

# ПОЛИМОРФИЗМ АВЕНИНА В ИЗУЧЕНИИ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ ОВСА

И. Г. Лоскутов, Н. К. Губарева, Н. В. Алпатьева

Изучение видового разнообразия рода *Avena* L., проведенное по электрофоретическим спектрам авенина, позволило оценить внутривидовой и внутривидовой полиморфизм дикорастущих видов, уточнить видовую принадлежность ряда образцов и выявить образцы, которые можно отнести к дублетам или генетически очень близким образцам. Получены данные о генетической близости диплоидных примитивных видов с вариантами генома С и выявлена связь гексаплоидных видов с тетраплоидными (геном АС) и диплоидными (геномы Аs и Сp) видами, что не противоречит результатам RAPD-анализа.

## Введение

Генетические маркеры играют исключительно важную роль в оценке наследственной природы организма. С привлечением молекулярных подходов появились новые возможности в решении ряда теоретических вопросов филогении растений и практических задач селекции. Поскольку гены сопряжены в генетические системы разных уровней сложности, локализованы в конкретных хромосомах, составляющих часть генома, то белки или ДНК могут быть маркерами соответствующей системы (хромосомы или генома) и одновременно отражать структуру генома и специфику генотипа растения в целом [9]. Так, выявлено большое разнообразие по составу изоферментов как среди культурных, так и среди дикорастущих видов овса [19, 21, 34]. Наибольшие различия по изоферментному составу найдены у видов овса с различными геномами [13, 22, 27 – 29, 32]. Однако многие изоферментные системы обладают крайне нежелательной для маркеров онтогенетической, тканевой либо органной специфичностью, а также изменчивостью в зависимости от температуры, кислотности среды, режима питания и других параметров [4]. Для идентификации и регистрации сортов и биотипов зерновых культур успешно используется электрофорез запасных белков зерна злаков — проламинов, состав спектров которых стабилен и не зависит от условий выращивания [4, 5, 9, 17, 23]. Качественные спектры этих белков, в частности для зерновых злаков, могут быть получены для семян, имеющих срок хранения более 100 лет и потерявших всхожесть [5]. Изучен характер наследования и генетического контроля компонентов электрофоретического спектра авенина. Показано, что они наследуются группами (блоками), и их синтез контролируется тремя независимыми локусами Avn A, Avn B, Avn C в трех гомеологических хромосомах генома культурного гексаплоида [12 – 14]. Проламины овса — авенины — обладают довольно большим полиморфизмом, что позволяет использовать их для идентификации генофонда дикорастущих и культурных видов овса, дикорастущих овсюгов, фатуоидов, гибридов между ними [1, 6, 10, 15, 17, 20, 23, 31]. В работах многих исследо-

вателей показана возможность использования спектров авенина для выяснения характера и уровня внутривидовой и межвидовой дифференциации генофонда овса [2, 16, 24, 25, 30, 33], а также для решения таких практически важных проблем генных банков (коллекций), как поиск дублетных образцов, контроль за генетической целостностью образцов в процессе их многократных репродукций и других [2, 4].

Наше исследование предпринято с целью изучения генетического разнообразия коллекции дикорастущих видов овса по полиморфизму авенина. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

- идентифицировать образцы дикорастущих видов овса из коллекции ВИР по спектрам авенина, выявить дублетные и генетически близкие образцы;
- изучить внутривидовой полиморфизм дикорастущих видов овса по спектрам авенина;
- уточнить филогенетические связи между дикорастущими видами овса.

## Методы исследования

Материалом для исследования послужили образцы 10 диплоидных, 7 тетраплоидных и 4 гексаплоидных дикорастущих видов овса разного географического происхождения. Всего было изучено 250 образцов из коллекции ВИР. Материал для изучения был представлен всем видовым разнообразием. Было изучено практически все внутривидовое разнообразие диплоидных (более 80 образцов) и тетраплоидных видов (более 20 образцов), а также все географическое и морфологическое разнообразие по гексаплоидным видам овса (150 образцов) [3].

Авенин выделяли из единичных зерновок 6М мочевиной в соотношении 1 : 10. Выборка составила 5 – 10 зерновок каждого образца. Электрофоретический анализ запасных белков проводили в 6,5% акриламидном геле по методике, принятой в ВИР [7]. Спектры авенина записывали в виде формул. Для идентификации компонентов использовали унифицированный эталонный спектр проламинов злаков [9]. Очень слабые по интенсивности компоненты обозначали чертой над номером позиции компонента, а очень интенсивные подчеркивали.

