подобие [391, 734], а его частичная структурная модификация была доказана рядом авторов [650]. Вид *A. hirtula* с 14 хромосомами [181, 184, 407] имел такой же кариотип и геном As [610]. Недавно открытый вид *A. atlantica*, у которого число хромосом в соматических клетках равнялось $2n=14$, имел подобный кариотип и геном As [216], хотя его растения морфологически сильно отличаются от этой группы видов.

Однако подобие генома As геному A гексаплоидных видов не было подтверждено [452]. При изучении цитогенетики популяций диких видов Средиземноморья был сделан вывод, что *A. pilosa* (Cp) и группа *A. strigosa* (As) являются базисными вариантами геномов C и A соответственно, а другие виды *A. ventricosa* (Cv) и *A. longiglumis* (Al) имеют структурно измененные производные кариотипы [611]. Было установлено, что у всех диплоидных видов с вариантами генома A кариотипическая изменчивость определяется различием длин хромосом одного и того же типа и вариабельностью типа самой короткой хромосомы [1].

Тетраплоидные виды по своим кариотипам делятся на две группы и имеют два резко различающихся генома (табл. 5). Исследование тетраплоидных видов в первую очередь связано с изучением числа хромосом у дикорастущего вида *A. barbata* [181, 184, 437]. Установлено, что кариотип вида включает: две пары спутничных хромосом, одну - неравноплечую с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1), одну - резко неравноплечую с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы, но иногда можно наблюдать третью неравноплечую пару хромосом с маленьким спутником [458], четыре - равноплечих, шесть - неравноплечих, но если появляется третья пара со спутником, то неравноплечих пар может быть только пять. В то же время всегда присутствуют две пары очень коротких хромосом и две - очень ассиметричных [617, 651]. Как предполагается, все изменения в положении хромосом связаны с геномом В. В кариотипе вида было установлено, что только первая и восьмая хромосомы отличаются от хромосом видов *A. hirtula* и *A. strigosa* [181]. В результате по нашим данным формула кариотипа *A. barbata* имела следующий вид: $K=2n=28=2(1Ms^{11}+1Ma^{12}+4Mm+6Ms+2Ma)$ [87].

Хромосомы тетраплоидных видов по морфологическому строению в целом несколько отличаются от диплоидных видов группы *strigosa*, и для обозначения их кариотипа использовали формулу $AsAb$ [391]. Геном А у тетраплоидного вида был подобен As геному диплоидных видов [470]. С другой стороны, геном этой группы видов был определен как АВ [458]. Сходство основных черт кариотипа с другими тетраплоидными видами подтвердили многие исследователи [617, 734]. К этой группе относятся два эндемичных вида Эфиопии - дикорастущий вид *A. vaviloviana* [184] и культурный вид - *A. abyssinica* [184, 189]. Все эти виды имеют один и тот же кариотип и геном АВ. Недавно открытый вид *A. agadiriana* был определен как тетраплоид [217]. Кариотип этого вида имеет две пары хромосом с очень маленькими спутниками и резко ассиметричным центромером; две пары равноплечих хромосом, которые являются самыми длинными; семь пар неравноплечих хромосом одинаковой длины и три пары резко неравноплечих хромосом, две из которых длинные и одна - короткая. Такой кариотип не похож ни на один кариотип других тетраплоидов [217], но предположительно его геном обозначают как АВ [477], хотя этот вид имеет совершенно отличное строение лодикул и верхней части цветковой чешуи. При изучении разных популяций этого вида было установлено, что раноцветущие формы имели три пары спутников, а поздноцветущие - только две [556, 557].

A. magna [564] и *A. murphyi* [453, 456] представляют собой вторую группу тетраплоидных видов. Кариотип вида *A. magna* состоит из трех пар спутничных хромосом: одной -

неравноплечей с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1), одной – резко неравноплечей с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы, и одной - равноплечей с большим спутником, прикрепленным к более длинному плечу; четырех пар равноплечих убывающего размера хромосом, но отличающихся от генома *As* и очень похожих на подобные хромосомы у гексаплоидов; двух пар неравноплечих, приблизительно одинаковой длины хромосом, но одна из них имеет более неравноплечий центромер; и пятью парами резко ассиметричных хромосом, три из которых длинные и две короткие [613, 621]. Было установлено, что кариотип вида отличается от других тетраплоидных видов и не имеет в своем составе генома *B* [564]. Это было также подтверждено при изучении ядерного веса и объема хромосом соматических клеток [241]. Позднее этот геном был обозначен как *As*, вместо ранее определенного генома *AD* [566]. Цитогенетическое изучение гибридов видов *A. magna* и *A. barbata* показало, что эти виды не родственны между собой [722].

В результате дальнейшего изучения было установлено, что кариотип вида *A. murphyi* имеет несколько иную структуру, хотя было определено, что этот вид имеет геном *As* [620]. Кариотип этого вида включает: две пары спутничных хромосом: одну - неравноплечую с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1), одну – резко неравноплечую с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы; четыре пары равноплечих хромосом, две пары с очень длинными хромосомами одинакового размера, одну пару короче и одну пару очень коротких хромосом вдвое короче длинных; шесть пар неравноплечих хромосом, две пары больших и равных по размеру хромосом, но одна из которых более равноплечая, чем другая, две пары меньших, но одинаковых по размеру хромосом, две пары маленьких по размеру; и две пары резко ассиметричных, похожих друг на друга по длине хромосом. Кариотип *A. murphyi* может быть представлен следующей формулой - $K=2n=28=2(1Mm^{t1}+3Mm^{t2}+2Msm+3Mm+3Mst+2Msm)$ [87]. При изучении различий в структуре кариотипа было определено, что этот вид имеет также геном *As* [620].

Другой тетраплоидный вид *A. insularis*, описанный несколько лет назад, морфологически очень схожий с предыдущей группой, имеет кариотип, состоящий из двух пар хромосом со спутниками, четырех пар равноплечих хромосом, семи пар неравноплечих хромосом и одной пары резко ассиметричных хромосом [464]. Наличие генома *A* у этого вида не было выявлено [465]. Предположительно этот вид несет геном *As*.

A. macrostachya - самый примитивный перекрестноопыляющийся вид - был определен как $2n=28$ [219]. Все хромосомы его кариотипа сгруппированы в 7 групп по общей симметричности, отсутствию акроцентрических хромосом, а также по их морфологии. По типу изученных хромосом было предположено, что этот вид является автотетраплоидом. В кариотипе были выделены: одна группа неравноплечих хромосом с двумя точечными спутниками, прикрепленными к короткому плечу хромосом; пять групп равноплечих хромосом различной длины: в первой группе были самые длинные хромосомы, во второй - немного короче, а в оставшихся трех различия по длине хромосом были небольшими; хромосомы седьмой группы были большей частью гетеробрахильными и самыми короткими по длине. Цитологически автотетраплоидная природа данного вида была полностью подтверждена поведением всех хромосом в мейозе. В среднем 56,6% хромосом формировали квадриленты, наличие которых характерно для большинства автотетраплоидов семейства *Poaceae* [219]. Было установлено, что геном этого вида можно определить как *СС* [604]. С другой стороны предполагается, что этот вид может иметь, неописанный ранее геном *ЕЕ* (Е. Jellen, персональное сообщение). В целом в кариотипе этого вида преобладают равноплечие хромосомы, что говорит о его симметричности. Такой тип кариотипа, по мнению Г. А. Левитского [65], который описал его в 1931 году, говорит о примитивности данного вида.

По данным кариологических исследований вид *A. macrostachya* является тетраплоидом ($2n=28$) и имеет симметричный кариотип с преобладанием равноплечих хромосом, слабо различающихся по размерам и представляющих по длине постепенно убывающий ряд. Наличие в кариотипе этого вида большого числа одинаковых по размерам и структуре хромосом говорит об его автотетраплоидной природе. В результате формула кариотипа *A. macrostachya* имеет следующий вид: $K=2n=28=2(1Mms+10Mm+3Msm)$ [87].

Наличие симметричного кариотипа нехарактерно для диплоидных видов с геномом *С*, как это было установлено ранее [604]. По нашим данным этот признак сближает *A. macrostachya* скорее с видами овса с геномом *А* [81]. С другой стороны, наличие крупных блоков *С*-гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом этого вида (геном *СmСm*) указывает на родство этого вида с *С* геномными видами [144]. В то же время наличие симметричного кариотипа говорит о его примитивности, что подтверждается наличием перекрестного опыления, многолетним типом развития и комплексом морфологических и цитологических признаков.

Кроме этого, вид *A. macrostachya*, имея многолетний тип развития, произрастал в течение продолжительного времени в полевых условиях (летом) и в условиях теплицы

(осенне-зимний период) и при этом не завязывал семян. Для выяснения цитологических причин его крайне низкой фертильности были проведены исследования микроспорогенеза в материнских клетках пыльцы (МКП), которые показали, значительное число нарушений в развитии пыльцевых зерен. На стадии анафазы I отмечены пикнотические ядра и клетки с микроядрами, а также явление цитомиксиса, который в ряде случаев приводил к появлению клеток без ядра. На стадии молодых одноядерных пыльцевых зерен и на более поздних стадиях их развития наблюдаются пыльцевые зерна более крупного размера по сравнению с основной массой пыльцевых зерен. Была также проанализирована фертильность пыльцевых зерен на стадии образования спермиев с использованием окрашивания ацетокармином и ЖК. Фертильность пыльцевых зерен, определенная ацетокармином (оценка сформированности пыльцевых зерен), колебалась у разных пыльников всего от 10,80% до 14,28%, а после окрашивания ЖК (оценка заполненности крахмалом пыльцевых зерен) фертильность достигала уже 48,20%. Цифры, полученные последним методом, который, по мнению многих исследователей, считается более достоверным, говорят о достаточной фертильности пыльцевых зерен для последующих скрещиваний. Число крупных пыльцевых зерен колебалось в разных пыльниках от 2,7% до 7,8%, что может говорить об образовании нередуцированных мужских гамет у растения. С практической точки зрения эти данные могут быть рекомендованы для селекционной работы. Для повышения успеха скрещивания *A. macrostachya* с другими видами рекомендуется использовать формы дикорастущих и культурных видов овса только более высокой ploидности.

Гексаплоидные виды имеют один кариотип и характеризуются наличием одинакового генома (табл. 5). Начало изучения этих видов овса было положено с определения числа хромосом у видов *A. fatua*, *A. sterilis* [184, 437] и *A. ludoviciana* [407]. Идиограммы гексаплоидных видов *A. sativa* и *A. fatua* показали, что лишь 18 пар хромосом морфологически сходны, а три пары из них резко различаются по внешнему виду [181]. В дальнейшем определили, что морфология хромосом типична для всех гексаплоидных видов. Было установлено, что все виды *A. fatua*, *A. sterilis*, *A. byzantina* и *A. sativa* имели один геном - ACD [612, 617]. Стандартный кариотип гексаплоидных видов включает геном А, состоящий из двух пар спутничных хромосом: одной - неравноплечей с большим спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы (отношение размеров короткого плеча к размерам спутников было 2:1), одной – резко неравноплечей с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы; двух - равноплечих с длинными и короткими хромосомами; двух - неравноплечих с длинными и короткими хромосомами и одной – резко ассиметричной хромосомы; и геномы С и D, объединяющие одну пару резко

неравноплечих спутничных хромосом с маленьким спутником, прикрепленным к короткому плечу хромосомы; две пары - равноплечих хромосом меньшего размера, чем две предыдущие аналогичные пары; пять пар неравноплечих, две из которых длинные, две - короче и последняя - самая короткая; и шесть пар резко ассиметричных, одна из которых самая длинная равная предыдущей аналогичной паре, четыре - короче и последняя самая короткая во всем роде [611, 617]. Первоначально геном был определен как ABC [573], в дальнейшем он был обозначен как ACD [611, 617]. Методом электронной микроскопии было подтверждено наличие генома А в генотипе вида *A. sterilis* [698]. В дальнейшем сделано предположение, что это геном Ас диплоидного вида *A. canariensis* [729], а источником генома С является геном Сv диплоидного вида *A. bruhsiana* [612]. Напротив, изучение генома АВ тетраплоидного вида *A. barbata* показало, что он не является источником генома гексаплоидных видов [730].

Современное состояние кариологических исследований позволяет провести идентификацию хромосом кариотипа, что дает возможность судить о межвидовых, внутривидовых и геномных различиях на хромосомном уровне. Таким образом, кариотипические особенности, характеризующие отдельные виды, помогают лучше понять положение каждого вида в системе рода *Avena* и лучше разобраться в вопросах таксономического характера.

Таблица 5. Структура кариотипов видов рода *Avena* L.

Вид	Геном	Типы хромосом						Источник
		Ms ^{t1}	Ms ^{t2}	Ma ^{t2}	Mm	Ms	Ma	
<i>A. bruhsiana</i>	Cv	-	-	1	-	1	5	[184]
<i>A. ventricosa</i>	Cv	-	-	1	-	-	6	[184]
<i>A. clauda</i>	Cp	1	-	1	-	-	5	[128]
<i>A. pilosa</i>	Cp	1	-	1	-	-	5	[128]
<i>A. prostrata</i>	Ap	1	-	1	3	1	1	[454]
<i>A. damascena</i>	Ad	1	-	1	4	1	-	[615]
<i>A. longiglumis</i>	Al	1	-	1	4	1	-	[96]
<i>A. canariensis</i>	Ac	1	-	1	4	1	-	[222]
<i>A. strigosa</i>	As	1	-	1	2	2	1	[437]
<i>A. hirtula</i>	As	1	-	1	2	2	1	[407]
<i>A. wiestii</i>	As	1	-	1	2	2	1	[181]
<i>A. atlantica</i>	As	1	-	1	2	2	1	[216]
<i>A. barbata</i>	AB	1	-	1	4	6	2	[437]
<i>A. vaviloviana</i>	AB	1	-	1	4	6	2	[184]
<i>A. abyssinica</i>	AB	1	-	1	4	6	2	[189]
<i>A. agadiriana</i>	AB?	-	-	2	2	7	3	[217]
<i>A. magna</i>	AC	1	1	1	4	2	5	[564]
<i>A. murphyi</i>	AC	1	-	1	4	6	2	[453]
<i>A. insularis</i>	AC?	1	-	1	4	7	1	[464]
<i>A. macrostachya</i>	CC?	-	2	-	10	-	2	[219]
<i>A. fatua</i>	ACD	1	-	2	4	7	7	[437]
<i>A. sativa</i>	ACD	1	-	2	4	7	7	[437]
<i>A. byzantina</i>	ACD	1	-	2	4	7	7	[437]
<i>A. sterilis</i>	ACD	1	-	2	4	7	7	[184]
<i>A. ludoviciana</i>	ACD	1	-	2	4	7	7	[407]
<i>A. occidentalis</i>	ACD	1	-	2	4	7	7	[211]

где Mm – равноплечие хромосомы, Ms – средние неравноплечие хромосомы, Ma – средние резко неравноплечие хромосомы, Ms^{t1}, Ms^{t2}, Ma^{t2} – спутничные хромосомы с разным типом спутников (^{t1} – большие спутники, ^{t2} – малые спутники).

Глава 4

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МАРКЕРЫ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ РАСТЕНИЙ

Использование молекулярных маркеров – белков и ДНК открыло новые возможности для решения ряда теоретических вопросов филогении растений. В то же время они широко используются и для решения практических задач селекции. Генетические маркеры играют исключительно важную роль в оценке наследственной природы организма. Совершенно новые возможности генетического маркирования появились с привлечением молекулярных признаков, которые положены в основу принципов и методов маркирования генетических систем растений. Поскольку генетические системы разных уровней сложности локализованы в конкретных хромосомах, составляющих геномы, то белок или ДНК одновременно могут быть маркером соответствующей системы, и тем самым отражать структуру генома и специфику генотипа растения в целом [55].

КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ ПО ПОЛИМОРФИЗМУ ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ

Изучение морфологии не дает полного представления об эволюционном и систематическом положении некоторых видов и форм овса. Использование белковых маркеров позволяет существенно ускорить работы по уточнению геномного состава диплоидных и аллополиплоидных видов, установить филогенетические связи между видами и выяснить некоторые аспекты внутривидового разнообразия.

Использование белковых маркеров позволяет успешно решать такие вопросы, как идентификация и регистрация генетических ресурсов в связи с различными проблемами классификации 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. Эти показатели были успешно использованы для идентификации сортов овса, дикорастущих овсюгов, гибридов между ними и фатуойдов [25, 30, 54, 159, 281, 355, 439, 594].

При анализе 32 оригинальных образцов семян староместных сортов овса из мировой коллекции ВИР и 115 их репродукций разных лет было определено, что часть оригиналов и их репродукций были мономорфны или полиморфны по электрофоретическим спектрам

авенина. Выявлена только одна группа оригинальных образцов, которые имели идентичный основной доминирующий тип спектра авенина. Среди репродукций последних лет обнаружено 12 групп с идентичными или очень близкими спектрами авенина, что указывает на их вероятную дублетную природу или генетическую близость. Выявлено, что в процессе репродукции образцов овса соотношение биотипов, их отсутствие или наличие может меняться. Установлено, что электрофоретические спектры авенина могут служить инструментом для выявления дублетных форм, а также для анализа генетической стабильности образцов коллекции овса в ходе их репродукции. На основании результатов анализа главных компонент и кластерного анализа был сделан вывод о том, что авениновые спектры могут быть использованы в качестве дополнительного признака в изучении дифференциации генофонда овса [41].

При исследовании характера наследования и генетического контроля компонентов электрофоретических спектров авенина в результате гибридологического анализа было установлено, что выделенные компоненты наследуются группами и контролируются тремя независимыми локусами. Предположительно авенинкодирующие локусы находятся в трех гомеологичных хромосомах генома культурного гексаплоида. На основе этого были определены генетические формулы сортов овса по авенинам и выявлены причины гетерогенности сортов по этим белкам [139-141].

При изучении белковых маркеров у гексаплоидного культурного вида *A. sativa*, диплоидных культурного *A. strigosa* и дикорастущего *A. ventricosa* было определено, что из 10 компонентов, выявленных в электрофоретических спектрах *A. sativa*, 7 были найдены у *A. strigosa* и 6 – у *A. ventricosa*. При этом два компонента, найденных у последнего вида, не были обнаружены у *A. strigosa*, а один, обнаруженный у *A. sativa*, не был обнаружен ни у одного из диплоидных видов. Предположительно этот компонент может характеризовать геном D у гексаплоидных видов [728]. На основе электрофоретических спектров было установлено, что у диплоидных видов геном Ср, вероятно, является модифицированным геномом Cv, виды с геномом С и геномом А существенно различаются по спектрам авенина, тетраплоидные виды показали достаточное разнообразие по этому признаку, а все изученные гексаплоиды имели наиболее мономорфные спектры [566]. Далее было определено, что диплоидные виды с вариантами генома А имели разнообразные спектры, а виды с вариантами генома С были однородны между собой. Все тетраплоидные виды с геномом АВ были мономорфны. И гексаплоидные виды, и отдельные гексаплоидные образцы были, по сравнению с другими изученными образцами, по большей части однородны. В то же время у всех гексаплоидов и у *A. magna* (геном АС) были найдены идентич-

ные компоненты спектров, что говорит об их систематическом родстве [498]. Сравнительная однородность спектров у тетраплоидных видов с геномом АВ доказывает их автотетраплоидное происхождение. Кроме родства видов с геномом АС, была доказана близость диплоидных видов с геномом Аs к гексаплоидным видам овса [468]. Изучение двух подвидов *A. sterilis* subsp. *ludoviciana* и *A. sterilis* subsp. *macrocarpa*, найденных в Испании, показало, что они значительно отличаются по интенсивности электрофоретических компонентов [253].

Состав белков, оцениваемый по их специфичности, хорошо отражает геномную структуру диплоидного и аллополиплоидного растения, будучи своеобразным белковым портретом, заключающим в себе информацию о происхождении и филогенетическом положении среди родичей. Электрофоретический спектр проламинов овса – авенинов – представлен тремя зонами: α , β и быстрыми проламинами (БП) [30, 54]. При рассмотрении данных по числу компонентов в каждой зоне установили, что в α -зоне было выделено от 2 до 3 компонентов разной интенсивности, в зависимости от группы видов, в β -зоне – от 1 до 3 и в зоне быстрых проламинов – от 2 до 4. Следует отметить, что лишь некоторые диплоидные и тетраплоидные виды имели максимально по 4 типа БП-зоны, но все без исключения гексаплоидные виды в этой зоне имели только по 4 спектра [91].

Из общего числа выявленных белковых компонентов (34) у дикорастущих диплоидных видов рода *Avena* в среднем было отмечено наличие 15 компонентов, у тетраплоидных видов - 16 и у гексаплоидных - 17 компонентов. Для диплоидных видов с геномами С (кроме *A. bruhnsiana*), Ар и Ад характерно наличие только 11-13 компонентов, такое же количество компонентов характерно и для мономорфного тетраплоидного эндемичного вида *A. vaviloviana* (АВ). Наибольшее количество компонентов (более 20) характерно для диплоидных видов с геномом Аs и тетраплоидного вида *A. barbata* (АВ). Все гексаплоидные (АСD) виды имели по 18-19 компонентов. Число спектров может быть связано со степенью распространения данных дикорастущих видов в природе. Виды с минимальным числом компонентов имеют очень ограниченный ареал, а виды с наибольшим числом компонентов и типов спектров распространены довольно широко. Достаточно упомянуть виды *A. hirtula*, *A. wiestii*, *A. barbata*, *A. ludoviciana* и *A. sterilis*, которые занимают широкие ареалы в умеренно субтропической зоне почти на всех континентах, уже не говоря о виде *A. fatua*, который засоряет поля в зерновом поясе всего земного шара.

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 дублиеты коллекции. На территории

стран СНГ наибольшее разнообразие дикорастущих видов овса встречается в Азербайджане (см. главу 1), поэтому этот район был выбран для иллюстрации картирования популяций по типам спектров запасных белков [86].

При рассмотрении диплоидных видов, произрастающих на территории Азербайджана, было установлено, что два образца вида *A. bruhnsiana*, эндемичного для этой территории, имели пять разных типов белковых спектров. Оба образца были собраны в прибрежном районе Каспийского моря на Апшеронском полуострове (рис. 8).

Один образец был мономорфен, другой имел четыре хорошо различающихся типа спектров. Образцы вида *A. clauda* имели один тип спектра (I) из четырех, характерных для этого вида [91], хотя эти образцы имели различное географическое происхождение: один – из прибрежного района Самур-Дивичинской низменности и три – из Ширванской степи. Изученные образцы вида *A. pilosa* имели два типа спектра. Образцы, имеющие первый тип спектра, происходили как из прибрежных районов, так и из степной зоны: с Апшеронской низменности (три образца), Самур-Дивичинской низменности (один образец) и Ширванской степи (один образец). Два образца, имеющие второй тип спектра, происходили только из прибрежных районов Самур-Дивичинской низменности.

Другой вид, встречающийся довольно широко на территории Азербайджана, – *A. wiestii* имел пять типов спектров из восьми выявленных у этого вида [91]. Три независимых хорошо различимых типа спектров (I, IV и VI) были характерны для форм, собранных в прибрежных районах на Апшеронской низменности. Тип спектра II был найден у образцов, которые имели широкое географическое распространение, как среди прибрежных, так и среди степных районов. По одному образцу данного вида найдено в Апшеронской и Ленкоранской низменности, Сальянской и Муганской степи. Для них также был характерен тип спектра II. Иной (V) тип спектра был выявлен у одного образца из Белоканского района (южный склон Большого Кавказского хребта).

Для тетраплоидного вида *A. barbata* были характерны три типа спектра из десяти, найденных у этого вида в целом [91]. Два из них были типичны для прибрежных районов Каспийского моря, третий – для высокогорного плато. Один тип спектра (II) был характерен для форм с Апшеронской (один образец) и Ленкоранской (три образца) низменности, другой (IV) – для одного образца из Самур-Дивичинской низменности и третий (V) – для трех образцов, собранных на Карабахском нагорье. Следует отметить, что по типам спектров авенина образцы вида *A. barbata*, собранные на сопредельных территориях, в значительной степени схожи с некоторыми формами из Азербайджана и кардинально отличаются от образцов этого вида с другим географическим происхождением. Образец, собран-

ный на Самур-Дивичинской низменности и имеющий IV тип спектра, был идентичен образцам этого вида из Ирана и Ирака. Образцы, собранные в Краснодарском крае и в Туркменистане, имели различные типы спектра, отличающиеся по составу от таковых азербайджанских образцов.

На территории Азербайджана произрастают и гексаплоидные виды – *A. ludoviciana* и *A. fatua*. Их распространение носит массовый характер, и они занимают ниши от прибрежных низменностей до высокогорий вплоть до высоты 2200 м н.у.м. Вид *A. ludoviciana* оказался очень полиморфным по спектрам авенина. У образцов этого вида, произрастающих на территории Азербайджана, было выявлено 37 типов спектров. Большинство из них характеризовались специфичными только для территории Азербайджана типами спектра: I и II (рис. 9). Первый тип спектра был характерен для образцов, собранных на пологих взгорьях или холмах Кусарской (один образец) и Ширванской (пять образцов) равнин, Самур-Дивиченской низменности (один образец), южном склоне Большого Кавказского хребта (один образец) и Карабахского нагорья (один образец). Второй тип спектра был характерен для образцов, собранных большей частью в прибрежной зоне Каспийского моря на Апшеронской (два образца) и Ленкоранской (пять образцов) низменностях, а также на Ширванской (один образец), Муганской (один образец) и Сальянкой (один образец) равнинах [88].

Электрофоретический спектр гетерогенных многокомпонентных белков представляет собой совокупность полиморфных, или аллельных белков, с которыми связана внутривидовая генетическая изменчивость, и мономорфных белков, то есть одинаковых для всех представителей данного вида. Для идентификации генома или определения геномной принадлежности структуры, например хромосомы как системы видовой категории по электрофоретическому спектру белка пригодны только мономорфные компоненты. В нашем исследовании у каждого вида были определены мономорфные компоненты авенина и быстрых проламинов. Для всех видов рода *Avena* характерно наличие компонентов БП5 и α 6 и отсутствие компонентов БП6 и БП4. Белковые маркеры не могут полностью заменить изучение морфологических признаков, они взаимно дополняют друг друга. В то же время у первых больше преимуществ: они более генотипичны, позволяют точнее идентифицировать локусы генома и выявлять многочисленные генетические изменения, не затрагивающие морфологические признаки.

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 Сv). В отличие от видов с геномом Ср, 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. Большинство типов спектра в БП зоне, наряду с компонентами 7,5,3, имеют компонент 1, хотя и слабо выраженный. α зона ряда видов с геномом А близка к α зоне видов с геномом Сv, но у видов с геномом А он выражен слабее. Всего у изученных представителей видов с А геномом выявлено 9 вариантов α зоны и 16 вариантов β зоны. Анализ выявленных типов спектра показал следующее: вид *A. prostrata* (геном Ар) мономорфен по авенину. У этого вида β зона похожа на *A. clauda* (геном Ср), но отличается по компонентному составу БП и α зон. Три типа спектра *A. longiglumis* (геном А1) имеют такую же БП зону, как и *A. prostrata* (геном Ар), но в α и β зонах выявлены различия. Специфический тип спектра имеет мономорфный по авенину вид *A. damascena* (геном Ад). Отсутствие БП7 компонента и присутствие β 2 отличает этот вид от других видов с геномом А. У вида *A. canariensis* (геном Ас) наряду с типом БП выявлены специфические типы спектров в α и β 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 Аs). 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 (Ср и Сv) и А (А1, Ар, Ад и Аs, Ас), что подтверждает обособленность геномов и отдельных видов.

Известно, что генотипы многих видов растений представлены двумя, тремя и более парами разнокачественных геномов, вследствие межвидовых и межродовых скрещиваний диплоидных форм. Входящие в состав таких генотипов геномы, как правило, сохраняют общие черты генетической структуры исходных диплоидных видов. Это проявляется не только во внешних признаках и цитогенетических характеристиках, но и в способности производить белки, гомологичные белкам своих исходных форм.

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* (АС?) по составу запасного белка авенина оказался мономорфным и имеет тип спектра, по составу БП и β зон близкий к *A. magna*. Специфичный тип спектра имел мономорфный по авенину вид *A. macrostachya* (геном СС), который был близок к видам этой группы по наличию схожих компонентов.

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* (АС), а также у *A. insularis* (АС?) просматривается сходство с видами *A. ventricosa*, *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, имеющие один геном АСD, 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 можно считать различия по наличию или отсутствию отдельных компонентов разного типа спектров.

Среди гексаплоидных видов, имеющих геномы АСD, высоким полиморфизмом обладали виды с широким ареалом: *A. fatua* (выявлено 16 типов спектра) и *A. ludoviciana* (более 50 типов спектра). У эндемичного вида *A. occidentalis*, представленного образцами из Испании, выявлено пять типов, 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 очень разнообразны как по составу компонентов и их сочетанию, так и по интенсивности. По составу типов спектров и просматривается связь гексаплоидных видов с тетраплоидными (с геномами АС) и диплоидными, в частности по структуре α зоны с видами с геномом Ср, а по структуре БП и β зоны с видами с геномами As. Однако при наличии такого полиморфизма по спектрам аве-

нина найти с большой достоверностью специфические особенности отдельных геномов в аллоплоидном генотипе изученных гексаплоидных видов очень сложно.

Таким образом, изучение всего видового разнообразия рода *Avena*, проведенное по электрофоретическим спектрам авенина, позволило оценить внутривидовой и внутривидовой популяционный полиморфизм дикорастущих видов и разделить представителей различных видов овса в соответствии с их уровнем пloidности, уточнить филогенетические связи между некоторыми дикорастущими видами. Данный метод, имеющий высокую разрешающую способность, необходимо использовать для выявления вероятных дублетов образов с идентичными спектрами и для уточнения видовой принадлежности каждого образца. Анализ данных показал, что наиболее высокий уровень полиморфизма по типам спектров отмечался у гексаплоидных видов, затем тетраплоидных и диплоидных видов [88].

Метод электрофореза используется также и для изучения глобулинов овса, в результате чего было установлено, что все белки этой группы могут быть разделены на две большие группы по их молекулярному весу. Эти группы характеризовались также и различным уровнем рН: высокомолекулярная группа имела кислую реакцию, а низкомолекулярная – щелочную. Кроме того, было определено, что при завязывании зерновок в течение двух первых недель после цветения как в первой, так и во второй группе синтезируются более низкомолекулярные белки, а после третьей недели – высокомолекулярные [637]. К тому же этого было отмечено, что глобулины овса в значительной степени отличаются от белков этой группы, выделенных из семян зернобобовых культур [749].

Изучение других маркирующих признаков показало, что достаточный полиморфизм был обнаружен при анализе изоферментных систем у зерновых культур, но подавляющее их большинство обладало крайне нежелательной специфичностью, а также изменчивостью в зависимости от температуры, кислотности среды и других параметров [52]. Изучение изоферментного состава белков овса показало, что их большая однородность в большинстве случаев не позволяет идентифицировать конкретный сорт [688]. В то же время установлено, что множественные аллельные варианты различных изоферментов растений служат эффективными маркерами генетических систем, которые определяют важнейшие адаптивно значимые количественные признаки. Определенные локусы изоферментов были характерны для различных популяций *A. barbata* в зависимости от температуры воздуха, типа почвы и места произрастания [194, 591]. Многими исследователями были получены результаты по большому внутривидовому разнообразию изоферментов как среди культурных, так и среди дикорастущих видов [291, 390, 766]. Наибольшие различия по изоферментному составу белков овса были найдены на межвидовом уровне, и

эти различия были больше у видов с различными геномами [290, 655]. Значительные различия по этим показателям были найдены у дикорастущих видов *A. barbata* и *A. fatua* между популяциями, исконно произрастающими в восточном полушарии и занесенными в западное [423, 523]. Установлено, что наибольшее разнообразие изоферментного состава белка среди изученных образцов имели формы диплоидного вида *A. canariensis* с о. Fuerteventura (Канарские о-ва) по сравнению с популяциями с о. Lanzarote, принадлежащего этому же архипелагу. Следует отметить, что данные по изоферментному составу очень хорошо коррелировали с данными по морфологическим признакам растений. Различия по изоферментному составу у этих популяций одного вида были даже больше, чем между отдельными видами и между популяциями, найденными на различных континентах [556-558]. Изучение разнообразия спектров энзимов митохондриальной ДНК показало, что формы *A. fatua* и *A. sterilis* имели подобные или идентичные культурным сортам овса спектры [632, 633]. Изучение представительного набора образцов *A. sterilis* различного географического происхождения по изоферментному составу белка показало большое разнообразие, отмеченное как для отдельных групп популяций, так и внутри каждой группы. Наибольшим разнообразием обладали популяции *A. sterilis*, собранные в различных регионах Турции [601]. Дальнейшее изучение по этому признаку селекционных сортов посевного овса из США и Канады вместе с дикорастущими видами показало, что дикорастущие популяции имеют большее разнообразие по сравнению с культурными сортами [565]. При изучении изоферментного состава белка и морфологических признаков популяций *A. sterilis* различного географического происхождения было определено, что средние коэффициенты сродства между изученными образцами при использовании различных методов изучения были очень малы. Следовательно, данные по изоферментному составу не могут быть в полной мере использованы для проверки морфологической чистоты образцов коллекции и их генетической целостности после пересева [225].

КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ ПО ДНК-МАРКЕРАМ

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. Среди способов использования этого приема в генетическом маркировании получил распространение анализ полиморфизма длины рестриктивных фрагментов ДНК - RFLP-маркеры, которые используются для маркирования генома и его локусов по

электрофоретическим спектрам. Кроме того, существует анализ полиморфизма случайно амплифицированных ДНК – RAPD- маркеры, анализ полиморфизма длины амплифицированных фрагментов ДНК – AFLP-маркеры, анализ полиморфизма высоко варьируемых микросателлитных участков ДНК, рибосомальных ДНК и другие [52].

Техника RFLP, RAPD и других маркеров используется для изучения полиморфизма разнообразного материала с различными целями: для определения генеалогического родства между селекционными сортами овса [561], для определения гомеологичных хромосом в геноме культурного овса [646], для целей генетического картирования и изучения генетического родства видов овса на уровне ДНК [580, 745, 767], для идентификации аллелей генов селекционных признаков [260, 402, 579, 584, 647, 768].

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 [190, 387, 416, 429, 430, 547, 605].

Для изучения представительного набора популяций дикорастущего вида овса *A. sterilis*, собранного на азиатском и африканском континентах, было с использованием RFLP-маркеров проверено 48 праймеров, из которых отобрали 43, дававшие наибольшее число полиморфных компонентов. Наибольший генетический полиморфизм наблюдался у образцов, собранных в Иране, а наименьший – в Эфиопии. При проведении кластерного анализа по результатам опытов все популяции четко разделились на две группы по географическому принципу – из восточного (Иран и Ирак) и из западного (все остальные) регионов. Кроме того, вторая группа делилась на две подгруппы – на популяции юго-западно-азиатского (Израиль, Ливан, Сирия) и африканского (Алжир, Марокко, Эфиопия) происхождения [350].

В то же время результаты, полученные с использованием молекулярных характеристик и морфологических признаков, чаще всего значительно расходятся. Коэффициент корреляции между результатами, полученными с использованием различных молекулярных методов, и полевым изучением бывает очень низок [225, 387]. Сравнение результатов изучения с использованием белковых и RAPD-маркеров показывает, что при сортовой идентификации растительного материала большей надежностью, стабильностью и разрешающей способностью обладают электрофоретические спектры белковых маркеров [53].

Иногда использование ДНК-маркеров (RFLP и RAPD) в целях филогении в отрыве от кариологии, цитогенетики и экологии растений приводит к неоднозначным результатам, когда традиционные филогенетические связи оказываются нарушены или разорваны

[193, 577]. Первая попытка использовать метод микросателлитов в изучении полиморфизма сортов овса и в установлении филогенетических связей у дикорастущих видов оказалась неудачной. В связи с тем, что для анализа был взят случайно выбранный растительный материал, без проверки его морфологической идентичности, полученные результаты очень обширного и дорогостоящего исследования оказались неудовлетворительными с точки зрения систематики данного рода [490]. В то же время предварительные данные показывают, что использование метода микросателлитов в изучении полиморфизма хозяйственно-ценных признаков сортов овса не всегда дает однозначные результаты [402].

Вопросы филогении и систематического положения видов в настоящее время активно дискутируются. В связи с этим актуальным является поиск новых подходов к решению вопросов родства геномов и систематическому положению видов рода *Avena*. ДНК-маркеры являются перспективными для исследований в данном направлении. Одним из таких методов является RAPD-анализ. Для оценки взаимосвязей между 74 образцами 20 видов овса различного уровня пloidности было проверено 113 праймеров, из которых отобрали только 15, дававшие наибольшее число полиморфных компонентов. Анализ полученных при использовании RAPD-анализа данных показал, что наиболее высокий уровень полиморфизма отмечался у диплоидных видов. Для 15 образцов этих видов было выявлено 50 полиморфных компонентов (амплифицированных фрагментов ДНК). Полиплоидные виды были менее полиморфны. Так, для 12 образцов тетраплоидных видов было выявлено только 32 компонента, а для 47 форм гексаплоидных видов - лишь 26 компонентов [134].

Результаты кластерного анализа показали, что все изученные образцы овса разделились на шесть кластеров, два из которых были основные (1 и 6), а остальные - минорные (рис. 10). При этом степень сходства между основными кластерами, оцененная с использованием соответствующего коэффициента сопряженности по Dice, равнялась только 0,41, что говорит о большой степени различий между тремя представителями наиболее примитивных диплоидных видов овса *A. ventricosa*, *A. pilosa* и *A. clauda* с вариантами генома C – C_v и C_p (кластер 6) и остальными видами этого рода (кластер 1). Эти данные подтверждают эволюционную и генетическую удаленность примитивных диплоидных видов с геномом C от других видов. Кластер 1 состоял из двух подкластеров. Подкластер 1а объединял образцы большинства тетраплоидных видов – *A. abyssinica*, *A. barbata* и *A. vaviloviana* с геномом АВ. В состав подкластера 1б вошли образцы всех гексаплоидных видов и два образца тетраплоидных видов с геномом АС – *A. magna* и *A. murphyi*, а также образцы диплоидного вида *A. atlantica*, имеющего предположительно геном Аs, но более

подробно не изученного. Следует отметить, что именно тетраплоидные виды *A. magna* и *A. murphyi* рассматриваются как источники геномов А и С гексаплоидных видов овса [722]. По нашим данным, этим может объясняться объединение в одном кластере тетраплоидных образцов с формами гексаплоидных видов [134].

При сравнении данных RAPD-анализа по образцам только диплоидных видов установлено, что они объединились в два кластера - 1 и 2 (рис. 11). При этом показатель степени сходства по Dice между кластерами 1 и 2 равнялся только 0,35, что говорит о большой степени различий между образцами диплоидных видов с геномами С и А. Кластер 1 состоял из образцов всех изученных видов с различными вариантами генома А. Причем большинство представителей этих видов, для которых характерны различия в структуре кариотипов, образовывали два подкластера. Первый из них (1а) объединял представителей видов с As геномом (*A. strigosa*, *A. wiestii*, *A. hirtula*), среди которых было несколько образцов культурного вида *A. strigosa*. Образцы этого вида, показавшие идентичные спектры, происходили из западной Европы (Испании, Франции и Германии). Вторым подкластером 1б объединял представителей *A. atlantica* и видов с геномами Al и Ac (*A. longiglumis* и *A. canariensis*). В то же время образец вида *A. canariensis*, обладающий геномом Ac, значительно отличался от образцов вида *A. longiglumis* с геномом Al и от формы *A. atlantica* (As). Наши данные по степени сходства этих видов могут говорить об их косвенной эволюционной близости, что подтверждает выводы, сделанные другими исследователями с использованием молекулярных маркеров [577]. Кластер 2 объединил виды (*A. clauda*, *A. pilosa* и *A. ventricosa*) с вариантами генома С, причем выявляется четкое разделение форм с Cv (*A. ventricosa*) и Cp (*A. clauda*, *A. pilosa*) геномами. Следует отметить, что все представители видов с вариантами генома С имели низкий уровень сходства с другими видами с вариантом генома А, объединенными в кластер 1, и внутри своей группы (кластер 2) с видами, обладающими геномами Cv и Cp, что подтверждает удаленность отдельных геномов (А и С) и даже отдельных их вариантов (Cv и Cp) друг от друга. При этом различия видов *A. pilosa* и *A. clauda*, имеющих одинаковую структуру генома Cp, также были значительны, что подтверждает их обособленность и правильность их разделения на два отдельных вида.

Согласно результатам RAPD-анализа, изученные образцы тетраплоидных видов были разделены на два кластера - 1 и 2 (рис. 12). Кластер 1 объединял образцы всех видов с одинаковой структурой генома (AB) - *A. abyssinica* (культурный вид) и дикорастущие виды *A. barbata* и *A. vaviloviana*. Было установлено, что вид *A. abyssinica*, который является эндемиком Эфиопии и в целом мономорфен по морфологическим признакам, характе-

ризовался двумя самостоятельными отличными друг от друга RAPD-спектрами, входящими в одну группу. Родственные дикорастущие виды *A. barbata* и особенно *A. vaviloviana*, который является эндемиком Эфиопии, были выделены в отдельные, но близкородственные к виду *A. abyssinica* группы. Степень различия между всеми видами этой группы была значительной, что подтверждает правильность их систематической обособленности. Как в кластерном анализе, так и по географическому происхождению все образцы *A. barbata* (AB) разделились на три группы: в первую вошли образцы из региона Каспийского моря, которые имели идентичные спектры, во вторую группу вошли формы из региона Черного моря и в третью - из Средиземноморья. Кластер 2 состоял из форм видов, имеющих одинаковую структуру генома (AC) - *A. magna* и *A. murphyi*. Степень различия между последними видами также была существенной, что подтверждает правильность их систематической обособленности [134].

Как отмечалось ранее, гексаплоидные виды оказались наименее полиморфны (рис. 13). При этом показатель степени сходства между образцами этой группы по Dice между кластерами был более 0,90. При анализе 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 удаленные друг от друга относительно компактные группы. Четких закономерностей во взаимосвязях между образцами дикорастущих гексаплоидных видов не было найдено. Такое распределение видов можно объяснить тем, что все они имеют единую структуру генома – ACD. Местные сорта *A. sativa* из Турции, объединенные в две независимые подгруппы в одной группе, и образцы из Испании, Португалии и Марокко в другой группе были идентичны. Также идентичными оказались образцы *A. byzantina* из Испании, Италии и Туниса. Кроме того, от них не отличался образец из Португалии, который первоначально был таксономически определен как морфологически промежуточная форма *A. sativa-byzantina*. Данные же RAPD-анализа показали, что его следует отнести к виду *A. byzantina*. Образцы дикорастущих видов из стран СНГ: Казахстана, Таджикистана (были идентичны), Азербайджана, Грузии, а также некоторые образцы из Турции, группировались отдельно от основной массы образцов, объединяющих культурные и дикорастущие гексаплоидные виды [134].

Таким образом, изучение, проведенное с использованием техники RAPD-анализа, продемонстрировало возможность разделения представителей различных видов овса в соответствии с их геномным составом, уровнем пloidности и внутривидовой дифференциацией, что было подтверждено последующими исследованиями [431]. Было показано, что

диплоидные виды по сравнению с полиплоидными видами овса обладали большим полиморфизмом. Установлено, что все виды с геномом As отличались от видов с вариантами генома A (*A. atlantica*, *A. longiglumis* и *A. canariensis*). При всем различии этих видов наши данные могут говорить об их косвенной эволюционной близости. Следует отметить, что все представители диплоидных видов с вариантами генома C имели низкий уровень сходства с видами с вариантом генома A, и внутри своей группы между геномами Cv и Cp, что подтверждает удаленность отдельных геномов (A и C) и даже отдельных их вариантов (Cv и Cp) друг от друга. При этом различия видов *A. pilosa* и *A. clauda*, имеющих одинаковую структуру генома Cp, также были значительны, что подтверждает их обособленность и правильность разделения на два отдельных вида. Существенные отличия были характерны для двух групп тетраплоидных видов, имеющих геномы AB и AC. Степень различия между всеми видами, входящими в эти группы, была значительной, что подтверждает правильность систематической обособленности каждого из них. При анализе данных по гексаплоидным видам было выявлено, что только представители культурных видов *A. sativa* и *A. byzantina* образовали удаленные друг от друга относительно компактные группы, что подтверждает их систематическую обособленность. Выявлено, что разрешающая способность спектров при использовании RAPD анализа была ниже, чем при использовании электрофоретических спектров авенина, так как некоторые образцы, имеющие разные спектры авенина, имели идентичные спектры при использовании RAPD анализа.

Анализ данных показал, что изучение овса с использованием различных методов исследования с привлечением молекулярных маркеров не является универсальным инструментом изучения полиморфизма растений, но корректное использование данных методов, в комплексе с другими подходами приводит к желаемым результатам. Несомненное преимущество таких маркеров состоит в том, что они позволяют изучать генетическое разнообразие растений непосредственно на уровне ДНК – носителя наследственной информации. Поэтому эти маркеры в последнее время широко используются для генетического картирования и анализа полиморфизма растений по различным локусам генов.

Рис. 8. Географическое распределение спектров авенина диплоидных и тетраплоидных видов овса по территории Азербайджана.

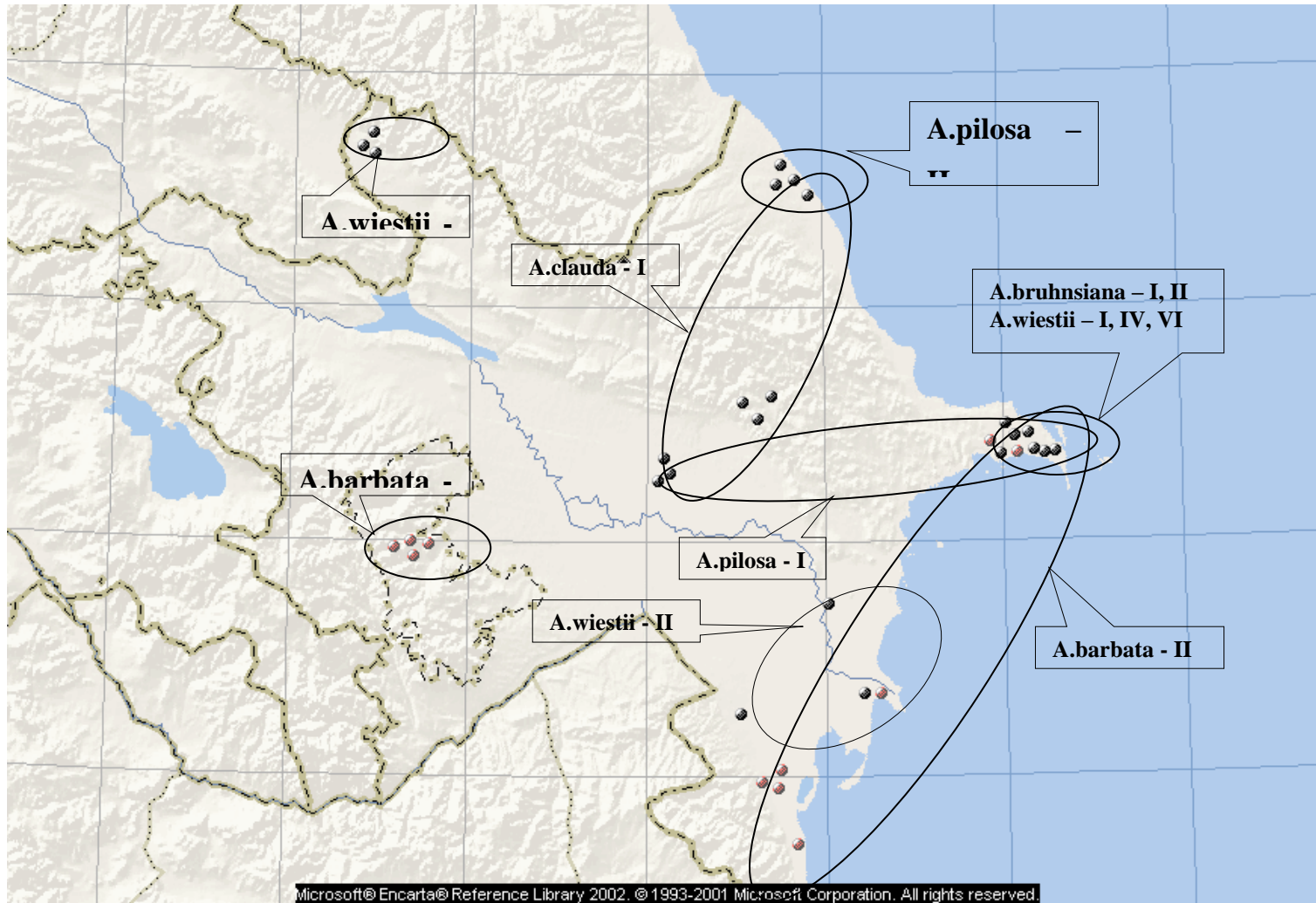
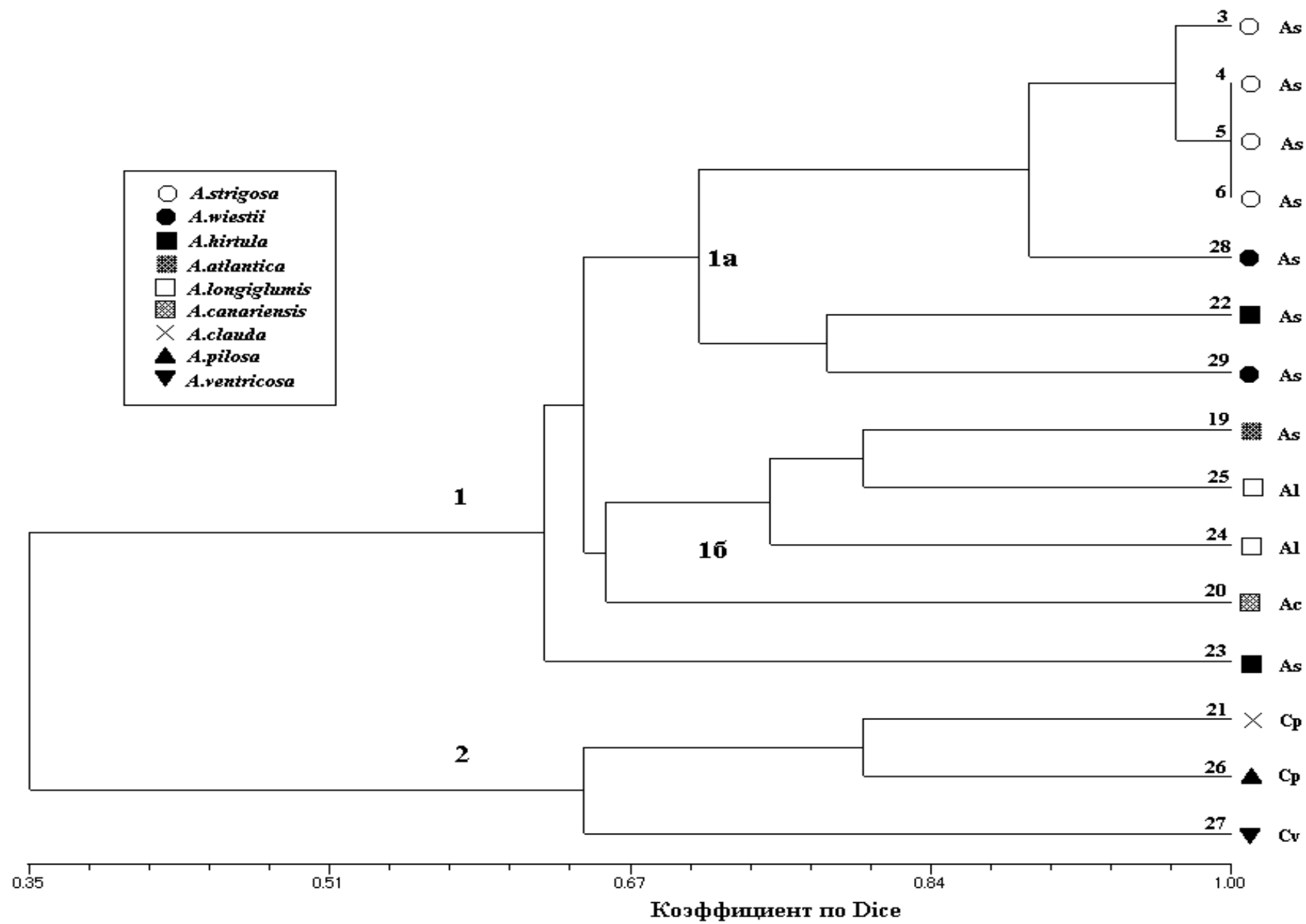


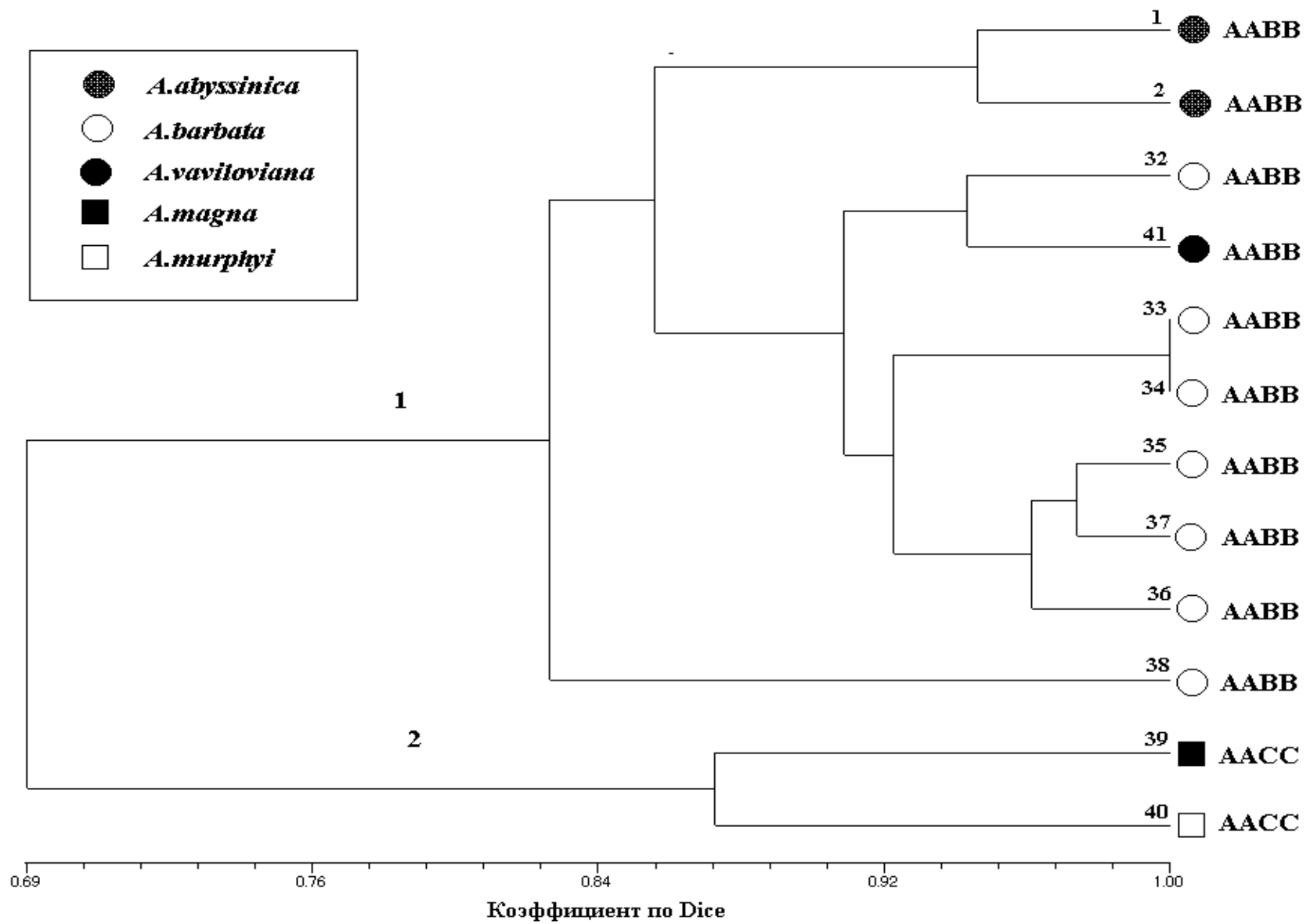
Рис. 9. Географическое распределение двух спектров (I и II) авенина гексаплоидного вида *A.ludoviciana* по территории Азербайджана.

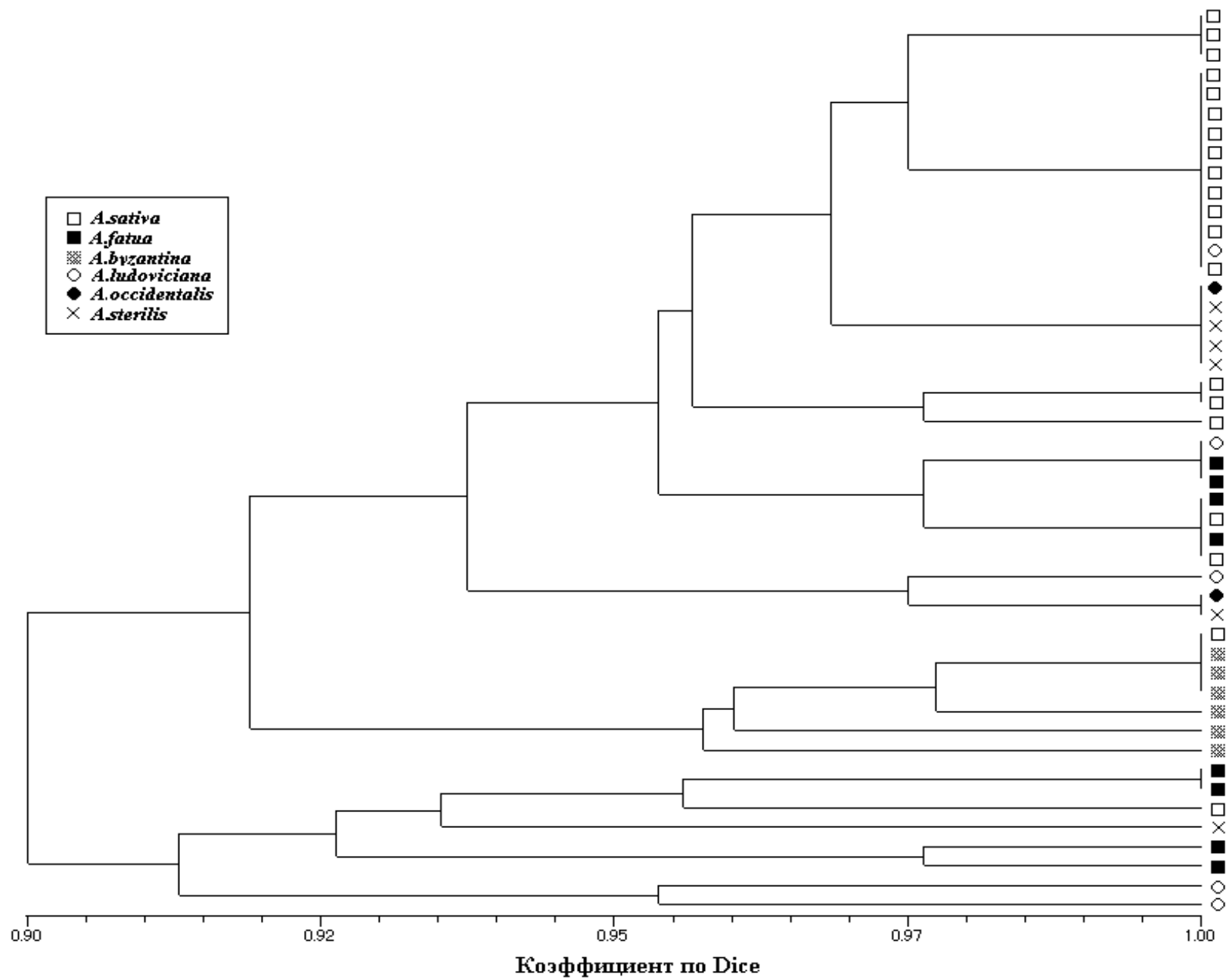




Рис. 10. Дендрограмма изученных видов овса, построенная на основе данных, которые были получены с использованием RAPD-анализа.







Глава 5

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ТАКСОНОСМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Объем и структура рода *Avena* L., а также таксономия отдельных видов до сих пор вызывают споры среди исследователей этой культуры. История систематики овса насчитывает около трех столетий. Первое наиболее подробное описание рода *Avena* дал К. Линней [494], хотя этот род был известен и ранее. Позднее в первом издании “Species plantarum” [495] он привел среди других видов описание только *A. sativa* и *A. fatua*, которые, по его мнению, различались лишь по степени опушенности цветковых чешуй, хотя еще раньше исследователи отмечали, что зерновки сорно-полевых видов овса, в противоположность культурным, при созревании легко опадают. Следует упомянуть, что К. Линней под *A. sativa* описал темнопленчатый овес (*Avena nigra* Bauh.) из Голландии, и только как производную от него форму - *Avena alba* Bauh. Во втором издании “Species plantarum” [496] он описал еще два вида – культурный голозерный овес *A. nuda* и дикорастущий *A. sterilis*. Вид *A. nuda* характеризовался только 3-цветковыми колосками с двумя остями на нижних цветковых чешуях, а *A. sterilis* имел 5-цветковые колоски большого размера. Следует отметить, что вид *A. nuda*, описанный К. Линнеем, является крайне малораспространенным мелкозерным голозерным овсом, только с двуостыми колосками, и имеет сжатую одногривую метелку. Такие формы до настоящего времени путают с крупнозерными формами, что вносит путаницу в систематическое положение голозерных овсов.

I. Schreber [659] к известным видам овса добавил еще два – *A. orientalis* и *A. strigosa*. К. Roth [648] описал вид *A. brevis*, встречающийся как сорное растение среди посевов зерновых культур, а через несколько лет E. Pott выделил из образцов, собранных на территории Португалии, дикорастущий вид *A. barbata* [97].

В 1817 г. Fischer впервые описал крупнозерный вид голозерного овса из Австрии, как форму *A. nuda* β *A. chinensis* Fisch., который имел 5-цветковые колоски, вдвое большие по сравнению с первоначальной формой голозерного овса, описанной К. Линнеем [640]. Позднее было отмечено, что эти крупнозерные формы имеют более широкое распространение в Англии, Шотландии и Франции, а также обладают раскидистой метелкой, большим количеством цветков в колосках, имеющих одну (а не две, как указывал К. Линней) ость с гораздо более крупными зерновками [548]. Эта форма позднее была описана в ранге вида крупнозерного голозерного овса *A. chinensis* Metzg.

По мере накопления материала по видам овса расширялась и систематическая обработка рода. Среди многочисленных работ XIX столетия по систематике рода *Avena* сле-

дует отметить наиболее значительные системы D. R. Marschall и V. D. Bieberstein [522], A. Grisebach [357], С. Koch [444] и, наконец, наиболее подробно разработанную на тот период времени классификацию М. Е. Cosson и М. С. Durie de Maisonneuve [284].

Г. К. Link [493] впервые подразделил род *Avena* на два подрода: subgen. *Genuinae*, куда отнес виды *A. sativa* L., *A. nuda* L., *A. orientalis* Schreb., *A. chinensis* Metzg., и subgen. *Verae* – *A. fatua* L., *A. sterilis* L., *A. strigosa* Schreb., *A. barbata* Pott, *A. brevis* Roth. В то же время деление всего рода на секции и первое их подробное описание сделал С. Koch. Он выделил секции *Avenae* и *Avenastrum*, объединив в последней все овсяноподобные травы. Позднее А. Grisebach [357] назвал секцию настоящих овсов *Euavena*, вместо *Avenae*, характеризуя виды, входящие в нее, следующим образом: метелка с повислыми колосками, завязь на верхушке колоска опушенная, растения однолетнего типа развития. Duval-Jouve [304] показал существенные анатомические различия в строении остей и листьев важнейших представителей обеих секций и таким образом доказал правомерность такого деления видов.

В дальнейшем наиболее полную искусственную систему секции настоящих овсов предложили М. Е. Cosson и М. С. Durieu de Maisonneuve [284], в которой они все культурные виды объединили в единую группу, присвоив ей ранг подсекции - subsect. *Sativae*, а все сорно-полевые и дикорастущие – в subsect. *Agrestes*. В основу такого разделения был положен один признак – полная или частичная осыпаемость колосков: у subsect. *Sativae* все цветки без сочленений с осью колоска и отделяются от нее посредством обламывания, а у subsect. *Agrestes* либо все цветки сочленены с осью колоска и потому все от нее осыпаются поодиночке, при этом на колосках остаются ясно выраженные следы сочленения (подковка), либо сочленение имеет только нижний цветок и они отделяются колосками. Далее subsect. *Agrestes* авторы разделили на две серии: ser. *Viformes* объединила формы, у которых опадает целиком колосок, а ser. *Conformes* – формы, где все цветки опадают поодиночке.

Следует отметить, что Е. G. Steudel [700], классифицируя виды, относит известные в то время виды *A. longiglumis* Durie., *A. clauda* Durie. и *A. pilosa* M.B. к группе примитивных форм, что и было подтверждено последующими исследователями [97].

Все эти системы основывались на таких признаках, как форма метелки, характер опушения оси колоска и цветковых чешуй, а также характер отчленения цветков. Вышеперечисленные классификации не отражали филогенетических связей между родственными видами и ввиду этого были искусственными, но в то же время они основывались на подробных морфологических описаниях различных видов овса и определяли место вновь описанным видам в единой системе полиморфного рода *Avena* L.

Позднее были разработаны естественные или филогенетические классификации. Сторонники этого направления систематики К. Jessen [418], С. Haussknecht [375], L. Trabut [741] и А. Thellung [718, 719], принимая во внимание всю сумму признаков, характеризующих растения овса, и основываясь на наличии большого числа промежуточных форм между ними, сгруппировали родственные формы вокруг нескольких основных видов или типов, считая культурные формы производными от дикорастущих.

Ф. Alefeld [191] создает свою классификацию, в которую включает только культурные виды. Им была детально разработана первая внутривидовая система вида *A. sativa* L. В основу этой системы автор положил главным образом признаки метелки, окраску цветковых чешуй и оститость. Ф. Alefeld впервые описал 15 разновидностей культурного вида *A. sativa* L.; некоторые из них использовались другими авторами в качестве более мелких таксономических единиц [448, 548, 674]. В дальнейшем многие из этих таксонов в ранге разновидности вошли и в последующие классификации [445, 719, 741]. Следует отметить, что Ф. Alefeld [191] правильно относил формы *A. orientalis* Schreb. и *A. chinensis* Metzg. к *A. sativa* L. Но он ошибочно включил в подвид *A. sativa* subsp. *nuda* Alef. линнеевский вид *A. nuda* L., назвав эту разновидность *culinaris*, а собственно формы *A. nuda* L., описанные К. Линнеем, как имеющие двуостистый колосок и однобокую метелку, были названы им разновидностью var. *biaristata* Alef. В этот же подвид в качестве формы был включен многоцветковый с развесистой метелкой голозерный вид овса *A. chinensis* var. *chinensis* Doll. Таким образом была внесена путаница в систематическое положение голозерных форм мелкозерного *A. nuda* L. и крупнозерного *A. chinensis* Metzg., не изжитая и до сих пор.

При дальнейшей разработке внутривидовой системы *A. sativa* L. Ф. Koernicke и Н. Werner [445] использовали основные принципы, предложенные Ф. Alefeld [191]. В данную систему в качестве разновидностей вошли многие формы, описанные авторами, а также такие виды, как *A. brevis* Roth., *A. strigosa* Schreb., *A. abyssinica* Hochst. и *A. byzantina* C. Koch. Эти виды были понижены в ранге и вошли в состав *A. sativa* в качестве внутривидовых таксонов, и таким образом вся классификация оказалась лишенной всякого филогенетического смысла. В дальнейшем Ф. Koernicke выделил в отдельный вид *A. brevis* Roth. и *A. strigosa* Schreb.

Э. Регель, обрабатывая сборы овса из Туркестана, построил систему настоящих овсов на совершенно новых принципах [625]. При построении своей классификации рода, кроме таких признаков, как характер опушенности оси колоска и цветковых чешуй и степень отчленения цветков, он использовал в качестве таксономически значимых признаков характер верхушки нижней цветковой чешуи (леммы) и число цветков в колоске. При составлении системы он выделил два типа верхушки леммы у дикорастущих видов – дву-

зубчатая и двураздельная с остевыми заострениями. В дальнейшем эти принципы деления использовались и другими исследователями и остаются в той или иной степени ведущими при разработке системы рода *Avena* L. до настоящего времени.

Особенно важную переработку всей группы настоящих овсов сделал С. Haussknecht [375]. Сравнивая виды *A. sativa* и *A. fatua*, он пришел к заключению, что они представляют собой один вид, отличаясь лишь различной степенью опушенности цветковых чешуй и характером отчленения зерновок. Подобный факт он отметил и для других видов, наметив пары видов со сходными признаками: *A. fatua* L. – *A. sativa* L.; *A. sterilis* L. – *A. byzantina* C. Koch; *A. barbata* Pott. – *A. abyssinica* Hochst.; *A. strigosa* Schreb. – *A. nuda* L. Под видом С. Haussknecht понимал цикл форм, которые представляют естественный ряд переходных форм, характеризующихся крайними и промежуточными вариантами проявления одних и тех же признаков. Так, к сборному виду *A. fatua* он относил формы с различной степенью опушения цветковой чешуи – от очень сильной (дикий тип) до гладкой (культурный тип), а также формы с различной степенью прикрепления цветка (зерновки) – от полного отсутствия прикрепления с хорошо выраженной подковкой (дикий тип) через плотное прикрепление (культурный пленчатый тип) до свободного отделения самой зерновки от цветковой чешуи (культурный голозерный тип). Такой же цикл форм был предложен им и для вида *A. sterilis* через *A. sterilis* var. *parellela* Hausskn. (синоним *A. byzantina* C. Koch) к голозерным формам, описанным им под названием *A. sterilis* var. *denudata* Hausskn, но не сохранившимся до настоящего времени. Аналогичные циклы были предложены по диплоидным и тетраплоидным видам. Следует отметить, что С. Haussknecht первый совершенно правильно отнес *A. nuda* L. к диплоидному циклу *A. strigosa* Schreb., а не к гексаплоидному циклу *A. sativa* L., как это делали предыдущие авторы. Таким образом, С. Haussknecht впервые доказал, что все гексаплоидные культурные овсы произошли не от одного, а по крайней мере от трех или нескольких дикорастущих видов. Подобных же взглядов на филогению овсов придерживались и другие исследователи, независимо друг от друга пришедшие к мнению о полифилетическом происхождении этих видов [717, 742, 783].

L. Trabut [741, 742] использовал те же принципы для построения своей системы, связывая *A. sativa* L. с *A. fatua* L., а *A. byzantina* C. Koch с *A. sterilis* L., но, в отличие от С. Haussknecht, у него *A. strigosa* Schreb. связана с *A. barbata* Pott., а *A. abyssinica* Hochst. с *A. wiestii* Steud., что в дальнейшем не было подтверждено другими исследователями. А. Thellung [717, 718], анализируя накопленный видовой материал и описав много разнообразных форм овса, подошел к выяснению филогении форм у видов, имеющих культурные

формы. Он собрал большую часть синонимов, уяснил систематическое положение многих форм и вкратце представил историю культуры овсов.

Позднее выводы С. Haussknecht, L. Trabut и А. Thellung в отношении происхождения гексаплоидных видов подтвердили исследования, проводимые с помощью цитологического, генетического, серологического и других методов [10, 36, 129, 783].

Н. И. Вавилов [10] считал бесспорным полифитическое происхождение овса как культуры. Это положение подтверждает физиологическая и генетическая обособленность отдельных видов, обусловленная морфологическими различиями, а также особенности их географического распространения. Он предложил отнести поражающиеся грибными болезнями крупнозерные формы голозерного овса к *A. sativa*, а устойчивые к этим болезням мелкозерные формы, описанные К. Линнеем как *A. nuda*, - к *A. strigosa*. В дальнейшем это полностью подтвердили данные генетики и цитологии. При цитологическом изучении овса, проведенном А. Г. Николаевой [129, 130], были выявлены различия по числу хромосом у некоторых видов и форм овса, а именно: у *A. strigosa* и мелкозерных форм голозерного овса ($2n=14$); у *A. sativa*, *A. fatua*, *A. byzantina*, *A. ludoviciana*, *A. sterilis* и крупнозерных голозерных форм ($2n=42$). Исследования С. И. Жегалова [36, 37] показали, что мелкозерные формы овса легко скрещиваются с *A. strigosa* Schreb. и не скрещиваются с *A. sativa* и крупнозерными формами голозерного овса, а последние, наоборот, легко скрещиваются с пленчатыми формами *A. sativa* и не скрещиваются с *A. strigosa*. Н. И. Вавилов [20] отмечал, что генезис культурных видов овса, несомненно, связан с сорными и дикорастущими видами. Он установил генетическую группу – *A. fatua* – *A. ludoviciana* – *A. sativa* (включая крупнозерные голозерные формы), происхождение которой он связывал с Южной Европой и Восточной Азией. Им была подчеркнута географическая обособленность *A. sterilis* и *A. byzantina*, приуроченных к Средиземноморью, от *A. strigosa* и мелкозерного голозерного овса, локализованного в Северо-Западной Европе. В особую генетическую группу он также выделил Эфиопский вид *A. abyssinica* ($2n=28$).

Среди американских систем того времени необходимо выделить классификацию W. C. Etheridge [309], который, подробно разобрав внутривидовые системы европейских исследователей, и особенно F. Koernicke и H. Werner [445], дает первое комплексное ботаническое описание большому числу американских сортов овса, относящихся к культурным гексаплоидным видам.

Следует отметить классификацию видов овса С. Marquand [521] как первую наиболее подробную внутривидовую систему диплоидного вида *A. strigosa* Schreb. Эта система, созданная для чисто практических целей, описывает большей частью только разнообразие овса, встречающегося на территории Великобритании, и включает описание 6 видов. А.

strigosa подразделяется здесь на три подвида по типу опушения цветковых чешуй и на 7 разновидностей по их окраске. Основные принципы этой системы в дальнейшем были использованы при построении последующих внутривидовых классификаций этого вида [112, 151]. Здесь в отдельный вид выделяется *A. brevis* Roth., что, на наш взгляд, кажется необоснованным. Хотя, по мнению автора, эти формы *A. brevis* отличаются от *A. strigosa* большей частью только размером зерновок. Дикорастущий вид *A. fatua* делится на три разновидности также по степени опушенности, при том, что формы *A. fatua* var. *glabrata* Peterm. по своему описанию очень напоминают сорно-полевые формы *A. sativa*. Сам вид *A. sativa* делится на три подвида, где доминируют нетипичные таксономические признаки - тип развития растений (озимый и яровой) и форма метелки (однобокая). Внутри подвида приводится различное число групп, разделенных по ряду морфологических признаков, внутри каждой группы описываются сорта овса, возделываемые в Великобритании того времени. Выделение голозерных форм *A. nuda* L. в отдельный вид само по себе вызывает много вопросов, но детальная характеристика этого вида говорит о том, что речь идет о диплоидных голозерных формах. Правда, дальнейшее описание четырех разновидностей, приводимых ниже и взятых из системы F. Kornicke [445], ясно говорит о крупноплодном голозерном овсе. Таким образом, в описании одного вида приводятся характеристики совершенно различных типов растений, что является источником постоянной систематической путаницы голозерных форм овса с разным уровнем ploидности. Дикорастущий вид *A. sterilis* делится на две разновидности и один подвид, который по описанию и по синонимике является культурным видом *A. byzantina* C. Koch, и для него дается характеристика ряда возделываемых сортов.

Существенный вклад в познание рода *Avena* внес А. И. Мальцев [96, 97], который рассматривал его в широком объеме, взяв за основу большинство наработок и выводов С. Haussknecht [375]. А. И. Мальцев, исследовав все известные в то время виды овса, в своей монографии «Овсюги и овсы» [97] дал наиболее полную филогенетическую систему типовой секции (*Euavena* Griseb.) рода *Avena* [357]. Он разделил ее на две подсекции, используя при этом признак характера верхушки нижней цветковой чешуи (леммы) [625]. Им были выделены включающая диплоидные и тетраплоидные виды подсекция *Aristulatae* Malz., у которой верхушка нижней цветковой чешуи рассечена на две ости, и включающая только гексаплоидные виды подсекция *Denticulatae* Malz., у которой верхушка нижней цветковой чешуи двузубчатая.

Объем этих подсекций, по мнению автора, включал 7 видов, представленных 22 подвидами, состоящими из 184 более мелких наследственных форм. В основу данной классификации была положена работа А. Thellung [719], но при этом был проведен тща-

тельный анализ как самой используемой системы, так и господствующих в то время основных принципов построения классификаций, в которых наиболее значимой таксономической единицей был подвид.

В первой подсекции – *Aristulatae* – А. И. Мальцев установил три группы родства (серии) – *Inaequaliglumis*, *Stipitae* и *Eubarbatae*, которые различались по длине колосковых и цветковых чешуй, характеру строения пленчатой зерновки и следу сочленения цветка с осью колоска. К серии *Inaequaliglumis* он отнес диплоидные виды *A. clauda* Durie. и *A. pilosa* М. В. По морфологическим и экологическим особенностям эти дикорастущие виды ближе всего стоят к секции *Avenastrum* С. Koch (овсяноподобных трав) и являются наиболее примитивными. По строению каллуса и типу сочленения цветка с осью колоска к ним приближаются также дикорастущие диплоидные виды *A. longiglumis* Durie. и *A. ventricosa* Balan., объединенные А. И. Мальцевым во вторую секцию – *Stipitae*. Их отличают сильно удлиненный каллус и очень длинная ножка нижнего цветка, а также произрастание на приморских песках, пастбищах и других уплотненных почвах. В третью серию – *Eubarbatae* – А. И. Мальцев выделил формы диплоидных и тетраплоидных видов, объединенных им в сборный вид *A. strigosa* Schreb. с подвидами *A. strigosa* subsp. *hirtula*, *A. strigosa* subsp. *barbata*, *A. strigosa* subsp. *wiestii*, *A. strigosa* subsp. *vaviloviana* и *A. strigosa* subsp. *abyssinica*. Виды, входящие в эту серию, резко отличаются от предыдущих коротким и тупым каллусом, наличием дикорастущих и культурных форм, в то время как две предыдущие серии были представлены только дикорастущими видами.

В то же время диплоидный вид *A. strigosa* subsp. *hirtula* (Lag.) Malz., по мнению А. И. Мальцева, дал начало культурному *A. strigosa* Schreb. subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell., который включает в себя формы *A. strigosa* Schreb. subsp. *strigosa* prol. *brevis* (Roth) Thell. и *A. strigosa* Schreb. subsp. *strigosa* prol. *nuda* (L.) Hausskn. Другой дикорастущий тетраплоидный подвид этого же вида – *A. strigosa* subsp. *vaviloviana* Malz., по мнению автора, явился родоначальником культурного *A. strigosa* subsp. *abyssinica* (Hochst.) Thell., а не *A. wiestii* (Steud.) Thell., как прежде считал L. Trabut [742]. Форма каллуса и укороченность остевидных отростков на верхнем конце нижней цветковой чешуи у форм *A. strigosa* subsp. *vaviloviana*, а также наличие на них двух боковых зубчиков, сближают их с видами гексаплоидной подсекции *Denticulatae*.

Гексаплоидные виды *A. fatua* и *A. sterilis*, объем которых был неоправданно увеличен автором, разделились соответственно на 8 и на 6 подвидов, половина из которых (4 и 3 соответственно) – дикие формы с легко осыпающимися пленчатыми зерновками, а другая половина – культурные с неосыпающимися зерновками. Признание А. И. Мальцевым овса посевного подвидом *A. fatua*, а *A. byzantina* – подвидом *A. sterilis* объясняется тем, что

он считал их родоначальниками культурных форм. А. И. Мальцев придавал большое значение степени пloidности и скрещиваемости форм между собой. Основанием для выделения из нескольких гексаплоидных видов только двух (*A. fatua* и *A. sterilis*) послужила их легкая скрещиваемость между собой.

Эта работа была по достоинству оценена многими исследователями и до сих пор остается наиболее цитируемой в мире монографией по систематике овса. Многие предположения по систематическому положению ряда видов, сделанные И. А. Мальцевым на основе анализа комплекса морфологических и биологических признаков, в дальнейшем были подтверждены данными генетики, кариологии и цитогенетики [620].

Упоминание в современной литературе о таксономической принадлежности видов овса, предложенных А. И. Мальцевым [97] и Н. И. Вавиловым [21], чаще всего переходит из монографии в монографию без просмотра оригинальных статей вышеупомянутых авторов. К сожалению, богатый материал по классификации рода *Avena* и, в частности, по культурным видам [138, 112, 115, 151, 152], накопленный в России после работ А. И. Мальцева, до настоящего времени не получил должного отражения в западной научной литературе.

В то же время последующие систематики не всегда соглашались с объединением А. И. Мальцевым перечисленных выше форм в крупные виды – *A. strigosa* Schreb., *A. fatua* L. и *A. sterilis* L. Учитывая различные ареалы, морфологические особенности и число хромосом, были вновь восстановлены как самостоятельные виды: *A. barbata* Pott., *A. wiestii* Steud., *A. sativa* L. и *A. ludoviciana* [152], а также *A. hirtula* Lag., *A. vaviloviana* Mordv., *A. abyssinica* Hochst. и *A. byzantina* C. Koch [112].

Следует отметить, что Р. Ю. Рожевиц [152] при обработке рода *Avena* для составления фундаментального труда «Флора СССР» использовал принципиальное деление всех видов в секции настоящих овсов (*Euavena* – Griseb.) [357] на две подсекции на основании характера верхушки нижней цветковой чешуи, такое деление впервые было выдвинуто Э. Регелем [625] и развито А. И. Мальцевым [97]. В то же время Р. Ю. Рожевиц в описании вида *A. nuda* L. допускает неточности, давая описания колоска, указывая, что он может быть трех- и многоцветковым. Это, по всей видимости, и привело к смешению описания мелкозерного и крупнозерного голозерного овса. Мелкозерный голозерный овес, по описанию К. Линнея [496], имеет только трехцветковые колоски с двумя остями, а крупнозерный голозерный овес имеет многоцветковый колосок. И, таким образом, неверно указывается, распространение этого уникального резко эндемичного вида. Р. Ю. Рожевиц [152] отмечает, что, по свидетельству И. В. Шмальгаузена [182] и А. А. Гроссгейма [27], *A. nuda* L. был распространен на юге СССР и на Кавказе, хотя еще И. А. Мальцевым [97] и

М. Ф. Петропавловским [138] было доказано, что ни родственный последнему вид *A. strigosa* никогда не распространялся на территории СССР южнее Белоруссии и северных районов Украины, и, тем более, никогда не произрастал на Кавказе, ни *A. nuda* L. никогда не произрастал на территории СССР и очень сомнительно, что он встречался на территории Восточной Европы.

Дальнейшее построение естественной классификации рода связано с работами С. А. Невского [122] и А. И. Мордвинкиной [112]. Для детальной разработки систем рода авторами, кроме подробной морфологической характеристики, использовались данные по иммунитету видов и отдельных форм, данные генетики, кариологии, а также уточненные данные по ареалам каждого вида.

С. А. Невский [122, 568] не принимал деление А. И. Мальцевым рода *Avena* на две секции. Он разделил его на семь серий по числу и размерам цветков в колоске, форме колосковых и цветковых чешуй и т. д. Стремление автора установить в пределах *A. sativa* L. мелкие группы с комплексом стабильных признаков в качестве самостоятельных видов привело к тому, что в одну серию и более мелкую группу (*strips*) совместно с *A. sativa* L. попал вид *A. ludoviciana* Durie., тогда как другой родственный вид *A. fatua* L., оказался в другой серии. Ошибочным было родственное соединение тетраплоидных видов *A. barbata* Pott. и *A. abyssinica* Hoch. в один ряд. В настоящее время установлено, что ближайшей дикорастущей родоначальной формой *A. abyssinica* Hoch. является не *A. barbata* Pott., а *A. vaviloviana* Mordv. [724]. Что касается *A. barbata* Pott. и *A. wiestii* Steud, то они представляют собой обособленные виды, не имеющие культурных форм. Недостаточно обосновано также выделение в самостоятельные виды *A. meridionalis* Roshev., *A. macrantha* Nevski, *A. volgensis* Nevski и *A. chinensis* Fisch. Первый вид из этого ряда правильнее принять за подвид *A. fatua* L., как его рассматривал А. И. Мальцев [97], а другие, соответственно классификации А. И. Мордвинкиной [112], следует считать разновидностями *A. sativa* L. Виды *A. persarum* и *A. grandis*, установленные С. А. Невским [122, 568], - это своеобразные голозерные формы с ограниченным ареалом, а *A. aemulans* Nevski составляет группу разновидностей сорно-полевого полбяного овса полиморфного вида *A. sativa* L.

При изучении большого разнообразия культурных видов овса, сосредоточенного в мировой коллекции ВИР, А. И. Мордвинкина [112] на основе уточнения ареалов этих видов и данных по иммунитету растений, полученных Н. И. Вавиловым [20], а также на основании установленных филогенетических связей между видами, разработанных А. И. Мальцевым [97], создала новую систему рода *Avena*. А. И. Мордвинкина в своей работе [112] по сравнению с системой И. А. Мальцева [97] уменьшила объем большинства видов, переводя все подвиды в ранг полноценных видов. Так, серию *Eubarbatae* Malz., она разде-

лила на три самостоятельные серии: *Barbatae* (Malz.) Mordv. с видами *A. barbata* и *A. wiestii*; *Aethiopicae* Mordv. – с *A. abyssinica* и *A. vaviloviana*; *Ibericae* Mordv. – с *A. hirtula* и *A. strigosa*. В подсекции *Denticulatae* Malz. она совершенно правильно восстановила виды *A. sativa*, *A. ludoviciana* и *A. byzantina*. А. И. Мордвинкина подразделила вид *A. strigosa* Schreb. на подвиды – *A. strigosa* subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell., *A. strigosa* subsp. *strigosa* proles *brevis* (Roth) Thell. и *A. strigosa* subsp. *strigosa* proles *nuda* (L.) Hausskn. Следует подчеркнуть, что при составлении своей системы А. И. Мордвинкина сохранила для форм, описанных К. Линнеем, как вид *A. nuda* L., ранг серии - *proles nuda* (L.) Hausskn. в пределах диплоидного культурного вида *A. strigosa* Schreb., имеющего европейское происхождение. Данными по кариологии и генетике было доказано, что такие формы нельзя рассматривать в качестве самостоятельного вида, так как они имеют тот же самый кариотип, что *A. strigosa*, и не имеют самостоятельного ареала [110, 128]. Как показали результаты опытов, голозерные диплоидные формы *A. strigosa* не скрещивались с гексаплоидным видом *A. sativ*, включая его голозерные формы, имеющие азиатское происхождение, что указывает на их различную генетическую природу [36, 187]. Было доказано, что наибольший полиморфизм признаков голозерных гексаплоидных овсов был найден в Китае, откуда эти формы и попали в Европу [20], так как по литературным данным известно, что только гексаплоидный голозерный овес выращивался в Китае в V в.н.э [40].

В ряду ботанических систем, разработанных в ВИРе в 1910-1930 гг. [504], классификация А. И. Мордвинкиной [112] получила широкое распространение, так как она в естественном виде соединила в себе детальную разработку видовых структур по А. И. Мальцеву [97] и глубину изучения внутривидового полиморфизма культурных видов, проведенную Ф. Коернике [445] и другими исследователями. С практической точки зрения главным достоинством данной системы было четкое положение в системе рода культурных и дикорастущих форм.

Следует отметить, что наиболее полная внутривидовая система, разработанная Ф. Коернике [445], использовалась в мировой литературе и на практике почти до 40-х годов XX века [176, 177]. К сожалению, после названных авторов дальнейшая разработка и, главное, использование на практике внутривидовых классификаций для рода *Avena* были прекращены. Это связано, прежде всего, с тем, что огромное разнообразие местных стародавних сортов и популяций культурных видов овса, особенно то, которое возделывалось в Европе в начале века, в 40-50-х годах было безвозвратно утрачено, и на смену им (во второй половине 40-х годов) пришли унифицированные селекционные сорта, чаще всего американского происхождения.

Иначе подошел к классификации диплоидного культурного овса R. Mansfeld [518]. Он объединил все пленчатые формы песчаного овса и формы вида *A. nuda* L. в сборный вид *A. nuda* Hojer, состоящий из 4 подвидов: *A. nuda* subsp. *nuda* Hojer, *A. nuda* subsp. *agraria* (Brot.) Mansf., *A. nuda* subsp. *brevis* (Roth) Mansf. и *A. nuda* subsp. *mandoniana* (Coss. et Bal.) Mansf. Гексаплоидные голозерные формы были отнесены им в ранг только одной разновидности *A. sativa* var. *chinensis*.

К сожалению, из-за недостаточной информированности авторов, в западной литературе до настоящего времени продолжает дискутироваться вопрос об уровне ploидности и систематическом положении гипотетического вида *A. nuda* L., и современные ботаники до сих пор выделяют эти формы голозерного овса в отдельный, хотя и диплоидный вид, или выделяют его на уровне разновидности [482].

Следует отметить, что в последнем английском переиздании системы Р. Мансфельда Р. Hanelt [367] для рода *Avena* L. приводит очень ограниченный набор видов овса без каких-либо пояснений: диплоидные – *A. brevis* Roth., *A. hispanica* Ard. ex Saggi, *A. nuda* L., *A. strigosa* Schreb., тетраплоидные – *A. abyssinica* Hochst., *A. insularis* Ladiz., *A. magna* Murph. et Terrell, *A. murphyi* Ladiz., гексаплоидные – *A. sterilis* L. и *A. sativa* L. В то же время в предыдущем издании самого Р. Мансфельда [519] описываются и другие виды: из диплоидных - *A. canariensis* Baum, Rajh. et Samp., *A. damascena* Rajh. et Baum, *A. hirtula* Lag., из тетраплоидных - *A. barbata* Pott, *A. vaviloviana* Mordv., *A. maroccana* Gdgr., из гексаплоидных *A. fatua* L., *A. hybrida* Peterm. Кроме публикации 1959 года [518], внутривидовая систематика видов овса нигде больше не приводится, и гексаплоидный культурный вид *A. byzantina* C.Koch. представлен в ранге вида. Во всех других изданиях последний упоминается только как синоним вида *A. sativa* L.

В то же время, разделение гексаплоидных видов на культурные (*A. sativa* L., *A. byzantina* C. Koch) и дикорастущие (*A. sterilis* L., *A. fatua* L. и *A. ludoviciana* Durie.), проведенное Р. Ю. Рожевиц [152] и А. И. Мордвинкиной [112], было одобрено последующими исследователями.

Подобным же образом построили свои классификации D. R. Sampson [653], T. R. Stanton, F. A. Coffman [273] и др., считавшие, что восстановление статуса видов, которые в классификациях А. Thellung [717] и А. И. Мальцева [97] рассматривались как подвиды, оправдывается удобством практического использования их в селекции.

В современных классификациях рода *Avena* L. наблюдаются две тенденции: увеличение объема видов по результатам скрещиваемости при сокращении числа видов – это 7 [471] или 14 [460] видов, или дробление их на более мелкие на основании различий переходных форм по морфологическим признакам - 34 вида [215].

Сокращение числа видов основано на концепции «биологических видов», которая была сформулирована большей частью для животных объектов, но использовали ее и специалисты, работавшие с растительными объектами [388, 536, 537].

На основе этой концепции G. Ladizinsky и D. Zohary [471] объединили все многообразие форм овса только в семь видов: *A. clauda* Durie., *A. strigosa* Schreb., *A. magna* Murphy et Ter., *A. murphy* Ladiz., *A. sativa* L., *A. ventricosa* Balan. и *A. longiglumis* Durie. В отличие от А. И. Мальцева [97], они сделали диплоидный вид *A. pilosa* M.B. подвидом *A. clauda* Durie., а все гексаплоидные формы объединили в один вид *A. sativa* L. Не следовало также, по нашему мнению, включать в один сборный вид *A. strigosa* Schreb. диплоидные и тетраплоидные формы с различным ареалом и различающимися кариотипами. Эта система не встретила поддержки в работах последующих исследователей.

