

Юрий Петрович Прядун

Челябинский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, врио директора, Россия, Челябинская область, Чебаркульский район, п. Тимирязевский

E-mail: chniisx2@mail.ru

Анна Валерьевна Любимова

Государственный аграрный университет Северного Зауралья, Агробиотехнологический центр, заведующая лабораторией сортовой идентификации семян, кандидат биологических наук, Россия, Тюмень

E-mail: ostapenkoav88@yandex.ru

Галина Васильевна Тоболова

Государственный аграрный университет Северного Зауралья, доцент кафедры биотехнологии и селекции в растениеводстве, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, Россия, Тюмень

E-mail: tgv60@mail.ru

Дмитрий Иванович Еремин

Государственный аграрный университет Северного Зауралья, профессор кафедры почвоведения и агрохимии, доктор биологических наук, доцент, Россия, Тюмень

E-mail: soil-tyumen@yandex.ru

АНАЛИЗ ГЕНОТИПОВ СЕЛЕКЦИОННЫХ ЛИНИЙ ОВСА ПОСЕВНОГО ПО АЛЛЕЛЯМ АВЕНИН-КОДИРУЮЩИХ ЛОКУСОВ

Цель исследования – изучение аллельного состава авенин-кодирующих локусов нового сорта овса посевного Варненский и выделенных из него селекционных линий, отличающихся по длине вегетационного периода. Материалом для исследования послужили оригинальные семена сорта овса Варненский, а также выделенные из него 21 позднеспелая и 30 скороспелых линий. Анализ сорта Варненский показал, что он состоит из двух биотипов с частотой встречаемости 98 и 2 %. Генетическая формула авенина сорта: $Avn A2+ned Bned+4 C2+ned$. Обнаружены три блока компонентов авенина, отсутствующие в каталоге генетической номенклатуры: блок, контролируемый локусом $Avn B$ – для первого биотипа и локусами $Avn A$, $Avn C$ – для второго биотипа. Установлено, что все позднеспелые линии гомогенные и по компонентному составу авенина идентичны основному биотипу сорта Варненский. Генетическая формула авенина позднеспелых линий: $Avn A2 Bned C2$. При исследовании скороспелых селекционных линий выявлено 4 типа спектров. Спектр селекционной линии № 8 соответствовал первому биотипу сорта Варненский – $A2 Bned C2$, спектры 23 линий идентичны второму биотипу сорта – $Aned B4 Cned$. Также выявлены линии с генетическими формулами авенина $Aned2 B4 C2$ (№ 4, 18, 19), $A2 B4 C2$ (№ 15, 25 и 28) и гетерогенные линии № 10 и 29 ($Avn Aned + 2 B4 + ned Cned + 2$) и № 16 ($Avn Aned + 2 B4 Cned + 2$). Исследованные селекционные линии возникли в результате расщепления остаточных гетерозигот, отобранных из гибридных комбинаций при создании сорта Варненский. Линии объединены в блоки в соответствии с генетическими формулами авенина и оставлены для дальнейшего изучения и включения в селекционный процесс.

Ключевые слова: овес посевной, *Avena sativa* L., авенин-кодирующие локусы, блоки компонентов, проламин, электрофорез, электрофоретический спектр.

Yury P. Pryadun

Chelyabinsk Research Institute of Agriculture, acting director, Russia, Chelyabinsk Region, Chebarkulsk area, S. Timiryazevsky

E-mail: chniisx2@mail.ru

Anna V. Lyubimova

Northern Trans-Urals State Agrarian University, Agrobiotechnological center, head of the laboratory of high-quality identification of seeds, candidate of biological sciences, Russia, Tyumen

E-mail: ostapenkoav88@yandex.ru

Galina V. Tobolova

Northern Trans-Urals State Agrarian University, associate professor of the chair of biotechnology and selection in plant growing, candidate of agricultural sciences, associate professor, Russia, Tyumen,

E-mail: tgv60@mail.ru

Dmitry I. Eremin

Northern Trans-Urals State Agrarian University, professor of the chair of soil science and agrochemistry, doctor of biological sciences, associate professor, Russia, Tyumen