Таблица 1. Характеристика видов дикорастущего овса, изученных по электрофоретическим спектрам авенина

Вид	Геномный состав	Число	
		изученных образцов	выявленных типов спектра авенина
Диплоидный			
<i>A. clauda</i>	Ср	10	4
<i>A. pilosa</i>	Ср	16	6
<i>A. ventricosa</i>	Сv	5	2
<i>A. bruhsiana</i>	Сv	4	5
<i>A. prostrata</i>	Ар	2	1
<i>A. longiglumis</i>	Аl	8	4
<i>A. damascena</i>	Аd	4	1
<i>A. canariensis</i>	Ас	7,4	
<i>A. wiestii</i>	Аs	20	8
<i>A. hirtula</i>	Аs	11	7
Тетраплоидный			
<i>A. barbata</i>	АВ	21	10
<i>A. vaviloviana</i>	АВ	6	1
<i>A. agadirina</i>	АВ	3	2
<i>A. magna</i>	АС	11	4
<i>A. murphyi</i>	АС	3	2
<i>A. insularis</i>	АС?	2	1
<i>A. macrostachya</i>	СС	1	1
Гексаплоидный			
<i>A. fatua</i>	АСD	25	18
<i>A. sterilis</i>	АСD	6	3
<i>A. occidentalis</i>	АСD	7	7
<i>A. ludoviciana</i>	АСD	78	55

## Результаты и обсуждение

Суммарный спектр авенина овса состоит из зоны быстрых проламинов (БП),  $\alpha$ - и  $\beta$ -фракций [2, 3, 7] и может быть записан в следующем виде: БП 7654321  $\alpha$ 1234567  $\beta$ 123<sub>1</sub>3<sub>2</sub>3<sub>3</sub>45. Разные типы спектров авенина формировались как за счет наличия и отсутствия и разного сочетания компонентов и субкомпонентов в зонах, так и за счет варьирования их интенсивности. У диплоидных видов *A. pilosa*, *A. clauda* (геном Ср); *A. ventricosa*, *A. bruhsiana* (геном Сv) в спектрах авенина найдено от 4 до 7 компонентов; у диплоидных видов *A. prostrata* (геном Ар); *A. damascena* (геном Ад), *A. longiglumis* (Al), *A. canariensis* (Ас), *A. wiestii*, *A. hirtula* (Аs) и тетраплоидных видов — от 6 до 9; у гексаплоидных видов, обладающих наибольшими ареалами, — от 8 до 11. Число компонентов в зоне БП варьировало от 2 до 5. Их различное сочетание дало 11 типов спектра. Более разнообразными оказались  $\alpha$ - и  $\beta$ -зоны. В этих зонах число компонентов варьировало у изученных образцов от 1 до 5 в  $\alpha$ -зоне и от 1 до 4 в  $\beta$ -зоне. В результате по этим зонам выявлено соответственно 30 и 37 типов спектра. В общей сложности у 250 образцов дикорастущих видов овса выявлено и зарегистрировано в виде белковых формул более 140 типов спектра авенина (табл. 1). Большинство проанализированных видов имели четко различающиеся типы спектров и обладали внутривидовым полиморфизмом по данному признаку [3].

Для установления видовой принадлежности и проверки чистоты коллекционного материала был проведен сравнительный анализ полученных белковых спектров. Образцы к-196 (*A. pilosa*), к-280 (*A. clauda*), к-211, к-1859 (*A. wiestii*) и к-9 (*A. vaviloviana*) были переопределены как *A. barbata*, а к-1 и к-4 (*A. hirtula*) — как *A. vaviloviana*. По данным кариологического анализа эти образцы также являются не диплоидными, а тетраплоидными видами. Это было подтверждено и по данным морфологического изучения. То же наблюдали у образца к-1746 (*A. canariensis*), который по спектрам авенина был переопределен как гексаплоидный вид *A. sterilis*. Два образца к-145 и к-148 тетраплоидного вида *A. magna* имели идентичные белковые спектры авенинов и были абсолютно одинаковыми по морфологическим признакам, на основании чего были объединены в один коллекционный образец к-145. У 8 образцов *A. pilosa* из Азербайджана спектры авенина были идентичны. То же самое можно сказать и о 6 образцах *A. wiestii* (Азербайджан). Такие формы диплоидных видов, не имеющих большого морфологического разнообразия, но с одинаковыми типами спектров, могут представлять вероятные дублиеты.