Позднее G. Ladizinsky [462] добавил в многообразие форм овса еще 7 видов, и в результате система стала состоять из 14 сборных, так называемых биологических видов, которые напрямую не скрещиваются между собой. Остальные виды им определялись как таксономические и входили в состав биологических, без разделения на культурные и дикорастущие формы. Таксономические виды, по мнению G. Ladizinsky [460], могут обладать комплексом морфологических различий, но не обладают репродуктивным барьером. Наиболее важные как для производства, так и для селекции многочисленные формы гексаплоидных видов овса им были выделены в один вид *A. sativa* L., в котором близкородственный вид *A. byzantina* C. Koch, имеющий специфический ареал, не упоминается даже как таксономический вид. В этом случае происходит неоправданное укрупнение объема видов, основанное только на данных кариологии, независимо от их ареалов и резко выраженного морфологического разнообразия.

В другом случае В. Ваум [215] в своей монографии описывает 27 видов и 7 межвидовых гибридов F_1 . Для своей системы он использовал формальный подход, основанный на анализе изменчивости 27 признаков с применением метода нумерической таксономии. Среди наиболее значимых признаков им были использованы форма цветковых пленок-лодикул и эпибласта, а также уровень ploидности вида. В. Ваум [214], проанализировав огромный коллекционный растительный материал, включающий 10 тыс. листов гербария, 5 тыс. образцов, выращенных в поле и 4 тыс. образцов семян, собранных различными экспедициями в основных центрах происхождения рода *Avena*, разделил весь род на 7 секций.

В. Ваум [215] отказался от разделения рода *Avena* на две большие группы по характеру верхушки нижней цветковой чешуи, как это было сделано у А. И. Мальцева [97], поскольку он обнаружил все переходы от двузубчатой до двухостистой верхушки. Весьма

ценны его исчерпывающие комментарии к типовым экземплярам почти всех ранее установленных биномиалов, а также оценка степени сходства и различий близких таксонов.

Так, автором в одну секцию *Avena* были объединены все гексаплоидные культурные и дикорастущие виды: *A. fatua*, *A. maxima*, *A. occidentalis*, *A. sativa*, *A. septentrionalis*, *A. sterilis*, *A. trichophylla*. Во вторую секцию *Ethiopica* были включены тетраплоидные эндемичные эфиопские виды: *A. abyssinica*, *A. vaviloviana*. Следует отметить, что в секцию *Agraria* он помещает диплоидные культурные виды, а именно *A. agraria*, *A. brevis*, *A. strigosa* и, что очень важно, вид *A. nuda*. Включение следующих видов в секцию *Tenuicarpa*, а именно тетраплоидного вида *A. barbata*, диплоидных видов *A. canariensis*, *A. damascena*, *A. hirsuta*, *A. hirtula*, *A. prostrata*, *A. longiglumis* и *A. wiestii*, кажется очень спорным, так как с современной точки зрения они обладают различными геномами и морфологическими признаками. Зато объединение всех видов с вариантами генома С в одну секцию *Ventricosa* вполне закономерно: *A. clauda*, *A. eriantha*, *A. ventricosa*. Кроме этого, в секцию *Avenatrichon* был введен многолетний вид *A. macrostachya*, который ранее И. А. Мальцев [97] относил к секции овсяноподобных трав. Такое введение многолетнего вида в род *Avena* было убедительно доказано В. Ваум в предыдущих исследованиях [209]. И, наконец, в последнюю секцию *Pachycarpa* были объединены два тетраплоидных вида с геномом АС: *A. magna* и *A. murphyi*.

Нахождение множества гибридных форм между овсом посевным (*A. sativa* L.) и византийским (*A. byzantina* С. Koch) побудило В. Ваум [215] отнести большинство форм византийского овса к посевному и частично к *A. sterilis*. Автор также дал описание ряда видов гибридного происхождения: *A. clauda* x *A. eriantha* ($2n=14$), *A. abyssinica* x *A. vaviloviana* ($2n=28$), *A. sativa* x *A. fatua* ($2n=42$) и *A. sativa fatuoid*. Увеличение числа видов за счет включения гибридных форм и мутаций (фатуойды), а также расчленение рода на семь секций не всегда обосновано. В настоящее время, учитывая широкое возделывание гибридных сортов и огромное сортовое разнообразие посевного и византийского овса, большинство форм связано целым рядом переходов.

Среди дикорастущих растений овса аналогичная картина издавна отмечалась многими исследователями [418, 376, 742]. Что же касается овсюгоподобных форм, которые эпизодически встречаются в сортах посевного (в виде фатуойдов) и византийского (в виде стерелойдов) овса, то они представляют собой мутации, мимикрирующие по основным морфологическим и биологическим признакам исходные формы, и их следует рассматривать как сортовую примесь.

В своих работах В. Ваум [214, 215] не придавал большого значения таким важным видовым критериям, как экология и ареал, и необоснованно возвеличил таксономическую

значимость таких мелких признаков, к тому же довольно пластичных, как форма лодикул и эпибласта. Рассмотрение возделываемых видов в отрыве от их дикорастущих сорно-полевых форм не приветствовали предшествующие ему сторонники естественной системы рода – С. Haussknecht [377], Н. И. Вавилов [20], А. И. Мальцев [96, 97], G. Ladizinsky и D. Zohary [471] и др.

По А. И. Мальцеву [97], который полностью разделял взгляды С. Haussknecht [375], вид – это естественный цикл дикорастущих, сорно-полевых и возделываемых форм. Многие авторы правильно выводили культурные виды от определенных дикорастущих и сорных, устанавливая соподчиненность между близкородственными видами [20, 96, 97, 112, 377, 717, 742]. Родоначальной формой для *A. sativa*, по их мнению, послужил *A. fatua*, от *A. sterilis* произошла *A. byzantina*, от *A. barbata* – *A. strigosa*, *A. brevis*, от *A. vaviloviana* – *A. abyssinica*. Это естественные ряды близких форм, причем каждый из них имеет собственный центр формообразования, вполне изолированный от других.

Н. Н. Цвелевым [178] при таксономической обработке рода *Avena* L. было отмечено, что около 25 близкородственных видов овса распространено в странах древнего Средиземноморья, и им было приведено для территории СССР только 13 из них (*A. sterilis*, *A. byzantina*, *A. fatua*, *A. aemulans*, *A. volgensis*, *A. sativa*, *A. chinensis*, *A. barbata*, *A. strigosa*, *A. nuda*, *A. clauda*, *A. eriantha*, *A. ventricosa*), которые встречаются на территории бывшего СССР. В то же время, по нашим данным и по литературным источникам известно, что вид *A. nuda* описанный К. Линнеем [496], никогда не встречался на территории республик бывшего СССР. С другой стороны, формы, упомянутые Н. Н. Цвелевым [178], как полноценные виды, *A. aemulans* Nevski, *A. volgensis* Nevski и *A. chinensis* Fisch. следует отнести к разряду разновидностей полиморфного вида *A. sativa* L., как считали еще Н. И. Вавилов [20] и А. И. Мордвинкина [112]. Принципиальное отличие классификации Н. Н. Цвелева [178] заключается в том, что он отказался от деления видов на подсекции и не использует в ключах для определения видов такой важный таксономический признак, как характер верхушки нижней цветковой чешуи, на котором базировали свои классификации Э. Регель [625], А. И. Мальцев [97], Р. Ю. Рожевиц [152] и А. И. Мордвинкина [112].

Примером современной классификации секции настоящих овсов *Avena* может служить систематика С. Romero Zarco [644]. Автор подразделяет всю секцию на три подсекции – *Avena*, *Triaristata* и *Ventricosa*, в которые включает 8 видов и 10 подвидов, произрастающие на территории Испании и Балеарских о-вов. В подсекции *Avena* автор объединяет гексаплоидные и тетраплоидные виды: *A. sativa* (включая subsp. *byzantina*), *A. sterilis* (включая subsp. *ludoviciana*), *A. murphyi* и *A. fatua*. По нашему мнению, автор правильно выделяет, хотя и на подвидовом уровне, *byzantina* и *ludoviciana*, но в то же время он при-

нимает за синоним вида *A. sterilis* вид *A. maroccana* Gndg., который западные исследователи справедливо считают синонимом тетраплоидного вида *A. magna* Murphy et Terr. В подсекцию *Triaristata* объединяются тетраплоидные и диплоидные виды: *A. barbata*, *A. strigosa* и *A. longiglumis*. Следует отметить, что в сборный вид *A. barbata* включено 5 подвидов, из которых только *A. barbata* subsp. *barbata* – тетраплоид, а остальные *A. barbata* subsp. *lusitanica*, *A. barbata* subsp. *castellana*, *A. barbata* subsp. *hirtula* и *A. barbata* subsp. *wiestii* являются диплоидными формами. Относительно нового *A. barbata* subsp. *castellana* автор сомневается в его диплоидной природе, так как, скорее всего, не имеет живого растительного материала, а основывается на его выделении только на единичном гербарном экземпляре. Относительно плоидности *A. barbata* subsp. *wiestii*, автор, ссылаясь на В. Baum [215], утверждает, что он может быть диплоидом или тетраплоидом. По нашему мнению, если это тетраплоид, то эта форма уже относится не к *A. barbata* subsp. *wiestii*, а к виду *A. barbata* Pott. Приводя синонимы *A. barbata* subsp. *hirtula*, автор упоминает вид *A. prostrata* Ladiz., но в то же время хорошо известно, что последний, скорее всего, исчезающий эндемичный вид Испании. Культурный вид *A. strigosa*, который происходит с территории Испании, где широко распространен, разделен на два подвида - *A. strigosa* subsp. *strigosa* и *A. strigosa* subsp. *brevis*, что согласуется с нашим представлением об этом полиморфном диплоидном виде. К подсекции *Ventricosa* автор относит только один вид *A. eriantha*, хотя подразумевает, что в эту подсекцию входят и родственные формы *A. ventricosa* и *A. clauda*. К сожалению, автор не уделил внимание очень интересному эндемичному виду Канарских о-вов (Испания) *A. canariensis*, но, по всей видимости, он считает, что происхождение и филогения этого вида связаны, большей частью, с Африканским континентом.

Таким образом, история систематики рода *Avena* выявила некоторые проблемы, связанные с таксономическим положением ряда видов, их объемом и синонимикой. Несмотря на то, что на протяжении последних лет были проведены многочисленные экспедиции по сбору видов овса, в результате чего было описано множество новых видов, но путаница, которая существовала с XIX века в систематическом положении некоторых из них, сохраняется до сих пор.

СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА РОДА

Уточнение объема и положения видов в системе рода, на основе комплексного изучения внутривидового разнообразия, в первую очередь по морфологическим признакам,

очень важно как для систематизации, так и для идентификации материала в работе по сохранению образцов растительных ресурсов. Такой комплексный подход к систематике культурных растений и их диких сородичей всегда использовался при работе с мировыми коллекциями ВИР [2, 16, 56, 97, 155, 156, 504].

По Н. И. Вавилову, вид – это сложная подвижная, обособленная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом, подчиняющаяся действию закона гомологических рядов в наследственной изменчивости [23]. Для определения системы вида необходимо проведение изучения внутривидового разнообразия из разных зон ареала и установление размаха изменчивости признаков в разных условиях среды. Эти положения, по нашему мнению, являются теоретической основой, которая позволяет строить прогноз нахождения различных форм растений и объясняет, как система наследственных форм вида эволюционирует соответственно условиям произрастания. Закон гомологических рядов помогает установить твердые основы систематики культурных растений, дает представление о месте каждой систематической единицы в огромном богатстве растительного мира. В нашем понимании вид – это основная таксономическая категория. Сходные между собой, близкие родственные виды формируют роды. Род – это дискретный комплекс видов. Если вид предполагает специфичность, обособленность, то род и более высокие категории несут функцию объединения и упорядочения, подчеркивая не различия между видами, а сходство между группами видов. Сложность системы вида как целого, состоящего из связанных и взаимно проникающих друг в друга частей, форм и генотипов, особо подчеркивает в своей работе Н. И. Вавилов [23], указывая на факты, связанные с родом *Avena* L. И поэтому реальная внутривидовая классификация в нашем понимании базируется на комплексном подходе к понятию ранга разновидности, как объективной единицы сложных полиморфных видовых систем.

Система рода *Avena* L. [150, 151], которая долгое время используется в ВИРе для определения видов овса, была построена на основе системы А. И. Морвинкиной [112, 116]. При разработке положения видов в системе рода были использованы принципы построения, предложенные А. И. Мальцевым [97], основанные на характере верхушки нижней цветковой чешуи. Позже система была дополнена вновь описанными диплоидными и тетраплоидными видами [150].

Все виды подсекции настоящих овсов делились на две подсекции *Aristulatae* Malz. и *Denticulatae* Malz. Первая подсекция делится на 5 серий. В серию *Inaequaliglumis*, *Stipitatae* и *Strigosa* входят диплоидные виды, в *Abyssinica* и *Mediaterranea* – тетраплоидные виды. Вторая подсекция, состоящая из двух серий *Fatua* и *Sativa*, объединяет все гексаплоидные виды. Все культурные виды, наряду с дикорастущими видами, входили в различ-

ные серии, имеющие одноименные названия (*Strigosa*, *Abyssinica*, *Sativa*). В то же время традиционное деление настоящих овсов на две подсекции, в первую из которых входят все диплоиды и тетраплоиды, в настоящее время не оправдано. Подсекция *Aristulatae*, в понимании А. И. Малцева [97], объединяет все диплоидные и тетраплоидные виды с остевидными заострениями верхней части нижней цветковой чешуи, в то же время такие виды, как *A. bruhnsiana*, *A. ventricosa*, *A. canariensis*, *A. magna* и *A. murhpyi*, входящие в эту подсекцию, имеют зубовидные заострения верхней части нижней цветковой чешуи. Поэтому такое деление не отражает понимание объема ранга подсекции *Aristulatae*. Кроме того, в последнее время были описаны тетраплоидные виды *A. agadiriana* [217] и *A. insularis* [464] с зубовидными заострениями верхней части нижней цветковой чешуи, которые по определению не могут быть отнесены к подсекции *Aristulatae*, как это сделано в системе Н. А. Родионовой и др. [150]. В связи с этим появилась необходимость пересмотреть систематическое положение некоторых дикорастущих видов овса.

В системе Н. А. Родионовой и др. [151] были дополнены и подробно разработаны внутривидовые таксоны для четырех культурных видов овса различной ploidy: *A. sativa* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. abyssinica* Hochst. и *A. strigosa* Schreb. В основу данной классификации были положены хорошо заметные и легко различимые морфологические признаки: форма метелки, цвет и опушение цветковых чешуй, длина колосковых чешуй, остистость, характер соединения цветков в колоске и наличие пленок у зерновки. Все эти признаки очень удобны в работе и легко определяются как в поле, так и в лабораторных условиях при работе с коллекционным материалом.

В данной системе овес посевной *A. sativa* L. был обоснованно разделен на два подвида – пленчатые (*A. sativa* subsp. *sativa* Rod. et Sold.) и голозерные (*A. sativa* subsp. *nudisativa* (Husnot.) Rod. et Sold.) овсы, каждый из которых имеет свой ареал и существенные различия по морфологическим признакам строения метелки и цветковых чешуй. Типовой подвида, наиболее полиморфный, подразделялся на четыре группы разновидностей, в которые входили 27 разновидностей и 17 форм. Две группы разновидностей *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *sativa* Rod. et Sold. и *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *orientalis* (Schreb.) Mordv. включали типичные культурные формы овса, две другие группы *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis* Vav. и *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* Vav. – сорно-полевые формы, засоряющие посева. Во второй подвида в качестве разновидностей вошли все крупнозерные голозерные формы, описанные предыдущими авторами, как *A. chinensis* Fisch., состоящий из 6 разновидностей.

Другой гексаплоидный культурный вид *A. byzantina* C. Koch был логически разделен на три подвида *A. byzantina* subsp. *byzantina* Rod. et Sold., *A. byzantina* subsp. *nodipu-*

bescens (Malz.) Mordv. и subsp. *denudate* (Hauskn.) Rod et Sold. Типовой подвид, наиболее полиморфный, подразделялся на две группы (*A. byzantina* subsp. *byzantina* convar. *byzantina* Rod. et Sold. и *A. byzantina* subsp. *byzantina* convar. *secundae* Mordv. ex. Sold.) из 13 разновидностей, второй подвид *A. byzantina* subsp. *nodipubescens* насчитывает три разновидности и две формы, а третий существует только в виде гербарного образца и описания, которое дал А. И. Мальцев [97]. (Herb. С. Америка (America bor.): № 824 – Bureau of Plant Industry, 1925 (F. Coffman).

Диплоидный культурный вид *A. strigosa* Schreb. был целесообразно разделен на три подвида – *A. strigosa* subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell., *A. strigosa* subsp. *brevis* Husn. и *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (Vav.) Kobyl et Rod. В типовой подвид входили десять разновидностей и четыре формы, во второй – восемь разновидностей и три формы и в третий входила форма, описанная К. Линнеем [496] под названием вида *A. nuda* L., характеризующаяся полуоднобокой метелкой, трехцветковыми колосками с двумя нижними остистыми цветками и очень мелкими зерновками. У наименее полиморфного монотипичного тетраплоидного эндемичного вида Эфиопии *A. abyssinica* Hochst. не было деления на подвиды и было выделено только 5 разновидностей.

Таким образом, рассмотренная система рода *Avena* в целом нуждается в пересмотре и в уточнении положения видов, хотя детально разработанная внутривидовая классификация культурных видов в полном объеме может быть использована в дальнейшей работе с мировой коллекцией овса. Кроме этого, большое разнообразие и постоянно увеличивающийся объем сохраняемого материала по дикорастущим видам овса требуют построения современной, детально разработанной и практически приемлемой внутривидовой системы дикорастущих видов на основе анализа таксономически значимых признаков.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПОЛОЖЕНИЮ ВИДОВ

Ценность тщательно разработанных, вплоть до разновидности и формы, систем культурных видов заключается в том, что данные системы включают комплекс различных, в первую очередь морфологических признаков, которые применяются на протяжении нескольких десятилетий для идентификации, а, следовательно, – для изучения и сохранения всего видového разнообразия овса.

В настоящее время ВИР располагает коллекцией овса, насчитывающей около 10000 образцов, относящихся к четырем культурным видам, и 2000 образцов, принадлежащих к 22 дикорастущим видам, которые достаточно полно отражают спектр всего внутри- и

межвидового разнообразия рода *Avena*. Предыдущее изучение видовой коллекции было проведено в 1970-1971 гг., когда она насчитывала только 160 образцов дикорастущих видов овса [133]. В последующие годы коллекция дикорастущих видов существенно возросла, и только за последнее десятилетие путем выписки она пополнилась более чем 400 новыми образцами, относящимися к традиционным и вновь описанным видам из всех регионов происхождения и разнообразия рода *Avena* бассейна Средиземного и Черного морей [500, 506]. В коллекцию были привлечены дикорастущие виды овса, которые упоминались в систематике Н. А. Родионовой и др. [151], но не были изучены по морфологическим признакам. Среди них были формы диплоидных видов *A. atlantica* Baum, *A. damascena* Rajh. et Baum, *A. prostrata* Ladiz., тетраплоидных - *A. agadiriana* Baum et Fedak, *A. murphyi* Ladiz., *A. macrostachya* Balan. и гексаплоидного - *A. occidentalis* Durie. [501]. Кроме этого, в коллекцию были привлечены многолетний перекрестноопыляемый тетраплоидный вид *A. macrostachya* Balan. и недавно описанный тетраплоидный вид - *A. insularis* Ladiz.

На основе комплексного изучения всего видового потенциала предлагается уточненная система видов рода *Avena* (табл. 6). Мы предлагаем делить весь род на два подрода *Avenastrum* C. Koch, к которым относятся многолетние овсяноподобные травы, и типовой подрод *Avena*, куда относятся все однолетние виды овса. Типовой подрод *Avena* мы подразделяем на две секции *Aristulatae* (Malz.) Losk. и *Avenae* [86]. Мы считаем не правомерным деление рода на секции и секции на подсекции, предложенное А. И. Мальцевым [97], где он включал все диплоидные и тетраплоидные виды в подсекцию *Aristulatae*, а гексаплоидные - в *Denticulatae*. Виды, имеющие промежуточный характер нижней цветковой чешуи, который А. И. Мальцев [97] называл *bisubulatae*, то есть шиловидным заострением, он относил к подсекции *Aristulatae* Malz. (в то время только виды *A. ventricosa* Balan. и *A. bruhnsiana* Grun. имели этот признак), мы относим к подсекции *Avenae*. В настоящее время насчитывается уже четыре таких вида с промежуточным шиловидным заострением нижней цветковой чешуи, отличающиеся различным уровнем ploидности [86].

Конспект системы рода *Avena* L.

I. Subgenus *Avenastrum* (C.Koch) Losk. comb.nov.

1. *Avena macrostachya* Balan.

II. Subgenus *Avena*

1. Sect. *Aristulatae* (Malz.) Losk. comb.nova

1. *A. pilosa* M. B.
2. *A. clauda* Durie.
3. *A. prostrata* Ladiz.
4. *A. damascena* Rajh. et Baum

5. *A. longiglumis* Durie.
6. *A. wiestii* Steud.
7. *A. hirtula* Lagas.
8. *A. atlantica* Baum
9. *A. strigosa* Schreb.
10. *A. barbata* Pott
11. *A. vaviloviana* Mordv.
12. *A. abyssinica* Hoch.

2. Sect. *Avenae*

1. *A. ventricosa* Balan.
2. *A. bruhnsiana* Grun.
3. *A. canariensis* Baum et Fed.
4. *A. agadiriana* Baum et Fed.
5. *A. magna* Murph. et Terr.
6. *A. murphyi* Ladiz.
7. *A. insularis* Ladiz.
8. *A. fatua* L.
9. *A. occidentalis* Durie.
10. *A. sterilis* L.
11. *A. ludoviciana* Durie.
12. *A. byzantina* C.Koch
13. *A. sativa*

Для определения всех видов данного рода были разработаны новые ключи. Необходимость изменения ключей для определения видов была продиктована тем, что современная система рода, в соответствии с последним изданием ботанической номенклатуры, должна была иметь строго дихотомическую структуру на уровне тезы и антитезы. С другой стороны, многим видам, которые упоминались в предыдущей системе Н. А. Родионовой и др. [151], не были даны ключи для их определения. Среди таких дикорастущих видов были диплоидные *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. atlantica*, тетраплоидные *A. murphyi*, *A. agadiriana*, *A. macrostasha* и гексаплоидный *A. occidentalis*, а также вновь описанный тетраплоидный вид *A. insularis* Ladiz.

Ключи для определения видов рода *Avena* были составлены на основании изучения морфологических признаков образцов мировой коллекции всего видового разнообразия. Вместе с ними представлена вся синонимика по всем приведенным в уточненной системе видов и определен их ботанический диагноз [86].

Ключи для определения видов рода *Avena* L.

1. Многолетние растения.....*A. macrostachya* Balan.
- Однолетние растения.....2
2. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя тонкими остями3
- Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя зубцами или шиловидными заострени-
ми.....14
3. Колосковые чешуи очень неравные, нижняя почти вдвое короче верхней.....4
- Колосковые чешуи почти равные или немного неравные.....5
4. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко опадают...*A. clauda* Durie.
- Только один нижний цветок в колоске с отчленением, опадает колоском....*A. pilosa* M. B.
5. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко опадают.....6
- Только один нижний цветок в колоске с отчленением, опадает колоском.....7
6. Колосковые чешуи длиной до 40 мм, каллус очень длинный около 10 мм, шиловид-
ный.....*A. longiglumis* Durie.
- Колосковые чешуи длиной 10-20 мм, каллус округлый или отсутствует.....8
7. Каллус эллиптической формы, ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой
чешуи.....*A. atlantica* Baum
- Ость прикрепляется в других частях цветковой чешуи.....9
8. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко опадают.....10
- Все цветки в колоске без сочленений, при созревании не опадают.....13
9. Колосковые чешуи длиной только 12-15 мм, стебель стелющийся.....*A. prostrata* Ladiz.
- Колосковые чешуи длиной около 20 мм, стебель прямостоя-
чий.....*A. damascena* Rajh. et Baum
10. Нижняя цветковая чешуя на верхушке заканчивается только двумя остями, колосковые
чешуи с 9-10 жилками.....*A. barbata* Pott.
- Нижняя цветковая чешуя на верхушке, кроме двух остей, несет 1-2 боковых зубчика,
колосковые чешуи с 7-9 жилками.....11
11. Нижняя цветковая чешуя на верхушке несет один боковой зубчик и две длинные ости,
которые заметно превышают колосковые чешуи, след сочленения на каллусе продолгова-
тый.....*A. hirtula* Lagas.
- Нижняя цветковая чешуя на верхушке несет два боковых зубчика и две ости, след со-
членения на каллусе почти яйцевидный или округлый.....12
12. Ости на концах цветковых чешуй длиной 3-6 мм.....*A. wiestii* Steud.
- Ости на концах цветковых чешуй длиной всего около 1 мм..*A. vaviloviana* (Malz.) Mordv.
13. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя длинными остями иногда несет еще
один боковой зубчик, метелка прямостоячая или одногривая.....*A. strigosa* Schreb.
- Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя короткими остями и с двумя боковыми
зубчиками, метелка пониклая.....*A. abyssinica* Hochst.
14. Все цветки в колоске при созревании легко опадают.....15

- Все цветки в колоске при созревании отделяются только обламыванием.....24
- 15. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании опадают отдельными цветками.....16
 - Только один нижний цветок в колоске с отчленением, опадает колоском.....17
- 16. Колоски с 2-3 цветками, колосковые чешуи длиной 23-25 мм.....*A. fatua* L.
 - Колоски с 3-4 цветками, колосковые чешуи длиной 16-20 мм.....*A. occidentalis* Durie.
- 17. Каллус длинный шиловидной формы18
 - Каллус эллиптической, овальной или округлой формы.....19
- 18. Каллус длиной 5 мм, колосковые чешуи длиной 27-30 мм.....*A. ventricosa* Balan.
 - Каллус длиной 10 мм, колосковые чешуи длиной до 40 мм.....*A. bruhnsiana* Grun.
- 19. Колоски маленького размера, длина колосковой чешуи 15-20 мм.....20
 - Колоски большого размера, длина колосковой чешуи 25-30 мм.....21
- 20. Колоски маленького размера с 2-3 цветками, колосковые чешуи длиной 18-20 мм.....*A. canariensis* Baum et Fed.
 - Колоски маленького размера с 2 цветками, колосковые чешуи длиной 15-18 мм.....*A. agadiriana* Baum et Fedak
- 21. Колоски большого размера с 2, реже 3 цветками, колосковые чешуи длиной 25-30 мм.....*A. ludoviciana* Durie.
 - Колоски большого размера с 3-5 цветками.....22
- 22. Каллус округлой формы.....23
 - Каллус овальной или эллиптической формы.....24
- 23. Колоски с 3-4 цветками, цветковая чешуя очень сильно опушена.....*A. magna* Murphy et Terr.
 - Колоски V-образной формы с 3-5 цветками, цветковая чешуя средне опушена.....*A. sterilis* L.
- 24. Ость прикрепляется в 1/4 части от верхушки цветковой чешуи, каллус овальной формы.....*A. muprhyi* Ladiz.
 - Ость прикрепляется ниже 1/3 части от верхушки цветковой чешуи, каллус эллиптической формы.....*A. insularis* Ladiz.
- 25. Площадка излома нижнего цветка прямая, верхний цветок при обмолоте отделяется от ножки колоска вверху, ножка остается при нижнем цветке.....*A. sativa* L.
 - Площадка излома нижнего цветка скошенная, верхний цветок, сросшийся с ножкой, при обмолоте ножка ломается посередине.....*A. byzantina* C. Koch

Система рода *Avena* L.

Avena macrostachya Balan., in Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 107; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Ladiz., 1989, Rep. Work. Gr. Avena.,: 19-32. - *Helictotrichon macrostachyum* Holub, 1958, Pflanzentaxonom.,: 101-133.

Растения многолетние. Стебли восходящие голые. Листья вертикальные с реснитчатым опушением. Междоузлия и узлы голые. Язычок укороченный. Метелка короткая, малоколосковая, большей частью сжатая, с торчащими вверх, почти прямостоячими колосками. Растения перекрестноопыляющиеся, цветки с крупными пыльниками желтого цвета с антоцианом. Колоски малого размера 6-8-цветковые. Колосковые чешуи короткие, очень неравные с 7 жилками. Цветковые чешуи средней длины, слабо опушены. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя остевидными заострениями. Ость прикрепляется ниже 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Каллус линейно-удлиненный.

Avena clauda Durie., 1845, Rev. Bot., 1: 360, excl. syn.; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 111, t. 41, f. 2; Steud., 1855, Syn. Pl. gram., 1: 234; Hausskn., 1894, Mitteil. Thur. Bot. Ver., 6: 42, 45; idem, 1899, Mittel. Thur. bot., XIII, XIV: 47, excl. var. *solida* Hausskn.; Batt. et Trabut, 1895, Fl. Alger. Monocot.: 180; idem. 1902, Fl. anal. Alger.: 370; Мальцев, 1930, Овс. и Ов.,: 230; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 260; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Цвелев, 1976, Злаки СССР.,: 242; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,: 100-102.

Стебли прямостоячие или коленчато-восходящие, голые, тонкие с голыми узлами. Листья зеленые, узкие, с обеих сторон опушены редкими волосками, по краям волосисто-реснитчатые или голые, отклоненные или вертикальные, прикорневые часто на концах скрученные. Влагалища нижние волосистые, верхние голые. Язычок укороченный. Метелка рыхлая, однобокая или полуоднобокая, малоколосковая. Колоски трех-пятицветковые, остистые все с сочленениями, осыпающиеся при созревании. Колосковые чешуи очень неравные; нижняя почти вдвое короче верхней, с 7 жилками. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя тонкими остями или остевидными заострениями. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Зерновка пленчатая, удлиненная, остистая. Ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Цветковые чешуи малой или средней величины, голые или опушенные, опушение белого цвета. Каллус удлиненный, около 3 мм в длину, линейный.

Avena pilosa M.B., 1819, Fl. Taur.-cauc., III Suppl.: 84; Griseb., 1844, Spicil. Fl. rumel.: 452; Koch C., 1848, in Linnaea, XXI: 392; Ledeb., 1853, Fl. Ross., 4: 413; Steud., 1855, Syn. Pl.

gram.: 231; Coss. et Durieu, 1855, Expl. Sc. Alger., II: 109; Batt. et Trabut, 1895, Fl. Alger. Monocot.: 179; idem. 1902, Fl. anal. Alger.: 370; Мальцев, 1930, Овс. и Ов.: 233; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 261; Родионова и др., 1994, Культ. фл.: 102-105. – *A. eriantha* Durie., 1845, Rev. Bot., 1: 360; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 109; Невский, 1934, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8в, 17: 3; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Цвелев, 1976, Злаки СССР,: 243; Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198. – *A. clauda* var. *solida* Hausskn., 1885, Mitt. geogr. Ges., 3: 237-239.

Стебли прямостоячие или коленчатые, опушенные или голые, гладкие, тонкие. Листья зеленые или сизые, пониклые или вертикальные, с обеих сторон опушены редкими волосками, по краям волосисто-реснитчатые или голые, прикорневые часто на концах скрученные. Язычок укороченный. Влагалища голые или волосистые, узлы опушенные или голые. Метелка полуоднобокая или однобокая, рыхлая, пониклая, малоколосковая. Колосковые чешуи очень неравные, нижняя почти вдвое короче верхней, с 7 жилками. Колоски средней величины, двух-трехцветковые. Цветковые чешуи средней величины, голые или опушенные, опушение белого цвета. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя тонкими остями или остевидными заострениями. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Ость прикрепляется в 1/2 части от верхушки цветковой чешуи. Каллус удлинённый, около 3-4 мм в длину, линейный.

Avena ventricosa Balan. ex Coss., 1854, Bull. Soc. Bot. Franc., 1: 14; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 109; Мальцев, 1930, Овс. и Ов.: 240, excl. subsp. *bruhnsiana* (Grun.) Malz.; Ladiz. et Zohary, 1971, Euphyt.: 385-387; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Цвелев, 1976, Злаки СССР,: 243; Родионова и др., 1994, Культ. фл.: 110.

Стебли прямые или коленчатые, голые, тонкие. Листья зеленые, узкие, вертикальные, с обеих сторон опушены редкими волосками, по краям волосисто-реснитчатые, прикорневые часто на концах скрученные. Язычок укороченный или удлинённый. Метелка многоколосковая, пониклая. Колосковые чешуи немного неравные, около 27-30 мм длиной, с 7 жилками. Колоски средней величины, двухцветковые. Цветковые чешуи малой величины, голые. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя шиловидными заострениями. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Ость прикрепляется в 1/2 части от верхушки цветковой чешуи. Каллус очень длинный, около 5 мм длиной, шиловидный.

Avena bruhnsiana Grun., 1867, Bull. Soc. Nat. Moscou, 40, 4: 458, t. IXB; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 261; Мусаев и Исаев, 1971, Докл. АН АзССР, 27: 64-65; Родионова и др., 1994, Культ. фл.: 111. – *A. ventricosa* subsp. *bruhnsiana* (Grun.) Malz., 1930, Овс. и Ов.: 242.

Стебли прямые или коленчатые, голые, тонкие. Листья зеленые, узкие, вертикальные, с обеих сторон опушены редкими волосками, по краям волосисто-реснитчатые. Язычок укороченный. Метелка пониклая. Колосковые чешуи немного неравные, около 40 мм длиной, с 7 жилками. Колоски большой величины, двухцветковые. Цветковые чешуи средней величины, опушенные, опушение белого цвета. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя шиловидными заострениями. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Ость прикрепляется в 1/2 части от верхушки цветковой чешуи. Каллус очень длинный, около 10 мм длиной, шиловидный.

Avena longiglumis Durie., 1845, Rev. Bot., 1: 359; Coss. et Durieu, 1855, Expl. Sc. Alger., 2: 110; Steud., 1855, Syn. Pl. gram.: 233; Batt. et Trabut, 1895, Fl. Alger. Monocot.: 179; idem. 1902, Fl. anal. Alger.: 370; Мальцев, 1930, Овс. и Ов.,: 238; Ladiz. et Zohary, 1971, Euphyt.,: 385-387; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,: 113-115 Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198. – *A. barbata* var. *longiglumis* Hausskn., 1899, Mittel. Thur. bot., XIII, XIV: 48.

Стебли прямостоячие опушенные или голые с голыми или опушенными (мохнатыми) узлами. Листья отклоненные или пониклые, опушенные, реже голые, зеленые или сизые, с восковым налетом, прикорневые часто на концах скрученные. Влагалища голые или опушенные. Язычок укороченный или удлиненный. Метелка рыхлая, пониклая, часто однобокая. Колосковые чешуи немного неравные, около 40 мм длиной, с 9-10 жилками. Колосковые чешуи значительно длиннее цветковых. Колоски крупные, двух-трехцветковые. Цветочные чешуи крупные, опушенные, почти равные. Все цветки остистые. Ость прикрепляется в 1/2 части от верхушки цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя тонкими остями 12 мм длиной. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Каллус очень длинный, около 10 мм длиной, шиловидный.

Avena damascena Rajh. et Baum, 1972, Canad. Jour. Genet., 14: 645-654; 1989, Rep. Work. Gr. Avena.,: 19-32; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,: 115.

Стебли тонкие, прямостоячие, опушенные или голые. Листья узкие, вертикальные или отклоненные опушенные. Язычок укороченный. Метелка малоколосковая, раскидистая, с пониклыми колосками. Колосковые чешуи почти равные, около 20 мм длиной, с 7 жилками, колоски мелкие, трехцветковые. Ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя остями, покрыта густыми волосками, глубоко раздвоена. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Каллус округло-эллиптический.

Avena prostrata Ladiz., 1971, Israel Journ. Bot., 20: 297-301; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; 1989.

Стебли тонкие, лежачие, голые. Листья узкие, пониклые, голые. Язычок укороченный. Метелка пониклая, укороченная, малоколосковая. Колосковые чешуи почти равные, 12-15 мм длиной, с 9-10 жилками. Колоски мелкие, двух-трехцветковые. Ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Цветковые чешуи малого размера, опушены. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя остями. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Каллус округлый.

Avena canariensis Baum et Fed., Rajh., et Samps., 1973, *Canad. Jour. Bot.*, 51, 4: 759-762; Ladiz., 1989, *Rep. Work. Gr. Avena.*: 19-32; Родионова и др., 1994, *Культ. фл.*: 116.

Стебли пониклые, тонкие, голые или опушенные. Листья узкие голые или опушенные с разнообразным положением листовой пластинки. Язычок укороченный. Метелка рыхлая, укороченная, малоколосковая. Колосковые чешуи короткие. Колоски мелкие двух-трехцветковые. Колосковые чешуи почти равные, 18-20 мм длиной, с 9-10 жилками. Цветковые чешуи малого размера, опушенные. Ость прикрепляется в 1/2 части от верхушки цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя зубцами. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Каллус линейно-эллиптический.

Avena wiestii Steud., 1855, *Syn. Pl. gram.*: 231; Рожевиц, 1934, *Фл. СССР*, II: 265; Мордвинкина, 1936, *Культ. фл. СССР*: 423; Baum, 1974, *Canad. Jour. Bot.*, 52: 2243; Родионова и др., 1994, *Культ. фл.*: 105-108. – *A. barbata* var. *caspica* Hausskn., 1894, *Mitteil. Thur. Bot. Ver.*, 6: 41, 45. – *A. strigosa* subsp. *wiestii* (Steud.) Thell., 1911, *Veirt. Natur. Ges.*, LVI: 333; idem, 1928, *Rec. trav. bot. neer.*, XXVa: 435; Мальцев, 1930, *Овс. и Ов.*: 276; Ladiz. et Zohary, 1971, *Euphyt.*: 385-387. – *A. barbata* subsp. *wiestii* (Steud.) Mansf., 1959, *Kulturpflanze Beih.*, 2: 479; Цвелев, 1976, *Злаки СССР*: 242; Romero Zarco, 1996, *Lagascal.*, 18, 2: 171-198.

Стебли коленчато-восходящие или прямостоячие, тонкие, голые или опушенные. Листья и влагалища мягко опушены или голые. Язычок укороченный или удлинённый. Метелка раскидистая или однобокая, с пониклыми колосками, многоколосковая. Колосковые чешуи немного неравные, длиной 10-20 мм, с 7-9 жилками. Колоски мелкие, двухцветковые. Ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя средней величины, покрыта густыми волосками, на верхушке с двумя остями 3-6 мм в длину. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Каллус короткий, около 2 мм длиной, тупой. След сочленения почти яйцевидный.

Avena hirtula Lagas., 1816, *Gen. Sp. Nov.*: 4; Steud., 1855, *Syn. Pl. gram.*: 230; Hausskn., 1894, *Mitteil. Thur. Bot. Ver.*, 6: 42; Мордвинкина, 1936, *Культ. фл. СССР*: 432;

Baum, 1974, *Canad. Jour. Bot.*, 52: 2243; Родионова и др., 1994, *Культ. фл.*: 108-110. – *A. lagascae* Sennen, 1926, *Pl. Esp.*: 5980. – *A. strigosa* subsp. *hirtula* (Lagas.) Malz., 1930, Овс. и Ов.: 247; Ladiz. et Zohary, 1971, *Euphyt.*: 385-387. – *A. barbata* subsp. *hirtula* (Lagas.) Tab. Mor., 1939, *Bot. Soc. Brot.*, ser. 2, 13: 622; Mansfeld., 1959, *Kulturpflanze Beih.*, 2: 479; Romero Zarco, 1996, *Lagascal.*, 18, 2: 171-198.

Стебли вначале лежачие, потом прямостоячие, опушенные или голые. Листья и влагалища опушенные или голые. Язычок укороченный или удлиненный. Метелка многоколосковая, пониклая, раскидистая, однобокая или полусжатая. Колосковые чешуи немного неравные, длиной 10-20 мм, с 7-9 жилками. Колоски двух-трехцветковые, остистые. Ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Цветочные чешуи равные, малой или средней величины, сильно опушенные. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя удлинненными остями, заметно превышающими колосковые чешуи. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Каллус продолговатый, около 2 мм длиной, туповатый. След сочленения продолговатый.

Avena atlantica Baum et Fedak, 1985, *Canad. Jour. Bot.*, 63: 1057-1060; Ladiz., 1989, *Rep. Work. Gr. Avena.*: 19-32; Родионова и др., 1994, *Культ. фл.*: 117-120.

Стебли коленчато-восходящие, тонкие, голые. Листья отклоненные, узкие, голые. Язычок укороченный. Метелка рыхлая, раскидистая, многоколосковая, с пониклыми узкими, остистыми двух-трехцветковыми колосками. Колосковые чешуи немного неравные, с 9-10 жилками. Ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя средне опушена волосками и оканчивается двумя остевидными заострениями. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Каллус округло-эллиптический.

Avena strigosa Schreb., 1771, *Spicil. Fl. Lips.*: 52; Ledeb., 1853, *Fl. Ross.*, 4: 413; Coss. et Durieu, 1855, *Expl. sc. Alger.*, 2: 109; Hausskn., 1894, *Mitteil. Thur. Bot. Ver.*, 6: 45, excl. var. *abyssinica* Hausskn.; Thell., 1911, *Veirt. Natur. Ges.*, LVI: 330, excl. subsp. *abyssinica* Thell.; idem, 1928, *Rec. trav. bot. neer.*, XXV: 434; Marquand, 1922, *Welsh Pl. Breed. St.*, Ser. C., 2:6, 35, incl subsp. *pilosa* Marq., subsp. *glabrescens* Marq., subsp. *orcadensis* Marq.; Мальцев, 1930, Овс. и Ов.: 243, ex. p. quoad subsp. *strigosa*; Рожевиц, 1934, *Фл. СССР*, II: 261; Мордвинкина, 1936, *Культ. фл. СССР*: 432; Baum, 1974, *Canad. Jour. Bot.*, 52: 2243; Цвелев, 1976, *Злаки СССР*: 242; Родионова и др., 1994, *Культ. фл.*: 62-72, incl. subsp. *brevis* Husn., subsp. *nudibrevis* (Vav.) Kobyl. et Rod.; Romero Zarco, 1996, *Lagascal.*, 18, 2: 171-198. – *A. nuda* L., 1753, *Sp. Pl.*: 3; Arduino, 1789, *Saggi Accad. Padova*, II :113; Coss. et Durieu, 1855, *Expl. sc. Alger.*, 2: 109; Hausskn., 1894, *Mitteil. Thur. Bot. Ver.*, 6: 40, 44; Рожевиц, 1934, *Фл. СССР*, II: 262; Цвелев, 1976, *Злаки СССР*: 242; Baum, 1974, *Canad. Jour. Bot.*, 52: 2243. – *A.*

brevis Roth, 1787, Bot. Abh. Beob.: 42; Metzg., 1824, Europ. Cereal., 55, t. XVI; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2:107; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243. - *A. hispanica* Arduino, 1789, Saggi Accad. Padova, II :108; Baum, 1977, Monogr. Gen. Avena: 129. - *A. sativa* var. *biarista* Alef., 1866, Landw. Fl.: 332. - *A. sativa* var. *culinaris* Alef., 1866, Landw. Fl.: 332. - *A. sativa* var. *nuda* Koern., in Koern. et Werner, 1885, Handb. Getreid., 1: 208, 213. - *A. nudibrevis* Vav., 1926, Bull. Appl. Bot., 16, 2: 43, 176. - *A. agraria* Brot., 1804, Fl. Lusit., I, 105; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243. - *A. nuda* subsp. *agraria* (Brot.) Mansf., 1959, Kulturpflanze Beih., 2: 479.

Колосковые чешуи немного неравные, около 20 мм длиной. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя тонкими остями. Зерновка без опушения, 6-7 мм в длину, пленчатая, реже голая. Культурная форма. Каллус отсутствует, все цветки без сочленения, самый нижний цветок чаще всего на ножке.

Avena barbata Pott ex autopsyia spec. orig., 1796, Herb. Acad. Sc. Petrop.; idem in Link in Schrader, 1799, Journ. Bot., 2: 315; Ledeb., 1853, Fl. Ross., 4: 412; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 112; Hausskn., 1894, Mitteil. Thur. Bot. Ver., 6: 40, 45, excl. var. *caspica* et var. *longiglumis* Hausskn.; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 262; Мордвинкина, 1936, Культ. фл. СССР, : 422; Mansfeld., 1959, Kulturpflanze Beih., 2: 479; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Цвелев, 1976, Злаки СССР, : 242; Родионова и др., 1994, Культ. фл., : 91-97; Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198. - *A. hirsuta* Moench, 1802, Meth. Suppl.: 64; Roth, 1806, Catal. Bot., 3: 19; Marschall et Bieberstein, 1819, Fl. Taur.-cauc. suppl. III: 82; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243. - *A. hispida* Hort. ex Steud., 1840, Nomencl. Bot., 2, 1: 172. - *A. japonica* Steud., 1855, Syn. Pl. gram., : 231. - *A. strigosa* subsp. *barbata* (Pott) Thell., 1911, Veirt. Natur. Ges., LVI: 330; idem. 1928, Rec. trav. bot. neer., XXVa: 434, excl. var. *solida* Hausskn.; Мальцев, 1930, Овс. и Ов., : 268. - *A. lusitanica* Tab. Mor., 1939, Bot. Soc. Brot., ser. 2, 13: 624; Baum, 1977, Monogr. Gen. Avena: 129. - *A. matritensis* Baum, 1977, Monogr. Gen. Avena: 129. - *A. barbata* subsp. *castellana* Romer. Zarc., 1990, Lagascl., 16: 252.

Стебли коленчато-восходящие, опушенные или голые. Листья и влагалища большей частью опушенные. Язычок укороченный. Метелка длинная, раскидистая, пониклая, многоколосковая с остистыми двух-многоцветковыми колосками. Колосковые чешуи немного неравные, с 9-10 жилками. Ость прикрепляется в 1/2 части от верхушки цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя густо опушенная, на верхушке оканчивается двумя остевидными заострениями. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Каллус продолговатый, тупой. След сочленения продолговатый.

Avena vaviloviana (Malz.) Mordv., 1936, Культ. фл. СССР, : 422; Mansfeld., 1959, Kulturpflanze Beih., 2: 479; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Родионова и др., 1994,

Культ. фл.,: 90-91. – *A. strigosa* subsp. *vaviloviana* Malz., 1930, Овс. и Ов., 278. – *A. barbata* subsp. *vaviloviana* (Malz.) Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8в, 17: 4; Ladiz. et Zohary, 1971, Euphyt.,: 385-387.

Стебли вначале лежачие, в дальнейшем поднимаются. Листья и влагалища большей частью опушенные. Язычок укороченный. Метелка раскидистая, пониклая, удлинённая, длиной 27-31 см, многоколосковая. Колоски средней величины, двух-трехцветковые, остистые. Колосковые чешуи длиннее цветков, немного неравные, длиной 20-25 мм с 8 жилками. Ость прикрепляется в 1/2 части от верхушки цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя на спинке слегка волосистая или голая, на верхушке с двумя очень укороченными остями и с двумя боковыми зубчиками. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко осыпаются. Каллус короткий, тупой, около 3-5 мм длиной. След сочленения почти яйцевидный, иногда почти округлый.

Avena abyssinica Hochst., 1844, Schimper Pl. Abyss. exsicc., sect. 3; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 109; Мордвинкина, 1936, Культ. фл. СССР,: 419-422; Mansfeld., 1959, Kulturpflanze Beih., 2: 479; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,: 83-86. – *A. sativa* var. *abyssinica* Koern. in Koern. et Werner, 1885, Handb. Getreid., 1:208, 215-216. – *A. strigosa* var. *abyssinica* Hausskn., 1894, Mitteil. Thur. Bot. Ver., 6: 45. – *A. wiestii* var. *solida glabra* Hausskn., 1899, Mittel. Thur. bot., XIII, XIV: 51. – *A. strigosa* subsp. *abyssinica* Thell., 1911, Veirt. Natur. Ges., LVI: 335; idem, 1928, Rec. trav. bot. neer., XXVa: 436 ex. p.; Мальцев, 1930, Овс. и Ов., : 282-286; Ladiz. et Zohary, 1971, Euphyt.,: 385-387.

Колосковые чешуи немного неравные, около 20 мм длиной. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя тонкими остями. Культурная форма. Каллус отсутствует, все цветки без сочленения, самый нижний цветок чаще всего на ножке.

Avena agadiriana Baum et Fedak, 1985, Canad. Jour. Bot., 63: 1379-1385; Ladiz., 1989, Rep. Work. Gr. Avena,: 19-32; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,: 120.

Стебли пониклые, опушенные или голые. Листья вертикальные или отклоненные, опушенные или голые. Язычок укороченный или удлинённый. Метелка рыхлая, многоколосковая с односторонне пониклыми двухцветковыми остистыми колосками. Колоски маленького размера. Колосковые чешуи немного неравные, 15-18 мм длиной 8 жилками. Ость прикрепляется в 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя зубцами. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Каллус округло-эллиптический.

Avena magna Murphy et Terr., 1968, Science, 159: 103; Ladiz. et Zohary, 1971, Euphyt.,: 385-387; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,:

98-100. – *A. maroccana* Gdgr., 1908, Bull. Soc. Bot. France, 55: 658; Baum, 1977, Monogr. Gen. Avena: 129.

Стебли восходящие. Листья имеют различное расположение с опушением или без. Междоузлия и узлы голые или опушены. Язычок удлинённый. Метелка малоколосковая, односторонняя, поникающая, рыхлая. Колоски большого размера, трех-четырёхцветковые. Колосковые чешуи широкие, длинные, перепончатые, немного неравные, с 8-10 жилками. Ость прикрепляется в 1/2 части от верхушки цветковой чешуи. Цветковые чешуи длинные, сильно опушены бесцветными или окрашенными в темный цвет волосками. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя зубцами. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Каллус сильно опушенный, округлый.

Avena murphyi Ladiz., 1971, Israel Journ. Bot., 20: 24-27; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,: 97-98; Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198.

Стебли коленчатые, позднее выпрямляются. Листья горизонтальные, слегка шероховатые, опушенные или голые, листовые влагалища гладкие. Язычок укороченный или удлинённый. Метелка раскидистая, малоколосковая, с редкими длинными и широкими двух-четырёхцветковыми колосками. Колоски большого размера. Колосковые чешуи почти равные, с 8 жилками. Цветковые чешуи широкие, равные, большей частью неопушенные. Ость выходит в 1/4 части от верхушки нижней цветковой чешуи. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя зубцами. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Каллус округлый.

Avena insularis Ladiz., 1998, Gen. Res. Crop Evol., 45: 263-269; Hanelt, 2001, Mansf. Encycl. Agr. Hort. Crops, 5: 2507.

Стебли восходящие. Листья вертикальные, неопушенные. Междоузлия и узлы голые. Язычок удлинённый. Метелка короткая, малоколосковая, односторонняя, поникающая, рыхлая. Колоски большого размера трех-многоцветковые. Колосковые чешуи длинные, почти равные, с 9-10 жилками. Цветковые чешуи средней длины, сильно опушены. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя шиловидными заострениями. Ость прикрепляется ниже 1/3 части от верхушки цветковой чешуи. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Каллус эллиптический.

Avena sterilis L., 1762, Sp. Pl., ed. 2:118; Ledeb., 1853, Fl. Ross., 4:412 incl. *A. fatua* β -*trichophylla* (C. Koch.) Griseb.; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 109, excl. *A. sterilis*

var. *minor*; Grillet et Magne, 1875, Fl. Franc. Ed. 3:532, excl. subsp. *ludoviciana* Durieu et Magne, subsp. *barbata* Gillet et Magne; Hausskn., 1894, Mitteil. Thur. Bot. Ver., 6:38, 44, excl. *A. sterilis* f. *abbreviata* Hausskn.; Thell., 1911, Veirt. Natur. Ges., LVI: 312-319, excl. *A. sterilis* subsp. *ludoviciana* (Durieu) Gillet et Magne; idem, 1928, Rec. trav. bot. neerland., 25a: 429-433; Мальцев, 1930, Овс. и Ов.,: 359, quoad subsp. *macrocarpa* (Monch) Brig.; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 269; Мордвинкина, 1936, Культ. фл. СССР,: 417; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Цвелев, 1976, Злаки СССР,: 238, excl. subsp. *ludoviciana* (Durieu) Gillet et Magne; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,: 86-90; Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198. – *A. macrocarpa* Moench, 1794, Meth. Pl.: 196. – *A. atherantha* Presl, 1820, Cyper. Gram. Sicul.,: 30; Baum, 1977, Monogr. Gen. Avena: 129. – *A. maxima* Presl., 1826, Fi. Sic.,: 44; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243. – *A. sterilis* subsp. *macrocarpa* Briq., 1910, Prodr. fl. Cors., 1: 105; Thell., 1911, Veirt. Natur. Ges., LVI: 312-319. – *A. sativa* subsp. *sterilis* (L.) Ladiz. et Zohary, 1971, Euphyt.,: 385-387.

Колоски большого размера, 3-5 цветковые. Нижняя цветковая чешуя на верхушке зубовидная. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпается. Каллус округлой формы.

Avena ludoviciana Durie., 1855, Act. Soc. Linn. Bordeaux, 20: 41; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 269; Мордвинкина, 1936, Культ. фл. СССР,: 418; Родионова и др., 1994, Культ. фл.,: 78-82. – *A. persica* Steud., 1855, Syn. plan. gram., I: 230. – *A. sterilis* var. *minor* Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 109. – *A. sterilis* subsp. *ludoviciana* (Durieu) Gillet et Magne, 1875, Fl. Fr., Ed. 3: 532; Thell., 1911, Veirt. Natur. Ges., LVI: 313; Мальцев, 1930, Овс. и Ов., 363; Цвелев, 1976, Злаки СССР,: 239; Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198. – *A. sterilis* f. *abbreviata* Hausskn., 1894, Mitteil. Thur. Bot. Ver., 6: 39, 44. – *A. trichophylla* C. Koch, 1848, Linnaea, XXI: 393; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 269; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243. – *A. sterilis* subsp. *trichophylla* (C. Koch) Malz., 1930, Овс. и Ов.,: 363; Цвелев, 1976, Злаки СССР,: 238.

Колоски большого размера, с двумя реже тремя цветками. Нижняя цветковая чешуя на верхушке зубовидная. Только один самый нижний цветок в колоске с сочленением и при созревании легко осыпаются. Каллус округлой формы.

Avena fatua L. 1753, Sp. Pl.,: 80; idem, 1762, Ed. 2: 113; Lebed., 1853, Fl. Ross., 4: 412, excl. *A. fatua*, β -*trichophylla* (C. Koch) Griseb. et syn. *A. byzantina* C. Koch; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 109; Hausskn., 1885, Mitt. geogr. Ges., 3: 237-239; idem, 1894, Mitteil. Thur. Bot. Ver., 6: 37, 45, excl. subsp. *sativa* Hausskn.; Thell., 1911, Veirt. Natur. Ges., LVI: 319; Мальцев, 1930, Овс. И Ов.,: 287; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 267; Мордвинки-

на, 1936, Культ. фл. СССР, : 402-403; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Цвелев, 1976, Злаки СССР, : 239; Родионова и др., 1994, Культ. фл., : 72-78; Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198. – *A. hybrida* Peterm., 1841, Fl. Bienitz: 13; Koch, 1844, Syn. Fl. Germ. Helv. Ed. 2. II: 917; Steudel, 1855, Syn. Pl. gram.: 230; Baum, 1977, Monogr. Gen. Avena: 129. – *A. sativa* subsp. *fatua* (L.) Thell., 1911, Veirt. Natur. Ges., LVI: 319; Ladiz. et Zohary, 1971, Euphyt., : 385-387. – *A. septentrionalis* (Malz.) Roshev., 1934, Фл. СССР, II: 265; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243. – *A. meridionalis* (Malz.) Roshev., 1934, Фл. СССР, II: 266. – *A. cultiformis* (Malz.) Roshev., 1934, Фл. СССР, II: 268.

Колоски двух-трехцветковые. Колосковые чешуи длиной около 25 мм. Нижняя цветковая чешуя на верхушке зубовидная. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании опадают отдельными цветками. Каллус округлой формы.

Avena occidentalis Durie., 1865, Jard. Pl. Bordeaux, 2: 24; Hubbard, 1937, Fl. Trop. Afr., 10: 122; Baum, 1971, Canad. Jour. Bot., 49: 1055-1057; Родионова и др., 1994, Культ. фл.: 82.

Колоски 3-4-цветковые. Колосковые чешуи длиной 16-20 мм. Нижняя цветковая чешуя на верхушке зубовидная. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании опадают отдельными цветками. Каллус округлой формы.

Avena byzantina C. Koch, 1848, in Linnaeae, 21: 392; Coss. et Durieu, 1855, Expl. Sc. Alger., 2: 113, in syn. ad *A. fatua* L.; Мордвинкина, 1936, Культ. фл. СССР, : 403; Mansfeld., 1959, Kulturpflanze Beih., 2: 479, incl. subsp. *pseudosativa* (Thell.) Mansf.; Цвелев, 1976, Злаки СССР, : 239; Родионова и др., 1994, Культ. фл., : 51-62, incl. subsp. *nodipubescens* (Malz.) Mordv. – *A. sterilis* f. *parallela* Hausskn., 1885, Mitt. geogr. Ges., 3: 240; idem, 1894, Mitteil. Thur. Bot. Ver., 6:39, 44, ex. p. – *A. algeriensis* Trab., 1910, Bull. Agr. Alger Tunis, 15: 354. – *A. sterilis* subsp. *byzantina* Thell., 1911, Veirt. Natur. Ges., LVI :316, ex. p.; Мальцев, 1930, Овс. и Ов., : 394-403, incl. subsp. *pseudo-sativa* Thell., subsp. *nodipubescens* Malz. – *A. sterilis* subsp. *culta* Marquand, 1922, Welsh Pl. Breed. St., Ser. C., 2: 6, 35. – *A. sativa* subsp. *byzantina* (C. Koch) Ladiz. et Zohary, 1971, Euph., 20, 3:388-389; Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198.

Колосковые чешуи около 30 мм длиной. Все цветки в колоске без сочленений и отделяются только обламыванием. Культурная форма. Площадка излома нижнего цветка скошенная. Ножка колоска остается при верхнем цветке. Зерновка, опушенная 8-10 мм в длину, пленчатая, реже голая.

Avena sativa L., 1753, Sp. Pl., : 79; idem, 1762, Ed., 2, 1:118, excl. syn. *A. nigra* C.; Coss. et Durieu, 1855, Expl. sc. Alger., 2: 109; Alef., 1866, Landw. Fl.: 320; Koern., 1885. Handb. Getreideb., 1: 207-213; idem, 1885, Handb. Getreideb., 2: 681-735; Marquand, 1922,

Welsh Pl. Breed. St., Ser. C., 2: 6, 35, incl. subsp. *autumnalis* Marq., subsp. *verna* Marq., subsp. *orientalis* Marq.; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 267; Мордвинкина, 1936, Культ. фл. СССР, : 357-538; Baum, 1974, Canad. Jour. Bot., 52: 2243; Цвелев, 1976, Злаки СССР, : 240; Родионова и др., 1994, Культ. фл., : 34-5, incl. subsp. *nudisativa* (Husnot.) Rod. et Sold.; Romero Zarco, 1996, Lagascal., 18, 2: 171-198. - *A. orientalis* Schreb., 1771, Spicil. Fl. Lips.: 52; Link, 1827, Hort. Berolin., I: 109; Coss. et Durieu, 1855, Expl. Sc. Alger., 2: 113. - *A. chinensis* Metzg., 1824, Europ. Cereal., : 53; Невский, 1934, Тр. Среднеаз. унив., 8b, 17:6; Цвелев, 1976, Злаки СССР, : 241. - *A. fatua* subsp. *sativa* Hausskn., 1885, Mitt. Geogr. Ges.: 238; idem, 1894, Mitteil. Thur. Bot. Ver., 6: 45; Thell., 1911, Verteljahr. Naturf. Ges. Zurich., 56: 25; Мальцев, 1930, Овс. и Ов., : 333-344. - *A. macrantha* (Hack) Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., 8b, 17:6; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, II: 266. - *A. volgensis* (Vav.) Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., 8b, 17: 6. - *A. aemulans* Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., 8b, 17: 6; Цвелев, 1976, Злаки СССР, : 240. - *A. praegravis* (Krause) Roshev., 1934, Фл. СССР, II: 268. - *A. nodipilosa* (Malz.) Roshev., 1934, Фл. СССР, II: 265.

Колосковые чешуи около 30 мм длиной. Все цветки в колоске без сочленений и отделяются только обламыванием. Культурная форма. Площадка излома нижнего цветка прямая. Ножка колоска остается при нижнем цветке. Зерновка, опушенная 8-10 мм в длину, пленчатая, реже голая.

При работе с коллекциями всех четырех культурных видов овса мы используем внутривидовую классификацию А. И. Мордвинкиной [112] с изменениями Н. А. Родионовой и др. [151], которые даются в книге «Культурная флора. Овес» [151]. В таксономии А. И. Морвинкиной на основе подходов F. Alefeld [191] и других систематиков, которые изучали внутривидовой полиморфизм, были подробно разработаны внутривидовые таксоны для четырех культурных видов различной ploидности: *A. sativa* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. abyssinica* Hochst. и *A. strigosa* Schreb. В основу классификации были положены хорошо заметные и легко различимые признаки: форма метелки, цвет и опушение цветковых чешуй, длина колосковых чешуй, остистость, характер соединения цветков в колоске и наличие пленок у зерновки.

На основе многолетнего изучения коллекции дикорастущих видов по морфологическим признакам с учетом тщательного анализа существующих систем рода были определены внутривидовые морфотипы, отражающие весь спектр внутривидового полиморфизма. Морфотипы были выделены на основе Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости [22], который применим к близкородственным видам и родам. При изучении всего разнообразия дикорастущих видов овса было установлено, что наибольший размах изменчивости признаков, характерный для всех видов, с одной стороны, и стабильность их проявления по годам независимо от места изучения - с другой, имеют признаки, связанные с цветком (зерновкой). Таковыми были цвет цветковой чешуи (леммы), характер и окраска ее опушения, которые отмечались неоднократно при изучении данного материала как А. И. Мальцевым [97], так и Н. И. Вавиловым [22]. Эти признаки можно считать наиболее таксономически значимыми, и на протяжении почти десяти лет они используются для идентификации и проверки чистоты материала дикорастущих видов овса, который поступает в коллекцию после его изучения и размножения. Эти признаки являются первостепенно важными при выделении более мелких таксонов в пределах вида. Первоначально каждый из этих признаков был оценен баллами в соответствии с Международным классификатором рода *Avena* L. (1984). При комплексном подходе с целью разработки классификации морфотипов существующая система видов была тщательно детализирована до ранга форм. При этом основными признаками внутривидовых таксонов должны быть хорошо различимые и легко определяемые признаки зерновки.

Результаты изучения морфологических признаков, сведенные в базу данных, позволили нам выделить контрастные ботанические морфотипы дикорастущих видов овса. Основываясь на Законе гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова [22], предлагается использовать определенные морфотипы по всем дикорастущим и сорно-полевым видам овса (табл. 7). Использование на практике идентификации образ-

цов согласно определенным ботаническим морфотипам внутри видов позволяет лучше сохранять богатство разнообразия дикорастущих видов овса [86, 507].

Таким образом, на основе современных данных, полученных в результате анализа мировой литературы, данных по всему мировому разнообразию овса, всестороннего изучения морфологического и биологического полиморфизма была разработана основанная на степени родства с гексаплоидными видами, уточненная система рода *Avena*. Были составлены новые ключи для определения всех видов данного рода, представлена дополненная синонимика по всем приведенным в уточненной системе видам и определен их ботанический диагноз. Кроме этого, на основании Закона гомологических рядов были определены внутривидовые морфотипы для дикорастущих видов овса.

Таблица 6. Система подрода *Avena* рода *Avena* L.

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

Глава 6

ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИИ ВИДОВ

Эволюция ставит перед собой цели познания взаимоотношения видов не только на основе морфолого-географических данных, но также с учетом процессов 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 изучались многими исследователями [20, 40, 97, 162, 218, 221, 275]. 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 [96, 112, 377, 717, 742]. Установление очагов локализации формообразования как культурных видов, так и их дикорастущих предков является вопросом исследований последних лет. 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. Это позволило выяснить ряд вопросов, связанных с филогенией видов овса, прояснить степень родства между ними и установить их геномный состав.

Рассматривая весь род *Avena*, можно видеть, что наиболее многочисленной и разнообразной группой видов являются диплоидные виды овса (см. главу 5). По экологическим особенностям и целому ряду других признаков виды *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. ventricosa* и *A. bruhsiana* ближе всего стоят к примитивным формам многолетних овсяноподобных трав. Согласно филогенетической схеме А. И. Мальцева [97], виды *A. pilosa* и *A. clauda* относятся к примитивной серии *Inaequaliglumes* Malz. Данной концепции придерживалась Е. К. Эмме [186], сравнивая устойчивость этих видов к различным патогенам с восприимчивостью *A. hirtula* (As). При скрещивании между собой виды *A. clauda* и *A. pilosa* давали фертильное потомство [576, 619], что указывает на их близкое родство (табл. 8). Если А. И. Мальцев подразделял *A. clauda* и *A. pilosa* на два отдельных вида, со своими четкими ареалами и комплексом морфологических различий, то впоследствии эти виды были объединены в один вид *A. pilosa* [455]. Рассматривая морфологические признаки и ареалы видов, А. И. Мальцев [97] предположил, что эволюция шла по следующей схеме $Al > As > Ap (Cp) + Ap (Cp) > AsB > CD$. В противоположность этому и придерживались концепции Г. А. Левицкого [65], считающего, что эволюция кариотипа шла от изобрахильного типа хромосом к гетеробрахильному, Т. Rajahathy [611] предположил эволюцию геномов по схеме: $Ap (Cp) > Al > As > B$

> С. Малое число бивалентов у гибридов между видами (*A. strigosa* x *A. pilosa*), обладающими А и С геномами, подтвердило существенную разницу между этими геномами [576]. Гомологичность диплоидного вида *A. pilosa* (Ср) и одного генома гексаплоидных видов (АСD) была установлена в результате цитогенетических исследований [733]. Ранее полагали, что *A. pilosa* (Ср) или *A. ventricosa* (Сv), связанные единством происхождения, могут рассматриваться донорами генома С в гексаплоидных видах [612].

Единство происхождения вида *A. ventricosa* (Сv) и его геномной разновидности *A. bruhsiana* (Сv) позволяет рассматривать их тоже как кандидатов в доноры генома С у гексаплоидных видов. По мнению некоторых авторов, происхождение *A. bruhsiana* имеет гибридогенный характер [119]. G. Ladizinsky и др. [471] относят эти виды к одному биологическому виду *A. ventricosa*. Виды *A. ventricosa* и *A. bruhsiana*, обладающие геномом Сv, хорошо скрещиваются между собой, образуя по 7 бивалентов, в то же время не было найдено межвидовых гибридов между видом *A. ventricosa* (Сv) и различными видами с геномом А [619]. Виды *A. ventricosa* и *A. bruhsiana* (Сv) при скрещивании с видами другой группы генома Ср *A. clauda* и *A. pilosa* не давали фертильного потомства, что указывает на их репродуктивную изолированность [576]. На основе структуры кариотипа, морфологических признаков и ареалов предполагается, что *A. ventricosa* произошел от более древнего вида *A. pilosa* [488]. Было высказано предположение о том, что геном Сv частично включен в гексаплоидные виды [469]. Современные исследования видов *A. ventricosa* и *A. bruhsiana* подтвердили основанные на анализе экологических и морфологических признаков этих таксонов предположения А. И. Мальцева [97], что они относятся к примитивной группе диплоидных видов и не имеют культурных форм.

Согласно теории А. И. Мальцева [97], вид *A. longiglumis* (Al) произошел от наиболее примитивного вида *A. clauda* и является родоначальником группы *strigosa*. Современные исследования, основанные на экологии и морфологии этого вида, подтвердили это предположение [610]. При изучении энзимного состава белков вида *A. longiglumis* (Al) выяснилось, что он в целом сходен с составом *A. hirtula* (As) [593], что подтверждает данные о том, что вид *A. longiglumis* является родственным видам группы песчаного овса (геном As) [619]. С другой стороны, считалось, что вид *A. longiglumis* не участвует в образовании серии *Eubarbatae* Malz. (см. главу 5) и является боковой ветвью эволюции [186]. А. И. Мальцев [97] характеризовал все эти виды (*A. clauda*, *A. pilosa*, *A. ventricosa*, *A. bruhsiana*, *A. longiglumis*) как отличающиеся наибольшей бедностью примитивных форм, схожестью морфологических признаков и, вместе с тем, имеющие наиболее ограниченные ареалы. По его мнению, они не давали культурных форм и даже в качестве сорно-полевых растений обычно не встречались

на возделываемых почвах. В то же время, он относил виды *A. ventricosa*, *A. bruhsiana* и *A. longiglumis* к секции *Stipitatae* (см. главу 5), потому что они имеют морфологическое и физиологическое сходство, являются исключительно дикорастущими видами и, обладая удлиненным каллусом (особенно у первых двух видов), могут вбуравливаться в самую твердую каменистую почву даже при сильной засухе в условиях степи, пустынных местах и пастбищах [97]. Это предположение согласуется с выводами о том, что виды, происходящие из аридных зон, являются более примитивными [696].

При скрещивании всех выше перечисленных диплоидных видов с геномом С с *A. strigosa* (As) их гибриды были полностью стерильны, в связи с тем что не происходила конъюгация хромосом, и таким образом была доказана репродуктивная изоляция этих видов с А и С геномами [454]. При скрещивании вида *A. strigosa* (As) с *A. longiglumis* (Al) наблюдались скрытые различия между хромосомами, что выражалось в появлении небольшого числа унивалентов и в снижении частоты хиазм, что говорит о существенных различиях в геномах этих видов [457]. У гибридов *A. damascena* с *A. prostrata* (Ap) в мейозе отсутствовали униваленты, что говорит о высокой степени гомологии хромосом. В то же время, эти два вида передают стерильность пыльцы своим гибридам [457]. Вид *A. prostrata* (Ap) был хорошо совместим с видами *A. canariensis* (Ac) и *A. longiglumis* (Al) [474].

В соответствии с мнением G. L. Stebbins [696], который утверждал, что многие наиболее древние виды ведут свою эволюцию из аридных зон, было высказано предположение о более древнем происхождении *A. prostrata*, так как он произрастает в более аридных зонах, чем *A. longiglumis*, предпочитающий приморские песчаные почвы [457].

Существует предположение, что эволюция диплоидных видов шла в направлении *A. damascena* > *A. prostrata* > *A. longiglumis* > *A. wiestii* = *A. hirtula* [393]. В дальнейшем Н. Thomas [724] в начало этой схемы добавил *A. canariensis*. Это нашло частичное подтверждение в том, что гибриды вида *A. damascena* (Ad) с диплоидами *A. pilosa* (Cp), *A. longiglumis* (Al), *A. hirtula* (As), *A. strigosa* (As), тетраплоидами *A. barbata* (AB) и *A. magna* (AC) не были получены [615], что указывает на генетическую изолированность этих видов. Вид *A. canariensis* (Ac) хорошо принудительно скрещивается с *A. damascena* (Ad), что подтверждается сходной структурой их кариотипов (см. главу 3), но в природных условиях они имеют значительную пространственную изоляцию и никогда не растут вместе [476, 577]. На основе большого изученного материала было высказано предположение об участии вида *A. canariensis* в происхождении гексаплоидов по следующей схеме, представленной гомологичным рядом: *A. canariensis* > *A. magna* > *A. sterilis*. [222].

А. И. Мальцев [97] считал родоначальником вида *A. wiestii*, как и всей группы песчаного овса в целом, диплоидный вид *A. hirtula*. С другой стороны, L. Trabut [742] и A. Thellung [718] считали, что от *A. wiestii* произошел тетраплоидный вид *A. abyssinica*, что подтверждал С. Haussknecht [375], установивший цикл форм *A. wiestii*-*A. abyssinica*. Исследование резко очерченных ареалов этого вида, его экологической обособленности и числа хромосом позволило А. И. Мордвинкиной [112] заключить, что вид *A. wiestii* обособлен и не имеет культурных форм.

А. И. Мальцев [97] придавал большое значение виду *A. hirtula*, как переходной форме, соединяющей серию *Stipitatae* и серию *Eubarbatae* (см. главу 5). А. И. Мордвинкина [112], в противоположность этому, считала *A. hirtula* ближайшим родственником культурного вида *A. strigosa*. Позднее было установлено генетическое и кариологическое родство вида *A. hirtula* с группой *A. strigosa* subsp. *strigosa* и секцией *Eubarbatae* [186].

При скрещивании *A. sativa* с *A. strigosa* было установлено исходя из совместимости хромосом в мейозе, что диплоидный вид *A. strigosa* (As) является близкородственным видом посевного овса [573]. Вид *A. atlantica* при скрещивании с *A. strigosa* и другими видами этой группы (геном As) давал плодовитое потомство. Это позволило отнести его к группе видов с геномом As, что в дальнейшем было подтверждено кариологическими исследованиями [216]. Кроме этого, вид *A. atlantica* (As) хорошо скрещивается с диплоидным видом *A. canariensis* (Ac), тетраплоидами *A. barbata* (AB) и *A. agadiriana* (AB?), что говорит о гомологичности геномов A у этих видов [216]. При скрещивании *A. atlantica* с *A. hirtula* (As) происходила полная конъюгация хромосом, а при скрещивании с диплоидными видами с вариантами генома C получались полностью стерильные стабильные гибриды с регулярным мейозом [476]. Некоторые авторы стали считать вид *A. atlantica* дикорастущим аналогом *A. strigosa*, вместо *A. hirtula* [617]. В дальнейшем при изучении гибридов (F₃) *A. atlantica* X *A. hirtula* с применением RFLP-маркеров было установлено семь основных связанных групп, которые соответствовали семи хромосомам гаплоидного растения. Эти группы варьировали по размерам от 30 до 118 сМ при общей длине карты 614 сМ, что говорит о тесной гомологии этих видов [580].

Диплоидные дикорастущие виды, имея наибольшее разнообразие форм в западной части Средиземноморья, дали начало культурному виду *A. strigosa*, который шире всего распространен на Пиренейском п-ове. Дикорастущие виды группы *strigosa* *A. hirtula* и *A. wiestii*, по всей видимости, дали начало автотетраплоидному виду *A. barbata* [393, 724].

На основании большого фактического материала был сделан вывод, что геномы A и C диплоидных видов произошли путем широкой структурной дивергенции от генома прароди-

теля этих видов. Более мелкие варианты каждого из этих геномов были получены уже в результате незначительных изменений у гипотетической переходной формы, предшествующей появлению современных видов [620]. Наличие строго симметричного кариотипа говорит о примитивности видов данной группы, а асимметричный кариотип говорит о гетерогенности и их эволюционной продвинутости [65, 697]. Таким образом, основываясь на структуре кариотипов диплоидных видов, некоторые исследователи предполагают, что виды с геномом А, обладая симметричным кариотипом (см. главу 3), являются кариологически более примитивными, чем виды с геномом С [486]. Но виды с геномом С, как выше отмечалось, морфологически очень примитивны, и поэтому относятся к видам, которые медленно проходят эволюционный процесс. По мнению G. L. Stebbins [657], 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.

По мнению А. И. Мальцева [97], именно из первичного центра всех диплоидных видов овса, где сосредоточено наибольшее разнообразие этих форм, оси современных ареалов всех видов с 14 хромосомами направлены из западной части Средиземноморской области (гор Атласа - Пиреней) на восток.

При рассмотрении эволюции тетраплоидных видов овса можно проследить две основные независимые ветви: виды с геномами АВ и виды с геномами АС. Геномная структура видов с геномом АВ, скорее всего, ведет свое происхождение от диплоидов с вариантом генома *As* (табл. 8). Начало изучения происхождения вида *A. barbata* (АВ) положил С. Haussknecht [375], который на основе морфологического сопоставления предположил, что вид образует цикл форм вместе с *A. abyssinica*. L. Trabut [741, 742] полагал, что вид является исходным для культурных видов *A. strigosa* и *A. brevis*. Однако А. И. Мордвинкина [112], на основе географического распределения, экологии и кариотипа, считает вид *A. barbata* обособленным и не имеющим культурных форм. Одни исследователи считали, что *A. barbata* является автотетраплоидом одного из диплоидных видов [42, 181]. Другая точка зрения предполагала, что *A. barbata* имеет аллеломорфный источник и включает два разных источника генома, один из которых, геном А, получен им от диплоидной группы *A. strigosa*, а второй, геном В, от неизвестной диплоидной группы [574, 618]. Источником генома *A. barbata* могло быть удвоение хромосом одного из диплоидных видов, в результате чего геном этого вида мог быть образован из двух одинаковых или очень близких (АА') геномов [310]. Единственным предком этих геномов могли быть только интерфертильные формы серии *Eubarbatae* [458]. При изучении ядерной ДНК путем микроспектрофотометрирования было

показано, что геном В содержал на 20% меньше ядерной ДНК, чем геном А. Предполагалось, что этот вид имеет не автотетраплоидное, а сегментально аллотетраплоидное происхождение [779]. При анализе локусов энзимов было определено, что вид *A. barbata* можно назвать диплоидизированным тетраплоидом [365, 409, 410].

При скрещивании видов *A. barbata* x *A. macrostachya* и изучении митоза у этих гибридов, высказывается предположение, что *A. barbata* обладает двумя близкородственными геномами, состоящими из 7 пар гомеологических хромосом [400], что доказывает родственную автополиплоидную природу этих видов. Генетическое единство и интерфертильность *A. barbata* и *A. vaviloviana* с *A. abyssinica* было подтверждено генетическим изучением гибридов [186]. Предполагается, что сорный вид *A. barbata*, занесенный в Эфиопию с семенами ячменя, дал начало культурному виду *A. abyssinica*, который до настоящего времени засоряет посеы ячменя [724]. С другой стороны предполагается, что *A. vaviloviana* и *A. abyssinica* по некоторым морфологическим признакам могут быть реликтами древней Африканской флоры [212].

В то же время существует утверждение, что вид *A. agadiriana* обладает большим сродством к *A. barbata*, чем какой-либо другой тетраплоидный вид, и имеет геном АВ или АА' [477]. При изучении гибридов методом *in situ* гибридизации с использованием окрашенных проб ДНК вида *A. strigosa* было установлено, что у гибридов с участием видов *A. agadiriana* и *A. barbata* происходило окрашивание всех 28 хромосом. Это подтверждает предположение о том, что геномная формула этих видов - АА' [486]. Изучение вида *A. agadiriana* с использованием молекулярных маркеров показало, что он больше родственен группе видов с геномом АС, чем с геномом АВ или АА' [193].

Все виды группы с геномом АВ (АА') имеют хорошую скрещиваемость со всеми другими видами овса за исключением диплоидов с геномом С [486]. Проведение скрещиваний видов с геномом АВ с *A. sativa* показало, что геном А присутствует у гексаплоидного вида, а геном В полностью отсутствует. Это доказывает, что виды этой группы не принимали участия в эволюции гексаплоидных видов [617]. По мнению А. И. Мальцева [97], в серии *Eubarbatae*, куда относится данный вид, с культурными производными (*A. strigosa* subsp. *abyssinica*), процесс формообразования выражен уже несравненно сильнее, и общий географический ареал гораздо обширнее, чем у диплоидных видов предыдущих серий. Эти виды уже распространяются не только в пределах Средиземноморья, но и за пределами этой области, в Азии, достигая западных Гималаев и даже Эфиопии. Но эти центры распространения, очевидно, являются вторичными.

На основе материала по изучению и анализу межвидовых скрещиваний, структуры хромосом, морфологических, биохимических признаков и географического распространения видов было сделано заключение, что диплоидные виды с геномом *As* (*hirtula-wiestii*) являлись родоначальниками группы тетраплоидных видов с геномом *AB* (*barbata-vaviloviana-abyssinica*) или *AA'*. В свою очередь последняя группа, эволюционно не связанная ни с какой другой группой видов овса, является боковой тупиковой ветвью рода *Avena* [620].

Другая группа видов с геномом *AC* имела большее сродство к гексаплоидным видам. Предполагается гибридогенное происхождение вида *A. magna* в результате контактов по границам распространения диплоидных видов, которые, по-видимому, обусловили появление данного 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*) [620]. При скрещивании тетраплоидного вида *A. magna* с диплоидами *A. wiestii* (*As*), *A. strigosa* (*As*), тетраплоидом *A. abyssinica* (*AB*) и гексаплоидами *A. sativa* (*ACD*) и *A. sterilis* [476, 650] на основании морфологии хромосом было показано, что кариотип данного вида включает в себя геномы *A* и *C* [622]. Далее это предположение было подтверждено электрофоретическим изучением запасных белков этого вида [566].

Изучение гибридов F_1 от скрещивания *A. barbata* x *A. magna* показало, что эти виды не родственны между собой. Гибриды F_1 между *A. sativa* и *A. magna* также были стерильны [722]. Гомологичность двух геномов у пентаплоидных гибридов с одной стороны, и строгое подобие морфологии хромосом - с другой, дали возможность считать вид *A. magna* предком гексаплоидных видов. У триплоидного гибрида между *A. wiestii* x *A. magna* не было родственных геномов *A* [452, 471]. Другие исследователи считают, что геном *A. magna* состоит из геномов *As* (*A. strigosa*) и *Cr* (*A. eriantha*) на основании того, что 36% хромосом показывают геномные транслокации [486, 489]. В дальнейшем было высказано предположение, что маловероятно, чтобы геномы *As* и *Cr* принимали участие в формировании данного тетраплоида [484]. На основе результатов реципрокных успешных скрещиваний *A. magna* с *A. sativa* и скрещиваний его с другими гексаплоидами был сделан вывод о его важном значении в эволюции гексаплоидных видов [460]. Была найдена линия культурного овса ЖНО 801, которая при скрещивании с *A. magna* давала высокий процент бивалентов и низкий процент унивалентов при скрещивании [263]. При скрещивании *A. sativa* x *A. magna* в поколении BC_1 были получены стабильные гексаплоидные линии с геном, интрогрессированным из *A. magna* [608]. Большое морфологическое сходство между *A. magna* и дикими гексаплоидными формами, а также характер мейоза у полученных с участием *A. sativa* пентаплоидных гибри-

дов позволили предположить, что вид *A. magna* мог присутствовать в качестве тетраплоидной базы AC в эволюции гексаплоидных видов [471].

Два вида, *A. murphyi* и *A. magna*, схожие друг с другом по ряду морфологических признаков, при скрещивании характеризуются частичной редукцией хромосомных ассоциаций у совместных гибридов и высокой их стерильностью [453]. Гибриды *A. strigosa* x *A. murphyi* показывали частичные хромосомные нарушения в мейозе, что отвергает гипотезу о наличии в кариотипе видов *A. magna* и *A. murphyi* генома As из группы видов *strigosa* [453, 564, 622]. На основании открытия этих двух видов предполагалась их важная роль в образовании гексаплоидных видов в процессе полиплоидизации геномов [466]. Геном этих видов состоит из A и C геномов, которые на 50% состоят из геномных транслокаций [468]. С помощью проб ДНК изучался порядок последовательностей нуклеотидов у видов с различными геномами и с различными хромосомными наборами. Проба Am1 была выделена из *A. murphyi* (AC) и было установлено, что такая последовательность присутствует у видов с геномом C и отсутствует у диплоидов и тетраплоидов без генома C. Эта последовательность была определена как специфический сателлит ДНК гетехроматина генома C [323, 689].

На основе большого фактического материала Т. Rajhathy и Н. Thomas [620] пришли к выводу, что на основе аллоплоидной конвергенции видов с геномом AC, при участии неизвестного вида с геномом D, в процессе эволюции рода появились гексаплоидные формы.

Последние данные показывают, что пентаплоиды, полученные между недавно открытым видом *A. insularis* и *A. sativa*, в мейозе имели низкий процент образования унивалентов, высокий процент числа хиазм на одну клетку и высокий процент гомологии хромосом, доходивший до 80%. При скрещивании *A. insularis* с *A. magna* и *A. murphyi* эти показатели были ниже и гибриды стерильны, при скрещивании с видом *A. strigosa* триплоиды были фертильны. На основании этого высказывается предварительное предположение, что прародителем гексаплоидных видов может считаться вид *A. insularis* [464, 465]. По неподтвержденным данным этот вид может являться источником геномов C и D или только генома D.

Многолетний тетраплоидный вид *A. macrostachya* на основании определения А. И. Мальцева [97] по морфологическим признакам может быть отнесен к наиболее примитивной секции овсяноподобных трав *Avenastrum* С. Koch. При скрещивании этого вида с *A. prostrata* (Ap) был получен гибрид, который в мейозе (метафаза I) показывал наличие полного гаплоидного набора родительских хромосом. Морфологически гибрид был похож на *A. macrostachya* и был устойчив к мучнистой росе [399]. При скрещивании с *A. pilosa* (*A. eriantha*) (Cp) наблюдалась частичная конъюгация хромосом. В то же самое время, учитывая морфологическое сходство этих видов и схожесть Гимза-исчерченности при окрашивании

хромосом, предполагается, что существует некоторая гомология между хромосомами этих двух видов, хотя это родство не ближе, чем с видом *A. prostrata*, который обладает модифицированным геномом Ap [478]. Гомология хромосом с *A. pilosa* была больше, чем при скрещивании с *A. ventricosa*, но значительно меньше, чем с *A. damascena*, *A. prostrata* и *A. atlantica* все это подтверждает наличие у *A. macrostachya* автотетраплоидного генома CC [479, 480]. Дальнейшее изучение этого вида с применением *in situ* гибридизации с использованием окрашенных проб ДНК *A. strigosa* и *A. eriantha* показало, что последний вид давал окрашивание 28 хромосом *A. macrostachya*, но оно было не столь сильным и четким, как с другими тетраплоидами; при использовании пробы от *A. strigosa* такой эффект вообще не проявлялся [486]. Все это еще раз доказывает, что геномом этого многолетнего автотетраплоида является CC или C'C', что подтверждает его примитивность в эволюционном плане [697]. Некоторые исследователи высказывают предварительное предположение, что этот вид имеет геном EE (Jellen, персональное сообщение).

При скрещивании вида *A. macrostachya* (мужской родитель) с диплоидными видами с геномом A (*A. strigosa*, *A. hirtula*, *A. atlantica* - As, *A. longiglumis* - Al, *A. prostrata* - Ap) и с геномом Cp - *A. pilosa*, наиболее жизнеспособными были гибриды F₁ *A. pilosa* x *A. macrostachya*, и они часто образовывали в метафазе триваленты. Гибриды с *A. atlantica* образовывали по 7 унивалентов, гибриды с *A. prostrata* - по 7 бивалентов. Скрещивания с видами *A. strigosa*, *A. hirtula* и *A. longiglumis* [604] и с *A. abyssinica* и *A. sativa* были неудачными [219]. Изучение митоза у гибридов *A. barbata* x *A. macrostachya* дает возможность высказать предположение, что последний имеет автотетраплоидное происхождение и между этими видами наблюдается определенная степень родства, хотя гибриды были стерильны даже после удвоения хромосом при помощи колхицина [400].

При анализе гибридов *A. macrostachya* с *A. sativa* и *A. murphyi* гомологичные хромосомы *A. macrostachya* преимущественно спаривались, что нельзя сказать о *A. sativa* [474, 475]. При анализе гибридов *A. sativa* x *A. macrostachya* хромосомы *A. macrostachya* имели высокое содержание гетерохроматина, и у большинства, с зонами, характерными для генома C, высокое содержание гетерохроматина наблюдалось около центромера. Таких больших гетерохроматиновых блоков не было найдено у хромосом других видов [411]. Явные отличия по морфологии этого вида, а также низкий процент конъюгации хромосом у гибридов *A. macrostachya* с *A. sativa* и *A. murphyi* говорят о том, что данный вид не принимал участия в эволюции тетраплоидных и гексаплоидных видов [475].

Эволюция гексаплоидных видов, тесно связанная с диплоидами и тетраплоидами, наиболее сложна и запутана. Для выяснения геномной формулы культурного овса T.

Nishiyama провел скрещивания *A. sativa* x *A. strigosa* и установил, что геном гексаплоидных видов состоит из трех различных геномов [573]. Предположительно, предком генома А у этих видов является один диплоидный вид из группы *A. strigosa* subsp. *strigosa* [185, 612, 698]. Однако геном А гексаплоидов структурно отличается [650] как от генома *A. strigosa* (As), так и генома А тетраплоидных видов [731]. Менее ясны доноры геномов С и D. Донором генома С считают вид *A. ventricosa* [469, 612, 721]. При скрещивании диплоидного вида *A. pilosa* (Cp) с *A. sativa* наблюдалась частичная гомология хромосом с одним из геномов этих видов. Скрещивания, проведенные ранее между диплоидными видами с вариантами генома А и гексаплоидными видами, давали большую или полную гомологию, но эти виды не скрещивались с *A. pilosa* [612]. Геном D, на основе данных по гибридизации [622] и электрофорезу запасных белков [566] происходит, как считают, от тетраплоидного вида *A. magna*.

При изучении *in situ* гибридизации с использованием окрашенных проб ДНК *A. strigosa* происходило окрашивание 28 хромосом *A. sativa* (геном А), что предполагает наличие подобия геномов А и D. При дальнейшем изучении *in situ* гибридизации с использованием окрашенных проб ДНК *A. pilosa* (геном Cp) происходило частичное окрашивание 7 хромосом *A. sativa* [486].

Изучение разнообразия ферментного состава митохондриальной ДНК показало, что формы *A. sterilis* и *A. fatua* имели подобные или идентичные культурным сортам овса спектры. Формы *A. abyssinica* (AB), *A. barbata* (AB), *A. strigosa* (As) и *A. canariensis* (Ac) отличались от *A. sativa* 6 зонами спектров ферментов в зависимости от вида, а *A. ventricosa* (Cv) отличался уже 10-12 зонами спектров ферментов. Предполагается, что цитоплазма гексаплоидных видов произошла, по всей видимости, от видов с геномом А, а не с геномом С. Различие в зонах спектра митохондриальной ДНК диплоидных и тетраплоидных видов по сравнению с гексаплоидными видами показывает, что низкий уровень пloidности видов может быть источником увеличения интрогрессивного цитоплазматического разнообразия у гексаплоидных культурных овсов [633].

С помощью проб ДНК изучался порядок последовательностей нуклеотидов у видов с различными геномами и с различными хромосомными наборами. Установлено, что геном D у гексаплоидов не родственен геному С у диплоидных видов и, таким образом, у полиплоидных видов овса существуют межгеномные транслокации типа A/D-C. Проба pAs102, выделенная из *A. strigosa* (As), при *in situ* гибридизации показала, что последовательности, комплементарные этой пробе, проходят через диплоиды с геномами А и С, тетраплоиды с геномом AC и гексаплоиды с геномом ACD. С другой стороны, гомологичные последовательности пробы pAs102 были найдены у *A. strigosa*, *A. longiglumis* и *A. sativa*, не очень точная по-

следовательность присутствует у *A. murphyi* и полностью отсутствует в оставшихся диплоидных видах с вариантами А и С геномов [491, 492].

После открытия видов *A. magna* и *A. murphyi* и на основе их детального изучения ряд исследователей полагает, что наиболее древними предками *A. fatua* являются именно эти виды [452, 471]. Позднее было выяснено, что А геномы *A. magna* и *A. sterilis* более близки, чем А геномы *A. abyssinica* и *A. sativa*, и предположили, что *A. magna* - донор двух геномов (АС) гексаплоидных видов рода *Avena*. По данным М. Leggett и др. [487], геномы А и D более сходны и, в свою очередь, сильно отличаются от генома С. Геном А диплоидного прародителя, по всей видимости, мог быть донором геномов А и D у гексаплоидных видов [491]. По последним данным, геном D предположительно является неизвестным вариантом генома As - A'', подобно геному В, но отличается от последнего [483, 484].

Исходя из большого фактического материала по структуре кариотипов, цитогенетическим особенностям и данным по межвидовым скрещиваниям можно заключить, что, по всей видимости, в эволюции рода *Avena* принимали участие два в сильной степени 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, по-видимому, в ходе эволюции у возникших аллополиплоидов происходили структурные изменения хромосом, из-за чего возникла их частичная гомология [222, 612].

Ф. А. Coffman [274] считает, что виды *A. fatua* и *A. sativa* (*A. orientalis*) ведут свое начало от абберантов поздней эволюции культурных видов овса. Но это утверждение не нашло подтверждения в других исследованиях, где были получены *fatua*-подобные мутанты при рентгенооблучении вида *A. sterilis* [356]. Было сделано заключение о происхождении *A. fatua* от *A. sterilis*, что согласуется с гипотезой Н. И. Вавилова [20] и А. И. Мальцева [97] о едином очаге происхождения этих видов.

По мнению А. И. Мальцева [97], сорно-полевой вид *A. fatua* и родственный ему *A. sterilis* растут преимущественно на возделываемых почвах и имеют наибольшее количество разнообразных форм. Эти очень полиморфные виды находятся в стадии бурного формообразования и распространения, в соответствии с чем и географические ареалы их, главным образом у *A. fatua*, отличаются особенной обширностью. 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.

