

## Динамика генетического разнообразия сортов овса в Тюменской области по авенин-кодирующим локусам

А.В. Любимова<sup>1, 2</sup>✉, Г.В. Тоболова<sup>2</sup>, Д.И. Еремин<sup>2</sup>, И.Г. Лоскутов<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал Федерального исследовательского центра Тюменского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук, пос. Московский, Тюменский район, Тюменская область, Россия

<sup>2</sup> Государственный аграрный университет Северного Зауралья, Тюмень, Россия

<sup>3</sup> Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

✉ e-mail: ostapenkoav88@yandex.ru

**Аннотация.** Для анализа внутривидового генетического разнообразия сельскохозяйственных культур применяют разнообразные молекулярные и биохимические маркеры. Высокой эффективностью при оценке этого показателя обладают проламин-кодирующие локусы. На базе лаборатории сортовой идентификации семян Государственного аграрного университета Северного Зауралья в 2018–2019 гг. методом электрофореза исследованы 18 сортов овса посевного, включенных в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области с 1930-х гг. до 2019 г. Целью работы было изучить динамику генетического разнообразия сортов по авенин-кодирующим локусам. Для анализа использовали по 100 зерновок каждого сорта. Электрофорез проводили в вертикальных пластинах 13.2 % полиакриламидного геля при постоянном напряжении 500 В в течение 4.0–4.5 ч. Установлено, что 44.4 % сортов гетерогенны и состоят из двух биотипов. Для трех локусов идентифицировано 20 аллелей, 10 из которых выявлены впервые. Частота встречаемости аллелей авенин-кодирующих локусов изменялась с течением времени. Аллели, характерные для сортов иностранного происхождения, в процессе сортосмены заместились аллелями, присутствующими в отечественных сортах, а затем в сортах местных селекционных учреждений. Наибольшую частоту встречаемости в сортах тюменской селекции имели аллели *Avn A4* (50.0 %), *A2* (25.0 %), *Avn B4* (50.0 %), *Bnewb* (37.5 %), *Avn C1* (37.5 %), *C2* и *C5* (25.0 %). Эти аллели имеют большую ценность как маркеры хозяйственно ценных и адаптивно значимых признаков. Величина генетического разнообразия в сортах овса изменялась с течением времени от 0.33 в 1929–1950 гг. до 0.75 в 2019 г. Высокое значение генетического разнообразия в современных сортах селекции Научно-исследовательского института сельского хозяйства Северного Зауралья, а также увеличение этого показателя на протяжении последних 20 лет связаны с использованием в селекционном процессе генетически разнородного исходного материала. Это позволило получить сорта, обладающие высоким адаптивным потенциалом в природно-климатических условиях данного региона.

Ключевые слова: овес; сорт; электрофорез; запасные белки; авенин; авенин-кодирующие локусы; аллель; генетическое разнообразие.

**Для цитирования:** Любимова А.В., Тоболова Г.В., Еремин Д.И., Лоскутов И.Г. Динамика генетического разнообразия сортов овса в Тюменской области по авенин-кодирующим локусам. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;24(2):123-130. DOI 10.18699/VJ20.607

## Dynamics of the genetic diversity of oat varieties in the Tyumen region at avenin-coding loci

A.V. Lyubimova<sup>1, 2</sup>✉, G.V. Tobolova<sup>2</sup>, D.I. Eremin<sup>2</sup>, I.G. Loskutov<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Scientific Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Ural Region – Branch of the Tyumen Scientific Center of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Moskowsky village, Tyumen district, Tyumen region, Russia

<sup>2</sup> Northern Trans-Ural State Agricultural University, Tyumen, Russia

<sup>3</sup> Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

✉ e-mail: ostapenkoav88@yandex.ru

**Abstract.** Molecular and biochemical markers are used to analyze the intraspecific genetic diversity of crops. Prolamin-coding loci are highly effective for assessing this indicator. On the basis of the Laboratory of Varietal Seed Identification of the State Agrarian University of the Northern Trans-Urals, 18 varieties of common oat included in the State Register of Selection Achievements in the Tyumen Region from the 1930s to 2019 were studied by electrophoresis in 2018–2019. The aim of the work was to study the dynamics of the genetic diversity of oat varieties at avenin-coding loci. For the analysis, 100 grains of each variety were used. Electrophoresis was carried out in vertical plates of 13.2 % polyacrylamide gel at a constant voltage of 500 V for 4.0–4.5 h. It was found that 44.4 % of the varieties are heterogeneous, each consisting of two biotypes. For three loci, 20 alleles were identified, 10 of which were detected for the first time. The allele frequency of avenin-coding loci varied with time. In the process of variety exchange, alleles that are characteristic of varieties of non-Russian origin were replaced by alleles present in domestic varieties and then in the varieties developed by local breeding institutions. The fol-

lowing alleles had the highest frequency in Tyumen varieties: *Avn A4* (50.0 %), *A2* (25.0 %), *Avn B4* (50.0 %), *Bnew6* (37.5 %), *Avn C1* (37.5 %), *C2* and *C5* (25.0 %). These alleles are of great value as markers of agronomically and adaptively important characters for the region in question. The amount of genetic diversity of oats varied with time from 0.33 in 1929–1950 to up to 0.75 in 2019. The high value of genetic diversity in modern breeding varieties of the Scientific Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Urals and an increase in this indicator over the past 20 years are associated with the use of genetically heterogeneous source material in the breeding process. This allowed obtaining varieties with high adaptive potentials in the natural climatic conditions of the region.

**Key words:** oat; variety; electrophoresis; storage proteins; avenin; avenin-coding loci; alleles; genetic diversity.

**For citation:** Lyubimova A.V., Tobolova G.V., Eremin D.I., Loskutov I.G. Dynamics of genetic diversity of oat varieties in the Tyumen region at avenin-coding loci. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(2):123-130. DOI 10.18699/VJ20.607

## Введение

Овес посевной (*Avena sativa* L.) – ценная сельскохозяйственная культура, используемая как для производства продуктов питания, так и на корм животным (Barsila, 2018). Важный фактор в увеличении производства овса – создание новых сортов интенсивного типа, характеризующихся высокой урожайностью и экологической устойчивостью (Гончаренко, 2016). В Тюменской области селекционная работа с этой культурой ведется очень активно. С первой половины XX в. до настоящего времени в Государственный реестр селекционных достижений по области было включено 18 сортов ярового овса. В 1993 г. был районирован первый сорт местной селекции – Мегион. С этого момента доля сортов, созданных Научно-исследовательским институтом сельского хозяйства Северного Зауралья (НИИСХ Северного Зауралья), в посевах области постоянно увеличивается. В настоящее время в Государственный реестр селекционных достижений по области входят только сорта местной селекции.

Однако активная селекционная работа может привести к снижению генетического разнообразия вида. Это связано с частым вовлечением в селекционный процесс одних и тех же генотипов для усиления конкретных хозяйственно ценных признаков. Снижение генетического разнообразия отрицательно сказывается на устойчивости популяций к болезням и их способности адаптироваться к изменяющимся природно-климатическим условиям (Новосельская-Драгович и др., 2007; Афанасенко, Новожилов, 2009; Гончаренко, 2016).

Для анализа внутривидового генетического разнообразия применяются разнообразные молекулярные и биохимические маркеры (Конарев и др., 2000; Montilla-Bascón et al., 2013; Shavrukov, 2016; Scheben et al., 2017). Очень эффективны для оценки этого показателя проламины-кодирующие локусы (Che, Li, 2007; Мельникова и др., 2010; Кудрявцев и др., 2014; Лялина и др., 2016; Зобова и др., 2018; Любимова, Еремин, 2018; Utebayev et al., 2019). Проламины овса (авенины) наследуются блоками и контролируются тремя независимыми локусами: *Avn A*, *Avn B* и *Avn C*, расположенными в трех гомеологических хромосомах группы А. По каждому из авенин-кодирующих локусов выявлен множественный аллелизм (Портянко и др., 1987; Portyanko et al., 1998). Благодаря высокому уровню полиморфизма авенина, практически каждый сорт овса, биотип или линия характеризуются уникальным компонентным составом запасных белков (Лоскутов, 2007; Lyubimova, Eremin, 2018). Это позволяет проанализировать частоту встречаемости отдельных аллелей авенин-

кодирующих локусов, динамику изменения их встречаемости во времени и пространстве, а также оценить генетические преобразования, происходящие под влиянием длительного искусственного отбора.

Цель работы – изучить динамику генетического разнообразия по авенин-кодирующим локусам в сортах овса посевного, включенных в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области с 1930-х гг. до настоящего времени, для оценки эффективности селекционной работы, проводимой в регионе.

## Материалы и методы

Исследования проводили в лаборатории сортовой идентификации семян Агробиотехнологического центра Государственного аграрного университета Северного Зауралья в 2018–2019 гг. Было изучено 18 сортов овса посевного, включенных в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области с 1929 г. (табл. 1).

Растительный материал предоставлен из коллекций Федерального исследовательского центра Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова и учреждением-оригинатором сортов – НИИСХ Северного Зауралья – филиалом Федерального исследовательского центра Тюменского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук.

Для лабораторного анализа использовали по 100 зерновок каждого сорта, отобранных методом случайной выборки. Для одномерного электрофореза авенинов применяли методику (Portyanko et al., 1998), с модификациями. Белки экстрагировали из отдельных измельченных зерновок добавлением 90 мкл 70 % этанола. Полученный экстракт центрифугировали и добавляли к нему по 300 мкл красителя метиленового зеленого. Экстракт белка (22 мкл) вносили в полиакриламидный гель. Состав геля: 13.17 г акриламида, 0.66 г N,N'-метилен-бис-акриламида, 7.17 г мочевины, 2.0 мг железа сернокислого (III), 80.0 мг аскорбиновой кислоты и 0.26 г лактата алюминия; все реактивы растворяли в 100 мл алюминий-лактатного буфера (рН 3.1). Полимеризацию акриламида инициировали добавлением 25 мкл 15 % перекиси водорода к 75 мл раствора геля. Электрофорез проводили в вертикальных электрофоретических камерах с размерами формируемых пластин 17.8 × 17.8 × 0.15 см (VE-20, Helicon, Россия) в течение 4.0–4.5 ч при постоянном напряжении 500 В. Для фиксации и окрашивания геля использовали 10 % раствор трихлоруксусной кислоты с добавлением 0.05 % красителя Кумасси бриллиантового голубого R-250 в этаноле. Идентификацию аллельных вариантов блоков компо-

**Таблица 1.** Сорта овса посевного, включенные в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области (1929–2019 гг.)

№ в каталоге ВИР	Сорт	Происхождение	Год районирования	Год снятия с районирования	Всего в районировании (лет)
7965	Победа	Швеция	1929	1963	34
7947	Золотой дождь		1929	1976	47
8494	Орел		1939	1982	43
8256	Ударник 883	Красноярский край	1957	1960	3
2874	Нидар	Норвегия	1957	1963	6
11132	Северянин	Архангельская область	1966	1974	8
11717	Скороспелый	Кировская область	1974	1981	7
11122	Нарымский 943	Томская область	1975	1996	21
12245	Таежник		1977	2001	24
11379	Астор	Нидерланды	1978	2000	22
11584	Сельма	Швеция	1981	1993	12
13478	Перона	Нидерланды	1985	2018	33
14039	Мегион	Тюменская область	1993	–	26
14031	Новосибирский 88	Новосибирская область	1994	2004	10
14784	Тюменский голозерный	Тюменская область	2000	–	19
14785	Талисман		2002	–	17
15380	Отрада		2014	–	5
15451	Фома		2015	–	4

нентов, контролируемых авенин-кодирующими локусами, осуществляли на основании каталога, разработанного В.А. Портянко с коллегами (1987). В качестве стандарта использовали овес посевной сорта Астор (*Avn A2 B4 C2*). В случае, если выявленный блок отсутствовал в каталоге, его обозначали меткой «new».

Для того чтобы оценить динамику изменения генетического разнообразия сортов овса во времени, все исследованные образцы были объединены в группы. В одну группу входили сорта, возделываемые в один и тот же десятилетний период времени. Генное разнообразие на locus (H) рассчитывали для каждой группы сортов отдельно по формуле:

$$H = \frac{n}{n-1} \times (1 - \sum_{i=1}^k p_i^2),$$

где  $p_i$  – популяционная частота  $i$ -го аллеля,  $k$  – количество аллелей локуса,  $n$  – объем выборки (Nei, 1987). Для расчета среднего генного разнообразия ( $\bar{H}$ ) усредняли количество аллелей на locus по всем локусам. Вычисления проводили с использованием программы Arlequin Ver 3.5.2.2 (Copyright 2015 L. Excoffier. CPMG, University of Berne).

## Результаты

В результате исследований установлено, что 8 (44.4 %) из 18 проанализированных сортов были гетерогенными по компонентному составу авенина. Сорта Победа, Золотой дождь, Орел, Северянин, Нарымский 943, Таежник, Мегион и Отрада состояли из двух биотипов. Для этих сортов

характерно наличие нескольких аллелей по одному или нескольким авенин-кодирующим локусам. В генетической формуле такие состояния локусов записывали со знаком «+» (табл. 2). При последующих расчетах каждый биотип рассматривался нами как отдельный образец. Всего было исследовано 26 образцов.

Анализ электрофоретических спектров авенина позволил нам описать генетические формулы для каждого из исследованных сортов. Всего было выявлено аллелей по локусам: *Avn A* – 8, *Avn B* – 7, *Avn C* – 5. Необходимо отметить, что часть из обнаруженных сочетаний компонентов авенина отсутствовала в каталоге генетической номенклатуры. Для идентификации новых блоков компонентов необходимы проведение гибридологического анализа и оценка характера наследования компонентов авенина. Однако нами были выделены предполагаемые блоки компонентов, каждому из которых присваивался номер, следующий за ранее описанными блоками в каталоге. Перед номером каждого из предполагаемых блоков добавляли метку «new».

Для оценки генетического разнообразия в разные промежутки времени нами была рассчитана частота встречаемости аллелей авенин-кодирующих локусов (табл. 3).

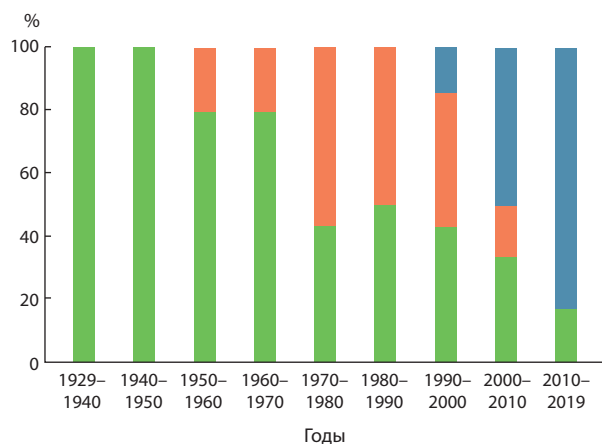
В разных группах сортов преобладают разные аллели. По локусу *Avn A* до 1950 г. встречались только аллели 2 и *new9*. Но частота их встречаемости начала снижаться с появлением в посевах области сортов отечественной, а затем и местной селекции (рис. 1). Аллели 1, 5 и *new12* были характерны для сортов, возделываемых в период

**Таблица 2.** Аллели авенин-кодирующих локусов сортов овса посевного, включенных в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области (1929–2019 гг.)

Сорт	Кол-во биотипов	Аллели авенин-кодирующего локуса		
		<i>Avn A</i>	<i>Avn B</i>	<i>Avn C</i>
Победа	2	2 + <i>new9</i>	1	<i>new8</i>
Золотой дождь	2	2	1	2 + <i>new8</i>
Орел	2	<i>new9</i>	1	2 + <i>new8</i>
Ударник 883	1	<i>new11</i>	<i>new9</i>	3
Нидар	1	2	1	2
Северянин	2	<i>new11</i> + <i>new12</i>	<i>new9</i> + <i>new10</i>	3
Скороспелый	1	<i>new12</i>	<i>new10</i>	3
Нарымский 943	2	5 + 2	1 + 4	1 + 2
Таежник	2	2 + 1	<i>new8</i>	2
Астор	1	2	4	2
Сельма	1	<i>new9</i>	1	3
Перона	1	4	4	2
Мегион	2	2 + <i>new11</i>	<i>new6</i>	5
Новосибирский 88	1	2	4	2
Тюменский голозерный	1	2	<i>new6</i>	3
Талисман	1	4	4	2
Отрада	2	<i>new10</i> + 4	4	1
Фома	1	4	<i>new7</i>	1

**Таблица 3.** Частота встречаемости аллелей авенин-кодирующих локусов сортов овса посевного, %

Локус	Аллель	Годы									
		1929–1930	1940–1950	1950–1960	1960–1970	1970–1980	1980–1990	1990–2000	2000–2010	2010–2019	
<i>Avn A</i>	1	0	0	0	0	8.3	12.5	10.0	12.5	0	
	2	60.0	60.0	50.0	44.4	41.7	37.5	50.0	50.0	25.0	
	4	0	0	0	0	0	12.5	10.0	25.0	50.0	
	5	0	0	0	0	8.3	12.5	10.0	0	0	
	<i>new9</i>	40.0	40.0	37.5	33.3	16.7	12.5	10.0	0	0	
	<i>new10</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	12.5	
	<i>new11</i>	0	0	12.5	11.1	8.3	0	10.0	12.5	12.5	
	<i>new12</i>	0	0	0	11.1	16.7	12.5	0	0	0	
<i>Avn B</i>	1	100.0	100.0	87.5	77.8	41.7	25.0	20.0	0	0	
	4	0	0	0	0	16.7	37.5	40.0	37.5	50.0	
	<i>new6</i>	0	0	0	0	0	0	20.0	37.5	37.5	
	<i>new7</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	12.5	
	<i>new8</i>	0	0	0	0	16.7	25.0	20.0	25.0	0	
	<i>new9</i>	0	0	12.5	11.1	8.3	0	0	0	0	
	<i>new10</i>	0	0	0	11.1	16.7	12.5	0	0	0	
<i>Avn C</i>	1	0	0	0	0	8.3	12.5	10	0	37.5	
	2	33.3	33.3	37.5	33.3	50.0	62.5	60.0	62.5	25.0	
	3	0	0	12.5	22.2	25.0	25.0	10.0	12.5	12.5	
	5	0	0	0	0	0	0	20.0	25.0	25.0	
	<i>new8</i>	66.7	66.7	50.0	44.4	16.7	0	0	0	0	



**Рис. 1.** Динамика районированного сортимента овса посевного в Тюменской области (1929–2019 гг.).

Сорта: 1 – зарубежной селекции; 2 – отечественной селекции; 3 – местных селекционных учреждений.

с 1960 по 2010 гг. и в настоящее время уже не встречаются; максимально распространен аллель 4 (50.0%), на долю аллеля 2 приходится 25.0%; *new11* и *new12* – по 12.5%.

В локусе *Avn B* современных сортов овса преобладают аллели 4 (50.0%) и *new6* (37.5%); с частотой 12.5% встречается аллель *new7*. Полностью элиминированы аллели 1, *new8*, *new9* и *new10*, характерные для сортов зарубежной и отечественной селекции, но не обнаруженные нами у сортов местной селекции.

Схожая ситуация отмечается и для локуса *Avn C* – аллель *new8*, встречавшийся с частотой 66.7% в 1929–1950 гг., к настоящему времени замещен аллелями 1 (37.5%), 5 (25.0%) и 3 (12.5%). Необходимо обратить внимание на аллель 2, присутствие которого в сортах наблюдается во все периоды возделывания, начиная с 1929 г. и до сегодняшнего дня. Частота встречаемости этого аллеля

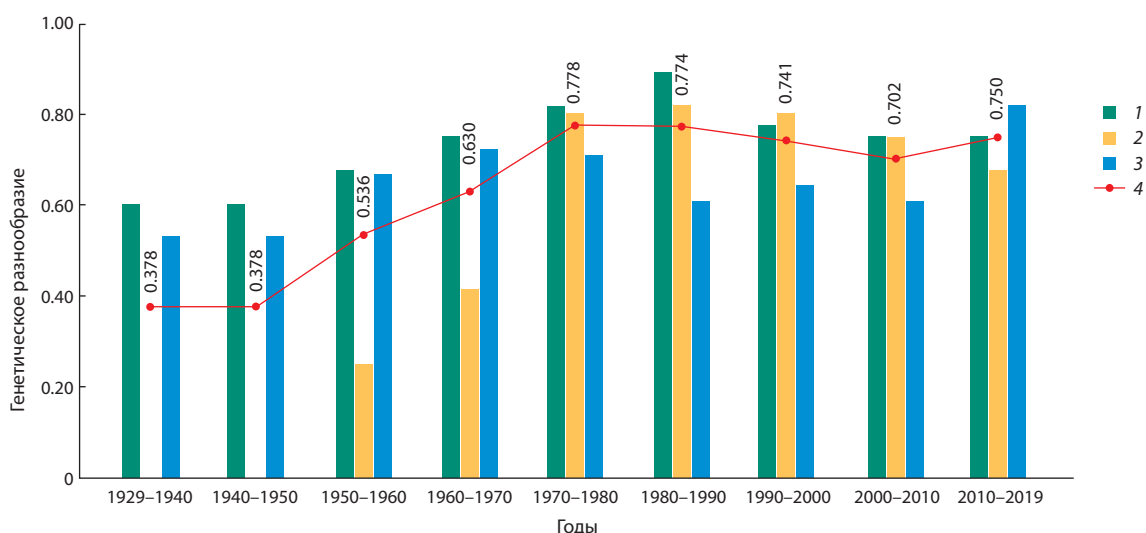
составляла от 25.0 до 62.5%. В настоящее время наличием этого аллеля характеризуются 25.0% сортов. Такая же особенность отмечена для аллеля 2 локуса *Avn A*.

Величина генетического разнообразия, рассчитанная на основе данных о частоте встречаемости аллелей, также изменялась с течением времени (рис. 2).

Минимальным этот показатель был в период до 1950 г. (0.38), когда в регионе возделывали лишь три сорта овса: Победа, Золотой дождь и Орел. В дальнейшем с появлением в посевах области новых сортов величина генетического разнообразия увеличивалась, достигая своего максимума в период с 1970 до 1980 г. (0.78). В этот промежуток времени в регионе проводили активную сорто-смену – были сняты с районирования сорта Победа, Ударник 883 и Нидар, а на смену им пришли несущие новые аллели авенин-кодирующих локусов сорта Скороспелый, Нарымский 943, Таежник и Астор. Период 1970–1980 гг. характеризовался самым большим разнообразием аллельных вариантов в сортах – по трем локусам *Avn* встречалось 15 аллелей (см. табл. 3). В процессе замены иностранных сортов отечественными показатель генетического разнообразия снизился до 0.70 к 2010 г. К понижению разнообразия привело исключение из районирования большого количества сортов, несущих аллели, не встречающиеся в сортах местной селекции. Однако к настоящему времени отмечается повышение среднего генного разнообразия до 0.75.

## Обсуждение

В результате проведенного нами анализа с использованием множественных аллелей авенин-кодирующих локусов описаны генетические формулы для 18 сортов овса посевного, включенных в государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области. Установлено, что гетерогенность сортов составляет 44.4%. Наличие нескольких биотипов повышает адаптивный потенциал сорта (Metakovsky, 1990; Новосельская-Драгович и др., 2013), что крайне важно в природно-климатических усло-



**Рис. 2.** Генетическое разнообразие сортов овса по авенин-кодирующим локусам.

Локусы: 1 – *Avn A*; 2 – *Avn B*; 3 – *Avn C*; 4 – среднее генное разнообразие.

виях Тюменской области, являющейся зоной рискованного земледелия.

У части сортов были обнаружены одинаковые спектры проламина. Так, первый и второй биотипы сорта Золотой дождь идентичны биотипам сортов Победа (первый биотип) (*2.1.new8*) и Нидар (*2.1.2*) соответственно. Второй биотип сорта Победа совпал со вторым биотипом сорта Орел (*new9.1.new8*). Первый и второй биотипы сорта Северянин совпадают с сортами Ударник (*new11.new9.3*) и Скороспелый (*new12.new10.3*). Одинаковые типы спектров характерны также для второго биотипа сорта Нарымский 943 и сортов Астор и Новосибирский 88 (*2.4.2*); совпадают спектры сортов Перона и Талисман (*4.4.2*). Всего в результате анализа установлено, что сортоспецифичны только 10 (38.5 %) из 26 исследованных генотипов. Это достаточно низкий показатель.

Идентичность аллелей проламин-кодирующих локусов у сортов связывают с вовлечением в селекционные программы одних и тех же генотипов (Portyanko et al., 1998; Мельникова и др., 2010; Новосельская-Драгович и др., 2013). Так, например, сорта Победа и Золотой дождь выведены методом отбора из одного сорта овса – Milton (=Propsteier), от него же произошел и сорт Орел. Старый сорт овса Milton появился в северной части Германии и был широко распространен на севере Европы (Portyanko et al., 1998). По-видимому, он обладал выдающимися хозяйственными признаками, что привело к частому включению его в селекционный процесс. Это нашло свое отражение в совпадающем наборе аллелей авенин-кодирующих локусов у его потомков. Наличие сортов с совпадающими генетическими формулами проламинов снижает эффективность использования метода электрофореза для их дифференциации. Ряд исследователей в своих работах пришли к выводу, что использование авенин-кодирующих локусов как единственной маркерной системы для различения большого количества сортов овса является недостаточным, так как аллельное разнообразие локусов проламина овса характеризуется как низкое по сравнению таковыми у пшеницы, ячменя и ржи (Cliff, Cooke, 1984; Souza, Sorrels, 1990; Portyanko et al., 1998). В таких случаях возникает необходимость в дополнительном использовании других маркерных систем (Wight et al., 2010). Однако следует отметить, что современные сорта овса, созданные НИИСХ Северного Зауралья, обладают индивидуальным аллельным составом авенин-кодирующих локусов, что позволяет с высокой точностью дифференцировать их генотипы.

Анализ частот встречаемости аллелей авенин-кодирующих локусов по всем трем локусам позволил отметить связь между частотой встречаемости аллелей и набором возделываемых сортов, особенно их происхождением. В процессе сортосмены совершалось постепенное замещение аллелей, характерных для сортов зарубежной селекции, на аллели, присутствующие в отечественных сортах, а затем и местной селекции. Подобная замена одних аллелей на другие в ходе селекционной работы отмечена многими исследователями при изучении проламин-кодирующих локусов пшеницы и ячменя (Новосельская-Драгович и др., 2007; Лялина и др., 2016). На большом количестве примеров доказан адаптивный ха-

рактер полиморфизма проламинов. Их связь с адаптивными генными комплексами позволяет, основываясь на спектрах запасных белков, выделять генотипы, наиболее приспособленные к конкретным природно-климатическим условиям. А.Ю. Новосельская-Драгович с коллегами (2013) отмечали, что генетические отличия сортов разного географического происхождения определяются действием естественного отбора. При этом причиной достаточно быстрой замены «старых» аллелей «новыми» выступают направленные процессы, связанные с новыми направлениями в селекции и привлечением генетически отличающегося исходного материала (Новосельская-Драгович и др., 2007). Полученные нами данные о частоте встречаемости аллелей авенин-кодирующих локусов хорошо согласуются с этим утверждением.

С началом селекционной работы по овсу в Тюменской области появились сорта, обладающие набором хозяйственно ценных и адаптивно значимых признаков. Это привело к повышению частоты встречаемости определенных аллелей авенин-кодирующих локусов, которые можно считать маркерами таких генотипов или признаков, и в то же время вызвало снижение частоты или даже полное исчезновение аллелей, характерных для инорайонных сортов. Аллели *A2* и *C2*, встречающиеся во всех временных группах сортов, вероятно, маркируют высококонкурентные ассоциации генов, дающие их носителям важные преимущества в природно-климатических условиях рассматриваемого региона.

Контроль изменения величины генетического разнообразия сортов во времени позволяет судить о наличии или отсутствии генетической эрозии. В работах, посвященных оценке генетического разнообразия в сортах других сельскохозяйственных культур, его значения составляли 0.62–0.76 для сортов мягкой пшеницы, созданных в Сербии и Италии (Новосельская-Драгович и др., 2007); 0.5–0.6 – у сортов мягкой пшеницы украинской селекции (Заика и др., 2014); 0.42–0.64 – у групп сортов твердой пшеницы с происхождением из разных стран мира (Кудрявцев и др., 2014). При этом отмечается снижение величины этого показателя в современных сортах (Кудрявцев и др., 2014; Лялина и др., 2016).

Выявленные в результате нашей работы высокие значения генетического разнообразия и увеличение с 2000 г. этого показателя свидетельствуют об отсутствии генетической эрозии. Необходимо отметить, что в разные периоды времени вклад отдельных авенин-кодирующих локусов в величину среднего генного разнообразия в сортах овса в области был неодинаков. Если в период с 1970 до 2010 г. большую роль в формировании генетического разнообразия играли локусы *Avn A* и *Avn B*, то в настоящее время максимальное генетическое разнообразие отмечается по локусу *Avn C*. По нашему мнению, это свидетельствует о том, что аллели этого локуса могут иметь важное значение как маркеры адаптивно значимых признаков.

## Заключение

Частота встречаемости аллелей авенин-кодирующих локусов в сортах овса посевного, включенных в Государственный реестр селекционных достижений по Тюменской области с 1929 до 2019 г. изменялась с течением

времени. На смену аллелям, характерным для сортов зарубежной селекции, пришли «новые», специфичные для сортов местной селекции: *Avn A4* (50.0 %), *A2* (25.0 %), *Avn B4* (50.0 %), *Bnew6* (37.5 %), *Avn C1* (37.5 %), *C2* и *C5* (25.0 %). Эти аллели имеют большую ценность как маркеры хозяйственно ценных и адаптивно значимых для данного региона признаков.

Современные районированные сорта овса характеризуются высоким генетическим разнообразием (0.75), что связано с использованием в селекционном процессе разнородного исходного материала. Это позволяет получать сорта, обладающие высоким адаптивным потенциалом в природно-климатических условиях Западной Сибири.

Высокое значение генетического разнообразия в современных сортах селекции НИИСХ Северного Зауралья, а также увеличение этого показателя на протяжении последних 20 лет свидетельствуют о грамотно организованной и эффективной селекционной работе с этой культурой в Тюменской области.

## Список литературы / References

Афанасенко О.С., Новожилов К.В. Проблемы использования генетических ресурсов устойчивости растений к болезням. Экологическая генетика. 2009;7(2):38-43.  
[Afanasenko O.S., Novozhilov K.V. Problems of rational use of genetic resources of plant resistance to diseases. *Ekologicheskaya Genetika = Ecological Genetics*. 2009;7(2):38-43. (in Russian)]

Гончаренко А.А. Экологическая устойчивость сортов зерновых культур и задачи селекции. Зерновое хозяйство России. 2016;3:31-37.  
[Goncharenko A.A. Ecological stability of grain crop varieties and tasks of breeding. *Zernovoe Khozjaistvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2016;3:31-37. (in Russian)]

Зайка Е.В., Козуб Н.А., Созинов И.А., Созинов А.А., Стариченко В.Н. Анализ генотипов сортов озимой мягкой пшеницы НИЦ «Институт земледелия НААН» по аллелям локусов запасных белков. Вестн. БГСХА. 2014;4:53-57.  
[Zayka E.V., Kozub N.A., Sozinov I.A., Sozinov A.A., Starichenko V.N. Analysis of genotypes of winter soft wheat varieties of the Institute of Farming of the National Academy of Agricultural Science according to alleles of storage protein loci. *Vestnik Belorusskoy Gosudarstvennoy Selskohozyaystvennoy Akademii = Bulletin of the Belarussian State Agricultural Academy*. 2014;4:53-57. (in Russian)]

Зобова Н.В., Сурин Н.А., Герасимов С.А., Чуслин А.А., Онуфриенко Т.В. Спектры проламинов в агроэкологической оценке коллекционного материала ячменя. Достижения науки и техники АПК. 2018;32(5):45-47. DOI 10.24411/0235-2451-2018-10511.  
[Zobova N.V., Surin N.A., Gerasimov S.A., Chuslin A.A., Onufrienok T.V. Spectra of prolamines in agroecological evaluation of the collection barley. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*. 2018;32(5):45-47. DOI 10.24411/0235-2451-2018-10511. (in Russian)]

Конярев А.В., Конярев В.Г., Губарева Н.К., Пенева Т.И. Белки семян как маркеры в решении проблем генетических ресурсов растений, селекции и семеноводства. Цитология и генетика. 2000;34(2):91-104.  
[Konarev A.V., Konarev V.G., Gubareva N.K., Peneva T.I. Seed proteins as markers in solving problems of plant genetic resources, breeding, and seed production. *Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics*. 2000;34(2):91-104. (in Russian)]

Кудрявцев А.М., Дедова Л.В., Мельник В.А., Шишкина А.А., Упельник В.П., Новосельская-Драгович А.Ю. Генетическое разнообразие современных российских сортов яровой и озимой

твердой пшеницы по глиадин-кодирующим локусам. *Генетика*. 2014;50(5):554-559. DOI 10.7868/S0016675814050099.  
[Kudryavtsev A.M., Dedova L.V., Melnik V.A., Shishkina A.A., Upelniek V.P., Novoselskaya-Dragovich A.Yu. Genetic diversity of modern Russian durum wheat cultivars at the gliadin-coding loci. *Russ. J. Genet.* 2014;50(5):483-48. DOI 10.1134/S1022795414050093.]

Лоскутов И.Г. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб., 2007.  
[Loscutov I.G. Oat (*Avena L.*). Distribution, Taxonomy, Evolution and Breeding Value. Saint-Petersburg, 2007. (in Russian)]

Любимова А.В., Еремин Д.И. Особенности компонентного состава авенинов овса, возделываемого в Западной Сибири. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2018;179(2):85-95. DOI 10.30901/2227-8834-2018-2-85-95.  
[Lyubimova A.V., Eremin D.I. Peculiarities of the avenin component composition in oats cultivated in Western Siberia. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2018;179(2):85-95. DOI 10.30901/2227-8834-2018-2-85-95. (in Russian)]

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;52(6):650-663. DOI 10.7868/S0016675816060072.  
[Lyalina E.V., Boldyrev S.V., Pomortsev A.A. Current state of the genetic polymorphism in spring barley (*Hordeum vulgare L.*) from Russia assessed by the alleles of hordein-coding loci. *Russ. J. Genet.* 2016;52(6):565-577. DOI 10.1134/S1022795416060077.]

Мельникова Н.В., Митрофанова О.П., Ляпунова О.А., Кудрявцев А.М. Мировое разнообразие твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) по аллелям глиадинкодирующих локусов. *Генетика*. 2010;46(1):51-57.  
[Melnikova N.V., Kudryavtsev A.M., Mitrofanova O.P., Liapunova O.A. Global diversity of durum wheat *Triticum durum* Desf. for alleles of gliadin-coding loci. *Russ. J. Genet.* 2010;46(1):43-49. DOI 10.1134/S1022795410010072.]

Новосельская-Драгович А.Ю., Фисенко А.В., Имашева А.Г., Пухальский В.А. Сравнительный анализ динамики генетического разнообразия по глиадинкодирующим локусам среди сортов озимой мягкой пшеницы *Triticum aestivum L.*, созданных за 40-летний период научной селекции в Сербии и Италии. *Генетика*. 2007;43(11):1478-1485.  
[Novoselskaya-Dragovich A.Yu., Fisenko A.V., Imasheva A.G., Pukhalskiy V.A. Comparative analysis of the genetic diversity dynamics at gliadin loci in the winter common wheat *Triticum aestivum L.* cultivars developed in Serbia and Italy over 40 years of scientific breeding. *Russ. J. Genet.* 2007;43(11):1236-1242. DOI 10.1134/S1022795407110051.]

Новосельская-Драгович А.Ю., Фисенко А.В., Пухальский В.А. Генетическая дифференциация сортов мягкой пшеницы с использованием множественных аллелей глиадинкодирующих локусов. *Генетика*. 2013;49(5):569-579. DOI 10.7868/S0016675813020082.  
[Novoselskaya-Dragovich A.Y., Fisenko A.V., Puhalskii V.A. Genetic differentiation of common wheat cultivars using multiple alleles of gliadin-coding loci. *Russ. J. Genet.* 2013;49(5):487-496. DOI 10.1134/S1022795413020087.]

Портянок 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):845-853.  
[Portyanko V.A., Pomortsev A.A., Kalashnik N.A., Bogachkov V.I., Sozinov A.A. The genetic control of avenins and the principles of classification. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 1987;23(5):845-853. (in Russian)]

Barsila S.R. The fodder oat (*Avena sativa*) mixed legume forage farming: Nutritional and ecological benefits. *J. Agric. Nat. Resour.* 2018;1(1):206-222. DOI 10.3126/janr.v1i1.22236.

- Che Y.H., Li L.H. Genetic diversity of prolamines in *Agropyron mongolicum* Keng indigenous to northern China. *Genet. Resour. Crop. Evol.* 2007;54(5):1145-1151. DOI 10.1007/s10722-006-9006-7.
- Cliff E.M., Cooke R.J. The characterisation of oat cultivars by electrophoresis. *J. Natl. Inst. Agric. Bot.* 1984;16:415-429.
- Lyubimova A., Eremin D. Variety check as an element of precision farming in the modern agriculture. In: International Scientific and Practical Conference "AgroSMART – Smart Solutions for Agriculture" (AgroSMART 2018). Vol. 151. DOI 10.2991/agrosmart-18.2018.91.
- Metakovskiy E.V. The value of gliadin biotypes in commercial cultivars of wheat. In: Proc. 4<sup>th</sup> Int. Workshop on Gluten Proteins. Winnipeg, 1990.
- Montilla-Bascón G., Sánchez-Martín J., Rispail N., Rubiales D., Mur L., Langdon T., Griffiths I., Howarth C., Prats E. Genetic diversity and population structure among oat cultivars and landraces. *Plant Mol. Biol. Rep.* 2013;31(1305):1305-1314. DOI 10.1007/s11105-013-0598-8.
- Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press, 1987.
- Portyanko V.A., Sharopova N.R., Sozinov A.A. Characterization of European oat germ plasm: allelic variation at complex avenin loci detected by acid polyacrylamide gel electrophoresis. *Euphytica.* 1998;102:15-27. DOI 10.1023/A:1018399919953.
- Scheben A., Batley J., Edwards D. Genotyping-by-sequencing approaches to characterize crop genomes: choosing the right tool for the right application. *Plant Biotechnol. J.* 2017;15(2):149-161. DOI 10.1111/pbi.12645.
- Shavrukov Y. Comparison of SNP and CAPS markers application in genetic research in wheat and barley. *BMC Plant Biol.* 2016;16:11. DOI 10.1186/s12870-015-0689-9.
- Souza E., Sorrells M. Inheritance and distribution of variation at four avenin loci in North American oat germplasm. *Genome.* 1990;33:416-424. DOI 10.1139/g90-063.
- 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.* 2019;7:e7082. DOI 10.7717/peerj.7082.
- Wight C.P., Yan W., Fetch J.M., Deyl J., Tinker N.A. A set of new simple sequence repeat and avenin DNA markers suitable for mapping and fingerprinting studies in oat (*Avena* spp.). *Crop Sci.* 2010;50:1207-1218. DOI 10.2135/cropsci2009.09.0474.

---

#### ORCID ID

A.V. Lyubimova [orcid.org/0000-0002-1570-9595](https://orcid.org/0000-0002-1570-9595)

D.I. Eremin [orcid.org/0000-0002-3672-6060](https://orcid.org/0000-0002-3672-6060)

I.G. Loskutov [orcid.org/0000-0002-9250-7225](https://orcid.org/0000-0002-9250-7225)

**Благодарности.** Работа выполнена по госзаданию (приоритетное направление X.10.4, программа X.10.4.148, проект X.10.4.148).

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 23.06.2019. После доработки 30.10.2019. Принята к публикации 30.10.2019.