У вида *A. barbata* 3 образца из Азербайджана, 3 из Нагорного Карабаха, 2 из Краснодарского края и 2 из Туркменистана имели идентичные типы спектров внутри каждой группы района сбора образцов, что говорит о вероятной их дублиетной природе. В то же время все проанализированные образцы *A. vaviloviana*, собранные в разное время различными исследователями и в различных местах Эфиопии, также имели один и тот же тип спектра, что говорит уже о мономорфности данного вида по спектрам авенина. Мономорфность этих образцов подтверждается и данными полевого изучения. Образцы с идентичными спектрами авенина выявлены также у гексаплоидных видов *A. fatua*. Так, одинаковые спектры авенина имели 10 образцов из Алтайского и Красноярского краев, Свердловской, Челябинской и Архангельской областей. Идентичны по спектрам авенина были и 7 образцов из Краснодарского края и Дагестана, собранные в разное время и разными исследователями.

Максимальное количество типов спектров (10) было найдено у *A. barbata*, что подтверждает большое эколого-географическое разнообразие этого широко распространенного тетраплоидного вида. Ряд типов спектра авенина, выявленных у этого вида, представлены на рис. 1. Наиболее полиморфными по данному признаку были гексаплоидные виды. Так, у 78 изученных образцов *A. ludoviciana* выявлено 55 типов спектров авенина.

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 в коллекции. На территории стран СНГ наибольшее разнообразие дикорастущих видов овса встречается в Азербайджане, поэтому этот район

Таблица 2. Формулы спектров авенина дикорастущих видов овса, произрастающих в Азербайджане

Вид	Тип спектра	БП					α					β											
		7	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	3 <sub>1</sub>	3 <sub>2</sub>	3 <sub>3</sub>	4	5
<i>A. bruhn-siana</i>	I	7	5	3			1							6									4
	II	7	5	3			1	3						6									4
	III	7	5	3					3					6		2	3 <sub>2</sub>						
	IV	7	5	3						3	4												4
	V	7		4	3		1							4	6								4
<i>A. clauda</i>	I			5	3								4	6						3 <sub>1</sub>			
<i>A. pilosa</i>	I			5	3								4	6						3 <sub>1</sub>			
	II			5	3								4	6						3 <sub>1</sub>			
<i>A. wiestii</i>	I	7	5				1		3	5					1	2							5
	II	7	5	3			1		3	6					1	2						4	5
	IV	7	5						3	5					1	2							5
	V	7	5				1		3	6					1	2							5
	VI	7	5	3			1		3	6										3 <sub>1</sub>			4
		II	7	5				1		3	5					1	2						5
<i>A. barbata</i>	IV	7	5				1		3	6					1	3 <sub>1</sub>						4	
	V	7	5				1		3	6					1	2							4
		I	7	5	3		1							6	7		2			3 <sub>2</sub>			
<i>A. ludo-wiciana</i>	II	7	5	3		1							4	6	7		2			3 <sub>2</sub>			

\* Нумерация типов спектра дана по каталогу мировой коллекции ВИР [3].

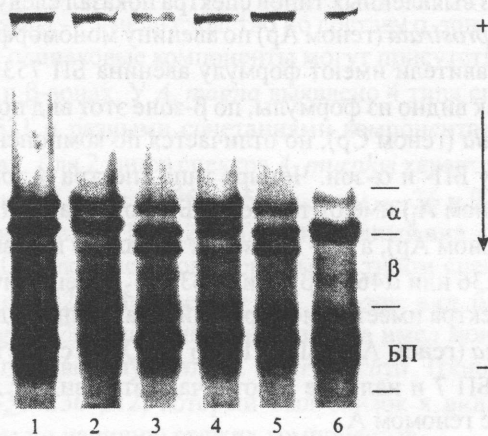


Рис. 1. Электрофоретические спектры авенинов некоторых образцов *A. barbata* разного происхождения: 1, 2 — к-1756 (Италия); 3 — к-1754 (Испания); 4, 5 — к-5 (Ирак); 6 — к-239 (Азербайджан)

был выбран для иллюстрации картирования популяций по типам спектров запасных белков (рис. 2).