Согласно многочисленным данным, прародителем культурного овса считался вид *A. fatua* [97, 375, 418, 741, 783]. Данные, полученные при детальном изучении *A. sativa* и *A.*

fatua, опровергали это предположение, в связи с тем что лодикулы этих видов имели различное строение [301]. При изучении типа лодикул у видов овса было установлено, что виду *A. fatua* присущ тип простых лодикул, по сравнению с *A. sterilis*, и поэтому, следуя законам дивергенции признаков, следует допустить происхождение *A. fatua* от *A. sterilis* [133].

Другие исследователи считают родоначальником культурного овса вид *A. sterilis*, у которого шли мутации тип-*fatua*, а в дальнейшем мутации подавления базиса диких признаков и фатуойдности, что привело к образованию *A. sativa* [724]. В 1927 г. 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*. Особенно запутанной была первая, чрезвычайно полиморфная группа *A. sativa*, происхождение которой связано с Азией [21]. Эта точка зрения стала доминировать во всех исследованиях в противоположность мнению о европейском происхождении культурного овса [293].

Н. И. Вавилов [20] относит *A. ludoviciana* в одну генетическую группу с *A. fatua* на основе морфологического сходства, легкой скрещиваемости и иммунитета к грибным заболеваниям. На основании отдаленности ареала А. И. Мордвинкина [112] не относит его к циклу *A. sterilis*. Все же считается, что *A. ludoviciana* генетически ближе к *A. sterilis* по морфологическим признакам и ареалам. При скрещивании *A. fatua* и *A. sterilis* и анализе гибридной популяции было установлено, что связи между некоторыми признаками отражают, в первую очередь, значительные генетические различия между этими видами [200].

В соответствии с данными F. A. Coffman [275], родоначальником разнообразия гексаплоидных форм является вид *A. sterilis*, происходящий с Азиатского континента. От этого вида, по всей видимости, произошел культурный вид *A. byzantina*, а затем появился злостный сорняк, засоряющий культурные посева, – вид *A. fatua*. Кроме этого, наиболее вероятным местом происхождения *A. sativa* в целом считался азиатский континент [271, 272]. Дальнейшее рассмотрение вопросов эволюции гексаплоидных видов показало, что при изучении транслокаций в хромосомах овса и соотношении географического распределения различных форм с использованием кластерного анализа данных отмечалась большая степень генетического родства между образцами вида *A. byzantina* и формами *A. sterilis* из северной Месопотамии, с одной стороны, и образцами *A. sativa* и формами *A. sterilis* из восточной Анатолии, - с другой [785]. Дальнейшее изучение всех гексаплоидных видов показало, что для вида *A. sativa* было характерно наличие транслокаций (97%), в отличие от вида *A. byzantina* (11%). В результате было высказано предположение, что два культурных вида *A. sativa* и *A. byzantina* вошли в культуру независимо друг от друга. Изучение видов *A. fatua* и *A. occidentalis* установило, что большинство форм этих видов имеют такие же транслокации, как и *A. sativa* и

вследствие этого считаются боковыми ветвями эволюции овса [415]. С другой стороны, предполагается, что *A. occidentalis*, первоначально найденный в Алжире [302], по некоторым морфологическим признакам близок к *A. vaviloviana* и может быть одним из реликтов древней африканской флоры [211, 212]. Кроме этого, В. Ваум [213] отмечает, что было найдено морфологическое сходство между тремя видами – *A. vaviloviana*, *A. occidentalis* и так называемым видом *A. septentrionalis* Malz., который А. И. Мальцев [97] относил к подвиду *A. fatua*, произрастающему в Сибири. Эти виды в настоящее время занимают дизъюнктивные ареалы реликтового характера, и, тем самым, подтверждается точка зрения, согласно которой виды рода *Avena* в недавнем геологическом прошлом занимали сплошные (а не дизъюнктивные) и разнообразные ареалы по сравнению с ареалами современных видов [212, 613].

По мнению А. И. Мальцева [97], все гексаплоидные виды из своего азиатского центра двинулись преимущественно на запад, причем вид *A. fatua* занял главным образом северные и средние широты, а *A. sterilis* – более южные, достигнув самых западных границ Средиземноморской области. Следовательно, можно предполагать, что вид *A. sterilis* берет свое начало из одного общего с *A. fatua* первичного азиатского центра и, удаляясь на запад, сильно дифференцируется от него. Об этом говорит уже сама постепенность этой дифференцировки, начиная от мелкозерного *A. sterilis* subsp. *ludoviciana* на востоке и кончая крупнозерным *A. sterilis* subsp. *macrocarpa* на западе (см. выше). Наконец, следует принять во внимание и то обстоятельство, что *A. sterilis* subsp. *ludoviciana*, вообще говоря, очень близкий к *A. fatua*, гораздо легче с ним скрещивается, чем, например, географически более удаленный *A. sterilis* subsp. *macrocarpa*. Таким образом, можно полагать, что все гексаплоидные виды имеют один общий первичный центр – в юго-западной Азии.

По мнению некоторых исследователей, именно *A. sterilis* явился родоначальником культурных гексаплоидных видов. Формы *A. sterilis* из области гор Загрос (Zagros) на территории современного Ирана устремились с семенами других культур в качестве сорняка через Малую Азию в Европу, где они дали культурные формы гексаплоидных видов [393]. По мнению Н. Томаса [724], у *A. sterilis* во время его продвижения на север появились мутации типа *fatua*, что привело к появлению *A. fatua*, из которого образовались культурные гексаплоидные виды. Среди прочих, здесь же появились гексаплоидные голозерные формы, которые, по ошибочному мнению исследователей, двинулись в Китай [393, 724].

Как было уже показано А. И. Мальцевым [97], подсекция *Denticulatae* (см. главу 5), куда входят все гексаплоиды, имеющая азиатский центр происхождения, является более молодой в эволюционном плане, чем подсекция *Aristulatae*, первичный центр которой находится на западе Средиземноморской области. Здесь же, в Средиземноморской области, предпо-

лагается зарождение всего рода *Avena*; по крайней мере, около 50% всех видов этого рода приурочено именно к Средиземноморью. Как утверждают Т. Rajhathy и Н. Thomas [620], все биологические виды овса, как было отмечено выше, в понимании G. Ladizinsky [453], происходят и имеют свое наибольшее распространение именно в западной части Средиземноморья, точнее, на южной оконечности Пиренейского п-ова (Испания) и в прибрежной и северной части Алжира и Марокко.

Как отмечалось Н. И. Вавиловым, разнообразные ареалы показывают, что полиплоиды (тетраплоиды и гексаплоиды) в среднем 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 отличных и, таким образом, играющих важную роль в эволюции. Довольно часто полиплоидные формы по сравнению с диплоидными являются и многолетними видами [13].

Таким образом, вся секция настоящих овсов, дифференцированная на две подсекции (см. главу 5), имеет два основных центра, которые лежат приблизительно на одинаковой широте (около 40° северной широты), но отстоят друг от друга на огромном расстоянии (от Атласа и Пиреней до северо-западных Гималаев), то есть находятся на противоположных концах той обширной древнесредиземноморской области, которая в нижне-третичную эпоху была занята Тетисом - великим Средиземным морем [97].

О важности этнографических, исторических и археологических данных для понимания эволюции культурных видов и направления их распространения говорили многие исследователи [20, 97, 190].

В противоположность общепринятому мнению, существуют единичные данные, говорящие в пользу монофилитического европейского происхождения овса. Доказательством этого тезиса служат данные археологических раскопок в Швейцарии в г. Auvernier, где были найдены колоски *A. ludoviciana*. Данные, собранные А. И. Мальцевым [97], подтверждают версию о полифилитическом вхождении в культуру видов овса.

По мнению Н. И. Вавилова, свести происхождение культурных овсов к одному географическому центру не представляется возможным. Культурные овсы (диплоидные и полиплоидные), бесспорно, полифилитического происхождения. Отдельные виды, по всей вероятности, самостоятельно входили в культуру. Во всяком случае, было бы ошибочно считать культурный овес определенно связанным только с Европой. Как было отмечено выше, наличие в Китае эндемичных пленчатых и голозерных групп *A. sativa*, широкое распространение в диком виде и в качестве сорных растений *A. fatua* и *A. ludoviciana* в Туркестане, Бу-

харе, Афганистане, Персии, в Закавказье, Армении, наличие здесь многих оригинальных групп сорных овсов и овсюгов свидетельствуют об участии Азии в формообразовании группы *A. fatua* - *A. ludoviciana* - *A. sativa* - *A. nuda* [20]. Эти данные были подтверждены последующими исследователями [461].

Из всего сказанного выше бесспорно следует, что род *Avena*, как было доказано многими исследователями, - полифилитического происхождения [97, 112, 151, 375, 742, 783].

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

НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ВИДОВ

Эволюционное становление видов растений проходит во времени, при определенных условиях среды, при наличии факторов спонтанной гибридизации и мутаций. В первичных центрах, где возник данный вид, идет процесс его расселения; при наличии разнообразных почвенно-климатических условий здесь происходит накопление большого генетического разнообразия вида.

Значение открытия центров происхождения культурных растений Н. И. Вавиловым в 1926 г. состоит в возможности нахождения в этих областях ценного генофонда форм растений, наиболее адаптивных к разнообразным условиям среды, представленных гетерогенными популяциями [20]. Специфическое отличие этих зон состоит в том, что в них наблюдаются тесные контакты между культурными растениями, их дикорастущими сородичами и сорными видами, в результате чего между этими тремя группами растений часто происходит обмен генами. Следовательно, эти зоны являются центрами естественной интенсивной интродукции. 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 этих центрах сосредоточено большинство доминантных аллелей генов. Зоны сосредоточения рецессивных форм – это районы интенсивного мутационного формообразования, находящиеся на периферии центров происхождения. На основе анализа соотношения доминантных и рецессивных форм в пределах видов в определенной географической зоне могут быть установлены: уровень формообразовательных процессов, темп и стадия эволюции видов.

Только наличие полного ботанического и эколого-географического разнообразия дает возможность определения центров происхождения и разнообразия того или иного рода или вида. Мировая коллекция ВИР по овсу представляет все видовое и внутривидовое разнообразие по культурным (10000 образцов) и дикорастущим (2000 образцов) видам рода *Avena*. Полное ботанико-экологическое разнообразие образцов культурных видов представлено местными стародавними сортами-популяциями, собранными в 1910-1920 гг. Большинство этих форм поступило из центров происхождения и разнообразия этой культуры, и они полностью отражают все географическое разнообразие по овсу. Дикорастущие виды представлены всем видовым и эколого-географическим разнообразием из всех регионов происхождения, поступившим в последнее время из различных генных банков мира.

При определении областей происхождения и формообразования видов овса нами был использован дифференциальный ботанико-географический метод, разработанный и широко использованный Н. И. Вавиловым. Сущность этого метода состоит в определении широкого внутривидового разнообразия, в анализе дифференциации какого-либо растения на виды и генетические группы, в выяснении характера распределения наследственного разнообразия форм вида в пределах ареала с установлением географических центров скопления этого разнообразия и географической локализации формообразовательного процесса [21]. Анализ коллекционных образцов показал, что все рассматриваемые формы овса, принадлежащие к отдельным видам, характеризовались морфологическими особенностями и определенными ареалами.

При анализе данных по географическому распространению и морфологическому разнообразию наиболее многочисленной по видовому составу группы диплоидных и тетраплоидных видов овса было установлено, что формы дикорастущих видов имеют наибольшее распространение (см. главу 1) на территории северо-западной части Африканского континента и, частично, на юго-западной оконечности Европы. При рассмотрении морфологических признаков, связанных с габитусом растения, систематических признаков, характеризующих строение колоска и цветка или зерновки и хозяйственно-ценных признаков, особенно, по устойчивости к различным заболеваниям, было выявлено, что наибольшее разнообразие этих признаков наблюдалось у форм, происходящих из западной части Средиземноморского центра происхождения культурных растений [86].

Данные анализа подтвердили резкую обособленность диплоидных видов с геномом С. Такие виды, по мнению G. L. Stebbins [697], - архаичны, но не являются истинно примитивными. В то же время, многочисленными исследованиями установлено, что геном С проходит в неизменном состоянии через все уровни пloidности и считается одним из основных гено-

мов овса. На этом основании мы предполагаем, что геном С является тем скрытым источником гетерогенности в процессе эволюции, который привел к появлению гексаплоидных видов рода *Avena*. Наши исследования кариотипа *A. macrostachya* показали, что этот вид является автотетраплоидом с геномом АА [87]. С другой стороны, изучение структуры хромосом с помощью С-бэндинга и методов дифференциального окрашивания нуклеотид-специфичными флуорохромами показало наличие крупных блоков С-гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом, что указывает на родство *A. macrostachya* с С геномными видами [114]. В то же время для этого вида характерен симметричный кариотип и комплекс морфологических признаков, говорящий об его истинной примитивности. 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 является более древним и более моногенным по структуре кариотипа. В то же время, по мнению А. В. Родионова и др. [144], разделение филогенетических линий овсов с геномами А и С сопровождалось накоплением различий по рассеянными повторам и накоплением специфичных для каждой ветви транзаций и трансверсий. Затем в линии С-геномов произошло разделение филогенетических ветвей *A. macrostachya* и предка других видов с геномами С, после чего у предков *A. macrostachya* произошло удвоение хромосомного набора и появление крупных блоков С-гетерохроматина в прицентромерных районах хромосом, а у предка видов с геномом С имели место "десимметризация" хромосом и их гетерохроматинизация, определившая необычный рисунок С-окрашивания хромосом С-геномов диплоидных и полиплоидных видов. В дальнейшем геном С стал развиваться независимо от генома А, что привело к появлению многочисленных его вариантов (А1, Аp, Ad, Ac, As), и, в конечном счете, - культурного диплоидного вида *A. strigosa* с геномом As (рис. 14). Согласно результатам RAPD-анализа и изучения белковых маркеров авенина установлено, что, при всем различии видов с геномом А, можно говорить об их косвенной эволюционной близости [134].

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 плоидности, 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 (*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 ге-

ном А". Существенные отличия тетраплоидных видов с геномами АВ и АС были подтверждены данными по RAPD-анализу и белковым маркерам авенина [88, 134]. 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 ACD (ACA"). Дивергенцию двух основных геномов рода *Avena* - А и С можно проследить по структуре кариотипа, спектрам белковых маркеров авенина и данными RAPD-анализа [88, 134]. Кроме этого, были найдены четкие различия по ареалам видов, содержащих эти геномы. Виды, обладающие геномом А и АВ (AA'), 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 ACD (ACA") занимают значительные площади, несравнимые с другими группами видов, в силу своей аллополиплоидности и, возможно, благодаря наличию двух (модифицированных) геномов А.

В своем труде «Центры происхождения культурных растений» Н. И. Вавилов [20] 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 их дикорастущими сородичами. Ареалы этих диких "родоначальных" форм чаще всего бывают очень узки и приурочены к ограниченным изолированным районам локализации первичных центров происхождения культурных растений.

Таковыми родоначальными переходными формами для гексаплоидных культурных видов в роде *Avena*, по нашему мнению, могут быть дикорастущие диплоидные и тетраплоидные формы секции *Avenae*, имеющие характерный признак, присущий гексаплоидным видам, то есть наличие двух зубцов на верхушке нижней цветковой чешуи (см. главу 2). К таким видам относятся *A. ventricosa*, *A. bruhsiana*, *A. canariensis*, *A. agadiriana*, *A. magna*, *A. murphyi* и *A. insularis*, которые осыпаются только колосками и не имеют прямых культурных аналогов (рис. 14). Тип рассеивания целыми колосками является переходным по сравнению с рассеиванием отдельными зерновками. Все они относятся только к дикорастущим или рудеральным растениям, то есть они не засоряют посевы культурных растений, а являются частью естественных фитоценозов некоторых стран Африканского побережья Средиземноморья, южного побережья Испании, Италии, Греции и части островов Средиземного моря и Атлантического океана. Большинство этих ареалов дезъюнктивно и находятся на островных территориях, являясь узкоэндемичными для данной области. В настоящее время ареалы этих видов сокращаются не только из-за антропогенного фактора, но и в силу других причин, что

является характерным для переходных форм (см. главу 1). По всей видимости, все вышеперечисленные виды когда-то занимали большие ареалы, но являясь при этом обитателями сугубо ненарушенных фитоценозов. Так, А. И. Мальцев [97] отмечал в своей работе, что вид *A. ventricosa* имел широкое распространение в Алжире и на Кипре, но в настоящее время мы имеем только очень узкий ареал этого вида с единичными растениями в этих регионах. Эндемичный диплоидный вид *A. canariensis* встречается только на ограниченном ареале Канарских о-вов (Испания); другой тетраплоидный вид, выделенный из диплоидного вида и морфологически похожий на него, *A. agadiriana*, распространен только на узком ареале в Алжире у г. Агадира. По сообщению испанских исследователей, тетраплоидные виды *A. magna* и *A. murhyi* уменьшили свои ареалы по сравнению с 70-ми годами XX столетия, когда проходили сборы Б. Баума, а *A. murhyi* ими вообще не был найден [593]. Много усилий было потрачено на нахождение промежуточной формы между тетраплоидными и гексаплоидными видами, и недавно был описан новый тетраплоидный вид *A. insularis*, который был обнаружен в Италии (о-в Сицилия), на очень узком ареале. На материковой части Европы или Африки этот вид не встречается [464]. По всей видимости, все вышеперечисленные виды когда-то занимали большие ареалы, но, являясь обитателями сугубо ненарушенных фитоценозов, в силу определенных причин сильно уменьшили их. Все это наталкивает на вывод, что эти виды являются промежуточными формами, с сокращающимися ареалами, которые, в той или иной степени, явились прародителями гексаплоидных видов. Гексаплоидные виды секции *Avenae* делятся на дикорастущие сорно-полевые и культурные виды, которые конкурируют между собой в завоевании новых ареалов распространения и использования [86].

К другой группе диплоидных и тетраплоидных видов относятся формы секции *Aristulatae*, обладающие двуслойной верхушкой нижней цветковой чешуи и в большинстве случаев осыпаящиеся зерновками (цветками). Некоторые из них имеют культурные аналоги с тем же уровнем ploидности (*A. wiestii*, *A. hirtula* – *A. strigosa*; *A. vaviloviana* – *A. abyssinica*), обширные ареалы (*A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. barbata*) и являются довольно активными сегетальными или рудеральными сорняками (*A. clauda*, *A. pilosa*, *A. damascena*, *A. longiglumis*, *A. barbata*) с типичной для них формой рассеивания - отдельными зерновками (рис. 14). Большинство из этих дикорастущих видов сорно-полевые, то есть распространяются с зерном культурных растений, засоряя посевы сельскохозяйственных культур, и это обстоятельство увеличивает их жизнеспособность. Все они занимают достаточно широкие ареалы и, до недавнего времени, занимали и занимают новые ареалы. По всей видимости, эта группа видов является боковой тупиковой ветвью эволюции, которая не участвовала в формировании гексаплоидных видов овса.

Вероятно, в западной части Средиземноморья, на месте наибольшего видового разнообразия рода *Avena* в результате спонтанной гибридизации тетраплоидных видов из группы переходных форм с геномами А, С и, вероятно, D произошло формирование аллогексаплоидных видов (рис. 15). Скорее всего, такая гексаплоидная форма была очень близка современному виду *A. sterilis*. Затем, при продвижении на восток, этот вид стал занимать все большие пространства, вероятнее всего, в районе Юго-Западного Азиатского центра. Появление наибольшего разнообразия полиплоидов в восточной части этого центра, где преобладают более жесткие почвенно-климатические условия по сравнению с западным Средиземноморьем, подтверждается высказыванием Н. И. Вавилова. Он указывал на большую выносливость этой группы видов по сравнению с диплоидными видами, так как аллополиплоидные виды способствуют образованию резко различающихся экотипов, играющих важную роль в эволюции [13]. По мере продвижения от центра происхождения в Юго-Западный Азиатский центр появляются более мелкозерные и адаптивные гексаплоидные формы дикорастущих видов. Они имели, по всей видимости, большое сходство с современным видом *A. ludoviciana*, которые с увеличением уровня ploидности начинают распространяться в различных направлениях, образуя большое внутривидовое разнообразие дикорастущих и переходных сорных форм к культурным видам гексаплоидного овса (рис. 15).

Все разнообразие культурных овсов, как было доказано Н. И. Вавиловым [14, 21], имеет сорно-полевое происхождение. С распространением видов на север, в более влажные условия произрастания, овес вытеснял основные культуры, которые он засорял, и сам становился самостоятельно возделываемым растением. Этот процесс можно наглядно проследить в Испании на примере культурного диплоидного вида *A. strigosa*, в Эфиопии - *A. abyssinica*, в Турции и Иране - *A. byzantina* и на сорно-полевых формах *A. sativa* convar. *asiatica* и *A. sativa* convar. *volgensis* (рис. 15). С другой стороны, многие культурные виды в настоящее время практически не возделываются. В первую очередь это *A. strigosa*, который довольно широко использовался в Европе в XVI-XX вв., но в наши дни практически не возделывается, а в основном сохраняется как реликтовая культура в мировой коллекции ВИР. *A. abyssinica* вероятно, использовался как культура при очень примитивном уровне цивилизации, которая существовала до недавнего времени на территории Эфиопии. В настоящее время этот вид практически не используется. Виды *A. strigosa* и *A. abyssinica* можно встретить как сорное растение на полях как Европы, так и Африки [86]. В настоящее время все эти культурные формы (самостоятельно не осыпающиеся) являются рудеральными и сегетальными 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 обширной коллекции, собранной Н. И. Вавиловым во время его средиземноморской экспедиции (1926-1927 гг.) [504], а также образцов, поступивших из других генных банков мира, показал, что наибольшее внутривидовое разнообразие этого вида характерно для территории Великобритании, Германии, Испании и, особенно, Португалии. Вид *A. strigosa* по классификации Н. А. Родионовой и др. [151] делится на три подвида: *A. strigosa* subsp. *strigosa*, *A. strigosa* subsp. *brevis* и *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (см. главу 5), которые имеют четкую географическую дифференциацию (рис. 16). Из 15 разновидностей, вошедших во всю видовую коллекцию *A. strigosa*, 8 было обнаружено у местных образцов из Испании и 11 – у образцов из Португалии (табл. 9). Всего на Пиренейском п-ове встречается 13 разновидностей, большинство из которых являются эндемичными для этого региона. Как отмечает Н. И. Вавилов [12], основной район местного многообразия этого вида концентрируется в северной Португалии и северо-западной Испании (Галисии и Басконии) (рис. 15). Наибольшая часть разнообразных форм, относящихся к *A. strigosa* subsp. *strigosa*, имела распространение в Испании, Португалии, Германии и Великобритании, кроме этого, единичные формы происходили из ряда других европейских стран. В Германии, Франции и Польше, где формы *A. strigosa* были широко распространены в конце XIX и в начале XX столетия, их ботаническое разнообразие крайне ограничено и в каждой стране было найдено не более двух разновидностей, относящихся только к подвиду *A. strigosa* subsp. *strigosa*. Следует отметить, что довольно многочисленная группа местных форм, происходящих из Украины, Белоруссии и России, также не обладала большим внутривидовым разнообразием. Таким образом, центр происхождения и разнообразия диплоидного культурного вида *A. strigosa* Пиренейский полуостров [507], где широко распространены и его дикорастущие сородичи, и вероятные прародители – диплоидные виды *A. hirtula* и *A. wiestii*. По археологическим данным, собранным А. И. Мальцевым [97], *A. strigosa* был первым культурным видом овса, который возделывался в Европе уже в эпоху неолита, то есть около 1500 лет до н.э.

Для местных форм *A. strigosa* subsp. *brevis* наиболее типичным является происхождение из Португалии, Великобритании и, в меньшей степени, из Испании. В Великобритании было найдено 10 разновидностей и, по всей видимости, этот регион является вторичным центром разнообразия вида *A. strigosa* в Европе. Большинство выделенных разновидностей встречаются только в этом районе, с опушением и разнообразной окраской цветковых чешуй – это *alba* (белая), *nigra* (черная), *fusca* (серая), и формы голозерного диплоидного овса, от-

носящиеся к *A. strigosa* subsp. *nudibrevis*. Для голозерных форм *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* единственным наиболее вероятным местом происхождения является Великобритания, в других странах они могли быть только заносным растением (рис. 15). Как показало исследование этого вопроса, в Великобритании уже в Средние века (XIII-XIV вв.) возделывались мелкозерный и голозерный мелкозерный овес под специфическим названием “pillcorn” [756]. По данным А. И. Мальцева (1930), мелкозерный голозерный овес получил довольно широкое распространение в Англии и Шотландии не позднее XVI столетия.

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) будет иметь 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 форм *A. strigosa* subsp. *brevis*, а затем и к появлению рецессивных мутаций типа голозерных форм *A. strigosa* subsp. *nudibrevis*, которые и были описаны К. Линнеем как *A. nuda* L. [496]

Другой тетраплоидный культурный эндемичный вид Эфиопии *A. abyssinica* Hoch., насчитывающий около 60 местных образцов в коллекции, также имеет сорно-полевое происхождение. Образцы вида были собраны Н. И. Вавиловым во время его средиземноморской экспедиции (1926-1927 гг.) [504], а также поступили из других генных банков мира. При их рассмотрении была подтверждена область формообразования вида.

Этот вид, засоряющий поля ячменя и пшеницы, в настоящее время не возделывается в культуре, хотя имеет культурный тип сочленения зерновок, неосыпающихся при созревании. Кроме него, на территории Эфиопии из дикорастущих видов произрастают только тетраплоидные – *A. vaviloviana* и *A. barbata*. Вид *A. abyssinica* имеет очень много общих черт с *A. vaviloviana* и считается его культурным аналогом (рис. 15). Все небольшое внутривидовое разнообразие из шести форм в ранге разновидностей *A. abyssinica*, описанных в «Культурной флоре. Овес» [151], встречается только на территории современной Эфиопии. Что касается морфологических признаков габитуса самого растения этого вида, то их разнообразие также минимально. По большинству своих морфологических и хозяйственно-ценных признаков этот вид очень однороден. Родственный дикорастущий вид *A. vaviloviana*, распространенный только на этой же территории, также не отличается большим разнообразием морфологических форм, что было показано в наших исследованиях и подтверждено изучением белковых

маркеров авенина (см. главу 4). По свидетельству А. И. Мальцева [97], Эфиопский центр разнообразия тетраплоидных видов овса является вторичным, и формы, распространенные в нем, в ранней исторической эпохе имели связи со Средиземноморским центром происхождения. Вторичность происхождения этого центра доказывает и то, что два родственных вида *A. vaviloviana* и *A. abyssinica* имеют сугубо яровой тип развития, являющийся вторичным относительно озимого типа развития. По всей видимости, два вида *A. vaviloviana* и *A. abyssinica*, найдя в Эфиопии наиболее благоприятные климатические и почвенные условия произрастания (см. главу 1) к югу от средиземноморского центра и распространившись здесь, не смогли продвинуться дальше 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, которое в настоящее время, по свидетельству эфиопских специалистов, практически полностью утрачено 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, скорее всего, это связано с тем, что данная группа видов не смогла далеко распространиться от своего центра происхождения, что не дало возможности появиться рецессивным мутациям для образования голозерных форм.

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, осыпающегося отдельными зерновками вида *A. occidentalis*, который в настоящее время встречается только на Канарских о-вах (Испания), хотя первоначально был открыт на территории Алжира (рис. 15). По всей видимости, благодаря измененному типу рассеивания, *A. occidentalis* занимал большие площади, к тому же у него доминирует озимый и полуозимый тип развития, который мы считаем первичным по сравнению с яровым типом. Далее, при распространении на восток происходит дифференциация *A. sterilis* на более адаптивные мелкоплодные, с большей озерненностью, формы вида *A. ludoviciana*, у которого в Юго-Западно Азиатском центре происходят мутации по типу рассеивания зерновок. Это, в свою очередь, приводит к появлению сорно-полевых форм культурного вида *A. sativa*. У *A. occidentalis* при продвижении на восток

начинают доминировать более скороспелые типично яровые формы, которые образовали вид *A. fatua*. Этот вид, рассеиваясь исключительно отдельными зерновками, как злостный сорняк занял огромные ареалы на севере и на востоке Европы и Азии. Как было определено в главе 7.2, слабая чувствительность на яровизацию и сильная чувствительность на длину дня указывает на истинно яровую природу вида *A. fatua*, [505] которая позволила ему, засоряя поля, занять самые обширные сельскохозяйственные территории на земном шаре. Истинно яровая природа этого вида доказывает вторичность его происхождения по сравнению с *A. sterilis* и *A. ludoviciana*.

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* рассматривался в объеме вида *A. sterilis*, что подразумевает их общее происхождение [97]. 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 [151].

При анализе данных по географическому и морфологическому разнообразию образцов коллекции гексаплоидного культурного вида *A. byzantina*, насчитывающего около 1500 местных образцов, было установлено, что формы этого вида имеют наибольшее распространение на территории стран Средиземноморского бассейна (рис. 17).

Анализ большого числа местных форм коллекции, собранных Н. И. Вавиловым (1926-1927 гг.), П. М. Жуковским (1925-1927 гг.) и В. В. Марковичем (1926-1928 гг.) во время их экспедиций [504], а также поступлений из других генных банков мира показал, что наибольшее внутривидовое разнообразие *A. byzantina* встречается на территории Алжира, Марокко, Испании, Италии, Израиля, Греции, Турции и некоторых других стран Средиземноморского бассейна.

Из 15 разновидностей коллекции всего вида *A. byzantina*, описанных Н. А. Родионовой и др. [151], наибольшее число разновидностей, 9, было обнаружено у местных образцов из Алжира, по 8 - из Марокко и Турции, 7 - из Греции, 6 - из Израиля и по 5 - из Испании и Италии; остальные страны, где был распространен этот вид, имели от трех до одной разновидности (табл. 10). Как отмечает Н. И. Вавилов [20, 21], основной район многообразия этого вида концентрируется на Средиземноморском побережье Северной Африки. По нашим данным, наибольшее ботаническое разнообразие этого вида сосредоточено в Алжире и Марокко, где насчитывается в целом 12 из 15 разновидностей этого вида. Некоторые из них, встречающиеся в Марокко, являются эндемичными для этой страны – это *maroccana*, *cinnamomea*, *secundae*.

Таким образом, первичным центром формообразования *A. byzantina* являются территории Алжира и Марокко, где сосредоточено его наибольшее ботаническое разнообразие, а наличие большого числа промежуточных форм на территории Турции говорит о том, что этот регион является вторичным центром разнообразия этого вида [86].

Другим направлением распространения гексаплоидных форм было северное. С переходом к иным климатическим условиям появились мутации типа *sativa*, которые, как и *A. byzantina*, вначале засоряли посевы пшеницы и ячменя. На основе RAPD-анализа [134] было установлено, что представители культурных видов *A. sativa* и *A. byzantina* образовывали удаленные друг от друга относительно компактные группы, что может подтверждать географическую обособленность их вхождения в культуру - *A. byzantina* из западной части Средиземноморского и *A. sativa* из Юго-Западного Азиатского центра происхождения культурных растений (рис. 15).

Изучение внутривидового разнообразия коллекции пленчатых форм *A. sativa* subsp. *sativa* показало, что сорно-полевые формы этого подвида (*A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* и *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis*), насчитывающие около 130 местных образцов, локализуются на территории Ирана, Грузии и России (Дагестан, Татарстан, Башкортостан и Чувашия) (рис. 18). Группы внутривидового разнообразия *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* и *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis*, характеризующиеся примитивными или переходными признаками и засоряющие посевы, имели четкую приуроченность к определенным ареалам (рис. 15). Анализ данных по разновидностному составу местных образцов коллекции показал, что формы *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* имели наибольшее разнообразие только на территории Ирана и Грузии, где было выделено по три из трех разновидностей, характеризующих данную группу, в Дагестане была выделена только одна разновидность этой группы (табл. 11). Кроме этого, здесь была найдена форма с разновидностью из группы convar. *volgensis*, что является связующим звеном двух групп разновидностей между собой. Другая группа, *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis*, имеет четыре разновидности, наибольшее разнообразие которых приурочено к Татарстану (4 разновидности). По три разновидности было выделено из Башкортостана, Чувашии и Ульяновской обл., две найдено в Удмуртии и лишь по одной - в Кировской обл., Саратовской обл. и Мордовии. В других регионах распространения пленчатого овса эти формы не встречаются. По всей видимости, из Юго-Западного Азиатского центра через Иран и далее в Грузию, Дагестан и среднее Поволжье (Саратовская обл., Ульяновская обл., Татарстан, Чувашия, Башкортостан) пленчатые формы *A. sativa* subsp. *sativa*, сначала засоряя посевы, начали входить в культуру и распространяться по всем направлениям [86].

Другой подвид, *A. sativa* subsp. *nudisativa* - или голозерные формы гексаплоидного овса, по свидетельству Н. И. Вавилова [20], произошел из Китая. По литературным данным известно, что голозерный овес имел распространение в Китае уже в V в. н.э [40]. С удалением от основного центра разнообразия на восток изменились условия произрастания, в результате чего появились голозерные мутации *A. sativa*, которые закрепились на новых местообитаниях. Таким образом, здесь у *A. sativa*, как и у *A. strigosa*, наблюдается цикл перехода форм дикого, культурного пленчатого и голозерного типа. И последний тип, являясь рецессивной мутацией, появляется на удалении от территории основного разнообразия близкородственных пленчатых форм (рис. 18).

Анализ данных по внутривидовому разнообразию голозерных староместных сортов *A. sativa*, насчитывающих свыше 40 образцов, показал, что из четырех разновидностей, определенных в коллекции ВИР [151], все четыре были выделены у образцов Монголии, собранных экспедицией В. Е. Писарева (1922-1923 гг.), три - из Китая и по две из сопредельных областей России [504] (табл. 11). Другие местные формы голозерного овса происходили из Европейской части России и стран Европы/ Для них характерны две наиболее распространенные разновидности (*var. inermis* и *var. chinensis*). Следовательно, центром разнообразия форм голозерного гексаплоидного овса является район Монголии и северо-западного Китая (рис. 15).

Таким образом, на основании комплексного изучения видов овса и анализа данных по географическому распределению ареалов форм и видов было установлено, что место наибольшего распространения и формообразования видов рода *Avena* находится в западной части Средиземноморского центра происхождения культурных растений, а именно на территории северо-западной части Африканского континента и частично на юго-западной оконечности Европы. Установлено, что процесс формирования гексаплоидных видов шел также в западной части Средиземноморья, и затем при продвижении на восток эти формы стали занимать все большие пространства в районе Юго-Западного Азиатского центра, образуя большое внутривидовое разнообразие дикорастущих и переходных сорных форм к культурным видам гексаплоидного овса. На основании анализа внутривидового разнообразия староместных сортов были уточнены центры формообразования всех культурных видов овса.

Таблица 9. Географическое распространение подвидов и разновидностей местных образцов диплоидного культурного вида *A. strigosa* Schreb.

Происхождение	<i>A. strigosa</i>		
	subsp. <i>strigosa</i>	subsp. <i>brevis</i>	subsp. <i>nudibrevis</i>
Португалия	19/7*	13/4*	-
Испания	19/5	3/3	-
Великобритания	13/5	4/3	4/1*
Германия	10/1	2/1	1/1
Франция	3/1	-	-
Болгария	1/1	-	1/1
Греция	2/1	-	-
Польша	2/2	-	-
Белоруссия	3/3	-	-
Украина	7/1	-	-
Россия, Ленинградская обл.	6/2	-	-
Россия, Новгородская обл.	9/3	-	-
Россия, Псковская обл.	4/1	-	-

* - в числителе количество образцов, в знаменателе число разновидностей.

Таблица 10. Географическое распределение разновидностей местных образцов гексаплоидного культурного вида *A. byzantina* C. Koch.

Происхождение	Число форм <i>A. byzantina</i>
Марокко	13/8*
Алжир	42/9
Тунис	11/3
Ливия	2/1
Сирия	8/2
Израиль	15/6
Португалия	27/3
Испания	58/5
Италия	36/5
Кипр	19/3
Греция	37/7
Югославия	12/2
Турция	112/8

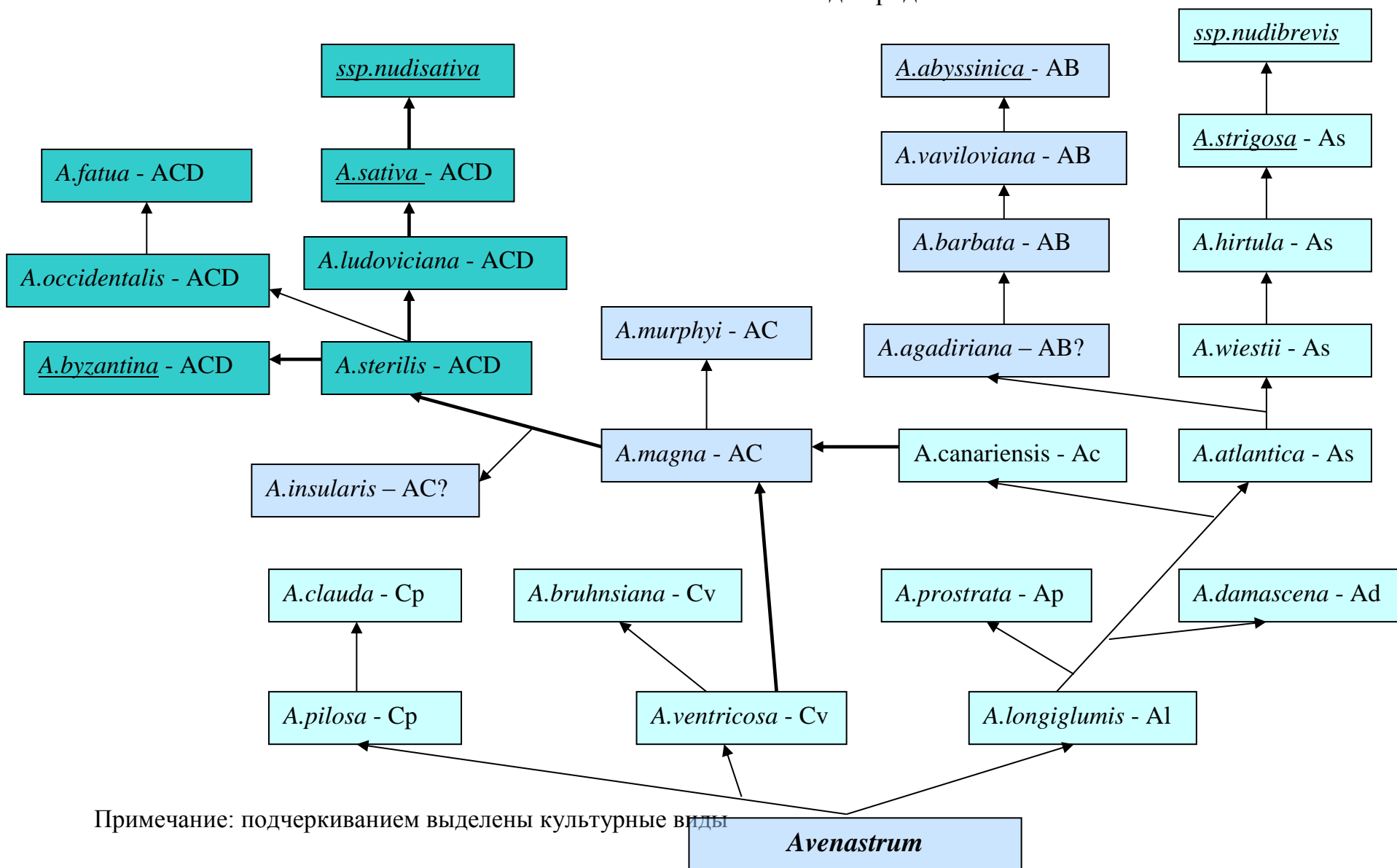
* - в числителе количество образцов, в знаменателе число разновидностей

Таблица 11. Географическое распространение подвидов и разновидностей местных образцов гексаплоидного культурного вида *A. sativa* L.

Происхождение	<i>A. sativa</i> subsp. <i>sativa</i>		<i>A. sativa</i> subsp. <i>nudisativa</i>
	convar. <i>asiatica</i>	convar. <i>volgensis</i>	
Иран	3/3*		
Грузия	6/3		
Россия, Дагестан	2/1	1/1*	
Россия, Саратовская обл.		1/1	
Россия, Мордовия		1/1	
Россия, Ульяновская обл.		18/3	
Россия, Татарстан		66/4	
Россия, Чувашия		10/3	
Россия, Башкортостан		9/3	
Россия, Удмуртия		3/2	
Россия, Кировская обл.		1/1	
Китай			10/3*
Монголия			8/4
Россия, Красноярский кр.			3/2
Россия, Пермская обл.			3/2

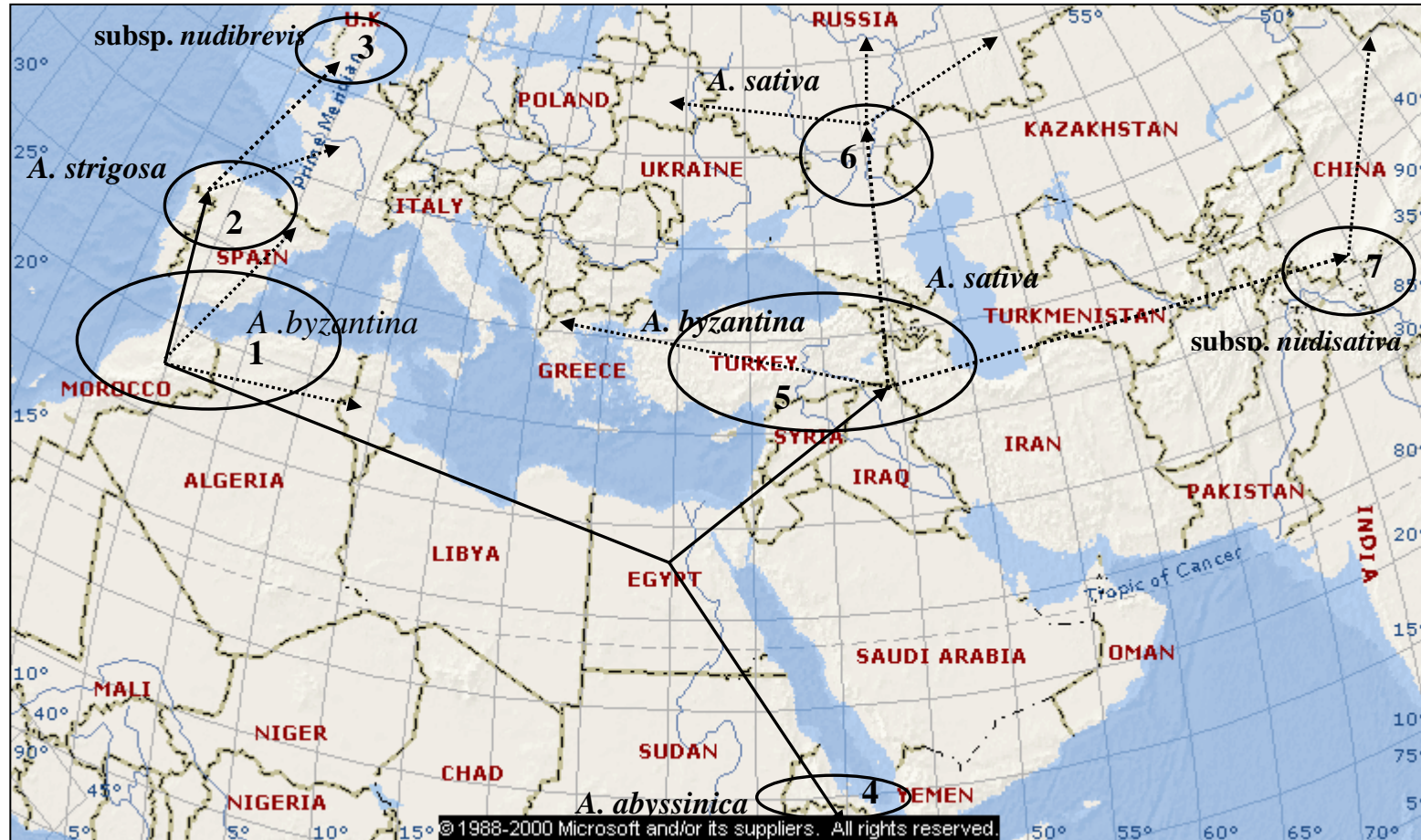
* - в числителе количество образцов, в знаменателе число разновидностей.

Рис. 14. Филогения видов рода *Avena* L.



Примечание: подчеркиванием выделены культурные виды

Рис. 15. Направление эволюции видов рода *Avena* L.

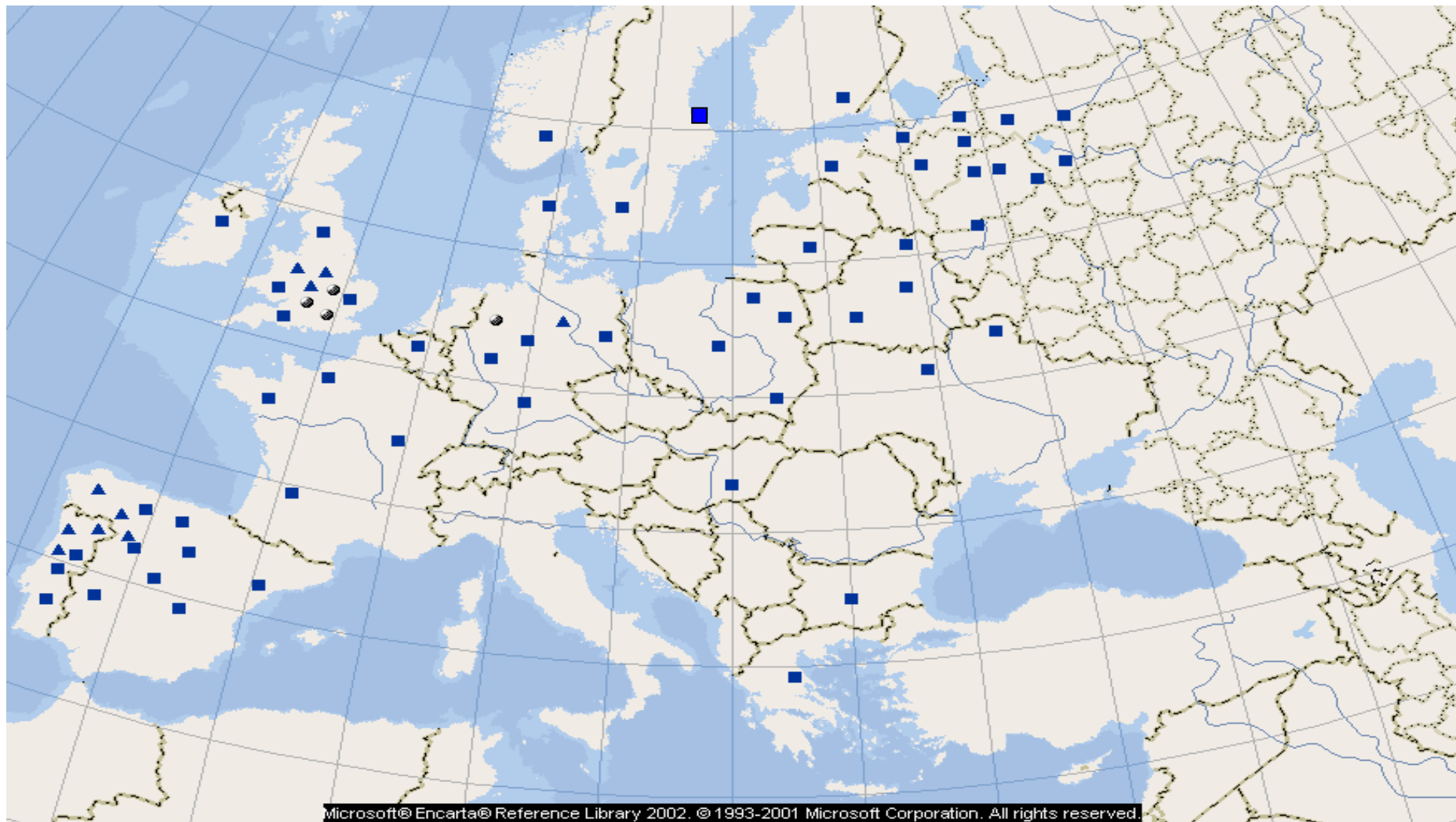


1. Средиземноморский центр – Марокко, Алжир, Испания
2. Испания и Португалия – центр разнообразия *A. strigosa*
3. Великобритания – центр разнообразия subsp. *nudibrevis*
4. Абиссинский центр – Эфиопия, разнообразие *A. abyssinica*

5. Переднеазиатский центр – Турция, Иран, Ирак, Сирия
6. Татарстан, Башкартостан – разнообразие convar. *volgensis*
7. Китай, Монголия – центр разнообразия subsp. *nudisativa*

.....▶ - пути распространения культурных видов и форм

Рис. 16. Ареал диплоидного культурного вида *A. strigosa*



■ - *A. strigosa* subsp. *strigosa*, ▲ - *A. strigosa* subsp. *brevis*, ● - *A. strigosa* subsp. *nudibrevis*

Рис. 17. Ареал местных форм гексаплоидного культурного вида *A. byzantina*.

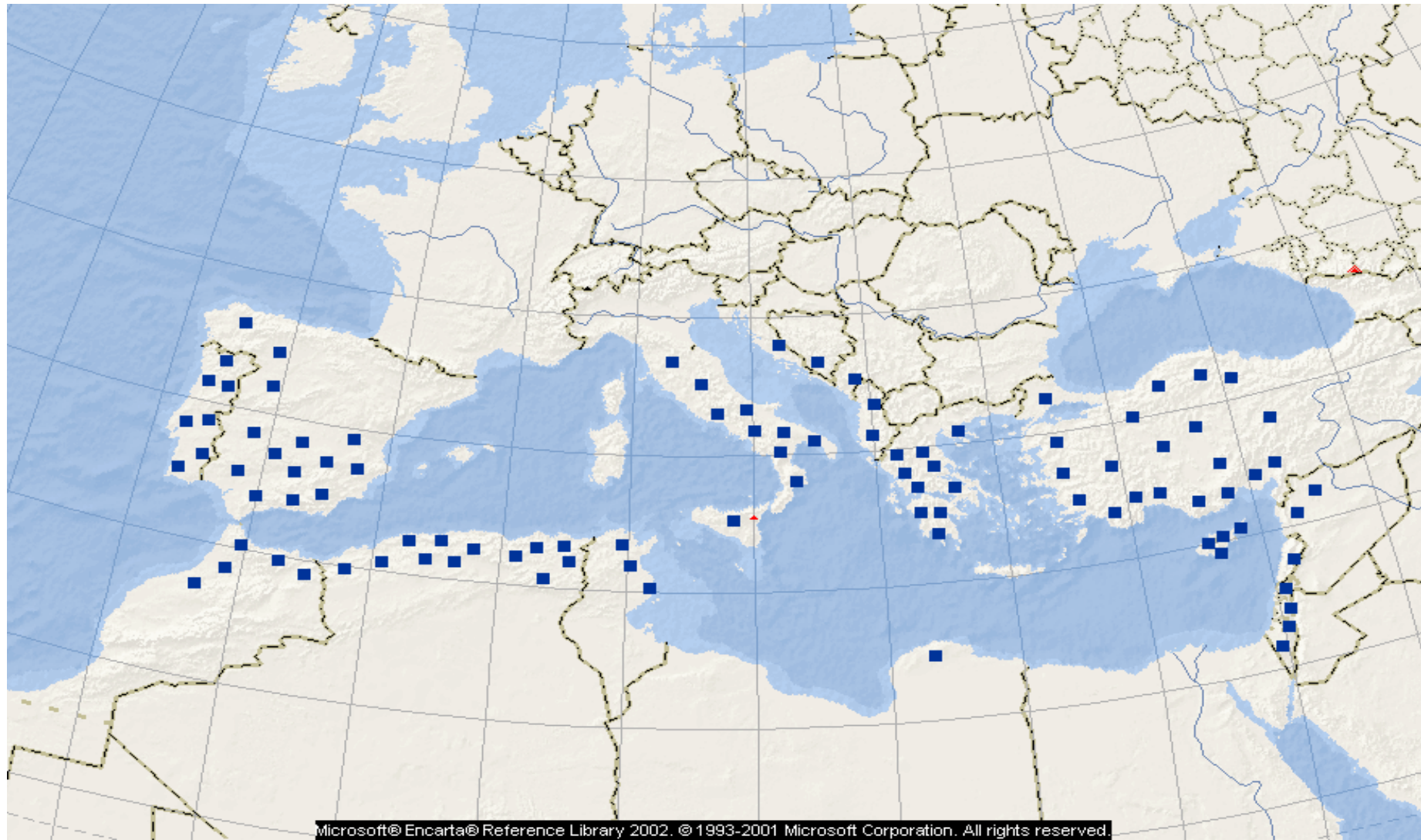
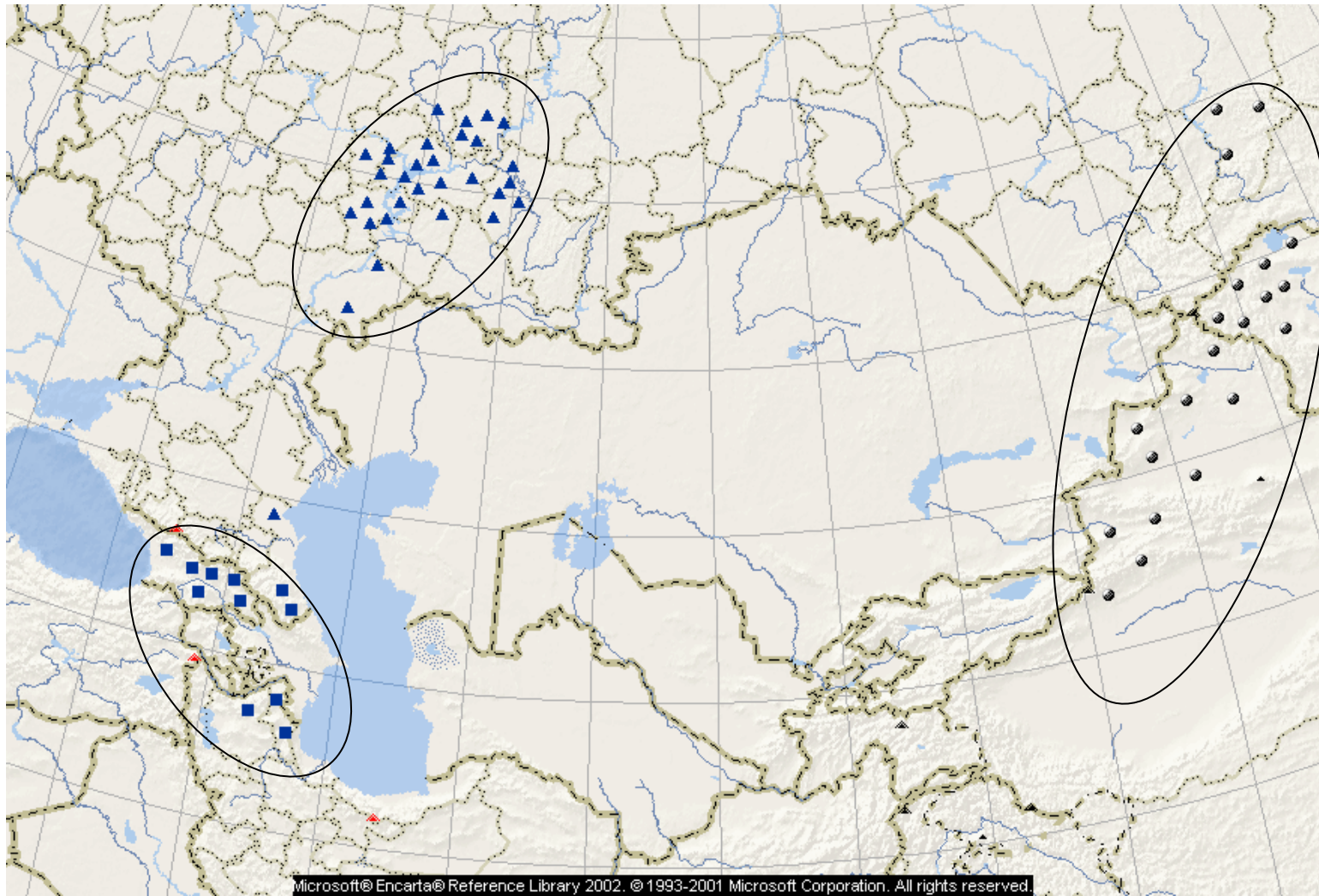


Рис. 18. Ареалы местных форм гексаплоидного культурного вида *A. sativa*.



■ - *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica*, ▲ - *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis*, ● - *A. sativa* subsp. *nudisativa*.

Глава 7

ПОТЕНЦИАЛ РАЗНООБРАЗИЯ РОДА *AVENA* L. ПО ОСНОВНЫМ СЕЛЕКЦИОННО ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

Главным направлением селекции сельскохозяйственных культур является увеличение продуктивности и улучшение качественных показателей зерна. Для формирования высокой продуктивности растений необходимо создание сортов с высоким потенциалом продуктивности и качества, а также устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам среды. Успешное решение этих и вновь возникающих проблем селекции возможно лишь при наличии соответствующего исходного материала [111]. Большое значение здесь приобретает создание и выделение источников и доноров хозяйственно ценных признаков и тщательность изучения компонентов для гибридизации с использованием методов генетики, физиологии, фитопатологии, биохимии и др. [98]. Использование в селекции на ряду с культурными дикорастущих видов является наиболее перспективным методом уменьшения генетической эрозии культурных видов. Сравнительное изучение видового разнообразия овса вызвано широким практическим интересом для селекционных исследований. Устойчивость дикорастущих видов к неблагоприятным факторам внешней среды, к патогенным организмам, широкий диапазон адаптации к разнообразным почвенно-климатическим условиям, ряд признаков повышенной продуктивности и качества представляют большой интерес для селекции овса.

Практическое значение селекционной работы заключается в успехе переноса ценных признаков из дикорастущих и сорно-полевых видов в культурные формы. По степени скрещивания все виды рода *Avena* разделены на три генных пула [374]. К первой группе относятся все культурные и сорно-полевые гексаплоидные виды, которые напрямую легко скрещиваются с посевным овсом, ко второй - некоторые тетраплоидные виды (*A. magna*, *A. murphyi* и др.), которые скрещиваются напрямую, но последующие поколения являются стерильными, и к третьей - диплоидные и оставшиеся тетраплоидные виды, для скрещивания которых используют технику культуры ткани.

Скрещивания культурного овса с дикорастущими видами, в свою очередь, разделяются на две группы: 1. скрещивания осуществляются легко - потомство фертильно (со всеми гексаплоидными видами) или частично стерильно (виды с геномом AC - *A. magna* и *A. murphyi*); 2. скрещивания затруднены - потомство стерильно в значительной степени, как с *A. barbata*, или полностью - как с *A. prostrata* и *A. vaviloviana* [483].

Трудность введения аллелей генов от диплоидных и тетраплоидных видов в гексаплоидные формы, отмеченная многими авторами [107, 483], заключается в преодолении

барьеров не скрещиваемости, для чего могут быть использованы мутанты, генетические промежуточные переносчики и метод беккроссов. Для преодоления стерильности у гибридов между диплоидами и гексаплоидным культурным овсом часто используют удвоение хромосом при помощи колхицинирования. Использование тепловых нейтронов дало возможность скрестить тетраплоидный вид *A. abyssinica* с *A. sativa* [677]. Возможность передачи целых хромосом или их частей от диплоидных видов через генетические переносчики в геномы культурного гексаплоидного овса была подтверждена успешной гибридизацией многих видов [69]. Наиболее удачный метод преодоления неспаривания хромосом был разработан с использованием образца CW-57 диплоидного вида *A. longiglumis*, который способствовал конъюгации гомеологичных хромосом при передаче признаков от тетраплоида *A. barbata* к гексаплоиду *A. sativa* [722]. Это было связано с тем, что диплоидный вид несет «дикий» аллель супрессии диплоидизации и, ген ответственный за рекомбинацию генома [612]. Ярким примером использования такого переносчика является создание гексаплоидной линии Amagalon при скрещивании *A. sativa* с *A. magna* через *A. longiglumis*. Такая же процедура может быть использована при скрещивании и других видов. Пентаплоидные стерильные гибриды могут быть получены путем простого скрещивания между тетраплоидными видами *A. magna*, *A. murphyi* и гексаплоидом *A. sativa*, в дальнейшем при беккроссировании их посевным овсом фертильность может быть полностью восстановлена. Такая схема использования тетраплоидных видов в селекции овса на качество зерна и его крупнозерность разработана в Швеции [363]. Процедура естественного беккроссирования при посеве пентаплоидных гибридов F₁ на делянках посевного овса может быть применена и при использовании в скрещиваниях видов *A. barbata* и *A. macrostachya*.

Первые опыты использования гексаплоидных овсюгов в селекции на урожайность зерна были предприняты в 1936 году. Для этих целей рекомендовалось использовать вид *A. fatua*. Было доказано, что в межвидовых скрещиваниях основные признаки культурного овса доминировали [14, 185]. В то же время необходимо различать появляющиеся в культурных сортах фатуойды от собственно дикорастущих видов овса (овсюгов). На основе повышенной весенней всхожести и устойчивости к осыпанию была разработана система отличия форм *A. fatua* от фатуойдов [113].

При изучении межвидовых гибридов не подтвердилось мнение, что при гибридизации с гексаплоидным видом *A. sterilis* трудно избавиться от комплекса «диких» признаков: наличия каллуса (подковки), повышенной пленчатости зерновок, дикого типа остистости и др. [606]. При использовании этого вида в селекции культурных видов овса было установлено, что он очень сильно увеличивает биомассу и вегетативный индекс роста ги-

бридных растений, и что эти признаки контролируются аддитивным действием аллелей генов.

Впервые дикорастущие виды овса были использованы для практических селекционных целей в начале 20-х годов XX столетия, но только в 60-е годы появились первые коммерческие сорта с их участием. В бывшем СССР селекционеры использовали дикорастущий вид *A. fatua* в практической селекции, но районированных сортов с использованием межвидовой гибридизации зарегистрировано не было [183]. В Великобритании при решении наиболее важной для овса проблемы - устойчивости к мучнистой росе в селекции успешно используют тетраплоидные дикорастущие виды. Признак устойчивости был передан от вида *A. barbata* ряду селекционных сортов овса: Maris Tabard, Maris Oberon, Margam и Maldwyn [422]. С участием *A. fatua* создан озимый сорт овса Mostyn, несущий гены устойчивости к мучнистой росе [378]. С 60-х годов селекция овса в США была построена на вовлечении в нее гексаплоидных дикорастущих видов [334, 335]. В результате переноса аллелей генов от вида *A. sterilis* в культурный овес его продуктивность увеличилась на 15-20% [330]. В настоящее время использование видов *A. fatua* и *A. sterilis* в скрещиваниях для целей селекции является уже рутинным делом. На основе этих видов создано много сортов овса, занимающих значительные площади в США, Канаде, Бразилии и Австралии. Это Rapida, Sierra [706, 707, 710], Mesa [735, 736], Calif C.C.II, Montezuma [708, 709, 711], Marvellous [210], Fidler, Dumont [539, 545], Multiline E 77, Multiline E 76, Webster [336, 341], Starter [702], Ozark [205], Panfive, Centennial, Riel, Robert, A.C. Marie, TAM 0-031, TAM 0-312, TAM 0-396, Don, Hazel, Hamilton, Sheldon [335] и др.

Таким образом, хорошо разработанные селекционные методы и многочисленные практические результаты позволяют говорить о том, что многие селекционно-важные признаки можно посредством межвидовой гибридизации эффективно перенести в посевной овес для расширения его наследственного потенциала и генетической основы всего рода в целом.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ОВСА

Овес с генетической точки зрения, по сравнению с другими зерновыми культурами, изучен недостаточно. Немногочисленные генетические коллекции по отдельным признакам сосредоточены в различных лабораториях Европы и Америки [295, 320, 497, 531, 570, 684], хотя первые генетические работы по изучению наследования морфологических признаков овса проводились с начала XX века – это окраска и опушение цветковых чешуй [712]. Большое внимание в генетических работах уделяли морфологическим признакам

генеративных органов, которые наиболее детально изучали в связи с вопросами систематики и филогении рода *Avena*. Позднее были идентифицированы гены устойчивости и восприимчивости к болезням и вредителям, установлен генетический контроль полиморфных белковых систем и развития генеративных органов, что весьма ценно для использования их в селекции. В 1978 г. опубликован список генов [684], дополненный в 1992 г. [531]. В настоящее время у овса идентифицировано около 300 генов, контролирующих различные признаки, и только единичные аллели по морфологическим признакам были локализованы в конкретных хромосомах.

Широкий интерес к генетическому изучению овса положил начало созданию в ВИРе генетической коллекции. В ее основу положен опубликованный список генов [531, 684]. В дальнейшем по литературным источникам (главным образом по публикациям в “Crop Science” и “Oat Newsletter”) состав генетической коллекции постоянно расширялся за счет целенаправленной выписки из различных научных учреждений мира образцов с идентифицированными генами. В 1997 году опубликован каталог с описанием образцов генетической коллекции овса [89]. В ней представлены сорта, линии культурных и образцы дикорастущих видов с одним и более из идентифицированных генов, контролирующих различные морфологические, агробиологические, биохимические и другие признаки. Большую часть коллекции составляют образцы с наиболее важными генами устойчивости к мучнистой росе, корончатой и стеблевой ржавчине и видам головни.

Большое разнообразие сортов, имеющих одинаковые аллели генов, позволяет селекционерам разных зон России подобрать соответствующий исходный материал для селекции овса. В настоящее время генетическая коллекция овса ВИР включает более 600 образцов, относящихся к культурным видам - *A. sativa*, *A. byzantina*, *A. strigosa*, *A. abyssinica* и (табл.12) дикорастущим видам - *A. sterilis*, *A. barbata* и *A. magna*, по более чем 200 идентифицированным генам, контролирующим различные морфологические, физиологические, биохимические и другие признаки.

Стебель. Окраска соломины бывает зеленой и сизой в период вегетации и желтой и красноватой при созревании. Красноватый цвет соломины (к-1876) обусловлен рецессивным аллелем гена *sc-1*. Опушение междоузлий стебля (*Np-1*) имеет доминантный характер наследования (к-8607) [151].

Высота соломины подвержена сильной изменчивости в зависимости от условий возделывания. Наследование данного признака носит полигенный характер. При скрещивании сортов, различающихся по высоте, возможны положительные и отрицательные трансгрессии [80]. Выявлено несколько главных генов (табл. 13), влияющих на длину соломины и метелки, что позволяет вести селекцию на определенную высоту растений.

Проблема повышения урожайности в большей степени связана с устойчивостью к полеганию и в большинстве случаев зависит от высоты растений. К работам по изучению признака "высота растений" овса приступили в начале века [571].

Впервые низкорослая продуктивная трансгрессивная форма была выделена из сорта Victory и получила название Trelle Dwarf (к-11501), она несла частично доминантный аллель гена короткостебельности *Dw-4* [294]. Короткостебельный сорт овса Scotland Club (к-14536) имел рецессивный ген короткостебельности *dw-4* [585]. Сорт Curt (к-11247) стал первым районированным коммерческим короткостебельным сортом, который был на 35% ниже родительских форм и имел урожай на уровне сорта Kanota [705].

Большое значение в селекции короткостебельных форм имело использование мутантных короткостебельных линий, происходящих от сорта Harmon, OT 184 (к-14441) [247] и OT 207 (к-14392) с доминантным аллелем гена короткостебельности *Dw-6* [238]. Короткостебельность зарегистрированных сортов Pennlo (к- 13899) и Pennline 6571 (к-13900) имела полигенный контроль, включающий доминантный аллель гена *Dw-6* [529]. Другая полукарликовая линия овса NC 2469-3 (CI 8447) (к-13093) была включена в скрещивания, и с ее участием в США был зарегистрирован сорт Pennline 116 (к-13833) [527].

В настоящее время с участием форм с новым доминантным аллелем гена *Dw-8* и высокорослого сорта Kanota получены селекционные линии (к-14855, к-14856), у которых высота растений на 50% меньше.

В опытах с ростовыми ингибиторами [247] установлено, что длинное верхнее междоузлие контролируется рецессивным геном *lp-1* (long peduncle), идентифицированным у форм *A. fatua* и *A. sativa* (к-14392).

В генетической коллекции овса ВИР имеются гигантские мутанты (до 200 см) с большим числом побегов, высоким и толстым стеблем, а также широкими и крупными листьями. Высокорослость таких растений часто связана с позднеспелостью. Гигантизм (к-3479) одногривого овса обусловлен рецессивным геном *gi-1* [151].

Лист. Наличие лигулы (язычка) на листьях характерно для всех видов овса. Безлигульные формы встречаются очень редко. Описаны четыре контролирующих эти признаки гена *Lg* [684], два из них, *Lg-1* и *Lg-2*, идентифицированы у сорта Avoine de Ardennes (к-2108). Опушение листа обусловлено тремя типами факторов: гены *Lmp-1* и *Lmp-2* детерминируют опушение края листовой пластинки; ген *Lbp-1* - опушение поверхности листовой пластинки; *Lsp-1* (к-1440), *Lsp-2* и *Lsp-3* (к-13506) - опушение листового влагалища [531].

Метелка. Форма метелки овса – раскидистая и одногривая. Раскидистый тип метелки зависит от наличия доминантных аллелей одного из трех генов: *Pt-1*, *Pt-2*, *Pt-3*, их

рецессивные аллели обуславливают одногривую форму [89]. Методом моносомного анализа идентифицирован ген *Pt-5* (к-10931) в хромосоме 15 [531]. Компактная метелка (к-10921) обусловлена наличием доминантного гена *Pt-4* [684], сцепленного с геном *Dw-7* с силой, равной менее единицы ($0,08 \pm 0,01$) кроссинговера [315]. Аддитивное действие этих генов уменьшает верхнее междоузлие, длину веточек в метелке и саму метелку [530].

Колосок. В большинстве случаев опушение оси колоска обусловлено наличием рецессивного гена *rp-1* [531]. В некоторых случаях опушение оси колоска (к-1801) может контролироваться и доминантными генами *Rp-2* и *Rp-3*.

У химического мутанта сорта Portal (к-11859) меньший размер колоска, а также зерновки был обусловлен экспрессией рецессивного гена *bls-1*.

Зерновка. Окраска цветковой чешуи бывает коричневой, желтой, красной, черной (серой), белой. Установлено 13 генов, контролирующих данные признаки, которые подвержены сильной модификационной изменчивости в зависимости от погодных и агротехнических условий. Красный цвет (к-2869) детерминируют независимые доминантные гены *Lc-6* и *Lc-7*, эпистатичные по отношению к факторам желтого цвета. На окраску цветковой чешуи влияет доминантный фактор *C*, который обуславливает образование в ней веществ, необходимых для биосинтеза пигментов [89].

Флюоресценция цветковой чешуи под ультрафиолетовыми лучами является дополнительной характеристикой при описании разновидностей овса. Нередко она ассоциируется с окраской, хотя имеет совершенно другую биохимическую природу. Признак контролируется (к-11007) двумя доминантными генами *Lf-1* и *Lf-2*. Яркость флюоресценции зависит от числа доминантных аллелей, и совместное их нахождение дает усиливающий эффект [684]. Ген *Lf-1* локализован в 7-й хромосоме [531].

Описаны 12 генов, детерминирующих опушение зерновки, которые имеют доминантные, частично доминантные и рецессивные аллели [531]. В нашей генетической коллекции имеется форма к-2347, наличие опушения у которой обусловлено присутствием двух доминантных генов – *Kp-4* и *Kp-5*. В последнее время идентифицирован другой рецессивный аллель гена опушения зерновки – *gt-1* (к-14937).

Наследование типа сочленения зерновок аналогично наследованию признака отделения колоска от плодоножки, осуществляемому тремя способами: отпадением, обламыванием и полуотпадением и контролируемому девятью генами. При скрещивании диплоидных и тетраплоидных видов овса доминирует более дикий тип разделения зерновок (т. е. отпадение), который контролируется генами *Va-7* и *Va-8* [151]. Культурный тип (обламывание) сочленения зерновок (к-11060) обусловлен доминантными генами *Va-3* и *Va-4*.

Признак голозерности у овса тесно связан с многоцветковостью и длиной оси колоска. Идентифицировано три гена голозерности. Признак обусловлен наличием доминантных аллелей генов *N-1*, *N-2* и *N-3* (к-11353), наличие хотя бы одной рецессивной аллели *n-2* или *n-3* обуславливает мозаичность проявления признака, а наличие сразу двух рецессивных аллелей *n-1* и *n-2* или *n-3* - полную пленчатость зерновок [531]. Длина оси колоска у голозерных форм контролируется рецессивным геном *sr-1* (к-14938).

Хлорофильная недостаточность. В генетической коллекции овса ВИР находится несколько образцов хлорофильных мутантов, часть из них имеет цитоплазматическую природу. Нормальный синтез хлорофилла обусловлен доминантными генами *Cda-4* и *Cda-5*, локализованными в 21-й и 15-й хромосомах соответственно [531]. Хлорофильная недостаточность листьев овса контролируется рецессивными аллелями различных генов: тип *chlorina* – *cdc-1*, *cdc-2*, *cdc-3* (к-7947); тип *lutescens* – *cdl-1*, *cdl-2*, *cdl-3* (к-4714); тип *stripe* (yellow) – *cds-1*, *cds-2*, *cds-3* (к-1782).

Стерильность. У овса известны формы с генной и цитоплазматической стерильностью однако, являясь стерильными в разной степени, они не имеют четкой генетической идентификации. Устойчивость к «верхушечной» стерильности метелок у овса обусловлена присутствием доминантного гена *Bl-1* (к-8514). Кроме этого, у диплоидного сорта Saia 2 (к-11008) идентифицирован ген *ms-1*, детерминирующий частичную мужскую стерильность.

Фотопериодическая реакция. Овес, будучи длиннодневным растением, имеет формы с нейтральной реакцией на длину дня. У образца к-14854 она обусловлена одним доминантным геном *Di-1*.

Устойчивость к болезням

Корончатая ржавчина (возбудитель – *Puccinia coronata* Cda.) – наиболее вредоносное и широко распространенное заболевание овса. Устойчивость контролируется 96 только доминантными генами *Pc*, из них 87 присутствуют в генотипах ряда образцов генетической коллекции ВИР (см. табл. 12). Установлено, что ген *Pc-5* локализован в 7-й хромосоме [531]. Гены устойчивости к корончатой ржавчине идентифицированы у различных видов овса: диплоидного *A. strigosa*, тетраплоидных *A. abyssinica*, *A. barbata*, *A. magna*, гексаплоидных *A. sativa*, *A. byzantina* и *A. sterilis*. Всего у культурных гексаплоидных видов выделено более 30 аллелей генов устойчивости, у дикорастущих гексаплоидных - более 30, у тетраплоидов - 3 и у диплоидов - 12. Одни формы имеют уникальные аллели генов устойчивости к корончатой ржавчине, другие - пару или более сцепленных различных генов и, кроме этого, сцеплены с генами по другим признакам. Среди генов устойчивости у 45 аллелей наблюдается доминантное наследование, у 31 - частично доминантное и у 1 –

рецессивное [151]. Для европейской части Российской Федерации установлена высокая эффективность доминантных генов устойчивости *Pc-39*, *Pc-48*, *Pc-55*, *Pc-56*, обнаруженных у дикорастущих форм *A. sterilis* (к-1983) [86].

Стеблевая ржавчина (возбудитель – *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *avenae* Eriks.). Устойчивость к этому патогену является важным направлением селекции овса. Идентифицировано 17 генов *Pg*, определяющих устойчивость растений к различным расам патогена стеблевой ржавчины, из которых 10 являются доминантными, 3 - частично доминантными и - 4 рецессивными. Расоспецифичная устойчивость к стеблевой ржавчине выявлена у разных видов овса – гексаплоидных (*A. sativa*, *A. byzantina* и *A. sterilis*), тетраплоидного (*A. barbata*) и диплоидного (*A. strigosa*). Степень сцепленности генов по этому признаку с другими признаками также высока, как и по корончатой ржавчине [151]. Для условий Северо-Запада РФ наиболее эффективны гены *Pg-a*, *Pg-13* и *Pg-15* (к-12172) [86].

Мучнистая роса (возбудитель – *Erysiphe graminis* D.C. f. sp. *avenae* Em. March.). Описано четыре доминантных гена, контролирующих устойчивость к мучнистой росе (*Eg*). Среди возделываемого гексаплоидного овса не найдено форм, устойчивых ко всем известным расам мучнистой росы, они выделены среди дикорастущих видов: диплоидных *A. strigosa*, *A. pilosa*, *A. hirtula*, *A. ventricosa*, *A. prostrata* и тетраплоидных – *A. barbata* (*Eg-4*, к-1847) и *A. murphyi*. Найдены устойчивые формы у гексаплоидного овсяга *A. ludoviciana* [89].

Гельминтоспориоз (возбудитель *Bipolaris victoriae* Shoem.). Устойчивость образца к-8295 контролируется доминантным геном *Hv-1*, который плеiotропно связан с генами устойчивости к корончатой ржавчине – *Pc-2*, *Pc-11* и *Pc-12* [531].

Головня овса – пыльная (возбудитель – *Ustilago avenae* (Pers.) Jens.) и твердая, или покрытая (возбудитель – *Ustilago kolleri* Wille) – значительно снижает зерновую продуктивность сортов. Описано 30 доминантных аллелей генов (*U*), контролирующих устойчивость к твердой и пыльной головне. В генетической коллекции ВИР имеется 31 сорт с идентифицированными генами [89]. Устойчивость к твердой головне сортов Red Rustproof (к-2869) и Fulghum (к-1788) контролируется тремя независимыми доминантными генами, у Burt (к-1782) – двумя и у Black Mesdag (к-1801) – одним доминантным аллелем гена. У сорта Markton (к-4710) выявлено два доминантных аллеля гена устойчивости к твердой головне и один – к пыльной. Установлено, что при скрещивании устойчивых сортов пленчатого овса с восприимчивым голозерным и в других комбинациях устойчивость к ряду рас пыльной и твердой головни определяют доминантные пары аллелей генов [151].

Бурая бактериальная пятнистость (возбудитель – *Pseudomonas coronafaciens* (Elliott) Stevens). Описаны три доминантных гена, контролирующих устойчивость к этому

заболеванию (*Psc*). Устойчивость образцов к-11190 и к-11093 контролируется двумя сцепленными доминантными генами *Psc-2* и *Psc-3* [89].

Устойчивость к вирусным заболеваниям, являясь комплексным фактором, определена только на уровне источников и доноров, но конкретные гены идентифицированы не были [83].

Устойчивость к вредителям

Овсяная нематода – корневая (возбудитель – *Heterodera avenae* Woll.) и стеблевая (возбудитель – *Ditylenchus dipsaci* Filip.). Описаны три доминантных гена, контролирующих устойчивость к корневой нематоде – *Ha-1* (к- 2112), *Ha-2* (к-4710), *Ha-3* (к-10525), и один доминантный ген - к стеблевой нематоде – *Dd-1* (к- 2348) [89].

Злаковая тля – (*Rhopalosiphum padi* L.) наносит значительный вред посевам овса и сама по себе, и в качестве переносчика вирусных заболеваний. Описаны три доминантных гена, контролирующих устойчивость к этому вредителю (*Grb*). Устойчивость образцов к-13903 контролируется доминантным геном *Grb-1*, к-13901 – *Grb-2* и к-13902 – *Grb-3* [143].

Биохимические признаки. Одним из основных направлений современной селекции овса является улучшение качества зерна: достижение высокого содержания белка и масла, оптимизация качественного состава этих компонентов. По мнению некоторых экспертов, в будущем овес может стать в ряд с основными источниками растительного белка и даже масла для потребления человеком. Данные по генетике биохимических признаков у овса представлены главным образом результатами исследований генетического контроля полиморфных белковых систем. У разных видов овса изучено наследование множественных молекулярных форм различных ферментов [89]. У большого набора американских коммерческих сортов идентифицировано четыре гена - *Av-1*, *Av-2*, *Av-3* и *Av-4*, определяющих содержание авенина с разнообразной степенью их проявления и доминантного гена активности диафоразы – *Dia-1* [89].

Использование доноров с идентифицированными, обуславливающими четкое проявление признака, генами позволяет достаточно точно прогнозировать результаты исследований, что весьма важно в селекции на качество, высоту растений и другие признаки. Особенно велика роль доноров для достижения генетического разнообразия возделываемых сортов по устойчивости к видам головни, ржавчины и другим болезням. Использование генетической коллекции значительно повышает эффективность работы селекционеров, облегчает подбор родительских пар для скрещивания и сокращает сроки создания сортов с заданными параметрами.

ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА

По продолжительности вегетационного периода у овса наблюдается большое внутри- и межвидовое разнообразие. Длина вегетационного периода - очень важный признак в селекции овса, и он напрямую связан с урожаем зерна, его качеством и посевными свойствами.

Скороспелость для овса имеет очень большое значение, так как обеспечивает дальнейшее продвижение этой культуры на север [34, 135, 165]. В степных засушливых районах скороспелые сорта «уходят» от засухи и суховеев, а на юге их можно использовать как пожнивную культуру. У овса, как и у других длиннодневных растений, с продвижением на север сокращается первая половина вегетационного периода, а вторая удлиняется прямо пропорционально количеству выпавших осадков [151, 165]. Среди форм культурного овса всех уровней ploидности [149], а также среди дикорастущих видов встречаются популяции, сильно различающиеся по продолжительности вегетационного периода [173].

По длине вегетационного периода А. И. Мальцев [95, 97] делит все виды овса на яровые, дернистые яровые и озимые формы. Яровыми формами являются те, которые в то же лето дают плодущие стебли, дернистые формы – это такие, которые образуют дернину подобно озимым формам, но дают побеги в первый год вегетации, озимые – не дают в этот год плодущих стеблей. Увеличение вегетационного периода у дикорастущих и сорно-полевых видов овса происходит за счет удлинения начальной фазы развития от появления всходов до образования соломины. Поздний или озимый фенотип более характерен для диплоидных и тетраплоидных видов. Для вида *A. sterilis* характерны все три фенотипа по вегетационному периоду от озимых до яровых, для *A. fatua* более типичен яровой скороспелый тип развития. Установлено, что северные формы этого вида имеют укороченный вегетационный период, а южные - более продолжительный.

Традиционно считается, что дикорастущие виды обладают растянутым вегетационным периодом и его отдельными фазами, в то же время исследования в этом направлении выявили большой потенциал скороспелых форм, перспективных для использования в селекции на скороспелость. Сокращенным относительно культурных вегетационным периодом форм обладали некоторые образцы следующих видов, которые как потенциально, так и реально могут быть использованы в селекции – это *A. canariensis*, *A. abyssinica*, *A. fatua* и *A. sterilis* [133, 334, 517]. При изучении селекционных линий ВС₂ с использованием *A. fatua* они выметывались на 3 дня раньше родительских форм [701]. Другой гексаплоидный вид *A. sterilis*, по мнению многих авторов, представляет неисчерпаемый источник ал-

лелей генов с широкой вариацией сроков созревания зерновок [363, 378, 757]. Отмечается, что особой скороспелостью отличались образцы этого вида, собранные в Эфиопии [626].

По продолжительности вегетационного периода и его отдельных фаз 1400 образцов дикорастущих видов овса различного уровня ploидности были изучены в 1987-2000 гг. в условиях Пушкинских лаб. ВИР. Анализ изменчивости продолжительности вегетационного периода и его отдельных периодов показал, что образцы дикорастущих видов значительно реагировали на изменение погодных условий в годы изучения. Так в годы с пониженными температурами воздуха в период всходы – кущение (1994, 1996, 1997, 1999 гг.) средняя продолжительность вегетационного периода по коллекции дикорастущих видов была самой наименьшей и составила 79,6-83,2 дня, в годы с повышенной температурой этого и последующих периодов (1987, 1989, 1993, 2000 гг.) она составила 112,5-119,0 дней. Это говорит о том, что дикорастущие виды овса очень сильно реагируют на изменение температурного режима на начальных фазах развития, что связано с типом развития конкретного образца.

При анализе образцов коллекции по продолжительности вегетационного периода за все годы изучения (1987-2000 гг.) было установлено, что значительной изменчивостью по продолжительности отдельных периодов развития на уровне вида обладают формы *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. longiglumis*, *A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. barbata*, *A. agadiriana*, *A. ludoviciana* и *A. sterilis*. Это показывает, что среди данных видов есть как скороспелые яровые, так и позднеспелые дернистые яровые или полуозимые формы овса [500].

Изучение показало (табл. 14), что среди диплоидных и тетраплоидных видов наименьшей продолжительностью отдельных фаз развития и всего вегетационного периода в целом отличались *A. prostrata*, *A. canariensis*, *A. atlantica*, *A. vaviloviana* и *A. magna*, а наибольшей – *A. bruhnsiana*, *A. ventricosa* и *A. agadiriana*. Следует отметить, что у этой группы видов разница между средними наименьшими и наибольшими показателями составляла более 20 дней. Среди гексаплоидных видов наименьшей продолжительностью отдельных фаз развития и всего вегетационного периода в целом характеризовался *A. fatua*, а наибольшей – *A. sterilis*, при том что разница средних показателей между этими видами составляла всего 10 дней [502].

Формы диплоидных и тетраплоидных видов, имеющие сокращенный вегетационный период (до 80 дней), - это *A. pilosa* из Сирии, *A. damascena* из Марокко, *A. longiglumis* из Ливии, почти что все образцы *A. canariensis* из Испании (Канарские о-ва), *A. atlantica* из Марокко, *A. magna* из Марокко, *A. vaviloviana* из Эфиопии. Наибольшее количество скороспелых форм было найдено среди гексаплоидных видов *A. fatua* из Франции, Болгарии,

Чехии, Турции, Афганистана, Монголии, Китая, Кении; *A. ludoviciana* из Афганистана, Марокко, Туниса; *A. sterilis* из Италии, Турции, Ирака, Ирана, Туниса, Эфиопии.

Особый интерес с точки зрения селекции представляют формы гексаплоидных видов, которые могут напрямую скрещиваться с посевным культурным овсом. Из этой группы видов было выделено наибольшее число образцов с укороченным вегетационным периодом (до 70 дней) и его отдельными фазами. Подавляющее большинство таких образцов было выделено у истинно ярового вида *A. fatua*. Среди этого вида были выделены формы из Болгарии (к-60-62, к-64-67), Китая (к-77-80, к-83, к-84), Турции (к-590, к-621, к-668, к-843, к-844). Среди диплоидных видов наиболее позднеспелые образцы при изучении коллекции в течение ряда лет наблюдались у форм из Азербайджана, Турции, Ирана и Сирии. Из тетраплоидных видов только некоторые образцы *A. barbata* из Азербайджана, Израиля и Турции отличались позднеспелостью. Среди гексаплоидных видов замедленный тип развития был характерен для форм *A. ludoviciana* из Украины (Крым), Грузии и *A. sterilis* из России (Краснодарский кр.), Грузии и Турции [86].

Для выяснения степени влияния температуры воздуха во время первой половины вегетации на продолжительность начальных этапов развития была выбрана группа из 95 образцов, изучение которой проходило в течение восьми контрастных по метеорологическим условиям лет (1990-1997 гг.). Анализ данных показал, что продолжительность начальных фаз развития растений зависела в первую очередь от температурного режима мая - июня в годы изучения. Коэффициенты корреляции, вычисленные между средней продолжительностью периодов всходы - выход в трубку, всходы - выметывание, коэффициентом вариации этих признаков и температурой воздуха за II и III декаду мая и за различные декады июня показали, что существует достоверная существенная связь между этими показателями. Было определено, что период всходы - выход в трубку удлиняется при повышенной температуре во II декаде мая ($r=+0,66$), а увеличение коэффициента вариации значений этого признака зависит от повышенной температуры более поздних периодов - III декады мая ($r=+0,70$) и I декады июня ($r=+0,62$). Удлинение периода всходы - выметывание происходило при повышенной температуре II ($r=+0,68$) и III декады мая ($r=+0,56$), а увеличение коэффициента вариации продолжительности этого периода зависело от температуры III декады мая ($r=+0,69$), I ($r=+0,59$) и, особенно, II декады июня ($r=+0,74$). Таким образом, начальные фазы развития, от которых зависит продолжительность всего вегетационного периода, в большинстве случаев зависят от температурных показателей второй половины мая и первой половины июня месяца. Образцы, обладавшие дернистым яровым или полуозимым типом развития, который является характерным для большинства дикорастущих видов, при повышенных температурах начала вегетации рас-

тений затягивали прохождение первых фаз развития, что сказывалось на удлинении всего вегетационного периода или приводило лишь к их выметыванию к периоду окончания вегетации основной части растений. В подтверждение этого нами были найдены существенные достоверные коэффициенты корреляции между отдельными периодами развития овса и вегетационным периодом в целом. Между продолжительностью периодов выход в трубку – выметывание ($r=+0,92$), выход в трубку – созревание ($r=+0,86$) и выметывание – созревание ($r=+0,89$) и вегетационным периодом были найдены сильные коэффициенты корреляции, что говорит о высокой детерминированности этих признаков на 43-46%. Таким образом, продолжительность начальных периодов развития может служить достоверной предварительной оценкой продолжительности всего вегетационного периода для конкретного образца [86].

При проведении корреляционного анализа было установлено, что продолжительность отдельных фаз и всего вегетационного периода зависит от географического места сбора образца. Коэффициенты корреляции, высчитанные между продолжительностью периода всходы - выход в трубку и широтой и долготой места сбора, показали достоверные существенные значения. Для диплоидных видов было определено, что коэффициенты корреляции были существенными и равными $r=+0,56$ с широтой и $r=+0,45$ с долготой местности. Такая же закономерность прослеживается и у форм *A. fatua*, которые имели достоверный коэффициент корреляции между продолжительностью периода всходы - выход в трубку с широтой ($r=+0,24$) и долготой ($r=+0,19$) места сбора образца.

Коэффициенты корреляции, высчитанные между продолжительностью периода всходы - выметывание и широтой и долготой места сбора, показали достоверные существенные значения. Для диплоидных и тетраплоидных видов было определено, что коэффициенты корреляции с широтой и ($r=+0,32$ и $r=+0,25$ соответственно) с долготой местности были существенными ($r=+0,58$ и $r=+0,57$ соответственно). Такая же закономерность прослеживается и у форм *A. sterilis*, которые имели менее существенные достоверные коэффициенты корреляции между продолжительностью периода всходы - выметывание с широтой ($r=+0,11$) и долготой ($r=+0,12$) места сбора образца.

Коэффициенты корреляции, высчитанные между продолжительностью периода всходы - созревание и широтой и долготой места сбора, показали достоверные существенные значения. Для диплоидных видов было определено, что коэффициенты корреляции были существенными и равными $r=+0,56$ с широтой и $r=+0,29$ с долготой местности. Такая же закономерность прослеживается и у форм *A. fatua*, которые имели существенный коэффициент корреляции между продолжительностью периода всходы - выход в трубку с широтой ($r=+0,21$) и долготой ($r=+0,38$) места сбора образца.

Таким образом, анализ корреляций по продолжительности отдельных фаз и всего вегетационного периода в целом говорит о том, что существует тенденция в нахождении более скороспелых или яровых форм в северо-западных районах Средиземноморского центра происхождения культурных растений, а именно на юго-западе Европы и северо-западе Африканского континента и его архипелага, а дернистых яровых и полуозимых - в западной части Азиатского континента. Кроме того, место сбора образцов эндемичного эфиопского вида *A. vaviloviana* показывает, что наиболее скороспелые формы, вероятно, происходят из районов юго-восточнее столицы страны г. Аддис-Абебы и южных прибрежных районов Эфиопии [86].

Кроме этого, была найдена связь между формой куста и продолжительностью отдельных периодов развития и вегетационного периода (табл. 15). Образцы со стелющейся формой куста преимущественно существенно затягивали начальные периоды развития и весь вегетационный период, а формы с прямостоячей формой куста быстро проходили начальные периоды и имели сокращенный вегетационный период. Данные корреляционного анализа показывают, что наиболее тесно с формой куста связаны продолжительность фаз развития растений у группы тетраплоидных видов ($r=+0,47$, $r=+0,42$, $r=+0,51$), затем следует группа гексаплоидных и диплоидных видов. Данные, рассчитанные по образцам всей изученной коллекции, говорят о том, что форма куста как признак может быть использована для предварительной оценки образцов по продолжительности вегетационного периода и его отдельных фаз.

Таким образом, наряду с изучением форм культурных видов, анализ данных изучения дикорастущих видов овса разного уровня ploidy показал, что среди них имеются скороспелые яровые формы, обладающие отдельными укороченными фазами развития растений или сокращенным вегетационным периодом, которые могут вовлекаться в селекцию скороспелых сортов.

Таблица 12. Структура генетической коллекции овса ВИР.

№	Признак	Число	
		идентифицированных генов	образцов
1.	Содержание авенина	4	69
2.	Активность диафоразы	1	68
3.	Нейтральная фотопериодическая реакция	1	4
4.	Короткостебельность	5	30
5.	Гигантизм растений	2	5
6.	Длина верхнего междоузлия	1	1
7.	Тип метелки	2	2
8.	Опушение зерновки	2	2
9.	Опушение оси колоска	2	2
10.	Частичная мужская стерильность	1	1
11.	Хлорофильная недостаточность	14	13
12.	Культурный тип сочленения зерновки	2	1
13.	Размер колоска	1	1
14.	Окраска цветковой чешуи	2	1
15.	Флюорисценция цветковой чешуи	2	1
16.	Опушение листовой пластинки	3	2
17.	Опушение узла стебля	2	4
18.	Голозерность	4	6
19.	Длина оси колоска	1	1
20.	Окраска соломины	1	1
21.	Наличие лигулы	2	1
22.	Устойчивость к верхушечной стерильности метелок	1	1
23.	Устойчивость к злаковой тле	3	3
24.	Устойчивость к стеблевой нематоде	1	11
25.	Устойчивость к корневой нематоде	3	14
26.	Устойчивость к гельминтоспориозу	1	1
27.	Устойчивость к корончатой ржавчине	87	247
28.	Устойчивость к стеблевой ржавчине	17	148
29.	Устойчивость к мучнистой росе	3	11
30.	Устойчивость к бурой бактериальной пятнистости	3	3
31.	Устойчивость к пыльной головне	11	11
32.	Устойчивость к покрытой головне	9	9
33.	Устойчивость к видам головни	8	11

Таблица 13. Гены короткостебельности у овса.

Символ гена	Характер наследования	Источник	Литература
<i>dw-1</i>	Рецессивный	Victory	[751]
<i>Dw-2</i>	Доминантный	Winter Turf × Sixty Day	[695]
<i>dw-2</i>	Рецессивный	Mindo × Landhafer	[497]
“	“	Coastblack × <i>A. fatua</i>	[321]
<i>Dw-3</i>	Доминантный	Aurora × Pringle's Progress	[684]
<i>dw-3</i>	Рецессивный	Aurora × Pringle's Progress	[321,497, 695]
<i>Dw-4</i>	Частично доминантный	Trelle Dwarf	[294]
<i>dw-4</i>	Рецессивный	Scotland Club	[585]
<i>dw-5</i>	“	<i>A. barbata</i> × <i>A. strigosa</i>	[575]
<i>Dw-6</i>	Доминантный	OT 207	[238]
<i>Dw-7</i>	Частично доминантный	CI 8447	[530]
<i>dw-7</i>	Рецессивный	Curt	[315]
<i>Dw-8</i>	Доминантный	<i>A. fatua</i> L.	[555]

Таблица 14. Характеристика дикорастущих видов овса по продолжительности вегетационного периода. (Пушкин, 1987-2000 гг.)

Вид	Продолжительность периодов, дни		
	всходы – выход в трубку	всходы – выметывание	всходы – созревание
<i>A. bruhsiana</i>	<u>63,5*</u> 52-75	<u>77,5*</u> 65-90	<u>103,0*</u> 87-119
<i>A. ventricosa</i>	<u>64,0</u> 52-76	<u>79,5</u> 72-87	<u>107,5</u> 96-119
<i>A. clauda</i>	<u>54,3</u> 26-69	<u>69,9</u> 46-85	<u>96,4</u> 82-117
<i>A. pilosa</i>	<u>57,1</u> 37-73	<u>71,9</u> 47-91	<u>101,5</u> 77-118
<i>A. prostrata</i>	<u>42,0</u> 34-50	<u>50,5</u> 43-58	<u>89,5</u> 79-100
<i>A. damascena</i>	<u>45,3</u> 35-57	<u>62</u> 45-79	<u>94,7</u> 77-110
<i>A. longiglumis</i>	<u>48,6</u> 26-73	<u>68,9</u> 41-103	<u>102,1</u> 67-133
<i>A. canariensis</i>	<u>37,0</u> 22-55	<u>55,1</u> 37-97	<u>86,6</u> 70-126
<i>A. wiestii</i>	<u>54,3</u> 35-77	<u>70,1</u> 49-88	<u>98,9</u> 82-116
<i>A. hirtula</i>	<u>52,2</u> 35-83	<u>72,9</u> 49-125	<u>103,2</u> 82-146
<i>A. atlantica</i>	<u>41,0</u> 35-47	<u>57,0</u> 51-63	<u>86,5</u> 78-95
<i>A. barbata</i>	<u>59,0</u> 41-99	<u>77,9</u> 49-117	<u>106,1</u> 86-138
<i>A. vaviloviana</i>	<u>44,8</u> 36-59	<u>62,4</u> 46-78	<u>90,8</u> 71-113
<i>A. agadiriana</i>	<u>67,7</u> 45-97	<u>88,3</u> 55-118	<u>116,3</u> 99-138
<i>A. magna</i>	<u>39,6</u> 33-53	<u>56,1</u> 47-77	<u>89,8</u> 78-118
<i>A. murphyi</i>	<u>56,3</u> 53-58	<u>77,0</u> 63-97	<u>107,0</u> 98-117
<i>A. insularis</i>	<u>46,0</u> 46	<u>68,0</u> 68	<u>121,0</u> 121
<i>A. macrostachya</i>	<u>44,0</u> 43-46	<u>77,0</u> 73-81	<u>98,0</u> 84-112
<i>A. fatua</i>	<u>41,3</u> 25-77	<u>55,7</u> 31-109	<u>85,7</u> 55-129
<i>A. occidentalis</i>	<u>44,1</u> 33-50	<u>55,3</u> 43-65	<u>91,9</u> 81-114
<i>A. ludoviciana</i>	<u>45,0</u> 21-73	<u>61,4</u> 30-102	<u>96,0</u> 71-128
<i>A. sterilis</i>	<u>48,3</u> 24-82	<u>65,8</u> 34-112	<u>96,8</u> 72-148

* - в числителе стоит среднее значение, в знаменателе разброс признака.

Таблица 15. Связь между формой куста растений и продолжительностью отдельных периодов развития образцов дикорастущих видов овса. (Пушкин, 1987-2000 гг.)

Группы видов	Продолжительность периодов		
	всходы – выход в трубку	всходы – выметывание	всходы – созревание
Диплоидные виды	+0,27*	+0,27	+0,28
Тетраплоидные виды	+0,47	+0,42	+0,51
Гексаплоидные виды	+0,34	+0,39	+0,38
Все виды	+0,34	+0,38	+0,38

* - все значения существенны при $P_{0,95}$

РЕАКЦИЯ НА ФОТОПЕРИОД И ЯРОВИЗАЦИЮ

Наиболее важными факторами, влияющими на длину вегетационного периода растения и, особенно, на его первую половину, являются продолжительность светового дня и температурный режим. Прохождение стадии яровизации в начальный период развития необходимо не только озимым культурам, но в небольшой степени требуется почти всем видам овса. Установлено, что для форм из Эфиопии такой период должен быть продолжительным, для *A. byzantina* и сходных с ним видов с прибрежных территорий Малой Азии и Средиземноморья он должен составлять не менее 20 дней [94], для *A. sativa* и *A. fatua* он может быть очень коротким. Дальнейшее изучение культурных видов овса подтвердило, что *A. byzantina* реагирует на яровизацию сильнее, чем *A. sativa*, в то же время последний проявляет большое разнообразие по продолжительности реакции, что объясняется широким ареалом его возделывания в различных эколого-географических зонах [142].

Явление фотопериодизма, открытое в 1920 году, позволило понять и подробнее изучить природу прохождения начальных этапов развития большинства культур [347]. Было установлено, что овес относится к растениям длинного дня, и для нормального цветения ему необходим длинный день и короткая ночь [763]. Деление сортов и видов на группы, обладающие короткой или длинной световой стадией, не всегда связано с географическим происхождением данной формы, а, прежде всего, зависит от конкретных экологических условий ее произрастания [142]. Изучение фотопериодической реакции сортов посевного овса показало их сильную чувствительность к сокращению продолжительности светового дня [99, 102, 147]. Отмечено, что фотопериодическая реакция у растений овса наблюдается и при ослабленной интенсивности освещения. Наиболее чувствителен овес к недостатку освещения в фазу цветения, после чего потребность в изменении интенсивности света исчезает [117]. В подтверждение этого тезиса было доказано, что посевной овес в период прорастания, вегетативного роста и созревания нуждается в сравнительно умеренных температурах, а перед репродуктивной фазой - цветением - в повышенных [442].

Многими исследователями отмечается влияние длины дня и низких температур на начальные фазы развития у яровых [33, 226, 380, 440, 675] и зимующих [609, 732] сортов и видов овса [151]. Среди них выделены формы, сильно реагирующие на то или иное воздействие, а также слабо реагирующие, которые рекомендовано использовать в селекции на скороспелость [43]. Влияние яровизации и фотопериода на род *Avena* является в большей степени количественным, чем качественным признаком. Поэтому при изучении большого набора форм, относящихся к виду *A. byzantina*, был выделен уникальный слабо-чувствительный на воздействие фотопериода местный образец из Турции, который в

настоящее время довольно широко используется в мировой селекции овса на фотопериодическую чувствительность [654]. В Канаде на его основе был получен ряд слабочувствительных сортов овса [248, 250, 251], которые несут доминантный аллель гена *Di1* (daylength insensitive – не чувствительность на длину дня) [249]. Кроме этого, слабая фотопериодическая реакция была описана у образцов, относящихся к виду *A. abyssinica* [142, 197].

Установлено, что влияние фотопериода и яровизации – два наиболее важных механизма, контролирующих репродуктивный процесс цветения и, через него, непосредственно формирование урожая растения [349]. Эти факторы у овса контролируются различными аллелями генов [441, 513, 691, 703]. Отдельные гены, отвечающие за количественное проявление этих признаков, были выявлены при использовании молекулярных маркеров [395, 764].

Было показано, что некоторые дикорастущие формы, так же как и культурные виды овса, могут быть слабочувствительны на влияние фотопериода и яровизации. Это связано с тем, что центры происхождения и разнообразия дикорастущих видов овса приурочены к Средиземноморскому региону, странам побережья Черного и Каспийского морей и странам Центральной Азии. Наибольшее их разнообразие сосредоточено между 30⁰ и 40⁰ широтой [20, 215]. Начальные фазы развития у большинства дикорастущих видов овса проходят в холодные месяцы, и кроме, того, они растут на большой высоте (до 2000 м н.у.м.), и поэтому имеют свои особенности реакции на факторы внешней среды, в том числе фотопериод и температуру [292, 586].

Материалом для изучения фотопериодической реакции и реакции на яровизацию послужили 100 образцов культурных видов и 66 образцов дикорастущих видов овса. Изучение проводилось с 1991 г. по 2001 г. на вегетативной площадке отдела физиологии Пушкинских лабораторий ВИР [57, 505]. Изучение показало, что все образцы оказались длиннодневными. Коэффициент фотопериодической чувствительности $K_{фпч}$ у этих образцов изменялся от 1,02 до 2,83.

Изучение образцов тетраплоидного культурного вида *A. abyssinica* из Эфиопии показало, что некоторые формы этого вида обладают слабой фотопериодической чувствительностью (табл. 16). В наших опытах они имели $K_{фпч}$ 1,03 - 1,29, а иногда и меньше единицы, так как выметывались на 1-4 дня раньше в условиях короткого дня. Эти данные подтвердили результаты, полученные А. И. Разумовым в 1961 году. В результате исследования большого числа образцов гексаплоидных культурных видов овса были выделены источники скороспелости и слабой ФПЧ [58]. Из выделенных сортов несомненный интерес представляет слабочувствительный местный образец SAV 2700 из Турции, который

является донором этого признака и использовался при создании канадского сорта Donald, обладающего слабой ФПЧ. Кроме того слабой фотопериодической чувствительностью обладали и другие сорта и линии - *Salvius* (Германия), *Flega* (Греция), ОА 313, ОА 309 (Канада), *Multiline E-73*, *IL 3555*, *IL 3587* (США), *Enducks* (Япония), *Pallinap*, *Swan* (Австралия). Создание все новых селекционных сортов со слабой ФПЧ говорит о том, что в мире существует тенденция использования более адаптивных скороспелых сортов овса, не реагирующих на длину дня.

Кроме изучения фотопериодической реакции, изучалась реакция на яровизацию с целью выяснения природы типа развития у форм различных дикорастущих видов. При изучении образцов в вегетационном опыте с использованием яровизации было установлено, что на длинном дне (контроль) слабая реакция (задержка выметывания более чем на 20 дней) на 40-дневную яровизацию проростков была отмечена у большинства форм диплоидных видов *A. bruhnsiana*, *A. hirtula*, *A. canariensis*, *A. atlantica*, у тетраплоидных видов *A. vaviloviana*, *A. magna* и у гексаплоидных видов *A. fatua* и *A. occidentalis* (табл. 17). Сильная реакция на яровизацию (задержка выметывания больше чем на 20 дней) была отмечена у следующих диплоидных видов - *A. ventricosa*, *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. damascena*, *A. prostrata*, *A. longiglumis*, *A. wiestii*; у тетраплоидных видов - *A. agadiriana*, *A. barbata*, *A. murphyi* и у гексаплоидных видов - *A. ludoviciana* и *A. sterilis*. Несколько образцов не переходили к репродуктивной фазе без яровизации, независимо от длины дня. Формы, которые, независимо от места произрастания, не меняют свой тип развития, являются истинно озимыми. К таким, истинно озимым формам, относились диплоидные виды - *A. clauda* из Азербайджана и Ирана, *A. pilosa* из Азербайджана, *A. longiglumis* из Марокко и *A. damascena* из Сирии; тетраплоидные – *A. barbata* из Португалии; гексаплоидные - *A. sterilis* из Грузии (Абхазия) и из России (Краснодарский край), *A. ludoviciana* из Украины (Крым) и России (Краснодарский край). Наиболее позднеспелые тетраплоидные формы *A. vaviloviana* из Эфиопии, которые были прояровизированы и, выращивались в условиях длинного дня, ускоряли выметывание всего на 3-19 дней. Все образцы гексаплоидного вида *A. fatua* показали слабую реакцию на яровизацию, в то же время только два позднеспелых образца этого вида из Таджикистана (Горный-Бадахшан) и из Азербайджана (Нахичевань), собранные на высоте 2700 м н.у.м. и 1500 м н.у.м. соответственно, ускоряли выметывание лишь на 4-10 дней. Это подтверждает данные полевого изучения об истинно яровом типе развития этих видов, где все образцы *A. vaviloviana* и *A. fatua* во все годы изучения имели самый короткий вегетационный период независимо от метеорологических условий. Типично яровой тип развития этих видов говорит об их вторичном происхожде-

нии относительно видов, характеризующихся озимыми или полуозимыми формами, что подтверждается литературными данными [415].

Формы видов *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. longiglumis*, *A. wiestii*, *A. magna*, *A. ludoviciana*, *A. sterilis* и *A. occidentalis* демонстрировали ускорение выметывания на коротком дне после яровизации по сравнению с контрольным вариантом. Другая группа видов *A. bruhsiana*, *A. hirtula*, *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. murphyi* и *A. fatua* на коротком дне в тех же условиях замедляли выметывание.

Изучение развития дикорастущих видов рода *Avena* в процессе онтогенеза в условиях длинного и короткого дня показало, что после 40-дневной яровизации слабая фотопериодическая реакция была типичной для форм диплоидных видов *A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. longiglumis*, *A. canariensis* и тетраплоидного вида *A. vaviloviana*. Формы тетраплоидного вида *A. barbata* и гексаплоидного *A. occidentalis* были умеренно чувствительны на это воздействие.

Сильную фотопериодическую реакцию показали диплоидные виды *A. bruhsiana*, *A. ventricosa*, *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. atlantica* и *A. longiglumis* и тетраплоид *A. magna* без яровизации, и *A. murphyi* и гексаплоиды *A. fatua*, *A. sterilis* и *A. ludoviciana*, которые задерживали выметывание на 30-70 дней по сравнению с длиннодневным вариантом. Многолетний автотетраплоидный вид *A. macrostachya* также показывал сильную фотопериодическую реакцию в условиях яровизации, и *A. magna* показал сильную чувствительность на длину дня, что согласуется с данными D. R. Sampson, V. D. Burrows [654].

Анализ реакции различных видов на фотопериод позволил выделить генотипы, показывающие слабую чувствительность (задержка выметывания меньше, чем 20 дней) к изменению длины дня: диплоиды - *A. pilosa* из Сирии, *A. hirtula* из Греции (о.Крит), *A. wiestii* из Азербайджана; тетраплоиды *A. barbata* из Азербайджана и из Франции (о.Корсика), *A. vaviloviana* – все образцы и гексаплоиды *A. sterilis* из Испании, из Туниса и из Марокко. Только один образец *A. barbata* из Турции показал нечувствительность к изменению продолжительности фотопериода. Слабая чувствительность форм эндемичного вида *A. vaviloviana* из Эфиопии, который морфологически близок культурному эфиопскому виду *A. abyssinica*, была отмечена А. И. Разумовым в 1961 году [505].

В результате изучения были выделены скороспелые образцы, которые выметывались на 30-37 день после 40-дневной яровизации на длинном дне - *A. clauda* из Турции, *A. longiglumis* из Израиля, *A. canariensis* из Испании (Канарские о-ва, о. Fuerteventura), *A. prostrata* из Испании, *A. vaviloviana* из Эфиопии, *A. agadiriana* и *A. magna* из Марокко и *A. ludoviciana* из Азербайджана. Формы *A. wiestii* из Азербайджана и *A. vaviloviana* из Эфио-

пии показывали слабую чувствительность к продолжительности дня. Позднеспелые образцы *A. barbata* из Португалии, Греции (п-ов Пелопонес), *A. fatua* из Таджикистана (Горный-Бадахшан), Азербайджана (Нахичевань), *A. ludoviciana* из Украины (п-ов Крым) и России (Краснодарский край) характеризовались сильной фотопериодической чувствительностью, и нередко они не переходили к репродуктивной фазе развития в опыте на коротком дне (12-часовой день без яровизации).

В результате изучения реакции на фотопериод и яровизацию виды *A. vaviloviana* и *A. fatua* можно считать истинно яровыми, так как они имеют только 6% и 1% образцов соответственно, имеющих нейтральную или слабую реакцию на яровизацию. Слабая чувствительность к яровизации и сильная чувствительность к длине дня указывает на истинно яровую природу *A. fatua*, как злостного сорняка, которая позволила ему занять обширные сельскохозяйственные территории на Земном шаре. Температурный режим в данном случае абсолютно не влияет на темпы развития растений, и только изменение длины светового дня может при длинном дне на севере ускорить темпы развития или замедлить их при коротком дне на юге. Это дает возможность этому виду иметь только строго яровые формы и продвигаться при том в самые крайние северные территории и подниматься высоко в горы до высотных границ горного земледелия.

Для сравнения экспериментальных результатов данные были обчислены с использованием коэффициентов яровизации ($K_{яр}$) и фотопериодической чувствительности ($K_{фпч}$) (табл. 18). Данные коэффициента яровизации ($K_{яр}$) продемонстрировали, что формы *A. bruhnsiana* и *A. fatua* имели нейтральную или слабую реакцию на яровизацию, в то время как формы *A. ventricosa*, *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. damascena*, *A. longiglumis*, *A. atlantica*, *A. prostrate*, *A. agadiriana*, *A. barbata*, *A. ludoviciana* и *A. sterilis* показывали очень сильную реакцию на воздействие низкой температуры. Как показал коэффициент яровизации, в большинстве случаев на коротком дне влияние яровизации на этот показатель было меньше, чем на длинном дне. Коэффициент фотопериодической чувствительности ($K_{фпч}$) показал, что виды *A. canariensis*, *A. wiestii* и *A. occidentalis* имели слабую реакцию на длину дня, хотя виды *A. magna* и *A. fatua* имели очень сильную фотопериодическую чувствительность. В большинстве случаев влияние воздействия низких температур при различной длине дня приводило к увеличению значений этого коэффициента по сравнению с вариантами опыта без воздействия холода. Виды *A. hirtula* и *A. vaviloviana* практически демонстрировали слабую чувствительность на оба фактора воздействия, а вид *A. murphyi*, напротив, реагировал и на фотопериод, и на яровизацию.

Воздействие как фотопериода, так и яровизации на различные виды и образцы в зависимости от эколого-географических условий их произрастания показаны в табл. 19.

Формы с озимым типом развития всех уровней ploидности происходят из стран севернее 40⁰ северной широты. За исключением образцов из Азербайджана, все другие образцы, собранные севернее 40⁰ северной широты, показывали сильный уровень чувствительности к длине дня. Формы из Азербайджана имели большое разнообразие реакции на длину дня, особенно образцы, собранные из районов п-ова Апшерон и Ленкоранской низменности. Типично яровые генотипы из Нахичевани (Азербайджан) и Таджикистана были очень чувствительны к длине дня, и типично озимые формы из других районов Азербайджана были также чувствительны к этому воздействию. Яровые и озимые генотипы из Марокко (южнее 40⁰ северной широты) показывали разнообразную реакцию на фотопериод - от слабой до сильной, в то же время образцы из Сирии, Израиля и Кении были слабочувствительны или только среднечувствительны к этому воздействию. Наиболее интересной группой были яровые форма с разным уровнем ploидности, которые были очень слабо чувствительны к длине дня и были собраны на Канарских о-вах (Испания), о-ве Корсика (Франция), о-ве Крит (Греция), в Турции, Тунисе, Ливане, и Эфиопии [86].

Это показывает, что большинство образцов, имеющих более южное происхождение в пределах ареала дикорастущих видов овса, обладают более широким спектром реакций к факторам внешней среды. И именно среди них необходимо вести поиск форм, обладающих этими признаками.

Изучение фотопериодической реакции и реакции на яровизацию имеет важное практическое значение, так как эти признаки тесно связаны с продолжительностью вегетационного периода. В то же время с этими реакциями тесно связана продолжительность отдельных фаз онтогенеза растений, особенно продолжительность первых периодов развития (всходы - выход в трубку - выметывание), что важно учитывать при использовании конкретных образцов в качестве исходного материала для селекции.

Таблица 16. Образцы культурных видов овса со слабой фотопериодической чувствительностью, которые изучались в вегетационных опытах в 1997-2001 гг.

№ по каталогу ВИР	Вид	Происхождение	Сорт	Коэффициент $K_{фпч}$
4971	<i>A. abyssinica</i>	Эфиопия	Местный	1,03
4972	<i>A. abyssinica</i>	Эфиопия	Местный	1,13
4977	<i>A. abyssinica</i>	Эфиопия	Местный	0,98
5121	<i>A. abyssinica</i>	Эфиопия	Местный	1,06
5500	<i>A. abyssinica</i>	Эфиопия	Местный	0,98
11671	<i>A. abyssinica</i>	Эфиопия	Местный	1,29
14671	<i>A. abyssinica</i>	Эфиопия	Местный	1,19
14626	<i>A. byzantina</i>	США	Ozark	1,43
14854	<i>A. byzantina</i>	Турция	Местный, CAV 2700	1,25
14766	<i>A. byzantina</i>	ЮАР	Van der Byl	1,45
14544	<i>A. sativa</i>	Австралия	Amby	1,26
13941	<i>A. sativa</i>	Канада	Donald	1,39
12233	<i>A. sativa</i>	Мексика	Chihuahua	1,24
13093	<i>A. sativa</i>	США	C.I. 8447	1,57
13900	<i>A. sativa</i>	США	Pennline 6571	1,29
14548	<i>A. sativa</i>	США	Ga-Mitchell	1,29
14757	<i>A. sativa</i>	США	Hyttest	1,48
14730	<i>A. sativa</i>	Чили	Pluton-INIA	1,23
14655	<i>A. sativa</i>	ЮАР	Overberg	1,56
14435	<i>A. sativa</i>	Южная Корея	Meguiru	1,32
14343	<i>A. sativa</i>	Япония	Gorii Kuro	1,57

Таблица 17. Средняя продолжительность периода до выметывания при различных условиях фотопериода и яровизации в 1991-1996 гг.

Вид	Продолжительность, дни			
	Без яровизации		С яровизацией	
	ДД (18-ч)	КД (12-ч)	ДД (18-ч)	КД (12-ч)
<i>A. bruhsiana</i>	48	-*	47	105
<i>A. ventricosa</i>	96	150	47	-
<i>A. clauda</i>	111	156	42	84
<i>A. pilosa</i>	109	140	48	40
<i>A. longiglumis</i>	97	140	37	44
<i>A. damascena</i>	150	-	37	-
<i>A. prostrata</i>	95	-	36	-
<i>A. canariensis</i>	48	60	33	-
<i>A. wiestii</i>	82	101	44	59
<i>A. hirtula</i>	46	57	38	51
<i>A. atlantica</i>	69	113	54	-
<i>A. barbata</i>	99	117	47	69
<i>A. vaviloviana</i>	60	66	42	58
<i>A. agadiriana</i>	70	-	29	-
<i>A. magna</i>	49	100	37	55
<i>A. murphyi</i>	111	200	44	109
<i>A. macrostachya</i>	-	-	50	120
<i>A. ludoviciana</i>	125	183	47	88
<i>A. sterilis</i>	97	140	45	73
<i>A. fatua</i>	55	120	47	120
<i>A. occidentalis</i>	69	87	49	65

-* - растения были ослаблены или их всхожесть была очень низкой.

Таблица 18. Значение коэффициента $K_{фпч}$ и $K_{яр}$ у дикорастущих видов овса.

Вид	Геном	Коэффициент $K_{яр}$	Коэффициент $K_{фпч}$
<i>A. bruhnsiana</i>	Cv	1,00	-
<i>A. ventricosa</i>	Cv	2,04	1,56
<i>A. clauda</i>	Cp	2,64	1,40
<i>A. pilosa</i>	Cp	2,27	1,40
<i>A. longiglumis</i>	Al	2,62	1,44
<i>A. damascena</i>	Ad	4,05	-
<i>A. prostrata</i>	Ap	2,64	-
<i>A. canariensis</i>	Ac	1,45	1,25
<i>A. wiestii</i>	As	1,86	1,23
<i>A. hirtula</i>	As	1,20	1,24
<i>A. atlantica</i>	As	1,28	1,64
<i>A. barbata</i>	AB	2,10	1,18
<i>A. vaviloviana</i>	AB	1,42	1,10
<i>A. agadiriana</i>	AB	2,40	-
<i>A. magna</i>	AC	1,32	2,04
<i>A. murphyi</i>	AC	2,52	1,80
<i>A. macrostachya</i>	CC?	-	2,40
<i>A. ludoviciana</i>	ACD	2,66	1,46
<i>A. sterilis</i>	ACD	2,15	1,44
<i>A. fatua</i>	ACD	1,17	2,18
<i>A. occidentalis</i>	ACD	1,41	1,26

Таблица 19. Географические аспекты распределения дикорастущих видов овса по реакции на яровизацию и фотопериод.

Происхождение	Ши- рота, °	Реакция на яровизацию				Реакция на фотопериод			
		сла- бая	сред- няя	силь- ная	очень силь- ная	сла- бая	сред- няя	силь- ная	очень силь- ная
Грузия	42			+		+			
Италия	44			+			+		
Греция (Пелопонес)	38			+			+		
Португалия	40			+				+	
Кипр	35			+				+	
Украина	45			+	+			+	
Россия	44			+	+			+	+
Иран	38			+	+				+
Испания	40			+					+
Азербайджан:	41	+	+	+	+	+	+	+	+
- Апшеронский п- ов		+	+	+	+	+	+	+	
- Ленкоранская низ.			+			+	+		
- Нагорный Карабах			+			+			
- Нахичевань		+							+
- другие регионы			+	+	+			+	
Сирия	35		+		+	+			
Алжир	35						+		
Марокко	32	+	+	+	+	+	+	+	+
Таджикистан	38	+							
Кения	4		+					+	
Израиль	32		+				+		
Греция (о. Крит)	35	+				+			
Тунис	34	+				+			
Эфиопия	10	+				+			
Ливан	34		+			+			
Франция (о. Корсика)	41		+			+			
Испания (Канары)	29	+	+			+			
Турция	39		+			+			

ВЫСОТА РАСТЕНИЙ И УСТОЙЧИВОСТЬ К ПОЛЕГАНИЮ

Высота растений. Внутривидовое разнообразие рода *Avena* включает в себя достаточно большой потенциал изменчивости по высоте растений. Это обеспечивает подбор и создание нового исходного материала, сочетающего в себе оптимальную высоту растений с другими хозяйственно-ценными признаками. Высота растений овса, кроме генетической детерминированности, подвержена сильной изменчивости в зависимости от условий возделывания. Этот признак в большинстве случаев влияет на устойчивость к полеганию, что влияет на конечную урожайность сорта. В то же время многие низкорослые формы овса несут ряд отрицательных признаков: позднеспелость, компактную непродуктивную метелку с укороченным верхним междоузлием и частичную или полную стерильность цветков, которая связана с плохой выполненностью зерновок. С другой стороны, потери урожая при полегании достигают значительных размеров, и поэтому использование сортов, обладающих прочной укороченной соломиной, считается вполне оправданным [80].

В первых работах по изучению высоты растений у культурных видов гексаплоидного овса были выделены трансгрессивные формы по этому признаку при внутривидовых скрещиваниях различных сортов [198, 417, 571, 695]. Другим источником появления трансгрессивных растений явились межвидовые скрещивания гексаплоидных культурных и сорно-полевых видов овса [352, 679, 712, 748], а также скрещивания между видами с различной ploidy [575]. В дальнейшем большинство работ по изучению высоты растений было связано с определением характера наследования этого признака и с идентификацией аллелей генов, контролирующих его. При скрещивании различных культурных видов овса трансгрессивные генотипы по высоте растений были идентифицированы как рецессивные и доминантные аллели генов карликовости *dw 1*, *Dw 2*, *Dw 3* (*dwarfness* - карликовость) [497, 684]. Продуктивная трансгрессивная линия *Trelle Dwarf* с частично доминантным аллелем гена короткостебельности *Dw 4*, выделенная из сорта *Victory*, обладала укороченной соломиной с очень коротким верхним междоузлием и маленькой компактной метелкой [294]. Позднее аллель гена *Dw 4* был идентифицирован у сорта *Denton Dwarf* [602].

Рецессивный аллель гена короткостебельности *dw 4* был идентифицирован у короткостебельного сорта *Scotland Club* [585]. При скрещивании видов с различной ploidy *A. barbata* ($2n-28$) x *A. strigosa* ($2n-14$) из гибридной популяции был выделен генотип, у которого идентифицировали рецессивный аллель гена карликовости *dw 5* (Nishiyama, 1956). В дальнейшем была получена мутация OT 184 из сорта посевного овса

Harmon и далее из нее была выделена короткостебельная линия OT 207. Определили, что она является носителем доминантного аллеля гена короткостебельности Dw 6 [238]. Два американских коммерческих сорта Pennlo и Pennline 6571, имеющие в своем генотипе аллель этого гена, обладали хорошей устойчивостью к полеганию, были скороспелы и имели продуктивную раскидистую метелку [529]. Следует отметить, что впоследствии, доминантный аллель гена Dw 6 стал наиболее популярен для получения короткостебельных сортов овса. Сама позднеспелая линия OT 207 [526] была успешно включена в селекционный процесс в Австралии [208, 588], в Бразилии [314] и в других странах мира, где продолжительность вегетационного периода не является лимитирующим фактором. Мутантная линия NC 2469-3 (CI 8447), полученная на основе образца NC 2469, несет частично доминантный аллель гена Dw 7, не похожий на ранее описанные аллели генов короткостебельности [530]. Этот аллель гена короткостебельности не занял значительное место в мировом селекционном процессе. Тем не менее, с участием этой линии в США был зарегистрирован сорт Pennline 116, не уступающий по продуктивности и по устойчивости к полеганию другим районированным сортам [527].

Кроме наличия аллелей генов короткостебельности, у культурных видов овса в Японии и Южной Корее были найдены короткостебельные формы дикорастущего гексаплоидного вида *A. fatua* с доминантными и рецессивными аллелями короткостебельности [555]. В настоящее время с участием этих форм на основе высокорослого сорта Kanota получены селекционные линии с новыми аллелями генов короткостебельности, один из которых был идентифицирован как доминантный аллель Dw 8, снижающий высоту растений более чем на 50% [552]. В работах по картированию локусов генов Dw 6, Dw 7 и Dw 8 было установлено, что все они тесно связаны между собой [551]. Эти аллели генов короткостебельности находятся на гомологичных хромосомах генома овса, в месте локализации некоторых наиболее эффективных аллелей генов устойчивости к корончатой и стеблевой ржавчине. Предполагается использовать такие короткостебельные линии как формы с морфологическими маркерами устойчивости к болезням овса [550]. В то же время, наличие доноров короткостебельности не до конца решает проблему с уменьшением высоты овса, так как эти линии передают потомству позднеспелость, плохую выполненность зерновок и высокий процент пленчатости.

Культурные виды. Изучение высоты растений, проведенное на образцах овса из генетической коллекции ВИР с использованием культурных гексаплоидных видов (*A. sativa* и *A. byzantina*) на полях Пушкинских лабораторий ВИР в 1992-1997 гг., показало существенные различия по этому признаку. Наибольшая средняя высота растений по изучен-

ной коллекции наблюдалась в 1994 г., чуть ниже в 1996 г., а в 1992 г. этот показатель имел наименьшее значение (табл. 20). Средний показатель высоты растений в 1992 году, достоверно отличающийся от показателей других лет изучения, составлял всего 47,3 см. В этом году самый низкорослый образец Dwarf Palestine снизил данный показатель на 10,7 см, Pennline 6571 - на 23,0 см, а среднерослые сорта Noble и Omihī – на 27,9 см и 31,0 см соответственно по сравнению с 1994 г. Японские высокорослые сорта снизили высоту растений очень незначительно - на 7,7 см и 19,7 см. Четырехлетнее изучение показало, что погодные условия, особенно количество осадков, оказывают влияние на высоту растений, которая достоверно была ниже у всех изучаемых образцов в наиболее засушливом и жарком 1992 г.

Кроме высоты растений, была изучена длина каждого междоузлия и метелки и их вклад в общую высоту растения. В своей работе мы нумеровали междоузлия следующим образом: верхнее - I, средние – II, III, IV и нижнее - V. Как видно из табл. 21, число междоузлий у линий не было одинаковым. Образцы Dalup, C.I. 8447, 78 Q:289 и 78 Q:284 имели по четыре междоузлия, а Dwarf Palestine в 1992, 1994 и 1996 гг. имел только три междоузлия. Следует отметить, что почти что у всех изученных образцов в 1997 г. появилось еще одно пятое или четвертое междоузлие. Длина самого верхнего первого междоузлия у изучаемых образцов значительно варьировала. У форм с тремя и четырьмя междоузлиями верхнее междоузлие было от 18,2 см до 21,2 см, у других короткостебельных образцов с пятью междоузлиями этот показатель колебался от 21,5 см до 35,4 см, у высокорослых форм он был 46,4–55,8 см.

При изучении структуры метелки было установлено (табл. 22), что у всех изучаемых короткостебельных сортов овса длина метелки изменялась от 7,5 см до 16,7 см, а у высокорослых форм она составила 20,1-29,1 см. Таким образом, четких закономерностей влияния высоты растений на длину метелки не было найдено. Хорошо видно резкое уменьшение длины метелки у короткостебельных форм по сравнению с высокорослыми. У остальных образцов идет незначительное уменьшение метелки со значительным снижением высоты растений. У высокорослых образцов процент длины метелки относительно всей высоты растения оставался на уровне короткостебельных сортов. Можно сделать вывод, что длина метелки – показатель, наследуемый независимо от высоты растений и изменяющийся не пропорционально ей.

Для проведения анализа вклада каждого междоузлия в высоту конкретного генотипа, был определен процент всех пяти междоузлий и метелки от общей высоты растения, принятой за 100%. Установлено, что доля верхних междоузлий равномерно увеличивается

у всех изученных короткостебельных и высокорослых сортов. Сорт Dwarf Palestine, имевший три междоузлия, выделялся среди короткостебельных сортов большим вкладом первого верхнего междоузлия в высоту растений, составлявшим 44,2%, что было на уровне высокорослых сортов. Образцы, имевшие по четыре междоузлия, отличались по этим показателям от других изучаемых образцов. У этих сортов доля, которую составляли верхние междоузлия (40,7-42,7%), была большей по сравнению с другими короткостебельными сортами, у которых она составляла 31,6-40,8%, а у высокорослых образцов этот процент был наивысшим – 43,9-45,9%. Метелки у короткостебельных сортов с четырьмя междоузлиями и у высокорослых сортов занимали одинаковую долю - 19,0-23,4%. Исключение составлял образец с тремя междоузлиями Dwarf Palestina, метелку которого занимала всего 15,6% от всей длины растения. У других короткостебельных сортов с пятью междоузлиями доля метелки составляла 11,5-18,8%.

Что касается морфологических признаков, компактные сжатые метелки были у образцов с различными аллелями генов короткостебельности - Denton Dwarf (Dw-4), Trelle Dwarf (Dw-4), Dwarf Palestine (Dw-7), С.I. 8447 (Dw-7), Ohau и Noble. Из них у форм Dwarf Palestine, С.I.8447 метелка совсем не выходила из влагалища. Характерной чертой образцов с доминантным аллелем Dw-6 - Echidna и OT 207 было наличие раскидистой укороченной метелки, которая не полностью выходила из влагалища листа. При дальнейшем изучении эти морфологические особенности были подтверждены измерением отдельных элементов метелки. Так, формы Dwarf Palestine (Dw-7), Trelle Dwarf (Dw-4) и Denton Dwarf (Dw-4), имевшие (табл. 22) самую маленькую длину метелки (7,5-8,9 см), выделялись наибольшей плотностью метелки (1,8-2,7) и наименьшей средней длиной одного междоузлия метелки (1,6-1,9 см). Все эти показатели, скорее всего, указывают на генетическую сцепленность аллелей генов короткостебельности с признаком компактности метелки, который сказывается на качестве и количестве зерна. Так, наименьшую озерненность метелки (12,8-23,8 зерен) показали формы Curt (Dw-4), Denton Dwarf (Dw-4), С.I. 8447 (Dw-7), Noble и 78 Q:289. Сорта Dwarf Palestine (Dw-7) и Trelle Dwarf (Dw-4) имели наибольшую озерненность, но маленькую компактную метелку, в которой зерновки были плохого качества из-за большого процента пленчатости. Другие короткостебельные формы с высокой озерненностью метелки, несущие аллель гена Dw-6, - OT 207, Pennline 6571, Pennlo, 75 Q:220 и Omihī имели укороченную раскидистую метелку с хорошим качеством зерновок. Данные сорта могут быть рекомендованы как источники, сочетающие короткостебельность с повышенной продуктивностью метелки и хорошим качеством зерна [86].

В результате комплексного изучения был выделен ряд продуктивных короткостебельных сортов, которые использовались в качестве родительских форм для передачи аллелей генов короткостебельности в районированные сорта овса [68, 80]. Путем скрещивания и многоступенчатых отборов были выделены константные продуктивные формы, передающие признак короткостебельности при дальнейших скрещиваниях (таблица 23). Эти формы овса являются донорами короткостебельности и устойчивости к полеганию. Все эти линии, кроме короткостебельности имеют высокоустойчивую к полеганию толстую прочную соломинку с продуктивной метелкой, а также характеризуются устойчивостью выше средней к стеблевой и корончатой ржавчине, к вирусу желтой карликовости ячменя и к гельминтоспориозу. Все они могут быть использованы в селекции овса в Нечерноземной и Центрально-Черноземной полосе Российской Федерации [71-75, 77-79, 82, 84, 85].

Считалось, что аллели генов короткостебельности у овса имеют тесную степень сцепления с аллелями генов нечувствительности на воздействие гибберелловой кислотой (ГК), как это было показано у пшеницы [530]. И, таким образом, наличие нечувствительности к ГК может быть маркерным признаком наличия аллелей генов короткостебельности. Для выяснения реакции гена *Dw 6* на ГК было проведено изучение морфологических параметров верхнего междоузлия у различных сортов и линий [311, 432]. Установлено, что аллели гена *Dw 6* и гена "выдвижения метелки" имели один и тот же эффект, а именно, они уменьшали размеры клеток верхнего междоузлия по вертикальной оси. Короткостебельная линия ОТ 207 была в два раза чувствительнее, чем материнский генотип (сорт *Harmon*), к повышению концентрации ГК. Таким образом, ген *Dw 6* был назван ГК - чувствительным, что затрудняет работу по поиску новых генотипов с различными аллелями данного гена при использовании в работе этого метода. В дальнейшем было установлено, что и другие аллели генов (*Dw 7* и *Dw 8*) короткостебельности овса являются ГК - чувствительными [550].

В рамках продолжения работ по изучению генетики овса, выделению форм с известными аллелями генов короткостебельности (*Dw 4*, *Dw 6* и *Dw 7*) и поиску новых аллелей, во ВНИИР им. Н.И.Вавилова изучалась реакция на обработку ГК по методу *Gale* и *Gregory* [503].

Среди 100 короткостебельных образцов дикорастущих и культурных форм, относящихся к 11 видам рода *Avena* с различным уровнем ploидности и высотой растений не более 60-70 см, было выявлено значительное разнообразие реакции на обработку проростков ГК. Большинство изученных образцов показывали очень сильную реакцию на обработку ГК. У тетраплоидных видов *A. abyssinica* (культурный) и *A. vaviloviana*

(дикорастущий) и гексаплоидных культурных видов *A. sativa* и *A. byzantina* обнаружены образцы со слабой реакцией. Не реагировал на обработку ГК только один образец дикорастущего диплоидного вида *A. ventricosa* с о. Кипр [503].

Дикорастущие виды. Для расширения генетической основы признака короткостебельности и устойчивости к полеганию были изучены дикорастущие виды овса различной ploидности. Установлено, что диплоидный вид *A. pilosa*, имеющий небольшую высоту растений, при ступенчатых скрещиваниях снижает высоту у посевного овса [398]. Отрицательным признаком короткостебельных форм овса является стерильность метелки, которая плохо выходит из влагалища листа, так как такие растения имеют сильно укороченное верхнее междоузлие. При изучении дикорастущих видов овса было установлено, что наличие длинного верхнего междоузлия у овсюга (*A. fatua*) контролируется рецессивным аллелем гена *lp 1* (*long peduncle* - длинное верхнее междоузлие) [311]. У карликовых форм овсов был описан признак «выдвижения метелки» (*panical exertion*), как аналогичная реакция на воздействие гибберелловой кислотой (ГК). При дальнейшем изучении у дикорастущих видов *A. fatua* и *A. sterilis* были найдены формы, которые являются источниками аллелей генов «выдвижения метелки» [312]. Было определено, что в гибридных популяциях $F_3 - F_4$ с участием *A. fatua* с увеличением верхнего междоузлия увеличивалась высота всего растения. В этом же опыте при использовании форм *A. sterilis* увеличение верхнего междоузлия не влекло за собой увеличения других междоузлий, а в ряде случаев уменьшало их, в то же время, использование этого источника не уменьшало урожай растений. По свидетельству многих авторов, гексаплоидные виды *A. fatua* и *A. sterilis* являются источником новых аллелей генов с широкой вариацией высоты растений [334, 378, 757].

Анализ изменчивости высоты растений 1170 образцов 22 дикорастущих видов овса различной ploидности в 1987-2000 гг. показал, что у этих форм изменение погодных условий в годы изучения оказывало более сильное влияние на данный признак, чем у образцов культурных видов овса. Так, в наиболее засушливые 1988, 1989, 1991, 1998, 1999 гг. средняя высота растений по коллекции дикорастущих видов была самой наименьшей и составила 69,9-93,4 см, в наиболее благоприятные 1987, 1993-1997, 2000 г. она составила 111,6-139,7 см. Коэффициент корреляции, рассчитанный между средней высотой растений коллекции в разные годы изучения и среднемесячной температурой воздуха и суммой осадков в июне показал, что существует достоверная существенная связь между этими показателями. Было определено, что коэффициент корреляции между высотой растений и средней температурой воздуха был отрицательным $r=-0,55$, а между суммой осадков – по-

ложительным $r=+0,38$. Таким образом, температура воздуха июня месяца, когда формируются междоузлия всего растения, существенно влияет на высоту растения в целом. Изучение показало, что среди диплоидных и тетраплоидных видов наименьшей высотой растений отличались эндемичные виды Испании (*A. prostrata*), Канарских о-вов (*A. canariensis*) и Марокко (*A. agadiriana*). Среди других видов были выделены короткостебельные формы из Азербайджана (*A. pilosa*), Кипра (*A. venrticosa*), Ирана (*A. clauda*), Сирии (*A. pilosa*), Марокко (*A. damascena*, *A. magna*) и Алжира (*A. hirtula*) (табл. 24). Среди вида *A. fatua* были выделены образцы со средней высотой растения до 65 см из Турции, Ирана, Эфиопии и Кении. Среди *A. ludoviciana* таких форм было больше – из Турции, Ирана, Ирака, Израиля, Марокко и Эфиопии. Подавляющее большинство короткостебельных образцов было выделено у вида *A. sterilis*. Формы со средней высотой до 50 см происходили из Турции, Ирана, Ирака, Сирии, Израиля, Марокко, Туниса и Ливана. Кроме этого, перспективные для селекции формы были найдены в Испании, Азербайджане, Эфиопии и Кении [86].

Устойчивость к полеганию. Проблема короткостебельности тесно связана с полеганием овса, которое занимает особое место в селекции этой культуры и привлекает к себе значительное внимание в силу отличительных особенностей габитуса самого растения и большой парусности метелки. В 50-е годы американскими и канадскими исследователями были рассмотрены причины и следствия этого явления, разработан ряд методов его изучения, агротехнические и другие приемы его предотвращения, созданы продуктивные адаптивные и устойчивые к полеганию сорта, обладающие прочной и укороченной соломиной [603]. Существуют различные прямые и косвенные методы определения устойчивости растений к полеганию. Изучение набора косвенных признаков и связи их с полеганием позволяет предварительно оценивать сорта по устойчивости к полеганию [354]. Среди прямых методов основные – полевая визуальная оценка сортов на полегание, а также определение показателей прочности стеблей [563] и корней [31] растений. Важным является определение и внутренних причин полегания путем изучения морфологического и анатомического строения надземных и подземных органов [145].

Все хорошо разработанные методы и подходы селекции улучшили ситуацию с устойчивостью к полеганию у овса, но современные доноры и источники устойчивости к полеганию несут ряд негативных признаков, снижающих их эффективность. Кроме того, на полегание растений овса оказывают влияние погодные условия - большое количество осадков и сильные ветры. В связи с этим, в полевых условиях Пушкина (Ленинградская обл.) был изучен набор из 100 сортов посевного овса разного географического происхож-

дения на устойчивость к полеганию (в баллах). Кроме того, изучалась сила сцепления корней растения с почвой, проводился анализ прочности соломины на излом, измерялись диаметр стебля и длина нижних междоузлий [168].

Культурные виды. В результате полевого изучения в 1987-1988 гг. были выделены формы, устойчивые к полеганию и продуктивные на уровне стандартного сорта *Wortus* (Германия) (табл. 25): *Husar* (Германия), *Marino*, *WZS-464* (Нидерланды), *Rigal* (Бельгия) и *Avesta* (Франция). Из всех изученных сортов наибольшей силой сцепления корней с почвой обладали: на одно растение – *Svea* (Швеция), *Angus*, *Marua* (Великобритания), *Ondine* (Бельгия), *Erich* (Германия), *Ohaa*, *Omihi* (Новая Зеландия); на один продуктивный стебель – *Друг* (Московская обл.), *Исетский* (Свердловская обл.), *Svea* (Швеция), *Angus*, *Maris Elf* (Великобритания), *Ohaa*, *Omihi* (Новая Зеландия), *S.I. 8447* (США); на один узловой корень – *Уральский карлик*, *Исетский* (Свердловская обл.), *Maikuru* (Новая Зеландия). Наибольшей силой излома стебля (всех трех междоузлий) обладали сорта *Исетский* (Свердловская обл.), *Rosette* (Великобритания), *Vigor* (Бельгия), *Maikuru* (Новая Зеландия).

На основе математической обработки было установлено (табл. 26), что сила сцепления растений овса с почвой связана с силой сцепления одного стебля и одного узлового корня с почвой, а также с общим числом узловых корней на растении. В то же время, сила сцепления растения с почвой положительно связана с диаметром междоузлий и отрицательно – с длиной первого нижнего междоузлия. Сила сцепления растений с почвой и сила излома стебля связаны с полевой оценкой устойчивости растений к полеганию.

Таким образом, определение различных морфологических признаков растения в комплексе с полевой оценкой дает возможность точнее и с большей степенью вероятности говорить об устойчивости к полеганию тех образцов, которые выделились по комплексу изучаемых признаков [67, 166].

Снижение высоты растений не всегда приводит к увеличению устойчивости к полеганию и, в связи с этим, нами изучалась устойчивость к полеганию в том числе и у короткостебельных сортов. Данные по устойчивости к полеганию изученных образцов приводятся в таблице 21. Метеорологические условия 1992 г. и 1997 г. были нетипичными для оценки овса по этому признаку, так как отсутствовал провокационный фон и полегания в эти годы не наблюдалось. Более типичными для оценки по данному признаку оказались 1994 и 1996 гг. Большое количество осадков, выпавших в течение 2-3 дней, переувлажнили почву, и хорошо развитая надземная масса растений способствовала их полеганию под действием сильных ветров, сопровождающих дожди. Все это послужило хорошим естественным фоном для оценки на полегание. Стандартный сорт *Wortus* (Германия)

в оба года изучения показал низкую устойчивость к полеганию (балл 3). Высокорослые сорта в 1994 г. и в 1996 г. полностью полегли (балл 1). Короткостебельные образцы Trelle Dwarf, Denton Dwarf и Curt с высотой растений 65,8-69,0 см в 1994 году имели низкую устойчивость к полеганию (балл 1-3). Другие формы Dwarf Palestine, Pennlo, OT 207 и Noble имели среднюю устойчивость к полеганию (балл 5-7). Сорта, имеющие толстую укороченную соломинку, не полегли. Полную устойчивость проявили Pennline 6571, Omih, Ohau, Dolphine и Ehidna.

Таким образом, короткостебельные формы не всегда бывают устойчивыми к полеганию. При наличии сильного провокационного фона даже Dwarf Palestine с высотой 44,5 см частично полег. В результате изучения были выделены наиболее перспективные сорта Pennline 6571, Omih и Ohau, сочетающие оптимальную высоту растений, хорошую зерновую продуктивность с полной устойчивостью к полеганию.

Дикорастущие виды. В силу морфологических особенностей (развалистая или стелющаяся форма куста растения, тонкий стебель и большая парусность метелки) большинство дикорастущих видов овса склонны к полеганию. Но были найдены формы гексаплоидного вида *A. occidentalis*, имеющие прямостоячую форму куста растения и утолщенные стенки стебля, который по строению был похож на стебель *A. magna*, что может быть использовано для повышения устойчивости к полеганию культурного овса [211]. Изучение диплоидного вида *A. wiestii* показало, что его формы имеют широкий диапазон приспособительных реакций корневой системы, связанных с устойчивостью к полеганию [392]. В то же время, при изучении объема корней *A. sterilis* и интенсивности их роста был выделен образец PI 324748 из Сицилии, который обладал показателями (объем корневой системы, сухой вес корней, сухой вес метелок и соломы), в 2-3 раза превосходящими другие формы дикого и культурного овса [256].

В результате полевого изучения в 1992-2001 гг. набора из 1170 образцов дикорастущих видов овса был выделен ряд форм, обладающих хорошей устойчивостью к полеганию (табл. 24). Среди диплоидных видов были найдены некоторые формы, сочетающие устойчивость к полеганию с низкорослостью: *A. pilosa* из Азербайджана, *A. clauda* из Турции, *A. ventricosa* с Кипра, *A. canariensis* из Испании, *A. atlantica* из Марокко. Повышенной устойчивостью к полеганию выделялись формы тетраплоидных видов - *A. barbata* из Эфиопии, *A. vaviloviana* из Эфиопии и *A. murphyi* из Марокко. Из самой большой по количеству устойчивых образцов гексаплоидной группы можно назвать формы *A. ludoviciana* из Азербайджана, Турции, Ирана, Ирака и ряд образцов *A. sterilis* из Турции, Ирана, Сирии и Туниса. Наиболее интересными из устойчивых к полеганию форм были образцы с

высотой растений от 70 до 85 см - *A. fatua* из Афганистана, *A. ludoviciana* из Азербайджана, Ирака и *A. sterilis* из Израиля [86].

По данным полевого изучения был проведен корреляционный анализ связанных с полеганием признаков, который показал, что устойчивость к полеганию у диплоидных и тетраплоидных видов положительно коррелировала с толщиной соломины ($r=0,50$ и $r=0,61$ соответственно) и отрицательно – с высотой растения ($r=-0,45$ и $r=-0,44$ соответственно). В группе гексаплоидных видов эта связь была не так прямолинейна, здесь сказывается влияние других факторов. Отрицательная средняя по величине корреляция была найдена с толщиной стебля ($-0,43$) и положительная, но слабая – с высотой растения ($+0,15$). В то же время, у вида *A. sterilis* показано, что устойчивость связана с формой куста растения, т.е. образцы, имеющие стелющуюся форму куста, в большинстве случаев неустойчивы к полеганию.

В дальнейшем провели детальное изучение косвенных признаков, влияющих на устойчивость к полеганию, а именно, структуры соломины и габитуса растения (табл. 27). Один из косвенных показателей, хорошо коррелирующий с полевой устойчивостью к полеганию, – сцепление растений с почвой – у диплоидных видов был наименьшим. Вследствие этого и сила сцепления одного стебля, и число узловых корней в ряду изученных форм тоже были наименьшими. Все эти показатели влияют прежде всего на прикорневое полегание, которому часто подвергаются данные формы. Толщина соломины этих видов была также наименьшей, а отношение длины соломины к ее толщине было наибольшим – эти показатели влияют прежде всего на стеблевое полегание (табл. 28).

У диплоидных видов длина трех нижних междоузлий по сравнению с другими образцами была большего всего и составляла одну треть от их высоты. Толщина соломины нижних междоузлий была наименьшей, а отношение длины соломины к ее толщине было наибольшим, что говорит о плохой устойчивости соломины данных форм – все эти показатели в большей степени влияют на стеблевое полегание, отклонение стебля от вертикального положения под действием метеорологических условий [70].

Среди тетраплоидных видов формы *A. barbata* имели наибольшие показатели по силе сцепления всего растения, отдельных стеблей и корней с почвой. В среднем длина каждого междоузлия и всех вместе была наибольшая в этом опыте. Таким образом, устойчивыми могут быть лишь формы с укороченной соломиной. В полевых условиях образцы *A. vaviloviana* выделялись по устойчивости к полеганию и имели наименьшие продуктивную кустистость и число узловых корней, а также наибольшую длину трех нижних междоузлий и их толщину. Формы *A. magna* обладали средней устойчивостью к полеганию.

Вместе с тем, такие формы имели наименьшие показатели по длине всех трех междоузлий, и их длина в сумме составляла всего одну пятую часть от длины стебля. Соотношение длины к толщине стебля было минимальным, что делает этот вид перспективным для отбора на устойчивость к полеганию. Однако, в среднем по тетраплоидной группе видов такие образцы имели наибольшие показатели сцепления стеблей и корней с почвой и наименьшую продуктивную кустистость. Длина всех трех междоузлий была наибольшая и составляла одну четвертую часть от высоты растений со средней толщиной соломины.

Среди гексаплоидных видов *A. ludoviciana*, как и стандартный сорт *Вогтус*, занимал промежуточное положение по всем определяемым показателям. *A. sterilis* имел наибольшие показатели по высоте растений, по силе выдергивания растений, по числу узловых корней и толщине всех междоузлий, и наименьшие – по силе выдергивания, пересчитанной на один стебель и на один корень. Он также обладал минимальной длиной нижних междоузлий, которые в сумме составляли одну восьмую часть длины всей соломины, максимальной ее толщиной и минимальным соотношением длины к толщине соломины. Формы *A. fatua* имели наибольшую устойчивость к полеганию и среднее по величине соотношение длины к толщине по всем трем междоузлиям. В среднем виды этой группы имели наибольшие показатели по силе сцепления всего растения с почвой, продуктивной кустистости и числу узловых корней. Эти образцы имели наибольшие показатели по толщине соломины и наименьшие по длине нижних междоузлий и соотношению их длины и толщины. В среднем длина нижних междоузлий составляла одну шестую часть всей длины растений этого вида.

Таким образом, изучение показало, что погодные условия в сильной мере влияют на высоту растений овса, на длину и число междоузлий стебля. Четких закономерностей влияния высоты растений на длину метелки не было найдено. Дикорастущие гексаплоидные виды овса могут быть источником новых аллелей генов короткостебельности. Выделение все новых источников снижения высоты растений и устойчивости к полеганию овса, не только среди культурных, но и дикорастущих видов, особенно гексаплоидных, дает возможность селекционерам быть более гибкими в своей работе и тем самым уменьшать генетическую эрозию генотипов на внутривидовом уровне.

Таблица 20. Характеристика образцов гексаплоидных культурных видов овса по высоте растений. (Пушкин, 1992-1997 гг.)

№ по каталогу ВИР	Сорт	Ген	Высота растений, см				
			1992	1994	1996	1997	среднее
11621	Dwarf Palestine	Dw-7	36,2	46,9	45,3	49,4	44,5±5,8
14177	78 Q:289		38,0	48,7	42,4	49,5	44,7±5,4
14175	Dalyup	Dw-6	35,4	53,1	46,2	49,9	46,2±7,6
14176	78 Q:284		37,3	53,4	45,2	51,7	46,9±7,3
13093	C.I. 8447	Dw-7	45,3	60,1	49,1	56	52,6±6,7
14166	Dolphin	Dw-6	46,7	66,6	53,6	65	57,9±9,5
14403	Echidna	Dw-6	49,5	63,2	55,4	69	59,2±8,6
14392	OT 207	Dw-6	57,3	75,4	52,5	59,6	61,2±9,9
13900	Pennline 6571	Dw-6	47,9	70,9	57,9	74,6	62,8±12,3
13899	Pennlo	Dw-6	56,9	76,1	62,6	63,5	64,8±8,1
13545	Ohau		50,5	69,9	61,8	65,2	61,9±8,3
14174	75 Q:220		56,5	76,5	72,8	74	69,9±9,1
11501	Trelle Dwarf	Dw-4	59,6	85	65,2	66,2	69,0±11,1
14442	Denton Dwarf	Dw-4	56,2	78,4	63,1	65,5	65,8±9,3
11247	Curt	Dw-4	58,5	82	65,6	68,6	68,7±9,8
13544	Omihi		59,1	90,1	77,5	71,5	74,6±12,9
12331	Noble		58	85,9	75,5	79,5	74,7±11,9
11840	Borris		94	91,6	92	87,4	91,3±2,8
14324	Hana superharu roore		97,3	117	112,1	100,4	106,7±9,4
14333	Kaataas rakusutaa		121,8	129,5	127,2	124,5	125,8±3,3

Таблица 21. Характеристика образцов овса по устойчивости к полеганию, высоте растений, длине междоузлий и метелки. (Пушкин, 1992-1997 гг.)

№ по каталогу ВИР	Сорт	Устойчивость к полеганию, балл	Высота растений, см	Длина междоузлий и метелки, см					
				I (верхнее)	II	III	IV	V (нижнее)	метелка
11621	Dwarf Palestine	7	44,5	20,2	12,2	4,6	-	-	7,5
14177	78 Q:289	9	44,7	18,2	8,6	5,6	2,1	-	10,2
14175	Dalyup	9	46,1	19,1	7,8	4,9	2,9	-	10,0
14176	78 Q:284	9	46,7	20,5	9,2	6,5	2,4	-	11,8
13093	C.I. 8447	9	52,5	21,2	11,5	7,6	2,4	-	10,8
14166	Dolphin	9	57,9	22,4	12,3	11,2	8,9	2,6	10,0
14403	Echidna	9	62,5	23,2	12,2	11,6	10,2	2,6	12,0
14392	OT 207	7	61,2	21,5	13,3	10,1	7,6	3,0	12,5
13900	Pennline 6571	9	62,8	25,2	15,6	12,7	9,4	2,8	11,5
13899	Pennlo	5	64,8	26,5	12,8	8,7	8,3	2,1	13,5
13545	Ohau	9	61,9	25,5	14,8	7,6	5,7	2,4	11,8
14174	75 Q:220	7	69,9	30,0	15,2	6,1	5,1	2,5	12,1
11501	Trelle Dwarf	3	69,0	30,8	17,4	9,7	8,3	2,1	8,9
14442	Denton Dwarf	1	65,8	21,5	14,8	8,8	3,5	3,0	8,6
11247	Curt	1	68,7	25,3	13,0	10,9	8,8	2,8	11,8
13544	Omih	9	74,6	27,0	15,7	11,6	6,5	6,3	16,7
12331	Noble	5	74,7	35,4	17,5	7,6	4,0	2,7	10,0
11840	Borris	3	91,3	42,2	19,6	10,6	4,3	1,1	15,1
14324	Hana superharu roore	1	106,3	46,4	19,4	9,8	6,8	3,2	20,1
14333	Kaataas rakusutaa	1	125,9	55,8	21,2	10,9	8,8	3,1	29,1
НСР _{0,05}			15,8	10,3	8,6	5,9	3,9	1,9	4,2

Таблица 22. Структура метелки образцов овса. (Пушкин, 1996-1997 гг.)

№ по каталогу ВИР	Сорт	Длина метелки, см	Число колосков в метелке, шт	Плотность метелки, шт/см	Число междоузлий в метелке, шт	Средняя длина междоузлия, см	Озерненность метелки, шт	Число зерен в колоске, шт
11621	Dwarf Palestine	7,5	20,6	2,7	5,0	1,6	40,8	2,0
14177	78 Q:289	10,2	9,0	0,9	3,2	3,2	16,4	1,8
14175	Dalyup	10,0	11,8	1,2	3,6	2,8	24,0	2,0
14176	78 Q:284	11,8	13,2	1,1	3,8	3,1	26,2	2,0
13093	C.I. 8447	10,8	9,2	0,8	3,2	3,4	18,8	2,0
14166	Dolphin	10,0	12,8	1,3	3,8	2,6	24,0	1,8
14403	Echidna	12,0	13,0	1,1	3,8	3,2	25,0	1,9
14392	OT 207	12,5	14,4	1,1	4,2	3,0	29,6	2,0
13900	Pennline 6571	11,5	17,2	1,4	4,6	2,7	34,4	2,0
13899	Pennlo	13,5	19,0	1,4	4,6	2,9	31,0	1,6
13545	Ohau	11,8	30,2	2,6	5,0	2,4	47,4	1,6
14174	75 Q:220	12,1	21,4	1,8	4,6	2,6	38,0	1,8
11501	Trelle Dwarf	8,9	18,8	2,1	5,4	1,7	33,0	1,7
14442	Denton Dwarf	8,6	15,4	1,8	4,6	1,9	23,8	1,5
14536	Scotland Club	9,1	20,4	2,0	5,4	1,7	40,8	2,0
11247	Curt	11,8	8,6	0,7	3,4	3,5	12,8	1,5
13544	Omihi	16,7	25,0	1,5	4,2	4,0	45,8	1,8
12331	Noble	10,0	9,6	1,0	3,4	2,9	16,0	1,7
14324	Hana superharu roore	20,1	26,6	1,3	4,6	4,4	53,4	2,0
14333	Kaataas rakusutaa	29,1	57,6	2,0	6,0	4,9	67,8	1,2
НСР _{0,05}		4,2	5,6	-	0,7	-	9,0	-

Таблица 23. Доноры короткостебельности овса, созданные в ВИР в 1991-2001 гг.

Номер основного или предварительного каталога ВИР	Название донора	Родословная	Ген	Высота растений, см	Устойчивость к полеганию, балл
14724	Соми	Советский × Omih	Возможно Dw-6	100,0±8,5	5
14725	Борси	Borrus × С.І. 8447	Dw-7	85,0±6,7	7
14827	Омихо	Omih × Ohau	Возможно Dw-6	79,7±9,4	9
14858	Борот	Borrus × ОТ 207	Dw-6	84,7±9,5	7
14862	Соку	Советский × к-14176	Dw-6	65,0±8,3	9
14909	Сона	Советский × Echidna	Dw-6	92,7±9,1	5
14961	Ханоми	к-14324 × Omih	Возможно Dw-6	86,1±8,3	7
15066	Совот	Советский × ОТ 207	Dw-6	88,3±8,7	5
пр-3953	Борох	Borrus × Ohau	Возможно Dw-6	86,0±6,4	3
пр-3954	Охар	Ohau × Орловский	Возможно Dw-6	107,0±9,2	9
пр-4351	Борф	Borrus × Dwarf Palestina	Dw-7	85,7±9,6	7
пр-4352	Борех	Borrus × Echidna	Dw-6	80,0±7,3	9
пр-4437	Борайн	Borrus × Pennline 6571	Dw-6	85,0±9,0	9
пр-4479	Ханоми 2	к-14324 × Omih	Возможно Dw-6	86,5±8,5	7

Таблица 24. Характеристика дикорастущих видов овса по высоте растений. (Пушкин, 1992-2001 гг.)

Вид	Высота растений, см	Устойчивость к полеганию, балл
<i>A. bruhnsiana</i>	$\frac{90,0^*}{68-112}$	$\frac{5^*}{5}$
<i>A. ventricosa</i>	$\frac{65,0}{65}$	$\frac{9}{9}$
<i>A. clauda</i>	$\frac{81,1}{60-102}$	$\frac{7}{3-9}$
<i>A. pilosa</i>	$\frac{70,4}{55-85}$	$\frac{5}{3-9}$
<i>A. prostrata</i>	$\frac{56,0}{50-62}$	$\frac{1}{1}$
<i>A. damascena</i>	$\frac{72,7}{68-80}$	$\frac{9}{9}$
<i>A. longiglumis</i>	$\frac{121,9}{50-173}$	$\frac{7}{5-9}$
<i>A. canariensis</i>	$\frac{61,5}{52-76}$	$\frac{7}{5-9}$
<i>A. wiestii</i>	$\frac{102,8}{75-142}$	$\frac{5}{3-9}$
<i>A. hirtula</i>	$\frac{114,5}{67-148}$	$\frac{7}{5-9}$
<i>A. atlantica</i>	$\frac{93,0}{92-94}$	$\frac{9}{9}$
<i>A. barbata</i>	$\frac{129,8}{65-210}$	$\frac{5}{1-9}$
<i>A. vaviloviana</i>	$\frac{98,2}{80-112}$	$\frac{7}{1-9}$
<i>A. agadiriana</i>	$\frac{62,0}{62}$	$\frac{9}{9}$
<i>A. magna</i>	$\frac{89,9}{65-102}$	$\frac{5}{5-9}$
<i>A. murphyi</i>	$\frac{76,5}{71-82}$	$\frac{9}{9}$
<i>A. insularis</i>	$\frac{60,0}{60}$	$\frac{9}{9}$
<i>A. macrostachya</i>	$\frac{102,0}{102}$	$\frac{7}{7}$
<i>A. fatua</i>	$\frac{95,5}{40-154}$	$\frac{7}{1-9}$
<i>A. occidentalis</i>	$\frac{94,0}{45-98}$	$\frac{5}{3-5}$
<i>A. ludoviciana</i>	$\frac{94,0}{40-152}$	$\frac{5}{1-9}$
<i>A. sterilis</i>	$\frac{78,5}{30-145}$	$\frac{5}{1-9}$

* - в числителе стоит среднее значение, в знаменателе разброс признака.

Таблица 25. Анализ устойчивости к полеганию различных сортов овса. (Пушкин, 1987-1988 гг.)

№ по кало-гу ВИР	Сорт	Происхождение	Устой-чивость к поле-ганию, балл	Сила сцепле-ния с почвой, кг	Продук-тивная кусти-стость, шт.	Число узло-вых корней, шт.	Диаметр стебля междоузлий, мм			Сила излома меж-доузлий, кг		
							I	II	III	I	II	III
12557	Исетский	Екатеринбургская обл.	7	4,3	1,8	16,0	3,6	4,2	4,3	2,0	1,8	1,8
13474	Уральский карлик	«	9	3,5	1,6	12,8	3,4	3,8	4,1	2,1	1,7	1,6
13678	Гном-М	«	9	2,6	1,5	14,8	3,1	3,5	3,8	1,8	1,1	1,1
11914	Maris Tabard	Великобритания	9	3,0	1,9	14,4	3,2	3,1	3,5	2,1	1,5	1,3
13580	Rosette	«	9	4,6	2,0	20,8	3,1	3,1	3,1	2,1	1,7	1,2
11379	Astor	Нидерланды	9	2,7	2,0	18,1	3,1	3,4	3,8	1,9	1,3	1,3
12271	Natal	«	9	4,9	2,3	20,2	3,4	3,6	4,0	2,2	1,4	1,3
11161	Vigor	Бельгия	9	4,1	1,9	20,2	3,2	3,8	3,9	3,2	3,0	2,9
11259	HAG	Германия	7	2,5	2,0	15,9	3,7	3,9	4,1	1,9	1,5	1,3
11437	Pony	«	9	3,0	2,1	18,3	3,5	3,5	3,9	2,2	1,5	1,3
11840	Borrus	«	7	2,2	1,8	13,1	3,1	2,9	3,1	1,0	0,6	0,6
13519	Makuru	Новая Зеландия	9	4,9	1,3	13,5	3,7	4,1	4,7	2,8	2,4	2,4
НСР _{0,05}			-	1,0	1,7	3,2	0,4	0,5	0,5	0,7	0,5	0,5

Таблица 26. Коэффициенты корреляции между силой сцепления растений с почвой и другими морфологическими показателями сортов овса. (Пушкин, 1987-1988 гг.)

	Число узловых корней	Сила сцепления с почвой, кг		Сила излома междоузлий, кг			Диаметр стебля междоузлий, мм		
		на 1 стебель	на 1 корень	I	II	III	I	II	III
Сила сцепления растения с почвой, кг	+0,35*	+0,63	+0,49	+0,52	+0,64	+0,57	+0,33	+0,46	+0,55

* - все значения существенны при $P_{0,95}$

Таблица 28. Анализ устойчивости к полеганию дикорастущих видов овса. (Пушкин, 1990-1991 гг.)

Виды	Длина междоузлий, см				Толщина междоузлий, мм				Отношение длины к толщине междоузлий		
	I	II	III	сумма	I	II	III	среднее	I	II	III
Диплоидные	1,6	7,0	19,0	27,4	2,0	2,0	2,1	2,0	0,8	3,6	9,3
Тетраплоидные	2,3	8,8	18,8	29,9	3,3	3,0	2,9	3,1	0,8	3,0	6,5
Гексаплоидные	1,3	6,6	11,4	19,3	3,4	3,3	3,3	3,3	0,4	2,1	3,6
Vorrus, стандарт	2,0	8,3	11,9	22,2	2,7	3,1	3,0	2,9	0,7	2,7	4,0
НСР _{0,05}	0,6	1,6	4,3	-	0,6	0,4	0,4	-	-	-	-

Таблица 27. Анализ устойчивости к полеганию дикорастущих видов овса. (Пушкин, 1990-1991 гг.)

Виды	Высота растений, см	Устойчивость к полеганию, балл	Продуктивная кустистость, шт.	Число узловых корней, шт.	Сила сцепления, кг/сила		
					на 1 растение	на 1 стебель	на 1 корень
Диплоидные	87,3	7	2,5	10,8	2,5	1,1	0,26
Тетраплоидные	120,7	7	2,1	11,3	3,6	1,8	0,32
Гексаплоидные	123,3	7	2,8	17,4	4,1	1,6	0,25
Вогрус, стандарт	90,1	9	1,2	10,6	2,8	2,3	0,26
НСР _{0,05}	29,9	-	0,8	4,1	1,1	0,6	0,05

ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫЕ ПРИЗНАКИ

Основным методом селекции овса в России является внутривидовая гибридизация, на основе которой получены все районированные сорта этой культуры. Считается, что комбинационные возможности внутри вида *A. sativa* еще далеко не исчерпаны [123]. Кроме культурных видов овса, в процесс селекции могут вовлекаться и дикорастущие виды различного уровня ploидности. Независимо от степени скрещиваемости культурного овса с дикорастущими видами, изучение их по различным агрономическим признакам представляет большое значение для селекции [332].

Основное направление селекции - повышение зерновой продуктивности сорта. Продуктивность сортов овса в первую очередь зависит от величины метелки, числа колосков и зерен в метелке [47, 48, 50]. Анализ этих признаков у местных сортов посевного овса показал, что наибольшие значения были найдены у образцов с Урала, Центрально-Черноземной зоны России и Украины [11, 138]. Урожайность и число зерен в метелке у селекционных сортов культурного овса связаны между собой существенной зависимостью, которая может быть использована в селекционной практике [59, 60]. Кроме того, установлено, что число зерен в метелке наследуется доминантно [165]. В то же время, при использовании межвидового материала для скрещиваний в гибридной популяции появляется огромное число новых рекомбинантов и положительных трансгрессий [381, 382]. Изучение дикорастущих видов овса по элементам продуктивности, показало что наибольшим числом колосков в метелке и повышенной ее плотностью обладают формы *A. prostrata*, *A. wiestii*, *A. vaviloviana*, *A. abyssinica*, *A. fatua* и *A. sterilis*, [133, 424, 517, 726]. У вида *A. sterilis* по этому признаку были отмечены образцы, собранные в Центральной Азии и на Среднем Востоке [627, 630].

Структура метелки. При рассмотрении разнообразия структуры метелки у образцов культурных видов (*A. strigosa* и *A. abyssinica*) было определено, что такие параметры, как длина метелки, число колосков в ней и ее плотность варьировали незначительно (табл. 29). При анализе изученных данных по отдельным формам наиболее длинную метелку (более 25 см) имели образцы *A. strigosa* из России (Псковская обл.), Германии, *A. abyssinica* из Эфиопии. Наибольшим числом колосков в метелке (более 70) обладали формы *A. strigosa* из Белоруссии, Великобритании, Ирландии, Португалии, Испании, Германии и (более 60 колосков) *A. abyssinica* из Эфиопии. Наибольшей плотностью метелки (более 3,5) характеризовались образцы *A. strigosa* из Белоруссии, Португалии, Великобритании и *A. abyssinica* из Эфиопии (более 2,0) [86].

При рассмотрении разнообразия структуры метелки у дикорастущих видов было определено, что среди диплоидных видов такие параметры, как длина метелки, число колосков в ней и ее плотность варьировали в большей степени по сравнению с другими группами видов (табл. 29). Максимальные параметры по плотности метелки на уровне вида имели близкие виды *A. wiestii* и *A. hirtula*. При изучении кроме плотности метелки определялось число зерен в колоске. Менее двух зерен в колоске завязывали виды *A. pilosa*, *A. canariensis*, *A. wiestii* и *A. atlantica*; более двух – *A. ventricosa*, *A. clauda*, *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. longiglumis* и *A. hirtula*. Анализ изученных данных по отдельным формам показал, что наиболее длинную метелку (более 30 см) имели образцы следующих видов: *A. longiglumis* из Марокко, *A. hirtula* с о-ва Сицилия (Италия), с о-ва Сардиния (Италия), из Туниса, *A. wiestii* из Азербайджана и Ирана. Наибольшее число колосков в метелке (более 50) имели формы только двух видов *A. hirtula* с о-ва Сицилия (Италия), с о-ва Сардиния (Италия) и *A. wiestii* из Азербайджана, Ирана и Израиля. Наибольшей плотностью метелки (более 2,0) характеризовались образцы этих же двух видов: *A. hirtula* с о-ва Сардиния (Италия), Израиля и *A. wiestii* из Азербайджана, Израиля и Египта.

Наименьшие параметры по длине метелки, числу колосков в метелке и ее плотности имели родственные тетраплоидные виды *A. magna* и *A. murphyi*. Максимальными показателями по изученным признакам выделялись формы *A. barbata*. Все тетраплоидные виды завязывали менее двух зерен в колоске, при этом *A. barbata*, *A. magna* и *A. murphyi* имели 1,6–1,9 зерен в колоске, а виды *A. vaviloviana* и *A. agadiriana* - только 1,2–1,3. Наиболее длинную метелку (более 35 см) имели образцы *A. barbata* из Израиля, Ирака, Ливана и Туниса. Наибольшее число колосков в метелке (более 60) имели формы только двух видов *A. barbata* из Азербайджана, из Израиля, Ливана и *A. vaviloviana* из Эфиопии. Наибольшей плотностью метелки (более 2,0) также характеризовались образцы двух видов: *A. barbata* из Азербайджана и *A. vaviloviana* из Эфиопии.

Максимальными показателями по длине метелки, числу колосков в метелке и ее плотности выделялись формы гексаплоидного вида *A. fatua* (табл. 29). Наиболее длинную метелку (25 см и более) имели образцы видов *A. fatua* из Болгарии, *A. ludoviciana* из Азербайджана, Чехии, Сирии и *A. sterilis* из Алжира. Наибольшим числом колосков в метелке (45 колосков и более) обладали формы *A. fatua* из Казахстана, Болгарии, Китая. Наибольшей плотностью метелки (более 2,0 на уровне посевного овса) характеризовались только образцы вида *A. fatua* из Грузии, Казахстана, Болгарии, Китая [506].

При проведении корреляционного анализа было установлено, что длина метелки у *A. strigosa* и *A. abyssinica* существенно связана с числом колосков в метелке и в средней

степени ($r=0,46$) с числом зерен в метелке. Для дикорастущих видов было установлено, что уровень плоидности существенно отрицательно связан с длиной метелки ($r=-0,37$) и числом зерен в метелке ($r=0,89$). В то же время, сама длина метелки достоверно положительно связана с числом колосков ($r=0,78$) и плотностью метелки ($r=0,39$). Таким образом, если у культурных видов продуктивность метелки зависит от ее длины, то у дикорастущих видов эта связь не столь очевидна. Наиболее длинные и менее продуктивные метелки имеют диплоидные и тетраплоидные виды, хотя повышенное число зерен в метелке характерно для гексаплоидных видов, которые напрямую могут быть вовлечены в селекционный процесс на продуктивность растений [86].

Пленчатость и крупность зерна. Пленчатость зерна овса в сильной степени влияет на качественные характеристики данного сорта. Снижение пленчатости, в большей степени, связано с крупностью зерновок, высокой натурой зерна, степенью полегания и с сильной пораженностью растений ржавчинными грибами [106, 300]. Отборы в ранних поколениях гибридов на повышенную пленчатость могут привести к уменьшению вегетативной и зерновой продуктивности в последующих поколениях гибридов [242]. В то же время, повышенная крупность зерновки не всегда связана с большей продуктивностью метелки в целом. Обследование староместных сортов посевного овса, проведенное в середине 1920-х годов на Европейской части СССР, показало, что традиционно сложившиеся крупнозерные и низкопленчатые формы этого вида были характерны для западных областей России и Белоруссии [138]. Кроме того, крупность зерновок овса сильно варьирует как внутри колоска, так и внутри метелки, на что в большей степени влияют погодные условия выращивания, а также сортовая детерминированность [782]. Среди гексаплоидных культурных форм овса большей крупнозерностью и повышенной пленчатостью отличается вид *A. byzantina* [39, 114]. Установлено, что у культурных форм овса крупнозерность может контролироваться рецессивными и доминантными аллелями генов с положительным эффектом вне зависимости от условий выращивания [49]. Изучение связей между крупностью зерновок и их пленчатостью в гибридных популяциях показало возможность проведения отборов форм с крупным зерном и низкой пленчатостью [645]. Источники с этими признаками могут быть найдены и среди дикорастущих видов. Диплоидный вид *A. pilosa* с мелким зерном и высокой пленчатостью при скрещивании с культурным овсом показывал достоверные результаты увеличения этих признаков в гибридной популяции BC_2F_7 . [398]. Родственные тетраплоидные виды *A. magna*, *A. murphyi* и *A. insularis* имели повышенную крупнозерность (масса 1000 зерен доходит до 35 г) [460, 464, 534].

Изучение дикорастущих видов, проводимое Н. И. Вавиловым, в 1926 году показало, что мелкозерные овсюги *A. fatua* и *A. ludoviciana* были свойственны районам Закавказья, Афганистана и северо-западной Персии [20]. Вид *A. sterilis* представляет неисчерпаемый источник аллелей генов с широкой вариацией признаков крупности зерновки [378, 757]. Наиболее крупным по размеру зерном с высокой массой 1000 зерен обладали образцы, собранные в Юго-Западной Европе и Северной Африке [629, 630]. В то же время, некоторые из африканских форм *A. sterilis* поражали крупностью колосков, в 2,5 раза превышающих по размерам обыкновенные овсюги [20]. Гибридные линии при скрещивании *A. fatua* с посевным овсом обладали более крупным зерном, чем родительские формы [701].

Наибольшую крупность зерновки (более 20,0 г с пленкой), достоверно превышающую все другие образцы при изучении 1200 образцов из коллекции ВИР, имели местные формы диплоидного вида *A. strigosa* из Португалии, Испании, Израиля, Перу, селекционные линии подвида *A. strigosa* subsp. *brevis* из России (Калининградская обл.), Финляндии, Бразилии, Аргентины и местные образцы *A. abyssinica* из Эфиопии [86].

Установлено, что диплоидные дикорастущие виды имели максимальные показатели по проценту пленчатости зерновки и минимальные по ее крупности (табл. 30). Наименьший процент пленчатости зерновки в среднем равные 43-46%, имели *A. damascena*, *A. wiestii* и *A. hirtula*, наибольший - *A. ventricosa*, *A. pilosa*, *A. longiglumis* и *A. canariensis*, достигавшие максимальных показателей в сравнении со всеми изученными видами - 60-70%. По величине зерновки выделялись формы *A. longiglumis*, имевшие массу 1000 зерен более 14 г. Следует отметить, что наименьшая пленчатость (32,8-35,7%) была характерна для образцов *A. damascena* из Марокко, *A. hirtula* из Испании, Израиля, Марокко, *A. wiestii* из Азербайджана, Израиля, Египта. Наибольшую крупность зерновки (12,9-16,7 г), достоверно превышающую все другие диплоидные виды, имели все изученные формы вида *A. longiglumis* из Израиля и Марокко.

Определено, что к тетраплоидным видам с наименьшим процентом пленчатости (32,7%) зерновки (на уровне *A. sativa*, у которого этот показатель составляет 28,7) относится *A. vaviloviana*. Наибольшими показателями среди тетраплоидных видов (58,9-59,5 %) отличались *A. magna* и *A. murphyi*, кроме того эти виды имели достоверно превышающие максимальные величины по массе 1000 зерен (23,5-23,8 г). Среди отдельных образцов формы с наименьшим процентом пленчатости (26,3-30,3%) были выделены у эндемичного вида *A. vaviloviana* из Эфиопии. Самые крупнозерные формы (достоверно превышающие показатели посевного овса) были найдены среди *A. magna* и *A. murphyi* [86].

Определено, что к гексаплоидным видам с наименьшим процентом пленчатости (38,5%) зерновки (на уровне *A. sativa*) относится *A. fatua*, наибольшими показателями (53,2 %) отличался *A. sterilis* (табл. 30). По крупности зерновки (15,1–17,1 г) различия между видами оказались незначительными на уровне *A. sativa* (15,9 г). Среди отдельных образцов формы с наименьшим процентом пленчатости (30–35%) были выделены у *A. fatua* из России (Костромская обл., Свердловская обл., Тува), Украины, Грузии, Азербайджана, Польши, Монголии, *A. ludoviciana* из Азербайджана, *A. sterilis* из Турции. Самые крупнозерные формы (достоверно превышающие показатели посевного овса) были найдены среди всех видов этой группы. Массу 1000 зерен более 20 г имели образцы *A. fatua* из России (Костромская обл., Свердловская обл., Тува), Таджикистана, Польши, Монголии, *A. ludoviciana* из Азербайджана, Грузии, Турции, Ирана, *A. sterilis* из Турции, Ирана, Ирака, Израиля, Туниса, Марокко [76].

Следует отметить формы с наименьшим процентом пленчатости и наибольшей массой 1000 зерен - *A. fatua* из России (Костромская обл., Свердловская обл., Тува), Польши, Монголии, *A. ludoviciana* из Азербайджана, Ирана, *A. sterilis* из Турции, Туниса.

При проведении корреляционного анализа было установлено, что масса 1000 зерен у *A. strigosa* и *A. abyssinica* была достоверно слабо отрицательно связана с числом зерен в метелке ($r=-0,17$), что не позволяет отбирать формы с большим числом крупных зерновок. У дикорастущих видов было определено, что уровень ploидности существенно положительно связан с массой 1000 зерен ($r=0,34$) и отрицательно – с процентом пленчатости ($r=-0,43$). Эти данные говорят о том, что масса 1000 зерен на 11,5%, а процент пленчатости на 18,5% детерминированы уровнем ploидности видов овса, таким образом, диплоидные виды, в большинстве случаев, имели мелкозерные формы с повышенной пленчатостью, а гексаплоидные были более крупнозерными с пониженной пленчатостью, что дает возможность поиска источников этих признаков среди гексаплоидных видов овса. Кроме этого, была определена корреляция места географического происхождения форм дикорастущих видов с величиной массы 1000 зерен. Эта связь имела несущественную величину, но, тем не менее, следует отметить, что при продвижении на запад и на север в пределах ареала дикорастущих видов овса крупнозерность образцов увеличивается, то есть наиболее крупнозерные формы были приурочены к районам юго-западной Европы и северо-западной Африки. В подтверждение этого было найдено, что масса 1000 зерен у форм из группы гексаплоидных видов имела существенную положительную достоверную связь ($r=0,63$) с широтой местности происхождения этих образцов, что составляет высокую степень (около 40%) детерминированности этих показателей [86].

Другой признак, связанный с урожайностью, - продуктивная кустистость. Среди местных форм культурного овса наибольшую продуктивную кустистость имели образцы из северных и северо-западных областей России [138]. Повышенной продуктивной кустистостью характеризовались формы дикорастущих диплоидных видов *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. wiestii*, *A. hirtula* [424, 517] и тетраплоидных – *A. murphyi*, *A. magna* [460]. При передаче этого признака от тетраплоидных видов в гексаплоидный вид культурного овса, проведения двух беккроссов было вполне достаточно для получения стабильных гексаплоидных генотипов [784].

Кормовая ценность. Для кормовых целей наиболее важна повышенная облиственность растений, которая характерна, в большей степени, для культурных видов диплоидного *A. strigosa* и тетраплоидного овса *A. abyssinica* и, в меньшей, – для гексаплоидных. Притом что для диплоидного культурного вида, характерно продолжительное отрастание листьев, этот вид к том же может сохранять соломину зеленой вплоть до полного созревания зерна. Этот признак успешно используется для кормовых целей.

Повышенная облиственность растений обусловлена размером самих листьев. Было установлено, что культурные виды во всех группах пloidности имели наибольшие размеры листьев в своей группе. Все гексаплоидные виды отличались максимальными размерами листьев, за ними по этому показателю шли тетраплоидные виды. Была найдена тесная корреляция между массой 1000 зерен и размером листьев и подобная, но не такая тесная корреляция с размером флаг-листьев. В последнее время для селекционных целей были выделены формы дикорастущих видов с повышенной облиственностью - *A. longiglumis*, *A. wiestii* и *A. sterilis*. Вид *A. sterilis* может передавать этот признак напрямую культурному виду [424. 517].

Изучение степени облиственности и отрастания растений у 1200 образцов коллекции ВИР, представленных культурными малораспространенными видами *A. strigosa* и *A. abyssinica* и дикорастущими видами овса, выявило межвидовое и внутривидовое разнообразие по изученным формам (табл. 31). Изучение этих признаков у малораспространенных культурных видов показало, что у диплоидного вида *A. strigosa* существуют формы с хорошей облиственностью и продолжительным отрастанием до конца вегетации при полноценном урожае зерна. Тетраплоидный вид *A. abyssinica* в условиях Ленинградской обл. характеризовался слабым отрастанием у скороспелых форм и максимально сильным у позднеспелых, которые не успевали сформировать качественные зерновки. Среди образцов с хорошей облиственностью следует выделить формы *A. strigosa* из Испании, Португалии, Великобритании, Ирландии, Камеруна, США, подвида *A. strigosa* subsp. *brevis* – из

Тюменской обл., Испании, Португалии и *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* – из Великобритании. Кроме того, вид *A. strigosa* обладает интересным свойством: при созревании зерна и пожелтении метелок соломина некоторых форм остается зеленой до конца вегетации. К таким образцам относятся *A. strigosa* – из Удмуртии, Псковской обл., Испании, Португалии, Ирландии, Германии, США и подвида *A. strigosa* subsp. *brevis* - из Испании, Португалия, Великобритании. Наиболее облиственные формы дернистого типа с хорошим отращиванием были найдены у *A. wiestii* из Азербайджана и особенно у *A. hirtula* из Испании и Италии (Сицилия и Сардиния). Среди тетраплоидных видов *A. barbata* и *A. macrostachya* имелись формы с хорошей облиственностью и сильным отращиванием. Это образцы *A. barbata* – из Азербайджана, Испании, Португалии, Италии, Турции и *A. macrostachya* - из Алжира. Среди гексаплоидов только *A. occidentalis* обладал средней облиственностью и отращиванием растений. Наибольшее число хорошо облиственных форм у этой группы видов было найдено у форм, тяготеющих к полуозимому типу развитию [86].

Кормовая ценность овса определяется комплексом признаков. При разработке этого направления селекции принимаются во внимание большинство признаков, определяющих габитус всего растения и его качественные (биохимические) характеристики. Примером кормового овса, кроме отдельных сортов культурных гексаплоидных видов, может служить целая серия сортов диплоидного культурного вида *A. strigosa* – Saia, Saia 2, Saia 4 и т.д. Кроме культурных видов хорошей кормовой ценностью обладают и многие дикорастущие виды. Если хозяйственное значение дикорастущих диплоидных видов невелико (*A. clauda* и *A. pilosa* произрастают в засушливых районах полупустынь Кавказа, а *A. canariensis* на Канарских о-вах (Испания) и играют определенную кормовую роль, являясь питательным кормом для скота [27, 558]), то кормовая ценность другого тетраплоидного вида *A. barbata* является важным селекционным признаком. В Японии получены гибриды, превышающие стандартные сорта по общему урожаю зеленой массы на 15-40%. В США этот вид считают перспективным для использования на кормовые цели [276, 524, 525]. На Кавказе и на юге России гексаплоидные виды *A. fatua* и *A. ludoviciana*, по сведениям ряда исследователей, являются неплохим подножным кормом, и перспективны в селекции на зеленый корм и кормовые цели [27, 120, 152]. Углубленное изучение местных популяций *A. sterilis*, с использованием различных методов, с целью привлечения их в селекцию на кормовые цели проводилось в Калифорнии [688]. В Индии для создания сортов кормового направления широко используют виды *A. strigosa*, *A. magna*, *A. sterilis* и *A. fatua* [264].

Лучшие формы овсюга *A. fatua* рассматриваются многими авторами как хороший партнер в селекции на урожай и качество зерна [735, 776]. Этот вид является перспектив-

ным при создании сортов с дифференцированным периодом покоя семян, что позволяет увеличить урожай зерна на 13-24% [246]. Он передает культурному овсу повышенную весеннюю всхожесть и устойчивость к осыпанию [332, 334].

При рассмотрении урожайности и других характеристик межвидовых гибридов с участием *A. sterilis* отмечается, что аллели генов дикорастущих видов могут увеличивать силу вегетативного роста, зерновую продуктивность и вес соломы гибридных растений [287, 288, 337, 360-362, 714, 715]. При межвидовых скрещиваниях для передачи этих признаков довольно продуктивно используют метод беккроссов [333, 394, 713]. Эффект цитоплазмы дикорастущего вида имел существенное влияние на урожай зерна [223], общий вес соломы, высоту растений и вегетативный индекс роста. Это дает возможность использовать *A. sterilis* для создания сортов с более стабильной продуктивностью, мало зависящей от условий окружающей среды [638].

Таким образом, на основе изучения дикорастущих и культурных видов овса было установлено, что дикорастущие виды наряду с культурными обладают хозяйственно-ценными признаками, которые могут использоваться в селекционном процессе для улучшения культурных сортов.

Таблица 29. Характеристика видов овса по структуре метелки. (Пушкин, 1996-2000 гг.)