E-mail: soil-tyumen@yandex.ru

THE STUDY OF ALLELES OF AVENIN-CODING LOCI IN THE SELECTION MATERIAL OF OATS

The research objective was studying allelic structure of the avenin-coding loci of a new oats cultivar Varnensky and the selection lines allocated from it differing in the length of vegetative period. The material for the study were original seeds of the Varnensky oat variety, as well as 21 late maturing and 30 early maturing lines isolated from it. The analysis of the Varnensky variety showed that it consisted of two biotypes with the frequency of occurrence of 98 % and 2 %. Genetic formula for avenin in this cultivar was Avn A2 + ned Bned + 4 C2 + ned. Three blocks of avenin components were found that were missing in the catalog of the genetic nomenclature: the block controlled by the Avn B locus for the first biotype and Avn A, Avn C loci for the second biotype. It was found that all late-ripening lines were homogeneous and, in terms of the component composition of avenin, were identical to the main biotype of the Varnensky variety. Genetic formula of avenin of late maturing lines was: Avn A2 Bned C2. In the study of early maturing breeding lines, 4 types of spectra were identified. At the research of early selection lines 4 types of ranges were revealed. The spectrum of selection line № 8 corresponded to the first biotype of the Varnensky variety – A2 Bned C2, the spectra of 23 lines were identical to the second biotype of the variety – Aned B4 Cned. The lines with genetic formulas of avenin Aned2 B4 C2 (№ 4, 18, 19), A2 B4 C2 (№ 15, 25 and 28) and heterogeneous lines № 10 and 29 (Avn Aned+2 B4+ned Cned+2) and № 16 (Avn Aned+2 B4 Cned+2) were also identified. The studied breeding lines were formed as a result of splitting of residual heterozygotes selected from hybrid combinations when creating the Varnensky variety. The lines were combined in blocks according to genetic formulas of avenin and left for further study and inclusion in the breeding process.

Keywords: oats, *Avena sativa* L., avenin-coding loci, blocks of components, prolamin, electrophoresis, electrophoretic spectrum.

Введение. Овес посевной – одна из важнейших, наряду с ячменем, зернофуражных культур в Российской Федерации. Также овес представляет большую ценность и для производства продуктов питания [1]. При выведении новых сортов этой культуры особое внимание уделяется их устойчивости к неблагоприятным факторам среды, отзывчивости на условия интенсивного земледелия и наличию высоких потребительских свойств зерна [2]. Для получения сортов, отвечающих всем требованиям современного сельского хозяйства, используются как

традиционные методы селекции, так и методы молекулярной генетики и биохимического маркирования [3, 4]. Очень эффективны в оценке селекционного материала проламин-кодирующие локусы [5, 6, 7]. Проламины овса – авенины составляют от 10 до 20 % запасных белков зерна. В соответствии с современной классификацией род *Avena* L. насчитывает 26 однолетних и многолетних видов. Для посевного овса характерен наиболее высокий уровень полиморфизма авенинов среди всех видов этого рода, благодаря чему эти белки успешно при-

меняются для регистрации и идентификации сортов, образцов и отдельных биотипов. Регистрация белковых спектров новых сортов – получение «эталонных спектров» имеет большое значение для контроля генетической стабильности сорта в процессе возделывания. Исследование полиморфизма авенинов дает возможность значительно ускорить процесс селекции за счет сокращения сроков создания новых форм и целенаправленного получения генотипов с необходимым комплексом признаков и свойств [8–10]. Использование метода электрофореза в оценке селекционного материала, в частности селекционных линий, позволяет быстро и эффективно оценить их однородность и генетическую структуру.

Цель исследования: проанализировать аллельный состав авенин-кодирующих локусов нового сорта овса посевного Варненский и выделенных из него селекционных линий, отличающихся по длине вегетационного периода.

Задачи исследования: проанализировать методом электрофореза запасных белков новый сорт овса посевного Варненский, определить генетическую формулу авенина сорта; изучить компонентный состав авенина выделенных из сорта Варненский скороспелых и позднеспелых селекционных линий; оценить генетическую структуру селекционных линий; установить различия между линиями и сортом овса Варненский на основе компонентного состава авенина.

Материалы и методы исследования. Анализы выполнялись на базе лаборатории сортовой идентификации семян Государственного аграрного университета Северного Зауралья в 2020 г. Материалом для исследования послужил новый перспективный сорт овса посевного Варненский, выведенный в Челябинском научно-исследовательском институте сельского хозяйства. Также были изучены выделенные из этого сорта селекционные линии, отличающиеся по скороспелости. Всего было проанализировано 30 скороспелых и 21 позднеспелая линии.

Анализировали муку индивидуальных зерновок, отобранных методом случайной выборки. Для получения эталонного спектра сорта овса Варненский было исследовано 100 зерновок;

для оценки генетической структуры селекционных линий – по 20 зерновок от каждой линии.

Электрофорез запасных спирторастворимых белков выполняли в 13,2 % полиакриламидном геле по ранее описанной методике [11]. Анализ 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 V. Аллельные состояния авенин-кодирующих локусов идентифицировали в соответствии с каталогом, описанным В.А. Портянко [12]. В том случае, если обнаруженный блок компонентов отсутствовал в каталоге, в генетической формуле записывалось сочетание «ned». В качестве стандарта использовали зерновки овса посевного сорта Астор (*Avn A2 B4 C2*).

Результаты исследования. Анализ сорта овса Варненский показал, что 98 % зерновок сорта относятся к одному биотипу. Помимо этого, выявлен минорный биотип, встречающийся с частотой 2 %. Вторым биотипом отличается от основного аллелями по всем трем авенин-кодирующим локусам. Из-за низкой частоты встречаемости велика вероятность, что второй биотип будет элиминирован из популяции сорта при дальнейших пересевах [13].

В результате идентификации блоков компонентов авенина сорта установлено, что блоки, контролируемые локусами *Avn B* (для первого биотипа) и *Avn A*, *Avn C* (для второго биотипа) отсутствуют в каталоге генетической номенклатуры. Это связано с тем, что полиморфизм проламинов овса изучен не в полной мере, из-за чего существующего каталога описанных блоков компонентов может быть недостаточно для составления генетической формулы конкретного сорта. Для внесения нового блока компонентов в каталог необходимо проведение гибридизации и изучение характера наследования компонентов у нескольких поколений гибридов. Наиболее вероятный компонентный состав новых блоков, выявленных в сорте Варненский, представлен на рисунке 1, б. Генетическая формула авенина сорта овса Варненский имеет следующий вид: *Avn A2 + ned Bned + 4 C2 + ned*.

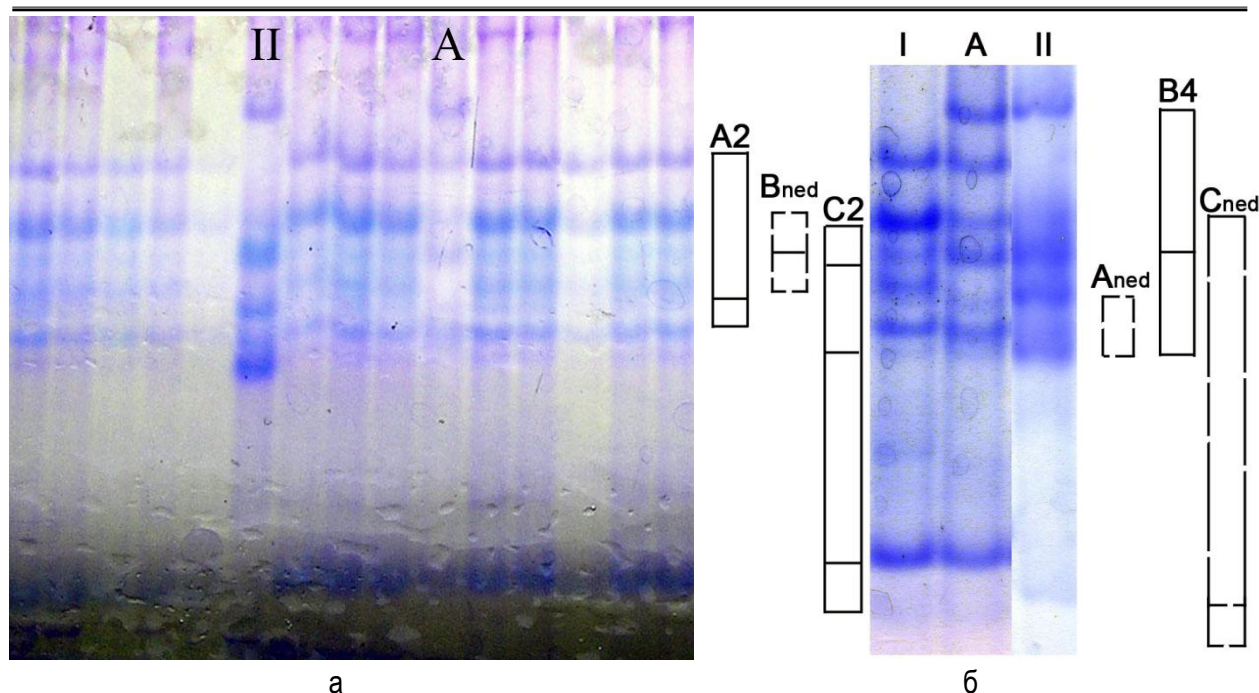


Рис. 1. Электрофоретический спектр (а) и схема блоков компонентов (б) сорта овса посевного Варненский: I, II – номера биотипов; А – Астор (пунктиром отмечены предполагаемые блоки компонентов)

При анализе запасных белков позднеспелых селекционных линий установлено, что все они гомогенные и по компонентному составу авенина идентичны основному биотипу сорта Варненский.

Необходимо отметить, что полное совпадение белковых формул селекционных линий с одним из биотипов сорта Варненский не говорит об их идентичности. Гены, контролирующие синтез запасных спирторастворимых белков, представляют собой лишь малую часть растительного генома. Не всегда изменения, произошедшие на уровне ДНК, могут повлиять на состав и свойства проламинов. Также необходимо учитывать, что авенины овса характеризуются низким уровнем полиморфизма по сравнению с гордеинами и глиадинами [14, 15]. Это приводит к тому, что спектры образцов, имеющих общее происхождение, достаточно часто совпадают. Особенно в том случае, когда селекционный материал был получен путем отбора из какого-либо сорта или образца. В таких случаях рекомендуется дополнительно использовать другие маркерные системы [16]. Таким образом, несмотря на совпадение электрофоретических спектров, селекционные линии могут отличаться от сорта Варненский генетически, что выражается в длине вегетационного периода.

Все позднеспелые селекционные линии рекомендуется объединить в один блок и продолжить изучение для определения достоверности отличий этого генотипа от сорта овса Варненский. Генетическая формула авенина позднеспелых линий: *Avn A2 Bned C2*.

В результате анализа электрофоретических спектров скороспелых селекционных линий нами были выявлены линии с 4 различными типами спектра.

Спектр одной селекционной линии (№ 8) был идентичен первому биотипу сорта Варненский, а 23 селекционных линии – второму биотипу этого сорта. Все линии со вторым типом спектра, за исключением линий № 10, 16 и 29, были гомогенными по компонентному составу авенина. Их генетическая формула имела вид *Avn Aned B4 Cned*. Линии № 10 и 29 содержали единичные зерна с первым типом спектра, а линия № 16 – с четвертым типом спектра. Генетические формулы авенина линий 10 и 29: *Avn Aned + 2 B4 + ned Cned + 2*, линии 16 – *Avn Aned + 2 B4 Cned + 2*.

Второй биотип в сорте Варненский встречался с частотой 2 %. Однако, несмотря на такую низкую частоту встречаемости, среди отобранных скороспелых линий этот биотип преобладает. По нашему мнению, это может указывать на то, что особи с данным генотипом характеризу-

ются более коротким вегетационным периодом по сравнению с основным биотипом сорта Варненский.

Три из исследованных скороспелых линий (№ 4, 18, 19) по компонентному составу авенина отличались от обоих биотипов сорта Варненский и имели третий тип спектра с генетической формулой *Avn Aned2 B4 C2*. Блок компонентов,

контролируемый локусом *Avn A*, отсутствовал в каталоге генетической номенклатуры и был промаркирован нами «ned2» (рис. 2).

Скороспелые линии № 15, 25 и 28 также отличались от обоих биотипов сорта Варненский и имели четвертый тип спектра авенина с формулой *Avn A2 B4 C2* (рис. 3).

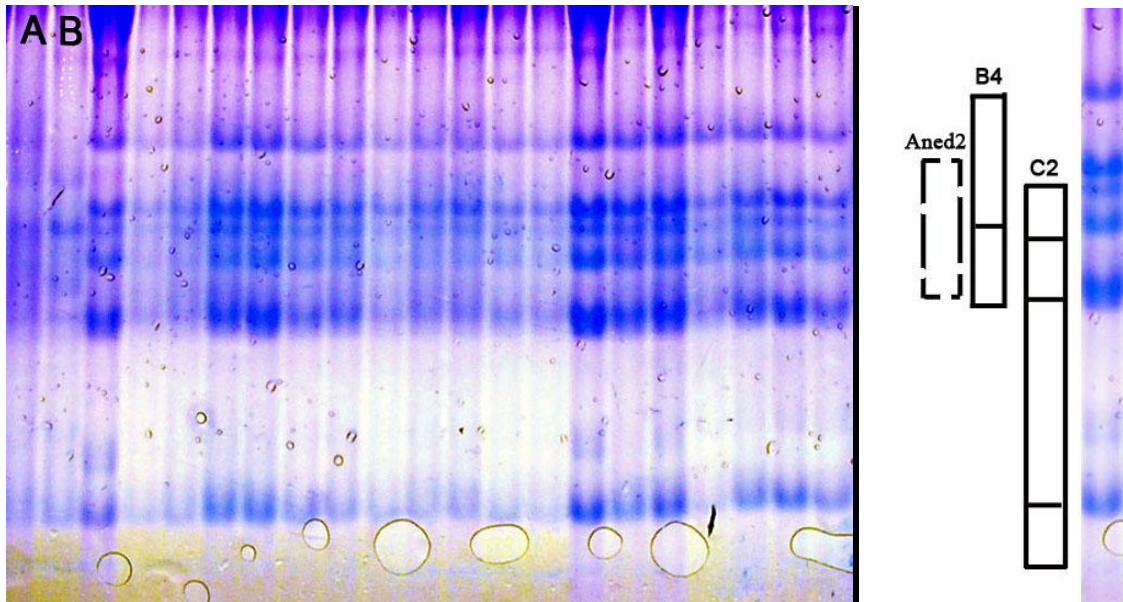


Рис. 2. Электрофоретический спектр и схема блоков компонентов авенина скороспелой селекционной линии № 18 (третий тип спектра): А – Астор; В – эталонный спектр основного биотипа сорта Варненский (пунктиром отмечен предполагаемый блок компонентов)

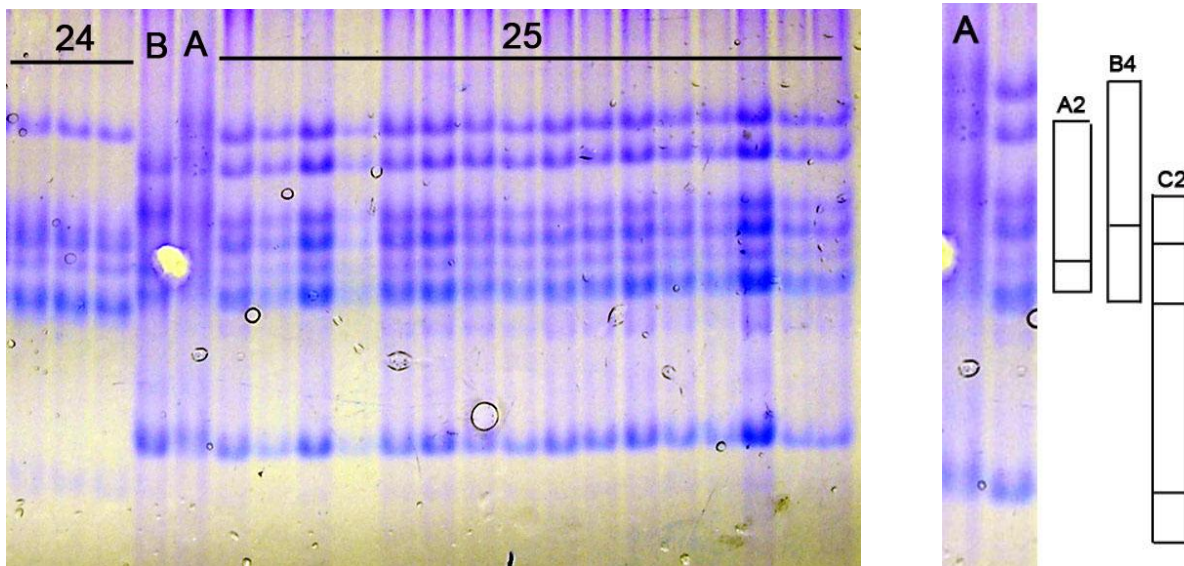


Рис. 3. Электрофоретический спектр и схема блоков компонентов авенина скороспелой селекционной линии № 25 (четвертый тип спектра): А – Астор; В – эталонный спектр основного биотипа сорта Варненский; 24, 25 – номера селекционных линий

В результате проведенных исследований была составлена сводная таблица по полученным данным (табл.).

Как видно из таблицы, аллели авенин-кодирующих локусов, встречающиеся у разных селекционных линий, часто совпадают. Отличия между линиями и биотипами обусловлены различными комбинациями аллелей *A2*, *Aned*, *Aned2*, *B4*, *Bned*, *C2*, *Cned*. Это свидетельствует о том, что данные линии имеют общее происхо-

ждение. Вероятнее всего, они возникли в результате расщепления остаточных гетерозигот, отобранных из гибридных комбинаций при создании сорта Варненский. Часть из спектров, обнаруженных нами у селекционных линий, не была выявлена при анализе сорта Варненский (третий и четвертый биотипы), что свидетельствует о крайне низкой частоте встречаемости этих генотипов в популяции сорта.

Аллельный состав авенин-кодирующих локусов селекционных линий овса посевного

Образец	Кол-во биотипов	Формула авенина		
Варненский (оригинальные семена)	2	<i>A2+ned Bned+4 C2+ned</i>		
Скороспелые линии				
Гомогенные				
		Соответствие сорту овса Варненский		
		I биотип	II биотип	
Скороспелая линия № 8	1	Да	–	<i>A2 BnedC2</i>
Скороспелая линия № 1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 13, 14, 17, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 27, 30	1	–	Да	<i>Aned B4 Cned</i>
Скороспелая линия № 4, 18, 19	1	–	–	<i>Aned2 B4 C2</i>
Скороспелая линия № 15, 25, 28	1	–	–	<i>A2 B4 C2</i>
Гетерогенные				
10, 29	2	Да	Да	<i>Aned+2 B4+ned Cned+2</i>
16	2	–	Да	<i>Aned+2 B4 Cned+2</i>
Позднеспелые линии				
№ 1-21	1	Да	–	<i>A2 Bned C2</i>

Учитывая, что селекционные линии были отобраны из сорта Варненский на основании их отличия по длине вегетационного периода, а методом электрофореза запасных белков подтверждено их полное либо частичное несоответствие данному сорту, исследованные линии были объединены в блоки в соответствии с таблицей и оставлены для дальнейших исследований.

Выводы

1. Новый перспективный сорт овса посевного Варненский гетерогенный по компонентному составу проламина и состоит из двух биотипов с частотой встречаемости 98 и 2 %. Генетическая формула авенина сорта имеет вид *Avn A2 + ned Bned + 4 C2 + ned*.

2. Все позднеспелые линии по компонентному составу авенина идентичны первому биотипу

сорта Варненский и имеют генетическую формулу авенина *Avn A2 Bned C2*.

3. При исследовании скороспелых селекционных линий выявлено 4 типа спектров: *A2 Bned C2*, *Aned B4 Cned*, *Aned2 B4 C2* и *A2 B4 C2*. Преобладают по частоте встречаемости линии, идентичные по компонентному составу авенина второму биотипу сорта Варненский.

4. Анализируемые линии имеют общее происхождение и, вероятно, возникли в результате расщепления остаточных гетерозигот, отобранных из гибридных комбинаций при создании сорта Варненский.

Литература

1. Shanker Raj Barsila. The fodder oat (*Avena sativa*) mixed legume forage farming: Nutritional and ecological benefits // *Journal of Agriculture and Natural Resources*. 2018. V 1(1). P. 206–222. DOI: 10.3126/janr.v1i1.22236.
2. Фомина М.Н., Брагин Н.А. Влияние элементов технологии на реализацию биологического ресурса у сортов овса нового поколения в зоне северной лесостепи Тюменской области // *Достижения науки и техники АПК*. 2020. Т. 34, № 3. С. 22–25.
3. Лоскутов И.Г. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: Изд-во ГНЦ РФ ВИР, 2007. 336 с.
4. Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013. Т. 17, № 4/2. С. 1044–1054.
5. Фомина М.Н., Тоболова Г.В., Остапенко А.В. Использование метода электрофореза проламинов в первичном семеноводстве на примере сорта овса Отрада // *Достижения науки и техники АПК*. 2016. № 12 (30). С. 14–17.
6. Кудрявцев А.М., Дедова Л.В., Мельник В.А. и др. Генетическое разнообразие современных российских сортов яровой и озимой твердой пшеницы по глиадинкодирующим локусам // *Генетика*. 2014. Т. 50, № 5. С. 554–559.
7. Любимова А.В., Ярова Э.Т., Еремин Д.И. Изменение биотипного состава сортов яровой тритикале в процессе возделывания // *Вестник КрасГАУ*. 2018. № 5 (140). С. 3–8.
8. Konarev A.V. Protein markers and metabolomic approach to variety identification, seed control, food and feed utilization of oats // *The 10th International Oat Conference: Innovation for Food and Health Abstracts of oral and poster presentation*. Сер. «OATS 2016» Federal Research Center the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). 2016. P. 74–75.
9. Перчук И.Н. и др. Белковые маркеры, морфологические и селекционные признаки в идентификации дублетных образцов культурного овса в коллекциях ВИР (Россия) и нордического генного банка (Nordgen, Швеция) // *Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2016. Т. 177. С. 82–93.
10. Губарева Н.К., Гаврилюк И.П., Конарев А.В. Идентификация сортов сельскохозяйственных культур по электрофоретическим спектрам запасных белков // *Аграрная Россия*. 2015. № 11. С. 21–26.
11. Любимова А.В. и др. Динамика генетического разнообразия сортов овса в Тюменской области по авенин-кодирующим локусам // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020. Т. 24 (2). С. 123–130. DOI: 10.18699/VJ20.607.
12. Портянко В.А., Поморцев А.А., Калашник Н.А. и др. Генетический контроль авенинов и принципы их классификации // *Генетика*. 1987. № 23 (5). С. 845–853.
13. Зеленская Я.Г. и др. Характеристика староместных форм овса посевного (*Avena sativa L.*) из коллекции ВИР по полиморфизму авенина // *Аграрная Россия*. 2004. № 6. С. 50–58.
14. 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). С. 650–663. DOI: 10.7868/S0016675816060072.
15. Кудрявцев А.М. и др. Генетическое разнообразие современных российских сортов яровой и озимой твердой пшеницы по глиадинкодирующим локусам // *Генетика*. 2014. Т. 50, № 5. С. 554–559.
16. Charlene P. Wight. et al. A set of new simple sequence repeat and avenin DNA markers suitable

for mapping and fingerprinting studies in oat (*Avena* spp.) // *Crop Science*. 2010. V. 50. P. 1207–1218. DOI: 10.2135/cropsci2009.09.0474.

Литература

1. Shanker Raj Barsila. The fodder oat (*Avena sativa*) mixed legume forage farming: Nutritional and ecological benefits // *Journal of Agriculture and Natural Resources*. 2018. V 1(1). P. 206–222. DOI: 10.3126/janr.v1i1.22236.
2. Fomina M.N., Bragin N.A. Vlijanie jelementov tehnologii na realizaciju biologicheskogo resursa u sortov ovsu novogo pokolenija v zone severnoj lesostepi Tjumenskoj oblasti // *Dostizhenija nauki i tehniki APK*. 2020. T. 34, № 3. S. 22–25.
3. Loskutov I.G. Oves (*Avena* L.). Rasprostranenie, sistematika, jevoljucija i selekcionnaja cennost'. SPb.: Izd-vo GNC RF VIR, 2007. 336 s.
4. Hlestkina E.K. Molekuljarnye markery v geneticheskikh issledovanijah i v selekcii // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. 2013. T. 17, № 4/2. S. 1044–1054.
5. Fomina M.N., Tobolova G.V., Ostapenko A.V. Ispol'zovanie metoda jelektroforeza prolaminov v pervichnom semenovodstve na primere sorta ovsu Otrada // *Dostizhenija nauki i tehniki APK*. 2016. № 12 (30). S. 14–17.
6. Kudrjavcev A.M., Dedova L.V., Mel'nik V.A. i dr. Geneticheskoe raznoobrazie sovremennyh rossijskih sortov jarovoj i ozimoj tvrdoj pshenicy po gliadinkodirujushhim lokusam // *Genetika*. 2014. T. 50, № 5. S. 554–559.
7. Ljubimova A.V., Jarova Je.T., Eremin D.I. Izmenenie biotipnogo sostava sortov jarovoj tritikale v processe vozdeľvanija // *Vestnik KrasGAU*. 2018. № 5 (140). S. 3–8.
8. Konarev A.V. Protein markers and metabolomic approach to variety identification, seed control, food and feed utilization of oats // *The 10th International Oat Conference: Innovation for Food and Health Abstracts of oral and poster presentation. Ser. «OATS 2016»* Federal Research Center the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). 2016. R. 74–75.
9. Perchuk I.N. i dr. Belkovye markery, morfologicheskie i selekcionnye priznaki v identifikacii dubletnyh obrazcov kul'turnogo ovsu v kollekcijah VIR (Rossija) i nordicheskogo gennogo banka (Nordgen, Shvecija) // *Tr. po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*. 2016. T. 177. S. 82–93.
10. Gubareva N.K., Gavriljuk I.P., Konarev A.V. Identifikacija sortov sel'skohozjajstvennyh kul'tur po jelektroforeticheskim spektram zapasnyh belkov // *Agrarnaja Rossija*. 2015. № 11. S. 21–26.
11. Ljubimova A.V. i dr. Dinamika geneticheskogo raznoobrazija sortov ovsu v Tjumenskoj oblasti po avenin-kodirujushhim lokusam // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. 2020. T. 24 (2). S. 123–130. DOI: 10.18699/VJ20.607.
12. Portjanko V.A., Pomorcev A.A., Kalashnik N.A. i dr. Geneticheskij kontrol' aveninov i principy ih klassifikacii // *Genetika*. 1987. № 23 (5). S. 845–853.
13. Zelenskaja Ja.G. i dr. Harakteristika staromestnyh form ovsu posevnogo (*Avena sativa* L.) iz kollekcii VIR po polimorfizmu avenina // *Agrarnaja Rossija*. 2004. № 6. S. 50–58.
14. Ljalina E.V., Boldyrev S.V., Pomorcev A.A. Sovremennoe sostojanie geneticheskogo raznoobrazija jarovogo jachmenja (*Hordeum vulgare* L.) v Rossii po alleljam gordeinkodirujushhih lokusov // *Genetika*. 2016. № 52 (6). S. 650–663. DOI: 10.7868/S0016675816060072.
15. Kudrjavcev A.M. i dr. Geneticheskoe raznoobrazie sovremennyh rossijskih sortov jarovoj i ozimoj tvrdoj pshenicy po gliadinkodirujushhim lokusam // *Genetika*. 2014. T. 50, № 5. S. 554–559.
16. Charlene P. Wight. et al. A set of new simple sequence repeat and avenin DNA markers suitable for mapping and fingerprinting studies in oat (*Avena* spp.) // *Crop Science*. 2010. V. 50. P. 1207–1218. DOI: 10.2135/cropsci2009.09.0474.