



АГРОНОМИЯ

УДК 581.19:631.52:633.13

А.В. Любимова, Д.И. Еремин

ОСОБЕННОСТИ ПОЛИМОРФИЗМА АВЕНИНОВ СОРТОВ КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ ОВСА

A.V. Lyubimova, D.I. Eremin

POLYMORPHISM TRAITS OF AVENINS OF OATS CULTIVATED SPECIES VARIETIS

Любимова А.В. – канд. биол. наук, мл. науч. сотр. отдела растениеводства НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья – филиала Тюменского научного центра СО РАН, Тюменская обл., Тюменский р-н, п. Московский, зав. лаб. сортовой идентификации семян Государственного аграрного университета Северного Зауралья, г. Тюмень. E-mail: ostapenkoav88@yandex.ru

Еремин Д.И. – д-р биол. наук, проф. каф. почвоведения и агрохимии Государственного аграрного университета Северного Зауралья, г. Тюмень. E-mail: soil-tyumen@yandex.ru

Lyubimova A.V. – Cand. Biol. Sci., Junior Staff Scientist, Dep. of Plant Growing, Research Institute of Agriculture of Northern Trans-Urals, Branch of Tyumen Scientific Center, SB RAS, Tyumen Region, Tyumen District, Village Moskovsky, Manager, Lab. of High-Quality Identification of Seeds, State Agricultural University of Northern Trans-Urals, Tyumen. E-mail: ostapenkoav88@yandex.ru

Eremin D.I. – Dr. Biol. Sci., Prof., Chair of Soil Science and Agrochemistry, State Agricultural University of Northern Trans-Urals, Tyumen. E-mail: soil-tyumen@yandex.ru

Исследования проводили в 2015–2017 гг. с целью изучить полиморфизм авенин-кодирующих локусов и компонентный состав авенина культурных видов овса разных групп плоидности – *Avena strigosa* Schreb. ($2n = 14$), *Avena abyssinica* Hochst. ($4n = 28$), *Avena byzantina* C. Koch. ($6n = 42$) и *Avena sativa* L. ($6n = 42$). В результате идентификации аллелей авенин-кодирующих локусов гексаплоидных видов овса установлено, что по локусу *Avn A* наибольшую частоту встречаемости имел вариант *A1*, по локусу *Avn B* – варианты *B1* и *B4*, по локусу *Avn C* – *C3*, *C2* и *C1*. Выявлены ранее не идентифицированные блоки компонентов авенина, контролируемые локусом *Avn C*. Этим блокам присвоены номера *C4**, *C6**, *C6a* и *C6b*. В ходе анализа компонентного состава проламинов исследованных видов вы-

явлено 12 белковых фракций, встречающихся в спектрах образцов трех различных видов. Оценена роль этих компонентов в формировании блоков компонентов авенинов. Установлено, что компонент № 119, общий для спектров гексаплоидов и абиссинского овса, входил в состав блоков компонентов авенина *C1*, *C2* и *C7*. Среди компонентов проламина, общих для посевного, византийского и песчаного овса, выявлены компонент № 51, входящий в состав аллельных блоков *C1* и *C2*, компонент № 62 – в состав блоков *C4**, *C6**, *C6b* и *C6a*, а также компонент № 95 – в состав блока *C3*. Компонент № 38 входил в состав блока *B1*, а № 67 – блоков *B1*, *B4* и *B5*. По нашему мнению, гены, контролирующие синтез вышеназванных общих компонентов у образцов песчаного и абиссинского овса, были исходными для последую-

щего формирования кластеров генов гексаплоидных видов.

Ключевые слова: культурные виды овса, электрофоретический спектр, запасные спирторастворимые белки, компонентный состав авенина, блоки компонентов проламины, авенин-кодирующие локусы, полиморфизм.

The researches were conducted in 2015–2017 with the purpose to study polymorphism of avenin-coding loci and component structure of avenin of cultural types of oats of different groups of ploidy – *Avena strigosa* Schreb. ($2n = 14$), *Avena abyssinica* Hochst. ($4n = 28$), *Avena byzantina* C. Koch. ($6n = 42$) and *Avena sativa* L. ($6n = 42$). As a result of identification of alleles of avenin-coding loci of hexaploid types of oats it was established that on Avn A locus A1 option, on Avn B locus – B1 and B4 options, on Avn C locus – C3, C2 and C1 had the greatest frequency of occurrence. Earlier not identified blocks of components of avenin controlled by Avn C locus had been revealed. To these blocks the numbers C4 * were assigned, to C6 *, S6a and C6b. During the analysis of component structure of prolamin of studied types 12 proteinaceous fractions meeting in the ranges of samples of three different types were revealed. The role of these components in the formation of blocks of components of avenin was estimated. It was established that component № 119, general for ranges of hexaploid and Abyssinian oats, was a part of blocks of components of avenin of C1, C2 and C7. Among the components of prolamin, common for sowing, Byzantine and sandy oats were revealed component No. 51 which is a part of allelic C1 and C2 blocks, component № 62 – in the structure of C4 blocks *, C6 *, C6b and S6a, and also component № 95 – in the structure of e C3 block. Component № 38 was a part of B1 block and № 67 – B1, B4 and B5 blocks. In our opinion, the samples of sandy and Abyssinian oats had initial genes controlling synthesis of general components for the subsequent formation of hexaploid types genes clusters mentioned above.

Keywords: cultivated species of oats, electrophoretic spectrum, alcohol-soluble storage proteins, component composition of avenin, blocks of prolamins components, avenin-coding loci, polymorphism.

Введение. В настоящее время при создании новых высокоурожайных и устойчивых к неблагоприятным факторам среды сортов применяются не только традиционные способы селекции, но и достижения генетики и физиологии. Большой вклад в селекционный процесс вносят биотехнологические методы, в том числе применение биохимических маркеров, к которым относятся различные белки и метаболиты [1, 2]. Использование белковых маркеров в анализе селекционного материала дает возможность осуществлять контроль над включением генов, хромосом или особенностей генотипа исходных форм в создаваемые гибриды и сорта. В растениеводстве такие маркеры применяются для идентификации образцов коллекций, сортов, биотипов, линий, а также для оценки генетической дифференциации генофонда и регистрации генетических ресурсов. Особенно широко используют запасные спирторастворимые белки семян – проламины [3–6].

Для генов проламинов характерны два основных типа организации – рассеянные по геному и кластеризованные. Кластерами генов кодируются блоки компонентов, обладающие высокой стабильностью: при скрещивании они наследуются без изменений, а частота рекомбинаций внутри блоков крайне низка [6]. Аллельные варианты блоков компонентов проламинов связаны с адаптивными свойствами генотипов. Идентификация блоков компонентов запасных белков, преобладающих в генотипах особей, произрастающих в районах с неблагоприятными условиями, а также маркирующих важные хозяйственные признаки, позволяет выделить ценные ассоциации генов и использовать их в селекции [8, 9].

При анализе исходного материала по овсу успешно применяются авенины [10–12]. Исследования по изучению генетического контроля и характера наследования авенинов ведутся с 70-х гг. XX в. [13–15]. Однако на сегодняшний день не существует единой системы регистрации и интерпретации электрофоретических спектров авенинов, что затрудняет сопоставление данных, полученных разными исследователями.

Цель исследования: изучить полиморфизм авенин-кодирующих локусов и компонентный состав авенина культурных видов овса.

Материалы и методы исследования. Исследование проводили в лаборатории сортовой идентификации семян Агробиотехнологического центра ФГБОУ ВО ГАУ Северного Зауралья в период с 2015 по 2017 г. Материалом для анализов послужили индивидуальные зерновки 250 сортов овса из коллекции ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» и ФГБНУ «НИИСХ Северного Зауралья». Были проанализированы сорта культурных видов овса трех уровней плоидности: *Avena strigosa* Schreb. ($2n = 14$), *Avena abyssinica* Hochst. ($4n = 28$), *Avena byzantina* C. Koch. ($6n = 42$) и *Avena sativa* L. ($6n = 42$), – происхождением из России и 37 зарубежных стран.

Для одномерного электрофореза авенинов применяли стандартную методику [16] с некоторыми модификациями [17]. Для анализа от каждого сорта методом случайной выборки отбирали по 20 зерен. Белки экстрагировали 70 % этанолом из муки индивидуальных зерновок. В полученный супернатант вносили по 3 капли красителя на основе алюминий-лактатного буфера с добавлением метиленового зеленого, 80 % раствора сахарозы и двухмолярного раствора мочевины. Электрофорез проводили в вертикальных пластинах полиакриламидного геля при постоянном напряжении 500 V в течение 3,5 ч. После окончания электрофоретического разделения белков гели помещали на 30 мин в 10 % раствор трихлоруксусной кислоты, а затем окрашивали раствором Кумасси R-250 в течение 8 ч. Идентификацию аллельных состояний авенинокодирующих локусов (АКЛ) осуществляли на основании каталога генетической номенклатуры, разработанного В.А. Портянко и др. [15]. Согласно исследованиям данных авторов, авенины наследуются блоками, а их синтез контролируется тремя независимыми локусами *Avn A*, *Avn B* и *Avn C*, расположенными в трех гомеологичных хромосомах группы А. В качестве стандарта использовали зерновки овса посевного сорта Астор (*Avn A2B4C2*). Обработку данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 10 (StatSoft, Inc. (2011). STATISTICA (data analysis software system), version 10).

Результаты исследования. В результате проведенных анализов установлено, что 46,7 % сортов были гомогенными по компонентному составу проламина. В составе гетерогенных сортов было от 2 до 12 биотипов. Для того чтобы наиболее полно охарактеризовать компонентный состав авенина исследованных сортов, все обнаруженные биотипы рассматривались нами как самостоятельные образцы. Таким образом, число исследованных образцов составило 577 шт.

Для образцов гексаплоидных видов овса были идентифицированы аллели АКЛ. В случае если вариант блока компонентов по какому-либо локусу не был определен, вместо его порядкового номера в генетической формуле записывалось сочетание ped.

Установлено, что самым распространенным аллелем локуса *Avn A* был А2, частота встречаемости которого составила 40,1 %. Варианты А1 и А4 обнаружены в спектрах 8,1 и 7,1 % образцов соответственно. Частота встречаемости остальных аллелей этого локуса находилась в пределах от 0,5 до 2,5 %.

По локусу *Avn B* максимальную встречаемость имел аллель В1, идентифицированный в спектрах 25,8 % образцов. На втором месте по распространенности был аллель В4 этого локуса (16,1 % образцов). Остальные аллельные варианты локуса *Avn B* имели частоту встречаемости в пределах 4,4–8,5 %.

В результате идентификации аллелей локуса *Avn C* установлено, что самыми распространенными были варианты С3, С2 и С1, выявленные в спектрах 27,2; 17,8 и 14,8 % образцов соответственно. Частота встречаемости остальных аллелей локуса *Avn C* варьировала от 2,5 до 8,3 %.

Нами не обнаружены образцы с аллелями С4 и С6. Однако в процессе анализа коллекции выделены комбинации компонентов авенина, не входящие в состав блоков, контролируемых локусами *Avn A* и *Avn B*, и встречающиеся с высокой частотой в спектрах разных образцов. По нашему мнению, это ранее не идентифицированные блоки компонентов проламина, контролируемые локусом *Avn C*. Этим комбинациям были присвоены номера: 4*, 6*, 6a и 6b, что подчеркивает их сходство с аллельными вариантами блоков компонентов С4 и С6 (рис. 1).

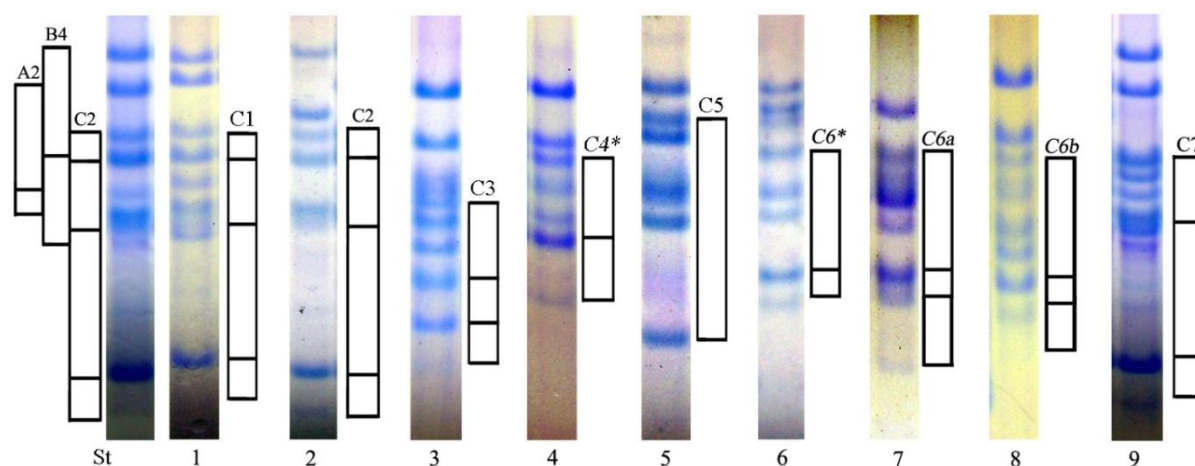


Рис. 1. Варианты блоков компонентов проламина, контролируемых локусом *Avn C*, обнаруженные при анализе коллекции гексаплоидных образцов рода *Avena L.*: 1 – K-15132 (Местный), Франция; 2 – K-14583 (*Flamingsgelb*), Германия; 3 – K-15133 (Местный), Польша; 4 – K-14959 (Кемеровский 90), Россия; 5 – K-14584 (*Praefkt*), Германия; 6 – K-14771 (*Coken 60-178*), США; 7 – K-14438 (1-6 1113), Польша; 8 – K-1766 (Местный), США; 9 – K-15187 (Эклинс), Россия; St – Астер (стандарт)

Отличия в частоте встречаемости аллелей АКЛ могут быть вызваны тем, что варианты A2, B1, B4, C3, C2 и C1 сцеплены с адаптивно значимыми или хозяйственно ценными ассоциациями генов, дающими преимущества несущим их особям. В ходе селекционной работы отбираются генотипы, обладающие этими ассоциациями генов, а, следовательно, возрастает и частота встречаемости маркирующих их аллелей.

Количество образцов с неидентифицированными аллелями по авенин-кодирующим локусам варьировало от 10,1 % (по локусу *Avn C*) до 39,9 % (по локусу *Avn B*). Нами не проведена идентификация аллелей АКЛ для песчаного и абиссинского овса, так как ди- и тетраплоидные виды отсутствуют в каталоге генетической номенклатуры. Для того чтобы оценить полиморфизм проламинов всей исследуемой коллекции с учетом образцов с неидентифицированными аллелями АКЛ, был охарактеризован компонентный состав авенинов проанализированных видов.

Исследованные виды овса отличались по общему количеству обнаруженных в спектрах образцов компонентов проламина. В результате анализа коллекции образцов абиссинского овса было обнаружено наименьшее число компонентов авенина – 7. В спектрах запасных белков образцов вида *A. strigosa* выявлено 24 различных белковых компонента, *A. byzantina* – 59,

A. sativa – 160. Таким образом, наибольший уровень полиморфизма авенинов характерен для гексаплоидных видов овса, что является следствием активно ведущейся с ними селекционной работы.

Всего в результате анализа электрофоретических спектров образцов овса нами обнаружено 173 различных компонента авенина, отличающихся по скорости движения в полиакриламидном геле. Все выявленные компоненты нумеровались, начиная с самого медленноподвижного. Подвижность компонентов авенина возрастала с увеличением пloidности видов: в спектрах образцов песчаного овса быстроподвижные проламины отсутствовали полностью, а в спектрах образцов посевного овса такие белки присутствовали в максимальном количестве. Из всего числа обнаруженных компонентов авенина 65,8 % выявлены в электрофореграммах образцов только одного вида овса, что указывает на их видоспецифичность. Установлено, что 12 белковых фракций встречались в спектрах образцов трех различных видов. Для видов *A. sativa*, *A. byzantina* и *A. strigosa* общими были 9 компонентов; для *A. sativa*, *A. byzantina* и *A. abyssinica* – 2; для *A. sativa*, *A. abyssinica* и *A. strigosa* – 1. Появление одних и тех же компонентов авенина в спектрах образцов разных видов может быть следствием родства этих видов и их геномов [3]. В частности, в геномный

состав всех исследованных нами видов входит геном А и обнаруженные общие компоненты могут выступать в качестве его маркеров.

Известно, что кластеры генов, контролирующих синтез проламинов, возникают в результате последовательных множественных дупликаций и дивергенции предковых генов [18]. Нами была оценена роль компонентов, общих для исследованных ди-, тетра- и гексаплоидных видов, в формировании блоков компонентов авенинов.

Для этого выявленные 12 общих белковых фракций из спектров образцов песчаного и абиссинского овса были сопоставлены с компонентами, входящими в состав блоков, контролируемых локусами *Avn A*, *Avn B* и *Avn C* гексаплоидных видов. В результате установлено, что компонент № 119, общий для спектров гексаплоидов и абиссинского овса, входил в состав блоков С1, С2 и С7 (рис. 2).

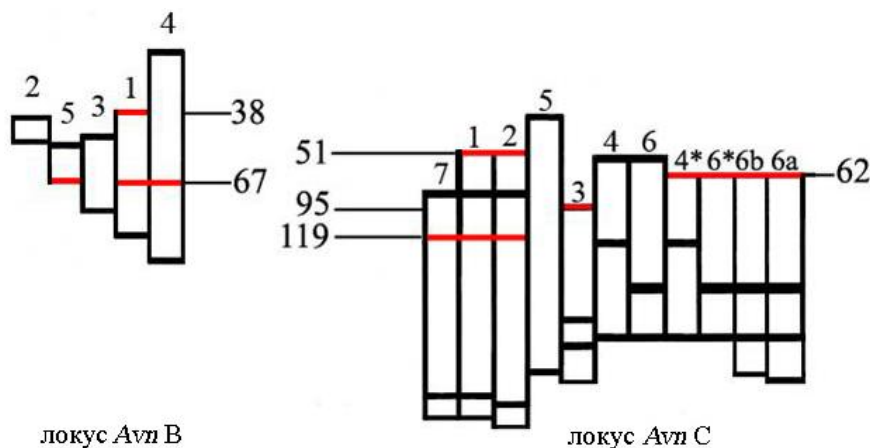


Рис. 2. Компоненты авенина образцов *A. strigosa* и *A. abyssinica*, входящие в состав блоков компонентов проламина гексаплоидных культурных видов рода *Avena L.*, контролируемых локусами *Avn B* и *Avn C*. Красным цветом выделены компоненты авенина, общие для ди-, тетра- и гексаплоидных видов овса

Из белковых фракций, общих для посевного, византийского и песчаного овса, компонент № 51 входил в состав аллельных блоков С1 и С2, компонент № 62 – в состав блоков С4*, С6*, С6b и С6а, а № 95 – в состав блока С3. Компонент № 38 выявлен в составе блока В1, а № 67 – блоков В1, В4 и В5, контролируемых локусом *Avn B*. Известно, что дивергенция кластеров генов, контролирующих синтез проламинов, приводит к появлению семейств блоков проламинов [15]. Таким образом, присутствие одних и тех же компонентов авенина в нескольких блоках указывает на процесс дивергенции авенин-кодирующих кластеров и принадлежность таких блоков к одному семейству. По нашему мнению, гены, контролирующие синтез вышеназванных общих компонентов у образцов *A. strigosa* и *A. abyssinica*, были исходными для последующего формирования кластеров генов гексаплоидных видов.

Выводы

1. В результате идентификации аллелей авенин-кодирующих локусов образцов культурных гексаплоидных видов овса установлено, что по локусу *Avn A* максимальную частоту встречаемости имел аллель А1, по локусу *Avn B* – аллели В1 и В4, по локусу *Avn C* – С3, С2 и С1. Выявлены ранее неидентифицированные блоки компонентов авенина, контролируемые локусом *Avn C*, которым присвоены номера С4*, С6*, С6а и С6b.

2. Пранализированные виды овса отличались по общему количеству обнаруженных в спектрах образцов компонентов авенина. В спектрах образцов *A. strigosa* выявлено 24 различных белковых компонента, *A. Abyssinica* – 7, *A. byzantina* – 59, *A. sativa* – 160. Высокий уровень полиморфизма авенинов гексаплоидных видов овса является следствием активно ведущейся с ними селекционной работы.

3. В ходе анализа электрофоретических спектров проламинов образцов культурных видов овса выявлено 173 различных компонента авенина, из которых 12 встречались в спектрах образцов трех различных видов и маркировали геном А.

4. В спектрах песчаного и абиссинского овса обнаружено 6 компонентов авенина, входивших в состав блоков компонентов проламина гексаплоидных видов. По нашему мнению, гены, контролирующие синтез этих компонентов у образцов *A. strigosa* и *A. abyssinica*, были исходными для последующего формирования кластеров генов гексаплоидных видов.

Литература

1. Лоскутов И.Г. Генетические ресурсы овса и ячменя – источник результативной селекции в России // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы: докл. II Вавиловской междунар. конф. (Санкт-Петербург, 26–30 ноября 2007 г.). – СПб.: Изд-во ВИР, 2009. – С. 200–205.
2. Леяго Ю.В., Тоболова Г.В., Белкина Р.И. Оценка сортов мягкой яровой пшеницы по технологическим свойствам и биохимическим признакам // Агропродовольственная политика России. – 2015. – № 5. – С. 64–67.
3. Лоскутов И.Г. Роль молекулярно-биологических исследований в познании генофонда овса и его эффективном использовании в селекции // Аграрная Россия. – 2008. – № 3. – С. 14–19.
4. Зобова Н.В., Шевцова Л.Н., Сурин Н.А. Сортовая идентификация и семенной контроль ячменя по запасным белкам семян – гордеинам // Вестн. КрасГАУ. – 2004. – № 6. – С. 77–80.
5. Остапенко А.В., Тоболова Г.В. Применение метода электрофореза проламинов овса для определения гибридной природы зерен F₁ // Вестн. КрасГАУ. – 2017. – № 2. – С. 14–21.
6. Новосельская-Драгович А.Ю. и др. Изучение генетического разнообразия сортов мягкой озимой пшеницы по глиадинкодирующим локусам // Генетика. – 2015. – Т. 51. – № 3. – С. 324–334.
7. Ананьев Е.В., Чернышев А.И. Молекулярная организация генома растений // Организация генома: сб. науч. тр. – М.: Наука, 1989. – С. 218–236.
8. Зобова Н.В., Онуфриенок Т.В., Чуслин А.А. Особенности полиморфизма проламинов сортов ячменя, возделываемых в Красноярском крае // Достижения науки и техники АПК. – 2014. – № 6. – С. 7–10.
9. Alnaddaf L.M., Moualla M.Y., Kalhout A.R. Genetic Variability in Some Syrian Wheat Genotypes using Storage Proteins // Asian Journal of Agricultural Sciences. – 2011. – V. 3(6). – P. 506–515.
10. Ибрагимова М.З., Остапенко А.В. Характеристика генетического разнообразия сибирских сортов овса *Avena L.* по спектрам авенина // Вестн. КрасГАУ. – 2016. – № 6. – С. 126–133.
11. Gubareva N.K. et al. Avenins as markers in oat breeding and seed production // The 10th International Oat Conference: Innovation for the Food and Health: Abstracts of oral and poster presentation. – 2016. – P. 167–168.
12. 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. – Т. 30. – № 12. – С. 14–16.
13. Kim S.J., Charbonnier L., Mosse J. Heterogeneity of avenin, the oat prolamin. Fractionation, molecular weight and amino acid composition // Biochem. Biophys. Acta. – 1978. – V. 537. – P. 22–30.
14. Souza E., Sorrells M.E. Inheritance and distribution of variation at four avenin loci in North American oat germ plasm // Genome. – 1990. – V. 33. – № 3. – P. 416–424.
15. Портянко В.А. и др. Генетический контроль авенинов и принципы их классификации // Генетика. – 1987. – Т. 23. – С. 845–853.
16. Bushuk W., Zillman R.R. Wheat cultivar identification by gliadin electrophoregrams. I. Apparatus, method and nomenclature // Canadian Journal of Plant Science. – 1978. – V. 58 (2). – P. 505–515.
17. Остапенко А.В., Тоболова Г.В. Анализ частоты встречаемости аллелей авенинкодирующих локусов у сортов овса // Аг-

- рарный научный журнал. – 2015. – № 12. – С. 24–26.
18. *Конарев А.В.* Использование молекулярных маркеров в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // *Аграрная Россия*. – 2006. – № 6. – С. 4–23.
9. *Alnaddaf L.M., Moualla M.Y., Kalhout A.R.* Genetic Variability in Some Syrian Wheat Genotypes using Storage Proteins // *Asian Journal of Agricultural Sciences*. – 2011. – V. 3(6). – P. 506–515.
10. *Ibragimova M.Z., Ostapenko A.V.* Harakteristika geneticheskogo raznoobrazija sibirskih sortov ovsa Avena L. po spektram avenina // *Vestn. KrasGAU*. – 2016. – № 6. – S. 126–133.

Literatura

1. *Loskutov I.G.* Geneticheskie resursy ovsa i jachmenja – istochnik rezul'tativnoj selekcii v Rossii // *Geneticheskie resursy kul'turnyh rastenij v XXI veke: sostojanie, problemy, perspektivy: dokl. II Vavilovskoj mezhdunar. konf. (Sankt-Peterburg, 26–30 nojabrja 2007 g.)*. – SPb.: Izd-vo VIR, 2009. – S. 200–205.
2. *Letjago Ju.V., Tobolova G.V., Belkina R.I.* Ocenka sortov m'jagkoj jarovoj pshenicy po tehnologicheskim svojstvam i biohimicheskim priznakam // *Agroproduovostvennaja politika Rossii*. – 2015. – № 5. – S. 64–67.
3. *Loskutov I.G.* Rol' molekularno-biologicheskikh issledovanij v poznanii genofonda ovsa i ego jeffektivnom ispol'zovanii v selekcii // *Agrarnaja Rossija*. – 2008. – № 3. – S. 14–19.
4. *Zobova N.V., Shevcova L.N., Surin N.A.* Sortovaja identifikacija i semennoj kontrol' jachmenja po zapasnym belkam semjan – gordeinam // *Vestn. KrasGAU*. – 2004. – № 6. – S. 77–80.
5. *Ostapenko A.V., Tobolova G.V.* Primenenie metoda jelektroforeza prolaminov ovsa dlja opredelenija gibridnoj prirody zeren F1 // *Vestn. KrasGAU*. – 2017. – № 2. – S. 14–21.
6. *Novosel'skaja-Dragovich A.Ju.* i dr. Izuchenie geneticheskogo raznoobrazija sortov m'jagkoj ozimoj pshenicy po gliadinkodirujushhim lokusam // *Genetika*. – 2015. – T. 51. – № 3. – S. 324–334.
7. *Anan'ev E.V., Chernyshev A.I.* Molekuljarnaja organizacija genoma rastenij // *Organizacija genoma: sb. nauch. tr.* – M.: Nauka, 1989. – S. 218–236.
8. *Zobova N.V., Onufrienok T.V., Chuslin A.A.* Osobnosti polimorfizma prolaminov sortov jachmenja, vzdelyvaemyh v Krasnojarskom krae // *Dostizhenija nauki i tehniki APK*. – 2014. – № 6. – S. 7–10.
11. *Gubareva N.K.* et al. Avenins as markers in oat breeding and seed production // *The 10th International Oat Conference: Innovation for the Food and Health: Abstracts of oral and poster presentation*. – 2016. – P. 167–168.
12. *Fomina M.N., Tobolova G.V., Ostapenko A.V.* Ispol'zovanie metoda jelektroforeza prolaminov v pervichnom semenovodstve na primere sorta ovsa Otrada // *Dostizhenija nauki i tehniki APK*. – 2016. – T. 30. – № 12. – S. 14–16.
13. *Kim S.J., Charbonnier L., Mosse J.* Heterogeneity of avenin, the oat prolamin. Fractionation, molecular weight and amino acid composition // *Biochem. Biophys. Acta*. – 1978. – V. 537. – P. 22–30.
14. *Souza E., Sorrells M.E.* Inheritance and distribution of variation at four avenin loci in North American oat germ plasm // *Genome*. – 1990. – V. 33. – № 3. – P. 416–424.
15. *Portjanko V.A.* i dr. Geneticheskij kontrol' aveninov i principy ih klassifikacii // *Genetika*. – 1987. – T. 23. – S. 845–853.
16. *Bushuk W., Zillman R.R.* Wheat cultivar identification by gliadin electrophoregrams. I. Apparatus, method and nomenclature // *Canadian Journal of Plant Science*. – 1978. – V. 58 (2). – P. 505–515.
17. *Ostapenko A.V., Tobolova G.V.* Analiz chastoty vstrechaemosti allelej avenin-kodirujushhih lokusov u sortov ovsa // *Agrarnyj nauchnyj zhurnal*. – 2015. – № 12. – S. 24–26.
18. *Konarev A.V.* Ispol'zovanie molekularnyh markerov v reshenii problem geneticheskikh resursov rastenij i selekcii // *Agrarnaja Rossija*. – 2006. – № 6. – S. 4–23.