Вид	Длина метелки, см	Число колосков в метелке, шт.	Плотность метелки, кол./см
<i>A. ventricosa</i>	20,0	31,0	1,3
<i>A. clauda</i>	20,0	26,4	1,1
<i>A. pilosa</i>	16,5	19,5	1,1
<i>A. prostrata</i>	14,5	19,0	1,4
<i>A. damascena</i>	17,0	9,7	0,6
<i>A. longiglumis</i>	24,4	15,4	0,6
<i>A. canariensis</i>	12,0	9,4	0,7
<i>A. wiestii</i>	24,4	49,7	1,9
<i>A. hirtula</i>	25,4	37,6	1,4
<i>A. atlantica</i>	23,0	32,0	1,4
<i>A. strigosa</i>	19,3	43,1	2,2
<i>A. barbata</i>	28,5	40,5	1,4
<i>A. vaviloviana</i>	22,5	38,4	1,6
<i>A. abyssinica</i>	22,5	36,4	1,6
<i>A. agadiriana</i>	16,0	21,7	1,2
<i>A. magna</i>	15,2	6,3	0,4
<i>A. murphyi</i>	14,7	8,3	0,6
<i>A. macrostachya</i>	15,0	9,0	0,6
<i>A. fatua</i>	17,9	28,8	1,6
<i>A. occidentalis</i>	11,9	9,1	0,8
<i>A. ludoviciana</i>	16,0	14,5	0,9
<i>A. sterilis</i>	15,3	13,8	0,8
<i>A. sativa</i> Borrus	15,1	33,2	2,2
НСР ₀₅	7,0	23,0	-

Таблица 30. Характеристика дикорастущих видов овса по структуре зерновки. (Пушкин, 1989-1997 гг.)

Вид	Пленчатость, %	Масса 1000 зерен, г
<i>A. ventricosa</i>	70,2	3,6
<i>A. clauda</i>	56,9	4,8
<i>A. pilosa</i>	69,4	3,7
<i>A. damascena</i>	43,9	6,0
<i>A. longiglumis</i>	60,4	14,3
<i>A. canariensis</i>	66,8	6,0
<i>A. wiestii</i>	46,2	6,0
<i>A. hirtula</i>	43,8	7,2
<i>A. atlantica</i>	57,6	3,7
<i>A. strigosa</i>	-	14,9*
<i>A. barbata</i>	45,3	7,2
<i>A. vaviloviana</i>	32,7	11,6
<i>A. abyssinica</i>	-	15,2*
<i>A. agadiriana</i>	47,5	9,2
<i>A. magna</i>	59,5	23,8
<i>A. murphyi</i>	58,9	23,5
<i>A. fatua</i>	38,5	17,1
<i>A. ludoviciana</i>	48,6	15,1
<i>A. sterilis</i>	53,2	15,7
<i>A. sativa</i> Borrus	28,7	15,9
НСР ₀₅	16,3	9,4

* - масса 1000 зерен с пленкой.

Таблица 31. Характеристика видов овса по структуре растения. (Пушкин, 1990-1998 гг.)

Вид	Облиствен- ность, балл	Отрастание, балл
<i>A. bruhnsiana</i>	$\frac{0}{0}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. clauda</i>	$\frac{1}{0-1}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. pilosa</i>	$\frac{0}{0-1}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. damascena</i>	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$
<i>A. longiglumis</i>	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. canariensis</i>	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. wiestii</i>	$\frac{1}{0-2}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. hirtula</i>	$\frac{2}{1-2}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. strigosa</i>	$\frac{2}{1-2}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. barbata</i>	$\frac{1}{1-2}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. vaviloviana</i>	$\frac{1}{0-1}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. abyssinica</i>	$\frac{2}{1-2}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. agadiriana</i>	$\frac{1}{1}$	$\frac{0}{0}$
<i>A. magna</i>	$\frac{1}{0-1}$	$\frac{1}{0-1}$
<i>A. murphyi</i>	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$
<i>A. macrostachya</i>	$\frac{2}{2}$	$\frac{1}{1}$
<i>A. fatua</i>	$\frac{1}{0-2}$	$\frac{0}{0-1}$
<i>A. occidentalis</i>	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$
<i>A. ludoviciana</i>	$\frac{1}{0-2}$	$\frac{0}{0-1}$
<i>A. sterilis</i>	$\frac{1}{0-2}$	$\frac{0}{0-1}$
<i>A. sativa</i> Borrus	0	0

* - в числителе стоит среднее значение, в знаменателе разброс признака.

УСТОЙЧИВОСТЬ К БОЛЕЗНЯМ И ВРЕДИТЕЛЯМ

Болезни и вредители овса остаются важнейшими факторами снижения урожая и качества зерна. По данным ФАО, потери овса в мире от болезней составляют 9,3%, а от вредителей - 8%. За последние годы вследствие целого ряда факторов фитосанитарная обстановка на полях России осложнилась. Прослеживается процесс нарастания заболеваемости растений и численности вредителей [5]. Несоблюдение правил севооборотов, насыщение их зерновыми культурами, частые весенне-летние засухи способствуют более широкому распространению облигатных и факультативных заболеваний, проявлению и широкому распространению новых факультативных заболеваний, ранее не встречавшихся на посевах овса. Основными вредоносными заболеваниями овса в России являются корончатая и стеблевая ржавчины, головневые заболевания, вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ). В последнее время наиболее вредоносными становятся факультативные грибные заболевания - гельминтоспориоз, септориоз, миратециум и корневые гнили. Все большее значение приобретает устойчивость овса к разнообразным насекомым – вредителям.

Самый эффективный способ защиты растений от болезней и вредителей – создание устойчивых сортов. Для их выведения требуются разнообразные доноры и источники устойчивости. Основная задача селекции на иммунитет – это восстановление утраченного генетического разнообразия культурного овса по устойчивости к болезням и вредителям, первоначально принадлежавшего дикорастущим предкам. Поэтому комплексное фитопатологическое изучение всего видового разнообразия рода *Avena* способствует выделению и использованию новых источников и доноров устойчивости для расширения генетической основы создаваемых сортов овса [270].

УСТОЙЧИВОСТЬ К БОЛЕЗНЯМ

Корончатая и стеблевая ржавчина. Корончатая ржавчина, вызываемая грибом *Puccinia coronata* Cda. f. sp. *avenae* Faser et Led., распространена повсеместно и проявляется, большей частью, во второй половине вегетации овса, а иногда к фазе налива зерна. Сильные эпифитотии этой болезни ощутимо могут снижать урожай зерна и его качество. Болезнь проявляется на листьях, реже стеблях и метелках овса в стадии уредоспор в виде небольших пу-стул ржавой окраски после выметывания или к началу налива зерна. Зерно пораженных растений щуплое, соломина буреет, становится сухой, хрупкой и полегает.

Стеблевая ржавчина, вызываемая грибом *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *avenae* Eriks., распространена повсеместно и проявляется в большинстве случаев во второй половине вегетации овса. Стеблевая ржавчина поражает в первую очередь стебли и влагалища листьев, а также листовые пластинки, части метелок. Уредопустулы – кирпично-красные, крупные, продолговатые, расположенные в линию и сильно разрывающие эпидермис. К концу вегетации на пораженных органах развиваются черные телиоспоры, часто в виде длинных полос.

Среди культурных видов овса большей устойчивостью к возбудителям этих болезней обладают формы *A. byzantina* [39, 114, 164]; среди форм *A. sativa* такая устойчивость встречается реже [9]. Несмотря на это, американскими исследователями выделен ряд образцов посевого овса, устойчивых к возбудителям стеблевой ржавчины [296, 542-544, 581]. Изучение большого набора образцов в системе ВИР показало, что среди культурных гексаплоидных видов *A. sativa* и, особенно, *A. byzantina* могут быть выделены источники устойчивости к корончатой и стеблевой ржавчине [6, 32, 38, 105, 148, 164]. Было определено, что наиболее эффективными аллелями генов устойчивости к корончатой ржавчине в условиях России являются Rc-39 и Rc-56 (*Puccinia coronata* – корончатая ржавчина) [38, 61]. Многочисленные работы, проводимые в рамках Европейского питомника по болезням овса (EODN), в настоящее время выявили наиболее вирулентные расы корончатой и стеблевой ржавчины на Европейском континенте [670, 671]. Самым эффективным источником устойчивости к видам ржавчины в настоящее время является линия, несущая аллель гена Rc-54, и также не связанную с ней аллель гена Pg-15 (*Puccinia graminis* – стеблевая ржавчина) [664]. В то же время, большинство аллелей генов корончатой ржавчины из 91 идентифицированного аллеля и стеблевой ржавчины из 17 идентифицированных аллелей были выделены из дикорастущего вида *A. sterilis* [326, 368, 662, 684].

Многочисленные исследования показывают, что большинство дикорастущих видов овса обладают иммунитетом или повышенной устойчивостью к ржавчинным заболеваниям (табл. 32). Таким примером могут служить диплоидные *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. longiglumis*, *A. damascena*, *A. prostrata*, *A. canariensis*, *A. wiestii*, *A. hirtula* и тетраплоидные *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. abyssinica*, *A. magna*, которые комплексно устойчивы к видам ржавчины [369, 652, 667].

По результатам исследований Н. И. Вавилова диплоидные виды *A. clauda* и *A. pilosa* обладали устойчивостью к корончатой ржавчине. Большая часть форм культурных *A. strigosa* в этих исследованиях характеризовались иммунитетом к различным видам ржавчины [10, 17]. Было установлено, что крайние варианты по устойчивости к корончатой и стеблевой ржавчине, к пыльной головне и мучнистой росе принадлежат к диплоидным видам ов-

са [18, 19]. Особенностью *A. strigosa* является нескрещиваемость с формами видов *A. sativa* и *A. byzantina* [35]. Впоследствии их нескрещиваемость была успешно преодолена [573]. Дальнейшие опыты Н. И. Вавилова с искусственным заражением *A. strigosa* и *A. barbata* показали, что внутри этих видов имеются две резко различные группы: одна сильно восприимчивая ко всем паразитам, другая иммунная [20]. По данным Н. И. Вавилова формы *A. strigosa* из Басконии (Испания) отличались повышенной устойчивостью к ржавчине [12], а формы *A. barbata* из Персии поражались сильно [20]. *A. vaviloviana* в этих исследованиях был сравнительно восприимчив к видам ржавчины [19], а *A. sterilis* оказался неустойчивым к стеблевой ржавчине и средне устойчив к корончатой ржавчине [20]. Аллель гена устойчивости к корончатой ржавчине от диплоидного *A. strigosa* была перенесена в тетраплоидную линию, которая в дальнейшем использовалась для создания многолинейных сортов овса [786]. R.A.Forsberg в 70-е годы передал аллель гена Pc-15 устойчивости к корончатой ржавчине от *A. strigosa* в гексаплоидный вид [325, 723]. В настоящее время *A. strigosa* используется как источник устойчивости к корончатой ржавчине, у которого идентифицированы аллели генов Pc-92 и Pc-94 [201, 647].

Н. И. Вавиловым [12] на основе анализа изученного материала было высказано предположение, что иммунитет проявляется у представителей групп, которые сформировались в условиях, благоприятствующих для развития инфекции, и что иммунные формы нужно искать на родине паразита, что нашло подтверждение в последующих его работах. По данным А. И. Мордвинкиной [115], пиренейская и марокканская группы вида *A. hirtula* отличались комплексной устойчивостью к грибным заболеваниям, в то же время южно-палестинская группа и формы с о. Корсика - поражались. Средней устойчивостью к корончатой ржавчине характеризовались средиземноморские формы *A. barbata*, а южно-азиатские поражались этим заболеванием. Устойчивость этих видов, в целом, была подтверждена дальнейшими исследованиями [480, 687]. Отмечается, что особенно устойчивыми к корончатой и стеблевой ржавчине были образцы *A. barbata*, собранные в Израиле [298]. У образца из Турции устойчивость к стеблевой ржавчине контролировалась аллелем гена Pg-15 [534]. Формы, собранные на севере Австралии, более устойчивы к стеблевой ржавчине, чем южные популяции *A. barbata* [243, 245]. Некоторые формы *A. barbata* обладали устойчивостью только в ювенильной стадии развития, при переходе к репродуктивной фазе устойчивость ими утрачивалась [426]. Было установлено, что устойчивость к корончатой ржавчине этого вида может передаваться в гексаплоидные виды путем синтеза амфиплоидов [765]. С помощью реципрокных скрещиваний получена гексаплоидная линия с аллелем гена устойчивости к стеблевой ржав-

чине P_g-16 от *A. barbata*, которая давала урожай зерна на уровне культурного овса [237, 532, 581].

Вид *A. abyssinica* может иметь большое значение в синтетической селекции при ступенчатых межвидовых скрещиваниях с 14-, 28- и 42-хромосомным овсом, в целях заимствования от диплоидной группы овсов резко выраженного иммунитета к грибным заболеваниям и передачи его посевному овсу [28]. Использование тепловых нейтронов дало возможность передать аллели генов устойчивости к корончатой ржавчине от *A. abyssinica* к *A. sativa* [677].

Виды *A. magna* и *A. murphyi* обладают повышенной устойчивостью к корончатой ржавчине [460, 480, 667]. Высокую устойчивость к наиболее агрессивным расам корончатой ржавчины проявляли всходы и взрослые растения вида *A. magna* [564]. У этого вида был идентифицирован аллель гена устойчивости к корончатой ржавчине P_c-91 [647]. На основе этого вида с участием генетического переносчика *A. longiglumis* была получена линия Amagalon (*A. magna* + *A. longiglumis*), в которой аллель этого гена была идентифицирована с помощью молекулярных маркеров [768].

Многолетний тетраплоидный вид *A. macrostachya* во всех исследованиях характеризуется абсолютной устойчивостью к стеблевой и корончатой ржавчине, которая может быть успешно перенесена в посевной овес [481].

Изучение форм *A. fatua* показало повышенную устойчивость отдельных популяций к поражению корончатой и стеблевой ржавчиной [244, 245, 420, 663, 683, 704]. Образцы *A. fatua*, собранные в Средней Азии, проявили высокую устойчивость к 200 расам ржавчины. Американские популяции этого вида, собранные в северо-центральных штатах страны, поражаются стеблевой ржавчиной [635]. В целом отмечается, что этот вид устойчив к стеблевой и корончатой ржавчине [334].

Гексаплоидный вид *A. sterilis*, по мнению многих авторов, представляет неисчерпаемый источник аллелей генов устойчивости к расам корончатой и стеблевой ржавчины [331, 334, 335, 371-373, 378, 480, 704, 747, 757]. Доказано, что при скрещиваниях с участием форм *A. sterilis* не только ядерный генетический материал [769, 770], но и цитоплазма влияют на устойчивость потомства [682, 686]. Этот вид был включен в список дифференциаторов физиологических рас возбудителей ржавчины, что позволило идентифицировать почти 500 рас возбудителя стеблевой ржавчины и 800 – корончатой ржавчины [317-320]. Изучение некоторых форм этого вида выявило взаимосвязь между устойчивостью к корончатой ржавчине и содержанием белка, потенциальным урожаем зерна, а также устойчивостью к корончатой ржавчине и к мучнистой росе [607, 680, 681]. Аллели генов устойчивости к ржавчине часто сцеплены с аллелями, контролирующими морфологические признаки зерновки, в частности,

окраску цветковой чешуи или ее опушение [436, 771]. Отдельные образцы *A. sterilis* из Юго-Западной Европы, стран Азии и Африки отличаются высокой устойчивостью к ржавчинным заболеваниям [233, 368, 438, 533, 541, 546, 626, 667, 682, 685, 747]. Формы *A. sterilis* из Турции, Ирана и Ирака устойчивы к корончатой ржавчине и, по всей видимости, обладают аллелью гена Rc-54 или аллелями генов стеблевой ржавчины [534, 535].

Родственный *A. sterilis* вид *A. ludoviciana* также характеризуется устойчивостью к корончатой [265, 356, 378, 512, 667, 757] и стеблевой ржавчине [480]. Образцы, собранные на севере Австралии, были более устойчивы к стеблевой ржавчине, чем южные формы этого вида [245, 578].

Изучение большого набора образцов дикорастущих видов овса различного уровня плоидности в условиях Пушкина (Санкт-Петербург) показало различную степень интенсивности проявления корончатой ржавчины по годам изучения. Эпифитотии корончатой ржавчины наблюдались в 1991-1993, 1995, 1997, 2001 гг. и особенно в 1998 г., когда нагрузка на растения была групповой и очень сильной. Полное отсутствие проявления заболевания отмечалось в наиболее жаркие и засушливые 1990 и 1999 гг. В 1988 г. корончатая ржавчина не проявлялась в связи с гибелью посевов овса от вируса желтой карликовости. Слабое поражение патогеном наблюдалось в 1989, 1994, 1996 и 2000 гг.

В результате изучения в 1994-2000 гг. набора образцов культурных видов с идентифицированными генами устойчивости к корончатой ржавчине были определены наиболее эффективные в наших условиях гены устойчивости (граф. 1). Выделены устойчивые формы, несущие эффективные аллели генов Rc-50-2, Rc-54-2, Rc-55 и Rc-68, которые во все годы изучения проявляли устойчивость на уровне 0-1 балла с долей поражения листовой поверхности до 10% [83]. Изучение не подтвердило, что в данных условиях наиболее эффективными аллелями генов являются Rc-39 и Rc-56, как это было определено ранее [38]. Данные Европейского питомника по болезням овса (EODN) констатируют, что расовый состав облигатных патогенов со временем может изменяться, и наши данные подтверждают этот тезис. Сильнее всего поражались во все годы изучения в условиях Пушкина (Санкт-Петербург) образцы с идентифицированными аллелями генов Rc-48, Rc-50-4, Rc-62 и Rc-63 [83].

При рассмотрении разнообразия полевой устойчивости к корончатой ржавчине на уровне вида было определено, что среди диплоидных дикорастущих видов средней устойчивостью (балл 3-5) к этому патогену обладали только виды *A. bruhnsiana*, *A. ventricosa*, *A. longiglumis* и *A. hirtula* (граф. 2). Следует выделить наиболее устойчивые (1 балл) образцы видов: *A. hirtula* из Испании, с о-ва Сардиния, Италия, из Турции, из Алжира и Туниса. Среднюю устойчивость (3 балла) проявляли образцы *A. ventricosa* с Кипра, *A. longiglumis* из

Марокко и *A. wiestii* из Азербайджана. Некоторые образцы обладали, в большей степени, ювенильной устойчивостью и при переходе к репродуктивной фазе развития частично теряли ее. Среди таких образцов можно выделить позднеспелые формы с уровнем устойчивости 0-1 балл: *A. bruhnsiana*, *A. pilosa* и *A. wiestii* из Азербайджана, *A. damascena* из Сирии, *A. longiglumis* из Марокко, *A. hirtula* с о-ва Сардиния (Италия).

Изучение культурного диплоидного вида *A. strigosa* показало, что он устойчив к корончатой ржавчине. Выделено около 50% образцов с устойчивостью на уровне 0-1 балл. Иммунными формами (балл 0) за все годы изучения были образцы из России (Новгородская обл.), Португалии, Бразилии и Аргентины [83, 510].

В географическом аспекте для диплоидных видов (табл. 33) на Европейском континенте характерно наличие неустойчивых (балл 7-9) или среднеустойчивых (балл 3-5) форм (72% от всех изученных образцов). И только среди образцов из Испании, Италии (о. Сардиния) и Греции было выделено четыре устойчивые формы (балл 0-1). Из набора образцов Азиатского происхождения 78% были неустойчивы, 48% среднеустойчивы (в основном, из Израиля и Ирана) и лишь один образец из Ирака характеризовался устойчивостью. Для стран Африки - Туниса, Ливии, Алжира и Марокко - характерно наличие устойчивых и среднеустойчивых форм (59%).

Среди тетраплоидных дикорастущих видов (граф. 2) иммунитетом (балл 0) отличался многолетний эндемичный вид *A. macrotachya* из Алжира. Среднюю устойчивость на уровне вида от средней до высокой имели виды, обладающие геномом С, – это *A. magna* (балл 3), *A. insularis* и *A. murphyi* (балл 1). Устойчивость двух близкородственных видов *A. barbata* и *A. vaviloviana* была от средней до очень слабой. Выделены отдельные устойчивые формы (балл 1) среди образцов видов *A. barbata* из Италии, Португалии, Испании (Канарские о-ва), Израиля, Туниса. Формы вида *A. barbata*: из России (Краснодарский кр.), Италии, Греции, Турции, Израиля и Марокко обладали устойчивостью в период всходы - выход в трубку, то есть, так называемой ювенильной устойчивостью к патогену [86].

Изучение культурного тетраплоидного эндемичного вида *A. abyssinica* из Эфиопии по устойчивости к корончатой ржавчине показало, что этот вид восприимчив к данному заболеванию. Все образцы, кроме одного, в сильной степени поражались (балл 7-9) корончатой ржавчиной. Устойчивый образец является общеизвестным донором устойчивости к корончатой ржавчине с идентифицированным аллелем гена *Rc-20* [83].

С географической точки зрения (табл. 34) наиболее устойчивые (балл 0-1) формы дикорастущих тетраплоидных видов (54%) выделены среди образцов из Европейских стран Средиземноморского бассейна - Португалии, Испании, Италии и также из России. Среднеустой-

чивые (балл 3-5) образцы составляли 34% от числа изученных и происходили из вышеперечисленных стран, из Португалии, Франции, Греции и Кипра. Большинство азиатских форм (65%) оказались неустойчивы к патогену, кроме нескольких форм из Турции и Израиля. Устойчивые африканские формы, в основном, происходят из Марокко, Алжира и Туниса.

Среди гексаплоидных дикорастущих видов большинство образцов *A. occidentalis* (граф. 2) обладали устойчивостью. Некоторые из них выделялись ювенильной устойчивостью до фазы выметывания, после чего устойчивость некоторых форм уменьшалась до 3-х баллов. Средней устойчивостью (граф. 2) к данному патогену обладал вид *A. ludoviciana* (средний балл 5-7). Среди выделенных форм (балл 1) образцы из Ливана, Израиля и Эфиопии. Самым устойчивым и перспективным для использования в селекции на устойчивость к корончатой ржавчине является вид *A. sterilis*. Из 457 изученных образцов 81% составили устойчивые (балл 0-1) и среднеустойчивые (балл 3-5) формы. Устойчивые образцы с баллом 0-1 происходят из Италии, Франции, Турции, Ливана, Алжира, Туниса и устойчивые с баллом 1 из Турции, Израиля, Марокко, Туниса, Алжира и США.

Распределение по континентам устойчивых и восприимчивых к корончатой ржавчине образцов для группы гексаплоидных видов (табл. 35) демонстрировало следующее соотношение: по 89% среднеустойчивых и восприимчивых гексаплоидных форм было выделено из Европы и из Азии. Устойчивые образцы на этих континентах могут встречаться среди форм из Испании (Канарские о-ва), Франции, Италии, Чехии, Турции, Сирии, Ирана и Израиля. С Африканского континента происходит 24% устойчивых форм, большая часть которых сосредоточена в Тунисе и Ливане, несколько меньше в Марокко, Алжире, Эфиопии и незначительная часть в Кении. Для Американского континента характерны только восприимчивые формы за исключением одного среднеустойчивого образца из Венесуэлы. Это доказывает лишь то, что во вторичных центрах разнообразия, одним из которых является Америка, у сорно-полевых видов овса трудно найти большое число форм с крайней выраженностью нормы реакции на устойчивость к возбудителю корончатой ржавчины [86].

При проведении корреляционного анализа было установлено, что между устойчивостью к корончатой ржавчине и положением места сбора образца (широта, долгота и высота н.у.м.), достоверное существенное значение показано только с долготой местности. Было определено, что коэффициент корреляции был существенным и равным $r=+0,18$. Следовательно, это говорит о том, что существует тенденция того, что более устойчивые формы были собраны в северо-западных районах Африканского континента. При рассмотрении этих показателей на уровне вида было определено, что устойчивость форм *A. barbata* достоверно коррелировала с широтой местности на уровне коэффициента $r=+39$. Это показывает, что

устойчивые формы были собраны на юге ареала распространения этого вида. У вида *A. ludoviciana* была найдена достоверная связь между устойчивостью и долготой местности на уровне $r=+0.26$. Таким образом, устойчивые формы этого вида преобладают в северо-западных районах Африканского континента, где наиболее часто проявляются сильные эпифитотии возбудителя корончатой ржавчины [86].

Продолжавшееся изучение набора образцов по устойчивости к стеблевой ржавчине показало, что проявление этого заболевания в полевых условиях значительно менялось в зависимости от погодных условий года изучения. Эпифитотии стеблевой ржавчины наблюдали в 1995-1998 гг. и в 2000, 2001 гг. В 1997 г. эпифитотия была самой сильной за все годы изучения. Более 55% образцов оказались восприимчивыми (балл 9). В 1998 г. нагрузка на растения была групповой и очень сильной по всем грибным заболеваниям. Заболевание не было выявлено в 1989-1991, 1993, 1994 гг. В 1988 г. стеблевая ржавчина не проявлялась в связи с гибелью посевов овса от вируса желтой карликовости. 1999 г. был экстремально засушливым, и проявление заболевания не было заметно на пожелтевших стеблях растений. Слабое распространение стеблевой ржавчины отмечалось в 1992 году, когда не были поражены две трети образцов.

При изучении в 1994-2000 гг. набора культурных образцов с идентифицированными генами устойчивости к стеблевой ржавчине были определены наиболее устойчивые образцы. Выделены формы, несущие эффективные аллели генов Pg-a, Pg-13, Pg-15 и с комплексной устойчивостью с аллелями генов Pg-1, 2, 4, 9 (граф. 3), которые во все годы изучения проявляли устойчивость на уровне 1-2 балла (поражение поверхности стебля до 15%). Менее устойчивыми во все годы изучения в наших условиях оказались образцы, несущие аллели генов Pg-2, Pg-4 и Pg-16 [83].

Среди видов овса наблюдалось большое разнообразие реакций по полевой устойчивости к стеблевой ржавчине (граф. 4). Диплоидные виды характеризовались средней устойчивостью (балл 5) *A. pilosa*, *A. longiglumis* и, частично, *A. hirtula*. В то же время, следует отметить отдельные устойчивые формы (0-1 балл) у видов: *A. clauda* из Ирака, *A. damascena* из Марокко, *A. hirtula* из Испании. Изучение культурного диплоидного вида *A. strigosa* показало, что он является относительно устойчивым к возбудителю стеблевой ржавчины. Не поражались стеблевой ржавчиной формы из России (Новгородская обл.), Великобритании, Испании, Португалии, Канады, США и Бразилии. Селекционные сорта *A. strigosa* Saia, Saia 2 и Saia 4 в наших условиях были иммунны в связи с тем, что имели в своих генотипах аллели генов устойчивости к стеблевой ржавчине Pg-1, Pg-2, Pg-3, Pg-4, pg-8, и pg-9, которые в комплексе проявляли устойчивость [76].

В географическом аспекте (табл. 36) 79% диплоидных видов из Европы были неустойчивыми или среднеустойчивыми, хотя иммунные формы (балл 0) были выделены из Испании, Италии и Греции. Формы с Азиатского континента четко разделились на устойчивые и восприимчивые, последняя группа была наиболее многочисленна (73%). Устойчивые образцы происходят из Ирана, Ирака и частично из Азербайджана, восприимчивые - из Турции, Сирии, Израиля и преимущественно из Азербайджана. Среди образцов с Африканского континента выделено 53% устойчивых и среднеустойчивых форм из Туниса, Ливии и частично Алжира и Марокко.

Большинство образцов тетраплоидных дикорастущих видов (граф. 4) поражались стеблевой ржавчиной, за исключением иммунного вида *A. macrostachya* (к-1856) из Алжира. Следует отметить, что балл 3-5 имели 100% и 78% образцов видов *A. insularis* и *A. magna* соответственно. Среди других тетраплоидных видов были выделены отдельные формы с довольно высокой устойчивостью (балл 1): *A. barbata* из Израиля и Ливана; *A. vaviloviana* из Эфиопии, *A. agadiriana* из Марокко, *A. magna* из Марокко [83].

Изучение культурного тетраплоидного эндемичного вида *A. abyssinica* из Эфиопии показало, что он является относительно устойчивым к стеблевой ржавчине. Более 50% образцов были среднеустойчивы к возбудителю заболевания.

Географические особенности распределения устойчивости к стеблевой ржавчине у дикорастущих тетраплоидных видов выглядят следующим образом (табл. 37). Образцы родом из Европы и Азии были на 84% средневосприимчивы или среднеустойчивы к данному патогену, и только лишь некоторые формы из Италии и Израиля были устойчивы. Образцы из Африки были восприимчивы только на 51%, иммунные формы были выделены из Алжира, а среднеустойчивые – из Марокко и Эфиопии.

Все гексаплоидные дикорастущие виды в среднем были среднеустойчивы к возбудителю стеблевой ржавчины (граф. 4). Стандартный районированный сорт посевного овса *Borgus* за все годы изучения поражался на 7-9 баллов. При изучении большого набора среди *A. fatua* и *A. occidentalis* некоторые формы обладали устойчивостью к стеблевой ржавчине. Образцы вида *A. ludoviciana* проявляли устойчивость на уровне 0-1 балл только из Израиля. Вид *A. sterilis* сходен по устойчивости с предыдущим видом. Устойчивость образцов из Турции, Ирака, Израиля, Ливана, Туниса была не ниже 1 балла.

В географическом аспекте (табл. 38) наиболее восприимчивые формы гексаплоидных видов были родом из Франции, Греции и Польши; средней устойчивостью обладали образцы из России, Испании и Болгарии. Устойчивые формы из Украины, скорее всего, обладали ювенильной устойчивостью. Некоторые образцы из азиатских стран характеризовались

средним (Турция, Сирия, Иран, Ирак) и высоким уровнем устойчивости (Израиль). Из стран Африканского континента только образцы из Эфиопии и Кении были среднеустойчивы. Следует отметить, что при 50% неустойчивых форм из Туниса там было выделено и 25% устойчивых [86].

Групповой устойчивостью к возбудителям корончатой и стеблевой ржавчины обладали следующие формы, относящиеся к диплоидным видам: *A. canariensis* из Испании (Канарские о-ва), *A. hirtula* из Испании, Италии (о-в Сардиния), Алжира, Туниса, *A. longiglumis* из Марокко; к тетраплоидным видам *A. barbata* из Италии, Израиля, Ливана, *A. agadiriana* из Марокко, *A. magna* Марокко, *A. macrostachya* из Алжира; формы, относящиеся к гексаплоидным видам: *A. occidentalis* из Испании (Канарские о-ва), *A. ludoviciana* из Израиля, из Эфиопии и *A. sterilis* из Ливана, Израиля, Туниса и Алжира [506].

При проведении корреляционного анализа было установлено, что устойчивость к обоим патогенам была детерминирована на уровне 10% ($r=+0,32$). Таким образом, ослабленность растений, пораженных корончатой ржавчиной, приводит к поражению их в средней степени стеблевой ржавчиной. При рассмотрении связи устойчивости по отдельным видам с местом сбора образца, только у вида *A. fatua* была найдена достоверная корреляция $r=+0,39$ с широтой местности, что указывает на то, что устойчивые формы происходят из южной части ареала этого вида, где наиболее сильны частые эпифитотии стеблевой ржавчины [86].

Мучнистая роса, вызываемая грибом *Erysiphe graminis* D. C. f. sp. *avenae* Em. March., зарегистрирована повсеместно и проявляется на листьях, листовых влагалищах, стеблях растения, где появляется серый или белый паутинистый налет, который может покрывать всю листовую пластинку. При недостатке влажности воздуха на листьях часто образуются темно-коричневые некрозы удлиненной формы, сверху покрытые едва заметным паутинистым налетом [127]. Это заболевание наиболее характерно для районов, где высевают зимующий овес, для посевов ярового овса это заболевание не типично.

Наиболее устойчивым к мучнистой росе культурным видом является *A. byzantina* [19]. Среди культурных видов овса были выделены источники устойчивости к мучнистой росе, обладающие полевой (горизонтальной) устойчивостью [258, 379, 678]. Наиболее известны устойчивые сорта Maldwyn и Mostyn (Великобритания). Все устойчивые сорта поделены на пять групп (OMR 0-4) в зависимости от типа устойчивости к расам возбудителя [404]. Многочисленные работы, проводимые в рамках Европейского питомника по болезням овса (EODN), выявили наиболее вирулентные расы мучнистой росы на Европейском континенте [665]. Наиболее эффективные аллели генов (Eg - *Erysiphe graminis* – мучнистая роса) устой-

чивости к мучнистой росе, по всей видимости, сцеплены с аллелем гена Rc-54 устойчивости к корончатой ржавчине [664].

По данным Н. И. Вавилова, образцы дикорастущего диплоидного вида *A. clauda* и большая часть форм культурного диплоидного вида *A. strigosa* характеризовались иммунитетом к мучнистой росе [10]. Дальнейшие опыты при искусственном заражении *A. strigosa* и тетраплоидного дикорастущего вида *A. barbata* мучнистой росой показали, что среди этих видов имеются две резко различные группы: одна сильно восприимчивая, другая иммунная [20]. Позднее А. И. Мордвинкиной [116] были очерчены географические контуры этих групп для *A. barbata*: устойчивостью к мучнистой росе характеризовались средиземноморские формы, а южно-азиатские поражались патогеном. Дальнейшие исследования зарубежных авторов подтвердили предположение, что эти виды обладают устойчивостью к мучнистой росе [202, 203, 369, 480, 725]. По мнению многих исследователей, устойчивость к возбудителю мучнистой росы свойственна многим дикорастущим видам (табл. 32): диплоидам – *A. pilosa*, *A. ventricosa*, *A. longiglumis*, *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. hirtula*, *A. atlantica*; тетраплоидам *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. abyssinica*, *A. agadiriana*, *A. magna*, *A. murphyi*; гексаплоидам *A. fatua*, *A. occidentalis*, *A. sterilis*, *A. ludoviciana* [265, 334, 335, 369, 378, 385, 421, 460, 463, 480, 512, 722, 757, 787].

В Великобритании на бывшей Уэльской селекционной станции (WPBS, ныне IGER) был предпринят ряд работ по переносу аллелей генов устойчивости к мучнистой росе из диплоидных видов в культурный овес. При использовании образца Сс 3678 (*A. hirtula*) устойчивость к мучнистой росе была передана в гексаплоидные виды через генетический мост искусственных амфиплоидов с участием *A. longiglumis* (CW 57) [720]. Образец Сс 4852 *A. ventricosa*, несущий аллель гена устойчивости ко 2-й, 3-й и 5-й расам мучнистой росы, был включен в программу селекционных скрещиваний [734]. Линия F₄ с замещенной хромосомой от *A. prostrata* с аллелем гена устойчивости к мучнистой росе была получена посредством амфидиплоида (*A. longiglumis* (CW 57) X *A. sativa*) X (*A. sativa* хромосома *A. prostrata*). Завязываемость зерновок составляла в этом случае 82-99% [726]. При скрещивании *A. macrostachya* X *A. prostrata* был получен гибрид, схожий морфологически с *A. macrostachya*, но устойчивый к мучнистой росе [399, 401]. Гексаплоидные виды не отличались повышенной устойчивостью к данному патогену. В то же время следует отметить, что среди *A. sterilis*, *A. ludoviciana* и *A. occidentalis* были выделены устойчивые формы [666].

Мучнистая роса не является типичным заболеванием для яровых посевов овса в России: в северо-западном регионе только в 1990 году наблюдалось проявление этого заболевания. Начальные симптомы мучнистой росы появились в конце второй половины вегетации

(начало созревания зерна в посевах посевного овса). В этот благоприятный для данного заболевания год на подгонах и на нижнем живом ярусе листьев яровых дернистых форм дико-растущих видов были обнаружены пустулы мучнистой росы. Наибольшей устойчивостью (балл 0-1) выделялись (табл. 39) все азербайджанские образцы *A. bruhnsiana*, *A. clauda*, некоторые формы *A. pilosa* и *A. wiestii*, а также *A. barbata*. У большинства гексаплоидных форм заболевание не проявлялось, так как к этому моменту они уже созрели. Среднее проявление наблюдалось только у ряда позднеспелых образцов на уровне 5 баллов. Устойчивых форм в данных условиях выявлено не было [83].

Гельминтоспориоз – красно-бурая пятнистость, вызываемая возбудителем *Drechslera avenae* (Eidam.) Ito et Kuribay. (син. *Helminthosporium avenae* Eidam), зарегистрирован повсеместно [370]. Данное заболевание может проявляться с фазы кущения до созревания, поражая в первую очередь листья, колосковые и цветочные чешуи, иногда зерновки. На них образуются продолговатые темно-серые или коричневые с красноватым ободком пятна. Во влажную погоду на пятнах появляется оливковый налет. Телеоморфа *Pyrenophora avenae* Ito et Kuribay. образуется на перезимовавших стеблях и листьях [127]. В России патоген наиболее вредоносен в Северо-Западном, Волго-Вятском регионах и на Дальнем Востоке [45]. Установлено, что устойчивость к данному заболеванию наследуется моногенно [330]. Для выделения устойчивых линий культурного овса широко используют технику культуры ткани [634]. Многочисленные работы, проводимые в рамках Европейского питомника по болезням овса (EODN), выявили наиболее устойчивые к гельминтоспориозу формы и линии овса [666]. Изучение большого набора сортов в полевых условиях позволило выделить устойчивые к этому заболеванию формы, которые относятся к культурным видам *A. strigosa*, *A. strigosa* subsp. *brevis*, *A. sativa* и *A. byzantina* [26, 63, 92, 327, 668]. Изучение с использованием искусственного инфекционного фона позволило выделить ряд сортов, устойчивых к гельминтоспориозу: Аргамак, Дэнс (Кировская обл.), Левша (Кемеровская обл.), Стрелец (Белоруссия), Рооре (Финляндия), Melis (Великобритания), Coker 227 (США) [136].

В северо-западном регионе проявление гельминтоспориоза наблюдалось с разной интенсивностью в годы изучения большого набора образцов овса [672]. Сильнее всего болезнь развивалась в 1989, 1990, 1992, 1994, 1996, 1998, 2000 и 2001 гг. В остальные годы поражения растений отмечено не было. В 1998 г. все формы видов с вариантами генома С - *A. pilosa*, *A. ventricosa* и 50% образцов *A. clauda* - погибли от гельминтоспориоза. Устойчивыми к гельминтоспориозу (балл 0-1) были (табл. 39): *A. bruhnsiana* и *A. wiestii* из Азербайджана, *A. clauda* из Турции, *A. longiglumis* из Марокко, Алжира, *A. hirtula* из Испании, Италии (о-в Сардиния), Туниса. Культурный диплоидный вид *A. strigosa* был среднеустойчив к возбу-

тению гельминтоспориоза. Установлено, что лишь 4% изученных образцов этого вида были устойчивы (балл 1). Среди устойчивых образцов следует отметить староместные сорта из России (Псковская обл., Вологодская обл.) и Португалии [83].

Среди тетраплоидных дикорастущих видов высокой устойчивостью обладал образец многолетнего вида *A. macrostachya* из Алжира, но в самом эпифитотийном 1998 г., во второй половине вегетации даже этот образец имел незначительное поражение (балл 3). Устойчивостью выше средней (балл 1-3) к гельминтоспориозу обладали виды с геномами АС - *A. magna* и *A. murphyi*. Минимальное проявление этого заболевания (балл 1) наблюдалось и у других видов: *A. barbata* из Туркменистана, Португалии, Италии, Турции, Израиля, Туниса, *A. magna* из Марокко, *A. murphyi* из Испании и Марокко.

Изучение культурного тетраплоидного эндемичного вида *A. abyssinica* из Эфиопии показало, что этот вид является среднеустойчивым к гельминтоспориозу. Установлено, что более 90% образцов были среднеустойчивы к возбудителю заболевания [83].

Среди гексаплоидных дикорастущих видов следует отметить (табл. 39) устойчивые формы *A. fatua* (балл 1) – Россия (Алтайский кр.), Украина, Азербайджан, Турция, Иран; *A. ludoviciana* (балл 0-1) - Азербайджан, Грузия, Иран; *A. sterilis* – Россия (Краснодарский кр.), Иран, Израиль, Марокко и США. Следует отметить, что все образцы *A. occidentalis* из Испании (Канарские о-ва) имели ювенильную устойчивость, а большинство из них были устойчивы к этому заболеванию [506].

Коэффициент корреляции, высчитанный между устойчивостью к гельминтоспориозу и положением места сбора образца (широта, долгота и высота н.у.м.), показал достоверное существенное значение только с широтой местности. Было определено, что коэффициент корреляции был равен $r=-0,24$. Это говорит о том, что существует тенденция к тому, что устойчивые формы происходят из северных районов ареала распространения дикорастущих видов овса, около 40° широты северного полушария. При рассмотрении этих показателей у отдельных видов было определено, что у *A. barbata* устойчивость была связана с широтой местности достоверно и положительно ($r=+0,63$), а у *A. fatua* и *A. sterilis* – отрицательно ($r=-0,39$ и $r=-0,14$ соответственно). Это указывает на то, что устойчивые формы *A. barbata* происходят из южной части ареала этого вида, а устойчивые формы *A. fatua* и *A. sterilis* - из северной части ареалов этих видов, где наиболее часто проявляется это заболевание [86].

Септориоз, вызываемый грибом *Septoria avenae* Frank., распространен повсеместно и проявляется начиная с фазы кущения. На листьях и стеблях пораженных растений появляются светлые, более темные в центре, светло-бурые резко ограниченные, иногда окруженные хлоротичной зоной пятна. При сильной степени развития болезни пятна сливаются. Теле-

оморфа *Leptosphaeria avenae* Web. [127]. Данное заболевание было широко распространено в странах Европы, Австралии и Северной Америки на протяжении всего XX века. Установлено, что устойчивость к этому заболеванию наследуется полигенно [370]. В России патоген вредоносен в Северо-Западном, Центральном, Волго-Вятском регионах, в Западной, Восточной Сибири и на Дальнем Востоке [45].

В работах, проводимых в рамках EODN, были выделены наиболее устойчивые к септориозу формы и линии овса на Европейском континенте [673]. Изучение большого набора сортов и линий гексаплоидного культурного овса в различных условиях позволило выявить источники устойчивости к этому заболеванию [549, 669]. Изучение с использованием искусственного инфекционного фона позволило выделить ряд сортов, устойчивых к септориозу: Фауст (Кировская обл.), Журавленок (Тюменская обл.), Стрелец (Белоруссия) [136]. Определено, что из дикорастущих видов *A. wiestii* и *A. sterilis* обладают высокой устойчивостью к септориозу (табл. 32) при естественном и искусственном заражении [269, 369, 673, 722, 788].

Проявление септориоза в полевых условиях Пушкина (Санкт-Петербург) наблюдалось в отдельные годы и с разной степенью интенсивности. Сильнее всего проявилось это заболевание было в 1995, 1998 и 1999 гг. Устойчивостью (балл 1) характеризовались образцы диплоидных видов (табл. 39): *A. atlantica* из Марокко, *A. canariensis* из Испании (Канарские о-ва), *A. damascena* из Марокко, *A. hirtula* из Италии (о-в Сицилия, о-в Сардиния). Культурный диплоидный вид *A. strigosa* был неустойчив к возбудителю септориоза. Лишь 2% изученных образцов были устойчивы (балл 1), а 72% - неустойчивы (балл 7-9). Среди устойчивых образцов следует отметить староместные сорта из России (Ленинградская обл.), Португалии и США [83].

Среди тетраплоидных дикорастущих видов невосприимчивостью к данному заболеванию отличался многолетний вид *A. macrostachya* из Алжира. Средней восприимчивостью на уровне 3 баллов обладали виды *A. vaviloviana* и *A. murphyi*. Устойчивостью на уровне 1 балла отличались следующие формы *A. barbata*: из Азербайджана, Португалии и Израиля. Культурный тетраплоидный эндемичный вид *A. abyssinica* из Эфиопии был среднеустойчив к септориозу. Установлено, что только 17% образцов были неустойчивы к возбудителю заболевания. Средней устойчивостью (балл 3) обладали два староместных сорта [83].

Среди гексаплоидных дикорастущих видов (табл. 39) было найдено достаточное количество устойчивых к септориозу форм. Выделено много образцов *A. fatua* различного географического происхождения с устойчивостью на уровне 1 балла: из Челябинской обл., Ставропольского кр., Осетии, Красноярского кр., Украины, Грузии, Азербайджана, Армении, Казахстана, Таджикистана, Польши, Болгарии, Чехословакии, Ирака, Турции, Монголии и

Аргентины. Среди форм *A. ludoviciana* устойчивыми были только три образца: из Чехии, Марокко, США. Среди образцов *A. sterilis* выделены иммунные формы (балл 0) из Турции, Ирана, Израиля, Марокко. Много высокоустойчивых образцов было выделено из стран Азии и Африки с баллом устойчивости 1– из Турции, Ирана, Сирии, Израиля, Алжира, Марокко, Туниса, Ливана и Эфиопии [506].

Палевая некротическая пятнистость, вызываемая грибом *Myrothecium verrucaria* Ditmar. ex Fr., проявляется в начале вегетации, чаще в период кущения или в период выхода в трубку. На листьях нижнего яруса, а затем и верхних ярусов, появляются светло-зеленые, позднее желтеющие, пятна овальной формы, которые вскоре приобретают палевый оттенок и становятся некротическими, что приводит к полной или частичной гибели растений [127]. Поражение палевой некротической пятнистостью иногда выглядит полосчато, что, по всей видимости, связано с направлением ветра или расположением почвенных разностей. Восприимчивость конкретного образца в большой степени зависит от места его нахождения в поле. Чаще всего поражаются растения на крайних делянках, а образцы, посеянные в середине поля на плодородной почве, поражаются патогеном слабее. Таким образом, по нашему мнению, устойчивость к данному возбудителю обуславливается не столько генетической природой самого растения, сколько почвенно-климатическими условиями при его возделывании [83]. Гриб широко распространен в природе, он встречается в почве и на растительных остатках. Отмечено его проявление во многих регионах России, Индии, Египта, Канады, США, Новой Зеландии и Австралии [45]. Изучение большого набора образцов культурного овса показало наличие устойчивых продуктивных сортов, которые сочетают невосприимчивость к данному патогену с иммунитетом к видам головни и ржавчины [104, 126].

Наибольшее проявление этого заболевания в условиях Ленинградской обл. наблюдалось в 1990 и 2001 гг. Устойчивостью к данному патогену обладали, собранные в различных районах Азербайджана, образцы диплоидных видов (табл. 39) *A. bruhnsiana*, *A. pilosa* и *A. wiestii*, тетраплоидного вида *A. barbata*, а также формы *A. murphyi* из Испании, Марокко и *A. macrostachya* из Алжира. Кроме этого, по данным 2001 года при сильной эпифитотии в первой половине вегетации были выделены иммунные (балл 0) формы видов *A. hirtula* из Италии, Испании, Израиля и Туниса, *A. agadiriana* из Марокко и *A. barbata* из Ирана и Израиля. Большинство иммунных к палевой некротической пятнистости гексаплоидных форм (балл 0) происходит из России и стран СНГ. Следует отметить образцы *A. fatua* – из России (Архангельская обл., Костромская обл., Тува), Армении, Азербайджана, Монголии, Эфиопии; *A. ludoviciana* – из России (Краснодарский кр.), Украины, Азербайджана, Грузии, Турции, Ал-

жира; *A. sterilis* – из России (Краснодарский кр.), Турции, Ирана, Сирии, Израиля, Алжира, Марокко, Туниса и США [506].

Головневые заболевания, вызываемые грибами *Ustilago avenae* Jens. и *Ustilago kollerii* Wille., распространены повсеместно и наносят большой вред посевам овса. Заражение обнаруживается только в период появления метелки. К этому моменту грибок заканчивает цикл своего развития и образует вместо соцветия споровое ложе. Все части соцветия разрушаются, так что после распыления спор от метелки остается голый, темный от оставшихся спор стержень [151].

Наиболее устойчивым к головневым заболеваниям культурным видом является *A. byzantina* [19]. Изучение большого набора сортов из мировой коллекции ВИР позволило выявить источники устойчивости к данному патогену [62, 121, 164]. Наиболее устойчивые к данному заболеванию сорта и формы посевного овса были выделены с Американского континента, Австралии и Эфиопии [6]. У овса были идентифицированы несколько аллелей генов устойчивости к головне [684] и выделено несколько патотипов этого заболевания [434].

При изучении комплексного иммунитета видов овса было установлено, что *A. wiestii* неустойчив к пыльной головне. В то же время, большая часть форм *A. strigosa* характеризовалась высокой устойчивостью к этому заболеванию [10]. Дальнейшие опыты по искусственному заражению *A. strigosa* и *A. barbata* головней показали, что среди этих видов имеются две резко различные группы: одна сильно восприимчивая ко всем паразитам, другая иммунная [20]. В Басконии (Испания) были найдены формы *A. strigosa*, отличающиеся устойчивостью к видам головни [12]. Некоторые популяции *A. barbata*, собранные на территории России (Елизаветпольской губ.), были устойчивы к головневым заболеваниям [10]. Отмечается, что сильно поражаемые формы *A. barbata* оказались свойственными Персии. Среди них найдены образцы, у которых поражение головней локализуется только в пыльниках, но у большинства форм оно охватывало все органы соцветия [20]. Средней устойчивостью к головне, по данным А. И. Мордвинкиной [115], характеризовались средиземноморские формы вида *A. barbata*, а южно-азиатские поражались в большей степени. По данным Н. И. Вавилова культурный вид *A. abyssinica* и его дикорастущий аналог *A. vaviloviana* были весьма восприимчивы к пыльной головне в условиях России [19]. *A. sterilis* также оказался неустойчивым [20].

Дальнейшее изучение устойчивости к покрытой или пыльной головне показало, что почти все ранее изученные виды имели устойчивые формы к этому заболеванию (табл. 32) и могут быть использованы как источники и доноры в селекции на этот признак. Устойчивыми видами считаются *A. strigosa*, *A. wiestii*, *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. fatua* и *A. sterilis* [164,

325, 334, 369, 480], а также большинство образцов *A. abyssinica* [569, 570]. При изучении большого набора образцов овса было установлено, что большинство наиболее устойчивых форм *A. sterilis* происходят из Эфиопии, Израиля, Ливана, Сирии и всех северо-африканских стран, но некоторые из них были найдены в Иране и Ираке [569].

Корневые гнили, вызываемые грибами из рода *Fusarium* spp., распространены повсеместно и поражают овес во второй половине вегетации. На устойчивость к данному заболеванию в условиях Европы и Америки было проанализировано большое число сортов овса и были выделены устойчивые формы [259, 280]. Многочисленные работы отмечают, что *A. sterilis* и *A. ludoviciana* представляет разнообразный источник устойчивости к возбудителям корневых гнилей [334, 378, 757].

Бурый бактериоз, вызываемый *Pseudomonas coronofaciens* Start., поражает растения овса после периода кущения и выхода в трубку. При изучении большого набора образцов овса различного географического происхождения были выделены устойчивые формы, принадлежащие к видам *A. sativa* и *A. byzantina* [164]. Линии и сорта культурного овса, у которых были идентифицированы частично доминантные аллели генов Psc-1-3 (*Pseudomonas coronofaciens* – бурый бактериоз), отличаются устойчивостью к этому заболеванию [684]. *A. vaviloviana* устойчив к бурому бактериозу и представляет интерес для селекции на продуктивность [133].

Вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ), наиболее вредоносное в последнее время заболевание овса. Возбудителем является вирус *Hordeum virus nanescens* Rademacer et Schwarz. Он распространен во многих регионах России и проявляется, большей частью, в первой половине вегетации овса. Заражение вирусными заболеваниями происходит посредством заселения растений их переносчиками – тлями. Возбудитель данного заболевания вызывает пожелтение листьев, они становятся жесткими и растут более вертикально. С другой стороны, вирус может вызывать покраснение листьев. Поражение вирусом наносит растению непоправимый вред, разрушая его проводящие пучки (флоэму), уменьшая фотосинтез и затрудняя процесс дыхания [257, 308, 414]. Чаще всего такие растения не выметываются и не дают урожая. В последнее время, вредоносность вирусных заболеваний на территории России отмечается многими исследователями [108, 109, 428, 562]. Кроме того, вирусные заболевания усиливают проявление других грибных болезней, которые совместно наносят колоссальный ущерб зерновым культурам [179, 447].

Наиболее эффективными методами защиты растений являются многочисленные химические обработки против тлей – переносчиков этого заболевания. Среди биологических мер защиты на первое место выходит отбор и использование в селекции наиболее толерант-

ных к этому заболеванию форм. Поиск новых источников толерантности к ВЖКЯ и использование их в скрещиваниях с культурным овсом является ведущим аспектом американских селекционных программ с момента сильнейшей эпифитотии этого заболевания в 1959 году [236, 282, 413, 435, 540]. Для отбора устойчивых форм разработаны различные эффективные методические подходы, которые широко используются в селекционном процессе [207, 348, 351, 353]. Изучение разнообразия культурных гексаплоидных видов овса показало, что существуют наиболее толерантные формы и сорта из стран Средиземноморья, США, Канады и других стран [101, 104, 384]. Изучение толерантности сортов овса на инфекционном фоне показало, что наименьшее снижение продуктивности наблюдалось у линий, созданных в США, – это IL 85-1538, IL 86-1158, IL 86-5698, IL 86-5362, IL 86-6404, IL 2901. Источниками толерантности к этому вирусу являются сорта из США Ogle, Brawn, Rodeo, Blaze, Chaps и линия из Канады FF 64-74 кроме того, к ним можно отнести украинский сорт Артемовский 107 [93].

В штате Иллинойс (США) создаются наиболее устойчивые к ВЖКЯ яровые линии овса, которые в настоящее время служат стандартами по устойчивости к вирусному заболеванию [446] кроме того, здесь изучаются генетические аспекты устойчивости. По сообщениям некоторых исследователей, этот признак контролируется четырьмя аллелями генов устойчивости к ВЖКЯ [472, 540]. Озимые сорта культурного овса поражаются другими вирусами, в частности, вирусом мозаики овса и вирусом золотистой полосчатости овса. Самой устойчивой формой к этим вирусам является американский сорт Coker 716 [743, 750].

В связи с поиском новых источников устойчивости при изучении большого набора видов был выделен ряд форм, толерантных к ВЖКЯ (табл. 32). Все эти формы относятся к видам *A. longiglumis*, *A. strigosa*, *A. barbata*, *A. magna*, *A. murphyi*, *A. macrostachya*, *A. fatua*, *A. occidentalis* и *A. sterilis* [279, 325, 331, 334, 335, 369, 480, 652]. Американские природные популяции *A. fatua*, собранные большей частью в долине Красной реки (Red River Valley) в северо-восточных штатах США, отличаются повышенной толерантностью к ВЖКЯ [635]. A. Comeau [278] отмечает высокую толерантность *A. occidentalis* и подчеркивает необходимость дальнейших сборов популяций этого вида, которые недостаточно представлены в генных банках мира, несмотря на то, что эти формы легко скрещиваются с культурным овсом. *A. sterilis*, по мнению некоторых авторов, представляет источник аллелей генов устойчивости к различным вирусным заболеваниям, который следует полнее использовать в целях селекции [378, 757]. Наиболее толерантные формы этого вида были найдены большей частью в Греции, Алжире, Тунисе, Марокко, Ливане, Эфиопии, Кении, западном Иране и в Средиземно-

морской части Турции. Некоторые толерантные образцы происходили из Ирака, Ливии, Израиля, восточного Ирана и Анатолийской Турции [278, 472].

Проявление вируса желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ) в условиях Пушкина (Санкт-Петербург) сильно различается по годам, так как зависит от степени инфицированности тлей этим вирусом и от погодных условий. После сильнейшей эпифитотии 1988 года заболевание в течение ряда лет не проявлялось в условиях Северо-Запада Российской Федерации (1990, 1991 и 1994 гг.). Относительно слабое поражение растений было отмечено в 1995-1997 гг. Наиболее сильное проявление ВЖКЯ было в 1992, 1993, 1998 и в меньшей степени - в 1989, 1999 и 2000 гг. Однако распространение болезни в эти годы ни в коей мере не может сравниться с эпифитотией 1988 года, которую некоторые исследователи называют пандемией ВЖКЯ в Европейской части России [109]. Кроме изучения в условиях Пушкина (Санкт-Петербург), в 1991 г. мы использовали возможность оценки материала в условиях США на искусственном (Урбана, шт. Иллинойс) и естественном (Эймс, шт. Айова) провокационных фонах.

При изучении набора американских линий посевного овса из штата Иллинойс, являющихся стандартами толерантности к вирусным заболеваниям, были выделены наиболее устойчивые в наших условиях формы. Во все годы изучения пораженность этих линий достигала только среднего уровня (балл 5). Для наших условий наиболее устойчивыми (балл 1) оказались линии IL 85-6467 и IL 86-4189.

В 1988 г. (Ленинградская обл.) в условиях сильной эпифитотии ВЖКЯ все образцы диплоидных видов поразились в сильной степени, ни один образец не выметался и не сформировал полноценного зерна. В последующие годы изучение устойчивости к этому вирусу проводилось на расширенном наборе образцов. Средней толерантностью (балл 5) обладали диплоидные виды (граф. 5) с вариантами генома А – *A. canariensis* (Ac) и *A. wiestii* (As), а наиболее восприимчивыми оказались виды овса с вариантами генома С – *A. bruhnsiana* (Cv), *A. ventricosa* (Cv), *A. clauda* (Cp) и *A. pilosa* (Cp). Отдельные образцы имели толерантность на уровне 3-х баллов: *A. canariensis* из Испании (Канарские о-ва), *A. clauda* из Греции (о-в Крит), *A. damascena* из Марокко, *A. hirtula* из Алжира. При высокой эпифитотийной нагрузке (1998 г.) близкородственные виды характеризовались одинаковым типом реакции на различные заболевания, так что все формы видов с геномом С - *A. pilosa*, *A. ventricosa* и 50% изученных образцов вида *A. clauda* - погибли в условиях эпифитотии ВЖКЯ. Таким образом, толерантность к вирусным заболеваниям для диплоидных видов была не характерна.

В условиях США у диплоидных образцов средний балл толерантности в поле был 3, при искусственном заражении он составлял 7 баллов. Только один образец *A. wiestii* из Азер-

байджана в полевых условиях обладал устойчивостью к вирусу на уровне 1 балла, в то же время на искусственном фоне он был крайне восприимчив.

Наиболее толерантные образцы были выделены (табл. 40) среди материала из Европы с островных территорий Крита (Греция) и Канарских о-вов (Испания). Что касается форм из Азии восприимчивыми были 100% образцов из Сирии и Ирана, а также большая часть форм из Азербайджана; среднетолерантные происходили из Израиля и Турции. Образцы с африканского континента были восприимчивы к данному заболеванию (66-100%).

Среди дикорастущих тетраплоидов (граф. 5) подавляющее число видов обладали средней толерантностью к ВЖКЯ. Наиболее толерантными (по данным 1988 года) оказались следующие формы: *A. barbata* из Азербайджана и Израиля, *A. vaviloviana* из Эфиопии и *A. magna* из Марокко. Хотя многолетний вид *A. macrostachya* из Алжира отсутствовал в коллекции института в 1988 году, но симптомы заболевания на растениях этого вида за все последующие годы изучения не были выявлены.

В условиях США из тетраплоидных видов изучался только вид *A. barbata*. Толерантность этого вида при естественном и искусственном заражении была в среднем около 5 баллов. Следует отметить только один образец из Греции, который имел толерантность 4 балла при искусственном заражении.

С Европейского континента восприимчивые образцы (табл. 41) тетраплоидных видов были найдены в Италии, Франции, Испании (Канарские о-ва) и Кипра; среднетолерантные – в России, Португалии и Греции. В Азии среднетолерантные формы происходят из Азербайджана, Ирана и подавляющая часть из Сирии и Израиля. На Африканском континенте были выделены толерантные формы из Алжира и Туниса; среднетолерантные – из Марокко, Ливии и Эфиопии.

Образцы группы гексаплоидных видов (граф. 5) были среднетолерантны к ВЖКЯ в зависимости от вида, что составляло от 39% до 61%. Стандартный районированный сорт овса *Вогтус* за все годы изучения поражался на 7-9 баллов. Наибольший процент (31%) толерантных образцов имел эндемичный вид Канарских о-вов (Испания) - *A. occidentalis*.

В наиболее эпифитотийный 1988 год были выделены следующие устойчивые образцы: *A. fatua* из России (Тува), (Свердловская обл.), Украины, Грузии, Таджикистана, Польши, Монголии; *A. ludoviciana* из Азербайджана, Болгарии, Афганистана, Израиля, Марокко; *A. sterilis* из Турции, Японии, Израиля и Марокко [690].

Полевые опыты в условиях США позволили выделить наиболее устойчивые формы гексаплоидного вида *A. ludoviciana*, пораженность которых не превышала 1 балл, из России (Краснодарский кр.), Азербайджана и Армении; также были выделены формы с поражаемо-

стью на уровне 2-4 баллов на искусственном фоне из Армении и Грузии. Был обнаружен наиболее перспективный образец из Армении, который показал высокую устойчивость на искусственном и естественном фоне. У вида *A. sterilis* только форма из Марокко имела устойчивость на уровне 2 балла при искусственном заражении.

В географическом аспекте образцы распределялись следующим образом (табл. 42). Среди образцов из Европы наиболее толерантные выделены из Франции; среднетолерантные – из Болгарии, Чехии, Польши и Греции. Из азиатского набора около 44% толерантных форм было выделено из Израиля, среднетолерантных - из Армении, Афганистана, Турции, Сирии и Ирака. Большинство образцов из Африки, в зависимости от страны происхождения (54%-71%), было среднетолерантно к данному заболеванию [83].

При проведении корреляционного анализа было установлено, что устойчивость образцов к ВЖКЯ в слабой степени зависит от уровня ploидности образца ($r=-0,16$) и от геномного состава вида ($r=-0,16$). Отрицательные достоверные коэффициенты корреляции говорят о тенденции того, что диплоидные виды более восприимчивы к ВЖКЯ, чем полиплоидные. Установлено, что наиболее значимые коэффициенты корреляции были получены только при сочетании толерантности к вирусу, устойчивости к корончатой ржавчине ($r=+0,24$) и к гельминтоспориозу ($r=+0,17$), что говорит об очень низкой детерминированности этих признаков - всего на 5,8% и 2,9% соответственно. С устойчивостью по другим заболеваниям такая связь не прослеживалась. Таким образом, не подтвердилось предположение, что формы, устойчивые к облигатным паразитам, более толерантны и к вирусным заболеваниям.

Коэффициент корреляции, высчитанный между устойчивостью к ВЖКЯ и положением места сбора образца (широта, долгота и высота н.у.м.), показал достоверное существенное значение только с долготой местности. Было определено, что коэффициент корреляции был равен $r=+0,18$. Таким образом, это говорит о том, что существует тенденция к тому, что толерантные формы были собраны в более западных районах ареала дикорастущих видов овса. При рассмотрении этих показателей на уровне видов было установлено, что устойчивость видов *A. barbata* ($r=+0,50$), *A. fatua* ($r=-0,41$), *A. ludoviciana* ($r=+0,31$), *A. sterilis* ($r=+0,15$) была достоверно связана с широтой местности, а у видов *A. vaviloviana* ($r=-0,47$), *A. sterilis* ($r=+0,34$) - и с долготой местности. Это говорит о том, что наиболее устойчивые формы видов *A. barbata* и *A. ludoviciana* происходят из южной части своих ареалов, а *A. fatua* - из северной. Кроме того, формы *A. sterilis* из юго-западной части (Марокко, Алжир) ареала этого вида были более устойчивы к ВЖКЯ, а эндемичный вид *A. vaviloviana* имел устойчивые формы из юго-восточной части Эфиопии [86].

Таблица 32. Источники устойчивости к болезням у видов овса.

Вид	Геном	Наличие источников устойчивости к					
		мучнистой росе	корончатой ржавчине	стеблевой ржавчине	вирусу желтой карликовости	видам головок	септориозу
<i>A. bruhnsiana</i>	Cv						
<i>A. ventricosa</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. strigiosa</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	+	+	+	+	+	+

+ - наличие источника у форм данного вида

Таблица 33. Характеристика диплоидных дикорастущих видов овса по устойчивости к корончатой ржавчине в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Испания	25	-	75
Италия	50	-	50
Греция	33	-	67
Кипр	-	100	-
Европа	28	8	64
Азербайджан	-	42	58
Турция	-	33	67
Сирия	-	-	100
Ирак	50	50	-
Иран	-	67	33
Израиль	-	100	-
Азия	2	48	78
Марокко	-	50	50
Алжир	25	50	25
Тунис	100	-	-
Ливия	100	-	-
Египет	-	-	100
Африка	18	41	41

Таблица 34. Характеристика тетраплоидных дикорастущих видов овса по устойчивости к корончатой ржавчине в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Португалия	50	50	-
Испания	73	14	14
Франция	-	67	33
Италия	64	25	12
Греция	33	67	-
Кипр	-	100	-
Россия	100	-	-
Европа	54	34	12
Азербайджан	-	12	88
Туркменистан	-	-	100
Турция	40	20	40
Сирия	-	-	100
Иран	-	50	50
Израиль	60	-	40
Азия	22	13	65
Марокко	31	62	7
Алжир	100	-	-
Тунис	33	34	33
Ливия	-	-	100
Эфиопия	-	37	63
Африка	13	40	47

Таблица 35. Характеристика гексаплоидных дикорастущих видов овса по устойчивости к корончатой ржавчине в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Испания	17	75	8
Франция	50	-	50
Греция	-	25	75
Болгария	-	-	100
Чехия	50	-	50
Польша	-	-	100
Украина	-	8	92
Россия	-	17	83
Другие страны	17	-	83
Европа	11	41	48
Азербайджан	-	3	97
Армения	-	-	100
Грузия	-	10	90
Таджикистан	-	-	100
Узбекистан	-	-	100
Афганистан	-	14	86
Турция	13	52	35
Сирия	10	72	18
Иран	8	60	32
Ирак	-	56	44
Израиль	61	37	2
Другие страны	-	-	100
Азия	14	31	55
Марокко	23	51	26
Алжир	20	54	26
Тунис	39	36	25
Ливан	67	27	6
Эфиопия	16	62	22
Кения	9	49	44
Африка	24	49	27
Мексика	-	-	100
Аргентина	-	-	100
Венесуэла	-	50	50
Америка	-	14	86

Таблица 36. Характеристика диплоидных дикорастущих видов овса по устойчивости к стеблевой ржавчине в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Испания	12	13	75
Италия	50	-	50
Греция	33	-	67
Кипр	-		100
Европа	21	7	72
Азербайджан	6	29	65
Турция	-	-	100
Сирия	-	-	100
Ирак	100	-	-
Иран	100	-	-
Израиль	-	-	100
Азия	10	17	73
Марокко	11	33	56
Алжир	33	34	33
Тунис	100	-	-
Ливия	100	-	-
Египет	-	-	100
Африка	27	26	47

Таблица 37. Характеристика тетраплоидных дикорастущих видов овса по устойчивости к стеблевой ржавчине в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Португалия	-	50	50
Испания	-	-	100
Франция	-	100	-
Италия	13	58	29
Греция	-	100	-
Кипр	-	-	100
Россия	-	-	100
Европа	5	37	58
Азербайджан	-	14	86
Туркменистан	-	-	100
Турция	-	-	100
Сирия	-	-	100
Иран	-	-	100
Израиль	20	-	80
Азия	6	6	88
Марокко	-	67	33
Алжир	100	-	-
Тунис	-	-	100
Ливия	-	-	100
Эфиопия	-	43	57
Африка	2	47	51

Таблица 38. Характеристика гексаплоидных дикорастущих видов овса по устойчивости к стеблевой ржавчине в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Испания	8	57	35
Франция	-	33	67
Греция	-	33	67
Болгария	-	100	-
Чехия	-	50	50
Польша	-	50	50
Украина	42	33	25
Россия	23	57	19
Другие страны	-	17	83
Европа	12	52	36
Азербайджан	11	36	53
Армения	-	45	54
Грузия	18	47	35
Таджикистан	-	11	89
Узбекистан	-	-	100
Афганистан	40	40	20
Турция	12	63	25
Сирия	11	56	33
Иран	7	66	27
Ирак	11	64	25
Израиль	44	37	19
Другие страны	-	40	60
Азия	15	47	38
Марокко	14	41	45
Алжир	20	35	45
Тунис	25	25	50
Ливан	18	18	64
Эфиопия	11	56	33
Кения	-	72	28
Африка	15	41	44
Мексика	-	-	100
Аргентина	-	25	75
Америка	-	20	80

Таблица 39. Устойчивость дикорастущих видов овса к поражению факультативными болезнями и мучнистой росой. (Пушкин, 1989-2000 гг.)

№ по каталогу ВИР	Вид	Название образца	Происхождение	Устойчивость, балл			
				Гельминто-спориоз	Септориоз	Палевая пятнистость	Мучнистая роса
213	<i>A. bruhnsiana</i>		Азербайджан	1		1	0
1908	<i>A. clauda</i>	ME 37	Турция	3	3	1	
2057	<i>A. damascena</i>	MAR 54/1	Марокко	3	1	1	
1810	<i>A. longiglumis</i>	Ave 519	Марокко	3	1	1	
2031	<i>A. hirtula</i>	CW 232	Италия, о.Сицилия	3	1	0	
285	<i>A. wiestii</i>		Азербайджан	3	3	1	1
314	<i>A. wiestii</i>		Азербайджан	3	1	0	1
237	<i>A. barbata</i>		Азербайджан	3	3	0	1
276	<i>A. barbata</i>		Азербайджан	3	3	0	1
1753	<i>A. barbata</i>	Ave 1506	Испания, Канарские о-ва	3	3	0	
1755	<i>A. barbata</i>	Ave 582	Италия	3	3	0	
12	<i>A. vaviloviana</i>		Эфиопия	3	3	1	3
172	<i>A. magna</i>	C.I. 8332	США	3	3	1	
1986	<i>A. murphyi</i>	Cs 48	Испания	3	3	0	
31	<i>A. fatua</i>		Казахстан	3	1	0	
52	<i>A. fatua</i>		Грузия	3	1	0	
53	<i>A. fatua</i>		Ставропольский край	3	1	0	
55	<i>A. fatua</i>		Осетия	3	1	1	
113	<i>A. fatua</i>		Азербайджан	3	1	0	
327	<i>A. ludoviciana</i>		Краснодарский край	1		0	
959	<i>A. ludoviciana</i>		Азербайджан	1		0	
326	<i>A. sterilis</i>		Краснодарский край	1		0	
396	<i>A. sterilis</i>	ME 0724	Иран	1		0	
11840	<i>A. sativa</i>	Borrus	Германия	5	5	9	

Таблица 40. Характеристика диплоидных дикорастущих видов овса по толерантности к вирусу желтой карликовости ячменя в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Испания	11	56	33
Италия	-	-	100
Греция	33	67	-
Кипр	-		100
Европа	14	47	40
Азербайджан	-	22	78
Турция	-	67	33
Сирия	-	-	100
Ирак	50	-	50
Иран	-	-	100
Израиль	-	60	40
Азия	2	26	72
Марокко	10	20	70
Алжир	-	34	66
Тунис	-	-	100
Ливия	-	-	100
Египет	-	100	
Африка	5	26	69

Таблица 41. Характеристика тетраплоидных дикорастущих видов овса по толерантности к вирусу желтой карликовости ячменя в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Португалия	-	100	-
Испания	-	43	57
Франция	-	33	67
Италия	-	25	75
Греция	-	67	33
Кипр	-	-	100
Россия	-	50	50
Европа	-	42	58
Азербайджан	-	75	25
Туркменистан	-	-	100
Турция	-	57	43
Сирия	-	100	-
Иран	-	67	33
Израиль	-	92	8
Азия	-	71	27
Марокко	-	66	34
Алжир	50	-	50
Тунис	34	-	66
Ливия	-	100	-
Эфиопия	-	54	46
Африка	4	53	43

Таблица 42. Характеристика гексаплоидных дикорастущих видов овса по толерантности к вирусу желтой карликовости ячменя в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	0-1	3-5	7-9
Испания	32	59	9
Франция	50	25	25
Греция	-	60	40
Болгария	9	64	27
Чехия	33	67	-
Польша	-	67	33
Украина	-	15	85
Россия	-	33	67
Другие страны	17	83	-
Европа	19	50	31
Азербайджан	7	36	57
Армения	9	64	27
Грузия	5	20	75
Таджикистан	12	44	44
Узбекистан	50	-	50
Афганистан	-	63	37
Турция	18	49	33
Сирия	14	67	19
Иран	9	43	48
Ирак	20	59	21
Израиль	44	25	31
Другие страны	8	77	15
Азия	16	41	43
Марокко	24	62	14
Алжир	21	66	13
Тунис	18	66	16
Ливан	20	72	8
Эфиопия	29	54	17
Кения	6	71	24
Африка	22	64	14
Мексика	-	100	-
Аргентина	-	75	25
Венесуэла	-	100	-
Боливия	-	100	-
Америка	-	88	12

График 1. Эффективность генов устойчивости к корончатой ржавчине в условиях северо-запада РФ.

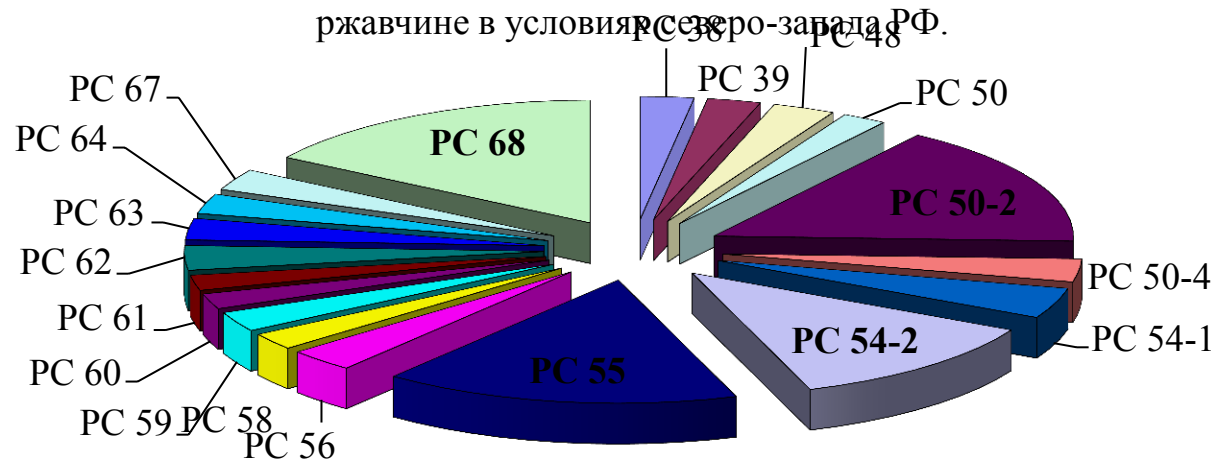


График 2. Характеристика дикорастущих видов овса по устойчивости к корончатой ржавчине (Пушкин, 1988-2001 гг.).

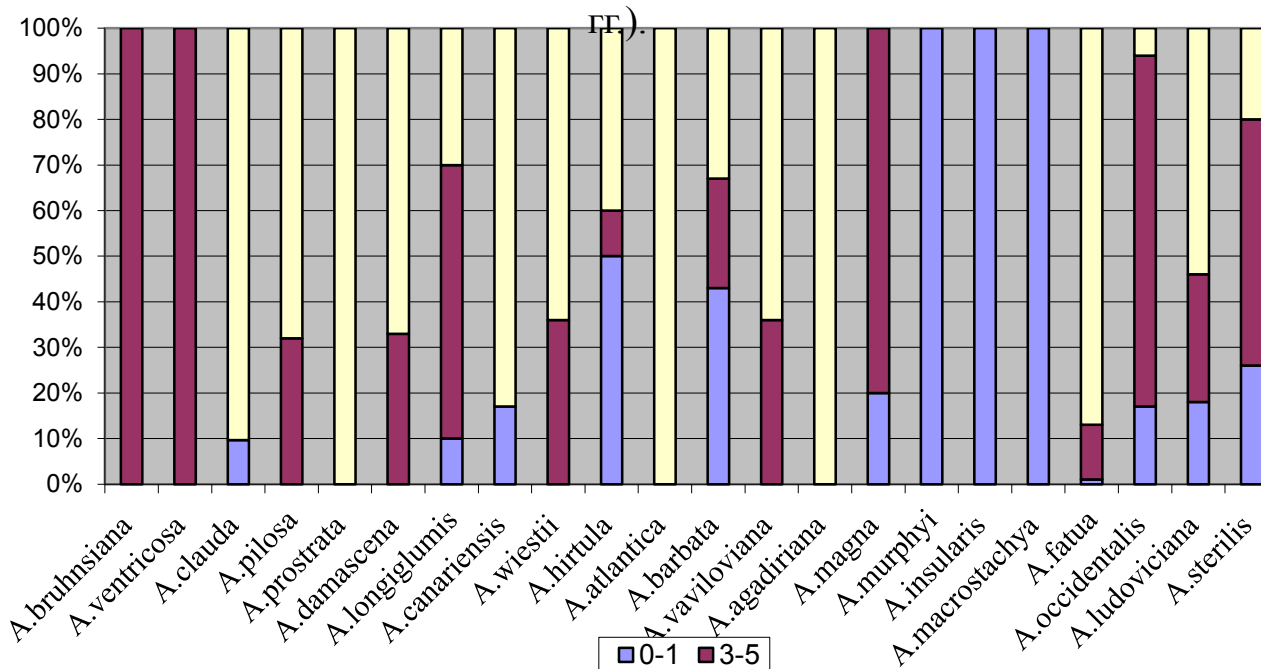


График 3. Эффективность генов устойчивости к стеблевой ржавчине в условиях северо-запада РФ.

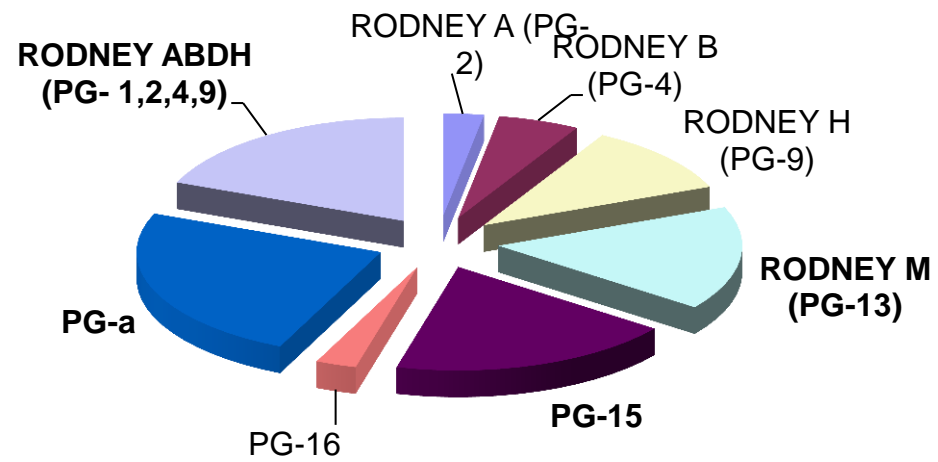


График 4. Характеристика дикорастущих видов овса по устойчивости к стеблевой ржавчине (Пушкин, 1987-2001 гг.).

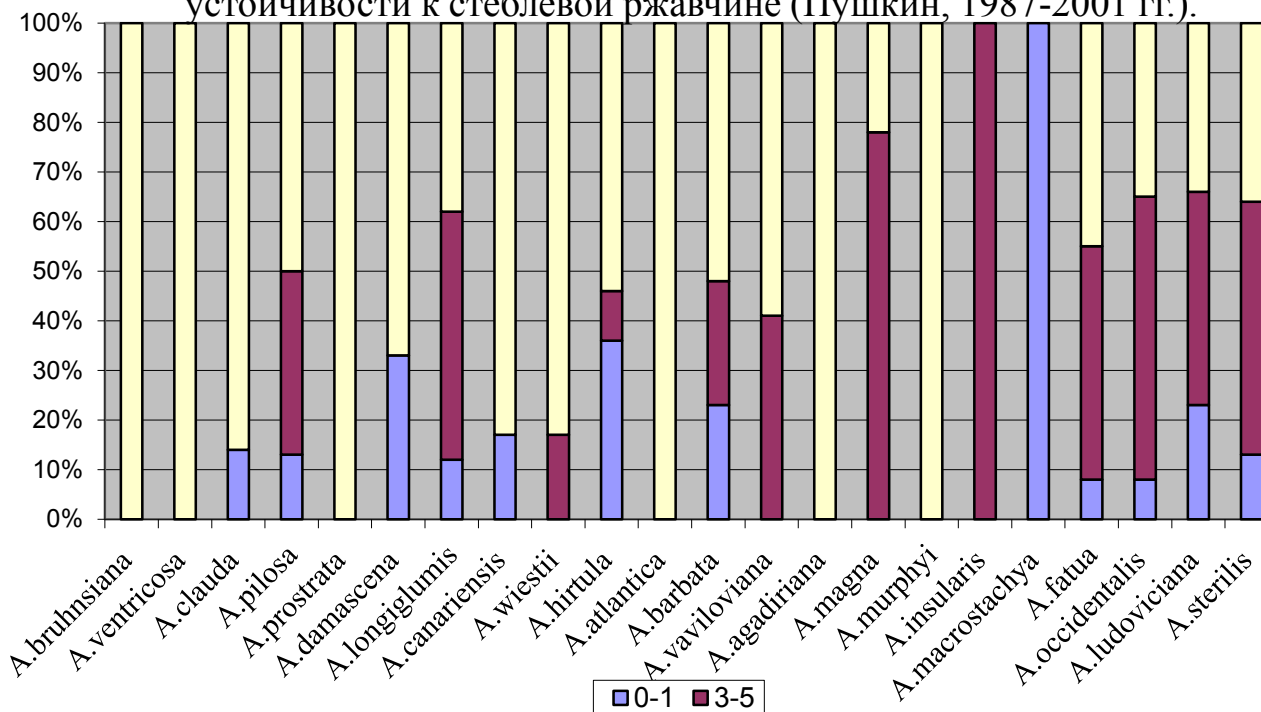
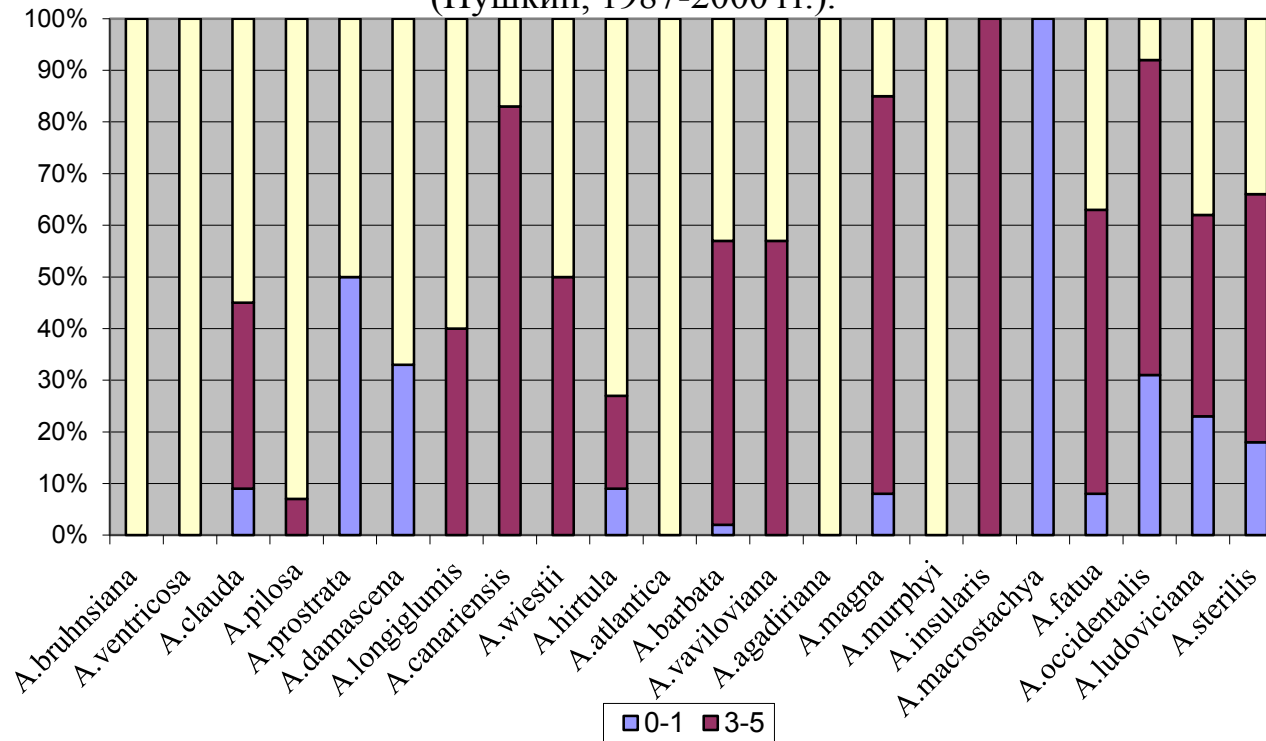


График 5. Характеристика дикорастущих видов овса по толерантности к вирусу желтой карликовости ячменя (Пушкин, 1987-2000 гг.).



УСТОЙЧИВОСТЬ К ВРЕДИТЕЛЯМ

В последнее время повреждения посевов овса различными насекомыми резко усиливаются в связи с тем, что в России была ослаблена система культуры земледелия. Размножение вредителей, как правило, связано с определенной фазой развития растения-хозяина. Насекомые-вредители вызывают серьезные повреждения: изреженность всходов, снижение продуктивной кустистости растений, полную или частичную череззерницу, ухудшение качества зерна и посевного материала.

Овсяная цистообразующая и стеблевая нематоды (*Heterodera avenae* Woll. и *Ditylenchus dispacii* Filip.) поражают растения в различные фазы развития и распространены во многих регионах возделывания овса, поэтому устойчивости к этим вредителям посвящено самое большое число исследований. Вредоносность овсяной нематоды очень большая. Кроме прямого ослабления растений, нематоды, выходя наружу, разрывают эпидермис корней, через который в их ткани проникают грибы и бактерии, заражающие растение-хозяина [64]. Среди посевного овса источниками устойчивости являются сорта Nelson, Grey Winter, Ascot (Великобритания) и некоторые местные и селекционные формы, которые широко используются в селекции [172, 174, 267]. Установлено моногенное и дигенное наследование устойчивости к овсяной цистообразующей нематоде [261]. Из трех аллелей генов устойчивости, идентифицированных у овса, два комплементарны и передают групповую устойчивость [266].

По устойчивости к зерновой цистообразующей нематоде выделены формы (табл. 43) следующих дикорастущих видов: *A. canariensis*, *A. wiestii*, *A. strigosa*, *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. abyssinica*, *A. magna* и *A. murphyi* [369, 480]. В Австралии из местных популяций *A. fatua* были отобраны устойчивые к стеблевой нематоде формы [661]. Другие гексаплоидные родственные виды *A. fatua*, *A. sterilis* и *A. ludoviciana* обладали устойчивостью к различным видам нематод [286, 334, 364, 378, 412, 480, 512].

Шведская муха (*Oscinella frit* L.) - скрытостебельный вредитель, который наносит ощутимый вред посевам овса в России. Она повреждает конус нарастания главного побега, что приводит к его гибели и к замедлению прохождения всех фаз развития следующего побега, появившегося на месте поврежденного. С другой стороны, это инициирует развитие дополнительное число боковых побегов, которые, в свою очередь, затягивают созревание продуктивных метелок растения в целом. В совокупности эти факторы приводят к невыровненности посевов, ухудшению качества зерна и снижению его посевных свойств.

Наиболее устойчивым к повреждению шведской мухой культурным видом является *A. byzantina* [19]. В то же время, большинство сортов овса не обладают устойчивостью к дан-

ному вредителю [180, 590], хотя предпринимались попытки селекционной передачи устойчивости к шведской мухе [232]. Изучение большого набора сортов показало, что наиболее устойчивые формы происходят с севера Европейской части России [169]. Среди дикорастущих видов толерантностью (табл. 43) к шведской мухе обладали *A. pilosa* и *A. fatua* [100].

Изучение обширной коллекции видов овса в течение ряда лет (1987, 1989, 1992 и 1998 гг.), не выявило четких видовых закономерностей по устойчивости к шведской мухе. Следует отметить (табл. 44) некоторые образцы диплоидных видов со средней устойчивостью (1-3 балла) к данному вредителю. Эти формы происходят, в основном, с африканского континента и из Азербайджана: *A. canariensis* из Испании (Канарские о-ва), *A. hirtula* из Туниса, *A. longiglumis* из Марокко, *A. wiestii* из Азербайджана и Алжира. Среди тетраплоидных видов устойчивость в целом была выше, чем у диплоидов. Следует отметить абсолютную устойчивость к шведской мухе *A. macrostachya* из Алжира. Устойчивостью на уровне 0-1 балл обладали: *A. barbata* из Азербайджана, из Италии, из Греции, из Франции, из Ирана и из Турции; *A. vaviloviana* из Эфиопии. Среди гексаплоидов выделились устойчивые (балл 0-1) формы *A. fatua* – из России (Свердловская обл.), Украины, Грузии, Азербайджана, Таджикистана, Польши; *A. ludoviciana* – из Азербайджана; *A. sterilis* – из Грузии, Франции, Италии, Греции, Марокко.

Корреляционный анализ показал, что существует достоверная положительная связь между устойчивостью к поражению шведской мухой и широтой места сбора образца у всей изученной коллекции ($r=+0,28$) и у форм вида *A. sterilis* ($r=+0,39$). Эти данные говорят о тенденции, что устойчивые формы происходят преимущественно из западных районов ареалов этих видов [86].

Черемуховая тля (*Rhopalosiphum padi* L.) наносит значительный вред посевам овса и сама по себе, и в качестве переносчика ВЖКЯ. Как отмечает ряд исследователей, в последнее время существенно возросла вредоносность тлей [324, 435]. В то же время, в России существует относительное разнообразие сортов с устойчивостью к самому вредителю, и это ограничивает распространение тли. Однако селекция, основанная только на внутривидовом разнообразии, неизбежно приводит к генетической однородности сортов и, следовательно, к вспышкам размножения вредителей [143]. Поэтому очень актуальным становится поиск новых источников устойчивости у близкородственных видов овса.

Устойчивость к разным видам тли найдена у некоторых селекционных и местных форм культурного овса [227, 346, 435]. Позднее устойчивость была отмечена у некоторых шведских селекционных линий овса и у тетраплоидного вида *A. barbata* [753, 756]. По литературным данным, многолетний перекрестноопыляемый тетраплоидный вид *A. macrostachya*

характеризуется абсолютной устойчивостью (табл. 43) к данному вредителю [480]. Устойчивость данного вида к тлям, вероятно, объясняется тем, что клеточный сок его листьев содержит повышенное содержание глютаминовой кислоты и пониженное – аспарагиновой [755], и в связи с этим, по мнению авторов, личинки тли плохо развиваются и намного меньше выделяют секрета [754].

Степень заселения коллекционных образцов тлей в условиях Пушкина (Санкт-Петербург) оценивали только в 1998 и 1999 гг. Диплоидные виды характеризовались средней устойчивостью к тле (балл 5). Только отдельные образцы видов *A. pilosa*, *A. clauda*, *A. canariensis* и *A. atlantica* были неустойчивы (балл 7-9) к этому вредителю. В результате изучения были выделены (табл. 44) устойчивые (балл 1-3) к поражению тлей формы у видов: *A. clauda* из Греции (о-в Крит) и Алжира, *A. pilosa* из Азербайджана, *A. ventricosa* из Алжира, *A. longiglumis* из Израиля, Марокко, *A. prostrata* из Испании, *A. wiestii* из Израиля и Ирана.

Тетраплоидные виды показали более четкую картину распределения степени поражения тлей. Многолетний вид *A. macrostachya* из Алжира не заселялся вредителем. Скорее всего, это связано с большим числом клеток кутикулы в листьях этого вида и с особенностями клеточного сока, как считают другие исследователи [755]. Устойчивыми (балл 1) можно назвать два родственных вида из Марокко с геномом AC – *A. magna* и *A. murphyi*. Виды с геномом AB – *A. agadiriana*, *A. vaviloviana* и *A. barbata* были среднеустойчивы (балл 5), хотя последний вид был не столь однороден по этому показателю, как два предыдущих вида. Вид *A. barbata* имел четкие различия по степени устойчивости в зависимости от географического положения. Среднеустойчивые формы были выделены из Азербайджана и Ливана (балл 5); из Франции, Кипра, Израиля, Ирана, Ливии, Сирии и Эфиопии (балл 3). Высокой устойчивостью (балл 1) обладали образцы из России (Краснодарский кр.), Португалии, Испании (Канарские о-ва), Италии, Турции, Марокко и Туниса.

Все гексаплоидные виды были устойчивы к данному вредителю: заселенность подавляющего числа изученных образцов не превышала 1 балла. Видовые и географические особенности по степени устойчивости не были найдены. В результате изучения выделено более 150 устойчивых образцов разных видов. У вида *A. fatua* устойчивые формы были выделены из России (Красноярский кр.), Казахстана, Франции, Албании, Греции, Германии, Словакии, Польши, Турция, Ирана, Канады, Мексики и Аргентины; у *A. occidentalis* - все образцы с Канарских о-вов (Испания); у *A. ludoviciana* - из Туниса, Эфиопии и США; у *A. sterilis* - из Испании, Греции, Турции, Ирака, Ирана, Сирии, Израиля, Алжира, Марокко, Ливана, Туниса, Эфиопии, Кении и США [83].

При изучении устойчивости к тлям очень важно соотносить поражение сильно заселенных форм с их толерантностью к ВЖКЯ. Это дает возможность в полевых условиях выделять образцы действительно толерантные к поражению ВЖКЯ. В результате изучения данных 1998 и 1999 гг. были выделены диплоидные и тетраплоидные формы, толерантные к ВЖКЯ (балл 1-3) при среднем и сильном уровне заселенности тлями (балл 5-9): *A. clauda* из Азербайджана и Турции, *A. pilosa* из Азербайджана, *A. damascena* из Марокко, *A. canariensis* из Испании (Канарские о-ва), *A. hirtula* из Греции и Алжира, *A. barbata* из Израиля. Среди гексаплоидных видов такие формы не были найдены, так как все эти виды в слабой степени заселялись тлей.

Вместе с тем, корреляционный анализ показал, что не существует достоверной связи ни в целом по коллекции, ни по группам диплоидных и полиплоидных видов между степенью заселенности растений тлей и устойчивостью к вирусному заболеванию. Более того, по группам диплоидных и гексаплоидных видов такая тенденция носила отрицательный характер. Это говорит, по всей видимости, о том, что степень пораженности овса вирусом желтой карликовости ячменя зависит, в первую очередь, от уровня зараженности вирусом самой тли, а не от степени ее заселенности на растении. Слабое заселение тлями было характерно для образцов, происходивших из северной части ареалов этих видов, так как между степенью заселения тлями и широтой места сбора формы была найдена средняя достоверная отрицательная связь ($r=-0,52$) [86].

Зерновой листовой жук или пьявица (*Oulema melanopus* L.) повреждает растения в разные фазы развития и считается одним из самых вредоносных насекомых на зерновых культурах. Установлено, что опушенность листьев является признаком, характеризующим устойчивость к этому вредителю. В результате изучения устойчивости американских популяций вида *A. fatua* были найдены среднеустойчивые к фитофагу формы из штатов Вайоминг и Айдахо [635]. Устойчивость ряда форм *A. sterilis* к насекомому связана с повышенной опушенностью листьев, а также с различиями в составе клеточного сока проростков [699].

Таким образом, большинство культурных сортов отличает восприимчивость к различным патогенам в то же время, наиболее устойчивыми к облигатным, факультативным заболеваниям и вредителям являются дикорастущие виды овса. Одним из важнейших средств создания устойчивых культурных генотипов является межвидовая гибридизация, в результате которой возможна интрогрессия аллелей генов в районированные сорта овса. Такие скрещивания с участием диплоидных и тетраплоидных источников устойчивости возможны при помощи генетических переносчиков, а гексаплоидные виды передают этот признак напрямую.

Таблица 43. Источники устойчивости к вредителям у видов овса.

Вид	Геном	Наличие источники устойчивости к		
		немагоде	шведской мухе	тле
<i>A. bruhnsiana</i>	Cv			
<i>A. ventricosa</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. strigiosa</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	+		

+ - наличие источника у форм данного вида

Таблица 44. Устойчивость дикорастущих видов овса к поражению тлей и шведской мухой. (Пушки, 1987-1999 гг.)

№ по каталогу ВИР	Вид	Название образца	Происхождение	Устойчивость, балл	
				Шведская муха	Тля
5	<i>A. barbata</i>		Иран	1	3
278	<i>A. barbata</i>		Азербайджан	1	1
1745	<i>A. barbata</i>		Испания, Канарские о-ва	3	1
1757	<i>A. barbata</i>	Ave 0850	Португалия	3	1
1856	<i>A. macrostachya</i>	Cc 7068	Алжир	0	0
145	<i>A. magna</i>		Марокко	3	1
1897	<i>A. murphyi</i>	Cs 42	Марокко	3	1
1986	<i>A. murphyi</i>	Cs 48	Испания	3	1
39	<i>A. fatua</i>		Украина	1	3
52	<i>A. fatua</i>		Грузия	1	3
113	<i>A. fatua</i>		Азербайджан	1	3
664	<i>A. fatua</i>	CAV 2079	Турция	1	3
678	<i>A. fatua</i>	ET 0748	Эфиопия	1	3
1784	<i>A. occidentalis</i>	CA 27	Испания, Канарские о-ва	3	1
138	<i>A. sterilis</i>		Марокко	3	1
174	<i>A. sterilis</i>	C.I. 8335	из США	3	1
1337	<i>A. sterilis</i>	CAV 1371	Израиль	3	1
1496	<i>A. sterilis</i>	CAV 1750	Турция	3	1
1542	<i>A. sterilis</i>	CAV 1982	Алжир	3	1
1573	<i>A. sterilis</i>	CAV 2943	Эфиопия	3	1
1590	<i>A. sterilis</i>	CAV 3298	Кения	3	1
1746	<i>A. sterilis</i>		Испания, Канарские о-ва	3	1
11840	<i>A. sativa</i>	Borrus	Германия	7	7

ПОКАЗАТЕЛИ КАЧЕСТВА ЗЕРНА

Посевной овес наряду с агрономическими признаками обладает хорошими показателями по качеству зерна и зеленой массы. Сочетание высоких биохимических и агрономических показателей в одном сорте является целью селекции овса последних лет. Считается, что с помощью методов селекции можно повысить процентное содержание качественных компонентов в зерновке овса до очень высокого уровня [329].

Белок. Процентное содержание белка у овса и его выход с единицы площади часто превышает эти показатели у других зерновых культур, а его аминокислотный состав лучше сбалансирован, что говорит о хорошей питательной ценности этой культуры. В среднем, содержание белка в зерне овса находится на уровне 9-12% [29, 48], хотя максимальное его содержание у некоторых коммерческих сортов достигает до 20% [231, 692]. Традиционно формы *A. byzantina* имеют большее содержание белка в зерне, чем формы посевного овса [15, 39]. Однако урожайность зерна у зерновых культур отрицательно коррелирует с содержанием белка в зерновке, но у овса содержание белка напрямую связано с натурным весом зерна [528]. Большое содержание белка в зерне культурных видов овса приводит к существенному уменьшению липидов [234] и β -глюканов в нем [553]. Поиск у культурных видов аллелей генов, уменьшающих накопление крахмала и увеличивающих содержание белка при неизменном уровне урожайности, не дает желаемых результатов. Использование межвидовой гибридизации явилось более результативным методом селекции на этот признак [192, 204, 266, 538]. При скрещивании культурных и дикорастущих гексаплоидных видов содержание белка и урожайность наследуются независимо [289, 450]. Высокое содержание белка как у культурных, так и у дикорастущих видов наследуется через рецессивные аллели генов с аддитивным эффектом [694]. У гексаплоидных сорно-полевых видов овса содержание белка на беспленчатое зерно может составлять 27-28% [254], а по некоторым данным может достигать до 35% [328]. При сравнении гексаплоидных видов культурного и дикорастущего овса было установлено, что процентное содержание белка в поперечных срезах зерновки у дикорастущих видов было больше, а содержание белка в пересчете на зерновку было меньше в силу меньшего размера самой зерновки диких видов [781]. По многочисленным литературным данным было проанализировано по этому признаку большое количество форм, относящихся к дикорастущим видам овса [600]. В результате были выделены образцы, которые в настоящее время используются в селекции овса для получения высокопродуктивных линий и сортов с повышенным содержанием хорошо сбалансированного по аминокислотному составу белка в зерне

[514]. Повышение количества белка в зерне важно не только для пищевых целей, но и для фуражного зерна. В последнее время для корма скота, особенно в коневодстве, используют голозерные формы овса, в селекции которого для повышения концентрации белка в зерне также используют дикорастущие виды [744].

Диплоидные виды *A. pilosa*, *A. clauda*, *A. ventricosa*, *A. longiglumis*, *A. canariensis*, *A. hirtula* и *A. strigosa* отличаются повышенным (на уровне 20%) содержанием белка в зерне (табл. 45) [369, 398, 480, 554]. У тетраплоидных видов повышенным содержанием белка в зерне (более 20%) отличается вид *A. barbata* [188, 554]. Существуют образцы, где количество белка с повышенным содержанием лизина может достигать 30%. Такие формы выделены у видов *A. magna* и *A. murphyi* [252, 369, 460, 467, 480]. При передаче этих признаков в культурный овес проведения двух беккроссов вполне достаточно для получения стабильных гексаплоидных генотипов [784]. В Швеции разработана программа по селекции овса с тщательно разработанной системой скрещиваний с использованием метода беккроссов для привлечения видов *A. magna* и *A. murphyi* [364]. При скрещивании этих видов с культурным овсом было определено, что, возможно, аллели генов, контролирующие повышенное накопление белка, локализованы в гомеологичных хромосомах [151].

Вид *A. fatua* многими авторами рассматривается как хороший партнер в селекции на урожай и качество зерна [132, 334, 480, 735]. При детальном изучении американских популяций этого вида, собранных большей частью в северо-центральных штатах страны, были найдены формы с повышенным содержанием белка и некоторых аминокислот (хотя средняя концентрация белка была меньше, чем у вида *A. sterilis*). Отдельные формы *A. fatua* (с содержанием более 26% белка) могут быть донорами этих признаков [635]. При скрещивании *A. fatua* с посевным овсом у гибридных растений повышается процентное содержание белка [624]. Отмечено, что темно-пленчатые формы с осыпающимися зерновками (дикий тип) имели низкий процент содержания белка в зерновке и низкий процент самих зерновок по сравнению с формами со светлой окраской и не осыпающимися зерновками (культурный тип) [511].

По сообщению многих авторов, вид *A. sterilis* имеет (табл. 45) и передает по наследству признак повышенного накопления хорошо сбалансированного по аминокислотному составу белка в зерне (более 25%) [133, 173, 231, 334, 335, 480, 787]. Изучение некоторых форм этого вида показало, что существует высокая взаимосвязь между содержанием белка, устойчивостью к корончатой ржавчине и другими признаками [607, 693]. Доказано, что при скрещиваниях с участием форм *A. sterilis* на содержание белка в зерне у потомства влияет не только наличие ядерного генетического материала [239], но и цито-

плазма [628]. Изучение большого набора форм вида *A. sterilis* показало, что образцам из Ливии и Ирака было присуще повышенное процентное содержание белка в зерновке и в солоmine [305]. Центрами наибольшего разнообразия этого признака были Средиземноморский регион, Центральная Азия, Средний Восток и Израиль [626].

При использовании *A. sterilis* в селекции на повышенное содержание белка в зерне предлагается следующая схема. Рекомендуется проводить отбор линий одновременно на количественные показатели белка в зерне, урожай белка и зерна с единицы площади. Затем проводится трехкратное беккроссирование культурным сортом и отбор потомства исключительно на урожай зерна, чтобы получить линии с высоким содержанием белка в зерне и другими ценными хозяйственными признаками [713]. Кроме этого, формы родственных гексаплоидных видов *A. ludoviciana* и *A. occidentalis* тоже характеризовались повышенным содержанием белка в зерновке [188, 554].

При изучении содержания белка в зерне, которое проводилось в 1986-1997 гг., было взято 165 образцов овса, относящихся к 16 дикорастущим видам разного уровня плоидности. Результаты изучения качественных параметров зерновки показали, что под влиянием внешних условий пределы изменчивости накопления белка у образцов менялись в зависимости от года изучения (табл. 46). Но генотипические различия по этому признаку были более значимы, что позволило изучить разнообразие содержания белка в зерне на уровне образцов [90].

Наибольшее содержание белка в зерновке среди всех изученных образцов овса было отмечено у диплоидных видов *A. longiglumis* и *A. atlantica* - более 20,0% (табл. 47). Среди образцов с наивысшими показателями (более 20%) следует отметить формы *A. atlantica* (Марокко), *A. longiglumis* (Марокко) и *A. wiestii* (Азербайджан).

У тетраплоидных видов содержание белка в зерне было следующее: *A. magna* имел в среднем 21,9%, *A. barbata* - 20,2%, *A. murphyi* - 19,1% и *A. vaviloviana* - 17,3%. Наибольшими показателями по этому признаку обладали образцы *A. barbata* из Азербайджана (более 21%) и Португалии (22,9%) [90]. Максимальное значение содержания белка в зерне - 25,2% имела форма *A. magna* из Марокко. Следует отметить, что у всех образцов этого вида средний уровень белка в зерновке был более 20%, что выгодно отличает этот вид от других [506].

Содержание белка в зерне у гексаплоидного вида *A. fatua* было наименьшим (17,4%) в группе тетраплоидных и гексаплоидных видов (табл. 47), но выше, чем у посевного овса (14,5%). Наибольшие средние показатели (19-21%) по этому признаку имели образцы из Украины, Грузии, Азербайджана, Таджикистана, Польши и Греции. Больше

половины форм этого вида имело 17-19% белка в зерне и только образец из Азербайджана показал в среднем 21,6%. Изучение содержания белка в зерне у *A. occidentalis* (19,8%) с Канарских о-вов (Испания) показывает, что этот вид может быть перспективным в селекции на качество зерна [506].

Средний показатель содержания белка у вида *A. ludoviciana* составил всего 17,5%, при этом часть образцов имела показатель более 18%. Наибольшие средние показатели по содержанию белка в зерне (20-23%) были обнаружены у образцов из Азербайджана, Ирака и Израиля. Повышенным содержанием белка характеризовались также формы из Турции, Алжира и Ирана. По процентному содержанию белка в зерне *A. sterilis* имел наивысшие показатели (21,9%) среди всех изученных видов. Наибольшие средние показатели имели формы из Ирана, Израиля, Алжира, Марокко, Туниса и Ливана. Выделена большая группа образцов *A. sterilis*, накапливающих стабильное по годам изучения высокое содержание белка в зерне, равное 23,1-28,0%, все они происходят из Израиля. Следует отметить, что более 80% всех образцов этого вида имеют показатель белка в зерновке более 20% [506].

При проведении корреляционного анализа было установлено, что накопление белка в зерновке не зависит от уровня пloidности образца и слабо положительно связано с геномным составом вида ($r=+0,17$). При рассмотрении группы диплоидных видов было установлено, что более примитивные формы, особенно с геномом С, имели низкий процент содержания белка, детерминация такой связи была на уровне 40% ($r=+0,64$). У группы тетраплоидных видов коэффициент корреляции по этим показателям составил только $r=+0,30$. Зависимость содержания белка от крупности зерна по всем изученным образцам показала, что существует только отрицательная тенденция, не существенная по величине. Диплоидные и тетраплоидные виды имели положительную зависимость между этими показателями. Для диплоидов она была существенной и средней по величине ($r=+0,52$), а для тетраплоидов не существенна. Для группы гексаплоидных видов такая зависимость имела обратное значение ($r=-0,20$). Таким образом, у двух первых групп видов накопление белка напрямую зависит от размеров зерновки, у гексаплоидов – с увеличением размера зерновок содержание белка в них падает. По всей видимости, увеличение размера зерновок происходит за счет крахмалистых веществ зерновки, а не за счет белковых компонентов. Коэффициент корреляции, высчитанный между содержанием белка в зерновке и положением места сбора образца, показал достоверное существенное значение между этими показателями. Было определено, что коэффициент корреляции между накоплением белка у всех изученных образцов и широтой местности был существенным и равным $r=-0,35$, а с долготой – $r=-0,31$. У гексаплоидных видов такая связь была более существенна, но также

имела отрицательное значение между широтой ($r=-0,72$) и долготой ($r=-0,52$) местности сбора образца, в этом случае коэффициент детерминации был равен соответственно 0,51 и 0,27. Таким образом, это говорит о том, что образцы с наибольшим содержанием белка в зерновке были собраны в северо-западных районах Африканского континента [86].

При изучении азотного индекса (соотношение содержания азота в зерне к общему содержанию азота в надземной массе) у *A. sativa* и *A. sterilis* было установлено, что этот показатель в среднем выше у культурного вида, в тоже время у межвидовых гибридов он был выше, чем у обоих родителей [313].

Кроме того, некоторые формы дикорастущих видов имели повышенное содержание белка в соломе и зеленой массе. Такие образцы выделены из тетраплоидных *A. abyssinica*, *A. magna* и гексаплоидных видов - *A. ludoviciana*, *A. sterilis* [517]. Образцы *A. sterilis*, собранные в Юго-Западной Европы, обладали повышенным процентным содержанием белка в соломе [626]. Отсутствие связи между содержанием белка в зерне и соломе свидетельствует о возможности сочетания аллелей генов высокого содержания белка в одном генотипе [255, 340].

Аминокислотный состав белка. Белковый комплекс зерна овса состоит на 14% из альбуминов, на 20% из глобулинов, на 55% из проламинов и на 14% из глютелинов [163]. Отдельные белки, выделяемые по растворимости, представляют собой смеси разных белковых компонентов. Высокобелковые формы имеют больший процент глобулинов и глютелинов по сравнению с низкобелковыми [582]. Кроме этого, отдельные группы белков не только различаются по физико-химическим свойствам, но и характеризуются определенным аминокислотным составом. Пищевая ценность белков определяется в первую очередь содержанием «незаменимых» аминокислот (лизина, триптофана, метионина, треонина, валина, фенилаланина, лейцина, изолейцина). Наибольшая концентрация незаменимых аминокислот в зерновке овса находится в различных ее частях. Так, например, метионин, изолейцин концентрируются в эндосперме и зародыше, фенилаланин, лейцин – в эндосперме и алейроновом слое, треонин, валин – в зародыше и алейроновом слое [342].

Белок овса очень ценен, и у различных сортов овса его ценность (в сравнении с куриным яйцом) колеблется в пределах от 55 до 66 единиц [161]. Основной аминокислотой при определении ценности белка является лизин. У овса отсутствует обратная связь между содержанием белка в зерне и лизина в белке, что открывает широкие возможности для селекции на этот признак [92].

Аминокислотный состав белка культурных видов овса хорошо сбалансирован [188, 639]. Аминокислотный состав высокобелковых тетраплоидных видов *A. magna* и *A.*

murphyi подобен составу белка посевного овса [151]. У гексаплоидных видов *A. sterilis*, *A. ludoviciana* и *A. fatua* доля водо- и солерастворимых белков в полтора-два раза ниже, чем у культурных видов, и, напротив, у них выше процент щелочнорастворимых белков, то есть питательная ценность суммарного белка у диких видов ниже, чем у культурных [188]. По сообщению многих авторов, вид *A. sterilis* имеет и передает по наследству признак хорошо сбалансированного по аминокислотному составу белка в зерне [231, 334, 480].

Аминокислотный состав белка зерновок дикорастущих видов овса был изучен на 15 образцах тетраплоидного вида *A. barbata*, гексаплоидных видов *A. fatua*, *A. ludoviciana*, *A. sterilis* и *A. sativa*, выращенных в 1990 году на полях Пушкинских лабораторий ВИР. Следует отметить, что содержание лизина в белке у всех изученных видов было ниже, чем его содержание у посевного овса. Распределение содержания отдельных незаменимых аминокислот у изученных образцов было следующим: валина было больше всего у *A. barbata* и меньше у *A. fatua*, содержание метионина было достоверно выше у *A. barbata* и ниже у всех остальных видов, изолейцина было больше у *A. barbata* и *A. sterilis*, а лейцина больше у *A. fatua* и меньше у *A. barbata*, содержание тирозина было выше у *A. barbata* и все изученные виды имели самые высокие достоверные показатели по накоплению фенилаланина по сравнению с посевным овсом (табл. 48). Следует отметить, что содержание глутаминовой кислоты у посевного овса было ниже, чем у *A. fatua* и выше, чем у *A. barbata*, а содержание пролина было выше у *A. ludoviciana* и ниже у *A. barbata*. Что касается других показателей, содержание аммиака почти что у всех видов было больше, чем у посевного овса, содержание треонина и аланина было на уровне *A. sativa*, гистидина, серина и глицина было значительно меньше, чем у посевного овса.

Качество зерна овса, кроме наличия белка, зависит от содержания лизина и других аминокислот в конкретных образцах, что очень важно для выявления их питательной ценности. Накопление лизина в белке тетраплоидного вида *A. barbata* в среднем составляло 5,6% или 0,83 г на 100 г - это значение было немного ниже, чем у посевного овса, но достоверно выше, чем у других гексаплоидных видов. По аминокислотному составу данный вид выгодно и достоверно отличался от посевного овса и других гексаплоидных видов. По содержанию незаменимых аминокислот в белке (валин, метионин, изолейцин, тирозин и фенилаланин) формы вида *A. barbata* (28,6%) достоверно превышали стандартный сорт *Воггус* (24,7%) и другие гексаплоидные виды (24,9%). На уровне посевного овса было содержание гистидина, треонина, серина и аланина (табл. 48) и ниже – лейцина, глицина, пролина и глутаминовой кислоты (последние два показателя имеют самые низкие значения). Эти данные указывают, в целом, на повышенную питательную ценность белка тет-

раплоидного вида *A. barbata*. Среди образцов этого вида следует отметить, что форма из Ирана выгодно и достоверно отличалась от других повышенным содержанием незаменимых аминокислот в белке [90].

Для гексаплоидных дикорастущих видов очень важна питательная ценность белка, так как они могут напрямую использоваться в селекционных программах. У вида *A. fatua* содержание лизина в белке было значительно ниже, чем у посевного овса (табл. 48). По содержанию незаменимых аминокислот, в целом, у *A. fatua* по сравнению с посевным овсом достоверно выше были только показатели фенилаланина, лейцина (наивысший показатель), а также аммиака и глутаминовой кислоты (содержание последних двух компонентов было выше, чем у всех изученных видов), на том же уровне - изолейцин, тирозин, пролин и аланин и ниже этого уровня - гистидин, треонин, валин и метионин, что говорит о недостаточной питательной ценности белка данного вида овса. Следует отметить образец из Таджикистана, у которого содержание валина и фенилаланина в ряду изученных показателей было наибольшим по сравнению с другими образцами *A. fatua*.

Содержание лизина в белке у вида *A. ludoviciana* оказалось наименьшим среди изученных видов (0,65 г на 100 г). В то же время, этот вид достоверно превышал стандартный сорт *Вогтус* по содержанию фенилаланина и пролина, на уровне посевного овса было содержание валина, изолейцина, лейцина и тирозина, а также треонина, аланина, а ниже были показатели по содержанию метионина, гистидина, серина и глицина. Таким образом, питательная ценность этого вида была на уровне посевного овса. Наибольшее содержание незаменимых аминокислот наблюдалось у формы *A. ludoviciana* из Алжира [90].

Содержание лизина в зерне *A. sterilis* было ниже, чем у посевного овса (табл. 48). Аминокислотный состав белка этого вида во многом повторял значения предыдущего вида и имел питательную ценность на уровне посевного овса. Так, достоверно выше стандарта было содержание изолейцина и фенилаланина, на уровне - валина, лейцина и тирозина, а также треонина, пролина, аланина и глутаминовой кислоты, ниже уровня - содержание метионина, гистидина, серина, глицина. На уровне образцов наибольшее достоверное содержание незаменимых аминокислот было у формы *A. sterilis* из Израиля.

Корреляционный анализ позволил выявить закономерности в накоплении белка и отдельных аминокислот в зерновке овса (табл. 49). Следует отметить, что содержание всех «незаменимых» аминокислот (кроме метионина) тесным образом положительно связано с содержанием белка (0,78–0,94) и лизина (0,62–0,80). Детерминация между содержанием белка и лизина в белке зерновки была равна довольно высокому значению - 60,1%, что позволяет вести предварительный отбор высоколизиновых форм по общему содержа-

нию белка в зерновке. От содержания лизина в белке положительно с высокой степенью достоверности зависит содержание всех аминокислот, кроме пролина и метионина, у которых эта связь была не существенна. Содержание остальных аминокислот связано между собой положительно с разной степенью достоверности, кроме связи с содержанием метионина, имеющего отрицательную не существенную связь [86].

Жиры. Кроме белка, зерно овса богато и другими химическими соединениями, в частности, жирами [40]. Жиры растительного происхождения наиболее благоприятны для диетического питания, и поэтому доля потребления растительного масла все время увеличивается и сейчас составляет более 60% [636]. В среднем содержание свободных липидов в зерновке овса находится на уровне 7-9% [206, 739]. Другие зерновые культуры имеют содержание масла в зерновке намного ниже – кукуруза до 5,8%, просо – 5,5%, сорго – 5,3%, ячмень – 4,6%, пшеница – 3,8% [560]. С другой стороны, повышенное накопление масла в зерновке вызывает дополнительные трудности при его хранении. На этот показатель в зерновках овса оказывают влияние как климатические, так и генотипические особенности, оно отрицательно связано с размером зерновки, но не в такой мере, как это проявляется по отношению к содержанию белка [235, 649].

Жиры (свободные и связанные) содержатся во всех частях зерновки овса, но в большом количестве (относительно массы зерна) они накапливаются в эндосперме: наружном алейроновом слое и основной крахмалистой паренхиме [157]. Распределение в накоплении свободных и связанных жиров в зерновке овса происходит следующим образом: 2% свободных жиров и 0,6% связанных находится в пленке, покрывающей зерновку, эндосперм содержит 5,2% и 1,0%, алейроновый слой – 6,4% и 1,3%, щиток зародыша – 20,4% и 4,2%, эмбриональная ось зародыша – 10,6% и 4,1% соответственно [780]. У высокомасличных форм липиды, в большей степени, располагаются в клетках эндосперма, в то время как у низкомасличных липиды концентрируются в клетках алейронового слоя [383].

Накопление значительного содержания масла в зерновке овса влечет за собой изменение морфологических признаков: многие признаки габитуса растения, связанные с фотосинтетической деятельностью, увеличивают свои параметры. При увеличении количества масла в зерновках содержание белка остается неизменным [656]. Содержание масла в зерновках культурного вида *A. byzantina* в ряде случаев превосходит его содержание у форм *A. sativa* (табл. 45) [39, 188]. Поиск аллелей генов, увеличивающих этот показатель у культурных видов овса при неизменном уровне урожайности, не дает желаемых результатов. Кроме того, выяснено, что гены, контролирующие этот признак у культурных и дикорастущих видов, не аллельны [334, 738]. Использование же межвидовой гибридизации

явилось более результативным методом селекции на этот признак. У некоторых диплоидных и тетраплоидных видов содержание масла в зерновке доходит до 12-13% [759]. У большинства изученных форм таких видов, как *A. hirtula*, *A. barbata* и *A. vaviloviana*, количество масла в зерновке составляло более 7% [181].

Повышенным содержанием масла в зерновке обладают также тетраплоидные виды *A. magna* и *A. murphyi* [460]. При скрещиваниях с видом *A. fatua* повышается процентное количество масла у гибридных растений [334] (табл. 45). Отмечено, что темно-пленчатые формы с осыпающимися зерновками имели низкий процент масла в зерновке и низкий процент самих темных зерновок по сравнению с формами со светлой окраской и не осыпающимися зерновками [511]. В целом гексаплоидный вид *A. sterilis* обладал повышенным содержанием жира (до 10%) в зерновке [334, 335, 480, 737]. Наибольшее количество образцов с такими характеристиками было собрано в Израиле [626]. Этот признак контролируется полигенно и проявляет неполное доминирование. Отмечены аддитивный характер действия аллелей генов, высокая наследуемость, тесная положительная связь эффектов ОКС с количеством масла в зерновке [306]. У гибридов с культурным овсом возможна трансгрессия [338]. У видов *A. ludoviciana* и *A. fatua* содержание масла в зерновке достигало 7-9% [188]. Основным методом передачи повышенной масличности от дикорастущих видов к культурным является рекуррентная селекция [229, 230, 339, 657].

При изучении содержания масла в зерновке, которое проводилось в 1990-1997 гг., было взято 47 образцов овса, относящихся к 16 дикорастущим видам различного уровня пloidности. Под влиянием внешних условий пределы изменчивости накопления масла у образцов изученных видов менялись в зависимости от года изучения (табл. 50). В то же время, генотипические различия по этому признаку были более значимы, что позволило рассмотреть разнообразие содержания масла в зерне на уровне изученных образцов.

Наибольшее количество масла в зерновке среди всех изученных образцов овса было отмечено у диплоидных видов *A. canariensis* и *A. pilosa* (10,4-11,2%). Диплоидные виды отличались самым наивысшим разбросом показателей (табл. 47) по качеству зерна (7,4-11,2%).

Среди тетраплоидных видов значение процентного содержания масла в зерновке было следующим: у *A. murphyi* - в среднем 8,9%, *A. magna* - 7,6%, *A. barbata* - 7,2%, и *A. vaviloviana* - 6,8% (табл. 47). У вида *A. barbata* наибольшими средними показателями по этому признаку обладали образцы из Азербайджана (9,3%), из Испании (Канарские о-ва) (8,6%) и из Италии (8,2%). Наивысший средний показатель по масличности зерна - более 9% - имели формы вида *A. magna* из Марокко. Следует отметить, что все образцы этого

вида имели высокий средний уровень масла в зерновке, что выгодно отличает этот вид от других [506].

У вида *A. fatua* среднее содержание масла в зерновке было высоким (9,1%) в группе гексаплоидных видов. Наибольшие средние показатели (9,4-9,8%) по этому признаку имели образцы из Украины, Казахстана и Таджикистана. Процентное содержание масла в зерне у формы *A. occidentalis* (7,8%) с Канарских о-вов (Испания) указывает, что этот вид может быть перспективным в селекции на качество зерна.

Средний показатель содержания масла у вида *A. ludoviciana* был наибольшим среди полиплоидных видов и составил 9,8%. Наибольшие средние показатели по содержанию масла в зерне (9,7-11,1%) были обнаружены у образцов из Азербайджана, Грузии и Армении. По процентному содержанию масла в зерновке *A. sterilis* имел средние показатели (8,0%) среди всех изученных видов (табл. 47). Выделена группа высокомасличных образцов, накапливающих повышенное содержание масла в зерне, равное 8,3-10,7,0% - это формы из Ирака, Израиля, Японии и Алжира [91].

Корреляционный анализ показал, что накопление масла и белка в зерновке овса идет разнонаправлено и коэффициент детерминации этих признаков равен 13,7% при среднем достоверном отрицательном значении $r=-0,37$. Связь содержания масла в зерновке с другими параметрами была не существенна, но в большинстве случаев имела отрицательную тенденцию. Коэффициенты корреляции, высчитанные между содержанием масла в зерновке и положением места сбора образца (широта и долгота), были не достоверны. В то же время, все коэффициенты имели положительные значения, что указывает на то, что высокомасличные формы могут находиться на северо-востоке ареала дикорастущих видов, а именно на территории Турции, Ирана и Азербайджана [86].

На основании изучения 20 образцов культурных и дикорастущих видов овса разного уровня плоидности и разных лет репродукции был разработан анатомический экспресс метод по определению содержания масла у образцов овса. При использовании данного метода было установлено, что срок хранения зерновок влияет на структуру жировых капель, заполняющих алейроновый слой, а именно, зерновки более старых репродукций имели более мелкие, но многочисленные капли по сравнению с более свежими репродукциями. Это, вероятно, было связано с определенными окислительными биохимическими процессами, происходящими в зерновках овса при хранении. Хорошая корреляция представленных показателей с данными, полученными традиционными биохимическими методами, позволяет рекомендовать анатомический метод определения масла в зерновках овса для экспресс диагностики селекционного материала [509].

Жирнокислотный состав масла. Культурный овес обладает хорошо сбалансированным жирнокислотным составом относительно других зерновых культур [583, 658]. Триглицериды овсяного масла представлены двумя типами: мононенасыщенные-диненасыщенные – 42,5% и триненасыщенные – 55,9% [124, 131]. Кроме этого, в эволюционном плане наличие полиненасыщенных жирных кислот, таких как линолевая и линоленовая могло появиться у растений только благодаря взаимодействию хлорофилла растительной клетки, кислорода и света [636]. В масле овса на долю линолевой, олеиновой и пальмитиновой кислот приходится 90-95%, на долю мистициновой, стеариновой и линоленовой - 1-4%, другие жирные кислоты составляют только доли процента [758]. Таким образом, масло овса по количественным показателям жирных кислот имеет высокие пищевые достоинства: в его составе преобладает незаменимая линолевая кислота, на долю линоленовой кислоты, также незаменимой, но быстро окисляющейся, приходится низкий процент от суммы всех кислот [151]. Содержание насыщенной пальмитиновой кислоты в зерновке австралийских сортов было тесно связано с накоплением стеариновой, олеиновой и линолевой кислот, а линолевая, в свою очередь, имела среднюю степень корреляции с содержанием олеиновой кислоты [366]. Количественные суммарные показатели масла в зерновке положительно коррелируют с количеством олеиновой кислоты: коэффициент корреляции составлял 0,7-0,9, при этом количество линолевой и линоленовой кислот снижается [125]. Это свидетельствует о том, что с увеличением процента масла в процессе селекции в его составе будет возрастать концентрация олеиновой кислоты, а не полиненасыщенных кислот, которые легче подвергаются окислению при хранении зерна [188].

Масло в зерновках гексаплоидных дикорастущих видов практически не отличается от культурных: главные кислоты в его составе – также олеиновая и линоленовая, причем количество последней либо несколько уступает олеиновой, либо превышает ее. Сумма полиненасыщенных кислот укладывается в амплитуду культурных видов. Таким образом, дикорастущие виды отличаются от культурных больше по содержанию масла, чем по соотношению в нем жирных кислот [188]. При скрещиваниях форм с высоким и низким количеством линолевой кислоты установлено, что наследование линоленовой и олеиновой кислот было олигогенно [425]. Другие авторы считают, что пальмитиновая, олеиновая и линоленовая кислоты наследуются полигенно с аддитивным эффектом [737], притом что проявление характера наследования выражается как частично доминантное [752].

Изучение жирнокислотного состава масла зерновок 42 образцов дикорастущих видов овса из коллекции ВИР разного уровня ploидности показал, что соотношение насыщенных и ненасыщенных кислот у разных групп видов было различным (табл. 51). В со-

став масла овса входят пальмитиновая (C_{16:0}), стеариновая (C_{18:0}), олеиновая (C_{18:1}), линолевая (C_{18:2}), линоленовая (C_{18:3}) кислоты. Кроме того, в масле были обнаружены в небольшом количестве каприновая, лауриновая, мистициновая (C_{14:0}) кислоты. Содержание насыщенных жирных кислот (пальмитиновой и стеариновой) было выше в зерновках диплоидных видов *A. hirtula* и *A. longiglumis*; мононенасыщенных (олеиновой) – у *A. hirtula*, *A. longiglumis* и *A. wiestii* (на уровне подсолнечного масла); полиненасыщенной (линоленовой) у *A. atlantica* и *A. longiglumis*. Содержание наиболее биологически активной полиненасыщенной линолевой кислоты, относящейся к группе витаминов F, было наибольшим у наиболее примитивных видов с геномом C: *A. ventricosa*, *A. clauda* и *A. pilosa*. Эти же виды в отличие от других имели соотношение линолевой кислоты к олеиновой, равное единице. Следует отметить, что все диплоидные виды не имели в своем составе насыщенную арахидиновую (C_{20:0}) кислоту [86].

Содержание насыщенных (пальмитиновой) жирных кислот было выше у тетраплоидных видов *A. barbata* и *A. vaviloviana*; мононенасыщенных (олеиновой) – у *A. barbata*, *A. vaviloviana* и *A. magna* (на уровне подсолнечного масла); полиненасыщенных у *A. vaviloviana* (линолевой), у *A. barbata* и *A. murphyi* (линоленовой). Вид *A. vaviloviana* в отличие от других тетраплоидов имел соотношение линолевой кислоты к олеиновой, близкое к единице. По соотношению жирных кислот в зерновках гексаплоидных видов содержание насыщенных жирных кислот (пальмитиновой и стеариновой) было выше у *A. fatua*, *A. ludoviciana* и *A. sterilis*; мононенасыщенных (олеиновой) – у *A. fatua* и *A. ludoviciana* (на уровне подсолнечного масла); полиненасыщенных (линолевой) – у *A. ludoviciana*. Содержание линолевой кислоты и соотношение линолевой кислоты к олеиновой у гексаплоидных видов по сравнению с другими группами изученных видов было наименьшим. Наименьшим соотношением кислот в этой группе видов обладали формы *A. fatua* [91].

Анализ данных образцов разных лет репродукций показал, что при длительном хранении происходит не только изменение размеров жировых капель в эндосперме зерновки, как это показано в методическом опыте, но и увеличивается количество насыщенных (пальмитиновой, стеариновой) и мононенасыщенных (олеиновой) кислот и уменьшается количество полиненасыщенных (линолевой и линоленовой) кислот по сравнению с данными этих же самых образцов более поздних репродукций (табл. 52). Такая же тенденция наблюдалась и при сравнении разных образцов с разным годом репродукции. Следует отметить, что формы диплоидных и тетраплоидных видов поздних репродукций имели в своем составе насыщенную арахидиновую кислоту, а после длительного хранения она не была обнаружена [91].

Корреляционный анализ показал, что связь показателя массы 1000 зерен с содержанием всех аминокислот была не существенной, но отрицательной по величине. Связь между соотношением накоплением пальмитиновой кислоты с уровнем плоидности и геномным составом образцов была не существенной (табл. 53). Обнаружили положительную существенную связь уровня плоидности и геномного состава образцов с содержанием мистициновой, стеариновой и олеиновой кислот и отрицательную связь с содержанием полиненасыщенных линолевой, линоленовой и насыщенной арахидиновой кислотой.

Содержание насыщенной мистициновой кислоты положительно связано с содержанием других насыщенных кислот (пальмитиновой, стеариновой и арахидиновой), тесно отрицательно ($r=-0,61$, $r=-0,64$) с содержанием полиненасыщенных (линолевой и линоленовой) кислот и не существенно с содержанием олеиновой кислоты. Содержание насыщенной пальмитиновой кислоты положительно связано с содержанием насыщенных (стеариновой и арахидиновой) кислот, тесно отрицательно ($r=-0,71$, $r=-0,54$) с содержанием полиненасыщенных (линолевой и линоленовой) кислот и не существенно с содержанием олеиновой кислоты. Накопление насыщенной стеариновой кислоты положительно было связано ($r=+0,42$) только с содержанием мононенасыщенной олеиновой кислоты и отрицательно с содержанием полиненасыщенных (линолевой и линоленовой) и арахидиновой кислот. Содержание мононенасыщенной олеиновой кислоты положительно тесно связано ($r=+0,55$) только с содержанием линоленовой кислоты и отрицательно ($r=-0,77$) с содержанием линолевой кислоты и не существенно с арахидиновой. Содержание полиненасыщенной линолевой кислоты положительно тесно связано ($r=+0,55$) с содержанием другой полиненасыщенной линоленовой кислоты и не существенно с арахидиновой. Накопление полиненасыщенной линоленовой кислоты тесно положительно связано ($r=+0,64$) с содержанием арахидиновой кислоты. Таким образом было показано, что при увеличении содержания насыщенных и мононенасыщенных жирных кислот в масле овса будет происходить уменьшение содержания полиненасыщенных кислот, которые легко подвергаются окислению при хранении зерна [86].

Крахмал. Важной характеристикой перевариваемости зерна является наличие в нем крахмала. По своей структуре крахмал овса стоит ближе к наиболее крахмалистой культуре - рису и отличается от крахмала пшеницы [224]. Содержание амилозы в крахмале овса в 1,5 раза ниже содержания этого компонента в крахмале пшеницы [587]. Содержание амилозы в крахмале овса составляет 25-30%, и по своим физическим показателям он выгодно отличается от крахмала других зерновых культур [599]. О сортовых особенностях качества крахмала овса можно судить по содержанию в нем амилозы и амилопекти-

на. Соотношение между ними определяет консистенцию каш, их развариваемость. Наибольшие показатели по содержанию крахмала в зерновке овса были найдены у голозерных форм *A. sativa* [158]. У пленчатых форм *A. sativa* было отмечено большое варьирование этого признака [146]. Максимальные показатели по содержанию амилозы в крахмале были найдены у форм *A. byzantina* [158]. Высокое качество крахмала было отмечено у австралийских районированных сортов овса, которые большей частью относятся к виду *A. byzantina* [366]. Содержание амилозы на уровне посевного овса было отмечено и у дикорастущих видов - *A. sterilis*, *A. ludoviciana* и *A. fatua* (табл. 45). Эти данные свидетельствуют о близости состава крахмала культурных видов овса и овсюгов [188].

β -глюканы. Физиологически важным диетическим компонентом зерна считается (1-3)(1-4)- β -D-глюкан, или некрахмалистый водорастворимый полисахарид β -глюкан. При этом отмечается, что данный компонент типичен для всех представителей семейства *Poaceae*: в ячмене его содержание колеблется в пределах 3-11%, у ржи 1-2%, у пшеницы <1%, у других зерновых обнаружены только его следы [773]. Наличие в зерновке овса повышенного количества β -глюканов обуславливает вязкость овсяных отваров. Смешанный β -глюкан эндосперма овса принадлежит к группе неразветвленных полисахаридов, состоящих из 1-4 и 1-3 связанных β -D-глюкопиранозных остатков в различных соотношениях [772]. Изучение β -глюканов у культурных сортов овса связано с использованием их в диетических целях и в медицинской промышленности [406]. Данные по этому показателю у дикорастущих видов овса очень немногочисленны. Среди диплоидных видов повышенное содержание β -глюканов (табл. 45) отмечено у *A. strigosa* и *A. hirtula* (4,6-5,5%), *A. damascena* и *A. atlantica*; у тетраплоидных видов (кроме *A. vaviloviana*) это значение в среднем было на уровне 3,2% [483, 402, 554]. При изучении ограниченного набора образцов дикорастущих видов, в том числе и *A. sterilis*, было показано, что все гексаплоидные виды (*A. fatua*, *A. occidentalis*, *A. byzantina*) имели повышенное количество β -глюканов (до 6%) в зерновке [262, 334, 554, 760]. Изучение американской коллекции овса по данному признаку показало, что этот показатель может иметь разброс от 2,6% до 8,5% [597, 599]. Различные авторы определяют наличие β -глюканов в зерновке овса на уровне от 1,9% до 7,5% [773, 774]. Изучение группы водорастворимых полисахаридов, к которой относятся β -глюканы, у сортов гексаплоидного культурного овса коллекции ВИР выявило, что в целом в зерне этот показатель варьирует от 2,58% до 3,52% [160]. В рамках совместного Российско-Шведского проекта между ВИР (Россия) и Нордическим генным банком (Швеция) было проведено изучение сортов овса на содержание β -глюканов. Содержание данного показателя колебалось от 3,3 % до 6,2 %. Наибольшее содержание β -глюканов (более 5%)

было найдено у сортов Кировец, Аргамак (Кировская обл.), Спринт 2 (Свердловская обл.), Aslak (Финляндия), Belinda (Швеция). Кроме того, были выделены следующие образцы из коллекции ВИР, являющиеся источниками повышенного содержания β -глюканов: Теремок (Кировская обл.), Амурский утес (Хабаровский кр.), Синельниковский 28 (Украина), Holden, Spear, Wright (США).

При внутривидовом скрещивании этот признак наследуется полигенно с аддитивным эффектом [396]. Этот показатель варьирует в зависимости от места и условий выращивания, но не столь сильно, как содержание белка и масла в зерновке. В то же время, содержание β -глюканов не зависит от размера самой зерновки [240, 343, 553, 596]. Исследования показали, что увеличение количества β -глюканов, с одной стороны, отрицательно зависит от накопления белка в зерновке [554], с другой - прямо пропорционально увеличению белка и обратно пропорционально содержанию жира в зерновке [433]. По всей видимости, это объясняется тем, что динамика накопления β -глюканов в зерновке отличается от динамики накопления других биохимических компонентов [299].

Витамины. По содержанию витаминов группы В - тиамина, рибофлавина, ниацина и холина *A. byzantina* среди гексаплоидных культурных видов имел наивысшие показатели вместе с голозерными формами *A. sativa* [125]. По содержанию витамина В₁ овсяные продукты не уступают гречневой крупе и превосходят пшеницу и ячмень [5]. Финскими исследователями было определено, что накопление тиамин в зерновках овса в большей степени зависит от условий выращивания, и в меньшей от генотипа сорта, хотя были выделены финские сорта с содержанием тиамин более 7% [389].

Кроме водорастворимых витаминов группы В овес содержит жирорастворимый витамин Е (токоферолы и токотриенолы). Отмечается, что эти вещества обладают повышенными антиоксидантными свойствами [598], что придает такому маслу большую устойчивость против окисления. Как токоферолы, так и токотриенолы имеют ряд изомерных форм, обозначаемые буквами α , β , γ и δ . Всего в состав витамина Е может входить восемь таких изомеров, большую часть из которых составляют α изомеры (70-85%), где δ изомеры составляют не более 1%. Общее содержание токоферолов у сортов овса может достигать до 2,6–3,2 мг/100 г, что составляет значение на порядок ниже, чем у ячменя [758]. У американских сортов этот показатель достигает до 4 мг/100 г. У высоко масличных линий содержание α -токотриенолов тесно коррелирует с содержанием масла [599]. По предварительным данным, общее содержание токоферолов у голозерных сортов овса в 2 - 3,5 раза превосходит их содержание у пленчатых. По всей видимости, это защитная реакция растений на окисление масла голых зерновок, не защищенных цветковыми пленками

от воздействия внешних условий. Кроме того, определено, что у разных сортов содержание α изомера составляет 53-55% от общего количества токоферолов, сумма $\beta+\gamma$ – 32-40% и δ – может достигать до 15%.

Изучение влияния на овес различных мутагенов выявило, что высокое количество токоферолов в растениях вида *A. ventricosa* объясняется тем, что он менее подвержен воздействию физических и химических мутагенов по сравнению с родственным ему видом *A. bruhnsiana*, так как последний имеет низкое содержание токоферолов в растениях и более узкий ареал распространения по сравнению с первым видом [3, 4].

Стеро́лы. Важным компонентом растительных масел являются стеролы. Их содержание колеблется по разным данным от 0,1% до 9,3% от общего содержания жирных кислот в зерновках овса. Этот показатель часто зависит не только от генотипа овса, но также и от метода их экстракции. Из шести компонентов стеролов, основным в овсе является ситостерол, содержание которого достигает до 70% от общего содержания стеролов, кроме этого около 20% составляют кампестерол и стигмастерол [691, 758, 780].

По предварительным данным, общее содержание стеролов у сортов овса может составлять у пленчатых форм - 1,7-2,4% и у голозерных – 2,3-2,6%.

Авенантрамиды. К классу фенольных соединений с антиоксидантной и биологической активностью относятся авенантрамиды. Эти вещества алкалоидной природы, которые имеют три основных компонента, были найдены в зерновках и в цветковых пленках овса в 1989 г. [598]. В зерновках было обнаружено 25 и в пленках 20 компонентов этих веществ [758]. В настоящее время из них выделяют три доминирующих компонента, которые были названы 2p, 2f и 2c [599]. В основном авенантрамиды содержатся в зерновке овса, но при поражении растений корончатой ржавчиной или гельминтоспориозом они начинают синтезироваться в листьях, как средство защиты от возбудителей болезней [598]. В зерновках овса общее содержание авенантрамидов может достигать до 4-13,2 мг/100 г. Предположительно содержание этих веществ у голозерных сортов овса больше, чем у пленчатых, в тоже время на их содержание оказывают большое влияние генотип сорта и условия его выращивания. Отмечается, что авенантрамиды имеют антиаллергенное и анти-раздражающее действие на кожные покровы человека и домашних животных, так как их структура подобна некоторым веществам, имеющим фармацевтические антиаллергенные и терапевтические свойства. [599, 758].

Антиоксидантная активность. С середины 30-х годов XX столетия мука овса использовалась как натуральный антиокислитель. В США на основе этого был разработан продукт под названием Avenex, который использовался как эффективный антиоксидант

при длительном хранении натурального и сухого молока, сливочного масла, мороженого, рыбьего жира, оливкового масла, бекона, сала, замороженной рыбы и мясного фарша, различных круп и других продуктов. Овсяную муку использовали непосредственно при производстве самих изделий или при их упаковке. Для этих целей выпускалась специальная упаковочная бумага, пропитанная Avenex'ом. Кроме того, в продажу был выпущен ряд натуральных антиокислителей на основе овсяной муки – это Avenol и Aveeno. В последующем было проведено более углубленное изучение антиоксидантных свойств овсяной муки по сравнению с химическими антиоксидантами. Было установлено, что при добавлении стеролов, выделенных из овса, в нагретое соевое масло процесс окисления значительно замедлялся по сравнению с контролем. В настоящее время наряду, с широким использованием синтетических антиоксидантов овсяная мука находит свое стабильное применение в качестве натурального ингредиента при получении экологически чистых продуктов [780].

Изучение кормовых достоинств образцов овса из Индии показало, что ряд видов имеет пониженное количество лигнина и кремнистых соединений в зеленой массе, что улучшает ее скармливаемость животным. К таким видам относятся диплоиды *A. strigosa*, *A. ventricosa*, тетраплоиды - *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. abyssinica*, гексаплоиды - *A. sterilis*, *A. ludoviciana* [517].

Таким образом, содержание различных качественных химических компонентов в зерновке и надземной массе овса довольно значительно, что делает эту культуру ценной для использования в пищевых и кормовых целях. Кроме этого, существуют источники различных признаков качества зерна и зеленой массы, которые с успехом могут быть использованы для улучшения этих показателей у возделываемых сортов овса.

Таблица 45. Известные источники повышенного содержания биохимических компонентов в зерновке у видов овса.

Вид	Геном	Наличие источников повышенного содержания				
		белка	масла	β-глюко- нов	крахмала	авенан- трамиды
<i>A. bruhnsiana</i>	Cv	+				
<i>A. ventricosa</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. strigiosa</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	+	+	+	+	
<i>A. sativa</i>	ACD	+	+	+	+	+

Таблица 46. Содержание белка в зерне дикорастущих видов овса. (Пушкин, 1989-1991 гг.).

Год изучения	Содержание белка на голое зерно, %	
	колебания	среднее
1989	17,8–28,2	21,0±2,9
1990	13,6–26,9	19,6±3,0
1991	14,4–21,1	17,7±1,6

Таблица 50. Содержание масла в зерновке дикорастущих видов овса. (Пушкин, 1994-1996 гг.).

Год изучения	Содержание масла на голое зерно, %	
	колебания	среднее
1994	5,6–10,3	8,1±1,3
1995	3,9–11,3	8,6±1,8
1996	6,8–10,1	8,4±1,0

Таблица 47. Характеристика дикорастущих видов овса по содержанию белка и масла в зерне (Пушкин, 1986-1997 гг.).

Вид	Содержание белка, %	Содержание масла, %
<i>A. ventricosa</i>	15,4	8,7
<i>A. clauda</i>	10,2	8,9
<i>A. pilosa</i>	9,7	10,4
<i>A. longiglumis</i>	22,1	7,6
<i>A. canariensis</i>	14,7	11,2
<i>A. wiestii</i>	17,9	8,8
<i>A. hirtula</i>	13,7	7,4
<i>A. atlantica</i>	20,1	7,6
<i>A. barbata</i>	20,2	7,2
<i>A. vaviloviana</i>	17,3	6,8
<i>A. magna</i>	21,9	7,6
<i>A. murphyi</i>	19,1	8,9
<i>A. fatua</i>	17,4	9,1
<i>A. occidentalis</i>	19,8	7,8
<i>A. ludoviciana</i>	17,5	9,8
<i>A. sterilis</i>	21,9	8,0
<i>A. sativa</i> Borrus	14,5	6,8
HCP _{0,05}	4,3	1,8

Таблица 51. Жирнокислотный состав масла видов овса.

Вид	Жирные кислоты, % от суммы						
	C14:0	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0
<i>A. ventricosa</i>	0,1	16,0	1,3	41,3	39,6	1,7	-
<i>A. clauda</i>	0,1	16,7	0,8	39,1	41,3	2,0	-
<i>A. pilosa</i>	0,1	15,0	0,9	39,4	42,4	2,2	-
<i>A. longiglumis</i>	0,1	14,6	1,7	44,2	36,8	2,6	-
<i>A. canariensis</i>	0,1	16,2	1,3	44,4	35,8	2,2	-
<i>A. wiestii</i>	0,1	17,0	0,9	47,6	32,1	2,3	-
<i>A. hirtula</i>	0,1	15,6	1,0	47,0	34,3	2,0	-
<i>A. atlantica</i>	0,1	17,6	1,5	45,5	32,8	2,5	-
<i>A. barbata</i>	0,2	18,5	1,3	44,5	33,0	1,7	1,3
<i>A. vaviloviana</i>	0,1	17,3	0,7	41,1	38,8	2,0	-
<i>A. magna</i>	0,2	16,7	1,2	46,1	33,9	1,3	0,9
<i>A. murphyi</i>	0,3	17,2	1,3	44,6	34,3	2,3	-
<i>A. fatua</i>	0,2	18,8	1,6	46,9	30,9	0,9	0,7
<i>A. occidentalis</i>	0,2	16,5	1,5	45,0	34,4	0,9	-
<i>A. ludoviciana</i>	0,2	17,3	1,6	46,5	32,9	0,8	0,8
<i>A. sterilis</i>	0,2	19,3	2,0	45,0	31,6	0,7	0,7
<i>A. sativa</i> Borrus	0,2	18,3	1,4	39,8	38,1	1,4	0,8

Таблица 53. Связь содержания отдельных жирных кислот между собой и вклад уровня плоидности и состава геномов в процесс их накопления.

	C _{14:0}	C _{16:0}	C _{18:0}	C _{18:1}	C _{18:2}	C _{18:3}	C _{20:0}
Плоидность	0,36 ⁺	+НС	0,41 ⁺⁺	0,40 ⁺⁺	-0,39 ⁺	-0,61 ⁺⁺⁺	-0,61 ⁺⁺⁺
Геномы	0,41 ⁺⁺	+НС	0,39 ⁺	0,57 ⁺⁺⁺	-0,54 ⁺⁺⁺	-0,56 ⁺⁺⁺	-0,60 ⁺⁺⁺
C _{14:0}		0,65 ⁺⁺⁺	0,47 ⁺⁺	+НС	-0,61 ⁺⁺⁺	-0,64 ⁺⁺⁺	0,35 ⁺
C _{16:0}			0,50 ⁺⁺	+НС	-0,71 ⁺⁺⁺	-0,54 ⁺⁺⁺	0,54 ⁺⁺⁺
C _{18:0}				0,42 ⁺⁺	-0,65 ⁺⁺⁺	-0,50 ⁺⁺	-0,32 ⁺
C _{18:1}					-0,77 ⁺⁺⁺	0,55 ⁺⁺⁺	-НС
C _{18:2}						0,55 ⁺⁺⁺	-НС
C _{18:3}							0,64 ⁺⁺⁺

⁺ - существенно при P_{0,95}, ⁺⁺ - существенно при P_{0,99}, ⁺⁺⁺ - существенно при P_{0,999}

Таблица 52. Жирнокислотный состав масла видов овса в зависимости от года репродукции.

№ по каталогу ВИР	Вид, сорт	Год изучения	Жирные кислоты, % от суммы						
			C14:0	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0
3	<i>A. hirtula</i>	1971	0,2	18,8	0,9	46,9	30,7	1,3	1,2
3	<i>A. hirtula</i>	1995	0,1	15,6	1,0	47,0	34,3	2,0	-
12	<i>A. vaviloviana</i>	1971	0,3	21,2	1,6	47,0	27,7	0,9	1,3
12	<i>A. vaviloviana</i>	1993	0,1	17,3	0,7	41,1	38,8	2,0	-
145	<i>A. magna</i>	1982	0,3	17,3	1,2	45,5	33,8	1,0	0,9
145	<i>A. magna</i>	1995	0,1	15,5	1,0	45,0	36,7	1,7	-
11452	<i>A. sativa</i> Lodi	1971	0,2	20,2	1,8	45,7	30,8	0,7	0,6
11858	<i>A. sativa</i> Pettis	1982	0,2	15,2	1,5	43,7	37,7	1,0	0,6
12300	<i>A. sativa</i> Wright	1982	0,2	19,2	1,3	45,0	32,7	0,7	0,9
12299	<i>A. sativa</i> Spear	1984	0,2	17,2	1,5	41,8	36,9	1,5	0,9
11840	<i>A. sativa</i> Borrus	1989	0,2	18,3	1,4	39,8	38,1	1,4	0,8

Таблица 49. Связь содержания белка и отдельных аминокислот между собой.

	Белок	Лизин	Гисти-дин	Арги-нин	Аспара-гин	Трео-нин	Серин	Глута-мин	Пролин	Глицин	Аланин	Валин	Метио-нин	Изолей-цин	Лейцин	Тиро-зин	Фенил-аланин
Белок		0,78 ⁺⁺⁺	0,73 ⁺⁺	0,93 ⁺⁺⁺	0,79 ⁺⁺⁺	0,94 ⁺⁺⁺	0,67 ⁺⁺	0,90 ⁺⁺⁺	0,78 ⁺⁺⁺	0,85 ⁺⁺⁺	0,89 ⁺⁺⁺	0,86 ⁺⁺⁺	+НС	0,96 ⁺⁺⁺	0,86 ⁺⁺⁺	0,78 ⁺⁺⁺	0,94 ⁺⁺⁺
Лизин			0,71 ⁺⁺	0,67 ⁺⁺	0,63 ⁺⁺	0,79 ⁺⁺⁺	0,62 ⁺	0,63 ⁺⁺	+НС	0,73 ⁺⁺	0,60 ⁺	0,62 ⁺	+НС	0,73 ⁺⁺	0,64 ⁺⁺	0,80 ⁺⁺⁺	0,74 ⁺⁺
Гистидин				0,63 ⁺⁺	0,67 ⁺⁺	0,81 ⁺⁺⁺	0,69 ⁺⁺	+НС	+НС	0,72 ⁺⁺	+НС	0,70 ⁺⁺	0,76 ⁺⁺⁺	0,81 ⁺⁺⁺	0,55 ⁺	0,88 ⁺⁺⁺	0,78 ⁺⁺⁺
Аргинин					0,70 ⁺⁺	0,89 ⁺⁺⁺	0,55 ⁺	0,79 ⁺⁺⁺	0,77 ⁺⁺⁺	0,75 ⁺⁺⁺	0,89 ⁺⁺⁺	0,91 ⁺⁺⁺	0,52 ⁺	0,90 ⁺⁺⁺	0,75 ⁺⁺⁺	0,70 ⁺⁺	0,90 ⁺⁺⁺
Аспарагин						0,80 ⁺⁺⁺	0,51 ⁺	0,69 ⁺⁺	+НС	0,73 ⁺⁺	0,55 ⁺	0,57 ⁺	+НС	0,73 ⁺⁺	0,61 ⁺	0,68 ⁺⁺	0,80 ⁺⁺⁺
Треонин							0,63 ⁺⁺	0,76 ⁺⁺⁺	0,68 ⁺⁺	0,79 ⁺⁺⁺	0,78 ⁺⁺⁺	0,85 ⁺⁺⁺	0,61 ⁺	0,94 ⁺⁺⁺	0,75 ⁺⁺⁺	0,87 ⁺⁺⁺	0,96 ⁺⁺⁺
Серин								0,52 ⁺	0,52 ⁺	0,53 ⁺	0,57 ⁺	0,69 ⁺⁺	0,52 ⁺	0,70 ⁺⁺	0,52 ⁺	0,63 ⁺⁺	0,69 ⁺⁺
Глутамин									0,77 ⁺⁺⁺	0,77 ⁺⁺⁺	0,87 ⁺⁺⁺	0,63 ⁺⁺	+НС	0,81 ⁺⁺⁺	0,89 ⁺⁺⁺	+НС	0,74 ⁺⁺
Пролин										0,53 ⁺	0,91 ⁺⁺⁺	0,78 ⁺⁺⁺	+НС	0,73 ⁺⁺	0,73 ⁺⁺	+НС	0,67 ⁺⁺
Глицин											0,59 ⁺	0,62 ⁺⁺	+НС	0,82 ⁺⁺⁺	0,76 ⁺⁺⁺	0,73 ⁺⁺	0,74 ⁺⁺
Аланин												0,85 ⁺⁺⁺	+НС	0,85 ⁺⁺⁺	0,80 ⁺⁺⁺	0,52 ⁺	0,81 ⁺⁺⁺
Валин													0,74 ⁺⁺⁺	0,90 ⁺⁺⁺	0,65 ⁺⁺	0,77 ⁺⁺⁺	0,91 ⁺⁺⁺
Метионин														0,65 ⁺⁺	+НС	0,79 ⁺⁺⁺	0,66 ⁺⁺
Изолейцин															0,84 ⁺⁺⁺	0,85 ⁺⁺⁺	0,95 ⁺⁺⁺
Лейцин																0,58 ⁺	0,74 ⁺⁺
Тирозин																	0,89 ⁺⁺⁺

3

⁺ - существенно при $P_{0,95}$, ⁺⁺ - существенно при $P_{0,99}$, ⁺⁺⁺ - существенно при $P_{0,999}$

Таблица 48. Аминокислотный состав белка дикорастущих видов овса (Пушкин, 1990 г.).

Аминокислота	<i>A. barbata</i>		<i>A. ludoviciana</i>		<i>A. sterilis</i>		<i>A. fatua</i>		Borrus	НСР ₀₅
	%	г/100 г	%	г/100 г	%	г/100 г	%	г/100 г	%	%
Лизин	5,6	0,8	4,6	0,6	4,7	0,9	4,9	0,9	6,2	0,5
Гистидин	4,5	0,7	3,7	0,5	3,5	0,6	3,5	0,6	4,2	0,4
Аргинин	8,3	1,4	8,5	1,2	8,6	1,6	8,3	1,5	7,9	0,2
Аспарагин	7,6	1,2	7,0	1,0	7,8	1,4	7,4	1,3	7,7	1,1
Треонин	4,8	0,8	4,4	0,6	4,4	0,8	4,3	0,8	4,6	0,2
Серин	5,9	1,0	5,5	0,8	5,4	1,0	4,8	0,9	6,5	0,7
Глутамин	13,4	2,2	15,3	2,2	15,5	2,8	16,6	3,0	15,7	0,7
Пролин	5,1	0,8	5,9	0,8	5,7	1,0	5,7	1,0	5,5	0,3
Глицин	3,8	0,6	3,9	0,6	3,8	0,7	3,9	0,7	4,3	0,3
Аланин	4,9	0,8	5,7	0,8	5,6	1,0	5,6	1,0	5,3	0,6
Валин	7,6	1,2	7,1	1,0	7,1	1,3	6,2	1,1	6,9	0,3
Метионин	3,0	0,5	2,3	0,3	2,0	0,4	1,9	0,3	2,6	0,1
Изолейцин	5,5	0,9	5,1	0,7	5,2	0,9	5,0	0,9	5,0	0,1
Лейцин	7,0	1,2	7,9	1,1	8,1	1,5	8,5	1,5	7,6	0,5
Тирозин	4,8	0,8	4,1	0,6	4,3	0,8	4,3	0,7	4,2	0,2
Фелаланин	7,1	1,2	6,2	0,8	6,5	1,2	6,1	1,1	6,0	0,1

УСТОЙЧИВОСТЬ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Повышение абиотической устойчивости создаваемых сортов в большей степени повышает общую адаптивность важнейших сельскохозяйственных культур. Овес обладает целым спектром физиологических признаков, которые позволяют ему произрастать в контрастных условиях. Важнейшие районы происхождения и разнообразия всего рода находятся, большей частью, в аридных зонах с недостаточным увлажнением и разной степенью засоления и кислотности почвы, а иногда и пониженных температур, при подъеме в горные области, поэтому засухо-, холодо-, солеустойчивость, алюмотолерантность и сопряженные с ними признаки являются характерными для многих видов овса.

Отношение отдельных форм и видов сельскохозяйственных культур к реакции почвенной среды также может быть разнообразным и влияет, в свою очередь, на общую адаптивность растений [66, 676]. Неблагоприятные эдафические условия являются одним из лимитирующих факторов внешней среды. Они влияют на поступление основных элементов питания в растение [589], на продолжительность прохождения отдельных фаз развития и вегетационного периода, на отдельные элементы продуктивности и, в конечном счете, на общую продуктивность растений [175, 419]. Культурный овес менее требователен к почве, чем пшеница и ячмень, и может расти на супесчаных, глинистых и торфянистых почвах. Посевной овес лучше других зерновых культур переносит повышенную кислотность, а сорта культурного вида *A. byzantina* могут произрастать в засушливых условиях и на засоленных почвах [46, 146, 151]. Это подтверждает данные Н. И. Вавилова [12] о том, что средиземноморские культурные овсы - *A. byzantina* и отдельные формы песчаного овса *A. strigosa* отличаются хорошей выносливостью или толерантностью к засоленности почв. По другим данным, несмотря на значительные различия по солеустойчивости внутри основных сельскохозяйственных культур, значения этого признака достоверно снижаются от пшеницы через ячмень к посевному овсу. В то же время, при оценке большого количества образцов культурных растений и их диких сородичей могут быть выделены перспективные формы с повышенными показателями устойчивости по этому признаку [175].

Изучение влияния почвенных факторов на растение проводится с использованием различных методик. Для выделения устойчивых форм используют модельные опыты в водной культуре, которая позволяет быстро оценить материал на стадии проростков [195, 515, 567], с использованием методов культуры ткани [427] и непосредственно в полевом эксперименте [716]. При изучении большого набора сортов посевного овса в водной куль-

туре на стадии проростков были выделены солеустойчивые формы [746]. Изучение форм культурного диплоидного вида *A. strigosa* в сравнении с ячменем в полевых условиях показало, что корни песчаного овса проникали в почву глубже, чем ячменя, притом что корни ячменя доходили только до засоленного горизонта, а песчаного овса проникали на всю его глубину [595]. В результате изучения представительного набора форм *A. sativa* и *A. strigosa* было показано, что наибольшей алюмотолерантностью отличаются формы *A. strigosa*, в то же время было установлено, что формы посевного овса обладают большим разнообразием по изученному признаку [322].

В целом, овес посевной принято считать относительно устойчивым к эдафическим стрессам, согласно имеющимся классификациям по уровню кислотоустойчивости он занимает промежуточное положение между рожью и пшеницей [196]. При этом установлено, что степень негативной реакции сортов на почвенную алюмотоксичность значительно варьирует в зависимости от их эколого-географического происхождения.

Особую актуальность приобретают исследования по поиску новых источников эдафической устойчивости среди дикорастущих сородичей зерновых культур, так как культурные виды в процессе эволюции в большинстве случаев утратили многие признаки, первоначально свойственные дикорастущим предкам. Среди дикорастущих видов *A. wiestii*, *A. ludoviciana* и *A. sterilis* были отмечены формы, которые отличались большой ксероморфностью и выносливостью к неблагоприятным условиям среды: засухе, жаре, резким колебаниям температуры и обладали некоторой солевыносливостью [363, 392]. Этой же точки зрения придерживаются и другие исследователи, указывая на формы этих видов, происходящие из Дагестана и Азербайджана [171].

Изучение 260 образцов диплоидных, тетраплоидных и гексаплоидных видов овса, проводимое на проростках в водной культуре, показало значительную межвидовую изменчивость признака алюмотолерантности, который измерялся по приросту зародышевых корней. Усредненная величина прироста корня (ПК) в опыте варьировала от 0,07 до 2,39 см.

При рассмотрении разнообразия алюмоустойчивости на уровне вида было определено, что для диплоидных дикорастущих видов характерна устойчивость к этому воздействию (балл 1-2). Большая часть образцов видов *A. longiglumis*, *A. wiestii* и *A. hirtula* была устойчива (граф. 6). Формы вида *A. longiglumis* отличались наиболее высокой алюмоустойчивостью - ПК составил 2,39 см. Целиком неустойчивыми оказались наиболее примитивные виды с геномом Cv - *A. ventricosa*, *A. clauda* и *A. pilosa*. Вид *A. canariensis* отличался значительным разнообразием по данному признаку, но большая часть образцов бы-

ла слабоустойчива или неустойчива. Вид *A. atlantica*, наоборот, имел половину образцов, устойчивых и половину среднеустойчивых на воздействие алюмостресса. Следует выделить высокоустойчивые образцы диплоидных видов: *A. longiglumis* из Марокко, *A. wiestii* из Египта. Кроме того, устойчивыми к этому воздействию были формы *A. longiglumis* из Марокко и Израиля, *A. wiestii* из Азербайджана, *A. hirtula* из Испании, Италии и Туниса, *A. canariensis* с Канарских о-вов (Испания) и *A. atlantica* из Марокко.

Тетраплоидные дикорастущие виды в целом характеризовались хорошей устойчивостью (балл 1-2). Наиболее устойчивыми можно назвать виды с геномом АВ - *A. barbata* и *A. vaviloviana* (граф. 6). Полной неустойчивостью или слабой устойчивостью (балл 4-5) характеризовались виды с геномом С - это *A. magna*, *A. murphyi*, и *A. insularis*, а также *A. agadiriana* (геном АВ). Высокоустойчивые образцы были выделены из тетраплоидного вида *A. vaviloviana* из Эфиопии. Наибольшее количество устойчивых форм принадлежали к *A. barbata* из Азербайджана, Туркменистана, Португалии, Испании, Италии, Греции, Сирии, Израиля и Эфиопии [508].

В географическом аспекте для диплоидных и тетраплоидных видов (табл. 54) на Европейском континенте характерно наличие устойчивых (балл 1-2) форм (77% от всех изученных образцов). Большинство устойчивых образцов было найдено в Португалии, Италии и России (балл 1-2). Из набора образцов Азиатского происхождения 47% были неустойчивы и 23% среднеустойчивы - в основном, образцы из Турции и Сирии. Для форм из стран Африки была характерна большая контрастность в проявлении этого признака. Устойчивые формы, которые составляли 38% от изученных образцов, происходили из Туниса, Египта и Эфиопии, а неустойчивые (42%) – из Алжира, Ливии и Ливана. Следует отметить, что наибольшее количество устойчивых образцов было найдено в Азербайджане и, особенно, в Эфиопии (14 образцов).

Гексаплоидные виды отличались большим разнообразием по изученному признаку, но в целом они были только среднеустойчивы (балл 3) к воздействию алюминия (граф. 6). Полностью устойчивых видов найдено не было, средней устойчивостью (балл 3) характеризовались виды *A. fatua*, *A. sterilis* и *A. ludoviciana*. Формы *A. occidentalis* имели в равной мере как хорошую, так и среднюю устойчивость. У этой группы видов были выделены только две высокоустойчивые формы вида *A. ludoviciana* из Афганистана и Эфиопии. Наибольшая группа устойчивых форм относилась к *A. sterilis* из Турции, Ирана, Ирака, Сирии, Израиля, Марокко, Эфиопии и Кении. Устойчивые образцы были также отмечены у *A. fatua* из Грузии, Болгарии, Польши, Словакии и Монголии, *A. ludoviciana* из Ирака, Алжира и Ливана, *A. occidentalis* из Испании (Канарские о-ва) [508].

Распределение по континентам (табл. 55) устойчивых и восприимчивых к алюмострессу образцов для группы гексаплоидных видов демонстрировало, что с Европейского континента происходят 42% устойчивых форм, большая часть которых сосредоточена в Испании, Болгарии и Словакии, а неустойчивые формы сосредоточены в Греции. Для Азиатского континента характерна восприимчивость (55% неустойчивых форм) к алюмострессу. Устойчивость проявили только образцы из Афганистана и Сирии, а неустойчивые формы были из Грузии, Турции, Ирана и Ирака. С Африканского континента происходит 59% среднеустойчивых форм, большая часть которых сосредоточена в Тунисе, Ливане, Марокко, Алжире и Кении. Образцы из Эфиопии были наполовину устойчивы (самый большой процент в группе – 50%) и на половину среднеустойчивы [508].

Корреляционный анализ данных показал, что связь между уровнем ploидности, геномным составом и алюмотолерантностью всех изученных образцов была отрицательной, но не существенной по величине. Связь между геномным составом диплоидных видов и их алюмотолерантностью показала, что коэффициент детерминации этих признаков был равен 31,4% при существенном коэффициенте корреляции $r=-0,56$, тетраплоидные виды имели соответствующие положительные показатели +23,0% и +0,48. Это говорит о том, что диплоидные и тетраплоидные виды с геномом С были менее устойчивы, чем образцы с другим геномным составом. Коэффициент корреляции, высчитанный между алюмотолерантностью и положением места сбора образца (широта, долгота и высота н.у.м.), показал достоверное существенное значение только с широтой местности. Было определено, что эта связь на 14,2% детерминирована этим параметром при существенном достоверном коэффициенте корреляции $r=+0,38$. Это говорит о том, что, скорее всего, алюмотолерантные формы были собраны в более южных районах, начиная с 40 широты северного полушария. Меридианальное и высотное расположение места сбора не играло существенной роли при характеристике изученного показателя. Таким образом, можно говорить, что устойчивые формы в большинстве случаев происходят из северной части Африканского континента, из Эфиопии и Кении [86].

Изучение 13 образцов разного уровня ploидности, проводимое с использованием рулонного метода, показало значительную межвидовую изменчивость признака солеустойчивости, который измерялся по длине и по приросту зародышевых корней при разных уровнях концентрации солевого раствора.

При рассмотрении разнообразия солеустойчивости на уровне отдельных образцов было определено, что все изученные формы были устойчивы к данному воздействию (табл. 56). Изучение проводилось на двух концентрациях солевого раствора в 12 атм и 15

атм. Считается, что критической концентрацией для зерновых культур является порог в 10-12 атм, после которого прирост корней у неустойчивых форм прекращается и большинство растений гибнет. В нашем опыте все образцы увеличивали длину и прирост корешков в солевом растворе очень высокой концентрации по сравнению со стандартом опыта. Наиболее устойчивыми формами были *A. wiestii* из Азербайджана, *A. barbata* из Португалии, *A. fatua* из Грузии и Казахстана. Высокоустойчивым образцом оказался *A. ludoviciana* из Азербайджана, длина его корней в опыте увеличивалась от 117% до 178%, а прирост корней за 4 дня составил от 121% до 221% в солевом растворе при 12 атм и 15 атм соответственно [86].

Другой комплекс признаков имеет отношение к процессу адаптации овса к пониженным и отрицательным температурам, связанному с эдафическим стрессом. Такие абиотические признаки, как холодостойкость и зимостойкость, очень важны для зимующих форм культурного овса. Эти свойства наиболее характерны для большинства дикорастущих видов, так как они по большей части имеют озимый или полуозимый тип развития. Тетраплоидный многолетний перекрестноопыляемый вид *A. macrostachya* характеризуется среди видов овса повышенной зимостойкостью, которая может быть передана культурным видам [480, 500]. Почти что все формы гексаплоидных сорно-полевых видов обладают холодо- и зимостойкостью. Изучение видов *A. fatua* и *A. ludoviciana* в полевых и лабораторных условиях подтвердило их холодостойкость [334, 481, 602]. Зимостойкость некоторых природных популяций *A. fatua* была отмечена в условиях Узбекистана [8]. Гибриды с этим видом обладали морозоустойчивостью в стадии проростков [199, 200]. Морозоустойчивость отмечается у образцов *A. sterilis* из Греции, Израиля и Турции [307, 386]. При анализе гибридов F₁ было установлено, что устойчивость к морозу контролируется рецессивными генами с аддитивным эффектом; в F₂ наблюдается трансгрессия, в связи с чем вид *A. sterilis* может быть источником аллелей генов холодостойкости [623]. Другой вид *A. ludoviciana*, по мнению А. И. Мальцева [97] относится к настоящим озимым растениям, особенно формы из Украины (п-ов Крым). Этот вид включен в программу создания озимых сортов овса в Великобритании [734].

Таким образом, дикорастущие виды овса показали большое разнообразие по кислото- и солеустойчивости независимо от уровня пloidности. Все выделенные образцы могут быть источниками устойчивости к этим абиотическим факторам, а гексаплоидные формы могут напрямую передавать эти признаки при скрещивании с посевным овсом.

Таблица 54. Характеристика диплоидных и тетраплоидных дикорастущих видов овса по алюмотолерантности в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	1-2	3	4-5
Португалия	100	-	-
Испания	40	10	50
Франция	-	-	100
Италия	83	-	17
Греция	50	50	-
Кипр	-	-	100
Россия	100	-	-
Европа	77	9	14
Азербайджан	39	22	39
Туркменистан	100	-	-
Турция	20	-	80
Иран	34	66	-
Ирак	-	-	100
Сирия	50	-	50
Израиль	21	25	54
Азия	30	23	47
Марокко	19	10	71
Алжир	-	-	100
Тунис	66	-	34
Ливия	-	-	100
Ливан	-	-	100
Египет	100	-	-
Эфиопия	50	32	18
Африка	38	20	42

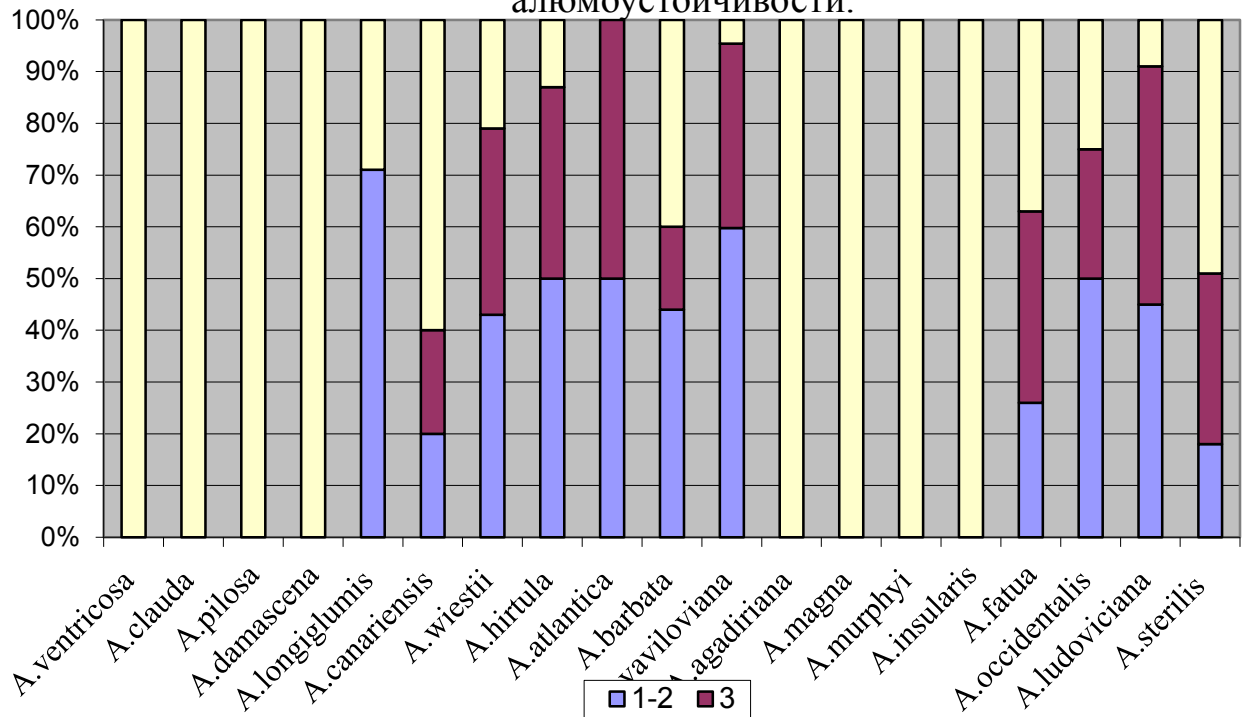
Таблица 55. Характеристика гексаплоидных дикорастущих видов овса по алюмотолерантности в зависимости от географического происхождения.

Страна происхождения	Распределение образцов по баллам устойчивости, %		
	1-2	3	4-5
Испания	50	25	25
Франция	-	100	-
Греция	-	-	100
Болгария	100	-	-
Словакия	100	-	-
Польша	33	34	33
Украина	-	100	-
Европа	42	33	25
Азербайджан	-	100	-
Армения	-	100	-
Грузия	34	-	66
Казахстан	-	100	-
Таджикистан	-	100	-
Афганистан	100	-	-
Турция	17	25	58
Сирия	50	50	-
Иран	12	18	70
Ирак	25	-	75
Израиль	23	38	39
Азия	18	27	55
Марокко	17	66	17
Алжир	40	60	-
Тунис	-	50	50
Ливан	14	43	43
Эфиопия	50	50	-
Кения	34	66	-
Африка	24	59	17

Таблица 56. Характеристика дикорастущих видов овса по солеустойчивости.

№ по каталогу ВИР	Вид	Страна	Процент длины корней от контроля		Процент прироста корней от контроля	
			12 атм	15 атм	12 атм	15 атм
285	<i>A. wiestii</i>	Азербайджан	91	90	103	81
196	<i>A. barbata</i>	Азербайджан	63	59	51	59
1757	<i>A. barbata</i>	Португалия	81	76	82	59
1762	<i>A. barbata</i>	Португалия	110	61	103	55
4	<i>A. vaviloviana</i>	Эфиопия	65	75	62	76
145	<i>A. magna</i>	Марокко	61	57	54	52
31	<i>A. fatua</i>	Казахстан	79	113	70	111
46	<i>A. fatua</i>	Грузия	68	108	60	106
25	<i>A. fatua</i>	Польша	49	48	41	41
28	<i>A. fatua</i>	Монголия	52	58	43	53
104	<i>A. ludoviciana</i>	Азербайджан	178	117	221	121
90	<i>A. ludoviciana</i>	Афганистан	82	86	75	73
502	<i>A. sterilis</i>	Израиль	61	78	48	72

График 6. Характеристика дикорастущих видов овса по
алюмоустойчивости.



ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ВАЖНЕЙШИХ СЕЛЕКЦИОННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Географическое изучение распространения различных признаков культурных растений и их диких сородичей помогает определить закономерности их распределения. Увязывание географического распределения признаков с территориями центров происхождения культурных растений указывает на природу проявления того или иного признака. Центры происхождения с сосредоточением доминантных генов, открытые Н. И. Вавиловым (1965а), представлены как зоны, в которых признаки претерпели длительную эволюцию и их адаптивные свойства закреплены действием естественного отбора. Зоны сосредоточения рецессивных форм – это районы интенсивного мутационного формообразования, проходившего в недавнем прошлом, располагающиеся по краям центров происхождения. Установление закономерностей географического распределения аллелей генов создает представление о центрах сосредоточения доминантных генов и о зонах интенсивного мутирования, формообразования и внутривидовой гибридизации. Значение этих закономерностей для интродукции состоит в том, что они указывают, где вести поиски растений с доминантными или рецессивными признаками, отличающимися устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды, а также форм с комплексным иммунитетом и другими селекционно-значимыми признаками.

Комплексное изучение большого набора культурных и дикорастущих видов рода *Avena* позволило выделить внутривидовое разнообразие по всем изученным признакам. При анализе результатов изучения морфологических признаков габитуса растения и строения зерновки было установлено, что многие из них имеют только видовые различия или внутривидовые особенности, которые не связаны с географическим происхождением конкретных образцов [86].

В то же время, при рассмотрении признака окраски цветковой чешуи зерновки было установлено, что для различных видов характерен различный тип окраски. Так, для культурного диплоидного вида *A. strigosa* наиболее типичной была серая окраска цвета (*A. strigosa* var. *typica*, *A. strigosa* var. *tephthera*), тетраплоидного *A. abyssinica* – коричневая (*A. abyssinica* var. *braunii*), гексаплоидных *A. byzantina* – красно-коричневая (*A. byzantina* var. *culta*, *A. byzantina* var. *solida*) и *A. sativa* – белая и желтая (*A. sativa* var. *mutica*, *A. sativa* var. *aristata*, *A. sativa* var. *aurea*, *A. sativa* var. *krausei*). Кроме того, все культурные виды имели формы с окраской цветковой чешуи других цветов, характерных для всего рода. Что касается дикорастущих видов, светлая окраска (белая и желтая) была характерна для диплоид-

ных *A. ventricosa*, *A. bruhnsiana*, *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. longiglumis* и тетраплоидных видов *A. magna*, *A. murphyi*, *A. insularis*. Темная окраска (серая и коричневая) была характерна для большего числа диплоидных *A. prostrata*, *A. damascena*, *A. canariensis*, *A. wiestii*, *A. hirtula*, *A. atlantica*, тетраплоидных *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. agadiriana*, *A. macrostachya* и всех гексаплоидных видов. Кроме того, было определено географическое распределение этих признаков (рис. 19). Анализ данных распределения показал, что наибольшее разнообразие по окраске цветковых чешуй встречается в западной части Средиземноморского центра (Марокко, Алжире, Тунисе) и в восточной части Переднеазиатского центра (Турции, Ирана, Ирака, Сирии) происхождения культурных растений.

Продолжительность вегетационного периода и его отдельных фаз, кроме специфических особенностей для каждого образца дикорастущих видов, в большой степени зависела от географического места сбора образца (см. главу 1). Анализ данных по продолжительности отдельных фаз и всего вегетационного периода в целом показал, что существует тенденция в нахождении более скороспелых или типично яровых форм в северо-западных районах Средиземноморского центра происхождения культурных растений, а именно, на юго-западе Европы (Испании, Португалии) и северо-западе Африканского континента (Марокко, Алжире, Тунисе) и его архипелага (Канарских о-вах). Дернистые яровые и полуозимые формы были типичны для западной части Азиатского континента (Турции, Сирии, Ирака, Ирана, Азербайджана) [86].

Изучение реакции яровизации показало, что этот показатель имеет связь с географическим происхождением конкретных образцов, а реакция на изменения фотопериода имеет в большей степени видовую зависимость. В то же время, несколько образцов с очень слабой фотопериодической чувствительностью были найдены в районах южнее 40⁰ северной широты – в Испании (Канарские о-ва), Франции (о. Корсика), Греции (о. Крит), Сирии, Турции, Марокко, Тунисе, Ливане и Эфиопии, а формы, не реагирующие на яровизацию, были найдены в Испании (Канарские о-ва), Греции (о. Крит), Азербайджане, Таджикистане, Марокко, Тунисе и Эфиопии [86].

Важный для селекции признак - масса 1000 зерен имел, кроме видовых особенностей, зависимость от географического происхождения образца дикорастущих видов. Наиболее крупнозерные формы гексаплоидных видов были приурочены к районам юго-западной Европы (Испании) и северо-западной Африки (Марокко, Туниса).

Коэффициент корреляции, рассчитанный между устойчивостью к корончатой и стеблевой ржавчине и вирусом желтой карликовости ячменя и положением места сбора образца, показал достоверное существенное значение с широтой и долготой местности.

Наибольшее число устойчивых к корончатой ржавчине гексаплоидных форм дикорастущих видов было найдено в Турции, Сирии, Израиле, Марокко, Алжире, Тунисе, Ливане и Эфиопии (рис. 20). Наибольшее число устойчивых к стеблевой ржавчине форм было найдено в Афганистане, Турции, Ираке, Израиле. Наибольшее число толерантных форм к вирусу желтой карликовости ячменя было найдено в Сирии, Ираке, Израиле, Марокко, Алжире, Тунисе, Ливане и Эфиопии [86]. Таким образом, ареалы устойчивых к важнейшим заболеваниям овса форм находятся в районах наибольшего распространения, и, по всей видимости, происхождения видового и внутривидового разнообразия овса (см. главу 6).

При изучении биохимических показателей качества зерновок дикорастущих видов были выявлены связи этих показателей с географическим происхождением образцов. Формы с высоким содержанием белка в зерновке происходили в основном из Израиля, Марокко и Азербайджана, а с высоким содержанием масла - из Украины, Азербайджана, Грузии, Турции, Ирана и Марокко, что и было подтверждено данными корреляционного анализа [86].

Связь алюмотолерантности с географическим происхождением образцов показала, что алюмотолерантные формы были собраны в более южных районах ареала распространения дикорастущих видов овса, существенно южнее 40° широты северного полушария, а именно, все они происходят из северной части Африканского континента, из Марокко и Алжира и, кроме того, из Эфиопии и Кении (рис. 21).

Таким образом, географическое распределение признаков показало, что наибольшим разнообразием многих изученных хозяйственно-ценных признаков отличаются формы из центров происхождения культурных растений, откуда родом те или иные виды овса. Наибольшее разнообразие, как по устойчивости к различным патогенам, так и крупнозерности или биохимическим показателям, можно найти в Средиземноморском, Юго-Западном Азиатском или в Абиссинском центре происхождения культурных растений. Скорее всего, здесь, где сосредоточено все видовое и внутривидовое разнообразие, могут быть найдены и новые устойчивые к болезням и вредителям, с высокими показателями качественных характеристик зерна и зеленой массы, крупнозерные и устойчивые к абиотическим факторам среды формы дикорастущих представителей рода *Avena*. Все выделенные образцы, особенно гексаплоидные формы, могут быть использованы в различных направлениях для уменьшения генетической эрозии и для селекционного улучшения культурных видов овса.

Таблица 57. Амплитуда изменчивости хозяйственно-ценных признаков дикорастущих видов овса, Пушкин 1987-2001 гг.

Название признака и его выраженность	<i>A. ventricosa</i>	<i>A. bruhsiana</i>	<i>A. clauda</i>	<i>A. pilosa</i>	<i>A. prostrata</i>	<i>A. damascena</i>	<i>A. longiglumis</i>	<i>A. canariensis</i>	<i>A. wiestii</i>	<i>A. hirtula</i>	<i>A. atlantica</i>	<i>A. barbata</i>	<i>A. vaviloviana</i>	<i>A. agadiriana</i>	<i>A. magna</i>	<i>A. murphyi</i>	<i>A. insularis</i>	<i>A. macrostachya</i>	<i>A. fatua</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. ludoviciana</i>	<i>A. sterilis</i>
Геномы	Cv	Cv	Cp	Cp	Ap	Ad	Al	Ac	As	As	As	AB	AB	AB	AC	AC	AD	CC	ACD	ACD	ACD	ACD
Плоидность	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	4	4	4	4	4	4	4	6	6	6	6
Продолжит. вегетац. периода																						
- скороспелые			+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+				+	+	+	+
- среднеспелые	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
- позднелые	+	+					+			+		+		+					+		+	+
Тип развития																						
- яровой								+	+				+		+				+			
- промежуточный	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+
- озимый	+		+	+	+	+	+					+		+		+					+	+
Фотопериодическая чувствит.																						
- слабая								+	+	+			+						+			
- средняя			+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
- сильная	+	+	+	+							+					+					+	+
Высота растений																						
- низкая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+		+	+	+	+
- средняя		+	+				+		+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+
- высокая							+		+	+		+							+		+	+

Таблица 57 (продолжение)

Название признака и его выраженность	<i>A. ventricosa</i>	<i>A. bruhsiana</i>	<i>A. clauda</i>	<i>A. pilosa</i>	<i>A. prostrata</i>	<i>A. damascena</i>	<i>A. longiglumis</i>	<i>A. canariensis</i>	<i>A. wiestii</i>	<i>A. hirtula</i>	<i>A. atlantica</i>	<i>A. barbata</i>	<i>A. vaviloviana</i>	<i>A. agadiriana</i>	<i>A. magna</i>	<i>A. murphyi</i>	<i>A. insularis</i>	<i>A. macrostachya</i>	<i>A. fatua</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. ludoviciana</i>	<i>A. sterilis</i>
Форма куста:																						
- прямостоячая												+	+						+		+	+
- полустоячая			+	+			+		+	+		+	+						+	+	+	+
- стелющаяся	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ширина листьев:																						
- узкие	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+			+
- средние		+	+	+			+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
- широкие							+			+		+	+						+		+	+
Толщина стеблей:																						
- тонкие	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+
- средние			+	+			+		+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
- толстые							+		+			+	+						+		+	+
Облиственность:																						
- отсутствие	+	+	+	+	+				+		+		+		+		+		+		+	+
- наличие			+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+			+	+	+	
- сильное отрастание									+	+		+						+	+		+	+
Отрастание:																						
- отсутствие	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+		+	+
- наличие		+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		+	+		+	+	+	+	+
Длина метелки:																						
- короткая			+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
- средняя	+	+	+	+			+		+	+	+	+	+	+	+				+		+	+

- длинная								+		+	+		+									
-----------	--	--	--	--	--	--	--	---	--	---	---	--	---	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Таблица 57 (продолжение)

Название признака и его выраженность	A. ventricosa	A. bruhsiana	A. clauda	A. pilosa	A. prostrata	A. damascena	A. longiglumis	A. canariensis	A. wiestii	A. hirtula	A. atlantica	A. barbata	A. vaviloviana	A. agadiriana	A. magna	A. murphyi	A. insularis	A. ...	A. fatua	A. occidentalis	A. ludoviciana	A. sterilis
Количество колосков в метел.																						
- малое	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
- среднее									+	+	+	+	+	+					+			
Плотность метелки:																						
- малая			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
- средняя	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+					+		+	+
- большая									+	+		+	+						+			
Масса 1000 зерен, г																						
- малая	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+					+		+	+
- средняя							+						+		+	+	+	+	+	+	+	+
- большая															+	+			+		+	+
Пленчатость, %																						
- низкая						+			+	+		+	+						+		+	+
- средняя			+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+
- высокая	+	+	+	+		+	+	+				+			+				+		+	+
Устойчивость к коронч. ржав.																						
- высокая, балл 0-1			+				+	+		+		+			+	+	+	+		+	+	+
- средняя, балл 3-5	+	+	+	+		+	+		+	+		+	+		+				+	+	+	+
- низкая, балл 7-9			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+
Устойчивость к стебл. ржав.																						
- высокая, балл 0-1			+	+		+	+	+		+		+							+	+	+	+

- средняя, балл 3-5				+			+		+	+		+	+		+		+		+	+	+	+
- низкая, балл 7-9	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+

Таблица 57 (продолжение)

Название признака и его выраженность	<i>A. ventricosa</i>	<i>A. bruhsiana</i>	<i>A. clauda</i>	<i>A. pilosa</i>	<i>A. prostrata</i>	<i>A. damascena</i>	<i>A. longiglumis</i>	<i>A. canariensis</i>	<i>A. wiestii</i>	<i>A. hirtula</i>	<i>A. atlantica</i>	<i>A. barbata</i>	<i>A. vaviloviana</i>	<i>A. agadiriana</i>	<i>A. magna</i>	<i>A. murphyi</i>	<i>A. insularis</i>	<i>A. macrostachya</i>	<i>A. fatua</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. ludoviciana</i>	<i>A. sterilis</i>
Устойчивость к факул. забол.																						
- балл 0-3		+		+		+	+	+	+	+	+	+			+	+		+		+	+	+
Толерантность к ВЖКЯ																						
- высокая, балл 0-1			+		+	+				+					+			+	+	+	+	+
- средняя, балл 3-5			+	+			+	+	+	+		+	+		+		+		+	+	+	+
- низкая, балл 7-9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+
Устойчивость к шведск. мухе																						
- балл 0-3							+	+	+	+		+	+					+	+	+	+	+
Устойчивость к черемух. тле																						
- балл 0-3		+	+	+	+		+		+			+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
Алюмотолерантность																						
- высокая, балл 1-2							+	+	+	+	+	+	+						+	+	+	+
- средняя, балл 3								+	+	+	+	+	+						+	+	+	+
- низкая, балл 4-5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
Содержание белка в зерновке																						
- низкое			+	+				+		+									+		+	
- среднее	+								+			+	+		+	+			+	+	+	+
- высокое							+				+	+			+						+	+
Содержание масла в зерновке																						

- низкое													+			+						+	
- среднее							+			+	+	+	+		+						+	+	
- высокое	+		+	+			+	+	+			+				+				+		+	+

Рис. 19. Распределение окраски цветковых чешуй у дикорастущих видов овса.

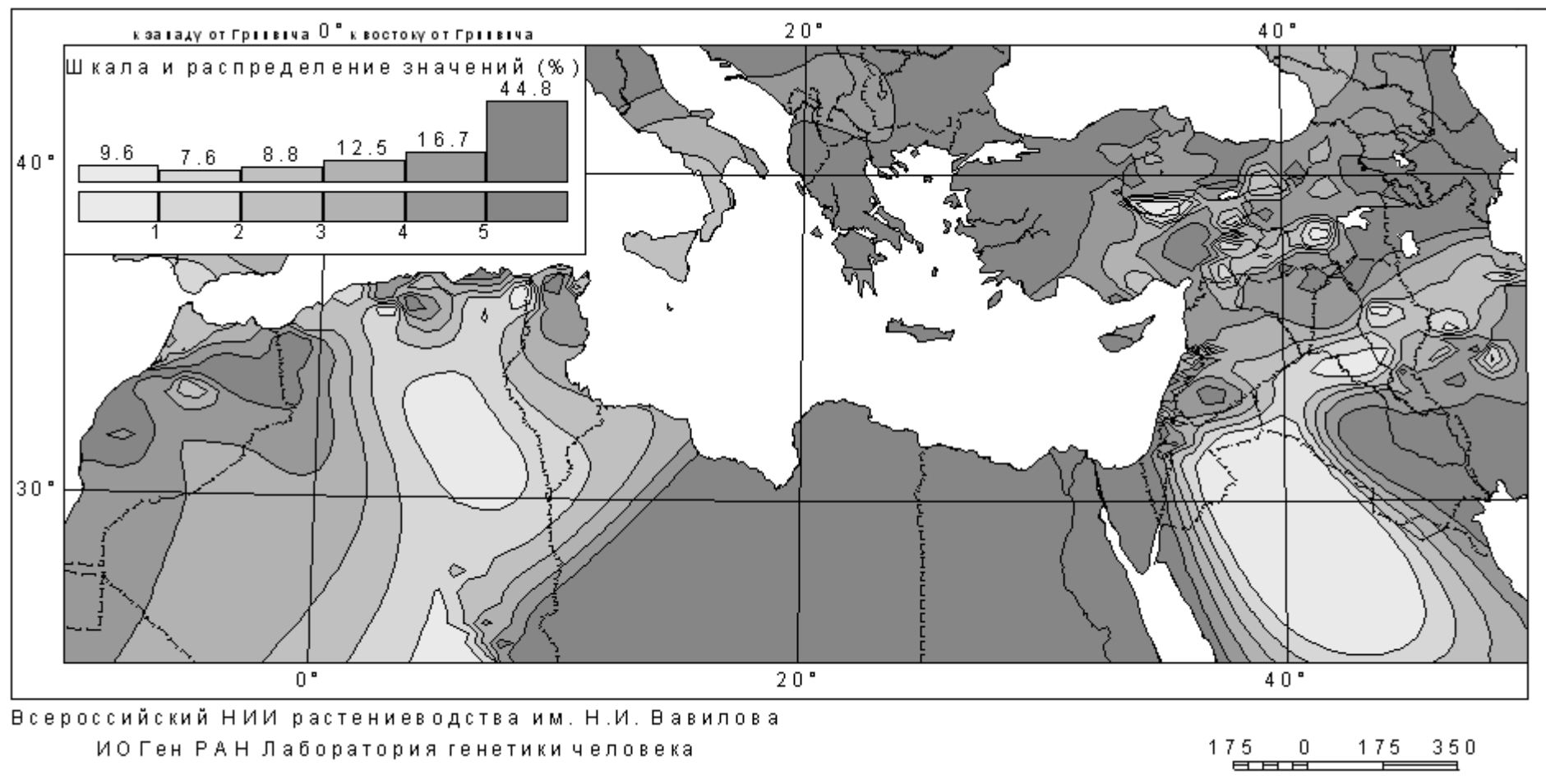


Рис. 20. Распределение устойчивости к корончатой ржавчине у дикорастущих видов овса.

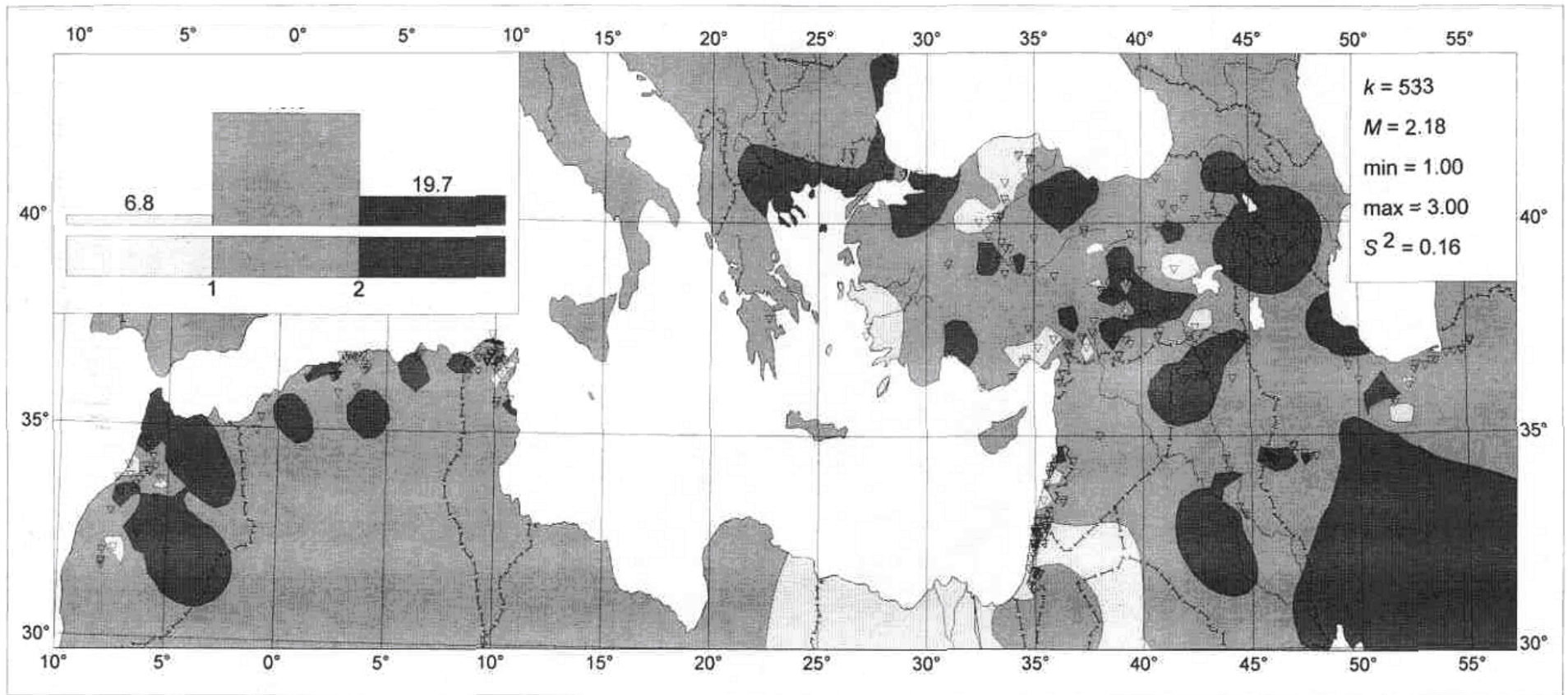
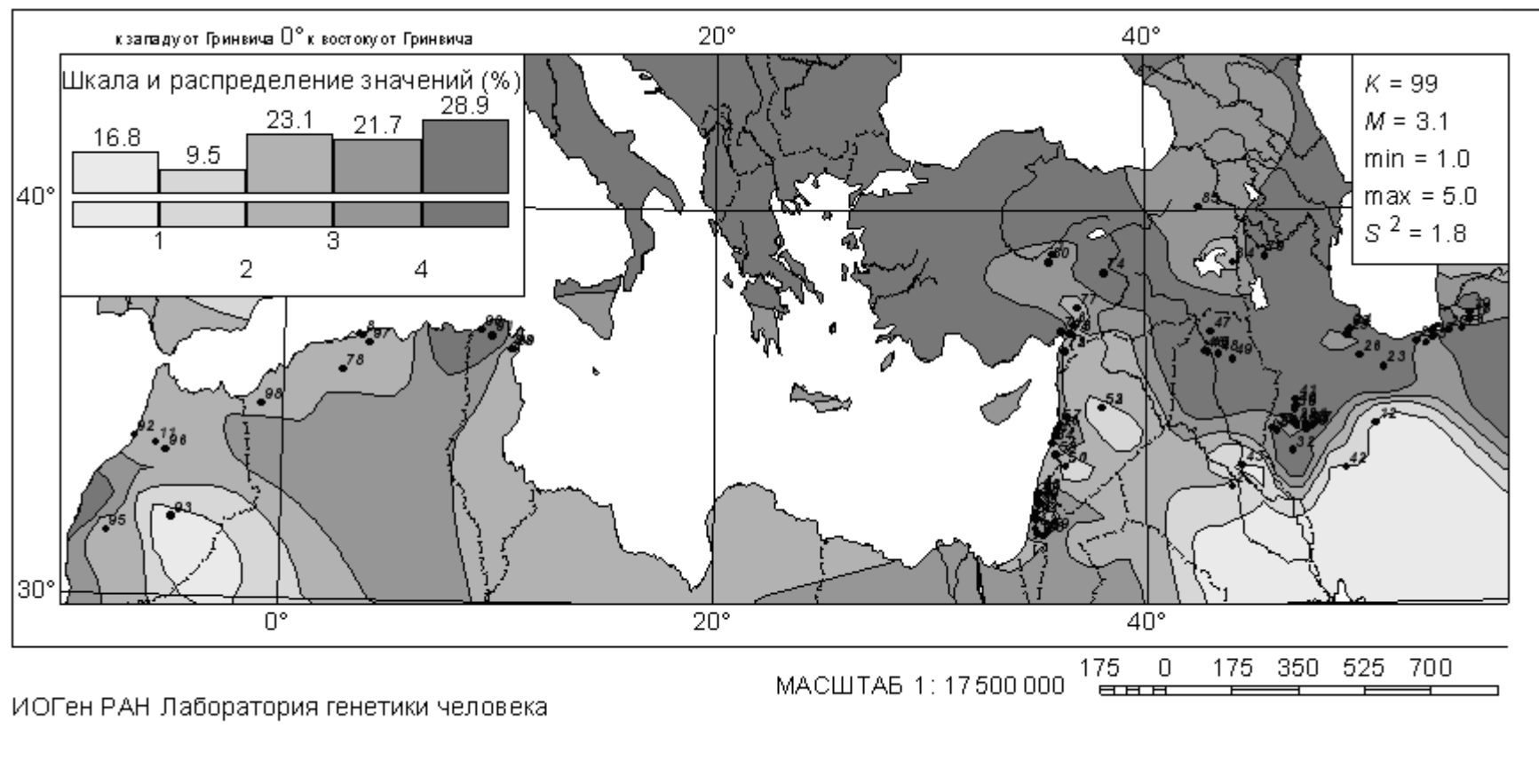


Рис. 21. Распределение алюмотолерантности у дикорастущих видов овса.



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Овес - одна из наиболее распространенных и важных зерновых культур, которая в мировом производстве зерновых занимает 5-е место. Посевы этой культуры в 2004 г. в мире составили свыше 11,7 млн. га с валовым сбором 26,9 млн. т., при средней урожайности 2,3 т/га. Однако размещение его в различных природно-экономических зонах мира неодинаково.

В России овес высевают от северных границ возможного земледелия до южных регионов. К сожалению, в последние годы в силу субъективных причин наблюдается устойчивая тенденция значительного сокращения площадей под овсом (с 12 млн. га до 3 млн. га). Однако для устойчивого земледелия России, особенно в экстремальных условиях большинства северных регионов, интерес к возделыванию овса может быть востребован. К тому же в этом направлении существует зарубежный и российский опыт возделывания этой культуры.

Складывающаяся неблагоприятная ситуация с сокращением площадей под посевами овса, может привести к тому, что из ведущего производителя овса в мире Россия может стать ведущим мировым импортером овса, что повлечет за собой большие финансовые издержки. Все это может еще уменьшить продовольственную безопасность России. Кроме этого, не будут востребованы современные и вновь создаваемые сорта овса, которые успешно создаются селекционерами России. В свою очередь, это может привести к сворачиванию исследовательской работы с овсом, поисков новых направлений селекции по качественным признакам зерна и, в конечном счете, прекращению селекционной работы в ряде регионов России, что приведет к использованию сортов зарубежной селекции, которые чаще всего не приспособлены к экстремальным российским условиям выращивания. Такая ситуация может еще больше повлиять на сокращение посевных площадей и ухудшение качество зерновой продукции.

С другой стороны Россия имеет все необходимые объективные условия для получения максимального и высококачественного урожая зерна овса. Она обладает даже в настоящее время относительно других стран большими площадями под овсом, которые могут быть реально увеличены. Необходимо существенно увеличить процент зерна используемого для переработки на продукты питания, что может сделать эту часть растениеводства более экономически выгодной и привести к более здоровому изменению режима питания россиян. Для всего этого Россия располагает большим сортиментом районированных сортов овса разнообразных по хозяйственно важным признакам хорошо адаптированных ко всем регионам страны. Ряд сортов обладает повышенными показателями качества зерна, и могут уже в настоящее время использоваться для пищевых целей. У России

есть богатейшая мировая коллекция образцов овса, которая является исходным материалом для создания новых высокопродуктивных и высококачественных сортов овса с использованием традиционных методов селекции и до переноса отдельных аллелей генов в селекционный материал. Путем улучшения процесса семеноводства и качества производственных посевов овса Россия могла бы стать экспортером овса, так как ни в одной стране мира нет более благоприятных почвенно-климатических условий для выращивания этой хозяйственно важной культуры. И в связи с этим, Россия могла бы занять достойное место лидера не только по производству овса, но и как ведущего мирового экспортера этой культуры.

В то же время, к сожалению, в России столь важная зерновая культура при наличии большого разнообразного материала от староместных сортов-популяций до районированных сортов овса не достаточно изучается по целому ряду аспектов. С генетической точки зрения, у овса, по сравнению с другими зерновыми культурами, не достаточно идентифицировано генов, контролирующих важнейшие селекционные и морфологические признаки. Изучение биохимических показателей отражает только кормовые достоинства овса. Мало изучено разнообразие овса для использования на пищевые и лекарственные цели, хотя известно с древних времен, что это диетическая и, в некоторых случаях, лечебная культура, которая широко используется в народной медицине. Использование дикорастущих видов овса в селекции затруднено в связи с трудностью переноса генетической информации в культурные виды. В то же время, зарубежные селекционеры довольно широко используют данный генетический материал для разнообразных целей селекции. В России в селекции овса, в силу разных причин, огромный потенциал дикорастущих видов практически не используется.

Таким образом, проведенный анализ мировой литературы и данных нашего комплексного многолетнего исследования позволил уточнить филогенетические связи, таксономические характеристики и пути эволюции видов овса. На основе всестороннего анализа эколого-географических особенностей в распространении ареалов видов овса проведено географическое изучение распределения морфологических и селекционно ценных признаков, расширяющее представление о потенциальных возможностях отдельных видов и всего рода в целом, что позволяет вести целенаправленный подбор исходного материала для селекции. Многочисленные исследования в этом направлении и практические результаты селекции овса, особенно за рубежом, говорят о том, что использование дикорастущих видов, наряду с сортовым разнообразием культурных видов, является наиболее перспективным направлением селекции овса для расширения его генетической основы и уменьшения генной эрозии этой культуры.

Summary

This book presents a review of publications and analyses the results of evaluation performed on a representative set of oat accessions of all *Avena* L. species. The global VIR oat collection is represented by comprehensive specific and intra-specific diversity of both cultivated (10,000 accessions) and wild (2,000 accessions) species of *Avena*. Full botanic and ecological diversity of cultivated species is incorporated in the landraces varieties-populations collected in 1910s – 1920s. A majority of these forms came from the centres of origin and diversity of this crop, providing a universal overview on the total geographic diversity of oat. With this in view, oat species became the subject of complex investigation in order to specify the system of the *Avena* genus, direction of its evolution and phylogenetic links between the species. At the same time, further search for taxonomy and utilization of new oat breeding sources for breeding purposes is one of the objectives pursued by Vavilov Institute of Plant Industry (VIR) in studying its global germplasm collections.

It is the availability of total botanical and eco-geographic diversity and its complex study that may provide an opportunity to identify centres of origin and variability of this or that genus or species.

Complex analysis of broad literary review and utilization of the karyotype structure data confirmed by the results of RAPD and avenin spectrum analysis confirmed identification of two basic genomes which had most likely participated in the formation of species in *Avena*, namely the A and C genomes. As for the B and D genomes, they seem to be derivatives of the A genome. In addition to the data obtained during the study of the species containing these genomes, clear-cut differences have been discovered in the areas of their distribution.

Numerous researches have proven that the C genome goes through all ploidy levels unchanged, with small variation, thus being considered one of the basic genomes in oat. Our investigations of the karyotype *A. macrostachya* Balan. have shown that this species is an autotetraploid with the AA genome [Loskutov & Abramova, 1999]. On the other hand, the analysis of chromosome structure indicates that *A. macrostachya* is related to the C-genome species [Rodionov et al., 2005]. At the same time, this species is characterized by a symmetrical karyotype and a set of morphological characters attesting to its true primitivity. All this is confirmed by the most primitive perennial type of development and by cross-pollination, which is typical for a group of species of oat-like grasses within the subgenus *Avenastrum* C. Koch [Loskutov, 2003]. Meanwhile, according to A. V. Rodionov *et al.* [2005], the division of the phylogenetic oat lines carrying A and C genomes was accompanied by accumulation of differences in dispersed repetitions and accumulation of transitions and transversions specific for each branch. Later the C-genome line segregated phylogenetic branches of *A. macrostachya* from the progenitor of the other species with the C genome, and after that the progenitors of *A. macrostachya* doubled their chromosome number and generated large blocks of C-heterochromatin which caused an unusual C-banding pattern of chromosomes in C genomes of diploid and polyploid species.

Afterwards the A genome developed independently from the C genome, which brought about lots of A-genome variants (Al, Ap, Ad, Ac, As), and finally produced a cultivated diploid species (*A. strigosa* Schreb.) with the As genome. RAPD analysis and studying avenin protein markers made it possible to conclude that in spite of all differences between species with the A genome they have indirect evolutionary affinity [Loskutov et al., 1999; Loskutov & Perchuk, 2000]. Genesis of tetraploid species became possible either after the doubling of the chromo-

some number in one of the diploid species (AA) or with spontaneous hybridization of two closely related (AB = AA') diploid species. This resulted in raising ploidy to a higher level and bringing into existence a group of tetraploid species with either AB or AA' genomes, which provided an opportunity for the development of a cultivated tetraploid species (*A. abyssinica*) containing the AB genome. Later, diploid species with A and C genomes united into one genotype (*A. canariensis*, Ac and *A. ventricosa*, Cv), where the A genome in one of intermediate forms transformed by structural divergence into a D genome or, as it is now assumed, into an A'' genome. The species with A and AB (AA') genomes and a biaristulate lemma tip (sectio *Aristulatae* (Malz.)) had in most cases a disarticulated floret. Some of them have cultivated analogues with the same ploidy level (*A. wiestii* Steud., *A. hirtula* Lagas. – *A. strigosa* Schreb.; *A. vaviloviana* (Malz.) Mordv.– *A. abyssinica* Hochst.) and wider areas of distribution (*A. wiestii*, *A. hirtula* and *A. barbata*), being rather active weeds (*A. clauda* Dur., *A. pilosa* M.B., *A. damascene* Rajh. et Baum, *A. longiglumis* Dur. and *A. barbata*). Obviously, this group seems apparently had no part in the development of hexaploid oats [Loskutov, 2003].

This publication presents historical review of botanical systems of genus *Avena*. Modern taxonomy is presented on the basis of complex evaluation of *Avena* species. It has been shown that the species with the C and AC genomes, whose characteristic feature, i.e. the presence of a bidentate lemma tip (section *Avenae*), is typical for hexaploid species, are transitional ancestral forms (looks like *A. ventricosa*, *A. canariensis* or *A. magna*) in the evolution of hexaploid oats. This group includes diploid species *A. ventricosa* Balan., *A. bruhnsiana* Grun., *A. canariensis* Baum and *A. agadiriana* Baum et Fed. as well as tetraploid species *A. magna* Murph. et Terr., *A. murphyi* Ladiz. and *A. insularis* Ladiz., that bear only disarticulated spikelets and do not have direct cultivated analogues.

Significant differences between tetraploid species with AB and AC genomes have been confirmed by the data of RAPD analysis and avenine protein markers [Loskutov et al., 1999; Loskutov & Perchuk, 2000]. Further on, the species with three genomes A, C and D underwent hybridization and produced an allohexaploid species, the progenitor of *A. sterilis*, which generated a large group of species, including hexaploid *A. byzantina* and *A. sativa* with the ACD (ACA'') genome. Divergence of A and C, two major genomes of the genus *Avena*, may be traced by the karyotype structure, avenine protein marker spectra and RAPD data [Loskutov & Abramova, 1999; Loskutov et al., 1999; Loskutov & Perchuk, 2000]. Besides, distinctive differences were found in the areas of distribution of the species containing these genomes [Loskutov, 2003].

Acting as such transitional progenitors for cultivated hexaploid species of *Avena*, in our opinion, may be wild diploid and tetraploid forms possessing a characteristic feature typical for hexaploids, that is the presence of two denticles on the tip of the lemma (section *Avenae* Losk.).

Presumably in the western part of the Mediterranean region, where the richest specific diversity of *Avena* is concentrated, spontaneous hybridization of diploid and tetraploid species from the group of transitional forms with genomes A, C and D initiated development of all allohexaploid species. The occurrence of the largest diversity of polyploids in the eastern part of Anterior Asia, where soil and climate conditions are harder than in the western Mediterranean areas, was confirmed by N. I. Vavilov's [1926] statement about greater hardiness of this group of species, as compared with diploid ones, because allopolyploid species promote development of extremely differentiated ecotypes, which played an important role in the evolution. Proceeding

from the centre of origin toward the South-Western Asiatic centre, smaller-seeded and more adaptive hexaploid forms of wild species began to occur.

The whole diversity of cultivated oats was proven by N. I. Vavilov [1926] to have a weedy field origin. As its species moved northwards, oat replaced basic crops by weeding them and became an independent crop for itself. This process may be clearly traced in Spain on the cultivated diploid species *A. strigosa* Schreb., in Ethiopia on *A. abyssinica* Hochst., in Turkey and Iran on *A. byzantina* C. Koch and weedy forms of *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* Vav. and *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis* Vav. At present, all these cultivated forms (non-shattering by themselves) became weeds [Loskutov, 2004].

Analysis of the global diversity of local varieties available in the VIR oat collection, much of which was collected by N. I. Vavilov himself during his Mediterranean exploration (1926-1927) [Loskutov, 1999], has shown that the greatest intraspecific variability of diploid cultivated species *A. strigosa* Schreb. is concentrated in Great Britain, Germany, Spain and especially Portugal. This species, according to the classification of N. A. Rodionova *et al.* [1994], is divided into three subspecies: *A. strigosa* subsp. *strigosa* Thell., *A. strigosa* subsp. *brevis* Husn. and *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (Vav.) Kobyl. et Rod., with distinct geographic differentiation. A majority of diverse forms representing *A. strigosa* subsp. *strigosa* Thell were widespread in Spain, Portugal, Germany and Great Britain; besides, some of the forms had their origin in several other European countries. Local forms of *A. strigosa* subsp. *brevis* Husn. most typically originated from Portugal, Great Britain and, to a lesser extent, Spain. As for the naked forms of *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (Vav.) Kobyl. et Rod., the only possible centre of their origin is Great Britain; elsewhere these plants could only be exogenous.

Naked forms have most likely originated as a result of further metamorphosis of the caryopses disarticulation mechanism. If we get a closer view on the cycles of wild, cultivated and naked oat plant forms, the nature of disarticulation of the florets (caryopsis) would vary from complete disarticulation of the caryopsis at maturity (florets or spikelets) with a distinctly expressed callus (wild type) through solid attachment (cultivated covered type) up to unhindered detachment of the caryopsis from the lemma (cultivated naked type).

Distribution of *A. strigosa* Schreb. northwards into Great Britain was accompanied by changes in the environments, thus expanding the habitats of the forms of *A. strigosa* subsp. *brevis* Husn., and later producing recessive mutations of the type characteristic of naked forms of *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (Vav.) Kobyl. et Rod., which had been described by Linneus as *A. nuda* L.

A. abyssinica Hochst. has a lot in common with *A. vaviloviana* (Malz.) Mordv. and is considered its cultivated analogue. Scanty intraspecific diversity of *A. abyssinica* Hochst., represented by six plant forms in the rank of botanical varieties, as described in *Cultivated Flora* [Rodionova *et al.*, 1994], is limited to the territory of the contemporary Ethiopia. As regards a majority of its morphological characters, this species is very uniform. Its wild relative *A. vaviloviana* (Malz.) Mordv., widespread only within the same territory, is not rich in morphological forms as well, as witnessed by our investigations and confirmed by avenin protein marker studies [Loskutov, 2003]. Obviously, both *A. vaviloviana* (Malz.) Mordv. and *A. abyssinica* Hochst., having found in Ethiopia the most favourable climate and soil conditions for distribution into the south of the Mediterranean centre, were unable to move further on because of more severe arid climate in the countries adjacent to Ethiopia. It should be mentioned that diploid and hexaploid cultivated species incorporate naked forms, while tetraploids do not contain them. The most

probable reason, in our opinion, is that the species of this group were unable to disperse far from their centre of origin, had no recessive mutations and consequently produced no naked forms.

The progenitor of the whole group of hexaploid species was the large-seeded *A. sterilis* L., with disarticulated separate spikelets. This species underwent mutations in the manner of caryopses dispersal, which led to the development, on the one hand, of the cultivated species *A. byzantina* C. Koch, and on the other, of the wild species *A. occidentalis* Dur. shattering by separate caryopses and occurring presently only on the Canary Isles (Spain). It is highly probable that, owing to the changes in the disarticulation type, *A. occidentalis* Dur. had previously occupied vast areas; besides, its dominating type of development is winter or semi-winter, and we consider it primary, compared to the spring type. In the process of eastward distribution *A. sterilis* L. became differentiated into more adaptive small-seed forms of *A. ludoviciana* Dur., which underwent mutations in the Anterior Asiatic centre that changed their caryopses disarticulation type. It led, in its turn, to the appearance of weedy field forms of *A. sativa* L. As for *A. occidentalis* Dur., moving eastwards it acquired earlier ripening, typically spring forms which combined into a separate species, *A. fatua* L. This species, with disarticulated single florets, became a harmful weed and infested vast areas in the north and east of Europe and Asia. Weak sensitivity to vernalization and strong reaction to the length of day was reported to indicate true spring nature of *A. fatua* L., which enabled it to occupy by weeding the most extensive agricultural territories on the Earth. True spring nature of this species proves that it was secondary in origin as compared with *A. sterilis* L. and *A. ludoviciana* Dur. [Loskutov, 2001a].

Analysis of numerous landraces collected by N. I. Vavilov (1926-27), P. M. Zhukovsky (1925-27) and V. V. Markovich (1926-28) during their explorations and collecting missions [Loskutov, 1999] has shown that the greatest intraspecific diversity of *A. byzantina* C. Koch may be found in the Mediterranean region. The primary centre of morphogenesis for *A. byzantina* C. Koch is within the territories of Algeria and Morocco, where its richest endemic botanical diversity is available. The presence of multiple intermediate plant forms in Turkey suggests that this region was a secondary centre of diversity for this species. Another direction of distribution for hexaploid forms was the northward course. New climate conditions provoked mutations of a *sativa* type, which, as it was initially with *A. byzantina* C. Koch, contaminated wheat and barley fields. RAPD analysis [Loskutov & Perchuk, 2000] helped to ascertain that plants representing cultivated species *A. sativa* L. and *A. byzantina* C. Koch formed comparatively small groups, remote from each other, which may serve as a proof of their geographic isolation during domestication: *A. byzantina* C. Koch entering cultivation from the western part of the Mediterranean and *A. sativa* L. from the South-Western Asiatic centres of origin of cultivated plants.

Studying intraspecific diversity of covered accessions of *A. sativa* subsp. *sativa* L. (Rodionova et al., 1994) has shown that weedy field forms of this subspecies (*A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* Vav. and *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis* Vav.) are localized in the territories of Iran, Georgia and Russia (Daghestan, Tatarstan, Bashkortostan and Chuvashia). The groups of intraspecific variability of *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* Vav. and *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis* Vav., characterized by primitive or transitional traits and weeding crop fields, demonstrated distinct attachment to certain areas. Analysis of the VIR collection data on attribution of local accessions collected in 1920-30's to different species has shown that forms of *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *asiatica* Vav. have their richest diversity only in Iran and Georgia, where all three botanical varieties of this group were identified, while in Daghestan only one of these varieties was found. Another group, *A. sativa* subsp. *sativa* convar. *volgensis*

Vav., has four botanical varieties, and Tatarstan harbours the greatest diversity of them (all 4 botanical varieties). Three varieties were identified in Bashkortostan, Chuvashia and Ulyanovsk Province, two were found in Udmurtia, and only one of them in Kirov Province, Saratov Province and Mordovia. In other regions of covered oat distribution these forms are absent. It is very likely that covered forms of *A. sativa* subsp. *sativa* L., weedy from the beginning, started to be introduced into cultivation and spread in all directions from the South-Western Asiatic centre across Iran farther into Georgia, Daghestan and Middle Volga Region (Saratov and Ulyanovsk Provinces, Tatarstan, Chuvashia and Bashkortostan).

One more subspecies, *A. sativa* subsp. *nudisativa* (Husnot.) Rod. et Sold., or naked hexaploid oat, according to N. I. Vavilov [1926], originated from specific mountain region of north-west part of China. It is reported in publications that hull-less oat was known in China as early as in the 5th century A. D. [Zhukovsky, 1964]. Getting farther eastwards from its main centre of diversity (South-Western Asiatic centre of crop origin), with a change of growing conditions, *A. sativa* L. produced naked-seeded mutations, which finally settled in new habitats.

While analyzing data on intraspecific diversity of naked landraces of *A. sativa* L., it came out that among the Mongolian germplasm samples collected by V. E. Pisarev's mission (1922-1923) [Loskutov, 1999], where all four botanical varieties of the subspecies were identified. Three botanical varieties had their origin in China, four in Mongolia (two of them are strictly endemic for these regions), two in one of the adjacent Russian provinces, and another two in the other. The remaining forms of naked oat, representing two most widespread variants, originated from the European part of Russia or other European countries. It leads to the conclusion that the part dedicated to the breeding value of oat species contains the analysis of literary sources and results of studying a set of oat species according to several commercial traits. Highly variable response to photoperiod and vernalization illustrated the level of polymorphism for these characters within the cultivated and wild gene pools of the genus *Avena*. The results of this study have demonstrated that for the majority of wild species under evaluation cold requirements have more influence on the date of heading and the duration of the vegetative period than daylength. It has also been shown that the response of wild *Avena* species to vernalization is to some extent linked with the geographic distribution of the accession and the response to daylength is species-dependent. No strict correlation between species, their geographical origins and response to photoperiod was observed, although several daylength-insensitive forms of various species originated from latitudes south of 40°N.

As a result of the study when crown rust (caused by *Puccinia coronata* Cda. f. sp. *avenae* Faser et Led.) resistance had been assessed on the level of species, it was observed that most diploid wild species missed this character. Among the tetraploid species, resistance was observed in most species. Hexaploid species *A. sterilis* was the most resistant and promising for character-targeted breeding. *A. ludoviciana* and *A. occidentalis* may also be regarded as promising. Resistance was most expressed in the hexaploid accessions from Spain, Italy, Turkey, Israel and Iran. Resistant forms for all groups of species came mostly from North Africa, such as Tunisia, Algeria and Morocco.

While assessing stem rust (caused by *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *avenae* Eriks.) resistance, variation of responses in the species studied was wider than in cultivated oats. At the same time, among few diploid species only medium resistance to this disease was identified. Tetraploid wild species were characterized as strongly susceptible to this pathogen. All hexaploid wild species, on the average, demonstrated medium resistance to the agent of stem rust. Resistant

forms were identified among the accessions from Italy, Iran, Iraq, Israel, Tunisia, Algeria, Morocco and Ethiopia. Group resistance to major obligate fungal diseases (crown and stem rust) was observed in the forms belonging to species *A. longiglumis*, *A. canariensis*, *A. hirtula*, *A. barbata*, *A. agadiriana*, *A. magna*, *A. insularis*, *A. macrostachya*, *A. occidentalis* and *A. sterilis*.

Medium tolerance to BYDV (caused by *Hordeum virus nanescens* Rademacer et Schwarz.) was observed in the diploid species with A-genome variants. An overwhelming majority of tetraploid species with different genomes had medium tolerance to this virus, except highly susceptible *A. agadiriana* and *A. murphyi*. All hexaploid species basically demonstrated medium tolerance to BYDV, with *A. occidentalis* having the highest percentage of resistant accessions. The strongest and medium tolerance was typical of the oat forms from Greece, Turkey, Syria, Israel, Morocco, Algeria and Tunisia. Comparing the data of BYDV resistance and strong aphid colonization ascertained identification of BYDV resistant accessions belonging to diploid species *A. clauda*, *A. pilosa*, *A. damascena*, *A. canariensis* and *A. hirtula*.

Resistance to powdery mildew (caused by *Erysiphe graminis* D. C. f. sp. *avenae* Em. March.), oat leaf blotch (caused by *Helmithosporium avenae* Eidam.), oat leaf blight (caused by *Septoria avenae* Frank.) and oat necrotic mottle (caused by *Mirothecium verrucaria* Ditmar. ex Fr.) was demonstrated by the accessions with different ploidy levels collected in various regions.

The results of our field researches and literary review reported great diversity in the structure and separate elements of panicle. Variation of these descriptors was insignificant throughout the years of study. Analyzing the panicle structure on the species level certified that such parameters as panicle length, number of spikelets and panicle density varied greater in the diploid wild species than in other groups of species.

Besides, field evaluation of wild oat species cast light on the rich diversity in kernel characters. Analyzing the percentage of husk and size of kernels on the species level helped to determine that diploid wild species had greater variation of these descriptors than the other groups of species. On the whole, it was ascertained that diploid species had the highest values of huskness percentage and the lowest of kernel size. Two tetraploid species *A. magna* and *A. murphyi* were also distinguished for large size of their kernels, since their 1000 grains weight reliably exceeded maximal average values of all species studied. Hexaploid species demonstrated even less variation in the structure of kernel than tetraploid ones. *A. fatua* was reported to be among the species with the lowest percentage of huskness, while *A. sterilis* had the highest values among this group of species. Variation of kernel size was insignificant among these species, being comparable with *A. sativa*.

The data of biochemical research on wild and weedy field oat species showed the highest groat protein content in the accessions of diploid *A. longiglumis* and *A. atlantica*, tetraploid *A. magna* and *A. barbata*, and hexaploid *A. sterilis*. Potential sources of high protein content would be *A. murphyi* and *A. occidentalis*. High nutritive value of protein was notable in tetraploid *A. barbata*. Hexaploid species appeared to have the percentage content of lysine and other essential amino acids in protein comparable with the level of *A. sativa*. Noteworthy for high groat oil content were accessions of diploid *A. pilosa* and *A. canariensis*, tetraploid *A. murphyi* and *A. magna*, hexaploid *A. fatua*, *A. ludoviciana* и *A. sterilis*. The quality of oil in oat may be determined by the content of monounsaturated fatty acids, such as oleic acid, capable of prolonging oil preservation time during storage. The highest content of oleic acid was reported in the forms of diploid *A. hirtula*, *A. longiglumis* and *A. wiestii*, tetraploid *A. barbata*, *A. vaviloviana* and *A. magna*, hexaploid *A. fatua* and *A. ludoviciana*. At the same time, biological activity of such oil is deter-

mined by the correlation between linoleic and oleic acids, which should be equal to one. This correlation was observed in the accessions of diploid *A. ventricosa*, *A. clauda*, *A. pilosa* and tetraploid *A. vaviloviana*. The research resulted in mapping the geographic distribution of intraspecific diversity with regard to all oat species and forms. It appeared that accessions with high groat protein content had originated mainly from Israel, Morocco and Azerbaijan, while those with high groat oil content from the Ukraine, Azerbaijan, Georgia and Morocco.

These studies and literary review confirmed that spp. *A. sterilis* and *A. ludoviciana* are the most promising and important both in terms of grain quality and in terms of transferring this trait onto cultivated oat. The research resulted in finding intra-specific variation in biochemical parameters under study, which opens a possibility to search for forms with a set of commercially valuable properties and high grain quality.

Increasing abiotic resistance of the released cultivars, to a great extent, provides for conservation of the biodiversity of major agricultural crops. In view of this, specific priority should be attributed to the research aimed at seeking new sources of edaphic resistance among wild relatives of cereal crops, since cultivated species in the process of evolution have in most cases lost the characters that initially belonged to their wild ancestors.

The results of evaluation of aluminium tolerance have shown that the wild species (diploid and tetraploid ones) carrying a C genome had low level of resistance to the excessive content of aluminum and hydrogen ions in the nutrient media, while the carriers of A and B genomes were more frequently characterized as having high alum resistance. The analysis has made it clear that some accessions that we have identified as resistant originated in the environments with excessive moisture or in mountainous areas. It seems very likely that the long-term life of plant forms under soil and climate environmental stress has led to the development of efficient protective mechanisms against unfavourable edaphic factors in these genotypes. All the forms of cultivated oats identified in the process of this study may be recommended for utilization in breeding practice.

The analysis of wide literary review and results of studying such an representative set of accessions of genus *Avena* with different ploidy levels made it possible to display intra-specific diversity on all the characters involved. A part of tetraploid species and especially hexaploid ones identified as sources of the assessed descriptors may be directly included in the breeding process for resistance to biotic and abiotic factors, agronomic traits, and grain quality for feed and food. Numerous researches in this direction and practical results of oat breeding have evidenced that utilization of wild species alongside with the varietal diversity of cultivated forms is the most promising trend of oat breeding, capable of broadening genetic base and reducing genetic erosion of this crop.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абрамова Л. И.* Кариотипические характеристики видов овса (*Avena L.*) с разными геномами//Науч.-техн. бюл. ВИР. 1987. вып. 170. с. 51-55.
2. *Авдулов Н. П.* Кариосистематическое исследование семейства злаков//Приложен. 44-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1931. 430 с.
3. *Алекперов У. К.* Антимутагенез и сохранение генетических ресурсов//Природа, 1982. 12. с. 24-28.
4. *Алекперов У. К., Синицина Е. Д.* Генетическое изучение устойчивости видов рода *Avena*//Докл. АН Азерб. ССР. 1982. 38. 1. с. 55-57.
5. *Баталова Г. А.* Овес. Технология возделывания и селекц. Киров, 2000. 206 с.
6. *Богачков В. И., Смищук Н. Г., Мирошниченко А. И., Широков А. И., Масленкова Л. И.* Источники и селекционный материал для селекции среднеспелых сортов овса, устойчивых к болезням в западной Сибири//В сб.:Селекция и семеноводство зернофуражных культур в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск. 1990. с. 21-33.
7. *Брежнев Д. Д., Коровина О. Н.* Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. Л., Колос. 1981. 376 с.
8. *Бурыйгин А. И., Запрометнова Н. С., Маркова Л. Е.* Характер роста и развития зимневегетирующих растений в 1965/66 гг//В сб.: Биология и экология растений аридной зоны. Ташкент. 1969. с. 48-54.
9. *Вавилов Н. И.* Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков к паразитическим грибкам//Тр. селекц. ст. Моск. с.-х. инст.. 1. 1913. 16-28. с. 66-69.
10. *Вавилов Н. И.* Иммуниетет растений к инфекционным заболеваниям//Отч. из изв. Петровск.с.-х. акад., год 1918. М., 1919. 25-27. 128-134. с. 180-184.
11. *Вавилов Н. И.* Теоретические основы селекции растений. Общая селекция растений. т. 1. 1935. 1042 с.
12. *Вавилов Н. И.* Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обзора важнейших полевых культур. М.-Л. 1957. 462 с.
13. *Вавилов Н. И.* Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции. Избранные труды. т. 2. 1960. с. 444-460.
14. *Вавилов Н. И.* О происхождении культурной ржи. Избранные труды. т. 3. 1962а. с. 446-467.
15. *Вавилов Н. И.* Мировые растительные ресурсы и их использование в селекции. Избранные труды. т. 3. 1962б. с. 474-491.

16. *Вавилов Н. И.* Новая систематика культурных растений. Избранные труды. т. 3. 1962в. с. 492-503.
17. *Вавилов Н. И.* Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. (Применительно к запросам селекции). Избранные труды. т. 4. 1964а. с. 314-399.
18. *Вавилов Н. И.* Селекция устойчивых сортов как основной метод борьбы с ржавчиной. Избранные труды. т. 4. 1964б. с. 414-429.
19. *Вавилов Н. И.* Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. (Ключи к нахождению иммунных форм). Избранные труды. т. 4. 1964в. с. 430-488.
20. *Вавилов Н. И.* Центры происхождения культурных растений. Избранные труды. т. 5. 1965а. с. 9-107.
21. *Вавилов Н. И.* Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений. Избранные труды. т. 5. 1965б. с. 108-119.
22. *Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избранные труды. т. 5. 1965в. с. 179-222.
23. *Вавилов Н. И.* Линнеевский вид как система. Избранные труды. т. 5. 1965г. с. 233-252.
24. *Вавилов Н. И., Букиннич Д. Д.* Земледельческий Афганистан. Избранные труды. т. 1. 1959. с.45-360.
25. *Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., Конарев В. Г.* Электрофоретическое определение фатуойдов и гибридов между культурным и дикими овсами//Селекция и семенов. 1984. № 11. с. 11-12.
26. *Грачев А. Ф.* Устойчивость овса к корончатой ржавчине и гельминтоспориозу в условиях Приморского края//Сб. трудов аспиранта и молод. науч. сотр. ВИР. 1961. 2(6). с. 98-104.
27. *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. М-Л., 1967. т. 2. 894 с.
28. *Грумм-Гржимайло А. Г.* В поисках растительных ресурсов мира. Некоторые научные итоги путешествий академика Н.И.Вавилова. Л. "Наука".1986. 152 с.
29. *Губанова Л. Г., Козленко Л. В.* Качество зерна образцов овса США и Канады//Бюл. ВИР. Л., 1980. Вып. 99. с. 33-38.
30. *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.
31. *Данильчук П. В., Яценко Г. К., Новицкая Н. А.* Развитие корней у яровых форм пшеницы, ячменя и овса на юге Украины//Науч.-техн. Бюл. ВСГИ. 1974. вып. 23. 23-25.
32. *Дмитриев А. П.* Ржавчина овса. С-Петербург, 2000. 112 с.

33. *Дорошенко А. В., Разумов В. И.* Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим происхождением//Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Л., ВИР. 1929. т. 22. 1. с. 219-276.
34. *Ермолаева В. Л., Родионова Н. А., Солдатов В. Н., Мережко В. Е., Лоскутов И. Г.* Каталог мировой коллекции ВИР. Овес. (Характеристика исходного материала для сел. овса в условиях Дальнего Востока и Восточной Сибири). Л., ВИР. 1992. в. 633. 105с.
35. *Жегалов С. И.* Из наблюдений над овсяными гибридами//Тр. III Всерос. съезда по селекции и генетике. Саратов. 1920. с. 84.
36. *Жегалов С. И.* Скрещивание пленчатых овсов с голыми//Научн. агр. журн., 1924. I. № 2. с. 130.
37. *Жегалов С. И.* Введение в селекцию сельскохоз. растений. М.-Л., 1927.
38. *Жукова А. Е.* Дифференциация корончатой ржавчины овса в связи с селекцией овса на устойчивость к ржавчине//Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Л., ВИР. 1982. т. 71. 3. с. 68-71.
39. *Жуковский П. М.* Земледельческая Турция. (Азиатская часть – Анатолия). М.-Л., Сельхозиздат. 1933. 907 с.
40. *Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи. Л., Колос. 1971. 792 с.
41. *Зеленская Я. Г., Конарев А. В., Лоскутов И. Г., Губарева Н. К., Стрельченко П. П.* Характеристика генофонда староместных форм овса посевного (*Avena sativa* L.) по полиморфизму авенина//Аграрная Россия. 2004. 6. с. 50-58.
42. *Иванов Ф. И.* О скрещивании тетраплоидных форм овса//Тр. всес. съезда по ген., сел. и семеновод., 1930. II. с. 243-263.
43. *Иванова О. А., Мережко В.Е.* Каталог мировой коллекции. Ячмень. (Характеристика сортов по фотопериодической реакции). Л., Вып. 279. 1980. 43 с.
44. *Иванова О. А., Мережко В. Е., Костина Е. Д., Кузнецова О. И.* Каталог мировой коллекции ВИР. Овес. (Характеристика образцов по фотопериодической реакции). Л., Вып. 558. 1990. 31 с.
45. *Ишкова Т. И., Берестецкая Л. И., Гасич Е. Л., Левитин М. М., Власов Д. Ю.* Диагностика основных грибных болезней хлебных злаков. СПб. ВИЗР. 2002. 36 с.
46. *Кобылянский В. Д., Лукьянова М. В., Родионова Н. А.* Селекция зернофуражных культур на засухоустойчивость и исходный материал//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1985. т. 94. с. 71-75.
47. *Козленко Л. В.* Основные направления в селекции овса. (Обзор)//С.-х. за рубежом. 1976. 1. с. 17-23.

48. *Козленко Л. В.* Генетические принципы селекции овса//Вестн.с.-х. науки, 1981. 9. с. 51-64.
49. *Козленко Л. В.* Селекционно-генетическая оценка сортов овса//Вестн с.-х. науки. 1986. 8. с. 75-82.
50. *Козленко Л. В.* Идентификация доноров адаптивности, атракции и микрораспределения пластики у овса//В кн: Оценка сортов зерновых культур по адаптивности и другим полигенным системам. Под ред В.А.Драгавцева.. С-П., 2002. с. 53-72.
51. *Козленко Л. В., Губанова Л. Г.* Поиск доноров продуктивности и качества зерна овса//Сб.научн.тр.по прикл.бот.,ген. и сел. Л. ВИР. 1981. Т. 69. с. 45-52.
52. *Конарев А. В.* Использование молекулярных маркеров в работе с генетическими ресурсами растений//С.-х. биология. 1998. № 5. с. 3-25.
53. *Конарев А. В.* Адаптивный характер молекулярного полиморфизма и его использование в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции//Аграрная Россия. № 3. 2002.с. 4-11.
54. *Конарев А. В., Введенская И. О.* Идентификация компонентов в электрофоретических спектрах проламинов злаков из триб *Aveneae* Dum. и *Poeae* R. Вг//Доклады ВАСХНИЛ. 1984. № 11. с. 16.
55. *Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Губарева Н. К.* и др. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботан., генетики и селекции. Теоретические основы селекции. т.1. Под ред. В. Г. Конарева. М. Колос. 1993. 447 с.
56. *Коровина О. Н.* Методические указания к систематике растен. Л., 1981. 167 с.
57. *Кошкин В. А., Кошкина А. А., Матвиенко И. И., Прядехина А. К.* Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий//Доклады РАСХН. 1994. № 2. с. 8-10.
- 58.** *Кошкин В. А., Лоскутов И. Г., Солдатов. В. Н., Матвиенко И. П.* Овес. Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности. Каталог мировой коллекции ВИР. С-П., 2003. Вып. 739. 20 с.
59. *Кремкова Л. А.* Наследование высоты растений у межсортовых гибридов овса//Селекц., семенов. и сортовая агротех. зернов. культур и многол. трав северо-запада Нечерноз. зоны. Л., 1980. с. 106-112.
60. *Кремкова Л. А. Лошак И. Ф.* Исполыз. коллекции овса ВИР в северо-западном селекцентре//Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Л., 1982. т. 73. вып. 1. с. 118-121.

61. *Кривченко В. И.* Состав генов устойчивости к болезням и селекция растений//Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Л., 1983. т. 80. с. 47-54.
62. *Кривченко В. И.* Устойчивость зерновых колосовых к возбудителям головневых болезней. М., 1984. 304 с.
63. *Куновский Ж., Брешков Т.* Полевая устойчивость сортов овса из мировой коллекции к *Ruscinia graminis* Pers. f. sp. *avenae* Eriks et Henn. и *Pyrenophora avenae* Ito//Растениевод. науки. 1981. 18. с. 118-123.
64. *Кутлугильдин Г. А., Шарипов А. Г.* Овсяная нематода в Предуралье//Защита растений. 1968. № 10.
65. *Левецкий Г. А.* Цитология растений. Избранные труды. М., Наука. 1976. 350 с.
66. *Лисицын Е. М.* Время воздействия стрессового фактора как модификатор спектра генов, кодирующих кислотостойкость овса//В кн: Оценка сортов зерновых культур по адаптивности и другим полигенным системам. Под ред В. А. Драгавцева. С-П., 2002. с. 73-79.
67. *Лоскутов И. Г.* Связь устойчивости овса к полеганию с метеорологическими условиями//Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и сел.. 1989а. т. 129. с. 95-99.
68. *Лоскутов И. Г.* Изучение донорских свойств короткостебельных сортов овса//Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и сел.. 1989б. т. 129.с. 99-101.
69. *Лоскутов И. Г.* Растительные ресурсы Таргимской котловины//Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1992а. в. 224. с. 15-18.
70. *Лоскутов И. Г.* Дикорастущие виды овса как источник устойчивости к полеганию//Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1992б. в. 226. с. 13-17.
71. *Лоскутов И. Г.* Овес. Соми. В сб.: Паспорта доноров. (хоз.-ценн. признаки зерновых к-р, создан. сотрудн. ВИР и оп. сети в 1991 г.) С-П, 1992в. с. 15.
72. *Лоскутов И. Г.* Овес. Борси. В сб.: Паспорта доноров. (хоз.-ценн. признаки зерновых к-р, создан. сотрудн. ВИР и оп. сети в 1992 г., пшеница, рожь, ячмень, овес, кукуруза) С-П, 1993. с. 15.
73. *Лоскутов И. Г.* Овес. Борох. В сб.: Паспорта доноров. (хоз.-ценн. признаки зерновых к-р, создан. сотрудн. ВИР и оп. сети в 1993 г., пшеница, рожь, ячмень, овес, кукуруза) С-П, 1994. с. 10.
74. *Лоскутов И. Г.* Овес. Омихо. В сб.: Паспорта доноров. (хоз.-ценн. признаки зерновых к-р, создан. сотрудн. ВИР и оп. сети в 1994 г.) С-П, 1995. с. 7.
75. *Лоскутов И. Г.* Овес. Борф. В сб.: Паспорта доноров.(хоз.-ценн. признаки зерновых к-р, создан. сотрудн. ВИР и оп. сети в 1995 г.) С-П, 1996б. с. 9.

76. Лоскутов И. Г. Коллекция дикорастущих видов овса, собранных на территории бывшего СССР, источник разнообразия агрономических признаков//Тр. по прикл. бот., ген. и сел., С-П., ВИР. т. 151. 1997а. с. 81-88.
77. Лоскутов И. Г. Овес. Борех. В сб.: Паспорта доноров. (хоз.-ценн. признаки зерновых к-р, создан. сотрудин. ВИР и оп. сети в 1996 г.) С-П, 1997в. с. 8.
78. Лоскутов И. Г. Овес. Борот. В сб.: Паспорта доноров селекционно-ценн. признаков с.-х. к-р. С-П, 1998в. Вып. 14. с. 14.
79. Лоскутов И. Г. Овес. Сона. В сб.: Паспорта доноров селекционно ценн. признаков с.-х. к-р. С-П, 1999. вып. 15. с. 8.
80. Лоскутов И. Г. Генетический контроль короткостебельности у овса//С.-х. биология. 2000. № 5. с. 13-19.
81. Лоскутов И. Г. Межвидовые скрещивания в роде *Avena* L//Генетика. 2001а. v.37. № 5. с. 581-590.
82. Лоскутов И. Г. Овес. Охар. В сб.: Паспорта доноров селекционно ценн. признаков с.-х. к-р. С-П. 2001б. Вып. 16. с. 10.
83. Лоскутов И. Г. Овес. Характеристика образцов видов овса по устойчивости к грибным и вирусным заболеваниям в условиях Северо-Запада России. Каталог мировой коллекции ВИР. С-П., 2002б. Вып. 735. 74 с.
84. Лоскутов И. Г. Овес - "Борайн". Паспорта доноров селекционно ценных признаков с.-х. к-р. С-П., 2002в. Вып. 17. с. 19.
85. Лоскутов И. Г. Овес - "Соку". Паспорта доноров селекционно ценных признаков с.-х. к-р. С-П., 2002г. вып. 18. с. 11.
86. Лоскутов И. Г. Видовое разнообразие и селекционный потенциал рода *Avena* L. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. С-П., ВИР. 2003. 38 с
87. Лоскутов И. Г., Абрамова Л. И. Морфологическая и кариологическая инвентаризация видов рода *Avena* L//Цитология. 1999. т. 41. № 12. с. 1069-1070.
88. Лоскутов И. Г., Губарева Н. К., Алпатьева Н. В. Исследование коллекции видов овса по электрофоретическим спектрам авенина//Аграрная Россия. 2005. № 2. с. 43-48.
89. Лоскутов И. Г., Мережко В. Е. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес (образцы с идентифицированными генами, контролирующими биологические, морфологические и хозяйственно-ценные признаки). С-П., 1997. вып. 686. 83 с.

90. Лоскутов И. Г., Чмелева З. В. Агротомические признаки и биохимические характеристики зерна дикорастущих видов овса//Тр. по прикл. бот., ген. и селек. С-П., ВИР. 1997. т. 151.с. 98-106.
91. Лоскутов И. Г., Чмелева З. В., Губарева Н. К., Хорева В. И., Низова Г. К. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес. (Характеристика зерна образцов дикорастущих видов овса по содержанию и аминокислотному составу белка и по содержанию и жирнокислотному составу маслу в условиях Ленинградской области. Белковые формулы овса по электрофоретическим спектрам авенина). С-П., 1999. Вып. 704. 44 с.
92. Лызлов Е. В. Селекция овса в нечерноземной зоне Российской Федерации. Автор. доктор. дисс. в форме науч. докл., М., НИИСХЦРНЗ. 1992. 37 с.
93. Магуров П. Ф., Можяева К. А., Кастальева Т. Б., Пугачева Г. Т. Устойчивость (толерантность) сортообразцов овса посевного к вирусу желтой карликовости ячменя//Современные аспекты селекции, семеноводства, технологии, переработки ячменя и овса. Киров. 2004. с. 129-131.
94. Максимов Н. А. Физиологические факторы, определяющие длину вегетационного периода//Бюл. по прикл. бот., ген. и селекции, 1929. т. 20. с. 169-212.
95. Мальцев А. И. Из наблюдений над развитием дикорастущих и сорных овсов//Тр. Бюро прикл. бот. IV. 12. 1914. 788. прим.4.
96. Мальцев А. И. Новая система *sectio Euavena* Griseb//Бюл. по прикл. бот., ген. и селекции. 1929. т. 20. с. 127-149.
97. Мальцев А. И. Овсяги и овсы *sectio Euavena* Griseb. Приложение 38-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1930. 522 с.
98. Мережко А. Ф. Проблема доноров в селекции растений. С-П., 1994. 126 с.
99. Мережко В. Е. Фотопериодическая реакция некоторых сортов овса//Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1980. в. 104. с. 39-45.
100. Мережко В. Е. Устойчивость и особенности отрастания сортов и гибридов овса поврежденных шведской мухой//Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и селек., Л., ВИР. 1989. т. 129. с. 101-109.
101. Мережко В. Е. Значение и перспективы селекции овса на устойчивость к вирусу желтой карликовости ячменя//Тезисы докл. совещания «Проблемы вирусных болезней зерновых культур и пути их решения. Тверь. ч. 1. 1993. с. 27-28.
102. Мережко В. Е., Иванова О.А. Особенности развития овса в условиях разного фотопериода и характер наследования данного признака//Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и селек., Л., ВИР. 1989. т. 121. с. 82-87

103. Мережко В. Е., Кремкова Л.А. Исходный материал для селекции овса на устойчивость к вирусу желтой карликовости ячменя//Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1990. в. 201. с. 72-76.
104. Мережко В. Е., Никинина Е. В., Кузнецова О. И. Поражение овса палевой некротической пятнистостью//Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1990. в. 201. с. 68-71.
105. Мережко В. Е., Чупцова О. Е. Поражение овса корончатой ржавчиной в условиях Нечерноземья России//Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1992. в. 226. с. 78-81.
106. Митрофанов А. С., Митрофанова К. С. Овес. Колос. М., 1972. 269 с.
107. Митрофанова К. С. К изучению некоторых межвидовых скрещиваний овса//Научно-агрономический журнал. 1927. № 4. с. 851-871.
108. Можяева К. А., Васильева Т. Я., Кастальева Т. Б. Некоторые результаты изучения вируса желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ)//Тезисы докл. совещания «Проблемы вирусных болезней зерновых культур и пути их решения, Тверь. ч. 2. 1993. с. 31-32.
109. Можяева К. А., Кастальева Т. Б., Васильева Т. Я. Желтая карликовость ячменя: эпидемиологическая ситуация в Европейской части России в 1991-1998 годах//Агро XXI. 1999. № 9.
110. Мордвинкина А. И. Новые данные о песчаных овсах (К вопросу о происхождении *Avena strigosa* Schreb., *Avena brevis* Roth. и *Avena nudibrevis* Vav.)//Труды Всесоюзн. съезда по генетике и селекции. 1929. т. 3. с. 361-370.
111. Мордвинкина А. И. Селекция овса. Теоретические основы селекции. Частная селекция зерновых и кормовых культур. т. 2. Под ред. Н.И.Вавилова. М-Л., 1935. с. 337-376.
112. Мордвинкина А. И. Овес.- *Avena*. Культурная флора СССР. т. 2. Хлебные злаки. Рожь, ячмень, овес. М-Л., 1936. с. 333-438.
113. Мордвинкина А. И. Исходный материал по овсу для селекции в СССР//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1960а. т. 32. в. 2. с. 57-100.
114. Мордвинкина А. И. Средиземноморские овсы (*Avena byzantina* C. Koch) и их использование в селекции СССР. Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. АН СССР, М.-Л., 1960б. с. 175-178.
115. Мордвинкина А. И. Устойчивость видов, эколого-географических групп и сортов к главнейшим болезням//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1969а. т. 39. в. 3. с. 233-242.
116. Мордвинкина А. И. Сортовые ресурсы овса//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1969б. т. 41. в. 1. с. 87-93.

117. Мордвинкина А. И., Архангельская К. М. Овес. Зерновые культуры. М-Л.. 1954. с. 335-388.
118. Мусаев С. Г. О новом для флоры СССР виде овса//Доклады АН Азерб.ССР. 1969. т. 25. № 10. с. 35-40.
119. Мусаев С. Г., Исаев Я. М. Овес Брунса - эндемичный вид флоры Азербайджана//Доклады АН Азерб.ССР. 1971. т. 27. № 5. с. 64-65.
120. Мусаев С. Г., Нуриев Р. М., Садыгов И. А. Новые виды злак. трав во флоре Нахичеванской АССР//Изв. АН Азерб.ССР. Биолог. науки. 1976. 5. с. 12-15.
121. Мягкова Д. В., Жукова А. Э., Родионова Н. А., Солдатов В. Н. Источники устойчивости к грибным болезням овса//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1982. т. 71. с. 58-62.
122. Невский С. А. Труды Среднеазиат. ун-та. 1934. сер. 8. с. 17. 4-6.
123. Неттевич Э. Д., Сергеев А.В., Лызлов Е.В. Зерновые фуражные культуры. М., Россельхозиздат. 1980. 235 с.
124. Нечаев А. П., Новожилова Г. Н., Новицкая Г. В. Состав триглицеридов масла овса//Масло-жировая пром-сть. 1972. № 9. с. 16-17.
125. Низова Г. К. Биохимическая характеристика сортов гексаплоидн. видов овса (*A. sativa* L., *A. byzantina* C.Koch.) на северо-западе России в связи с селекц. на качество Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. С-П., ВИР. 1993. 19 с.
126. Никитина Е. Н., Мережко В. Е. Палевая некротическая пятнистость овса идентификация данной болезни на коллекции ВИР//Микология и фитопатология. М., 1990а. № 3.
127. Никитина Е. Н., Полозова Н. Т. Диагностика грибных пятнистостей зернов. культур в интенсивн. земледелии. Методические указан. Л., 1990б. 69 с.
128. Николаева А. Г. К познанию чисел хромосом у рода *Avena*. Итоги селекционного съезда в Саратове. 1920а.
129. Николаева А. Г. Применение цитологического метода при решении некоторых вопросов генетики//Тр. III Всерос. съезда по селекции и генетики. Саратов. 1920б. с. 34.
130. Николаева А. Г. Цитологический метод в селекции и генетике//Научные известия. Сборник IV. Гос. изд. 1922. с. 183-188.
131. Новожилова Г. Н., Денисенко Я. И., Нечаев А. П., Янотовский М. И. Состав жирных кислот масла овса//Прикладная биохимия и микробиология. 1967. т. 3. вып. 4. с. 388-390.

132. *Пасынков В. И.* Использование в селекции диких видов овса//Сельское хозяйство за рубежом. 1971. № 7. с. 29-33.
133. *Пасынков В. И.* Дикie виды овса и перспективы их использования в селекции. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Л., 1972. 16 с.
134. *Перчук И. Н., Лоскутов И. Г., Окуно К.* Изучение видoвого разнообразия овса с использованием RAPD-анализа//Аграрная Россия. 2002. № 3. с. 41-43.
135. *Петров Г. Л., Солдатов В. Н., Мережко В. Е., Лоскутов И. Г.* Каталог мировой коллекции ВИР. Овес. (Характеристика исходного материала для сел. овса в условиях Северного Зауралья). Л., ВИР. 1991. в. 587. 55 с.
136. *Петрова О. С.* Структура возбудителя красно-бурой пятнистости овса на северо-западе РФ и источники устойчивости к болезни. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб. 2004. 22 с.
137. *Петрова О. С., Афанасенко О. С.* Методические рекомендации по диагностики и методам оценки устойчивости овса к возбудителям пятнистостей листьев//СПб. ВИЗР. 2003. 28 с.
138. *Петропавловский М. Ф.* Возделываемые овсы СССР. Приложение 45-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1931. 138 с.
139. *Портянко В. А., Поморцев А. А., Калашник Н. А., Богачков В. И., Созинов А. А.* Генетический контроль авенинов и принципы их классификации//Генетика. 1987а. 23. с. 845-853.
140. *Портянко В. А., Поморцев А. А., Калашник Н. А., Созинов А. А.* Наследование и система генетического контроля проламинов овса *Avena sativa* L//Докл. АН СССР. 1986. т. 287. № 2. с. 439-441.
141. *Портянко В. А., Поморцев А. А., Созинов А. А.* Внутри- и межсортовой полиморфизм проламинов овса//Докл. ВАСХНИЛ. 1987б. т. 1. с. 8-10.
142. *Разумов В. И.* Среда и развитие растений. Л-М., Сельхозизд. 1961. 368 с.
143. *Радченко Е. Е.* Идентификация генов устойчивости зерновых культур к тлям. СПб., ВИР. 1999. 61 с.
144. *Родионов А. В., Тюпа Н. Б., Ким Е. С., Мачс Э., Лоскутов И. Г.* Геномная конституция автотетраплоидного овса *Avena macrostachya*, выявленная путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов на ранних этапах дивергенции видов рода *Avena*//Генетика. 2005. т. 41. № 1. с. 1-11.

145. *Родионова Н. А.* Некоторые морфолого-анатомические особенности различных по устойчивости к полеганию образцов овса//Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1964. т. 36. в. 1. с. 185-194.
146. *Родионова Н. А.* Определение подлинности видов и сортов овса по морфологич. признакам зерна//Тр. по прикл. бот., ген. и сел.. 1974. т. 51. в. 2. с. 54-61.
147. *Родионова Н. А., Мережко В. Е. Иванова О. А.* Биологические особенности возделываемых и дикорастущих видов овса//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1985. т. 95. с. 74-80.
148. *Родионова Н. А., Солдатов В. Н.* Исходный материал для селекции овса на устойчивость к болезням//Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1977. т. 58. в. 3. с. 134-138.
149. *Родионова Н. А., Солдатов В. Н.* Проблемы селекции овса в Нечерноземной зоне РСФСР//Бюл. ВНИИР. 1981. вып. 117. с. 17-20.
150. *Родионова Н. А., Солдатов В. Н.* К истории систематики рода *Avena* L//Тр. по прикл. бот., генет. и селекции ВНИИР. 1982. т. 73. в. 1. с. 3-9.
151. *Родионова Н. А., Солдатов В. Н., Мережко В. Е., Ярош Н. П., Кобылянский В. Д.* Овес. Культурная флора. т. 2. ч. 3. 1994. 367 с.
152. *Рожевиц Р. Ю.* Род 132. *Avena* L. Флора СССР. Из-во АН СССР. Л., т. 2. 1934. с. 259-270.
153. *Рожевиц Р. Ю.* Злаки. М.-Л., 1937. 632 с.
154. *Рожевиц Р. Ю.* Флора Киргизской ССР. Фрунзе. 1951. 697 с.
155. *Розанова М. А.* Современные методы систематики растений. Приложение 41-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1930. 184 с.
156. *Розанова М. А.* Экспериментальные основы систематики растений. АН СССР. М.-Л., 1946. 255 с.
157. *Савицкая Е.* Особенности строения зерна овса//Мукомолье. 1937. № 12. с. 24-25.
158. *Салмина И. С.* Биохимические свойства сортов культурных видов овса при различных условиях выращивания на юге Западной Сибири. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., ВИР. 1980. 24 с.
159. *Салмина И. С. Дягилева Г. Е.* Идентификация овса по электрофоретическим спектрам авенина//Бюлл. ВИР. Л. 1979. № 22. с. 41-44.
160. *Салмина И. С., Ярош Н. П., Коваль Л. А.* Полисахариды семян культурных видов овса//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л. 1981. т. 70. вып. 3. с. 38-44.
161. *Седова Е. В.* Фракционный и аминокислотный состав белков зерна овса. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1969. 24 с.
162. *Синская Е. Н.* Историческая география культурной флоры. Л., 1969. с. 98-99.

163. Соколова С. М. Белковые комплексы некоторых видов в трибе *Avenae*//Бюл. ГБС. 1976. № 100. с. 107-111.
164. Солдатов В. Н. Исходный материал для селекции овса на устойчивость к болезням в северо-западной зоне РСФСР. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Л., 1969. 19 с.
165. Солдатов В. Н., Баталова Г. А. Наследование признаков продуктивности метелки у овса//Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1989. т. 129. 129-133.
166. Солдатов В. Н., Лоскутов И. Г. Изучение полегания овса прямыми и косвенными методами в условиях северо-запада РСФСР//Науч.-техн. бюл. ВНИИР. 1987. в. 169. с. 75-77.
167. Солдатов В. Н., Лоскутов И. Г. Дикорастущие виды овса Закавказья//Научно-технич. бюл. ВНИИР. 1992. в. 224. с. 34-37.
168. Солдатов В. Н., Лоскутов И. Г. Причины полегания овса и методы его изучения//С.-х. биол. 1993. № 3. с. 3-8.
169. Солдатов В. Н., Мережко В. Е., Антонец О. В. Исходный материал для селекции овса на устойчивость к шведской мухе//Тезисы докл. VIII Все союзного совещ. по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. Рига. 1986. с. 87.
170. Солдатов В. Н., Мережко В. Е., Кремкова Л. А., Родионова Н. А., Лоскутов И. Г. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес. (Исходный материал для сел. сортов инт. типа в Нечерноземной зоне РСФСР). Л., ВИР. 1989. в. 492. 146 с.
171. Стефановский И. А., Вечеслова Е. М. Засухоустойчивость различных агро-экологических групп овсов//Доклады ВАСХНИЛ. 1939. с. 11.
172. Тихонова Л. В., Дорофеев В. Ф., Руденко, М. И., Шитова И. П., Трофимовская А. Я., Лукьянова М. В., Родионова Н. А., Солдатов В. Н. Каталог мировой коллекции. Характеристика устойчивости сортов зерновых культур (озимая и яровая пшеница, озимая рожь, овес, ячмень) к овсяной цистообразующей нематоде – *Heterodere avenae* Woll. 1978. вып. 237. 24 с.
173. Трофимовская А. Я., Пасынков В. И., Родионова Н. А., Солдатов В. Н. Генетический потенциал секции настоящих овсов рода *Avena* и его значение для селекции//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1976. т. 58. вып. 2. с. 83-109.
174. Трофимовская А. Я., Родионова Н. А., Солдатов В. Н. Генетические ресурсы овса и использование их в селекции//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1977. т. 60. вып. 1. с. 58-62.
175. Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. Колос. Л., 1977. 215 с.
176. Фляксбергер К. А. Определитель разновидностей настоящих хлебов по Кернике//Тр. по прикл. ботанике. 1908. т. 1. с. 95-127.

177. Фляксбергер К. А., Антропов В. И., Антропова В. Ф., Мордвинкина А. И. Определитель настоящих хлебов. М-Л. 1939. 416 с.
178. Цвелев Н. Н. *Avena*. Злаки СССР. Л., 1976. с. 235-246.
179. Цыпленков А. Е., Власов Д. Ю. Влияние мозаичных вирусов на развитие грибных болезней на зерновых культурах//Тезисы докл. совещания «Проблемы вирусных болезней зерновых культур и пути их решения. Тверь. ч. 2. 1993. с. 6-7.
180. Чесноков П. Г. Мировой ассортимент сортов овса в связи с повреждением шведской мухой//Докл. АН СССР. 1940. 27. с. 718-721.
181. Шепелева Е. М. Кариологическое исследование культурных и диких видов овса//Докл. АН СССР. 1939. т. 25. № 3. с. 215-218.
182. Шмальгаузен И. В. Флора средней и южной России, Крыма и северного Кавказа. Киев. 1897. 614 с.
183. Щепетков А. А. Итоги оценки исходного материала по зимующему овсу в условиях Адыгеи//Адыгейская с.-х. опытная станция. Сборник научных работ. Майкоп. 1969. в. 1. с. 42-54.
184. Эмме Е. К. Кариосистематическое исследование овсов секции *Euavena* Griseb//Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1932. серия II. № 1. с. 147-168.
185. Эмме Е. К. Эволюция овсов и овсюгов//Биологический журнал. 1938а. т. 7. с. 91-122.
186. Эмме Е. К. Генетическое исследование 14 и 28 хромосомных овсов//Биологический журнал. 1938б. т. 7. в. 1. с. 69-90.
187. Эмме Е. К., Мордвинкина А. И. Гибриды голозерных овсов//Изв. АН СССР. Серия биолог. 1939. № 4. с. 516-540.
188. Ярош Н. П., Родионова Н. А., Пасынков В. И. Биохимические свойства некоторых диких и культурных видов овса//Бюл. ВИР. 1977. в. 73. с. 14-20.
189. Aase H. C., Powers R. Chromosome numbers in crop plants//Amer. Journ. Bot. 1926. v. XIII. № 6. p. 367-372.
190. Abbo S., Lev-Yadun S., Ladizinsky G. Tracing the wild genetic stocks of crop plants//Genome. 2001. 44. p. 309-310.
191. Alefeld F. Landwirtschaftliche Flora. Berlin. 1866. Н. 319-322.
192. Alexander D. E. The identification of high-quality protein variants and their use in crop plant improvement//In: Crop genetic resources for today and tomorrow. Ed. by Frankel O. H., Hawkes J. G. Cambridge Univ. Press. 1975. p. 223-230.
193. Alicchio R., Aranci L., Conte L. Restriction fragment length polymorphism based phylogenetic analysis of *Avena L*//Genome. 1995. v. 38. № 6. p. 1279-1284.

194. Allard R. W. Genetic basis of the evolution of adaptedness in plants//In Tigerstedt P.M.A. (Ed.). Adaptation in Plant Breeding. 1997. p. 1-11.
195. Aniol A. M. Genetics of acid tolerant plant//In: R.J.Wright et al. (Ed.) Plant-soil interaction at low pH. Kluwer Press. 1991. p. 1007-1017.
196. Aniol A. M. Aluminium uptake by roots of rye seedlings of differing tolerance to aluminium toxicity//Euphytica. 1996. 92. p. 155-162.
197. Arias J., Frey K. J. Selection for seed set crosses of *Avena sativa* L. x *A. abyssinica* Hochst//Euphytica. 1973. v. 22. p. 413-422.
198. Atkins I. M., Dunkle P. B. A dwarf oat found in a Nortex - Victoria cross//J. Am. Soc. Agron. 1938. 30. p. 347-348.
199. Aujas C., Darmency H. Genetic variability in flowering time within a population of *Avena fatua*//Aspects Appl. Biol. 1983. № 4. p. 117-123.
200. Aujas C., Darmency H. Le concept d'espece chez les folles avoines: *Avena fatua* L. et *A. sterilis* L//Comptes rendu du 7 eme colloque international sur l'ecologie, la boil. et la systematique des mauvaises herbes. 1984. v. 1. p. 219-227.
201. Aung T., Chong J., Leggett J. M. The transfer of crown rust resistance gene Pc 94 from a wild diploid to cultivated hexaploid oat//Proc. 9th Europ. Mediterr. Cereal Rust Powd. Mild. Confer., the Netherlands. 1996. p. 167-171.
202. Aung T., Thomas H. The structure and breeding behaviour of a translocation involving the transfer of mildew resistance from *Avena barbata* Pott. into the cultivated oat//Euphytica. 1978. v. 27. № 3. p. 731-739.
203. Aung T., Thomas H., Jones I. T. The transfer of the gene for mildew resistance from *Avena barbata* (4x) into the cultivated oat *A. sativa* by an induced translocation//Euphytica. 1977. v. 26. № 3. p. 623-632.
204. Axtell J. D. Breeding for improvement nutritional quality//In: Plant Breeding II. Ed. K.J.Frey, Ames, Iowa. 1981. p. 365-432.
205. Bacon R. K. Registration of 'Ozark' oat//Crop Sci. 1991. v. 31. № 5. p. 1383-1384.
206. Baker R. I., McKenzie R. I. H. Heritability of oil content in oats *Avena sativa* L//Crop Sci. 1972. v. 12. p. 201-202.
207. Baltenberger D. E., Ohm H. W., Foster J. E. Recurrent selection for tolerance to barley yellow dwarf virus in oat//Crop Sci. 1988. v. 28. p. 477-480.
208. Barr A. R. Breeding oats for Mediterranean type environments//In Proc. 3rd Inter. Oat Conf.. Sweden. 1988. p. 24-34.
209. Baum B. R. Delimitation of the genus *Avena* (*Graminae*)//Can. J. Bot. 1968. v. 46. p. 121-132.

210. Baum B. R. Pedigrees and other basis data of cultivars oats//In: World wide material that is needed for identification and registration. Res. Branch Canada Dep. Agr., 1969a. 546 pp.
211. Baum B. R. *Avena occidentalis*, a hitherto overlooked species of oats//Can. J. Bot. 1971a. v. 49. p. 1055-1057.
212. Baum B. R. Taxonomic studies in *Avena abyssinica* and *A. vaviloviana*, and related species//Can. J. Bot. 1971b. v. 49. p. 2227-2232.
213. Baum B. R. *Avena septentrionalis*, and the semispecies concept//Can. J. Bot. 1972. v. 50. p. 2063-2066.
214. Baum B. R. Classification of the oat species (*Avena*, *Poaceae*) using various taximetric methods and an information-theoretic model//Can. J. Bot. 1974. v. 52. p. 2241-2262.
215. Baum B. R. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (*Poaceae*). Canada. monogr. 14. 1977. 463 pp.
216. Baum B. R., Fedak G. *Avena atlantica*, a new diploid species of the oat genus from Morocco//Can. J. Bot. 1985a. v. 63. № 6. p. 1057-1060.
217. Baum B. R., Fedak G. A new tetraploid species of *Avena* discovered in Morocco//Can. J. Bot. 1985b. v. 63. № 8. p. 1379-1385.
218. Baum B. R., Fleischmann G., Martens J. W., Rajhathy T., Thomas H. Notes on the habitat and distribution of *Avena* species in the Mediterranean and Middle East//Can. J. Bot. 1972a. v. 50. № 6. p. 1385-1397.
219. Baum B. R., Rajhathy T. A study of *Avena macrostachya*//Can. J. Bot. 1976. v. 54. p. 2434-2439.
220. Baum B. R., Rajhathy T., Fleischmann G., Martens J.W., Thomas H. Wild oat gene pool. A collection maintained by the Canada Department of Agriculture. Publ. 1475. Can. Dep. Agriculture. 1972b. 62 pp.
221. Baum B. R., Rajhathy T., Martens J. W., Thomas H. Wild oat gene pool. Publ. 1475. Ed.2. Can. Dep. Agriculture. 1975. 100 pp.
222. 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. № 4. p. 759-762.
223. Beavis W. D., Frey K. J. Expression of nuclear-cytoplasmic interactions and heterosis in quantitative traits of oats (*Avena* spp.)//Euphytica. 1987. v. 36. № 3. p. 877-886.
224. Bechtel D. B., Pomeranz Y. Ultrastructure and cytochemistry of mature oat (*Avena sativa* L.) endosperm. The aleurone layer and starchy endosperm//Cereal Chem. 1981. v. 58. p. 61-69.

225. Beer S. C., Goffreda J., Phillips T. D., Murphy J. P., Sorrels M. E. Assessment of genetic variation in *Avena sterilis* using morphological traits, isozymes and RFLPs//Crop Sci. 1993. v. 33. p. 1386-1393.
226. Bleken M. A., Skjelvag A. O. The phenological development of oat (*Avena sativa* L.) cultivars as affected by temperature and photoperiod//Acta Agric. Scand. 1986. v. 36. p. 353-365.
227. Boozaya-Angoon D., Starks K. J., Edwards L. H., Pass H. Inheritance of resistance in oats to two biotypes of the greenbug//Environmental Entom., 1981. v. 10. № 4. p. 557-559.
228. Bor N. L. The flora of Iraq. The Gramineae. 1968. v. 9. p. 327-344.
229. Branson C. V., Frey K. J. Recurrent selection for goat oil content in oat//Crop Sci. 1989a. v. 29. № 6. p. 1382-1387.
230. Branson C. V., Frey K. J. Correlated response to recurrent selection for goat-oil content in oats//Euphytica. 1989b. v. 43. p. 21-28.
231. Briggie L. W., Smith R. T., Pomeranz Y., Robbins G. S. Protein concentration and amino acid composition of *Avena sterilis* L. groats//Crop Sci. 1975. v. 15. № 4. p. 547-549.
232. Bringham J., Lupton F. G. H. Breeding spring oats for resistance to frit fly attacks//Ann. Applied Biol., 1958. v. 46. № 3. p. 493-497.
233. Brodny U., Briggie L. W., Wahl I. Reaction of U.S. crown rust resistant oat selections and Israeli *Avena sterilis* selections to *Puccinia coronata* var. *avenae*//Plant Disease Reporter, 1976. v. 60. № 11. p. 902-906.
234. Brown C. M., Alexander D. E., Carner S. G. Variation in oil content and its relation to other characters in oats//Crop Sci. 1966. v. 6. p. 190-191.
235. Brown C. M., Craddock I. C. Oil content and goat weight of entries in the world oat collection//Crop Sci. 1972. v. 12. p. 514-515.
236. Brown G. E., Poehlman I. M. Heritability of resistance to BYDV in oats//Crop Sci. 1962. v. 2. p. 259-262.
237. Brown P. D. The transfer of oat stem rust resistance gene Pg-16 from tetraploid *Avena barbata* Pott. to hexaploid *Avena sativa* L. (Abstract). Dissert. Abstr. Intern. Sciences and Engineering. 1985. v. 45. № 7. 2036B.
238. Brown P. D., McKenzie R. I. H., Mikaelsen K. Agronomic, genetic and cytological evaluation of a vigorous new semidwarf oat//Crop Sci. 1980. v. 20. p. 303-306.
239. Browning J. A., Frey K. J. Inheritance of goat-protein in interspecific oat crosses//Can. J. Plant Sci. 1972. v. 52. p. 203-207.

240. Brunner B. R., Freed R. D. Oat grain beta-glucan content as affected by nitrogen level, location and year//Crop Sci. 1994. v. 34. p. 473-476.
241. Bullen M. R. The nuclear phenotype of *Avena magna*//Can. J. Gen. Cytol. 1969. v. II. p. 56-59.
242. Bunch R. A., Forsberg R. A. Relationships between groat percentage and productivity in an oat head-row series//Crop Sci. 1989. v. 29. p. 1409-1411.
243. Burdon J. J., Marshall D. R., Oates J. D. Interaction between wild and cultivated oats in Australia//Proc. 4th Inter. Oat Conf. v. 2. Adelaide. Australia. 1992. p. 82-87.
244. Burdon J. J., Muller W. J. Measuring the cost of resistance to *Puccinia coronata* CDA in *Avena fatua*//J. Appl. Ecol. 1987. v. 24. № 1. p. 191-200.
245. Burdon J. J., Oates J. D., Marshall D.R. Interactions between *Avena* and *Puccinia* species. I. The wild hosts: *Avena barbata* Pott ex Link, *A. fatua* L. and *A. ludoviciana* Durieu//J. Appl. Ecol. 1983. v. 20. № 2. p. 571-584.
246. Burrows V. D. Yield and disease-escape potential of fall-sown oats possessing seed dormancy//Can. J. Plant Sci. 1970. v. 50. № 4. p. 371-378.
247. Burrows V. D. Breeding oat for food and feed: Conventional and new technologies and materials//F. W. Webster (ed.). Oat chemistry and technology. 1983. p. 13-46.
248. Burrows V. D. Donald oats//Can. J. Plant Sci. 1984. v. 64. p. 411-413.
249. Burrows V. D. Breeding oats for food and feed: conventional and new techniques and materials//In: Oats: chemistry and technology. Ed. F. H. Webster. USA, 1986. p. 13-46.
250. Burrows V. D. Newman oat//Can. J. Plant Sci. 1990. v. 70. p. 533-535.
251. Burrows V. D. AC Lotta oat//Can. J. Plant Sci. 1992. v. 72. p. 443-445.
252. Butler-Stoney T. R., Valentine J. Exploitation of the genetic potential of oats for use in feed and human nutrition. HGCA-Project-Report. 1991. № 32. 28 pp.
253. Cadahia E., Garcia-Baudin J. M. Diferenciacion de la *Avena sterilis* L. por electroforesis de proteínas de grano//Weeds and herbicides in the Mediterranean Basin. Proc. Mediterranean Herbicide Symp., Madrid, 1978. 1978. v. I, p. 60-67.
254. Capmbell A. R., Frey K. J. Association between groat-protein percentage and certain plant and seed traits in interspecific oat crosses//Euphytica. 1972. v. 21. p. 352-362.
255. Capmbell A. R., Frey K. J. Inheritance of straw-protein content and its association with other traits in interspecific oat crosses//Euphytica. 1974. v. 23. p. 369-377.
256. Carrigan L. L., Frey K. J. Root volumes of *Avena* species//Crop Sci. 1980. v. 20. № 3. p. 407-408.
257. Carrigan L. L., Ohm H. W., Foster J .E. Barley Yellow Dwarf Virus translocation in wheat and oats//Crop Sci. 1983. v. 23. p. 611-612.

258. Carver T. L. W., Carr A. J. H. Interrelationships between oat species, amphiploid hybrids and derived addition lines, in the inhibition of mildew development at the cell level. (Abstract)//Heredity, 1976. v. 37. № 3. p. 453-454.
259. Cassini R. Fusarium diseases of cereals in western Europe//In: Nelson P.E. et al., (ed.) Fusarium: Diseases, biology and taxonomy. Penn. St. Univ. Press, 1981. p. 56-63.
260. Chen G., Portyanko V. A., Rines H. W., Phillips R. L., Leonard K. J., Ochocki G. E., Stuthman D. D. Quantitative traits loci (QTLS) for partial resistance to crown rust in oats//Proc. 6th Inter. Oat Confer., New Zealand, 2000. p. 128-131.
261. Chew B. H. Genetics of cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll.) resistance in oats (*Avena* ssp.)//MARDI Res. Bul., 1983. v. 11. № 3. p. 328-335.
262. Cho K. C., White P. J. Enzymatic analysis of beta-glucan content in different oat genotypes//Cereal Chem., 1993. v. 70. № 5. p. 539-542.
263. Choube R. N., Premachandran M. N., Gupta S. K. Effect of *Avena sativa* genotype 'JHO 801' on chromosomal association in interspecific hybrid with *A. magna*//Indian J. Genet. Plant Breeding., 1985. v. 45. № 1. p. 138-140.
264. Choube R. N., Gupta S. K., Premachandran M. N. Utilization of wild *Avena* species for gene introgression//Oat Newsletter, 1985. v. 36. p. 22-23.
265. Clamot G. L'amelioration de la resistance de l'avoine l'oidium. Etudes preliminaires//Bull. Rech. Agron., Gembloux. 1969. v. 1. I. p. 134-137.
266. Clamot G. Prospects for improving the grain protein content of oats by intra- and inter-specific hybridization//Vortrage Pflanzenzuchtung, 1984. № 6. p. 224-238.
267. Clamot G. Amelioration de la resistance de l'avoine au nematode a kyste des cereales (*Heterodera avenae* Woll.) et au nematode des tiges (*Ditylenchus dipsaci* (Kuhn) Fil.) en Belgique//Comptes Rendus des Seances de l'Academie d'Agriculture de France, 1985. 71. 7. p. 751-760.
268. Clamot G., Rivoal R. Genetic resistance to cereal cyst nematode *Heterodera avenae* Woll. in wild oat *Avena sterilis* L.376//Euphytica. 1984. v. 33. № 1. p. 27-32.
269. Clark R. V., Zillinsky F. J. Varietal reaction of oats to the *Septoria* disease under field and green house conditions//Can. Plant Dis. Surv., 1960. v. 40. p. 72-91.
270. Clifford B. C. Diseases, pests and disorders of oats//In: The oat crop. Production and utilization. Ed. by R. W. Welch. Chapman & Hall. 1995. p. 252-278.
271. Coffman F. A. Origin of cultivated oats//J. Amer. Soc. Agron. 1946. v. 38. p. 983-1002.
272. Coffman F. A. *A. sativa* L. probably of Asiatic origin//Agron. J. 1955. v. 47. p. 4.
273. Coffman F.A. Oat and oat improvement. Am.Soc. Agr. Madison, Wisconsin, 1961. 650 pp.

274. *Coffman F. A.* Two new aberrants in Eatnon oats breeding-type and flustater//J. Hered., 1963. v.54. № 5. p. 78-80.
275. *Coffman F. A.* Oat history, identification and classification. ARS USDA, 1977. 357 pp.
276. *Coffman F. A., Stevens H., Stanton T. R.* Culture of oats in the Western States, 1970. V. p. 2134.
277. *Comeau A.* Geographic distribution of resistance to barley yellow dwarf virus in *Avena sterilis*//Can. J. Plant Pathol., 1982. v. 4. № 2. p. 147-151.
278. *Comeau A.* Barley Yellow Dwarf Virus resistance in the genus *Avena*//Euphytica. 1984. v. 33. p. 49-55.
279. *Comeau A.* Tolerance of oats to barley yellow dwarf//Proc. 3rd Inter. Oat Confer., Lund, Sweden, 1988. p. 279-286.
280. *Cooke R. J.* Fusarium diseases of wheat and other small grains in North America//In: Nelson P.E. et al., (ed.) Fusarium: Diseases, biology and taxonomy. Penn. St. Univ. Press, 1981. p. 39-55.
281. *Cooke R. J., Cliff E. M.* The characterization of oat cultivars by electrophoresis//J. Natn. Inst. Agric. Bot. 1984. v. 16. p. 415-429.
282. *Cooper D. C., Sorells M. E.* Field reaction of eight oat (*A. sativa*) lines to the PAV isolate of BYDV//Cereal Res. Commun. 1983. v. 11. p. 263-268.
283. *Cosson M. E.* Classification des especes du genre *Avena*//Bull soc. bot. France. 1854. I. p. 11-17.
284. *Cosson M. E., Durie de Maisonneuve M.C.* Expl. sc. Algerie//Bull soc. bot. France. 1855. II. p. 104-114.
285. *Costa J. C.* Types morphologiques des folles avoines au Portugal//VIIIe Colloque International sur la Biologie, l'Ecologie et la Systematique des Mauvaises Herbes. 1988. v. 2. p. 315-323.
286. *Cotten J., Hayes J. D.* Genetic studies of resistance to the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in oats (*Avena* spp.)//Euphytica. 1972. v. 21. № 3. p. 538-542.
287. *Cox D. J., Frey K. J.* Improving cultivated oats (*Avena sativa* L.) with alleles for vegetative growth index from *A. sterilis* L//Theor. Appl. Genet. 1984a. v. 68. № 3. p. 239-245.
288. *Cox D. J., Frey K. J.* Combining ability and the selection of parents for interspecific oat matings//Crop Sci. 1984b. v. 24. № 5. p. 963-967.
289. *Cox T. S., Frey K. J.* Complementarity of genes for high groat-protein percentage from *Avena sativa* L. and *A. sterilis* L//Crop Sci. 1985. v. 25. № 1. p. 106-109.
290. *Craig I. L., Murray B. E., Rajhathy T.* Leaf esterase isozymes in *Avena* and their relationship to the genoms//Can. J. Genet. Cytol. 1972. v. 14. p. 581-589.

291. Craig I. L., Murray B. E., Rajhathy T. *Avena canariensis*: Morphological and electrophoretic polymorphism and relationship to the *A. magna*-*A. murphyi* complex and *A. sterilis*//Can. J. Genet. Cytol. 1974. v. 16. p. 677-689.
292. Darmency H., Aujas C. Polymorphism for vernalization requirement in a population of *Avena fatua*//Can. J. Bot. 1986. v. 64. № 4. p. 730-733.
293. De Candolle A. L'origine des plantes cultivees. Paris, 1883. 382 pp.
294. Derick. R. A. A new "dwarf" oat//Science in Agriculture 1930. v. 10. p.539-542.
295. Dielz S. M. Inheritance of resistance in oats to *Puccinia graminis avenae*//J. Agricultural Research. 1928. v. 37. p. 1-23.
296. Dilkova M. B., Forsberg R. A. Virulence of single spore isolates of *Puccinia coronata* from one susceptible and five resistant oat genotypes//Proc. 5th Inter. Oat Conference, Canada, v.2. 1996. p. 711-713.
297. Dillenburg C. R. Identificacao das especies do genero *Avena* (*Gramineae*) coletadas no estado do Rio Grande do Sul (Brasil)//Anuario Tecnico Instituto Pesquisas Zootecnicas, Francisco Osorio, 1984. 11. p. 65-102.
298. Dinoor A., Wahl I. Reaction of non-cultivated oats from Israel to Canada races of crown rust//Can. J. Plant Sci. 1963. v. 43. p. 263-270.
299. Doehlert D. C. Starch, protein and beta-glucan accumulation during grain development in oat//Proc. 5th Inter. Oat Conference, Canada, v.2. 1996. p. 614-616.
300. Doehlert D. C., McMullen M. S., Baumann R. R. Factors affecting groat percentage in oat//Crop Sci. 1999. v. 39. p. 1858-1865.
301. Dorr H., Leist N. Zur Morphologie der Lodiculae in der Gattung *Avena* L. und ihrer systematischen Verwertbarkeit//Landwirtschaftliche Forschung, 1985. Kongressband 1984. H. 556-569.
302. Durieu de Maisonneuve M. C. Rev. bot. I, 1845. 359 pp.
303. Durieu de Maisonneuve M. C. Act. Soc. Linn. Bordeaux, 1855. XX, p. 37-47.
304. Duval-Jouve. Bull. soc. bot. France. 1863. X. 53 pp.
305. Eagles H. A., Haslemore R. M., Stewart C. A. Nitrogen utilisation in Libyan strains of *Avena sterilis* L. with high groat protein and high straw nitrogen content//New Zealand J. Agric. Res. 1978. v. 21. № 1. p. 65-72.
306. Elliott A. L., Thro A. M., Frey K. J. Inheritance of groat-oil content and several other traits in inter- and intra-specific oat matings//Iowa State J. Res., 1985. v. 60. № 1. p. 13-24.
307. Ephrat J. Etude sur la comportement thermophasique de l'avoine (*Avena* ssp.) en Israel//Bull. Econ. nat. super. Agron. 1962. v. 4. 2. p. 89-95.

308. *Esau K.* Phloem degeneration in *Gramineae* affected by barley yellow dwarf virus//*Amer. J. Bot.* 1957. v. 44. p. 245-251.
309. *Etheridge W. C.* A classification of the varieties of cultivated oats. Cornell university agricultural experiment station. 1916. Memoir, 10. 172 pp.
310. *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. № 1. p. 1-7.
311. *Farnham M. W., Stuthman D. D., Biesboer D. D.* Cellular expression of panicle exertion and peduncle elongation in semidwarf oat//*Crop Sci.* 1990a. v. 30. p. 323-328.
312. *Farnham M. W., Stuthman D. D., Pomeranke G. J.* Inheritance of and selection for panicle exertion in semidwarf oat//*Crop Sci.* 1990b. v. 30. № 2. p. 328-334.
313. *Fawcett J. A., Frey K. J.* Nitrogen harvest index variation in *Avena sativa* and *A. sterilis*//*Proc. Iowa Acad. Sci.* 1982. v. 89. № 4. p. 155-159.
314. *Federizzi L. C., Carvalho F. I. F., Bertagnolli P.* Inheritance of plant height and heading date of different oat crosses//*Proc. 4th Inter. Oat Conf., Australia, 1992.* p. 150-151.
315. *Federizzi L. C., Qualset C. O.* Genetic of plant height reduction and panicle type in oat//*Crop Sci.* 1989. v. 29. p. 551-557.
316. *Fehr W. R.* Principles of cultivar development. V.2. Crop species. Edited, 1987. 761 pp.
317. *Fleischman G., Baker R. J.* Oat crown rust race differentiation: replacement of the standard differential varieties with a new set of single resistance gene lines derived from *Avena sterilis*//*Can. J. Bot.* 1971. v.49. № 8. p. 1433-1437.
318. *Fleischmann G., McKenzie R. I. H.* Inheritance of crown rust resistance in *Avena sterilis*//*Crop Sci.* 1968. v. 8. p. 710-713.
319. *Fleischmann G., McKenzie R. I. H., Shipton W. A.* Inheritance of crown rust resistance in *Avena sterilis* L. from Israel//*Crop Sci.* 1971a. v. 11. № 3. p. 451-453.
320. *Fleischmann G., McKenzie R. I. H., Shipton W. A.* Inheritance of crown rust resistance genes in *Avena sterilis* collections from Israel, Portugal, and Tunisia//*Can. J. Genet. Cytol.* 1971b. v. 13. p. 251-255.
321. *Florell V. H.* Inheritance of type of floret separation and other characters in interspecific crosses in oats// *J. Agric. Res.* 1931. v. 43. p. 365-386.
322. *Floss E. L., Dechen A. R., Carmelo Q. A. C., Monteiro F. A.* Oat genotypes evaluation to aluminum toxicity//*Proc. 5th Inter. Oat Conference. Canada.* v. 2. 1996. p. 623-625.
323. *Fominaya A., Hueros G., Loarce Y., Ferrer E.* 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. v. 38. p. 548-557.

324. *Forbes A. R.* Aphids populations and their damage to oats in British Columbia//*Can. J. Plant Sci.* 1962. v. 42. p. 660-666.
325. *Forsberg R. A., Shands H. L.* Oat breeding//In: *Plant breeding reviews*. Ed. by Janick J. v. 6. Oregon. 1989. p. 167-207.
326. *Fox S. L., Brown P. D., Chong J.* Inheritance of crown rust resistance in four accessions of *Avena sterilis* L//*Crop Sci.* 1997. v. 37. p. 342-345.
327. *Frank J. A., Christ B. J.* Rate-limiting resistance to *Pyrenophora* leaf blotch in spring oats//*Phytopatology*, 1988. v. 78. p. 957-960.
328. *Frey K. J.* Inheritability of groat-protein percentage of hexaploid oats//*Crop Sci.* 1975. v.15. № 2. p. 277-279.
329. *Frey K. J.* Protein of oats//*Z. Pflanzenzuecht.*, 1977. v. 78. H. 185-215.
330. *Frey K. J.* *Plant Breeding II*. Edited, ISU. 1981. 497 pp.
331. *Frey K. J.* Genes from wild relatives for improving plants. *Crop improvement research*, 1983. p. 1-20.
332. *Frey K. J.* Genetic resources and their use in oats breeding//*Proc. 2nd Inter. Oats Conf.*, Great Britain, 1986. p. 7-15.
333. *Frey K. J.* Growth rate of oats//*Proc. 3rd Inter. Oats Conf.* Lund. Sweden. 1989. p. 330-339.
334. *Frey K. J.* Genetic resources of oats//In: *Use of plant introductions in cultivar development*. CSSA Special publ. Part 1. 1991. № 17. p. 15-24.
335. *Frey K. J.* Remaking a crop gene pool: the case history of *Avena*//In: *Toward enhanced and sustainable agricultural productivity in the 2000's: breeding research and biotechnology*//*Proceedings of SABRAO seventh international congress and WSAA symposium held at Academia Sinica, Nankang, Taipei, Taiwan, November 16-20. 1993. Volume I. Special Publication Taichung District Agricultural Improvement Station. 1994. № 35. p. 1-14.*
336. *Frey K. J., Browning J. A., Simons M. D.* Registration of Multiline E76 and Multiline E77 oats//*Crop Sci.* 1985. v. 25. p. 1125.
337. *Frey K. J., Cox T. S., Rodgers D. M., Bramel-Cox P.* Increasing cereal yields with genes from wild and weedy species. *Genetics: new frontiers*//*XV International Congress of Genetics. Volume IV. Applied genetics*, 1984. p. 51-68.
338. *Frey K. J., Hammond E. G., Lawrence P. K.* Inheritance of oil percentage in interspecific crosses of hexaploid oats//*Crop Sci.* 1975a, v. 15. № 1. p. 94-95.
339. *Frey K. J., Holland J. B.* Nine cycles of recurrent selection for increased groat-oil content in oat//*Crop Sci.* 1999. v. 39. p. 1636-1641.

340. Frey K. J., McCarty T., Rosielle A. Straw-protein percentages in *Avena sterilis* L//Crop Sci. 1975b. v. 15. № 5. p. 716-718.
341. Frey K. J., Michel L. J., Murphy J. P., Browning J. A. Registration of Webster isolines//Crop Sci. 1986. v. 26. p. 374-375.
342. Fulcher R. G. Morphological and chemical organization of the oat kernel//In: Oats: chemistry and technology. Ed. F. H. Webster. Minnesota. USA. 1986. p. 47-74.
343. Ganssmann W. Beta-glucan content in German oat cultivars and in oat bran obtain from them//Proc. 5th Inter. Oat Conference, Canada, v. 2. 1996. p. 65-67.
344. Garcia-Baudin J. M., Salto T., Aguirre R. Variabilidad de la *Avena sterilis* L. en la zona interior de la peninsula Iberica//Anales Instituto Nacional Investigaciones Agrarias, Proteccion Vegetal, 1978. № 8. p. 149-158.
345. Garcia-Baudin J. M., Salto T., Aguirre R. Differentes types morphologiques chez *Avena sterilis* L//Fragm. Herb. Jugosl. 1981. v. 10. № 1. p. 57-71.
346. Gardenhire J. H. Inheritance of greenbug resistance in oats//Crop Sci. 1964. v.4. № 4. p. 443.
347. Garner W. W., Allard H. A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants//J. Agric. Res. 1920. v. 18. p. 553-606.
348. Gellner J. L., Posch J. S., Reeves D. L., Kieckhefer R. W. Use of length of third leaf to select for barley yellow dwarf resistance in oat//Cereal Resear. Comm., 1992. v. 20. № 3-4. p. 201-205.
349. Gilbert B. E. Interrelation of relative day length and temperature//Bot. Gaz. 1926. p. 81.
350. Goffreda J. C., Burnquist W. B., Beer S. C., Tanksley S. D., Sorrells M. E. Application of molecular markers to assess genetic relationships among accessions of wild oat, *Avena sterilis*//Theor. Appl. Genet., 1992. v. 85. № 2-3. p. 146-151.
351. Goulard L. R., Ohm H. W., Foster J. E. Barley Yellow Dwarf symptom severity in oat affected by plant growth stage at infection and plot type//Crop Sci. 1989. v. 29. p. 1412-1416.
352. Goulden C. H. A genetic and cytological study of dwarfing in wheat and oats//Minnesota Agricultural Experiment Stat. Technical Bulletin. 1926. v. 33-37.
353. Gourmet C., Kolb F. L., Hewigs A. D., Brown C. M. Selection for barley yellow dwarf tolerance in F₂ oat populations in the greenhouse//Crop Sci. 1992. v. 32. p. 1476-1479.
354. Grafius J. E., Brown H. M. Lodging resistance in oats//Agron. J., 1954. v. 46. № 9. p. 414-418.

355. Gregova E., Longauer I., Zak I., Kraic J. Elektroforeticke rozlisovanie ovsa (*Avena sativa* L.) pomocou zasobnych semennych bielkovin//Rostlinna Vyroba. 1996. v. 42. № 4. p. 169-172.
356. Griffiths D. J., Rowlands G., Peregrine W. T. H. Cytogenetic relationships of certain artificial and natural species of *Avena*//J. Agr. Sci. 1959. v. 52. p. 678-683.
357. Grisebach A. Spicil. flora Rumel. 1844. II. 452 H.
358. Guarino L., Chadja H., Mokkadem A. Collection of *Avena macrostachya* Bal. ex Coss. et Dur. (*Poaceae*) germplasm in Algeria//Economic Botany. 1991. v. 45. № 4. p. 460-466.
359. Guillemenet R. Wild oats in Vienne//Phytoma, 1971. № 232. p. 24-27.
360. Gupta S. C., Cox D. J., Frey K. J. Association of two measures of vegetative growth rate with other traits in inter and intraspecific matings of oats//Theor. Appl. Genet. 1986a. v. 72. № 6. p. 756-760.
361. Gupta S. C., Frey K. J., Cox D. J. Changes in several traits of oats caused by selection for vegetative growth rate//Plant Breed. 1986b. v. 97. № 3. p. 222-226.
362. Gupta S. C., Frey K. J., Skrdla R. K. Selection for grain yield of oats via vegetative growth rates measured at anthesis and maturity//Euphytica. 1987b. v. 36. № 1. p. 91-97.
363. Hagberg P. Artkorsningar i havre. (Abstract)//Nordisk Jordbrugsforskning, 1983. v. 65. № 2. p. 271.
364. Hagberg P., Mattsson B. Increased variability in oats from crosses between different species//In: Svalof 1886-1986. Research and results in plant breeding. Ed. by G.Olsson. 1986. p. 121-127.
365. Hakim-Elahi A., Allard R. W. Distribution of homoeoalleles at two loci in a diploidized tetraploid: leucine aminopeptidase loci in *Avena barbata*//J. Heredity. 1983. v. 74. № 5. p. 379-380.
366. Hall M. B., Tarr A. W. Oat starch quality and relationships to other quality traits//Proc. 6th Inter. Oat Confer. New Zealand. 2000. p. 25-30.
367. Hanelt P. (Eds.) Mansfeld's encyclopedia of aricultural and horticultural crops. *Avena* L. Springer, v.5. 2001. p. 2505-2514.
368. Harder D. E., Chong J., Brown P. D., Martens J. W. Inheritance of resistance to *Puccinia coronata avenae* and *P. graminis avenae* in an accession of *Avena sterilis* from Spain//Genome. 1990. v. 33. №2. p. 198-202.
369. Harder D. E., Chong J., Brown P. D., Sebesta J., Fox S. Wild oat as a source of disease resistance: history, utilization and prospects//Proc. 4th Inter. Oat Confer. Adelaide. Australia. v.II. 1992a. p. 71-81.

370. Harder D. E., Haber S. Oat diseases and pathologic techniques//In: Oat Science and Technology. Ed. by H.G.Marshall and M.E.Sorrels. Agronomy No. 33. USA. 1992b. p. 307-426.
371. Harder D. E., McKenzie R. I. H. Complex additive-type of resistance to *Puccinia coronata* in *Avena sterilis*//Can. J. Plant Pathology. 1984a. v. 6. № 2. p. 135-138.
372. Harder D. E., McKenzie R. I. H., Martens J. W. Inheritance of crown rust resistance in three accessions of *Avena sterilis*//Can. J. Genet. Cytol. 1980. v. 22. № 1. p. 27-33.
373. Harder D. E., McKenzie R. I. H., Martens J. W. Inheritance of adultplant resistance to crown rust in an accession of *Avena sterilis*//Phytopathology. 1984b. v. 74. № 3. p. 352-353.
374. Harlan J. R., De Wet J. M. J. Toward a rational classification of cultivated plants//Taxon, 1971. v. 20. p. 509-517.
375. Haussknecht C. Uber Abstammung des Saathabers. Mitteil. d. geogr. Gesellsch. (Thur.) Jena III. 1885. H. 231-242.
376. Haussknecht C. Kritische Bemerkungen uber einige *Avena*-Arten. Mittel. Thur. bot. N. F. VI. 1894. H. 37-48.
377. Haussknecht C. Symbolae ad floram graecam. Mittel. Thur. bot. N. F. XIII-XIV. 1899. H. 43-51.
378. Hayes J. D. Arable crop breeding//In: Jubilee report of the Welsh plant breeding station 1919-1969. 1970. p. 45.
379. Hayes J. D., Jones I. T. Variation in the pathogenicity of *Erysiphe graminis* D.C. f. sp. *avenae*, and its relation to the development of mildew-resistant oat cultivars//Euphytica. 1966. v. 15. p. 80-86.
380. Hellewell K. B., Stuthman D. D., Markhart III A. H., Erwin J. E. Day and night temperature effects during grain-filling in oat//Crop Sci. 1996. v. 36. p. 624-628.
381. Hesel D. B. Grain yield improvement through biomass selection in oats (*Avena sativa* L.)//Zeitschrift Pflanzenzuchtung. 1985. v. 94. № 4. p. 298-306.
382. Hesel D. B., Frey K. J. Genetic control of vegetative growth index in oats (*Avena* spp.)//Theor. Appl. Genet. 1983. v. 65. № 3. p. 219-223.
383. Heneen W. K., Brismar K., Karisson G., Mattsson B. Structural features of lipid- and protein-rich oat grains//Proc. 4th Inter. Oat Confer. Adelaide. Australia. v. I. 1992. p. 77-79.
384. Herrmann M. Investigation of tolerance to barley yellow dwarf virus in cultivated oats//Proc. 5th Inter. Oat Conference. Canada. v. 2. 1996. p. 717-719.
385. Herrmann M., Roderick H. W. Characterisation of new oat germplasm for resistance to powdery mildew//Euphytica. 1996. v. 89. p. 405-410.

386. *Hetzler J., Dambroth M.* Erstevaluierung von Winterhafer (*Avena sativa* L.)//Landbauforschung-Volkenrode. 1990. 40. 4. H. 279-283.
387. *Heum M., Muphy J. P., Phillips T. D.* A comparison of RAPD and isozyme analyses for determining the genetic relationships among *Avena sterilis* L. accessions//Theor. Appl. Genet. 1994. v. 87. p. 689-696.
388. *Heywood V. H.* Systematics - the stone of Sisyphus//Biol. J. Linn. Soc. 1974. 6. 169-178.
389. *Hietaniemi V., Saastamoinen M., Kangas A., Rantanen O., Kontturi M.* β -glucan, thiamine and selenium contents in oats cultivated in Finland//Proc. 6th Inter. Oat Confer. New Zealand. 2000. p. 31-36.
390. *Hoffman D. L.* Inheritance and linkage relationships of morphological and isozyme loci in the A-genome diploid oat//Proc. 5th Inter. Oat Confer. Canada. v. 2. 1996. p. 330-332.
391. *Holden J. H. W.* Species relationships in the *Avenae*//Chromosoma (Berlin). 1966. v. 20. № 1. p. 75-124.
392. *Holden J. H. W.* Field studies of some wild species of *Avena*//Econom. Bot. 1969. v. 23. № 4. p. 339-345.
393. *Holden J. H. W.* 28 Oats. *Avena* spp. (*Gramineae* - *Aveneae*)//In: Evolution of crop plants. Ed. by Simmonds N.W. Longman. 1979. p. 86-90.
394. *Holland J. B., Bjornstad A., Frey K. J., Gullord M., Wesenberg D. M.* Recurrent selection for yield stability in a broad-based oat population//Proc. 5th Inter. Oat Confer. Canada. v. 2. 1996. p. 494-496.
395. *Holland J. B., Moser H. S., O'Donoghue L. S., Lee M.* QTLs and epistasis associated with vernalization responses in oat//Crop Sci. 1997. v. 37. p. 1306-1316.
396. *Holthaus J. F., Holland J. B., White P. J., Frey K. J.* Inheritance of β -Glucan content of oat grain//Crop Sci. 1996. v. 36. p. 567-572.
397. *Holub J.* Bemerkungen zur taxonomie der Gattung *Helictotrichon* Bess. Ed. Nemeč B. et al. Philipp Maximilian Opiz und seine bedeutung fur die pflanzentaxonomie. 1958. p. 101-133.
398. *Hoppe G., Hoppe H. D.* Cluster analyses as breeding aid shown by the example of interspecific hybrids of *Avena*//A. Zuchtungsforsch. 1991. v. 21. № 3. p. 183-190.
399. *Hoppe H. D., Pohler W.* Successful hybridization between *Avena prostrata* and *A. macrostachya*//Cereal Res. Commun. 1988. v. 16. № 3-4. p. 231-235.
400. *Hoppe H. D., Pohler W.* Hybrids between *Avena barbata* and *A. macrostachya*//Cereal Res. Commun. 1989. v. 17. № 2. p. 129-134.

401. Hoppe H. D., Pohler W., Kison H.U. Tri-, tetra- und pentaploide Bastarde aus interspezifischen Kreuzungen mit *Avena macrostachya*//Biologisches Zentralblatt. 1990. 109. 6. H. 499-504.
402. Howarth C., Cowan A., Leggett J. M., Valentine J. Using molecular mapping to access and understanding valuable traits in wild relatives of oats//Proc. 6th Inter. Oat Confer. New Zealand. 2000. p. 157-159.
403. Howarth C., Skot K., Allen E., Cowan A., Leggett J. M., Valentine J. Identifying microsatellite markers from related species for use in mapping agronomically important traits in oats//Oat Newsletter. 2002. v. 48.
404. Hsam S. L. K., Peters N., Paderina E. V., Felsenstein F., Oppitz K., Zeller F. J. Genetic studies of powdery mildew resistance in common oat (*Avena sativa* L.). I. Cultivars and breeding lines grow in Western Europe and North America//Euphytica. 1997. v. 96. p. 421-427.
405. Hubbard. Flora Tropical Africa, 1937. 10. 122 pp.
406. Hurt H. D., Mathews R., Ink S. L. Biomedical considerations of oat dietary fiber and beta-glucans//Proc. 3rd Inter. Oat Confer. Lund. Sweden. 1988. p. 206-222.
407. Huskins C. L. Genetical and cytological studies of the origin of false wild oats//Scient. Agric. 1926. v. VI. № 9. p. 303-313.
408. Huskins C. L. On the genetics and cytology of fatuoid or false wild oat//J. Genet. 1927. v. 18. № 3. p. 315-364.
409. Hutchinson E. S., Hakim-Elahi A., Miller R. D., Allard R. W. The genetics of the diploidized tetraploid *Avena barbata*. Acid phosphatase, esterase, leucine aminopeptidase, peroxidase, and 6-phosphogluconate dehydrogenase loci//J. Heredity. 1983a. v. 74. № 5. p. 325-330.
410. Hutchinson E. S., Price S. C., Kahler A. L., Morris M. I., Allard R. W. An experimental verification of segregation theory in a diploidized tetraploid: esterase loci in *Avena barbata*//J. Heredity. 1983b. v. 74. № 5. p. 381-383.
411. Hutchinson J., Postoyko J. C-banding of *Avena* species//In: Genetic manipulation in plant breeding//Proc. Inter. Symp. EUCARPIA, September 8-13. 1985. Berlin (West). Germany. 1986. p. 157-159.
412. Jain R. K., Hasan N. Further studies on the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* infecting *Avena sterilis*//Acta Bot. Indica. 1988. v. 16. № 2. p. 239-241.
413. Jedlinski H. Tolerance to two strains of barley yellow dwarf virus in oats//Plant Disease Report. 1972. v. 56. № 3. p. 230-234.

414. *Jedlinski H., Rochow W. F., Brown C. M.* Tolerance to the BYDV in oats//Phytopatol. 1977. v. 67. № 6. p. 1408-1411.
415. *Jellen E. N., Beard J. L.* Geographical distribution of a chromosome 7C and 17 intergenomic translocation in cultivated oat//Crop Sci. 2000a. v. 40. p. 256-263.
416. *Jellen E. N., Phillips R. L., Rines H. W.* Chromosomal localization and polymorphisms of ribosomal DNA in oat (*Avena* spp.)//Genome. 1994. v. 37. p. 23-32.
417. *Jensen N. F.* Genetics and inheritance in oats. III Gross plant characters//In: Oats and oats improvement. Coffman F.A. (ed.). 1961. p. 135-150.
418. *Jessen K. F. W.* Deutschland Graser und Getreidearten. Leipzig. 1863. H. 214-218.
419. *Johnson J. P., Carver B. F., Baligar V. C.* Productivity in Great Plains acid soils of wheat genotypes selected for aluminium tolerance//Plant and Soil. 1997. v. 188. p. 101-106.
420. *Johnson L. D. R., Rothman P. G.* Resistance to stem rust in *Avena fatua* L. (Abstract)//Phytopathology. 1986. v. 76. № 10. p. 1147.
421. *Jones E. T., Griffiths D. J.* Varietal resistance and susceptibility of oats to powdery mildew (*Erysiphe graminis*)//British Mycological Society Transactions. 35. 1952. p. 71-80.
422. *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.
423. *Kahler A. L., Allard R. W., Krzakowa M., Wehrhahn C. F., Nevo E.* Associations between isozyme phenotypes and environment in the slender wild oat (*Avena barbata*) in Israel//Theor. Appl. Genet. 1980. v. 56. № 1/2. p. 31-47.
424. *Kanan G., Jaradat A. A.* Wild oats in Jordan//Proc. 5th Inter. Oat Confer. Canada. v. 2. 1996. p. 185-187.
425. *Karow R. S.* Studies on the inheritance of fatty acid composition and the enzyme lipoxigenase in cultivated oat (*Avena sativa* L.) and on the inheritance of crown rust resistance in a derived-tetraploid X natural tetraploid oat cross. (Abstract). Dissert. Abstr. Intern. Sciences and Engineering. 1984. v. 44. 9. 2623B-2624B.
426. *Karow R. S., McNamara K. R., Forsberg R. A.* Crown rust resistance in progeny from a derived tetraploid X natural tetraploid cross in *Avena*//Genome. 1987. v. 29. № 1. p. 206-208.
427. *Karsai I., Bedo Z.* Relationship between anther culture response and aluminium tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.)//Euphytica. 1998. v. 100. p. 249-252.
428. *Kastaliev T., Mozhaeva K., Vasilieva T.* Barley yellow dwarf virus in European Russia//J. Russ. Phytopathol. Soc. 2000. v. 1. p. 17-20.
429. *Katsiotis A., Hagidimitriou M., Heslop-Harrison J. S.* The close relationship between the A and B genomes in *Avena* L. (*Poaceae*) determined by molecular cytogenetic analysis

- of total genomic, tandemly and dispersed repetitive DNA sequences//Annals of Botany. 1997. v. 79. p. 103-109.
430. Katsiotis A., Schmidt T., Heslop-Harrison J. S. Chromosomal and genomic organization of Ty1-copia-like retrotransposon sequences in the genus *Avena*//Genome. 1996. v. 39. p. 410-417.
431. Katsiotis A., Drossou A., Leggett J. M., Loukas M., Tsakas S. Genome and species relationships in genus *Avena* based on RAPD and AFLP molecular markers//Theor. Appl. Genet. 2004. v. 109. p. 48-54.
432. Kaufmann P. B., Dayanandan P. Gibberellin-induced growth in *Avena* internodes//In: A. Crozier (ed.) The biochemistry and physiology of giberellins. N.Y. 1983. p. 129-157.
433. Kibite S., Edney M. J. The inheritance of beta-glucan concentration in an oat (*Avena sativa* L.) cross//Proc. 5th Inter. Oat Conference. Canada. v. 2. 1996. p. 77-79.
434. Kibite S., Menzier J., Thomas P.L. Inheritance of resistance to three pathotypes of loose and covered smut//Proc. 6th Inter. Oat Confer. Linconl. New Zealand. 2000. p. 297-301.
435. Kieckhefer R. W., Jedlinski H., Brown C .M. Host preferences and reproduction of four cereal aphids on 20 *Avena* selections//Crop Sci. 1980. v. 20. p. 400-402.
436. Kiehn F. A., McKenzie R. I. H., Harder D. E. Inheritance of resistance to *Puccinia coronata avenae* and its association with seed characteristics in four accessions of *Avena sterilis*//Can. J. Genet. Cytol. 1976. v. 12. p. 230-236.
437. Kihara H. Ueber cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung II. Chromosomenzahlen und Verwandtschaftsverhältnisse unetr *Avena*-Arten//Bot. Magaz. XXXIII, 388. 1919. H. 94-97.
438. Kim H. B. Inheritance of resistance to *Puccinia coronata* var. *avenae* in sex selections of *Avena sterilis*//Euphytica. 1974. v. 23. № 1. p. 174-180.
439. Kim S. I., Saur L., Mosse J. Some features of the inheritance of avenins, the alcohol soluble proteins of oat//Theor. Appl. Genet. 1979. v. 54. p. 49-54.
440. King S. R., Bacon R. K. Vernalization requirement of winter and spring oat genotypes//Crop Sci. 1992. v. 32. p. 677-680.
441. Kirby E. J. M. The effects of daylength upon the development and growth of wheat, barley and oats//Field Crop. 1969. Abstr. 22. p. 1-7.
442. Klinck H. K., Sim S. L. Influence of temperature and photoperiod on growth and yield components in oats//Can. J. Bot. 1977. v. 55. № 1. p. 96-106.
443. Kliphuis E., Wieffering J. H. Chromosome numbers of some angiosperms from the south of France//Acta Botan. Neerlandica. 1972. v. 21. № 6. p. 598-604.
444. Koch C. Beitrage zu einer Flora des Orientes. Linnaea. 1848. XXI. P. 289-443.

445. Koernicke F., Werner H. Die Arten und Varietaten des Getreides. Handbuch des Getreidebaues I. Berlin. 1885. 738 s.
446. Kolb F. L., Brown C. M., Hewings A. D. Registration of seven spring oat germplasm lines tolerant to barley yellow dwarf virus//Crop Sci. 1991. v. 31. p. 240-241.
447. Kolb F. L., Domier L. L. Viral diseases of oat//Proc. 6th Inter. Oat Confer. Lincoln. New Zealand. 2000. p. 283-288.
448. Krause E. H. L. Abbildungen und Beschreibungen der bis jetzt bekannten Getreidearten, 1837. 7. H. 8.
449. Kropac Z., Lhotska M. *Avena ludoviciana* Dur. and *Bidens frondosus* L. - two new species for Romanian Socialist Republic//Preslia. 1971. v. 43. № 3. p. 249-253.
450. Kuenzel K. A., Frey K. J. Protein yield of oats as determined by protein percentage and grain yield//Euphytica. 1985. v. 34. № 1. p. 21-31.
451. Kuhn F. Oats in the Western Carpathians//Acta Universitatis Agriculturae. Brno. Facultas Agronomica. 1972. v. 20. № 3. p. 355-362.
452. Ladizinsky G. New evidence on the origin of hexaploid oats//Evolution. N.Y. 1969. v. 23. p. 4.
453. Ladizinsky G. *Avena murphyi*: a new tetraploid species of oat from southern Spain//Israel J. Bot. 1971a. v. 20. № 1. p. 24-27.
454. Ladizinsky G. *Avena prostrata*: a new diploid species of oat//Israel J. Bot. 1971b. v. 20. p. 297-301.
455. Ladizinsky G. Biological flora of Israel. 2. *Avena* L//Israel J. Bot. 1971c. v.20. № 2. p. 133-151.
456. Ladizinsky G. Chromosome relationships between tetraploid (2n=28) *Avena murphyi* and some diploid, tetraploid and hexaploid species of oats//Can. J. Genet. Cytol. 1971d. v. 13. p. 203-209.
457. Ladizinsky G. The cytogenetic position of *Avena prostrata* among the diploid oats//Can. J. Genet. Cytol. 1973a. v. 15. p. 443-450.
458. Ladizinsky G. Genetic control of bivalent pairing in the *Avena strigosa* polyploid complex//Chromosoma. 1973b. v. 42. p. 105-110.
459. Ladizinsky G. Oats in Ethiopia//Economic Bot. 1975. v. 29. № 3. p. 238-241.
460. Ladizinsky G. Biological species and wild genetic resources in *Avena*//Proc. 3rd Inter. Oat Confer. Lund. Sweden. 1989a. p. 76-86.
461. Ladizinsky G. The domestication and history of oats//Proc. 3rd Inter. Oat Confer. Lund. Sweden. 1989b. p. 7-12.

462. *Ladizinsky G.* Biological species and wild genetic resources in *Avena*//IBPGR, Report of a Working Group on *Avena*. Radzikow. Poland. 1989c. p. 19-32.
463. *Ladizinsky G.* Genetic resources of tetraploid wild oats and their utilization//Proc. 4th Inter. Oat Confer. Adelaide. Australia. 1992. p. 65-70.
464. *Ladizinsky G.* A new species of *Avena* from Sicily, possible the tetraploid progenitor of hexaploid oats//Genetic Resources and Crop Evolution. 1998. v. 45. p. 263-269.
465. *Ladizinsky G.* Cytogenetic relationships between *Avena insularis* (2n=28) and both *A. strigosa* (2n=14) and *A. murphyi* (2n=28)//Genetic Resources and Crop Evolution. 1999. v. 46. p. 501-504.
466. *Ladizinsky G., Fainstein R.* Introgression between the cultivated hexaploid oat *A. sativa* and the tetraploid wild *A. magna* and *A. murphyi*//Can. J. Genet. Cytol. 1977a. v. 19. № 1. p. 59-66.
467. *Ladizinsky G., Fainstein R.* Domestication of the protein-rich tetraploid wild oats *Avena magna* and *A. murphyi*//Euphytica. 1977b. v. 26. № 1. p. 221-223.
468. *Ladizinsky G., Johnson L.* Seed protein homologies and the evolution of polyploidy in *Avena*//Can. J. Genet. Cytol. 1972. v. 14. p. 875-888.
469. *Ladizinsky G., Zohary D.* *Avena ventricosa*: possible diploid contributor to hexaploid oats//Science. 1967. v. 155. p. 1553-1554.
470. *Ladizinsky G., Zohary D.* Genetic relationships between diploids and tetraploids in series *Eubarbatae* of *Avena*//Can. J. Genet. Cytol. 1968. v. 10. p. 68-81.
471. *Ladizinsky G., Zohary D.* Notes on species delimitation species relationships and polyploidy in *Avena* L//Euphytica. 1971. v. 20. № 3. p. 380-395.
472. *Landry B., Comeau A., Minvielle F., St.-Pierre C. A.* Genetic analysis of resistance to barley yellow dwarf virus in hybrids between *Avena sativa* 'Lamar' and virus-resistant lines of *Avena sterilis*//Crop Sci. 1984. v. 24. № 2. p. 337-340.
473. *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.
474. *Leggett J. M.* Cytoplasmic substitutions involving six *Avena* species//Can. J. Genet. Cytol. 1984. v. 26. № 6. p. 698-700.
475. *Leggett J. M.* Interspecific hybrids involving the perennial oat species *Avena macrostachya*//Can. J. Genet. Cytol. 1985. v. 27. p. 29-32.
476. *Leggett J. M.* Interspecific hybrids involving the recently described diploid taxon *Avena atlantica*//Genome. 1987. v. 29. № 2. p. 361-364.

477. Leggett J. M. Inter- and intra-specific hybrids involving the tetraploid species *Avena agadiriana* Baum et Fedak sp. nov. ($2n=4x=28$)//Proc. 3rd Inter. Oat Confer. Lund. Sweden. 1989. p. 62-67.
478. Leggett J. M. A new triploid hybrid between *Avena eriantha* and *A. macrostachya*//Cereal Res. Commun. 1990. v. 18. № 1-2. p. 97-110.
479. Leggett J. M. Further hybrids involving the perennial autotetraploid oat *Avena macrostachya*//Genome. 1992a. v. 35. p. 273-275.
480. Leggett J. M. The conservation and exploration of wild oat species//Proc. 4th Inter. Oat Confer. Adelaide. Australia. v. II. 1992b. p. 57-60.
481. Leggett J. M. A further *Avena macrostachya* hybrid//Proc. 4th Inter. Oat Confer. Adelaide. Australia. v. III. 1992c. p. 152-153.
482. Leggett J. M. Classification and speciation in *Avena*//In: Oat science and technology. Ed.: Marshall H. G., Sorrells M.E. Agronomy. № 33. 1992d. USA. p. 29-52.
483. Leggett J. M. Using and conserving *Avena* genetic resources//Proc. 5th Inter. Oat Confer. Canada. v. I. 1996. p. 128-132.
484. 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.
485. Leggett J. M., Ladizinsky G., Hagberg P., Obanni M. The distribution of nine *Avena* species in Spain and Morocco//Can. J. Bot. 1992. v. 70. p. 240-244.
486. Leggett J. M., Markland G. S. The genomic structure of *Avena* revealed by GISH//Proc. Kew Chrom. Confer. IV. 1995a. p. 133-139.
487. 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. v. 38. p. 747-751.
488. Leggett J. M., Thomas H. Oat evolution and cytogenetics//In: The oat crop. Production and utilization. Ed. by R.W.Welch. Chapman & Hall. 1995c. p. 120-149.
489. Leggett J. M., Thomas H. M., Meredith M. R., Humphreys M. W., Morgan W. G., Thomas H., King I.P. Intergenomic translocations and the genomic composition of *Avena maroccana* Gdgr. revealed by FISH//Chromosome Research. 1994. v. 2. p. 163-164.
490. Li C. D., Rossnagel B. G., Scoles G. J. The development of oat microsatellite markers and their use in identifying relationships among *Avena* species and oat cultivars//Theor. Appl. Genet. 2000. v. 101. p. 1259-1268.
491. Linares C., Gonzalez J., Ferrer E., Fominaya A. The use of double fluorescence in situ hybridization to physical map the position of 5S rDNA genes in relation to the chromo-

- somal location of 18S-5.8S-26S rDNA and a C genome specific DNA sequence in the genus *Avena*//Genome. 1996. v. 39. p. 535-542.
492. *Linares C., Ferrer E., Fominaya A.* Discrimination of the closely related A and D genomes of the hexaploid *Avena sativa* L//Proc. Nation. Acad. Sci. USA, 1998. p. 34-39.
493. *Link G. K.* Hort. Berolin. 1827. I, 109 pp.
494. *Linneaus C.* Genera plantarum. 1737. 15.
495. *Linneaus C.* Species Plantarum. 1753. v. 1. A facsimile of the first edition. London 1957. 1959.
496. *Linneaus C.* Species Plantarum. 1762. v. 2. London. 118 pp.
497. *Litzenberger. S. C.* Inheritance of resistance to specific races of crown and stem rust to *Helminthosporium* blight, and of certain agronomic characters of oats//Iowa Agricultural Experiment Station. Bulletin, 1949. 370. p. 453-496.
498. *Lookhart G. L., Pomeranz Y.* Characterization of oat species by polyacrylamide gel electrophoresis and high performance liquid chromatography of their prolamin proteins//Cereal Chem. 1985. v. 62. p. 162-166.
499. *Loon van J. C.* A cytological investigation of flowering plants from the Canary Islands//Acta Botan. Neerlandica 1974. v. 23. № 2. p. 113-124.
500. *Loskutov I. G.* Introduction to VIR's oat collection: documentation, characterization and evaluation//Report of a Working Group on *Avena*. Fourth meeting. Godolo. Hungary. IBPGR. Rome. Italy. 1993. p. 30-36.
501. *Loskutov I. G.* Establishment of the core collection of *Avena* wild species//Report of a Working Group on *Avena*. Fifth meeting. Vilnius. Lithuania. IPGRI. Rome. Italy. 1998b. p. 34-36.
502. *Loskutov I. G.* The collection of wild species of CIS as a source of diversity in agricultural traits//Genetic Resources and Crop Evolution. 1998d. v. 45. № 4. p. 291-295.
503. *Loskutov I. G.* Responce of oat species on gibberellic acid. Oat Newsletter. v. 45. 1999.
504. *Loskutov I. G.* Vavilov and his institute. A history of the world collection of plant genetic resources in Russia. IPGRI. Rome. Italy. 1999c. 189 pp.
505. *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.
506. *Loskutov I. G.* *Avena* L. wild species is a source of diseases resistance, biochemical characters and agronomical traits in oat breeding//Proc. International scientific conference. Dotnuva. Agriculture. Lithuania. 2002a. v. 78. № 2. p. 94-103.

507. *Loskutov I. G.* Classification and diversity of genus *Avena* L//Report of ECP/GR Cereals Network. 1-st meeting. Armenia. 2003. IBPGR. Rome. Italy. 2005. p. 84-90.
508. *Loskutov I. G., Kosareva I. A., Semenova E. V.* Features of aluminum resistance in oat wild species//Oat Newsletter, 2001. v. 47.
509. *Loskutov I. G., Moskaleva G. I.* Unconventional method for determining groat-oil content in oats//Oat Newsletter. v. 44. 1998.
510. *Loskutov I. G., Soldatov V. N.* Evaluation of wild and cultivated species of oat from VIR collection//Oat Newsletters. 1995. v. 43. p. 27-28.
511. *Luby J. J., Stuthman D. D.* Evaluation of *Avena sativa* L./*A. fatua* L. progenies for agronomic and grain quality characters//Crop Sci. 1983. v. 23. № 6. p. 1047-1052.
512. *Lupton F. G. H., Thompson J. B.* Spring oats//In: Ann. Rept. 1959-1960. P.B.I. Cambridge. 1961. p. 235-238.
513. *Lyrene P. M., Shands H. L.* Heading dates in six *Avena sativa* L. x *A. sterilis* L. crosses//Crop Sci. 1975. v. 15. № 3. p. 359-360.
514. *Lyrene P. M., Shands H. L.* Groat protein percentage in *Avena sativa* x *A. sterilis* crosses in early generations//Crop Sci. 1975b. v.15. № 3. p. 398-400.
515. *Ma J. F., Zheng S. J., Li X. F., Takeda K., Matsumoto H.* A rapid hydroponic screening for aluminium tolerance in barley//Plant and Soil. 1997. v. 191. p. 133-137.
516. *Maillet J.* Contribution a une etude des varietes d'*Avena fatua* et *Avena sterilis*//Fragm. Herb. Jugosl. 1980. v. 9. № 2. p. 61-67.
517. *Mal B.* Wild genetic resource potential for forage oat improvement. Abstracts//First symposium on crop improvement, 23-27 February 1987. India [edited by Gill K. S.; Khehra A. S.; Verma M. M.; Bains K. S.]. 1987. p. 5-6.
518. *Mansfeld R.* Vorlaufiges Verzeichnis landwirtschaftlich oder gartnerisch kultivierter Pflanzenarten. 1959. Akademie-Verlag, Berlin. H. 478-485.
519. *Mansfeld R.* Verzeichnis landwirtschaftlicher und gartnerischer Kulturpflanzen. Band 3. 1986. Akademie-Verlag, Berlin. H. 1470-1479.
520. *Markhand G. S., Leggett J. M.* The genomes of *A. lusitanica*, *A. hispanica* and *A. matritensis* confirmed using GISH//Proc. 5th Inter. Oat Confer. Canada. v. 2. 1996. p. 347-349.
521. *Marquand C. V.* Varieties of oats in cultivation. Univers. College of Wales. Welsh. Plant Breeding Station. Series C. 1922. № 2. 44 pp.
522. *Marschall D. R., Bieberstein V. D.* Flora Taur.-cauc. III. Suppl. 1819. 84.

523. Marshall D. R., Allard R. W. Isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena fatua* and *A. barbata*//Heredity. 1970b. v. 25. p. 373-382.
524. Marshall D. R., Jain S. K. Phenotype plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*//Natura (London), 1968. v. 221. p. 276-278.
525. Marshall D. R., Jain S. K. Seed predation and dormancy in the population dynamics of *Avena fatua* and *A. barbata*//Ecology. 1970. v. 51. № 5. p. 886-891.
526. Marshall H. G. Present status of research to develop useful semidwarf oat germplasm//Proc. 2nd Inter. Oat Conf. UK, 1985. p. 34.
527. Marshall H. G., Kolb F. L. Registration of Pennline 116 oat germplasm//Crop Sci. 1982. v. 23. p. 190.
528. Marshall H. G., Kolb F. L. Relationships among grain quality indicators in oats//Crop Sci. 1986. v. 26. p. 800-804.
529. Marshall H. G., Kolb F. L., Frank J. A. Registration of Pennlo and Pennline 6571 oat germplasm lines//Crop Sci. 1983. v. 23. p. 404.
530. Marshall H. G., Murphy C. F. Inheritance of dwarfness in three oat crosses and relationship of height to panicle and culm length//Crop Sci. 1981. v. 21. p. 335-338.
531. Marshall H. G., Shaner G. E. Genetic and Inheritance in oat//Oat Science and Technology. Ed. by H. G. Marshall and M. E. Sorrels. 1992. Agronomy N 33. USA. P. 509-571.
532. Martens J. W., Brown P. D., McKenzie R. I. H., Harder D. E. Development of resistance to *Puccinia graminis avenae* in *Avena sativa* by mutagen treatment//In: Induced mutations for disease resistance in crop plants II. Vienna, Austria; International Atomic Energy Agency. 1983. p. 105-110.
533. Martens J. W., McKenzie R. I. H. Resistance and virulence in the *Avena: Puccinia coronata* host-parasite system in Kenya and Ethiopia//Can. J. Bot. 1973. v. 51. № 4. p. 711-714.
534. Martens J. W., McKenzie R. I. H., Harder D. E. Resistance to *Puccinia graminis avenae* and *P. coronata avenae* in the wild and cultivated *Avena* populations of Iran, Iraq and Turkey//Can. J. Genet. Cytol. 1980. v. 22. № 4. p. 641-649.
535. Martens J. W., Rothman P. G., McKenzie R. I. H., Brown P. D. Evidence for complementary gene action conferring resistance to *Puccinia graminis avenae* in *Avena sativa*//Can. J. Genet. Cytol. 1981. v. 23. № 4. p. 591-595.
536. Mayr E. Difficulties and importance of the biological species concept. In E. Mayr (Ed.). The species problem. Am. Ass. Adv. Sci. 1957. v. 50. p. 371-388.
537. Mayr E. The biological meaning of species//Biol. J. Linn. Soc. 1960. v. 1. p. 311-320.

538. *McFerson J. K., Frey K. J.* Three selection strategies to increase protein yield in oats//*J. Genet. Breed.*, 1990. v. 44. p. 56-59.
539. *McKenzie R. I. H., Brown P. D., Martens J. W., Harder D. E., Nielsen J., Gill C. C., Boughton G. R.* Registration of Dumont oats//*Crop Sci.* 1984. v. 24. p. 207.
540. *McKenzie R. I. H., Burnet P. A., Gill C. C., Comeau A., Brown P. D.* Inheritance of tolerance to barley yellow dwarf virus in oats//*Euphytica.* 1985. v. 34. p. 681-687.
541. *McKenzie R. I. H., Fleischmann G.* The inheritance of crown rust resistance in selections from two Israeli collections of *Avena sterilis*//*Can. J. Genet. Cytol.* 1964. v. 6. p. 232-236.
542. *McKenzie R. I. H., Green G. J.* Further studies on the genes in oats for resistance in stem rust//*Can. J. Genet. Cytol.* 1962. v. 4. p. 394-401.
543. *McKenzie R. I. H., Green G. J.* Stem rust resistance in oats. I. The inheritance of resistance to race 6AF in six varieties of oats//*Can. J. Genet. Cytol.* 1965. v. 7. p. 268-274.
544. *McKenzie R. I. H., Martens J. W.* Inheritance in the oat strain C.I. 3034 of adult plant resistance to race C1O of stem rust//*Crop Sci.* 1968. v. 8. p. 625-627.
545. *McKenzie R. I. H., Martens J. W., Brown P. D., Harder D. E., Nielsen J., Boughton G. R.* Registration of Fidler oats//*Crop Sci.* 1981. v. 21. p. 623.
546. *McKenzie R. I. H., Martens J. W., Rajhathy T.* Inheritance of oat stem rust resistance in a Tunisian strain of *Avena sterilis*//*Can. J. Genet. Cytol.* 1970. v. 12. p. 501-505.
547. *Mendu N., Rines H., Silflow C. D.* Mapping of beta-tubulin genomic sequences in hexaploid oat (*Avena sativa* L.)//*Theor. Appl. Genet.* 1993. v. 86. p. 135-140.
548. *Metzger J.* Europaeischen Cerealen. Heidelberg. 1824. 54. XIV.
549. *Mielke H.* Uber die Blattfleckenkrankheit (*Septoria avenae*) des Hafers//*Mitt. Biol. Bundesant. Land-Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem.* 1975. 163. H. 41-47.
550. *Milach S. C. K., Federizzi L. C.* Dwarfing genes in plant improvement//In: *Advances in Agronomy.* Ed. by D.L.Sparks. Academic Press. v. 73. 2001. p. 35-66.
551. *Milach S. C. K., Rines H. W., Phillips R. L.* Molecular genetic mapping of dwarfing genes in oat//*Theor. Appl. Genetics.* 1997. v. 95. № 5-6. p. 783-790
552. *Milach S. C. K., Rines H. W., Phillips R. L., Stuthman D. D., Morikawa T.* Inheritance of a new dwarfing gene in oat//*Crop Sci.* 1998. v. 38. p. 356-360.
553. *Miller S. S., Vincent D. J., Weisz J., Fulcher R. G.* Oat beta-glucans: an evaluation of eastern Canadian cultivars and unregistered lines//*Can. J. Plant Sci.* 1993a. v. 73. p. 429-436.
554. *Miller S. S., Wood P. J., Pietrzak L. N., Fulcher R. G.* Mixed linkage beta-glucan, protein content and kernel weigh in *Avena* species//*Cereal Chem.* 1993b. v. 70. № 2. p. 231-233.

555. *Morikawa T.* Genetic analysis on dwarfness of wild oats, *Avena fatua*//Japan. J. Genet. 1989. v. 64. № 5. p. 363-371.
556. *Morikawa T.* Isozyme and chromosome polymorphisms of the genus *Avena* and its geographic distribution in Morocco//Wheat Inform. Serv. 1991. № 72. p. 104-105.
557. *Morikawa T.* Isozyme and chromosome variations of the *Avena* species in the Canary Islands and Morocco//Proc. 4th Inter. Oat Confer. Adelaide. Australia. v. III. 1992. p. 138-140.
558. *Morikawa T., Leggett J. M.* Isozyme polymorphism in natural populations of *Avena canariensis* from the Canary Islands//Heredity 1990. v. 64. № 3. p. 403-411.
559. *Morikawa T., Leggett J. M.* Cytological and morphological variations in wild population of *Avena canariensis* from the Canary Islands//Genes and Genet. Syst. 1996. v. 71. p. 15-21.
560. *Morrison W. R.* Cereal lipids//In: Advances in cereal science and technology. Ed. Y. Pomeranz. v. 2. 1978. p. 221-348.
561. *Moser H., Lee M.* RFLP variation and genealogical distance, multivariate distance, heterosis and genetic variance in oats//Theor. Appl. Genet. 1994. v. 87. p. 947-956.
562. *Mozhaeva K., Kastalieva T., Vasilieva T.* Strains of barley dwarf virus in European Russia//BYDV Newsletter. 1998. № 7.p. 9-11.
563. *Murphy H. C., Petr F., Frey K. J.* Lodging resistance studies in oats. I. Comparing methods of testing and sources for straw strength//Agronom. J. 1958. v. 50. № 10. p. 609-611.
564. *Murphy H. C., Sadanaga K., Zilinsky F. J., Terrell E., Smith R. T.* *Avena magna*: an important new tetraploid species in oats//Science. 1968. v. 159. № 38. p. 103-104.
565. *Murphy J. P., Phillips T. D.* Isozyme variation in cultivated oat and its progenitor species, *Avena sterilis* L//Crop Sci. 1993. v. 33. p. 1366-1372.
566. *Murray B. E., Craig J. L. Rajhathy T.* A protein electrophoretic study of three amphiploids and eight species in *Avena*//Can. J. Gen. Cytol. 1970. v. 12. № 2. p. 651-655.
567. *Nawrot M., Szarejko I., Maluszynski M.* Barley mutants with increased tolerance to aluminium toxicity//Euphytica. 2001. v. 120. p. 345-356.
568. *Nevski S. A.* Conspectus specierum generis *Avenae*//Schedae ad Herb. Flora. Asiae med. 1934. Fasc. 21-23.
569. *Nielsen J.* Frequency and geographical distribution of resistance to *Ustilago* in six wild species of *Avena*//Can. J. Plant. Sci. 1978. v. 58. № 4. p. 1099-1101.
570. *Nielsen J.* Host specificity of *Ustilago avenae* and *U. hordei* on eight species of *Avena*//Can. J. Plant Pathol. 1993. v. 15. p. 14-16.

571. Nilsson-Ehle H. Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen//Botaniska Notiser. 1908. v. 6. p. 257-294.
572. Nilsson B., Aberg E., Avholm K. Flyghavretyper i Sverige//Lantbrukshogskolans Meddelanden. 1973. № 187. 38 pp.
573. 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. v. 5. p. 1-48.
574. Nishiyama I. The genetics and cytology of certain cereals. 7. Genetical significance of the C-chromosome in hexaploid *Avena* species//Jap. J. Bot. 1935. v. 7. p. 453-469.
575. Nishiyama I. Cytogenetical studies on *Avena*. VII. Mutations in the progeny of triploid *Avena* hybrids//Cytologia. Supp. Vol. 1957. International Genetics Symposia Proceedings. Tokyo. 1956. p. 318-320.
576. 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.
577. Nocelli E., Giovannini T., Bioni M., Alicchio R. RFLP- and RAPD-based genetic relationships of seven diploid species of *Avena* with the A genome//Genome. 1999. v. 42. p. 950-959.
578. Oates J. D., Burdon J. J., Brouwer J. B. Interactions between *Avena* and *Puccinia* species. II. The pathogens: *Puccinia coronata* Cda and *P. graminis* Pers. f. sp. *avenae* Eriks. & Henn//J. Appl. Ecol. 1983. v. 20. № 2. p. 585-596.
579. O'Donoghue L. S. Identification, localization and utilization of molecular markers for rust resistance genes in oat//Proc. 5th Inter. Oat Confer. Canada. v. I. 1996. p. 150-156.
580. O'Donoghue L. S., Wang Z., Roder M., Kneen B., Leggett J. M., Sorrells M. E., Tanksley S. D. An RFLP-based linkage map of oats based on a cross between two diploid taxa (*Avena atlantica* x *A. hirtula*)//Genome. 1992. v. 35. № 5. p. 765-771.
581. Ohm H. W., Shaner G. Breeding oat for resistance to diseases//In: Oat Science and Technology. Ed. by H. G. Marshall and M. E. Sorrells. Agronomy No. 33. USA. 1992. p. 657-698.
582. Ohm H. W., Peterson D. M. Protein composition in developing groats of an *Avena sativa* L. cultivar and an *A. sativa* x *A. sterilis* L. selection//Crop Sci. 1975. v. 15. p. 855-858.
583. Olson R. A., Frey K. J., Editors. Nutritional quality of cereals grains: genetic and agronomic improvement. Agronomy № 28. 1987. 567 pp.
584. Pal N., Sandru J. S., Domier L. L., Kolb F. L. Comparison of microsatellite and RFLP-derived PCR markers//Proc. 6th Inter. Oat Confer. New Zealand. 2000. p. 141-146.

585. *Patterson F. L., Schafer J. F., Caldwell R. M., Compton L. E.* Inheritance of panicle type, height, and straw strength of derivatives of Scotland Club oats//Crop Sci. 1963. v. 3. p. 555-558.
586. *Paterson J. G., Boyd W. J. R., Goodchild N. A.* Vernalization and photoperiod requirement of naturalized *Avena fatua* and *Avena barbata* Pott ex Link in Western Australia//J. Appl. Ecology. 1976. v. 13. № 1. p. 265-272.
587. *Paton D.* Oat starch: physical, chemical, and structural properties//In: Oats: chemistry and technology. Ed. F. H. Webster. Minnesota. USA. 1986. p. 93-120.
588. *Pelham S. D., Barr A. R., Frensham A. B., Zwer P. K., Cullis B. R.* Estimated breeding values of semi-dwarf, tall and naked (hull-less) oat genotypes for grain quality traits//In Proc. 5th Inter. Oat Conf. Canada. 1996. p. 135-137.
589. *Pellet D. M., Papernik L. A., Jones D. L., Darrah P. R., Grunes D. L., Kochian L. V.* Involvement of multiple aluminium exclusion mechanisms in aluminium tolerance in wheat//Plant and Soil. 1997. v. 192. p. 63-68.
590. *Peregrine W. T. H., Catling W. S.* Studies on resistance in oats to the frit fly//Plant Pathol. 1967. v. 6. № 4. p. 45-49.
591. *Perez de la Vega M.* Plant genetic adaptedness to climatic and edaphic environment//In: Adaptation in Plant Breeding. Tigerstedt P. M. A. (Ed.). 1997. p. 27-38.
592. *Perez de la Vega M., Fominaya A., Martin Lobo J., Ruiz M.* Research on wild and cultivated oats in Spain//IBPGR. Report of a Working Group on *Avena*. Vilnius. Lithuania. 1998a. p. 72-73.
593. *Perez de la Vega M., Saenz de Miera L.E., Garcia P.* Collecting wild germplasm in Spain//IBPGR. Report of a Working Group on *Avena*. Vilnius. Lithuania. 1998b. p. 65-69.
594. *Pernollet J-C, Kim S. I., Mosse J.* Characterization of storage proteins extracted from *Avena sativa* seed protein bodies//J. Agric. Food Chem. 1982. v. 30. p. 32-36.
595. *Peruzzo G., Arias G.* Barley and other cereals root development in a Brazilian acid soil//Proc. 5th Inter. Oat Conference. Canada. v. 2. 1996. p. 662-664.
596. *Peterson D. M.* Genotype and environment effects on oat beta-glucan concentration//Crop Sci. 1991. v. 31. p. 1517-1520.
597. *Peterson D. M.* Oat β -glucans and tocopherols//Proc. 4th Inter. Oat Conference. Adelaide. Australia. v. I. 1992. p. 19-24.
598. *Peterson D. M.* Oat antioxidants//J. Cereal Science. 2001. v. 33. p. 115-129.

599. Peterson D. M. Oat – a multifunctional grain//Proc. 7th Inter. Oat Conference. Finland. 2004. p. 21-26.
600. Peterson D. M., Brinegar A. C. Oat storage proteins//In: Oats: chemistry and technology. Ed. F.H.Webster. USA. 1986. p. 153-204.
601. Phillips T. D., Murphy J. P., Goodman M. M. Isozyme variation in germplasm accessions of the wild oat *Avena sterilis* L//Theor. Appl. Genet. 1993. v. 86. p. 54-64.
602. Pier D. Evaluation and classification of *Avena* ssp. collected from naturalized populations in Texas. Diss. Abstr. 64-7836. 1964.
603. Pinthus M. J. Lodging in wheat, barley and oats: phenomenon its causes and preventive measures//Adv. Agronomy. 1973. v. 25. p. 209-263.
604. 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.
605. Polanco C., Perz de la Vega M. Intergenic ribosomal spacer variability in hexaploid oat cultivars and landraces//Heredity. 1997. v. 78. p. 115-123.
606. Popovic A. O. Neke osobine hibrida dodbojnih ukostanjem kulturnog i divljeg ovsa//Archiv. poljopr. Nauke. 1960. v. 13. p. 42.
607. Popovic A. O. Divlji ovas kao nosilac gena pri interspecies hibridiza//Fragm. herbol. Jugosl. 1980. v. 9. № 2. p. 37-45.
608. Premachandran M. N., Choubey R. N., Gupta S. K. Gene transfer from wild tetraploid *Avena magna* to the cultivated hexaploid *A. sativa*. I. BC₁ progeny//Indian J. Genet. Plant Breeding. 1988. v. 48. № 3. p. 377-381.
609. Qualset C. O., Peterson M. L. Polymorphism for vernalization requirement in a winter oat cultivar//Crop Sci. 1978. v. 18. p. 311-315.
610. Rajhathy T. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena*//Can. J. Gen. Cytol. 1961. v. 3. № 4. p. 372-377.
611. Rajhathy T. A standard karyotype for *Avena sativa*//Can. J. Gen. Cytol. 1963. v. 5. № 2. p. 127-132.
612. Rajhathy T. Evidence and an hypothesis for the origin of the C genome of hexaploid *Avena*//Can. J. Gen. Cytol. 1966. v. 8. № 4. p. 774-779.
613. Rajhathy T. The allopolyploid model in *Avena*//Stadler Symposium 3. 1971a. P. 71-87.
614. Rajhathy T. Chromosome polymorphism in *Avena ventricosa*//Chromosoma. 1971b. V. 35. p. 206-216.
615. Rajhathy T., Baum B. R. *Avena damascena*: a new diploid oat species//Can. J. Genet. Cytol. 1972. v. 14. № 3. p. 645-654.

616. *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.
617. *Rajhathy T., Morrison J. W.* Chromosome morphology in the genus *Avena*//*Can. J. Bot.* 1959. v. 37. № 3. p. 331-337.
618. *Rajhathy T., Morrison J. W.* Genome homology in genus *Avena*//*Can. J. Gen. Cytol.* 1960. v. 2. p. 278-285.
619. *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.
620. *Rajhathy T., Thomas H.* Cytogenetics of oats (*Avena* L.). Misc. Publ. Genetics Soc. Canada. N 2. 1974. p. 5-90.
621. *Rajhathy T., Sadasivaiah R. S.* The chromosome of *Avena magna*//*Can. J. Gen. Cytol.* 1968. v. 10. p. 385-389.
622. *Rajhathy T., Sadasivaiah R. S.* The cytogenetic status of *Avena magna*//*Can. J. Gen. Cytol.* 1969. v. 11. p. 77-85.
623. *Rajhathy T., Zillinsky F. J., Hayes J. D.* A collection of wild oat Mediterranean region. Can Depart. Agric. Res. Ottawa. 1966. 25 pp.
624. *Reich J. M., Brinkman M. A.* Inheritance of groat protein percentage in *Avena sativa* x *A. fatua* L. crosses//*Euphytica*. 1984. v. 33. p. 907-913.
625. *Regel E.* *Acta Horti Petropolitani*, 1880. v. VII. 8. 632 pp.
626. *Rezai A.* Variation for some agronomic traits in the world collection of wild oats (*Avena sterilis* L.). (Abstract). *Dissert. Abstr. Intern.* 1978. 38. 11. 5129B.
627. *Rezai A., Frey K. J.* Variation in relation to geographical distribution of wild oats - seed traits//*Euphytica*. 1988. v. 39. № 2. p. 113-118.
628. *Rezai A., Frey K. J.* Cytoplasmic effect on groat protein content in interspecific control in interspecific matings of *Avena sativa* L. and *A. sterilis* L//*J. Iowa Acad. Sci.* 1989a. v. 96. № 3-4. p. 104-107.
629. *Rezai A., Frey K. J.* Variation for physiological and morphological traits in relation to geographical distribution of wild oats// *Sabrao J.* 1989b. v. 21. № 1. p. 1-9.
630. *Rezai A., Frey K. J.* Multivariate analysis of variation among wild oat accessions - seed traits//*Euphytica*. 1990. v. 49. № 2. p. 111-119.
631. *Richter A.* *Tent. flora Abyss.* II. 1853. 415.
632. *Rines H. W., Gengenbach B. G., Boylan K. L., Storey K. K.* Comparison of oat cytoplasm by mitochondrial DNA analysis. (Abstract)//*Agronomy Abstracts*. Madison, Wisconsin, USA; American Society of Agronomy. 1983. v. 78. p. 253-268.

633. Rines H. W., Gengenbach B. G., Boylan K. L., Storey K. K. Mitochondrial DNA diversity in oat cultivars and species//Crop Sci. 1988. v. 28. № 1. p. 171-176.
634. Rines H. W., Luke H. H. Selection and regeneration of toxin-insensitive plants from tissue cultures of oats (*Avena sativa*) susceptible to *Helminthosporium victoriae*//Theor. Appl. Genet. 1985. v. 71. p. 16-21.
635. Rines H. W., Stuthman D. D., Briggles L. W., Youngs V. L., Jedlinski H., Smith D. H., Webster J. A., Rothman P. G. Collection and evaluation of *Avena fatua* for use in oat improvement//Crop Sci. 1980. v. 20. № 1. p. 63-68.
636. Robbelen G. Screening for oils and fats in plants//In: Crop genetic resources for today and tomorrow. Ed. by Frankel O. H., Hawkes J. G. Cambridge Univ. Press. 1975. p. 231-243.
637. Robert L. S., Matlashewski G. J., Adeli K., Nozzolillo C., Altosaar I. Electrophoretic and developmental characterization of oat (*Avena sativa* L.) globulins in cultivars of different protein content//Cereal Chem. 1983. v. 60. № 3. p. 231-234.
638. Robertson L. D., Frey K. J. Cytoplasmic effects on plant traits in interspecific matings of *Avena*//Crop Sci. 1984. v. 24. № 1. p. 200-204.
639. Robins G. S., Pomeranz Y., Briggles L. W. Aminoacid composition of oat groats//J. Agric. Food Chem. 1971. v. 25. p. 67-70.
640. Roemer, Schultes. Syst. Veg. II. 1817. 669.
641. Romero Zarco C. Numeros cromosomicos para la flora Espanoles. 300-364. Numeros 337-341//Lagascalía. 1984. v. 12. № 2. p. 292-294.
642. Romero Zarco C. Las avenas del grupo barbata en la Peninsula Iberica y Baleares//Lagascalía. 1990. v. 16. № 2. p. 243-268.
643. Romero Zarco C. Las avenas del grupo "sterilis" en la Peninsula Iberica y regions adyacentes del SW de Europa y NW de Africa//Lagascalía. 1994. v. 17. № 2. p. 277-309.
644. Romero Zarco C. Sinopsis del genero *Avena* L. (*Poaceae*, *Avenae*) en Espana peninsular y Baleares//Lagascalía. 1996. v. 18. № 2. p. 171-198.
645. Ronald P. S., Brown P. D., Penner G. A., Brule-Babel A., Kibite S. Heritability of hull percentage in oat//Crop Sci. 1999. v. 39. p. 52-57.
646. Rooney W. L., Jellen E. N., Phillips R. L., Rines H. W., Kianian S. F. Identification of homoeologous chromosomes in hexaploid oat (*A. byzantina* cv Kanota) using monosomics and RFLP analysis//Theor. Appl. Genet. 1994a. v. 89. p. 329-335.
647. Rooney W. L., Rines H. W., Phillips R. L. Identification of RFLP markers linked to crown rust resistance genes Pc 91 and Pc 92 in oat//Crop Sci. 1994b. v. 34. p. 940-944.
648. Roth K. Bot. Abh. Beob. 1787. 42.

649. Saastamoinen M., Kumpulainen J., Nummela S. Genetic and environmental variation in oil content and fatty acid composition of oats//Cereal Chemist. 1989. v. 66. № 4. p. 296-300.
650. Sadanaga K., Zillinsky F. J., Murphy H. C., Smith R. T. Chromosome association in triploid and tetraploid and pentaploid of *Avena magna* (2n=28)//Crop Sci. 1968. v. 8. № 5. p. 594-597.
651. Sadasivaiah R. S., Rajhathy T. Genome relationships in tetraploid *Avena*//Can. J. Genet. Cytol. 1968. v. 10. № 3. p. 655-669.
652. Saidi S. Summary of the Moroccan oat germplasm evaluation//Report of a Working Group on *Avena*. Fifth meeting. Vilnius. Lithuania. IPGRI. Rome, Italy. 1998. p. 32-33.
653. Sampson D. R. On the origin of cultivated oats//Bot. Mus. Leaflete Harvard Univer. 1954. v. 16. p. 265-303.
654. Sampson D. R., Burrows V. D. Influence of photoperiod, short-day vernalization, and cold vernalization on days to heading in *Avena* species and cultivars//Can. J. Plant Sci. 1972. v. 52. № 4. p. 471-482.
655. Sanchez de la Hoz P., Forminaya A. Studies of isozymes in oat species//Theor. Appl. Genet. 1989. v. 77. № 5. p. 735-741.
656. Schipper H., Frey K. J. Growth analyses of oat lines with low and high groat-oil content//Euphytica. 1991a. v. 54. p. 221-229.
657. Schipper H., Frey K. J. Observed gains from three recurrent selection regimes for increased groat-oil content of oat//Crop Sci. 1991b. v. 31. p. 1505-1510.
658. Schipper H., Frey K. J., Hammond E. G. Changes in fatty acid composition associated with recurrent selection for groat-oil content in oat//Euphytica. 1991c. v. 56. p. 81-88.
659. Schreber I. Spicil. Flora Lips. 1771. 52.
660. Schuler B. Identification of wild oats and population studies (*Avena sterilis* L.) in wheat in Morocco//Proc. Symp. Plant Protection. 7-18 August. 1978. 1978. 15 pp.
661. Scurrah M., Barr A. R., Tasker S. D. Breeding for resistance and tolerance to oat stem nematode (*Ditylenchus dipsaci*) in south Australia//Proc. 4th Inter. Oat Confer. Adelaide. Australia. v. III. 1992. p. 62-65.
662. Sebesta J. Virulence stredoevropskych populasci rzi ovesne na standardnich diferenciatorech a derivatche ovsu jaloveho (*Avena sterilis* L.)//Sbornik UVTIZ, Ochrana Rostlin. 1984. v. 20. № 4. p. 257-266.
663. Sebesta J., Kuhn F. *Avena fatua* L. subsp. *fatua* v. *glabrata* Peterm. subv. *pseudobasifixa* Thele. as a source of crown rust resistance genes//Euphytica. 1990. v. 50. № 1. p. 51-55.

664. *Sebesta J., Roderick H. W., Chong J., Harder D. E.* The oat line Pc54 as a source of resistance to crown rust, stem rust and powdery mildew in Europe//*Euphytica*. 1993. v. 71. p. 91-97.
665. *Sebesta J., Roderick H. W., Jones I. T., Jones E. R. L., Herrmann M., Zwatz B., Corazza L.* The occurrence of oat powdery mildew in Europe and effectiveness of sources of resistance//*Petria*. 1997a. v. 7. p. 121-140.
666. *Sebesta J., Roderick H. W., Stojanovic S., Zwatz B., Harder D. E., Corazza L.* Genetic basis of oat resistance to fungal diseases//*Plant Protection Science*. 2000. v. 36. № 1. p. 23-38.
667. *Sebesta J., Zukova A. E., Kummer M.* Dalsi zdroje specificke rezistence ovsa k *Puccinia coronata* var. *avenae*//*Sbornik UVTIZ. Genetika a Slechteni*. 1987. v. 23. № 2. p. 117-124.
668. *Sebesta J., Zwatz B., Corazza L., Roderick H. W.* Disease resistance index – a multi-site indicator of the effectiveness of plant genotypes against diseases//*Ochr. Rostl*. 1995. v. 31. p. 167-176.
669. *Sebesta J., Zwatz B., Harder D. E., Corazza L., Roderick H. W., Stojanovic S.* Incidence and resistance of oats to fungus diseases in Europe in 1988-1994//*Ochr. Rostl*. 1996. v. 32. p. 103-113.
670. *Sebesta J., Zwatz B., Harder D. E., Corazza L., Stojanovic S.* Incidence of crown rust and virulence of *Puccinia coronata* on oat and the effectiveness of Pc-genes for resistance in Europe during 1990-1994//*Arch. Phytopath. Pflanz*. 1997b. v. 30. p. 507-518.
671. *Sebesta J., Zwatz B., Roderick H. W., Harder D. E., Corazza L., Stojanovic S.* Incidence of oat stem rust and virulence of *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *avenae* Erikss. et Henn. on oat and the effectiveness of resistances in Europe during 1988 to 1996//*Arch. Phytopath. Pflanz*. 1998. v. 31. p. 393-413.
672. *Sebesta J., Zwatz B., Roderick H. W., Corazza L., Starzyk M. H., Reitan L., Loskutov I. G.* Incidence of *Pyrenophora avenae* Ito et Kurib. in Europe between 1994-1998. and the varietal reaction of oats to it//*Plant Protection Science*. 2001. v. 37. № 3. p. 91-95.
673. *Sebesta J., Zwatz B., Roderick H. W., Harder D. E., Stojanovic S., Corazza L.* Oat fungal diseases in Europe and their genetic control//*Pflanzenschutzberichte*. 1999. Band 58. H 2. 152 pp.
674. *Seringe*. *Monographia des Cereales de la Suisse*, 1819. 157.

675. Shands H. L., Cisar G. L. *Avena*//In: CRC handbook of flowering. V.I. Ed. by A.H. Halevy. CRC Press. Florida. 1982. p. 523-535.
676. Shannon M. C. Adaptation of plants to salinity//In: Advances in agronomy. Ed. by D.L.Sparks. Academic Press. v. 60. 1997. p. 75-120.
677. 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.
678. Sherwood R. T., Hite R. E., Marshall H. G. Powdery mildew resistance and seed yeild in spring oats//Plant Dis. Rep. 1977. v. 61. p. 37-41.
679. Show F. J. F., Bose R. D. Studies in Indian oats//Indian Journal of Agricultural Sciences. 1933. v. 3. p. 754-807.
680. Simons M. D. Seedling resistance to *Puccinia coronata avenae* race 264 found in *Avena sterilis*//Phytopathology. 1965. v. 55. p. 700-701.
681. Simons M. D. Influence of genes for resistance to *Puccinia coronata* from *Avena sterilis* on yield and rust reaction of cultivated oats//Phytopathology. 1979. v. 69. № 5. p. 450-452.
682. Simons M. D. Transfer of field resistance to *Puccinia coronata* from *Avena sterilis* to cultivated oats by backcrossing//Phytopathology. 1985. v. 75. № 3. p. 314-317.
683. Simons M. D., Briggie L. W. Screening for tolerance to *Puccinia coronata* in progenies of visually susceptible strains of *Avena fatua*. (Abstract)//Phytopathology. 1984. v. 74. № 10. p. 1271.
684. Simons M. D., Martens J. M., McKenzie R. I. H., Nishiyama I., Sadanaga K., Sebesta J., Thomas H. Oats: A standardized system of nomenclature for genes and chromosomes and cataloge of genes governing characters. 1978. USDA. Agric. Handb. N. 509. 40 pp.
685. Simons M. D., Michel L. J., Frey K. J. Registration of three oat germplasm lines resistant to the crown rust fungus//Crop Sci. 1987. v. 27. № 2. p. 369.
686. Simons M. D., Robertson L. D., Frey K. J. Association of host cytoplasm with reaction to *Puccinia coronata* in progeny of crosses between wild and cultivated oats//Plant Disease. 1985. v. 69. № 11. p. 969-971.
687. Simons M. D., Sadanaga K., Murphy H. C. Inheritance of resistance to strains of diploid and tetraploid species of oats to races of the crown rust fungus//Phytopathology. 1959. v. 49. p. 257-259.
688. Singh R. S., Jain S.K., Qualset C. O. Protein electrophoresis as an aid to oat variety identification//Euphytica. 1973. v. 22. p. 98-105.
689. Solano R., Hueros G., Fominaya A., Ferrer E. Organization of repeated sequences in species of the genus *Avena*//Theor. Appl. Genet. 1992. v. 83. № 5. p. 602-607.

690. *Soldatov V. N., Merezko V. E. Loskutov I. G.* Evaluation of cultivated and wild oat species for tolerant to BYDV//Oat Newsletter. 1990. 1991. v. 41. p. 70.
691. *Sorrells M. E., Simmons S. R.* Influence of environment on the development and adaptation of oat//In: Oat Science and Technology. Marshall H. G. & M. E. Sorrells (Eds.). Agronomy N 33. USA. 1992. p. 115-164.
692. *Souza E., Sorrells M. E.* Inheritance and distribution of variation at four avenin loci in North American oat germ plasm//Genome. 1990. v. 33. p. 567-570.
693. *Spilde A. L., Albrechtsen R. S., Rumbaugh M. D.* Relationship of protein percent with other phenotypic characters in interspecific oat crosses//Crop Sci. 1974. v. 14. p. 767-769.
694. *Sraon H. S., Reeves D. L., Rumbaugh M. D.* Quantative gene action for protein content in oats//Crop Sci. 1975. v. 15. p. 668-670.
695. *Stanton. T. R.* Prolific and other dwarf oats. Dominant dwarfness observed in two oat crosses//Journal of Heredity. 1923. v. 14. p. 301-305.
696. *Stebbins G. L.* Aridity as a stimulus to evolution//American Naturalist. 1952. v. 86. p. 33-44.
697. *Stebbins G. L.* Chromosomal evolution in higher plants. 1971. London. 216 pp.
698. *Steer M. W., Holden J. H. W., Gunning B. E. S.* *Avena* chloroplasta: species relationships and the occurence of stromacentres//Can. J. Gen. Cytol. 1970. v. 12. № 1. p. 21-28.
699. *Steidl R. P., Webster J. A., Smith D. H.* Cereal leaf beetle plant resistance: antibiosis in an *Avena sterilis* introduction//Environmental Entomology. 1979. v. 8. № 3. p. 448-450.
700. *Steudel J.* Syn. plan. gram. 1855. I. 231-234.
701. *Stevens J. B., Brinkman M. A.* Performance of *Avena sativa* L./*Avena fatua* L. backcross lines//Euphytica. 1986. v. 35. № 3. p. 785-792.
702. *Stuthman D. D., Wilcoxson R. D., Rines H. W.* Registration of Starter oat//Crop Sci. 1990. v. 30. p. 1365-1366.
703. *Summerfield R. J., Ellis R. H., Craufurd P. O.* Phenological adaptation to cropping environment. From evaluation descriptors of time to flowering to the genetic characterisation of flowering responses to photoperiod and temperature//In: Adaptation in Plant Breeding. Tigerstedt P.M.A. (Ed.) 1997. p. 303-308.
704. *Suneson C. A.* Wild oat selection resistant to rust//J. Amer. Soc. Agron. 1948. v. 40. № 4. p. 105.
705. *Suneson C. A., Jones L.G.* Herbicides may produce instability//Agron. J. 1960. v. 52. № 2. p. 56-57.

706. Suneson C. A. Registration of Rapida oats//Crop Sci. 1967a. v. 7.p. 168.
707. Suneson C. A. Registration of Sierra oats//Crop Sci. 1967b. v. 7. p. 168.
708. Suneson C. A. Registration of Calif.C.C.II oat germplasm//Crop Sci. 1969a. v. 9. p. 527
709. Suneson C. A. Registration of Montezuma oats//Crop Sci. 1969b. v. 9. p. 527
710. Suneson C. A., Miller M. D. Wild oats sown for science yeild the improved Sierra varie-
ty//Calif. Agric. 1962. v. 16. № 6. p. 45-50.
711. Suneson C. A., Qualset C. O., Prato J. T., Feather J. T., Isom W. H. Montezuma oat vari-
ety produces high test weight, and good yield//Calif. Agric. 1969. v. 23. № 2. p. 134-140.
712. Surface F. M. Studies on oat breeding. III. On the inheritance of certain glume characters
in the cross *Avena fatua* x *A. sativa* var. Kherson//Genetics. 1916. v. 1. p. 252-286.
713. Takeda K., Bailey T. B., Frey K. J. Changes in mean, variance, and covariation among
agronomic traits in successive backcross generations of interspecific matings (*Avena sa-
tiva* L. x *A. sterilis* L.) of oats//Can. J. Genet. Cytol. 1985a. v. 27. № 4. p. 426-432.
714. Takeda K., Frey K. J. Increasing grain yield of oats by independent culling for harvest
index and vegetative growth index or unit straw weight//Euphytica. 1985c. v. 34. p. 33-
41.
715. Takeda K., Frey K. J. Improving grain yield in backcross populations from *Avena sativa*
x *A. sterilis* matings by using independent culling for harvest index and vegetative
growth index or unit straw weight//Theor. Appl. Genet. 1987. v. 74. № 5. p. 659-665.
716. Tang C., Diatloff E., Rengel Z., McGann B. Growth response to subsurface soil acidity of
wheat genotypes differing in aluminium tolerance//Plant and Soil. 2001. v. 236. p. 1-10.
717. Thellung A. Uber die Abstammung, den systematischen Wert und die Kulturgeschichte
der Saathafer-Arten (*Avena sativa* Cosson), Beitrag zu einer naturlichen Systematic von
Avena sect. *Euavena*//Veierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. Zurich. 1911. LVI. p. 311-
345.
718. Thellung A. Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik, erlautert am Beispiele
unserer Getreidearten//Naturwiss. Wochenschr. 1919. B. 17. p. 32-33.
719. Thellung A. Dier Ubergangsformen von Wildhafertypus (*Avena agrestes*) zum Saathafer-
typus (*Avena sativae*)//Recueil des travaux botaniques neerlandais. 1928. v. XXVa. p.
416-444.
720. Thomas H. The addition of single chromosome of *Avena hirtula* to the cultivated hexa-
ploid oat *A. sativa*//Can. J. Gen. Cytol. 1968. v. 10. p. 551-563.
721. Thomas H. Chromosome relationships between the cultivated *Avena sativa* (6x) and *A.*
ventricosa (2x)//Can. J. Gen. Cytol. 1970. v. 12. № 1. p. 36-43.

722. *Thomas H.* New species of *Avena*//Proc. 3rd Inter. Oat Confer. Lund. Sweden. 1989. p. 18-23.
723. *Thomas H.* Cytogenetics of *Avena*//In: Oat Science and Technology. Ed. by H. G. Marshall and M. E. Sorrels. Agronomy No. 33. USA. 1992. p. 473-507.
724. *Thomas H.* 29 Oats. *Avena* spp. (*Gramineae* – *Aveneae*)//In: Evolution of crop plants. Ed. by Smartt J., Simmonds N. W. Second edition. Longman. 1995. p. 132-137.
725. *Thomas H., Aung T.* The transfer of mildew resistance from the tetraploid wild oat *Avena barbata* into the cultivated oat//In: Interspecific hybridization in plant breeding. Proc. 8th Congr. EUCARPIA. II. Interspecific gene transfer. 1978. Madrid. Spain. P. 109-112.
726. *Thomas H., Griffiths N.* Oat cytogenetics. Alien chromosome substitution line. Annual Report, Welsh Plant Breeding Station, 1984. 1985. p. 102-103.
727. *Thomas H., Jones M. L.* Chromosomal differentiation in diploid species of *Avena*//Can. J. Gen. Cytol. 1965. v. 1 p. 108-111.
728. *Thomas H., Jones D. I. H.* Electrophoretic studies of proteins in *Avena* in relation to genome homology//Nature. 1968. v. 220. p. 825-826.
729. *Thomas H., Leggett J. M.* Chromosome relationships between *Avena sativa* and the two diploid species *A. canariensis* and *A. prostrata*//Can. J. Gen. Cytol. 1974. v. 16. p. 889-894.
730. *Thomas H., Leggett J. M., Jones I. T.* The addition of a pair of chromosomes of the wild oat *Avena barbata* ($2N = 28$) to the cultivated oat *A. sativa* L. ($2N = 42$)//Euphytica. 24. 1975b. p. 717-724.
731. *Thomas H., Lloyd J. M.* Cytological studies of pentaploid hybrids and synthetic decaploid in *Avena*//Chromosoma. 1964. v. 15. № 2. p. 67-70.
732. *Thomas H., Naqvi Z. H.* Monosomic analysis of response to vernalization winter oat//Euphytica. 1991. v. 57. p. 151-155.
733. *Thomas H., Rajhathy T.* Chromosome relationships between *Avena sativa* ($6x$) and *A. pilosa* ($2x$)//Can. J. Gen. Cytol. 1967. v. 9. № 1. p. 56-60.
734. *Thomas H., Thomas P. T.* Cytology//In: Jubilee report of the Welsh Plant Breed. St. 1919-1969. 1970b. p. 45-46.
735. *Thompson R. K.* Mesa, new oat for southern Arizona//Prog. Agr. in Arizona. 1966. v. 18. № 3. p. 8.
736. *Thompson R. K.* Registration of Mesa oats//Crop Sci. 1967. v. 7. p. 167.
737. *Thro A. M.* Feasibility of oats (*Avena sativa* L.) as an oilseed crop. (Abstract). Dissert. Abstr. Intern., 1982. 43. 5. 1326B.

738. Thro A. M., Frey K. J. Inheritance of groat-oil content and high-oil selection in oats (*Avena sativa* L.)//Euphytica. 1985a. v. 34. № 2. p. 251-263.
739. Thro A. M., Frey K. J., Hammond E. G. Inheritance of palmitic, oleic, linoleic and linolenic fatty acids in groat oil of oats//Crop Sci. 1985b. v. 25. № 1. p. 40-44.
740. Tournefort Y. Inst. rei. herb. I. 1700. 514.
741. Trabut L. Contribution a l'etude de l'origine des Avoines cultivees Compt.-Rend. Acad. Sc. Paris. 1909. v. CXLIX. № 3. p. 227.
742. Trabut L. Origin of cultivated oats//Journal of Heredity. 1914. v. 5. № 2. p. 74-85.
743. Uhr D. V., Murphy J. P. Heritability of oat mosaic resistance//Crop Sci. 1992. v. 32. p. 328-331.
744. Valentine J. Breeding cereals of high nutritional quality with special reference to oats and naked oats//Aspects Appl. Biol. 1987. № 15. p. 541-548.
745. Van Deynze A. E., Nelson J. C., O'Donoghue L. S., Ahn S. N., Siripoonwivat W., Harrington S. E., Yglesias E. S., Brada D. P., McCouch S. R., Sorrells M. E. Comparative mapping in grasses. Oat relationships//Mol. Gen. Genet. 1995. v. 249. p. 349-356.
746. Verma O. P. S., Yadava R. B. R. Salt tolerance of some oats (*Avena sativa* L.) varieties at germination and seedling stage//J. Agron. 1986. v. 156. № 2. p. 123-127.
747. Wahl I., Segal A. Evolution of host-parasite balance in natural indigenous populations of wild barley and wild oats in Israel//In: The origin and domestication of cultivated plants. Symposium, 25-27 November 1985. Rome, Italy [edited by Barigozzi, C.]. 1986. p. 129-141.
748. Wakabayashi. S. A study of hybrid oats, *Avena sterilis* x *Avena orientalis*//Journal of the American Larkins Society of Agronomy. 1921. v. 13. p. 259-266.
749. Walburg G. Oat seed globulin//Plant Physiol. 1983. v. 72. p. 161-165.
750. Walker S. L., Leath S., Murphy J. P., Lommel S. A. Selecting for resistance to Oat Mosaic Virus and Oat Golden Stripe Virus in oats//Proc. 5th Inter. Oat Conference. Canada. v. 2. 1996. p. 785-787.
751. Warburton C. W. The occurrence of dwarfness in oats// Journal of the American Society of Agronomy. 1919. v. 11. p. 72-76.
752. Webster F. H. (ed.) Oat. Chemistry and technology. Amer. Ass. Cereal Chem. USA. 1986. 433 pp.
753. Weibull J. Screening for resistance against *Rhopalosiphum padi* (L.). I. *Avena* species and breeding lines//Euphytica. 1986. v. 35. № 3. p. 993-999.

754. Weibull J. Resistance in the wild crop relatives *Avena macrostachya* and *Hordeum bogdani* to the aphid *Rhopalosiphum padi*//Entomologia Experimentalis Applicata. 1988a. v. 48. № 3. p. 225-232.
755. Weibull J. Free amino acids in the phloem sap from oats and barley resistant to *Rhopalosiphum padi*//Phytochemistry. 1988b. V. 27. № 7. p. 2069-2072.
756. Weibull J., Hanson R. Mojligheter till resistensförädling mot bladloss i strasad//Vaxtskyddsrapporter. Jordbruk. 1986. No. 39. p. 39-44.
757. Welsh A. Pythium root necrosis of oats//Iowa St. Coll. J. Sci. 1945. v. 19. p. 361-399.
758. Welch R. W. The chemical composition of oats//In: The oat crop. Production and utilization. Ed. by R. W. Welch. Chapman & Hall. 1995. p. 279-320.
759. Welch R. W., Leggett J. M. Nitrogen content, oil content and oil composition of oat cultivars (*A. sativa*) and wild *Avena* species in relation to nitrogen fertility, yield and partitioning of assimilates//J. Cereal Sci. 1997. v. 26. p. 105-120.
760. Welch R. W., Leggett J. M., Lloyd J. D. Variation in the kernel (13)(14)-beta-D-glucan content of oat cultivars and wild *Avena* species and its relationship to other characteristics//J. Cereal Sci. 1991. v. 13. № 2. p. 173-178.
761. Wesenberg D. M., Briggie L. W., Smith D. H. Germplasm collection, preservation and utilization//In: Oat science and technology. Ed. By A.R.Marshall and M.E.Sorrels. Agronomy 33. AM. Soc. Agron. Madison. WI. USA. 1992. p. 793-820.
762. Whalley R. D. B., Burfitt J. M. Ecotypic variation in *Avena fatua* L., *A. sterilis* L. (*A. ludoviciana*), and *A. barbata* Pott. in New South Wales and southern Queensland//Austral. J. Agric. Res. 1972. v. 23. № 5. p. 799-810.
763. Wiggans S. C., Frey K. J. Photoperiodism in oats//Proc. Iowa Acad. Sci. 1955. v. 62. p. 125-130.
764. Wight C. P., Penner G. A., O'Donoghue L. S., Burrows V. D., Molnar S. J., Fedak G. The identification of random amplified polymorphic DNA markers for daylength insensitivity in oat//Genome. 1994. v. 37. p. 910-914.
765. Williams W., Verma U. N. Investigation on resistance to disease among species of the genus *Avena*. 2. Resistance to physiologic races of *Puccinia coronata avenae* and *P. graminis avenae*//Ann. Appl. Biol. 1956. v. 44. p. 56-71.
766. Williamson J. A., Kleese R. A., Snyder J. R. Electrophoretic variation in esterase of three varieties of oats (*Avena sativa*)//Nature. 1968. v. 220. № 1. p. 134.
767. Wilson W. A., McCouch S. R., Sorrells M. E. Comparative genetics of wheat, barley, oat, rice and maize// Proc. 5th Inter. Oat Confer. Canada. v. I. 1996a. P. 189-196.

768. Wilson W. A., McMullen M. S. Identification of RAPD markers linked to Pc-91//Proc. 5th Inter. Oat Conference. Canada. v. 2. 1996b. p. 310-311.
769. Wilson W. A., McMullen M. S. Recombination between a crown rust resistance locus and an interchange breakpoint in hexaploid oat//Crop Sci. 1997a. v. 37. p. 1694-1698.
770. Wilson W. A., McMullen M. S. Dosage dependent genetic suppression of oat crown rust resistance gene Pc-62//Crop Sci. 1997b. v. 37. p. 1699-1705.
771. Wong L. S. L., McKenzie R. I. H., Harder D. E., Martens J. W. The inheritance of resistance to *Puccinia coronata* and of floret characters in *Avena sterilis*//Can. J. Genet. Cytol. 1983. v. 25. № 4. p. 329-335.
772. Wood P. J. Oat β -glucan: structure, location and properties//In: Oats: chemistry and technology. Ed. F. H. Webster. Minnesota. USA. 1986. p. 121-148.
773. Wood P. J., Beer M. U. Functional oat products//In: Functional foods: Biochemical and processing aspects. Ed. G. Mazza. 1998. p. 1-37.
774. Wood P. J., Paton D., Siddiqui I. R. Determination of β -glucan in oats and barley//Cereal Chem. 1977. v. 54. p. 524-533.
775. Yamaguchi H. Taxonomy and distribution of weed oats in Japan and Korea//Proc. 5th Asian Pacific Weed Sci. Soc. Confer. Tokyo. Japan. 1975. 1976. p. 34-37.
776. Yamaguchi H. Ecotypic variations of wild common oats (*Avena fatua* L.) in East Asia//Proc. 6th Asian-Pacific Weed Sci. Soc. Confer., Indonesia. 1977. v. 1. p. 123-131.
777. Yamaguchi H. Ecogenetical studies on wild oats. 1. Variations of caryopsis in natural populations of Japan//Weed Research, Japan. 1982a. v. 27. № 1. p. 22-27.
778. Yamaguchi H. Cluster analysis of plant type in wild oat ecotypes//Weed Research. Japan. 1982b. v. 27. № 2. p. 77-82.
779. Yang D. P., Dodson E. O., Rajhathy T. Relative amount of nuclear DNA and relationships of *Avena* species//Can. J. Gen. Cytol. 1969. v. II. p. 67-70.
780. Youngs V. L. Oat lipids and lipid-related enzymes//In: Oats: chemistry and technology. Ed. F. H. Webster. Minnesota. USA. 1986. p. 205-226.
781. Youngs V. L., Peterson D. M. Protein distribution in the oat (*Avena sterilis* L.) kernel//Crop Sci. 1973. v. 13. № 3. p. 365-367.
782. Youngs V. L., Shands H. L. Variation in oat kernel characteristics within the panicle//Crop Sci. 1974. v. 14. p. 578-580.
783. Zade A. Der Hafer. Eine monographie auf wiss. u. praktisch//Grundlage, B.2-1 (Jena). 1918. 355 pp.

784. Zadoo S. N., Choubey R. N., Gupta S. K., Premachandran M. N. Chromosomal stability in the backcross progenies of pentaploid hybrids between *Avena sativa* L. and *A. maroccana* Gdgr//Plant Breeding. 1988. v. 100. № 4. p. 316-319.
785. Zhou X., Jellen E. N., Murphy J. P. Progenitor germplasm of domesticated hexaploid oat//Crop Sci. 1999. v. 39. p. 1208-1214.
786. 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.
787. Zillinsky F. J., Murphy H. C. Wild oat species as source of disease resistance for improvement of cultivated oats//Plant Dis. Rpt. 1967. v. 51. p. 391-395.
788. Zwatz B., Sebesta J., Corazza L., Herrmann M., Krolkowski J. Incidence of *Septoria avenae* Frank f. sp. *avenae* in Europe in 1990-1993 and the varietal reaction of oats to it//Pflanzenschutz. 1994. Band 54. H. 2. p. 129-135.