При рассмотрении диплоидных видов, произрастающих на территории Азербайджана, установлено, что 2 образца вида *A. bruhn-siana*, эндемичного для этой территории, имели 5 разных типов белковых спектров (табл. 2). Оба образца были собраны в прибрежном районе Каспийского моря на Апшеронском полуострове (рис. 2). Один образец (к-213) был мономорфен, другой (к-212) имел 4 хорошо различающихся типа спектров. Образцы вида *A. clauda* имели 1 тип спектра (I) из

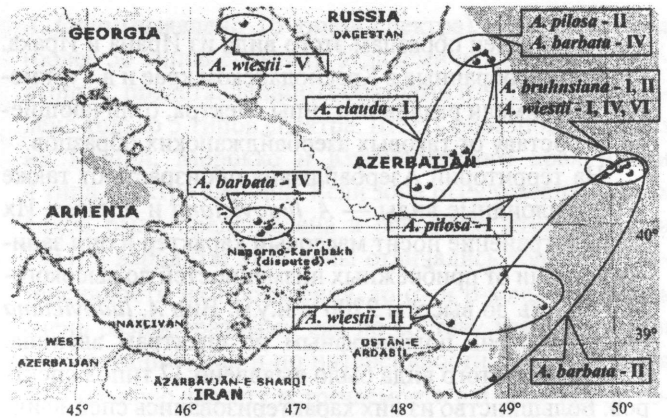


Рис. 2. Географическое распределение типов спектра авенина диплоидных и тетраплоидных видов овса по территории Азербайджана

4 характерных для этого вида [3], хотя эти образцы имели различное географическое происхождение: 1 из прибрежного района Самур-Дивичинской низменности и 3 из Ширванской степи. Изученные образцы вида *A. pilosa* имели 2 типа спектра (табл. 1). Образцы, имеющие 1-й тип спектра, происходили, как из прибрежных районов (Апшеронская низменность — 3 образца), так и из степной зоны (Самур-Дивичинская низменность и Ширванская степь — по 1 образцу). Два образца, имеющие 2-й тип спектра, происходили только из прибрежных районов Самур-Дивичинской низменности.

Другой вид, встречающийся довольно широко на территории Азербайджана, — *A. wiestii* имел 5 типов спектра из 8 характерных для этого вида [3]. 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 низменностях, Сальянской и Муганской степях. Для них также был характерен тип спектра II. Иной тип (V) спектра был выявлен у одного образца из Белоканского района (южный склон Большого Кавказского хребта).

Для тетраплоидного вида *A. barbata* были характерны 3 типа спектра из 10, найденных у этого вида в целом [3]. Два из них были типичны для образцов прибрежных районов Каспийского моря, третий — для образцов высокогорного плато. Один тип спектра (II) был характерен для форм с Апшеронской (1 образец) и Ленкоранской (3 образца) низменностями, другой (IV) — для 1 образца из Самур-Дивичинской низменности и третий (V) — для 3 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, собранный 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 также 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 было выявлено 37 типов спектров. Большинство из них характеризовались специфичными только для территории Азербайджана типами спектра: I и II (табл. 1). Первый тип спектра был характерен для образцов, собранных на пологих взгорьях или холмах Кусарской (1 образец) и Ширванской (5 образцов) равнин, Самур-Дивиченской низменности (1 образец), южном склоне Большого Кавказского хребта (1 образец) и Карабахского нагорья (1 образец). Вторым типом спектра характеризовались образцы, собранные большей частью в прибрежной зоне Каспийского моря на Апшеронской (2 образца) и Ленкоранской (5 образцов) низменностях, а также на Ширванской (1 образец), Муганской (1 образец) и Сальянкой (1 образец) равнинах (рис. 3).

Таким образом, с помощью электрофоретических спектров авенина был проведен анализ географического распределения ареалов популяций дикорастущих видов овса и выявлен ряд вероятных дублетов в коллекции [8].

В связи с обсуждением возможности использования спектров авенина в определении геномов и видов овса был проведен сравнительный анализ полученных спектров [3]. Установлено, что для диплоидных видов характерны как определенные компоненты авенина, так и их сочетание в различных зонах. Особенно четко это просматривается на спектрах авенина диплоидных видов с вариантами генома С. Прежде всего нужно отметить, что эти примитивные диплоидные виды имеют очень большое сходство по составу спектров авенина. В один кластер эти виды объединены и по данным

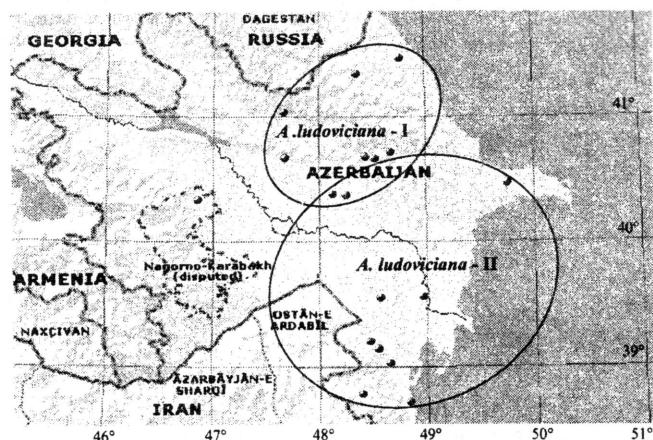


Рис. 3. Географическое распределение типов спектра авенина I и II у гексаплоидного вида *A. ludoviciana* по территории Азербайджана

RAPD-анализа [11]. Для большинства образцов видов *A. clauda* и *A. pilosa* (геном Ср) свойственны зоны БП с ослабленным компонентом 5 и хорошо выраженным компонентом 3 (БП 53). Для  $\alpha$ -зон характерен интенсивно выраженный 4-й компонент или его сочетание с 6-м компонентом ( $\alpha$ 46), для  $\beta$ -зон — интенсивный компонент 3. Сходство по спектрам авенина имели виды *A. ventricos* и *A. bruhnsiana* (геном Сv). В отличие от видов с геномом Ср, в зоне БП проявляется компонент 7 (хотя и ослабленный). Тогда спектр зоны БП будет выглядеть следующим образом: БП 753,  $\alpha$ -зона у *A. ventricosa* представлена сочетанием компонентов  $\alpha$ 36 и  $\alpha$ 3, у *A. bruhnsiana* обнаружено 6 вариантов  $\alpha$ -зоны. Наряду с  $\alpha$ 36, выявлены и такие сочетания компонентов, как  $\alpha$ 16, 136, 6, 34, 46. Для  $\beta$ -зоны этих видов в основном характерен только компонент 4.

Диплоидные виды с вариантами генома А обладают значительно большим разнообразием типов спектра авенина за счет увеличения числа вариантов БП,  $\alpha$ - и особенно  $\beta$ -зон. Большинство типов спектра в БП зоне наряду с компонентами 7, 5 и 3 имели компонент 1, хотя и слабо выраженный. Виды с геномом А по  $\alpha$ -зоне близки к таковым с геномом Сv (присутствуют компоненты 3 и 6, но интенсивность компонента 3 ниже). Всего у изученных представителей видов с А-геномом выявлено 9 вариантов  $\alpha$ -зоны и 16 вариантов  $\beta$ -зоны. Анализ выявленных типов спектра показал следующее: вид *A. prostrata* (геном Ар) по авенину мономорфен, его представители имеют формулу авенина БП 7531  $\alpha$ 356  $\beta$ 31. Как видно из формулы, по  $\beta$ -зоне этот вид похож на *A. clauda* (геном Ср), но отличается по компонентному составу БП- и  $\alpha$ -зон. Четыре типа спектра *A. longiglumis* (геном А1) имеют такую же БП-зону, как и *A. prostrata* (геном Ар), а в  $\alpha$ - и  $\beta$ -зонах выявлено по два варианта:  $\alpha$ 36 или  $\alpha$ 467 и  $\beta$ 314 или  $\beta$ 31323. Специфический тип спектра имеет мономорфный по авенину вид *A. damascena* (геном Ад): БП 531  $\alpha$ 36  $\beta$ 2. Отсутствие компонента БП 7 и наличие  $\beta$ 2 отличает этот вид от других видов с геномом А.

У образцов вида *A. canariensis* (геном Ас) наряду с компонентами БП зоны 7531, выявлены БП 752 и БП 7532, а  $\alpha$ -зона имеет следующие сочетания электрофоретических компонентов:  $\alpha$ 346,  $\alpha$ 367,  $\alpha$ 67 и  $\alpha$ 6. Для  $\beta$ -зоны характерны варианты  $\beta$ 31 и  $\beta$ 32. Всего у образцов вида найдено 4 типа спектра. Новые варианты БП,  $\alpha$ - и  $\beta$ -зон выявлены в спектрах авенина *A. wiestii* и *A. hirtula* (геном Аs). У *A. wiestii* из 8 выявленных типов спектра у 3 в БП зоне отсутствовал компонент 3 (БП 751), а в  $\alpha$ -зоне появились новые варианты:  $\alpha$ 35,  $\alpha$ 357,  $\alpha$ 7. Специфическую структуру имела  $\beta$ -зона: выявлены такие варианты как  $\beta$ 125,  $\beta$ 35,  $\beta$ 314,  $\beta$ 1245,  $\beta$ 14. У семи типов спектра *A. hirtula* найдено два варианта БП-зоны: 7531 и 752 и два  $\alpha$ -зоны — 36 и 367. В  $\beta$ -зоне выявлены варианты, отсутствующие у других видов:  $\beta$ 2325,  $\beta$ 132,  $\beta$ 231,  $\beta$ 1314 и  $\beta$ 124.

Судя по полученным данным, диплоидные виды овса с различными вариантами геномов С и А имеют характерные типы спектра авенина со специфичными компонентами или сочетаниями компонентов в определенных зонах, которые в той или иной степени могут быть маркерами геномов. При этом, как было показано ранее [25, 30], виды с геномом А обладают большим полиморфизмом по авенину, чем виды с геномом С.

Тетраплоидные виды с геномами АВ и АС имели существенные различия по спектрам авенина. Самым полиморфным по данному признаку оказался вид *A. barbata* (геном АВ). Все 10 типов спектра имели БП зону с компонентами 751. В  $\alpha$ -зоне выявлено до 5 вариантов сочетания компонентов: 6 36, 34, 35, 6, 467;  $\beta$ -зона была представлена 8 вариантами: 14, 13, 4, 125, 124, 3, 4, 13, 2, 23, 4. Большое сходство с *A. barbata* имел мономорфный по компонентному составу авенина вид *A. vaviloviana* (геном АВ). Его белковая формула: БП 751  $\alpha$ 36  $\beta$ 3, 4. Нужно отметить, что БП зона с отсутствием компонента 3 и присутствием хорошо выраженного компонента 1 характерна только для представителей *A. barbata*, *A. vaviloviana* и встречается в спектрах авенина культивируемого вида *A. abyssinica* (геном АВ). Совершенно иные по составу два типа спектра выявлены у вида *A. agadirina* (АВ). Спектры имеют БП зону с компонентами 753,  $\alpha$ -зону с компонентами 3 или 24 и  $\beta$ -зону с компонентами 3, 2.

Тетраплоидные виды с геномами АС — *A. magna* и *A. murphyi* — имели сходство по составу  $\alpha$ -зон. В то же время одинаковые компоненты могут присутствовать и в БП, и  $\beta$ -зонах. У *A. magna* выявлено 4 типа спектра с БП 7531 и разными сочетаниями компонентов в  $\alpha$ - и  $\beta$ -зонах. Для 2 типов спектра *A. murphyi* характерны варианты БП зоны — 753 и 53,  $\alpha$ -зоны — 36 и  $\beta$ -зоны с компонентами 23, 4 и 23, 1. Тетраплоидный вид *A. insularis* (АС?) оказался мономорфным с типом спектра БП 7531  $\alpha$ 6  $\beta$ 24. По составу БП и  $\beta$ -зон вид близок к *A. magna*. Специфичный тип спектра имел мономорфный по авенину вид *A. macrostachya* (геном СС): БП 7531  $\alpha$ 36  $\beta$ 12, который был близок к видам этой группы по наличию схожих компонентов.

Сравнительный анализ спектров авенина тетраплоидных и диплоидных видов выявил близость *A. barbata* и *A. vaviloviana* (АВ) с *A. wiestii* (Ас). В спектрах указанных тетраплоидных видов присутствуют 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* (Сv) по наличию у основных типов спектра хорошо выраженного компонента  $\beta$ 4, а также по строению  $\alpha$ -зоны. Основной тип спектра *A. murphyi* имел идентичную с указанными диплоидными видами БП зону, для которой характерно полное отсутствие компонента БП1.

Среди гексаплоидных видов, имеющих геномы АСD, высоким полиморфизмом по спектрам авенина обладали виды с широким ареалом распространения:

*A. fatua* (выявлено 16 типов спектра) и *A. ludoviciana* (более 50 типов спектра). У эндемичного вида *A. occidentalis*, представленного образцами из Испании, выявлено только 5 типов спектра. Шесть образцов *A. sterilis* из Турции, Марокко и Краснодарского края имели 4 типа спектра авенина. Если зона БП у гексаплоидных видов была представлена в основном компонентами 7531, а варианты этой зоны отличались только по интенсивности их проявления, то  $\alpha$ - и  $\beta$ -зоны оказались очень разнообразными как по составу компонентов и их сочетанию, так и по интенсивности. Так, у *A. fatua* наибольшую частоту встречаемости в  $\alpha$ -зоне имело сочетание компонентов 467, а в  $\beta$  — 23, 1. Всего было выявлено 11 и 13 вариантов этих зон соответственно. Такой же состав  $\beta$ -зоны встречался у *A. sterilis*, сходны у этих видов и  $\alpha$ -зоны. Подобные факты, вероятно, указывают на генетическую близость этих видов. У *A. ludoviciana* выявлено 20 вариантов  $\alpha$ -зоны и 24  $\beta$ -зоны. Наибольшую частоту встречаемости в  $\alpha$ -зоне имеет сочетание компонентов 467 (как у *A. fatua*), а для  $\beta$ -зоны характерны такие сочетания, как 23, 1, 23, 2, 23, 2, 3, 23, 2, 4, 23, 2, 5, 23, 1, 5, 13, 2, 5. Для *A. occidentalis* характерна (зона с сочетанием компонентов 46 и  $\beta$ 23, 2 и  $\beta$ 13, 4. Как видно из представленных данных, по составу спектров просматривается определенная связь гексаплоидных видов с тетраплоидными (с геномами АС) и диплоидными: по составу  $\alpha$ -зоны — с видами с геномом Ср, а по структуре БП и  $\beta$ -зоны — с видами с геномом Ас. Результаты нашей работы подтверждаются данными других исследователей, также изучавших спектры авенина у видов овса [24, 25]. Следует отметить, что при наличии большого полиморфизма по спектрам авенина выявить специфические особенности отдельных геномов в спектрах гексаплоидных видов очень сложно.

Таким образом, изучение всего видового разнообразия рода *Avena* L., проведенное по электрофоретическим спектрам авенина, позволило оценить внутривидовой и внутривидовой полиморфизм дикорастущих видов, уточнить видовую принадлежность ряда образцов и выявить образцы, которые можно отнести к дублетам или генетически очень близким образцам. Получены данные о генетической близости диплоидных примитивных видов с вариантами генома С и выявлена связь гексаплоидных видов с тетраплоидными (геном АС) и диплоидными (геномы Ас и Ср) видами, что в основном не противоречит результатам RAPD-анализа [26].

## ЛИТЕРАТУРА

1. Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., Конарев В. Г. Электрофоретическое определение фатуонидов и гибридов между культурным и дикими овсами // *Селек. и семенов.* — 1984. — № 11. — С. 11–12.
2. Зеленская Я. Г., Конарев А. В., Лоскутов И. Г. и др. Характеристика старо-местных форм овса посевного (*Avena sativa* L.) по полиморфизму авенина // *Аграрная Россия.* — 2004. — № 6. — С. 50–58.
3. 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. — 1999. — Вып. 704. — 44 с.
4. Конарев А. В. Использование молекулярных маркеров в работе с генетическими ресурсами растений // *С.-х. биология*. — 1998. — № 5. — С. 3–25.
  5. Конарев А. В. Адаптивный характер молекулярного полиморфизма и его использование в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // *Аграрная Россия*. — 2002. — № 3. — С. 4–11.
  6. Конарев А. В., Введенская И. О. Идентификация компонентов в электрофоретических спектрах проламинов злаков из триб *Aveneae* Dum. и *Poeae* R. Br // *Докл. ВАСХНИЛ*. — 1984. — № 11. — С. 16.
  7. Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Губарева Н. К. и др. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян. — СПб., 2000. — 147 с.
  8. Лоскутов И. Г. Видовое разнообразие и селекционный потенциал рода *Avena* L. // Автореф. докт. дис. — СПб.: ВИР, 2003. — 38 с.
  9. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. Теоретические основы селекции / Под ред. В. Г. Конарева. — М.: Колос, 1993. — 447 с.
  10. Перечень возделываемых в СССР сортов овса с белковыми формулами / Под ред. В. Г. Конарева. — СПб.: ВИР, 1987. — 15 с.
  11. Перчук И. Н., Лоскутов И. Г., Окуно К. Изучение видового разнообразия овса с использованием RAPD-анализа // *Аграрная Россия*. — 2002. — № 3. — С. 41–43.
  12. Портянко В. А., Поморцев А. А., Калашник Н. А. и др. Генетический контроль авенинов и принципы их классификации // *Генетика*. — 1987а. — № 23. — С. 845–853.
  13. 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.
  14. Портянко В. А., Поморцев А. А., Созинов А. А. Внутри- и межсортной полиморфизм проламинов овса // *Докл. ВАСХНИЛ*. — 1987. — Т. 1. — С. 8–10.
  15. Салмина И. С. Дягилева Г. Е. Идентификация овса по электрофоретическим спектрам авенина // *Бюл. ВИР*. — 1979. — Вып. 2. — С. 41–44.
  16. Cadahia E., Garcia-Baudin J. M. Diferenciacion de la *Avena sterilis* L. por electroforesis de proteinas de grano // *Proc. Mediter. Herb. Symp.* — Madrid, 1978. — V. 1. — P. 60–67.
  17. Cooke R. J., Cliff E. M. The characterization of oat cultivars by electrophoresis // *J. Nat. Inst. Agric. Bot.* — 1984. — V. 16. — P. 415–429.
  18. Craig I. L., Murray B. E., Rajhathy T. Leaf esterase isozymes in *Avena* and their relationship to the genomes // *Can. J. Genet. Cytol.* — 1972. — V. 14. — P. 581–589.
  19. 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.
  20. 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.
  21. Hoffman D. L. Inheritance and linkage relationships of morphological and isozyme loci in the A-genome diploid oat // *Proc. 5th Int. Oat Conf. Can.* — 1996. — V. 2. — P. 330–332.
  22. Kahler A. L., Allard R. W., Krzakowa M., et al. 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.
  23. 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.
  24. Ladizinsky G., Johnson L. Seed protein homologies and the evolution of poliploidy in *Avena* // *Can. J. Genet. Cytol.* — 1972. — V. 14. — P. 875–888.
  25. Lookhart G. L., Pomeranz Y. Characterization of oat species by polyacrylamide gel electrophoresis and high performance liquid chromatography of their prolamins // *Cereal Chem.* — 1985. — V. 62. — P. 162–166.
  26. Loskutov I. G., Perchuk I. N. Evaluation of interspecific diversity in *Avena* genus by RAPD analysis // *Oat Newslett.* — 2000. — V. 46. — P. 1.
  27. Marshall D. R., Allard R. W. Maintenance of isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena barbata* // *Genetics*. — 1970a. — V. 66. — P. 393–399.
  28. Marshall D. R., Allard R. W. Isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena fatua* and *A. barbata* // *Heredity*. — 1970b. — V. 25. — P. 373–382.
  29. Morikawa T. Isozyme and chromosome variations of the *Avena* species in the Canary Islands and Morocco // *Proc. 4th Int. Oat Confer.* — Adelaide, Australia. — 1992. — V. III. — P. 138–140.
  30. Murrey B. E., Craig J. L., Rajhathy T. A protein electrophoretic study of three amphyploids and eight species in *Avena* // *Can. J. Gen. Cytol.* — 1970. — V. 12, № 2. — P. 651–655.
  31. 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.
  32. Sanchez de la Hoz P., Forminaya A. Studies of isozymes in oat species // *Theor. Appl. Genet.* — 1989. — V. 77, № 5. — P. 735–741.
  33. Thomas H., Jones D. I. H. Electrophoretic studies of proteins in *Avena* in relation to genome homology // *Nature*. — 1968. — V. 220. — P. 825–826.
  34. 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.

Лоскутов И. Г., докт. биол. наук;

Губарева Н. К., канд. биол. наук;

Алпатьева Н. В., канд. биол. наук;

Всероссийский НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова