

Изучение характера наследования компонентов авенина у гибридов F₂ от скрещивания сортов овса посевного сибирской селекции

А. В. Любимова¹✉

¹ Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал Федерального исследовательского центра Тюменского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук, Тюмень, Россия

✉E-mail: ostapenkoav88@yandex.ru

Аннотация. Цель – изучение характера наследования и описание новых блоков компонентов авенина у сортов овса посевного для дальнейшего использования в маркерной селекции. **Методы.** Анализировали зерна гибридов F₂ от скрещиваний сортов овса посевного ♀Тюменский голозерный × ♂Мегион; ♀Тюменский голозерный × ♂Отрада; ♀Отрада × ♂Тюменский голозерный; ♀Мегион × ♂Отрада. Нативный электрофорез проводили в 13,2-процентном полиакриламидном геле в течение 4,0–4,5 ч при постоянном напряжении 500 В. **Результаты.** В ходе исследований установлено, что проанализированные компоненты авенина составляют блоки. Распределение частот фенотипических классов по локусам во всех исследованных гибридных комбинациях соответствует предположению о том, что каждый из блоков наследуется как единая кодоминантная менделирующая единица. Синтез блоков компонентов авенина контролируется тремя независимыми авенин-кодирующими локусами. Анализ наследования отдельных компонентов авенина у гибридов F₂ позволил описать три новых блока компонентов, синтез которых контролируется локусом *Avn A* (A9, A10 и A11); один блок, контролируемый локусом *Avn B* (B7), и один блок, контролируемый локусом *Avn C* (C8). На основании полученных результатов были составлены полные белковые формулы исследованных сортов овса посевного: Тюменский голозерный – *Avn 2.7.3*; Мегион – *Avn 2+9.7.5*; Отрада – *Avn 10+11.4.8*. Установлено, что использование спектра только одного сорта в качестве стандарта является недостаточным и приводит к ошибкам в процессе идентификации блоков компонентов. **Научная новизна.** Для более точной идентификации предлагается использовать одновременно нескольких сортов для получения комплексного спектра-стандарта, сочетающего в себе несколько блоков компонентов по каждому локусу. Описано 5 новых блоков компонентов авенина. Они могут быть использованы при оценке внутривидового генетического разнообразия сортов овса, а также для поиска сцепленных с ними адаптивно значимых и хозяйственно ценных признаков.

Ключевые слова: овес, электрофорез, электрофоретический спектр, авенин, авенин-кодирующие локусы, блоки компонентов, гибриды F₂, распределение частот аллелей, маркерная селекция.

Для цитирования: Любимова А. В. Изучение характера наследования компонентов авенина у гибридов F₂ от скрещивания сортов овса посевного сибирской селекции // Аграрный вестник Урала. 2022. № 02 (217). С. 48–59. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-217-02-48-59.

Дата поступления статьи: 01.11.2021, **дата рецензирования:** 05.11.2021, **дата принятия:** 10.11.2021.

Постановка проблемы (Introduction)

Овес посевной (*Avena sativa* L.) – зерновая культура, используемая для производства продуктов питания человека, а также на корм животным, особенно птице и лошадям [1, с. 275; 2, с. 643]. В отличие от других зерновых культур овес способен давать высокие урожаи даже в условиях низких температур и не требователен к почвенному плодородию. В последнее десятилетие интерес к овсу возрос. Это связано с диетическими свойствами его зерна: про-

изведенные из него функциональные продукты питания способны оказывать благоприятное действие на организм человека благодаря сбалансированному аминокислотному составу, а также наличию ненасыщенных кислот, пектинов, фитоэстрогенов и β-глюканов [3, с. 69; 4, с. 86], [5, с. 139].

Селекционная работа с овсом направлена на создание сортов, обладающих высокой потенциальной продуктивностью, устойчивостью к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам

среды, а также повышенным содержанием белка и сбалансированным составом незаменимых аминокислот [6, с. 1185; 7, с. 111; 8, с. 45; 9, с. 3; 10, с. 92].

В настоящее время в селекционном процессе, помимо традиционных методов, все чаще применяются достижения генетики и биотехнологии, в том числе методы молекулярного и биохимического маркирования [11, с. 50; 12, с. 2361; 13, с. 2]. Среди биохимических маркеров широкое применение получили проламины – запасные спирторастворимые белки семян [14, с. 1–3; 15, с. 16]. В исследованиях, посвященных изучению проламинов пшеницы и ячменя, отмечена их подверженность действию отбора. Установлено, что блоки компонентов запасных белков могут выступать маркерами ценных хозяйственных и адаптивно значимых признаков. Например, частота встречаемости различных аллельных вариантов глиадин- и гордеин-кодирующих локусов зависит от почвенно-климатических условий, в том числе от высоты выращивания над уровнем моря, среднегодового количества осадков, суммы эффективных температур и т. д. [16, с. 2; 17, с. 656; 18, с. 290].

Авенины – проламины овса – также перспективны в этом отношении. Несмотря на более низкий по сравнению с проламинами пшеницы и ячменя уровень полиморфизма, авенины успешно используются для дифференциации сортов, гибридов и селекционных линий. Практически для каждого сорта овса, биотипа или линии свойствен уникальный

компонентный состав запасных белков. Авенины позволяют на основании данных о частоте встречаемости отдельных аллелей авенин-кодирующих локусов проводить оценку изменений в их встречаемости во времени и пространстве. Такие исследования позволяют делать выводы о генетических преобразованиях, происходящих в популяциях сортов под влиянием длительного искусственного отбора. Перспективны авенины и в качестве маркеров хозяйственно ценных и адаптивно значимых признаков. Так, например, известно, что определенные аллели авенин-кодирующих локусов маркируют влаголюбивые или, наоборот, засухоустойчивые генотипы. Исследование полиморфизма и характера наследования проламинов овса позволит расширить возможности их применения в качестве биохимических маркеров и с их помощью значительно повысить скорость селекционного процесса благодаря сокращению сроков создания новых форм и целенаправленному получению генотипов с необходимыми признаками и свойствами [19, с. 90].

Однако исследования, посвященные изучению роли авенинов в маркировании хозяйственно ценных признаков крайне малочисленны. Одна из причин этого – недостаточная изученность полиморфизма и характера наследования авенинов.

Исследования, посвященные изучению генетического контроля авенинов, ведутся с 70-х годов XX века и подробно описаны в нашей научной работе [19, с. 31].

Таблица 1
Характеристика сортов овса посевного, включенных в скрещивания

№ п/п	№ по каталогу ВИР	Сорт	Число биотипов	Формула авенина	Происхождение
1	14784	Тюменский голозерный	1	2.ned.3	НИИСХ Северного Зауралья, КазНИИЗ
2	14039	Мегион	2	2+ned. ned.5	НИИСХ Северного Зауралья, СибНИИРС, Нарымская ГСС
3	15380	Отрада	2	ned+4. 4.1	НИИСХ Северного Зауралья

Table 1
Characteristics of oat varieties included in the crosses

No.	VIR catalog number	Variety	Number of biotypes	Avenin formula	Origin
1	14784	Tyumenskiy golozyrnyy	1	2.ned.3	Scientific Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Urals, Research Institute of Agriculture and Crop Production
2	14039	Megion	2	2+ned. ned.5	Scientific Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Urals, Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding, Narymskaya State Breeding Station
3	15380	Otrada	2	ned+4. 4.1	Scientific Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Urals

В. А. Портянко с соавторами было установлено, что авенины наследуются блоками и контролируются тремя независимыми локусами *Avn A*, *Avn B* и *Avn C*. Авторами был опубликован первый каталог аллельных вариантов блоков компонентов авенина [20, с. 850]. Впоследствии он был дополнен новыми блоками и опубликован в диссертационной работе В. В. Портянко в 1987 г. [21, с. 10]. Всего по локусу *Avn A* было описано 8 аллельных вариантов блоков компонентов, по локусу *Avn B* – 5, по локусу *Avn C* – 7. Однако с того момента и до настоящего времени не было опубликовано новых данных о не идентифицированных ранее блоках. Это значительно затрудняет процесс идентификации сортов овса с использованием аллелей авенин-кодирующих локусов, а также делает практически невозможным поиск блоков авенина – маркеров хозяйственно ценных признаков.

В связи с этим целью наших исследований было изучение характера наследования и описание новых блоков компонентов авенина у сортов овса посевного, возделываемых в Тюменской области, для дальнейшего использования в маркерной селекции.

Методология и методы исследования (Methods)

Исследования проводили в лаборатории сортовой идентификации семян Государственного аграрного университета Северного Зауралья и в лаборатории селекции зернофуражных культур НИИСХ Северного Зауралья – филиала ТюмНЦ СО РАН в 2020–2021 гг. Были исследованы зерна гибридов F_2 , полученных от скрещиваний сортов овса посевного местной селекции: ♀Тюменский голозерный × ♂Мегион, ♀Тюменский голозерный × ♂Отрада, ♀Отрада × ♂Тюменский голозерный, ♀Мегион × ♂Отрада (таблица 1).

В качестве материала для скрещиваний были отобраны сорта, на электрофореграммах которых ранее были выявлены прежде не описанные блоки компонентов авенина [22, с. 126].

Сорт овса Тюменский голозерный создан индивидуальным отбором из естественной популяции нагорного района Синьцзян-Уйгурского автономного округа КНР, разновидность – *inermis*. Включен в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области в 2000 г. Сорт среднеранний, характеризуется хорошей урожайностью зерна и зеленой массы, устойчив к полеганию, пониканию метелки и осыпанию зерна.

Сорт овса посевного Мегион создан методом отбора из гибридной популяции от скрещивания сортов Нарымский 943 × Пшебуй II. Разновидность *mutica*, метелка полусжатая, светло-желтая, не поникает, средней длины, средней плотности. Сорт среднеранний, созревает за 66–87 суток. Засухоустойчивость средняя, плохо переносит высокие температуры и низкую влажность воздуха в период цветения и формирования зерна. Восприимчив

к поражению корончатой и стеблевой ржавчиной. Ценный по качеству зерна. Включен в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области в 1993 г.

Сорт овса посевного Отрада создан методом ступенчатой гибридизации с последующим отбором из гибридной популяции F_4 (WW 1700079 × Pc 39) × (Mutica 600 × Risto). Разновидность *mutica*. Сорт среднеспелый (период вегетации от 69 до 74 суток). Потенциальная урожайность более 6 т/га. Сорт устойчив к полеганию и осыпанию зерна, среднеустойчив к весенне-летней засухе. Включен в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области в 2014 г. [23, с. 50].

Для одномерного электрофореза применяли ранее опубликованную методику [22, с. 124]. От растения каждой комбинации методом случайной выборки отбирали по 100 зерен. В случае если было получено несколько зерен F_1 от скрещивания гетерогенных сортов, изучалось потомство каждого из них – для выявления гибридов, полученных от скрещивания разных биотипов. Для комбинации Мегион × Отрада было исследовано 19 зерновок по причине небольшого количества полученного растительного материала.

Зерна для анализа очищали от пленок, размалывали и помещали в отдельные пробирки типа Eppendorf. Для получения экстракта к каждой зерновке добавляли 90 мкл 70-процентного этанола. Экстракцию проводили в термостате при 45 °С в течение 40 мин. Затем образцы центрифугировали и приливали в каждую пробирку по 300 мкл красителя метиленового зеленого. Состав красителя: в 100 мл алюминий-лактатного буфера растворяли 60 г сахарозы, 0,1 г метиленового зеленого и 100 г мочевины. Электрофорез проводили в вертикальных пластинах 13,2-процентного полиакриламидного геля размерами 17,8 × 17,8 × 0,15 см в течение 4,0–4,5 ч при постоянном напряжении 500 В. Гели фиксировали и окрашивали в течение ночи в 10-процентном растворе трихлоруксусной кислоты с добавлением 0,05-процентного Кумасси бриллиантового голубого R-250 в этаноле. В качестве стандарта использовали смесь муки сортов овса посевного Вятский и Тюменский голозерный в соотношении 2:1. Общая формула получаемого спектра стандарта *Avn 2.4.1 + 2.ned.3*.

Для оценки значимости расхождения наблюдаемых и ожидаемых частот использовали критерий χ^2 Пирсона:

$$\chi^2 = \frac{(H + O)^2}{H}$$

где H – наблюдаемая частота встречаемости генотипов,

O – теоретически ожидаемая частота встречаемости.

Таблица 2
Проанализированные гибридные комбинации

№ п/п	Гибридная комбинация	Число проанализированных зерен, шт.
1	♀ Тюменский голозерный × ♂ Мегион (2-й биотип)	100
2	♀ Тюменский голозерный × ♂ Мегион (1-й биотип)	100
3	♀ Тюменский голозерный × ♂ Отрада (1-й биотип)	100
4	♀ Отрада (2-й биотип) × ♂ Тюменский голозерный	100
5	♀ Мегион (1-й биотип) × ♂ Отрада (2-й биотип)	19

Table 2
Analyzed hybrid combinations

No.	Hybrid combination	The number of analyzed grains, pcs.
1	♀ <i>Tyumenskiy golozernyy</i> × ♂ <i>Megion</i> (2 nd biotype)	100
2	♀ <i>Tyumenskiy golozernyy</i> × ♂ <i>Megion</i> (1 st biotype)	100
3	♀ <i>Tyumenskiy golozernyy</i> × ♂ <i>Otrada</i> (1 st biotype)	100
4	♀ <i>Otrada</i> (2 nd biotype) × ♂ <i>Tyumenskiy golozernyy</i>	100
5	♀ <i>Megion</i> (1 st biotype) × ♂ <i>Otrada</i> (2 nd biotype)	19

Таблица 3
Расщепление по авенинам в F₂ от скрещивания сортов Тюменский голозерный × Мегион (2-й биотип)

Локус	Альтернативные пары блоков компонентов	Генотип (наличие соответствующих блоков компонентов)			χ ²
		Тюменский голозерный	Гетерозигота	Мегион (2-й биотип)	
<i>Avn A</i>	2 и ned	26	47	27	0,38
<i>Avn C</i>	3 и 5	23	50	27	0,32

Примечание. Здесь и далее d.f. = 2; χ² критическое = 5, 991; p = 0,95.

Table 3
Splitting by avenins in F₂ from crossing of varieties *Tyumenskiy golozernyy* × *Megion* (2nd biotype)

Locus	Alternative pairs of blocks of components	Genotype (the presence of the corresponding blocks of components)			χ ²
		<i>Tyumenskiy golozernyy</i>	<i>Heterozygote</i>	<i>Megion</i> (2 nd biotype)	
<i>Avn A</i>	2 and ned	26	47	27	0.38
<i>Avn C</i>	3 and 5	23	50	27	0.32

Note. Hereinafter d.f. = 2; χ² critical = 5.991; p = 0.95.

Так как для всех комбинаций, кроме Мегион × Отрада, число проанализированных зерен равнялось 100, теоретически ожидаемые частоты генотипов для них совпали и составили 25:50:25.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием программного обеспечения MS Excel.

Результаты (Results)

В результате анализа было установлено, что в комбинации Тюменский голозерный × Мегион получены гибридные растения от обоих биотипов сорта Мегион. В остальных комбинациях в качестве родительского выступал только один из двух биотипов гетерогенных сортов. Таким образом, всего в результате исследования были проанализированы гибриды F₂ от 5 гибридных комбинаций (таблица 2).

При исследовании спектров зерновок F₂ от комбинации Тюменский голозерный × Мегион (2-й биотип) по парам блоков компонентов, контроли-

руемых локусами *Avn A* и *Avn C*, было обнаружено по четыре фенотипических класса для каждого локуса: 1 и 4 представляли собой гомозиготы и были идентичны одному из родительских спектров. Варианты 2 и 3 представляли собой гетерозиготы с двумя дозами компонентов авенина сорта Тюменский голозерный или сорта Мегион соответственно (рис. 1А). Количество зерен 2-го и 3-го класса было примерно одинаковым. Для оценки нормального распределения частот генотипов классы 2 и 3 были объединены. Наблюдаемое соотношение числа зерен, составляющих фенотипические классы 1, 2 + 3 и 4, соответствовало теоретически ожидаемому соотношению 25:50:25 (χ² = 0,38 и 0,32 по локусам *Avn A* и *Avn C* соответственно) и подтверждало предположение о моногибридном и кодоминантном наследовании блоков компонентов авенина. Среди блоков компонентов, контролируемых локусом *Avn B*, фенотипических классов выявлено не было (таблица 3).

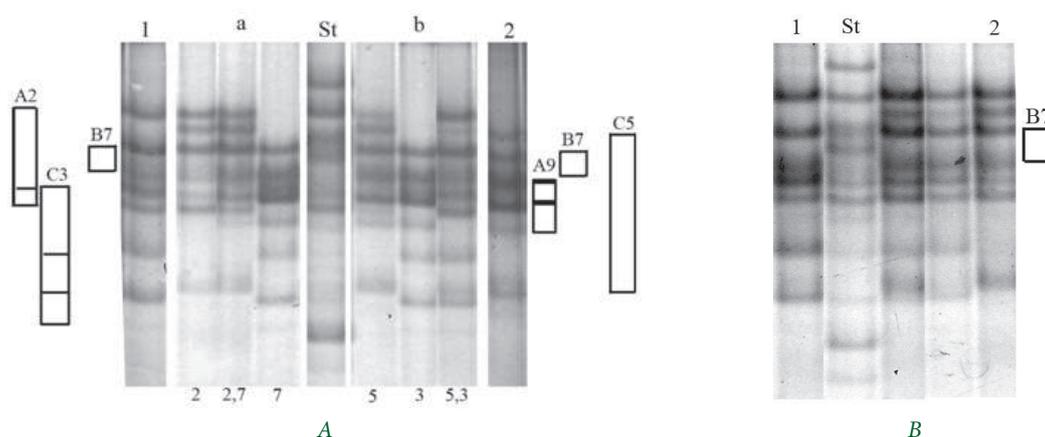


Рис. 1. Электрофоретический спектр и схема блоков компонентов авенинов сорта Тюменский голозерный (1) и гибридов F_2 : А – комбинация Тюменский голозерный × Мегион (2-й биотип); В – комбинация Тюменский голозерный × Мегион (1-й биотип); а, б – электрофореграммы F_2 , иллюстрирующие варианты фенотипических классов для альтернативных пар блоков, контролируемых локусами *Avn A* и *Avn C*, соответственно; под спектрами указаны аллельные варианты блоков. St – стандарт

Fig. 1. Electrophoretic spectrum and blocks of components of avenins of the Tyumenskiy golozernyy variety (1) and F_2 hybrids: А – combination Tyumenskiy golozernyy × Megion (2nd biotype); В – combination Tyumenskiy golozernyy × Megion (1st biotype); а, б – electropherograms F_2 illustrating variants of phenotypic classes for alternative pairs of blocks controlled by the loci *Avn A* and *Avn C*, respectively; allelic variants of the blocks are indicated under the spectrum. St – standard

В результате гибридологического анализа потомства F_2 от комбинации Тюменский голозерный × Мегион (1-й биотип) было выявлено всего 4 фенотипических класса. Первый был идентичен спектру сорта Тюменский голозерный, четвертый – спектру первого биотипа сорта Мегион. Второй и третий фенотипические классы представляли собой гетерозиготы по локусу *Avn C* с двумя дозами гена от одного из родительских сортов. Количество зерен в классах 2 и 3 было идентичным. Сорт Тюменский голозерный и первый биотип сорта Мегион имеют одинаковый аллель локуса *Avn A*, в результате чего в спектрах всех гибридных генотипов присутствовал только один блок компонентов, контролируемый этим локусом, и отличий по фенотипическим классам не наблюдалось (таблица 4). По локусу *Avn B* в этой комбинации также был выявлен только один фенотипический класс (рис. 1В). Это указывает на то, что для спектров сорта Тюменский голозерный и обоих биотипов сорта Мегион характерен блок компонентов авенина, синтез которого контролируется одним и тем же аллельным вариантом локуса *Avn B*.

Анализ характера наследования отдельных компонентов авенина в потомстве F_2 от скрещивания Тюменский голозерный × Мегион позволил выделить два компонента, наследуемых без изменений в обеих комбинациях. По нашему мнению, эти компоненты составляют блок, а их синтез контролируется локусом *Avn B*. Данному блоку нами присвоен номер В7.

Также при исследовании характера наследования компонентов в спектрах гибридов F_2 от скрещивания Тюменский голозерный × Мегион (2-й

биотип) нами был установлен компонентный состав блока, контролируемого локусом *Avn A*, у сорта Мегион. Данный блок состоит из трех компонентов, два из которых отличаются более интенсивной окраской, и обозначен нами как А9.

В результате исследования авенинов зерновок F_2 от скрещивания Тюменский голозерный × Отрада (1-й биотип) было выявлено по четыре фенотипических класса для всех трех альтернативных пар блоков (таблица 5). При оценке распределения частот генотипов методом χ^2 для гетерозигот не учитывался эффект дозы гена в триплоидном эндосперме.

Необходимо отметить, что в наших предыдущих исследованиях блок компонентов авенина по локусу *Avn C* для сорта Отрада был идентифицирован нами как С1 [22, с. 126]. При этом в качестве стандарта использовался сорт овса посевного Астор (2.4.2). Однако в результате применения в качестве стандарта смеси муки зерновок Вятский и Тюменский голозерный (*Avn 2.4.1 + 2.ned.3*) установлено, что быстроподвижные компоненты авенина, входящие в состав блока, контролируемого локусом *Avn C*, у сорта Отрада на электрофореграмме занимают более высокое положение, чем компоненты блока С1, присутствующего в спектре сорта Вятский (рис. 2). Таким образом, данный блок компонентов является новым и не был описан прежде в каталоге генетической номенклатуры. В результате гибридологического анализа популяции F_2 были определены компоненты авенина, входящие в состав данного блока. Нами ему присвоен порядковый номер С8.

При изучении компонентов, составляющих блок, контролируемый локусом *Avn A*, у сорта Отрада возникли трудности, так как часть из них по

Таблица 4

Расщепление по авенинам в F_2 от скрещивания сортов Тюменский голозерный × Мегион (1-й биотип)

Локус	Альтернативные пары блоков компонентов	Генотип (наличие соответствующих блоков компонентов)			χ^2
		Тюменский голозерный	Гетерозигота	Мегион (1-й биотип)	
<i>Avn C</i>	3 и 5	27	50	23	0,32

Table 4

Splitting by avenins in F_2 from crossing of varieties *Tyumenskiy golozernyy* × *Megion* (1st biotype)

Locus	Alternative pairs of blocks of components	Genotype (the presence of the corresponding blocks of components)			χ^2
		<i>Tyumenskiy golozernyy</i>	<i>Heterozygote</i>	<i>Megion</i> (1 st biotype)	
<i>Avn C</i>	3 and 5	27	50	23	0.32

Таблица 5

Расщепление по авенинам в F_2 от скрещивания сортов Тюменский голозерный × Отрада (1-й биотип)

Локус	Альтернативные пары блоков компонентов	Генотип (наличие соответствующих блоков компонентов)			χ^2
		Тюменский голозерный	Гетерозигота	Отрада (1-й биотип)	
<i>Avn A</i>	2 и ned	28	55	17	3,42
<i>Avn B</i>	ned и 4	18	53	29	2,78
<i>Avn C</i>	3 и ned	23	51	26	0,22

Table 5

Splitting by avenins in F_2 from crossing of varieties *Tyumenskiy golozernyy* × *Otrada* (1st biotype)

Locus	Alternative pairs of blocks of components	Genotype (the presence of the corresponding blocks of components)			χ^2
		<i>Tyumenskiy golozernyy</i>	<i>Heterozygote</i>	<i>Otrada</i> (1 st biotype)	
<i>Avn A</i>	2 and ned	28	55	17	3.42
<i>Avn B</i>	ned and 4	18	53	29	2.78
<i>Avn C</i>	3 and ned	23	51	26	0.22

электрофоретической подвижности совпадает с компонентами блоков А2, В4 и С1. Однако характер наследования компонентов, входящих в состав данного блока, удалось установить при исследовании встречающихся в гибридной комбинации сочетаний спектральных полос, соответствующих гомозиготам по нескольким авенин-кодирующим локусам. Так, на рис. 2 представлен спектр гомозиготы по локусам *Avn A* и *Avn B* с формулой *Avn 10.7.3.1*. Установлено, что электрофоретическая подвижность 1-го и 2-го компонентов описываемого блока А10 совпадает с подвижностью компонентов 2 и 3 блока А2. На электрофореграммах гетерозигот по локусу *Avn A*, в спектре которых присутствуют одновременно блоки А2 и А10, эти компоненты накладываются друг на друга. При этом компонент № 2 блока А10 имеет достаточно слабую интенсивность. Компонент № 3 блока А10 был установлен при анализе гомозигот с блоками В7 и С3, контролируемые локусами *Avn B* и *Avn C* соответственно. Также было установлено, что в состав блока А10 входит четвертый компонент, характеризующийся крайне слабой интенсивностью. Данный компонент отмечен нами на схеме пунктирной линией.

Анализ авенинов зерновок F_2 от скрещивания Отрада (2-й биотип) × Тюменский голозерный позволил выявить по четыре фенотипических класса для каждой альтернативной пары блоков компонентов (таблица 6).

Отдельного внимания заслуживает исследование зерновок F_2 от скрещивания сортов Мегион (1-й биотип) × Отрада (2-й биотип). Малый объем выборки (19 зерновок) не позволил оценить распределение частот методом χ^2 , однако анализ характера наследования белковых спектров гибридов дал возможность уточнить блок компонентов, контролируемых локусом *Avn A* у сорта Отрада. В предыдущих исследованиях этот блок был идентифицирован нами как А4. Однако в ходе анализа генотипов F_2 установлено, что первый компонент данного блока на геле занимает ту же позицию, что и первый компонент блока С5 сорта Мегион. При этом у блока А4 компонент № 1 находится выше, что отражено в каталоге генетической номенклатуры. Таким образом, для второго биотипа сорта Отрада характерен новый, ранее не описанный блок компонентов, синтез которых контролируется локусом *Avn A*. Особенно хорошо состав данного блока, обозначенного

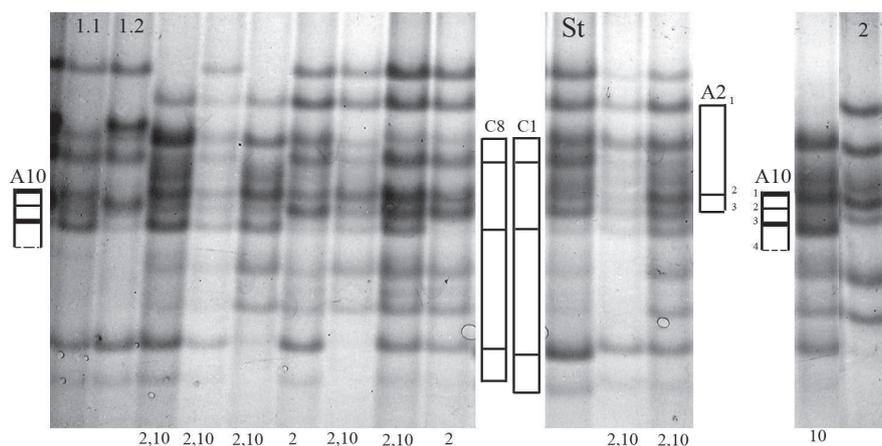


Рис. 2. Электрофоретический спектр и схема блоков компонентов авенинов сорта Тюменский голозерный (2) и гибридов F_2 в комбинации Тюменский голозерный \times Отрада (1-й биотип) (1.1); под спектрами указаны аллельные варианты альтернативных пар блоков, контролируемых локусом *Avn A*. St – стандарт
 Fig. 2. Electrophoretic spectrum and blocks of components of avenins variety *Tyumenskiy golozernyy* (2) and F_2 hybrids in the combination *Tyumenskiy golozernyy* \times *Otrada* (1st biotype) (1.1); allelic variants of alternative pairs of blocks controlled by the *Avn A* locus are indicated under the spectrum. St – standard

нами как A11, виден на электрофореграмме тройной гомозиготы с формулой *Avn 11.4.5* (рис. 3).

Ошибки в идентификации блоков компонентов авенина, выявленные нами, указывают на недостаточность использования в качестве стандарта только спектра сорта овса Астор. Для более надежной и точной идентификации возможно использование одновременно нескольких сортов для получения комплексного спектра-стандарта, сочетающего в себе несколько блоков компонентов по каждому локусу. Эффективность такого подхода была оценена нами при использовании в качестве стандарта смеси муки сортов Тюменский голозерный и Вятский. Получаемый спектр содержит два блока компонентов, контролируемых локусом *Avn C* (C3 и C1), что значительно упрощает идентификацию по данному локусу для анализируемых сортов и позволяет легко отличать друг от друга блоки со схожей подвижностью компонентов авенина.

В нашей более ранней научной работе описаны исследования иностранных и отечественных ученых, посвященные изучению генетического контроля и характера наследования авенинов [19, с. 31]. Так, S. J. Kim с соавторами в конце 70-х годов XX века исследовали гетерогенность и наследование отдельных компонентов проламина в спектрах гибридов F_1 , F_2 , F_3 и F_4 , полученных от скрещивания посевного овса с другими видами рода *Avena* L. Авторами был отмечен эффект дозы материнского гена в спектрах потомства первого поколения. Среди потомков F_2 – F_4 отмечались генотипы, идентичные одному из родителей, их была большая часть. У части особей наблюдалось полное суммирование или частичная рекомбинация спектров родительских сортов. Но отдельно необходимо отметить, что авторами была выявлена комбинация, в которой

часть потомков имели в спектре компоненты, отсутствующие у родительских сортов. Подобное было отмечено и отечественными учеными Н. А. Омелянчук и Н. И. Контаревой, опубликовавшими свои исследования спустя почти 10 лет после S. J. Kim. Авторами в ходе анализа спектров гибридов F_3 посевного овса от скрещивания пленчатых и голозерных подвидов установлено, что чуть менее половины генотипов характеризовались рекомбинантным типом спектра. Также были выявлены зерновки с типом спектра, характерным для одного из родителей или для гибридов F_1 . При этом в 5 % спектров гибридов авторами были выявлены компоненты, отсутствующие у родительских сортов.

Однако нами в ходе исследований не было обнаружено компонентов авенина, отсутствующих в спектрах родительских форм, но появляющихся у гибридных генотипов. Установлено, что все проанализированные блоки компонентов наследуются без изменений. Это согласуется с данными, полученными В. А. Портянко и соавторами [20, с. 848]. В наших более ранних исследованиях компонентного состава гибридов F_1 установлено, что в электрофоретических спектрах гибридов F_1 присутствуют все компоненты авенина, имеющиеся у родителей [24, с. 19]. Распределение частот фенотипических классов по каждому локусу в каждой исследованной нами гибридной комбинации соответствовало теоретически ожидаемому при моногибридном и кодоминантном наследовании блоков компонентов авенина. Все эти данные подтверждают выводы В. А. Портянко и соавторов [20, с. 851], [21, с. 15] о том, что компоненты авенина составляют блоки, каждый из которых наследуется как единая кодоминантная менделирующая единица. Блоки компонентов авенина контролируются тремя независимыми локусами.

Расщепление по авенинам в F₂ от скрещивания сортов Отрада (2-й биотип) × Тюменский голозерный

Локус	Альтернативные пары блоков компонентов	Генотип (наличие соответствующих блоков компонентов)			χ ²
		Отрада (2-й биотип)	Гетерозигота	Тюменский голозерный	
Avn A	ned и 2	25	55	20	1,50
Avn B	4 и ned	28	53	19	1,98
Avn C	ned и 3	27	52	21	0,88

Table 6

Splitting by avenins in F₂ from crossing of varieties Otrada (2 biotype) × Tyumenskij golozornyj

Locus	Alternative pairs of blocks of components	Genotype (the presence of the corresponding blocks of components)			χ ²
		Otrada (2 nd biotype)	Heterozygote	Tyumenskij golozernyy	
Avn A	ned and 2	25	55	20	1.50
Avn B	4 and ned	28	53	19	1.98
Avn C	ned and 3	27	52	21	0.88

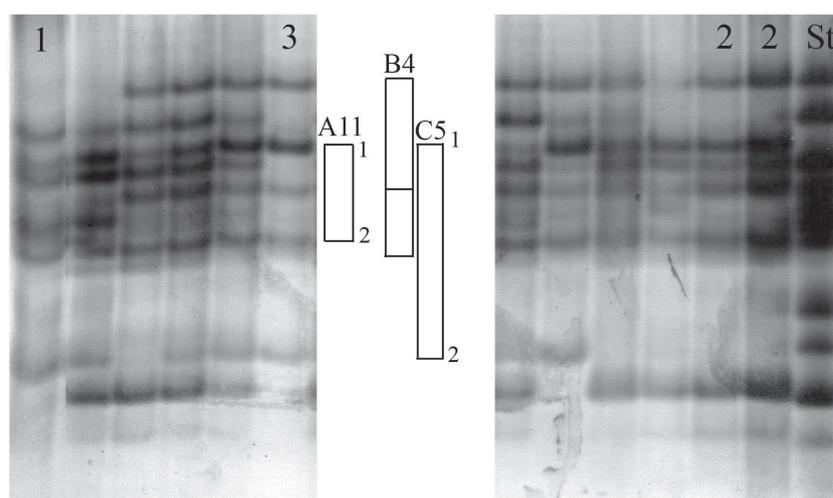


Рис. 3. Электрофоретический спектр и схема блоков компонентов авенинов сорта Мегион (1) и гибридов F₂ в комбинации Мегион (1-й биотип) × Отрада (2-й биотип) (2); 3 – тройная гомозигота с формулой Avn 11.4.5. St – стандарт

Fig. 3. Electrophoretic spectrum and blocks of components of avenins of Megion variety (1) and F₂ hybrids in a combination Megion (1st biotype) × Otrada (2nd biotype) (2); 3 – triple homozygote with the formula Avn 11.4.5. St – standard

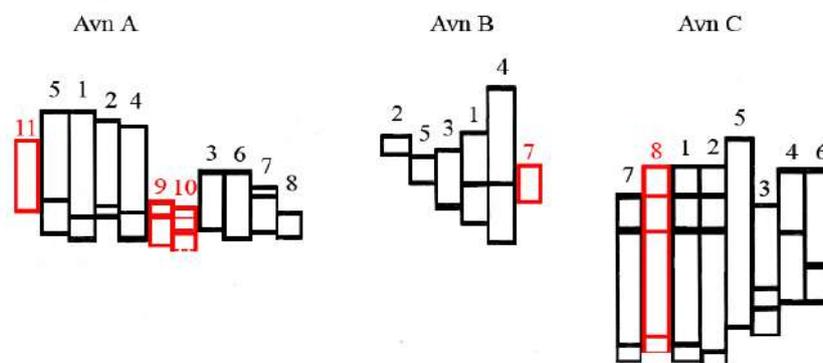


Рис. 4. Каталог аллельных вариантов блоков компонентов электрофоретического спектра авенина, контролируемых локусами Avn A, Avn B и Avn C (Портыанко В. А. и др., 1987; Портыанко В. А., 1987).

Красным цветом отмечены выделенные нами новые блоки

Fig. 4. Catalog of allelic variants of blocks of components of the electrophoretic spectrum of avenin controlled by the loci Avn A, Avn B and Avn C (Portyanko V. A., et al., 1987; Portyanko V. A., 1987).

New blocks highlighted by us are marked in red

Новые блоки компонентов авенина, выявленные в результате исследований гибридов F_2 , были внесены нами в каталог аллельных вариантов, разработанный В. А. Портянко с соавторами (рис. 4) [20, с. 850; 21, с. 10].

Таким образом, в результате анализа компонентного состава авенинов гибридов F_2 от скрещивания сортов овса посевного селекции НИИСХ Северного Зауралья – филиала ТюмНЦ СО РАН было описано 5 новых блоков компонентов. Это позволило составить полные белковые формулы сортов, включенных в скрещивания: сорт Тюменский голозерный имеет формулу *Avn 2.7.3*; Мегион – *Avn 2+9.7.5*; сорт Отрада – *Avn 10+11.4.8*.

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

1. Компоненты авенина, выявленные в спектрах проанализированных гибридов F_2 , составляют блоки, а их синтез контролируется тремя независимыми локусами. Все проанализированные блоки наследуются без изменений, как единая кодоминантная менделирующая единица.

2. Анализ наследования отдельных компонентов авенина в F_2 позволил описать три новых блока компонентов, синтез которых контролируется локусом *Avn A* (A9, A10 и A11); один блок, контролируемый локусом *Avn B* (B7), и один блок, контролируемый локусом *Avn C* (C8).

3. На основе полученных данных составлены полные белковые формулы исследованных сортов. Формула сорта Тюменский голозерный имеет вид *Avn 2.7.3*; Мегион – *Avn 2+9.7.5*; Отрада – *Avn 10+11.4.8*.

4. Для более надежной и точной идентификации блоков компонентов авенина следует использовать комплексный спектр, полученный одновременно от нескольких сортов и сочетающий в себе несколько блоков компонентов по каждому локусу.

Благодарности (Acknowledgements)

Работа выполнена по государственному заданию № 121041600036-6.

Библиографический список

1. Cereals and cereal-based foods: Functional Benefits and Technological Advances for Nutrition and Healthcare / Edited by Megh. R. Goyal, Kamaljit Kaur, Jaspeet Kaur. USA: Apple Academic Press, 2021. 318 p.
2. Loskutov I. G., Gnutikov A. A., Blinova E. V., Rodionov A. V. The Origin and Resource Potential of Wild and Cultivated Species of the Genus of Oats (*Avena L.*) // Russian Journal of Genetics. 2021. Vol. 57. No. 6. Pp. 642–661. DOI: 10.1134/S1022795421060065.
3. Герасимов С. А., Полонский В. И., Сумина А. В. [и др.] Влияние генотипа и условий выращивания овса на содержание биологически активных компонентов в зерне // Химия растительного сырья. 2020. № 2. С. 65–71. DOI: 10.14258/jcprm.2020025515.
4. Loskutov I. G., Khlestkina E. K. Wheat, barley, and oat breeding for health benefit components in grain // Plants. 2021. Vol. 10. No. 1. Pp. 86. DOI: 10.3390/plants10010086.
5. Kosová K., Leišová-Svobodová L., Dvořáček V. Oats as a Safe Alternative to Triticeae Cereals for People Suffering from Celiac Disease? A Review // Plant Foods for Human Nutrition. 2020. No. 75 (2). Pp. 131–141. DOI: 10.1007/s11130-020-00800-8.
6. Ivanova Yu. S., Fomina M. N., Yaroslavtsev A. A. Ecological plasticity and stability of collection samples of naked oats in the conditions of the Northern TRANS-Urals // Bioscience Research. 2020. Vol. 17. No. 2. Pp. 1183–1185.
7. Фомина М. Н., Иванова Ю. С., Пай О. А., Брагин Н. А. «Тоболяк» – сорт овса ярового универсального использования // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021. Т. 182. № 2. С. 107–113. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-107-113.
8. Трифунтова И. Б., Зенкина К. В., Асеева Т. А. Основные результаты и задачи селекции ярового овса на Дальнем Востоке // Достижения науки и техники АПК. 2020. Т. 34. № 6. С. 43–47. DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10608.
9. Shvachko N. A., Loskutov I. G., Semilet T. V., et al. Bioactive components in oat and barley grain as a promising breeding trend for functional food production // Molecules. 2021. Vol. 26. No. 8. Article number 2260. Pp. 1–16. DOI: 10.3390/molecules26082260.
10. Bityutskii N. P., Loskutov I., Yakkonen K., et al. Screening of *Avena sativa* cultivars for iron, zinc, manganese, protein and oil content and fatty acid composition in whole grains // Cereal Research Communications. 2020. Vol. 48. No. 1. Pp. 87–94. DOI: 10.1007/s42976-019-00002-2.
11. Polonskiy V. I., Loskutov I. G., Sumina A. V. Evaluation of oat genotypes for the content of β -glucans in grain on the basis of its physical characteristics // Agricultural Biology. 2020. Vol. 55. No. 1. Pp. 45–52. DOI: 10.15389/agrobiology.2020.1.45rus.
12. Jatayev S., Sukhikh I., Vavilova V., et al. Green revolution “stumbles” in a dry environment: Dwarf wheat with Rht genes fails to produce higher grain yield than taller plants under drought // Plant, Cell & Environment. 2020. No. 43 (10). Pp. 2355–2364. DOI: 10.1111/pce.13819.

13. Baidyussen A., Aldammas M., Kurishbayev A., et al. Identification, gene expression and genetic polymorphism of zinc finger A20/AN1 stress-associated genes, HvSAP, in salt stressed barley from Kazakhstan // *BMC Plant Biology*. 2020. Vol. 20. No. 156. Pp.1-12. DOI: 10.1186/s12870-020-02332-4.
14. Utebayev M., Dashkevich S., Bome N., Bulatova K., Shavrukov Y. Genetic diversity of gliadin-coding alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan // *PeerJ. Covering life, biology, medicine, and environmental sciences*. 2019. No. 7. Article number e7082. Pp. 1–18. DOI: 10.7717/peerj.7082.
15. Chacón E. A., Vázquez F. J., Giraldo P., Carrillo J. M., Benavente E., Rodríguez-Quijano M. Allelic Variation for Prolamins in Spanish Durum Wheat Landraces and Its Relationship with Quality Traits // *Agronomy*. 2020. Vol. 10. Article number 136. Pp. 1–18. DOI: 10.3390/agronomy10010136.
16. Utebayev M., Dashkevich S., Kunanbayev K., et al. Genetic polymorphism of glutenin subunits with high molecular weight and their role in grain and dough qualities of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019. Vol. 41. No. 71. Pp. 1–11. DOI: 10.1007/s11738-019-2862-5.
17. Лялина Е. В., Болдырев С. В., Поморцев А. А. Современное состояние генетического разнообразия ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в России по аллелям гордеинкодирующих локусов // *Генетика*. 2016. Т. 52. № 6. С. 650-663. DOI: 10.7868/S0016675816060072.
18. Hailegiorgis D., Lee C. A., Yun S. J. Allelic variation at the gliadin coding loci of improved Ethiopian durum wheat varieties // *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2017. Vol. 20. Pp. 287–293. DOI: 10.1007/s12892-017-0106-0.
19. Остапенко А. В. Полиморфизм проламина культурных видов рода *Avena* L. в филогенетических и прикладных исследованиях: дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2016. 175 с.
20. Портянко В. А., Поморцев А. А., Калашник Н. А., Богачков В. И., Созинов А. А. Генетический контроль авенинов и принципы их классификации // *Генетика*. 1987. № 23 (5). С. 845–853.
21. Портянко В. А. Генетический контроль и полиморфизм проламина овса: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1987. 16 с.
22. Lyubimova A. V., Tobolova G. V., Eremin D. I., Loskutov I. G. Dynamics of the genetic diversity of oat varieties in the Tyumen region at avenin-coding loci // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020. Vol. 24. No. 2. Pp. 123–130. DOI: 10.18699/VJ20.607.
23. Каталог сортов. Федеральный исследовательский центр Тюменского научного центра СО РАН, НИ-ИСХ Северного Зауралья. Тюмень: Печатник, 2021. 80 с.
24. Остапенко А. В., Тоболова Г. В. Применение метода электрофореза проламинов овса для определения гибридной природы зёрен F1 // *Вестник КрасГАУ*. 2017. № 2 (125). С. 14–21.

Об авторах:

Анна Валерьевна Любимова¹, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией геномных исследований в растениеводстве, ORCID 0000-0002-1570-9595, AuthorID 819322; +7 952 341-08-87, ostapenkoav88@yandex.ru

¹ Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал Федерального исследовательского центра Тюменского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук, Тюмень, Россия

Studying the nature of inheritance of avenin components in F₂ hybrids from crossing oat varieties of Siberian selection

A. V. Lyubimova¹✉

¹ Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Urals – the branch of the Federal Research Center of the Tyumen Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia

✉E-mail: ostapenkoav88@yandex.ru

Abstract. The purpose of this work is to study the nature of inheritance of avenin components and description of new blocks of components in oat varieties cultivated in the Tyumen region for further use in marker breeding. **Methods.** We analyzed the grains of F₂ hybrids from crosses of oat varieties ♀Tyumenskiy golozernyy × ♂Megion, ♀Tyumenskiy golozernyy × ♂Otrada, ♀Otrada × ♂Tyumenskiy golozernyy, ♀Megion × ♂Otrada. Native electrophoresis was performed in 13.2 % PAGE for 4.0–4.5 h at a constant voltage of 500 V. **Results.** In the course of research, it was found that the analyzed components of avenin make up blocks. The frequency

distribution of phenotypic classes for each locus in each of the studied hybrid combinations corresponds to the assumption that each of the blocks is inherited as a single codominant mendelian unit. The synthesis of blocks of avenin components is controlled by three independent avenin-coding loci. Analysis of the inheritance of individual components of avenin in F_2 hybrids made it possible to describe three new blocks of components, the synthesis of which is controlled by the *Avn A* locus – A9, A10, and A11; one block controlled by the *Avn B* locus – B7 and one block controlled by the *Avn C* locus – C8. On the basis of the results obtained, complete protein formulas were drawn up for the studied varieties of sowing oats: Tyumenskiy golozernyy – *Avn 2.7.3*; Megion – *Avn 2 + 9.7.5*; Otrada – *Avn 10 + 11.4.8*. It was found that the use of a spectrum of only one type as a standard is insufficient and leads to errors in the identification of component blocks. For more accurate identification, several varieties should be used simultaneously to obtain a complex spectrum-standard that combines several blocks of components for each locus. **Scientific novelty.** Described 5 new blocks of avenin components. These blocks can be used to assess the intrapopulation genetic diversity of oat varieties, as well as to search for adaptively significant and economically valuable traits linked to them.

Keywords: oats, electrophoresis, electrophoretic spectrum, avenin, avenin-coding loci, blocks of component, F_2 hybrids, allele frequency distribution.

For citation: Lyubimova A. V. Izuchenie kharaktera nasledovaniya komponentov avenina u gibridov F_2 ot skreshchivaniya sortov ovsya posevnogo sibirskoy selektsii. [Studying the nature of inheritance of avenin components in F_2 hybrids from crossing oat varieties of Siberian selection] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2022. No. 02 (217). Pp. 48–59. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-217-02-48-59. (In Russian.)

Date of paper submission: 01.11.2021, **date of review:** 05.11.2021, **date of acceptance:** 10.11.2021.

References

1. Cereals and cereal-based foods: Functional Benefits and Technological Advances for Nutrition and Healthcare / Edited by Megh. R. Goyal, Kamaljit Kaur, Jaspeet Kaur. USA: Apple Academic Press, 2021. 318 p.
2. Loskutov I. G., Gnutikov A. A., Blinova E. V., Rodionov A. V. The Origin and Resource Potential of Wild and Cultivated Species of the Genus of Oats (*Avena L.*) // Russian Journal of Genetics. 2021. Vol. 57. No. 6. Pp. 642–661. DOI: 10.1134/S1022795421060065.
3. Gerasimov S. A., Polonskiy V. I., Sumina A. V. [i dr.] Vliyanie genotipa i usloviy vyrashchivaniya ovsya na sodержanie biologicheskii aktivnykh komponentov v zerne [The influence of genotype and cultivation conditions of oats in the contents of biologically active components in grain] // Chemistry of plant raw material. 2020. No. 2. Pp. 65–71. DOI: 10.14258/jcprm.2020025515 (In Russian.)
4. Loskutov I. G., Khlestkina E. K. Wheat, barley, and oat breeding for health benefit components in grain // Plants. 2021. Vol. 10. No. 1. Pp. 86. DOI: 10.3390/plants10010086.
5. Kosová K., Leišová-Svobodová L., Dvořáček V. Oats as a Safe Alternative to Triticeae Cereals for People Suffering from Celiac Disease? A Review // Plant Foods for Human Nutrition. 2020. No. 75 (2). Pp. 131–141. DOI: 10.1007/s11130-020-00800-8.
6. Ivanova Yu. S., Fomina M. N., Yaroslavl'tsev A. A. Ecological plasticity and stability of collection samples of naked oats in the conditions of the Northern TRANS-Urals // Bioscience Research. 2020. Vol. 17. No. 2. Pp. 1183–1185.
7. Fomina M. N., Ivanova Yu. S., Pay O. A., Bragin N. A. “Tobolyak” – sort ovsya yarovogo universal'nogo ispol'zovaniya [“Tobolyak”: an oat cultivar for universal use] // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 2021. Vol. 182. No. 2. Pp. 107–113. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-107-113. (In Russian.)
8. Trifuntova I. B., Zenkina K. V., Aseeva T. A. Osnovnye rezul'taty i zadachi selektsii yarovogo ovsya na Dal'nem Vostoke [The main results and tasks of spring oats breeding in the Far East] // Achievements of Science and Technology of AIC. 2020. Vol. 34. No. 6. Pp. 43–47. DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10608. (In Russian.)
9. Shvachko N. A., Loskutov I. G., Semilet T. V., et al. Bioactive components in oat and barley grain as a promising breeding trend for functional food production // Molecules. 2021. Vol. 26. No. 8. Article number 2260. Pp. 1–16. DOI: 10.3390/molecules26082260.
10. Bityutskii N. P., Loskutov I., Yakkonen K., et al. Screening of *Avena sativa* cultivars for iron, zinc, manganese, protein and oil content and fatty acid composition in whole grains // Cereal Research Communications. 2020. Vol. 48. No. 1. Pp. 87–94. DOI: 10.1007/s42976-019-00002-2.
11. Polonskiy V. I., Loskutov I. G., Sumina A. V. Evaluation of oat genotypes for the content of β -glucans in grain on the basis of its physical characteristics // Agricultural Biology. 2020. Vol. 55. No. 1. Pp. 45–52. DOI: 10.15389/agrobiology.2020.1.45rus.

12. Jatayev S., Sukhikh I., Vavilova V., et al. Green revolution “stumbles” in a dry environment: Dwarf wheat with Rht genes fails to produce higher grain yield than taller plants under drought // *Plant, Cell & Environment*. 2020. No. 43 (10). Pp. 2355–2364. DOI: 10.1111/pce.13819.
13. Baidyussen A., Aldammas M., Kurishbayev A., et al. Identification, gene expression and genetic polymorphism of zinc finger A20/AN1 stress-associated genes, HvSAP, in salt stressed barley from Kazakhstan // *BMC Plant Biology*. 2020. Vol. 20. No. 156. Pp.1-12. DOI: 10.1186/s12870-020-02332-4.
14. Utebayev M., Dashkevich S., Bome N., Bulatova K., Shavrukov Y. Genetic diversity of gliadin-coding alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan // *PeerJ. Covering life, biology, medicine, and environmental sciences*. 2019. No. 7. Article number e7082. Pp. 1–18. DOI: 10.7717/peerj.7082.
15. Chacón E. A., Vázquez F. J., Giraldo P., Carrillo J. M., Benavente E., Rodríguez-Quijano M. Allelic Variation for Prolamins in Spanish Durum Wheat Landraces and Its Relationship with Quality Traits // *Agronomy*. 2020. Vol. 10. Article number 136. Pp. 1–18. DOI: 10.3390/agronomy10010136.
16. Utebayev M., Dashkevich S. Kunanbayev K., et al. Genetic polymorphism of glutenin subunits with high molecular weight and their role in grain and dough qualities of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019. Vol. 41. No. 71. Pp. 1–11. DOI: 10.1007/s11738-019-2862-5.
17. Lyalina E. V., Boldyrev S. V., Pomortsev A. A. Sovremennoe sostoyanie geneticheskogo raznoobraziya yarovogo yachmenya (*Hordeum vulgare* L.) v Rossii po allelyam gordeinkodiruyushchikh lokusov [Current state of the genetic polymorphism in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) from Russia assessed by the alleles of hordein-coding loci] // *Russian Journal of Genetics*. 2016. Vol. 52. No. 6. Pp. 650–663. DOI: 10.7868/S0016675816060072. (In Russian.)
18. Hailegiorgis D., Lee C. A., Yun S. J. Allelic variation at the gliadin coding loci of improved Ethiopian durum wheat varieties // *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2017. Vol. 20. Pp. 287–293. DOI: 10.1007/s12892-017-0106-0.
19. Ostapenko A. V. Polimorfizm prolamina kul'turnykh vidov roda Avena L. v filogeneticheskikh i prikladnykh issledovaniyakh: dis. ... kand. biol. nauk [Polymorphism of prolamine of cultivated species of the genus Avena L. in phylogenetic and applied research: dissertation ... candidate of biological sciences]. Moscow, 2016. 175 p. (In Russian.)
20. Portyanko V. A., Pomortsev A. A., Kalashnik N. A., Bogachkov V. I., Sozinov A. A. Geneticheskii kontrol' aveninov i printsipy ikh klassifikatsii [The genetic control of avenins and the principles of classification] // *Russian Journal of Genetics*. 1987. No. 23 (5). Pp. 845–853. (In Russian.)
21. Portyanko V. A. Geneticheskii kontrol' i polimorfizm prolamina ovsy: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [Genetic control and polymorphism of oat prolamin: abstract of dissertation ... candidate of biological sciences]. Moscow, 1987. 16 p. (In Russian.)
22. Lyubimova A. V., Tobolova G. V., Eremin D. I., Loskutov I. G. Dynamics of the genetic diversity of oat varieties in the Tyumen region at avenin-coding loci // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020. Vol. 24. No. 2. Pp. 123–130. DOI: 10.18699/VJ20.607.
23. Katalog sortov. Federal'nyy issledovatel'skiy tsentr Tyumenskogo nauchnogo tsentra SO RAN, NIISKh Severnogo Zaural'ya. [Variety catalog. Federal Research Center of the Tyumen Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Urals]. Tyumen: Pechatnik, 2021. 80 p. (In Russian.)
24. Ostapenko A. V., Tobolova G. V. Primenenie metoda elektroforeza prolaminov ovsy dlya opredeleniya gibridnoy prirody zeren F₁ [Application of electrophoresis of oat prolamins for the definition of grains F₁ hybrid nature] // *Bulletin of KrasSAU*. 2017. No. 2(125). Pp. 14–21. (In Russian.)

About the authors:

Anna V. Lyubimova¹, candidate of biological sciences, head of the laboratory of genomic research in crop production, ORCID 0000-0002-1570-9595, AuthorID 819322; +7 952 341-08-87, ostapenkoav88@yandex.ru

¹Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Urals – the branch of the Federal Research Center of the Tyumen Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia