

Продолжились работы по полевому фенотипированию и по созданию и сохранению геномной коллекции староместных сортов и диких видов рода *Avena* в более расширенном виде

В 2021 г. было продолжено полевое фенотипирование и размножение с целью выделения ДНК для создания геномной коллекции образцов культурных и диких видов овса из мировой коллекции ВИР на полях Пушкинских лабораторий ВИР. В полевом изучении стандартом служил районированный в Ленинградской области сорт Привет (к-14787, Московская обл.), который располагался в посеве через каждые 20 делянок. Посев проведен в оптимальный срок – 10 мая на делянках 1 м². Всходы отмечены 17 мая. Почвы опытного поля дерново-подзолистые легкосуглинистые, легкие по механическому составу, с низкой влагоемкостью и хорошей воздухопроницаемостью. Предшественником овса в севообороте был картофель. Погодные условия в период вегетации 2021 г. существенно отличались от средних многолетних показателей. В мае было 17 дождливых дней и выпало 139 мм осадков (296% от нормы), большая часть которых пришлась на вторую и третью декады мая, т.е. после посева овса. Среднемесячная температура воздуха была близка к средним показателям, но вторая декада мая была жаркой, в среднем 18,6°C, что на 8,2°C выше нормы. Максимальная температура в этот период составила 31°C. Обильные осадки и высокая температура воздуха способствовали быстрому появлению всходов, но длительный избыток влаги на делянках замедлил рост растений. Жаркая погода сохранилась и в июне. Повышение средних многолетних температур достигло рекордного значения +5,3°C. Средняя температура воздуха за месяц составила 21,4°C, а максимальная 35,9°C. Июнь был сухим, за исключением одного ливневого дождя в третьей декаде выпало 22 мм осадков (32% от нормы). Выметывание у большинства образцов отмечено в начале третьей декады июня. В июле средняя температура воздуха составила 23,1°C (на 4°C выше нормы), максимальная температура 34,2°C. Осадков выпало 50 мм (60% от нормы), но большая их часть в виде ливневых дождей в третьей декаде июля. Из-за жары и недостатка влаги после выметывания овес быстро перешел к созреванию (запалу). Большинство образцов созрели к концу июля – началу августа. Первая декада августа была теплая (в среднем 17,8°C) и дождливая. Выпало 106 мм осадков (122% от месячной нормы). Вторая декада августа была теплее обычного на 1°C и с минимальным количеством осадков. Уборку коллекции провели с 2 по 17 августа. Аномальная погода полевого сезона 2021 года способствовала резкому ускорению созревания и снижению урожая большинства образцов. В полевое изучение были 25 местных образцов овса, относящихся к четырем культурным видам с различным уровнем плоидности: *A. strigosa* Schreb. (диплоид) subsp. *brevis*, subsp. *strigosa*, subsp. *nudibrevis*; *A. abyssinica* Hochst. (тетраплоид); *A. byzantina* C. Koch. (гексаплоид); *A. sativa* L. (гексаплоид) subsp. *sativa* и subsp. *nudisativa*. Все образцы происходили из 10 стран Европы, Азии, Африки и Америки. Образцы высевались на делянках площадью 0,5 м² в полевом севообороте.

Кроме того, материалом исследования послужили 34 образца диких видов овса из коллекции ВИР, относящиеся к 4 видам из 10 стран мира. Образцы с различным уровнем плоидности: тетраплоидные – *A. barbata* Pott. из Ирана, *A. magna* Murph. et Terr. из Марокко; гексаплоидные – *A. ludoviciana* Dur. из Краснодарского кр., Турции, Израиля, Ирана, Ирака и Сирии, *A. sterilis* L. из Алжира, Турции, Израиля, Ирака, Ирана, Ливана и Туниса. Образцы высевали на делянках 0,2 м². В течение вегетации проводились фенологические наблюдения и оценки по методике ВИР (Лоскутов и др., 2012). Продолжительность периода

от всходов до выметывания у местных образцов культурных видов составила от 42 до 62 дней, у стандарта – сорта Привет – 43 дня. Из-за жаркой сухой погоды период выметывания до созревания был значительно короче, чем в предыдущие годы: у стандарта – 20 дней, у местных образцов – от 19 до 40 дней. Большинство образцов «сгорели» к концу июля. Продолжительность вегетации у местных образцов в 2021 г. колебалась от 65 до 92 дней, у стандарта – 63 дня, за 65-66 дней созрели пленчатые образцы *A. strigosa* – из Смоленской области (к-2170), Великобритании (к-4480), Испании (к-5195), Португалии (к-5233), образец *A. abyssinica* (к-4585, Эфиопия), пленчатые образцы *A. sativa* – из Германии (к-928) и Тамбовской обл. (к-1180). Позднеспелыми (92 дня) были образцы *A. byzantina* из США (к-1785) из Туниса (к-15252), один образец *A. abyssinica* из Эфиопии (к-5081). Образцы культурных видов различались по высоте растений. Стандарт имел высоту в среднем – 76 см, местные образцы от 70 до 140 см. Высокими (выше 130 см) были образцы *A. strigosa* subsp. *brevis* – из Великобритании (к-4480) и Португалии (к-5233). Короткостебельными (80 см и ниже) были образцы *A. abyssinica* из Эфиопии (к-4585, к-5081, к-14811), образец *A. byzantina* (к-15252, Тунис) и местный образец *A. sativa* (к-1180, Тамбовская обл.). Большинство культурных видов проявили высокую устойчивость к полеганию. Незначительной склонностью к полеганию отличались образцы *A. strigosa* (устойчивость к полеганию – 7 баллов). Проведена полевая оценка устойчивости к болезням овса на естественном инфекционном фоне. В 2021 г. основными заболеваниями на посевах овса были ВЖКЯ (вирус желтой карликовости ячменя) и гельминтоспориоз. Поражение ВЖКЯ у стандарта составило 7 баллов, у местных образцов от 0 до 5 баллов. Поражение гельминтоспориозом было незначительным из-за низкой инфекционной нагрузки и не превышало 3 баллов. После уборки урожая в первой декаде августа проведена оценка массы 1000 зерен. Самое мелкое зерно имели голозерные образцы *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* из Великобритании (к-4035 и к-14943) – 7,8 и 5,6 г. Мелкое зерно было у пленчатых образцов *A. strigosa* и голозерных образцов *A. sativa*: от 13,9 до 22,0 г. Среднее по крупности зерно – 31,9 г было у образца *A. sativa* (к-928, Германия). Крупное зерно (выше 36 г) имели образцы *A. byzantina* из Туниса (к-15252), США (к-1785) и у местного образца *A. sativa* (к-1180 из Тамбовской обл.). Последний имел и самую продуктивную метелку (около 2 г). Комплексным показателем продуктивности образца является масса зерна с 1 м². Средняя урожайность стандарта – сорта Привет составила 347 г/м². Превысили стандарт два пленчатых образца *A. sativa*: старейший образец из коллекции ВИР, собранный в самом начале XX века в Германии (к-928) – 394 г/м² и местный образец из Тамбовской области (к-1180) – 564 г/м².

В 2021 г. продолжительность периода вегетации у диких видов овса была длиннее, чем у стандарта и колебалась от 78 до 136 дней. Первая половина вегетации от всходов до выметывания продолжилась от 46 до 108 дней, от выметывания до созревания – от 24 до 49 дней. Самыми позднеспелыми в изучении были образцы *A. ludoviciana* из Краснодарского края с периодом вегетации от 122 до 136 дней. Самым ранним был образец *A. ludoviciana* из Ирана (к-403), который созрел за 78 дней на 15 дней позже стандарта. Период вегетации у образцов *A. sterilis* составил 85-92 дня, у *A. barbata* – 122 дня, у *A. magna* – 85 и 89 дней. Высота растений у образцов была ниже, чем в предыдущие годы и изменялась в пределах от 40 до 110 см, что связано с высокой температурой воздуха и недостатком влаги в июне и июле. Среднюю высоту (90-110 см) имели 21 образец. Самыми короткими были образцы *A. ludoviciana* (к-432, к-435) из Ирака с высотой растений 40 и 50 см. Образец *A. barbata* имел высоту 110 см, образцы *A. magna* – 85 и 90 см, у образцов *A. sterilis* – от 60 до 110 см,

у *A. ludoviciana* – от 40 до 100 см. Основным заболеванием на растениях овса в 2021 г. был вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ). Поражение составило от 1 до 5 баллов, у стандарта – 7 баллов. Корончатая ржавчина появилась с опозданием и задела только позднеспелые образцы *A. ludoviciana* из Краснодарского кр., у которых поражение составило 3-5 баллов.

В результате изучения был выделен интересный исходный материал для селекции с повышенной зерновой продуктивностью и устойчивостью к болезням среди культурных и диких видов овса. Из размноженных образцов выделено ДНК для создания геномной коллекции ВИР.

С помощью секвенирования нового поколения (next-generation sequencing, NGS, на платформе Illumina) выявляющего весь набор маркерных последовательностей в комплексном аллополиплоидном геноме мы предполагаем получить наиболее значимые различия между микровидами из родства *A. fatua* и *A. sativa*

При помощи NGS секвенировать культурные виды (*A. sativa* и его разновидности), и гибриды, для выяснения подлинной геномной конституции

Будет завершен молекулярно-филогенетический анализ представителей рода *Avena* и прояснена картина родства между дикими видами рода

На основании современных молекулярно-филогенетических данных будут сформулированы гипотезы о происхождении староместных сортов овса

Исследование редких сорных-полевых видов и разновидностей овса.

Для прояснения таксономического статуса редких сорных видов представляет большой интерес исследование группы родства *A. sativa* (*A. aggr. sativa*) и *A. fatua* (*A. aggr. fatua*). В *A. aggr. sativa* включают, в частности, такие виды и разновидности, как эндемик Поволжья *A. volgensis* (Vavilov) Nevski (= *A. sativa* var. *volgensis* Vavilov), *A. sativa* var. *kasanensis* Vavilov, *A. sativa* var. *segetalis* Vavilov, европейско-среднеазиатский *A. macrantha* (Hack.) Nevski (= *A. sativa* var. *asiatica* Vavilov), европейско-кавказско-сибирский *A. georgica* Zuccagni (= *A. sativa* var. *prae-gravis* Krause), евросибирско-дальневосточный *A. orientalis* Schreb., преимущественно южноевропейско-среднеазиатский *A. persica* Steud. (= *A. sativa* var. *persica* Vavilov). К *A. aggr. fatua* относят, например, европейско-кавказско-сибирский *A. intermedia* T. Lestib., преимущественно европейско-североамериканский *A. cultiformis* (Malzew) Malzew, европейский *A. aemulans* Nevski и южноевропейско-среднеазиатский *A. occidentalis* Durieu (= *A. fatua* subsp. *meridionalis* Malzew).

Ареал сорно-полевых видов овса когда-то охватывал весь зерновой пояс, занимая пространства от южных до полярных районов земледелия. Такая обширная география способствовала формированию широкого внутривидового разнообразия. Сорно-полевые виды рода *Avena* L. – это специализированные сорняки полбы, овса и ячменя, распространяются они с зерном культурных растений, засоряя посевы. Сегодня, в условиях интенсивного земледелия, эти виды встречаются очень редко, а некоторые, возможно, уже

исчезли из природы. Между тем, широкий диапазон адаптации сорно-полевых видов к неблагоприятным факторам внешней среды, их приспособленность к разнообразным почвенно-климатическим условиям, устойчивость к патогенным организмам – представляет уникальный источник исходного материала для селекции (Лоскутов, 2007). Изучение внутривидового разнообразия – сборов, сохранившихся в коллекции генетических ресурсов овса (ВИР), показало, что сорно-полевые виды имеют четкую географическую приуроченность и локализуются, в основном, на территории Ирана, Грузии и России (республики Башкортостан, Дагестан, Татарстан и Чувашия).

Нами впервые были секвенированы маркерные последовательности ITS1–гена 5.8S рРНК–ITS2 у разновидностей *A. sativa* и *A. fatua*. Геномную ДНК выделяли из семян СТАВ методом (Doyle & Doyle 1987) с модификациями, а также используя Qiagen DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen Inc., Valencia, CA, USA). Для амплификации района ITS1–5.8S рДНК–ITS2 ядерного генома в ходе полимеразной цепной реакции использовались праймеры: Its-1P (Ridgway et al., 2003) и Its-4 (White et al., 1990).

Все виды и разновидности сформировали отдельную кладу с хорошим уровнем поддержки, при этом их различия между собой невелики (p-distance от 0.003 до 0.02). Все они гексаплоиды с геномом ACD (Loskutov, Rines, 2011), при этом следует помнить, что секвенирование по Сэнгеру выявляет лишь наиболее массовый вариант субгенома в полиплоидном геномном наборе. Эта клада соответствует А-геному гексаплоидных овсов, в нее также входит ряд образцов *A. sativa* (из Южной Кореи и из Греции) и *A. fatua* (из Южной Кореи и Китая).

Характерная особенность ITS-последовательностей видов – внутригеномный полиморфизм в позициях 46 и 101 (ITS1), 226 (5.8S рДНК), 301, 308, 543 (ITS2). Так, у *A. georgica*, *A. occidentalis*, образца *A. persica* из Дагестана, *A. sativa* var. *segetalis* в позиции 46 стоит А и G (у *A. volgensis*, *A. volgensis* var. *kasanensis*, образца *A. persica* из Ирана в позиции 46 находится А, у некоторых образцов *A. sativa* из Греции – G, у *A. intermedia* из Китая (провинция Сычуань) – G, и у некоторых образцов *A. sativa* из Греции – А. Такой же полиморфизм у вышеназванных образцов наблюдается и в позиции 101, там С и Т у *A. volgensis*, *A. macrantha*, *A. volgensis* var. *kasanensis*, *A. persica* в этом положении стоит С, у *A. intermedia* из Сычуаня Т, греческие образцы *A. sativa* – либо С, либо Т. Не все образцы *A. sativa* попадают в кладу с видами: например, некоторые образцы из Греции имеют в позиции 143 (5.8S рДНК) аутапоморфную делецию трех нуклеотидов.

Кроме того, для прояснения филогенетического положения видов из агрегатов *A. sativa* и *A. fatua* нами было проведено локус-специфичное секвенирование следующего поколения (NGS) маркерных последовательностей ITS1–гена 5.8S рРНК на платформе Illumina. Мы

обработали результаты NGS-секвенирования «популяции» ITS-последовательностей полиплоидных геномов *Avena* с помощью программы TCS (Clement et al., 2000). Алгоритм TCS основан на вероятностном методе статистической парсимонии и позволяет определять вероятность связи между всеми гаплотипами с индикацией числа мутаций, по которым различаются исследуемые гаплотипы. Результаты TCS-расчетов были обработаны в программе TCS BU (Múrias dos Santos et al., 2016).

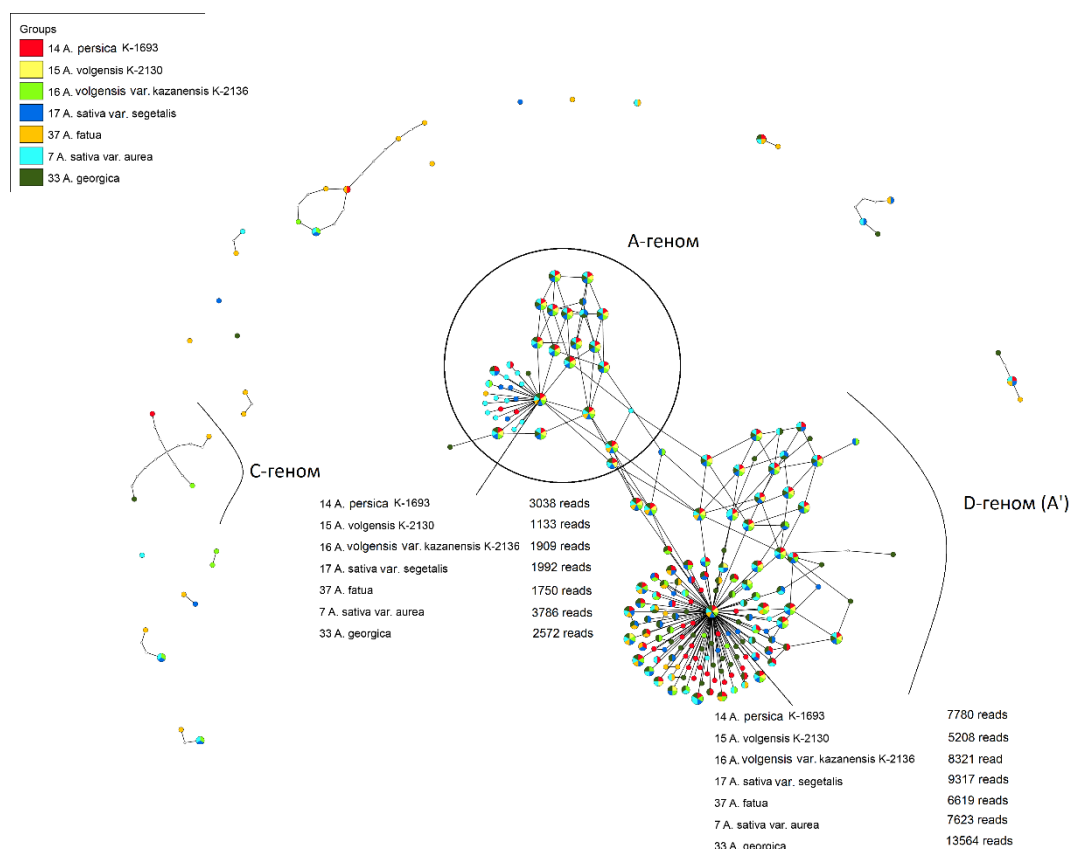


Рис. 1. Схема, отражающая родство риботипов видов и разновидностей из агрегатов *A. sativa* и *A. fatua*, построенная с помощью программы TCS 1.2 и визуализированная в программе TCS BU.

Результаты NGS выявили два наиболее представленных по количеству последовательностей семейства риботипов в полиплоидном геномном наборе, общих почти для всех исследованных видов и разновидностей из родства *A. fatua* и *A. sativa* (Рис. 1). Эти два семейства риботипов соответствуют последовательностям А-генома и D (А')-генома, который, как предполагалось ранее является вариантом генома А (Лоскутов, 2007). При этом большинство риботипов в этих субгеномах оказались общими для всех исследованных образцов. Для *A. persica* и *A. georgica* показано и наличие уникальных видоспецифичных риботипов, содержащих последовательности исключительно этих видов, числом чуть более

двухсот ридов для каждого. Полученные данные позволяют предположить, что мы имеем дело с начальными процессами видообразования в этой очень близкородственной группе гексаплоидных овсов. Именно поэтому, по результатам молекулярно-филогенетических исследований достаточно сложно разделить эту группу на отдельные виды. Тем не менее, мы видим вероятное начало обособления двух видов: *A. persica* и *A. georgica*. Так же вызывает большой интерес то, что последовательности С-генома в общем пуле последовательностей гексаплоидов не обнаружены, они располагаются отдельно, образуя очень небольшую фракцию (всего 44 ридов), вероятно сильно измененную процессами постгибридизационной трансформации. Наши данные подтверждаются цитогенетическими исследованиями. Метод FISH показал, что С-субгеномы полиплоидных видов овса потеряли большую часть рДНК, и на них удается выявить только очень слабые 35S рДНК-позитивные сигналы (Badaeva et al., 2010).

Предварительные результаты этой работы были опубликованы:

Гнутиков А. А., Носов Н. Н., Лоскутов И. Г., Блинова Е. В., Родионов А. В. (2021) Молекулярно-филогенетическое исследование редких сорно-полевых видов рода *Avena* L. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XX международной научно-практической конференции (29 сентября–1 октября 2021 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2021. № 20, (в печати)

Исследование видов овса с С-геномом

Сравнительный анализ морфологии митотических хромосом видов в роде *Avena* L. показал, что диплоидные виды овса могут иметь геномы А или С-типа, при этом было предложено различать три варианта С-геномов и пять вариантов А-генома.

При помощи метода NGS мы проанализировали геномную конституцию всех известных на сегодняшний день диплоидных видов с геномом С: *Avena clauda* (Cp 2x), *A. pilosa* (Cp 2x), *A. ventricosa* (Cv 2x), *A. bruhnsiana* (Cv? 2x), а также в анализ был взят тетраплоидный вид с С-геномом *A. macrostachya* (CmCm 4x).

Среди отобранных для анализа диплоидов особое положение занимает *A. bruhnsiana* Gruner, в настоящее время в естественных условиях уже не встречающийся. *A. bruhnsiana* произрастал на Апшеронском полуострове (Азербайджан) у прибрежных песков в ненарушенных растительных сообществах с *Avena ventricosa*. По своим морфологическим характеристикам *A. bruhnsiana* близок к виду *A. ventricosa* (Мальцев, 1930; Цвелев, 1976; Loskutov, Rines, 2011). Сходство этих видов настолько велико, что многие ботаники рассматривают *A. bruhnsiana* в качестве синонима *A. ventricosa* (Ladizinsky, Zohari, 1971; Цвелев, 1976; Akhalkatsi et al., 2018). Геномы Cp и Cv различаются по количеству спутничных хромосом: в геномах Cp две пары спутничных хромосом, в геномах Cv – одна. Высказывалось предположение, что *A. bruhnsiana*, возможно, является межвидовым

гибридом (Мусаев, Исаев, 1971). Для точного исследования филогенетического положения редкого эндемика *A. bruhnsiana* среди родственных видов мы провели локус-специфичное секвенирование нового поколения (NGS) на платформе Illumina. Было показано, что геномами показало, что вид с одним NOR *A. ventricosa* демонстрирует один доминирующий вариант рДНК риботип Cm1 (12560 reads, 81% от общего числа ридов) (Рис. 2). 19% прочтений в этом геноме – минорные варианты мажорной версии рДНК. У тетраплоидного вида *A. macrostachya* мы видим два тесно связанных мажорных риботипа (Cm1A – 4971 рида, 52% и Cm1B 3033 рида, 32%). Минорные варианты тесно связаны с мажорными. У диплоидного вида *A. pilosa* нами найдено 2 основных риботипа – Cp1A (1366 рида, 82%) и Cp1B (1748 рида, 11%). Минорные варианты близки к этим двум мажорным версиям рДНК. Уровень отличий между разными риботипами в исследуемом районе небольшой – один или несколько вариантов однонуклеотидных полиморфизмов и олигонуклеотидных делеций. Совсем другой паттерн риботипов у *A. clauda* рДНК которого удивительно разнообразна. Во-первых, это риботип Cc1A, идентичный риботипу Cp1B (21% ридов) и близкий ему риботип Cc1B (10% ридов). Затем серия риботипов Cc2A, Cc2B and Cc2C, последовательности которого близки рРНК видов с геномами А типа. Для паттерна рДНК этого вида характерно большое число минорных вариантов, одна группа которых формирует «облако» между около мажорных вариантов Cc1B – Cp1B/Cc1A, а вторая группа близка вариантам риботипов из семейства Cc2. Паттерн риботипов *A. bruhnsiana* показывает, что это вид гибридного происхождения, фактически нотовид, в геноме которого основная часть рДНК (67%) представлена риботипом C1v, но 11% генома – это риботип Cc1B (11%) и 2% ридов – риботип Cp1B/Cc1A. Отметим, что близкое родство *A. bruhnsiana* с *A. ventricosa* подтверждается тем, что минорный вариант рДНК с протяженной делецией в районе ITS1, найден только в геномах этих двух видов. Вопрос о том, кто был вторым предком у этого вида, *A. pilosa* или *A. clauda*, требует дальнейших исследований с привлечением методов цитогенетики. Однако можно предполагать, что этим видом был именно *A. clauda*, поскольку в геноме *A. bruhnsiana* кроме рДНК варианта Cc1B можно видеть минорные варианты, близкие риботипам семейства Cc2B – среди reads в геноме у *A. bruhnsiana* мы насчитываем 1,7% таких ридов.

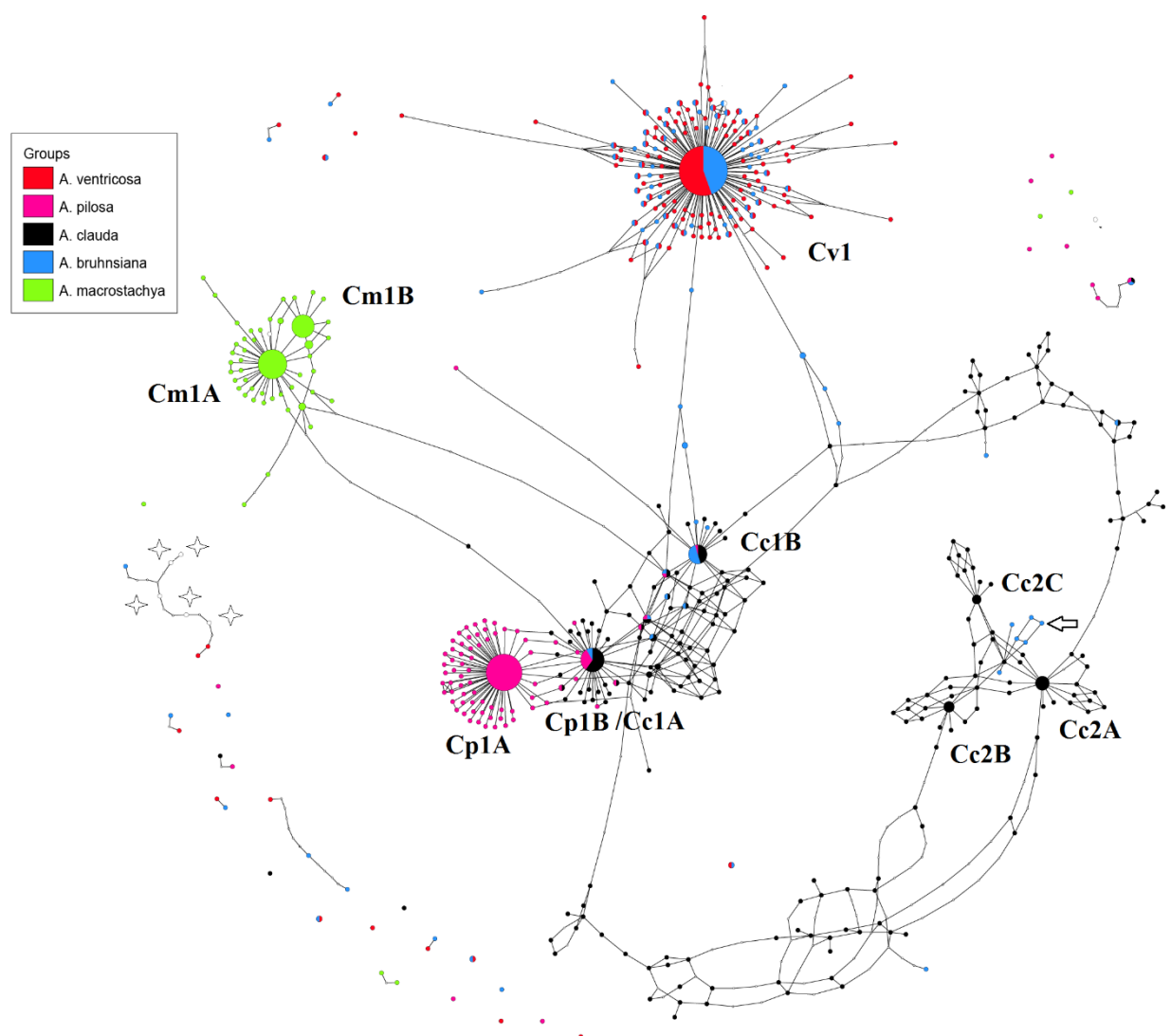


Рис. 2 Схема, отражающая родство риботипов видов овса с С-геномом, построенная с помощью программы TCS 1.2 и визуализированная в программе TCS BU.

Результаты работы опубликованы в статье:

Gnutikov, A. A., Nosov, N. N., Loskutov, I. G., Machs, E. M., Blinova, E. V., Probatova, N. S., Langdon, T., Rodionov, A. V. (2021) New insights into the genomic structure of the Oats (*Avena* L., Poaceae): intragenomic polymorphism of ITS1 sequences of rare endemic species *Avena bruhnsiana* Gruner and its relationship to other species with C-genomes // *Euphytica* (in press)

Исследование диплоидных видов овса с А-геномом

Варианты генома А отличаются друг от друга по числу акроцентрических хромосом. Геномы *A. canariensis* B.R. Baum, Rajhathy & D.R. Sampson (Ac), *A. damascena* Rajhathy & B.R. Baum (Ad), *A. longiglumis* Durieu (Al), и *A. prostrata* Ladiz. (Ap), – видоспецифичны, в то время как разновидность генома As встречается у нескольких диплоидных видов: *A. atlantica* B.R. Baum & Fedak, *A. hirtula* Lag., *A. strigosa* Schreb., *A. wiestii* Steud. (Loskutov, Rines, 2011). Виды с разными вариантами А-генома не скрещиваются, гибриды их могут быть получены, однако они полностью или почти полностью стерильны, в тоже время виды с геномом As в эксперименте скрещиваются, и дают фертильное потомство (Лоскутов,

2001; Ladizinsky 2012). Диплоидные овсы с А-геномом – это преимущественно средиземноморские и ближневосточные растения (Древнее Средиземноморье), как правило, сорные и сорно-рудеральные.

Мы исследовали внутригеномный полиморфизм рДНК у дикорастущих диплоидных овсов с А-геномами, а также у культурного гексаплоида *A. sativa* var. *aurea* Körn.

Наши исследования показали, что диплоидный вид *A. canariensis*, судя по риботипам, занимает обособленное положение среди диплоидов, и лишь очень отдаленно связан с остальными диплоидами – носителями А-генома. *A. canariensis* – это эндемик Канарских островов (Испания). Вид характеризуется своеобразным морфотипом – осыпается целыми колосками и обладает нижней цветковой чешуей с двумя зубцами, что не характерно для остальных диплоидных видов рода *Avena* (Лоскутов, 2007). Кроме того, у растений этого вида лодикулы и эпибласт такого же типа, как у видов-гексаплоидов культурного типа (Baum, 1977). Анализ рДНК вида *A. canariensis* показывает, что в его формировании принимали участие два предковых вида с близкими, но не идентичными риботипами, однако при этом в его геноме есть минорные последовательности рДНК (37 и 39 ридов), идентичные рДНК диплоидам *A. hirtula* и *A. wiestii* (геномы As) и рДНК *A. longiglumis* (Al). Ранее *A. canariensis* считался донором А-генома для полиплоидных видов (Лоскутов, 2007), в частности, для широко распространенного в культуре *A. sativa* L. Последовательности рДНК гексаплоидного *A. sativa* var. *aurea* (геном ACD) можно разделить на два мажорных риботипа (7623 ридов и 3786 ридов), отдаленно связанных с *A. longiglumis*. При этом, представляется весьма любопытным, что в общем пуле риботипов диплоидных видов с разными вариациями А-генома обнаружился минорный компонент (всего 129 ридов), найденный и в геноме *A. sativa* var. *aurea*. Остальные диплоидные виды с А-геномом формируют общую сеть, в которой можно различить некоторые общие для них семейства риботипов. Так, обособленный риботип характерен для *A. longiglumis* (9412 ридов), этот же вариант рДНК второй по массовости в геноме у видов с As-геномами – *A. hirtula* (3479 ридов), *A. wiestii* (2901 рид), и, как минорная фракция, он представлен в геноме вида с геномом Ad *A. damascena* (11 ридов). Редкий эндемичный вид с геномом Ap *A. prostrata*, отличающийся очень небольшими размерами нижних цветковых чешуй и всего растения, имеет набор рибосомных генов, в котором присутствует помимо основного еще и второй риботип, родственные вторым по массовости последовательностям рДНК *A. hirtula* (2959 ридов), *A. wiestii* (2589 ридов), *A. damascena* (3939 ридов). Таким образом, по результатам наших исследований представляется возможным, что геном узкого эндемика *A. canariensis* мог принимать участие в формировании аллополиплоидного генома современных культурных гексаплоидных видов рода *Avena* как один из предковых таксонов. Тем не

менее вклад этого вида в геномную конституцию гексаплоидов (ACD) незначителен, о чем говорит малая доля риботипов, характерных для *A. canariensis*, в геноме гексаплоидов в сравнении с риботипами иного происхождения. Наличие общих риботипов у видов с разными типами А-геномов можно объяснить тем, что это остатки рДНК их общего предка. Вторая гипотеза – это могут быть следы спорадически происходящей гибридизации *A. canariensis* (геном Ac) с диплоидными видами *A. hirtula* и *A. wiestii* (геномы As) и *A. longiglumis* (геном Al). По-видимому, виды *Avena*, носители Al, Ap и As-геномов, являются, в действительности, не первичными диплоидами, репродуктивно изолированными друг от друга, а своеобразным средиземноморским интрогрессивно-гибридизационным комплексом видов (Камелин, 2009), спорадически вступающих в межвидовые гибридизации. Так же, при сравнении геномов диплоидных и гексаплоидных видов оказалось, что геномы диплоидов достаточно далеко отстоят от геномов гексаплоидов. Это может быть связано с тем, что внутри геномов полиплоидов происходят процессы изогенизации последовательностей ITS в полиплоидном геномном наборе (концертной эволюции), в результате которой субгеномы претерпевают так называемое усреднение, то есть становятся более похожими друг на друга, а не на предполагаемых предков (согласно модели эволюции повторенных генов «рождение-и-смерть» (Родионов и др., 2016)).

Предварительные результаты исследования диплоидных видов овса с А-геномом опубликованы:

Носов Н. Н., Гнутиков А. А., Лоскутов И. Г., Блинова Е. В., Родионов А. В. (2021) Геномная конституция диплоидных видов рода *Avena* L. с А-геномом: по данным секвенирования следующего поколения (NGS) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XX международной научно-практической конференции (29 сентября–1 октября 2021 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2021. № 20, (в печати)

Исследование риботипов экспериментально полученных гибридов полиплоидных видов рода *Avena*.

Для выведения зимостойких сортов овса селекционерами была проведена серия экспериментов по скрещиванию *Avena macrostachya* (единственный многолетний перекрестноопыляющийся вид в роде, эндемик Атласских гор) с различными полиплоидными видами овсов. Мы впервые изучили полученные гибриды при помощи секвенирования следующего поколения (NGS) с целью описать современное состояние их геномных композиций.

Гибрид Г/О-512: PR-4Н8-99/08 (*A. macrostachya*) × (((K-1786, EN 2687 (*A. magna*) × K-14026, Terra, голозерный)F2 × (K-11630, Nuprime, голозерный × K-14024, Tibor, голозерный)F2)F2 × (((*Avena fatua* × K-13984, Rhiannon, голозерный)F1 × K-11663, Caesar, голозерный)F2 × (K-12133, Rhea, голозерный × K-14024, Tibor, голозерный)F5)F2 × ((K-7439, местный, голозерный × K-11663, Caesar, голозерный)F2 × (K-14228, Бер 3, голозерный × K-1932, местный, голозерный)F2)F3)F11)F4 × ((K-14226, Бер 1, голозерный × *A. sterilis*)F5

× (K-2076, CAV 6880 (*A. murphyi*) × (K-13593, Nackhafer (голозерный) × K-11663, Caesar, голозерный)F4)F4)F1.

Гибрид 512 имеет в своем составе два наиболее массовых субгенома (Рис. 3). Первый из них (7623 рида) соответствует *A. sativa* (6504 рида) и *A. fatua* (5203 рида). Второй по представленности маркерных сиквенсов субгеном (4524 рида) объединяется со вторыми по массовости риботипами *A. magna* (3598 рида), *A. murphyi* (4443 рида), *A. sterilis* (1820 рида), *A. fatua* (1608 рида) и *A. sativa* (3786 рида). Наиболее представленные варианты риботипов *A. magna* (6900 рида) и *A. murphyi* (5720 рида) соответствуют минорным вариантам у *A. sativa*, *A. fatua* и гибрида 511, главный субгеном *A. sterilis* формирует отдельную группу (6138 рида).

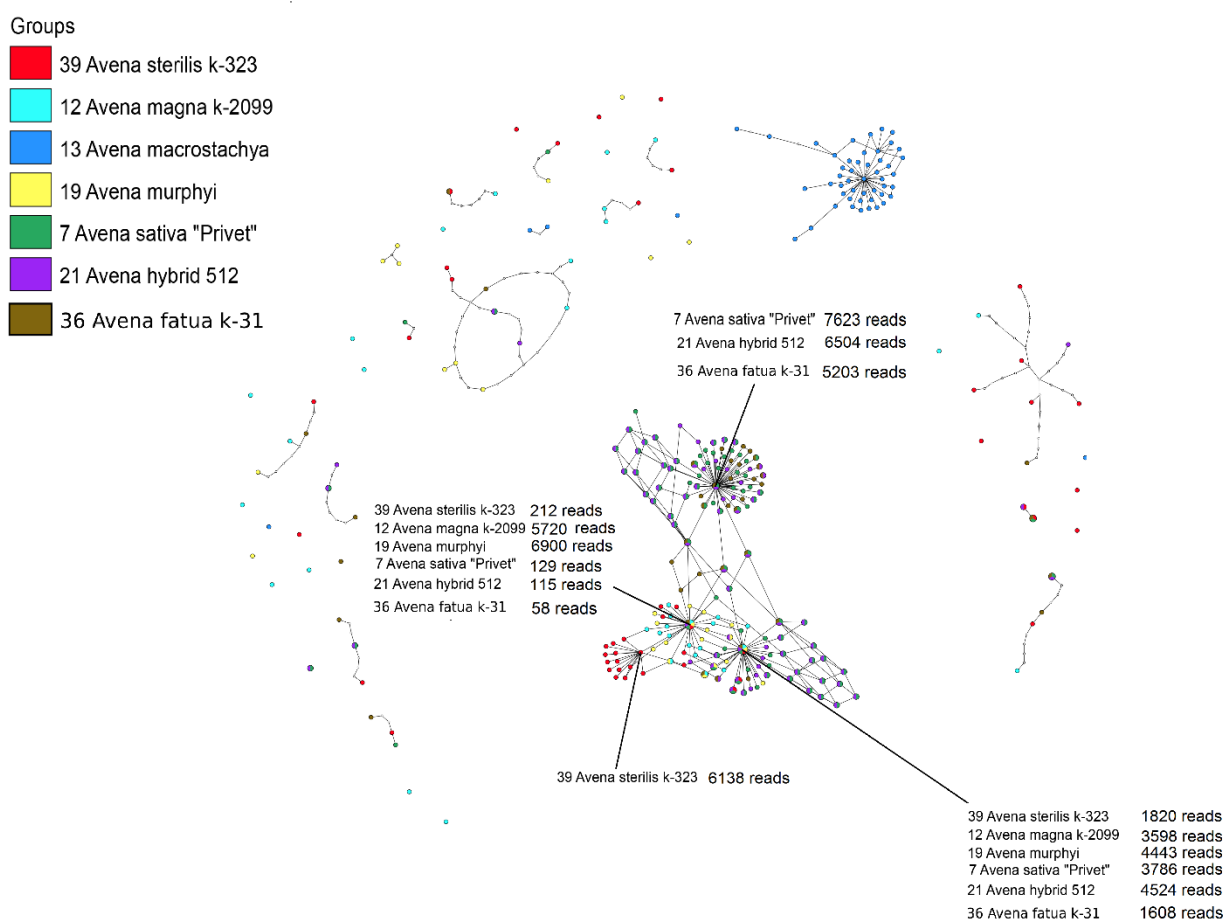


Рис. 3. Схема, отражающая разнообразие и родство риботипов сложного гибрида Г/О-512, построенная с помощью программы TCS 2.1.

Гибрид Г/О-514: PR-4Н8-99/08 (*A. macrostachya*) × K-15075, Flamingsprofi (*A. byzantina*). В сложном гибриде № 514 родительскими таксонами являются виды с геномной конституцией ACD (6x) – *A. sativa* и *A. byzantina*, последовательности *A. macrostachya* элиминированы из гибридного генома (Рис. 4). Они формируют два наиболее массовых

субгенома совместно с субгеномами самого гибрида. При этом *A. byzantina* также формирует один отдельный вариант массовых риботипов (2716 ридов).

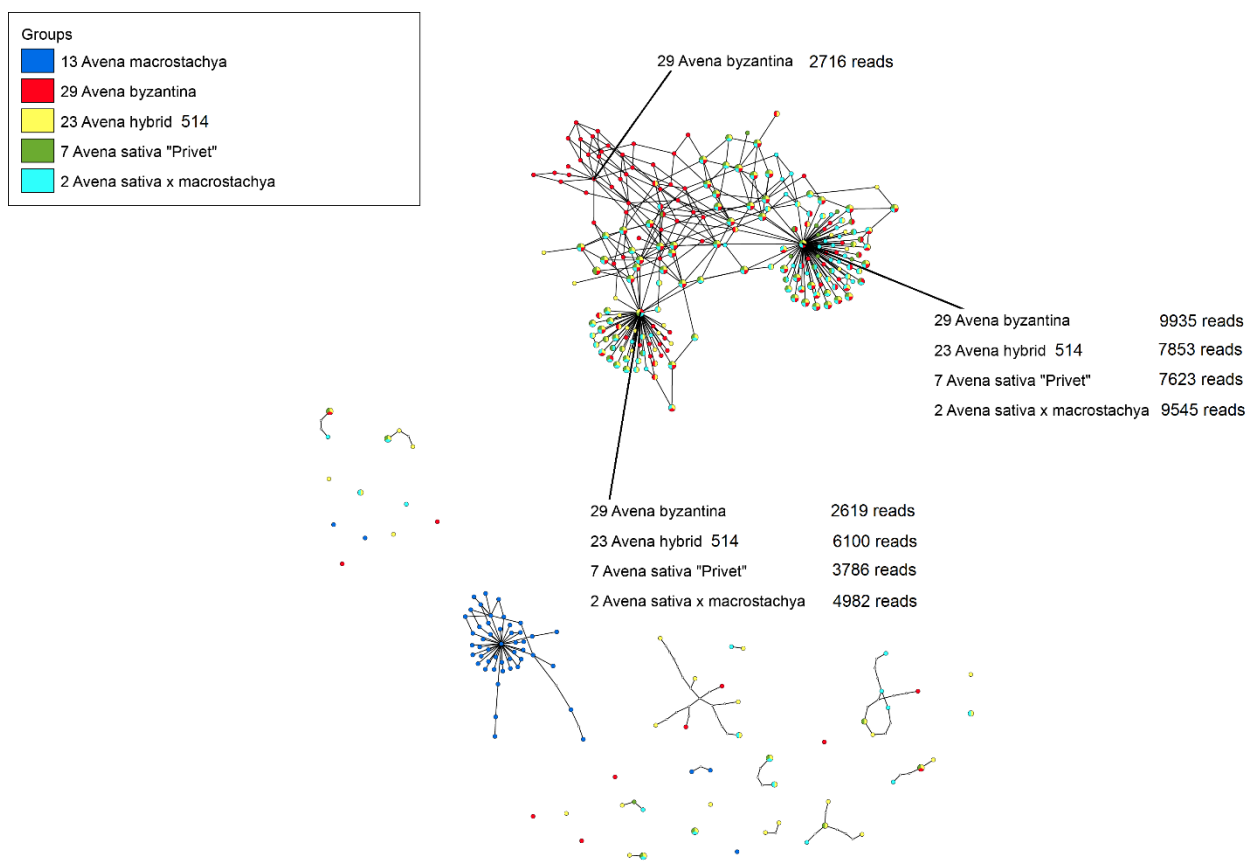


Рис. 4. Схема, отражающая разнообразие и родство риботипов сложного гибрида Г/О-514, построенная с помощью программы TCS 2.1.

№6 Г/О-516 PR-4Н8-99/08 (*A. macrostachya*) × K-15305, Gehl, голозерный)F1 × (((K-1786, EN 2687 (*A. magna*) × K-14026, Terra, голозерный)F2 × (K-11630, Nuprime, голозерный × K-14024, Tibor, голозерный)F2)F2 × (((Avena fatua × K-13984, Rhiannon, голозерный)F1 × K-11663, Caesar, голозерный)F2 × (K-12133, Rhea, голозерный × K-14024, Tibor, голозерный)F5)F2 × ((K-7439, местный, голозерный × K-11663, Caesar, голозерный)F2 × (K-14228, Бег 3, голозерный × K-1932, местный, голозерный)F2)F3)F11)F4 × ((K-14226, Бег 1, голозерный × *A. sterilis*)F5 × (K-2076, CAV 6880 (*A. murphyi*) × (K-13593, Nackhafer (голозерный) × K-11663, Caesar, голозерный)F4)F4)F1.

Сложный гибрид № 516 отличается разнообразием риботипов (типов последовательностей рибосомной ДНК 18S–ITS1). На Рис. 5 мы видим 6 наиболее массовых по частоте риботипов. Самый массовый риботип этого гибрида (6561 рид) закономерно общий с *A. sativa* (7623 рида). Второй по представленности последовательностей вариант субгенома гибрида 516 (4489 ридов) группируется со вторыми по массовости субгеномами *A. sativa* (3786 ридов), *A. murphyi* (4443 рида), *A. sterilis* (1820 ридов) и одного из образцов *A. magna* k-2099 (3598 ридов). Второй изученный образец, *A. magna* k-145, представлен здесь лишь минорным компонентом: 467 ридами. Наиболее массовые варианты последовательностей

A. murphyi (6900 ридов) и *A. magna* k-2099 (5720 ридов) аналогичны очень малому числу ридов *A. sativa* (129) и гибрида № 516 (124 рида). Также в этот вариант субгенома попадает третий по массовости риботип *A. magna* k-145 (3847 ридов). Наиболее представленные риботипы *A. sterilis* (6138 ридов) и *A. magna* k-145 (6067 ридов) формируют отдельные субгеномы.

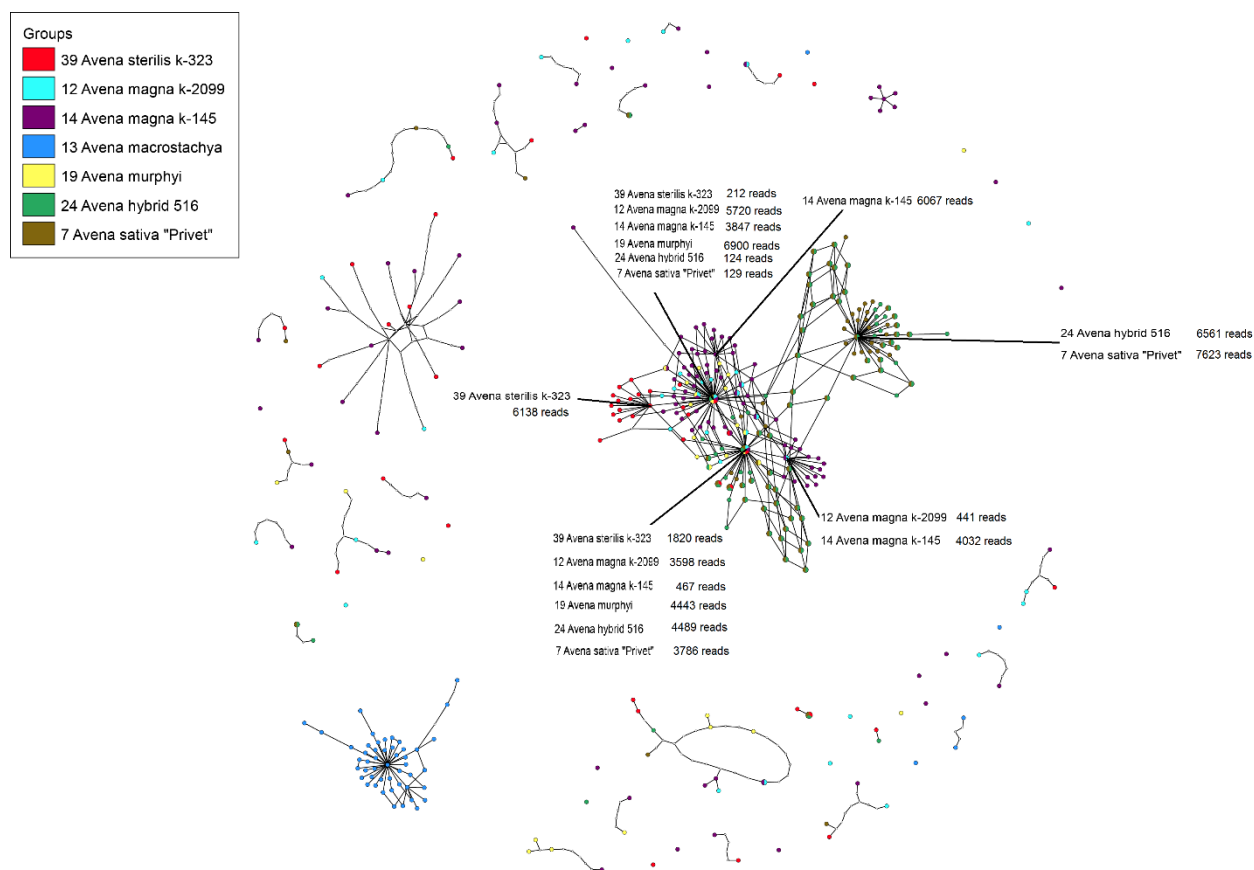


Рис. 5. Схема, отражающая разнообразие и родство риботипов сложного гибрида Г/О-516, построенная с помощью программы TCS 2.1.

Один из предварительных выводов изучения геномных композиций сложных гибридов овса ($ACD \times AC \times AB$) в том, что наиболее представленные риботипы (массовые по количеству прочтений маркерных последовательностей) у них наследуются от гексаплоидного *A. sativa*. Другие родительские таксоны, такие как *A. byzantina*, *A. sterilis*, *A. magna*, *A. murphyi*, как правило, формируют второй по представленности риботип у гибридов, в который входят также минорные компоненты рДНК *A. sativa* (вероятно, оставшиеся от общих предков). Наиболее массовые типы последовательностей рДНК у *A. barbata*, *A. byzantina*, *A. sterilis*, *A. magna*, *A. murphyi* не найдены в геномах гибридов. Вероятно, это связано жесткими последствиями реорганизации геномов у межвидовых гибридов от скрещивания культурного овса *A. sativa* с другими, отличающимися значительной специализацией видами дикорастущих овсов, достаточно далеко отстоящих

друг от друга и от группы *A. sativa* на филогенетическом древе (Лоскутов, 2007), в результате чего количество последовательностей этих видов в геномном наборе гибридов закономерно градуально уменьшается (Родионов, 2013; Родионов и др., 2017; 2020). Особенно ярко это проявляется при искусственной гибридизации гексаплоидов группы *A. sativa* (*A. sativa* и *A. fatua*, ACD-геном) и *A. macrostachya* (гомотетраплоид CmCm), по ряду признаков считавшимся представителем отдельного рода *Helictotrichon*. В таких гибридах по нашим данным иногда происходит утрата целых хромосом *A. macrostachya*, из-за чего мы совсем не видим и сиквенсов рДНК этого вида. В результате гибрид *A. sativa* × *A. macrostachya*, используемый для дальнейшей гибридизации с другими видами овса, на самом деле выступает в следующих поколениях гибридизации как “чистый” *A. sativa*.

Исследование, выявляющее родство риботипов диплоидных и полиплоидных образцов овса от диких видов к культурным.

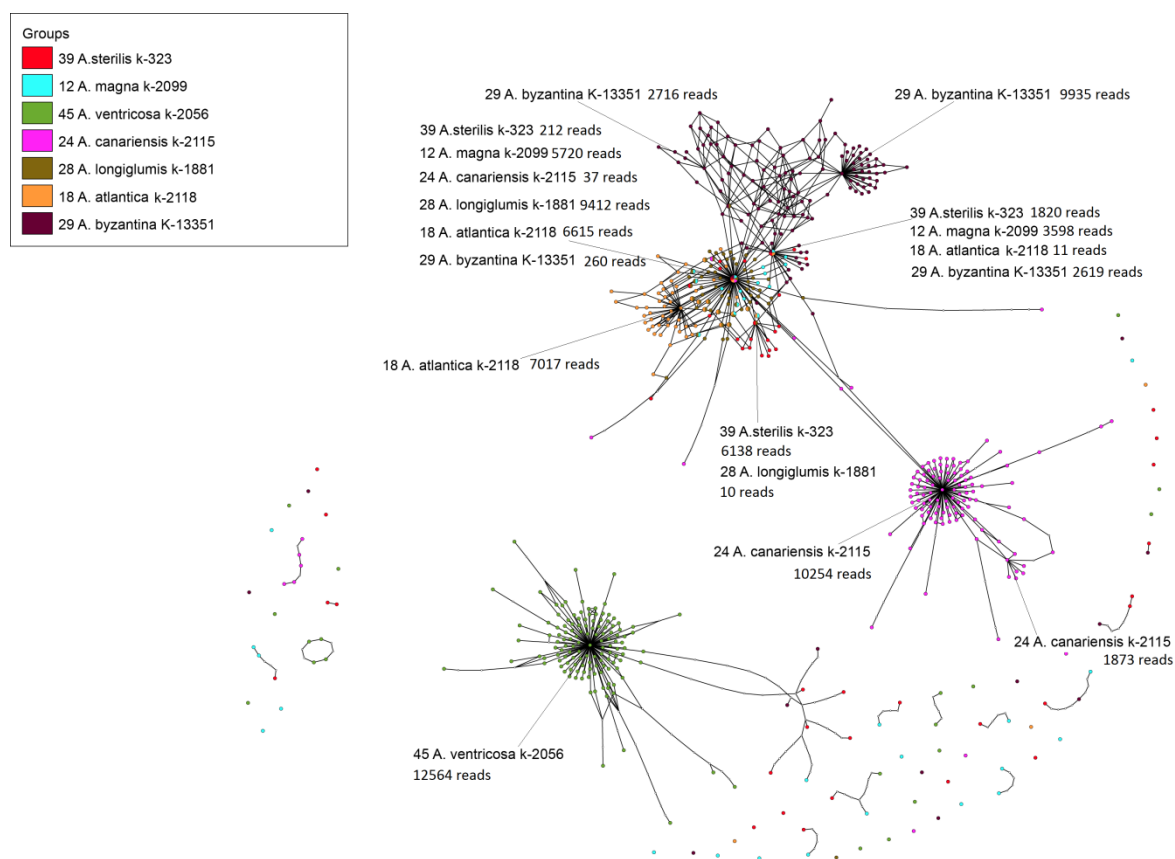


Рис. 6. Схема родства риботипов культурного *A. byzantina* и дикорастущих видов построенная с помощью программы TCS 2.1.

Культурный гексаплоид *A. byzantina* (ACD-геном) рядом исследователей считается близким к *A. sativa* (Лоскутов, 2007). Наш анализ NGS показал, что наиболее массовые риботипы (9935 и 2716 ридов) являются уникальными, образуя собственную сеть (Рис. 6). В то же время третий по представленности риботип объединяется со вторыми по массовости

риботипами *A. magna* и *A. sterilis* (3598 и 1820 ридов соответственно). *A. ventricosa* (Cv) ранее считавшийся донором С-генома для гексаплоидов, не вносит свои риботипы в общий набор для *A. byzantina*. Согласно ранее предложенным схемам, *A. byzantina* получила АС-геном от *A. magna*, а D-геном (вариант А-генома) от *A. sterilis*. Но мы видим, что самые представленные последовательности *A. byzantina* по нашим данным имеют независимое происхождение: вероятно, от ныне вымершего предка либо в результате постгибридизационной трансформации. Лишь третий по представленности в геноме *A. byzantina* риботип гомологичен *A. magna* и *A. sterilis*, но при этом самый массовый риботип *A. sterilis* также уникален и формирует собственное семейство. На нашей схеме сложно выделить геном D, данные NGS говорят скорее о разных вариантах генома А. Сами риботипы А-генома вероятнее всего были унаследованы *A. byzantina* от диплоидного вида *A. atlantica* (As-геном), но были также серьезно изменены, поскольку массовому риботипу *A. atlantica* (6615 ридов) гомологична лишь минорная фракция *A. byzantina* (260 ридов).

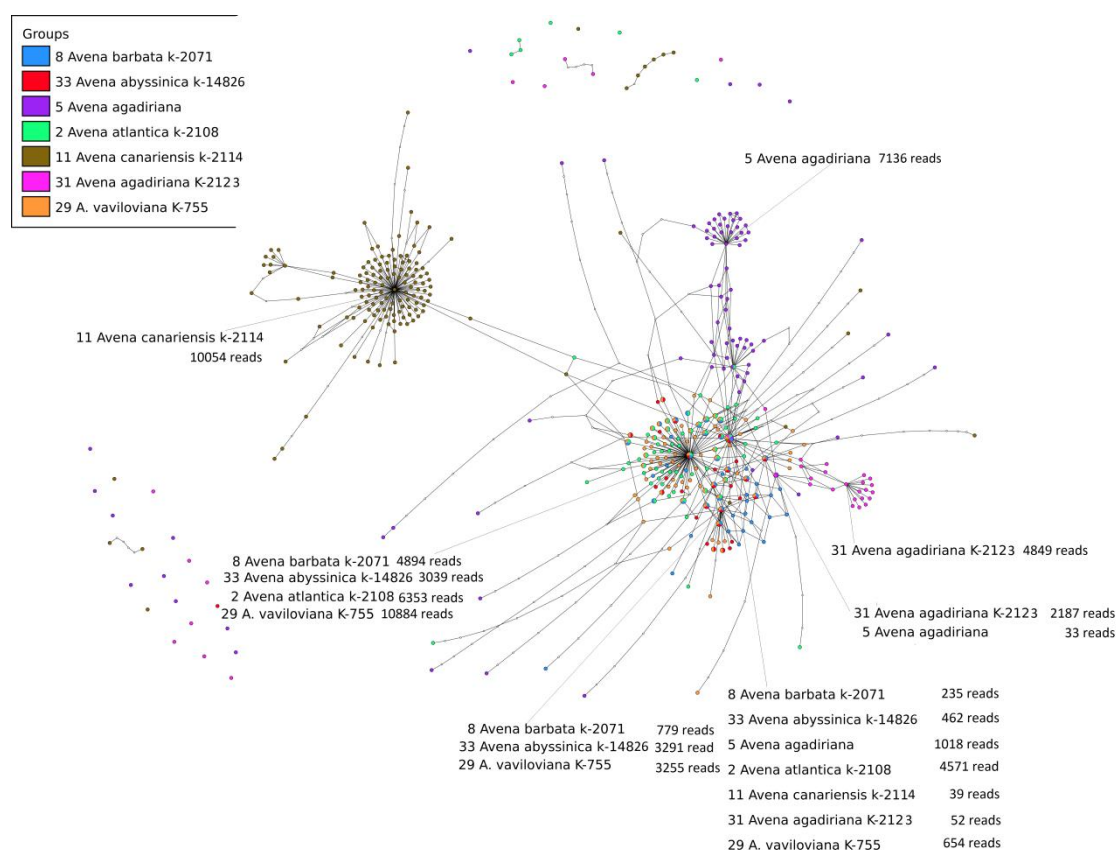


Рис. 7. Схема родства риботипов культурного *A. abyssinica* и дикорастущих видов построенная с помощью программы TCS 2.1.

Наши данные по исследованию геномной структуры тетраплоида (AB) *A. abyssinica* подтверждают ранее предложенную схему эволюции вида (Лоскутов, 2007). А-геном получен этим видом от диплоидного *A. atlantica* (As, 6353 рида) через тетраплоидный *A.*

vaviloviana (10884 рида) (Рис. 7). Предположительно В-геном включает вторые по массовости риботипы *A. abyssinica* (3291 рид) и *A. vaviloviana* (3255 ридов). Однако, тетраплоид *A. agadiriana*, считавшийся предком для *A. vaviloviana* и *A. abyssinica*, формирует уникальное семейство риботипов, к которому принадлежат самые массовые варианты последовательностей. Второй по представленности риботип *A. agadiriana* гомологичен второму по численности последовательностей риботипу *A. atlantica*.

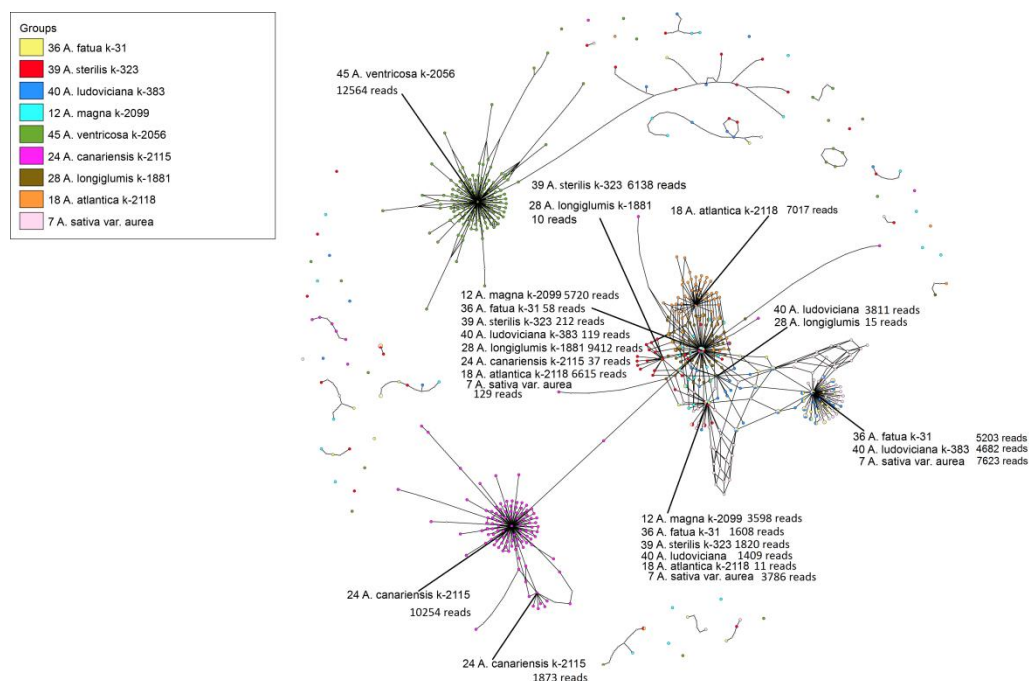


Рис. 8. Схема родства риботипов культурного *A. sativa* и дикорастущих видов построенная с помощью программы TCS 2.1.

A. sativa (в анализ взята разновидность *A. sativa* var. *aurea*) – гексаплоид с геномным набором ACD. Наши данные отчасти подтверждают ранее предложенную схему филогении этого вида (Лоскутов, 2007). А-геном *A. sativa* (3786 ридов) получен от тетраплоида *A. magna* (3598 ридов) (Рис. 8). Но самым массовым по количеству прочтений (ридов) является риботип, соответствующий геному D (7623 рида). Он гомологичен таковому у гексаплоида *A. ludoviciana* (4682 рида). Тем не менее, второй по представленности риботип *A. ludoviciana* (3811 ридов) не гомологичен предполагаемому А-геному у *A. sativa* (Рис. 8). Чтобы выявить происхождение С-субгенома в геномном наборе гексаплоида *A. sativa*, нами были взяты в анализ диплоидные виды с С-геномом *A. ventricosa* (Cv) и *A. clauda* (Cp) (Рис. 9). Риботипы С-геномного *A. ventricosa* не принимали участия в формировании генома

полиплоидного *A. sativa*. *A. clauda* дает неожиданную картину родства. Ее С-геном, в который входят самый массовый риботип (5320 ридов) также удален от *A. sativa* и родственных видов. Однако, в геномном составе диплоида *A. clauda* оказываются и семейства риботипов, гомологичные А-геномам. Второй по массовости риботип *A. clauda* (3195 ридов) гомологичен А-геному *A. ludoviciana* (3811 ридов). Также один из массовых риботипов *A. clauda* (1305 ридов) входит и в предполагаемый D-субгеном *A. sativa*. Таким образом, можно предположить, что *A. clauda* – это либо палеополиплоид с диплоидным хромосомным набором, либо гомотрипный гибрид С и А-геномного овса. Вполне возможно также, что мы видим здесь на примере *A. clauda* акт эволюционного преобразования от С-генома, который по некоторым данным наиболее примитивен в роде *Avena* (Лоскутов, 2007) к А-геному.

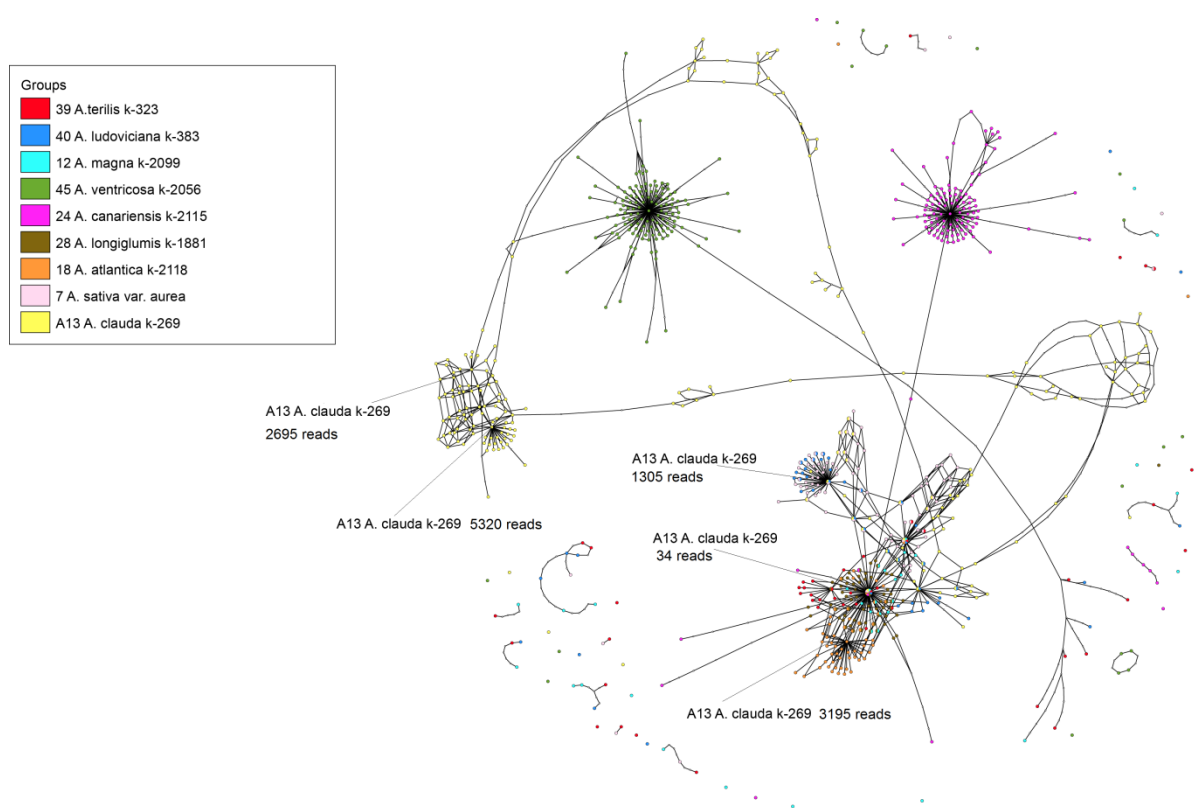


Рис. 9. Схема, показывающая вклад генома диплоида (Ср) *A. clauda* в общий геномный набор гексаплоида (ACD) *A. sativa* и родственных видов.

Представленные результаты готовятся к опубликованию в ближайшее время в журналах, входящих в базу данных Web of Science Core Collection.

Будет завершена работа по созданию геномной коллекции староместных сортов овса и диких видов рода *Avena* в расширенном виде

Коллекций растительной ДНК в мире относительно немного, крупнейшие ДНК-банки созданы в Великобритании, США, Австралии и Японии. В частности, в Великобритании

(The Kew DNA and Tissue Collection) содержит около 48 тыс. образцов ДНК растений. Актуальность и стратегическая важность создания длительно сохраняемой коллекции геномной ДНК культурных видов и сортов овса, его диких предков и ближайших родственников из разных частей ареала обосновывается тем, что такой банк, с одной стороны, это способ длительного сохранения геномного материала представителей одной из важнейших для человека пищевых и фуражных культур, с другой стороны, это возможность выделения и сохранения геномной ДНК видов и форм, недавно исчезнувших или исчезающих в условиях урбанизации, и сохраняющихся только в коллекции генетических ресурсов овса ВИР (например, почти исчезнувший в природе *A. bruhnsiana*). Необходимо отметить, что сельскохозяйственные культуры в следствие селекции и многолетнего культивирования, как правило, отличаются низким генетическим разнообразием, поэтому при резком изменении условий окружающей среды, например, при возникновении нового патогена, эти культуры будут находиться под серьезной угрозой. По этой причине важно знать ближайших диких родичей сельскохозяйственных культур, так как они могут быть источниками генов устойчивости. Для этого необходимо, во-первых, точно знать, какие культуры родственны каким диким видам (т.е. систематику и филогению), во-вторых, знать уровень разнообразия диких родичей в разных регионах (т.е. филогеографию), чтобы понимать какие популяции могут быть источником полезных генов, а какие прошли «бутылочное горлышко» и сами отличаются низким разнообразием. Эти задачи могут быть решены благодаря созданию коллекций геномной ДНК. Материал таких коллекций может быть источником аллелей, отсутствующих или утраченных у сортов, потенциальным источником генов для редактирования генома культурных видов, сортов и форм овса. Возможность секвенирования и аннотирования не охарактеризованных ранее геномов представителей рода *Avena*, будет способствовать открытию новых полезных генов устойчивости и новых биохимических признаков качества овса.

Для создания коллекции ДНК из образцов овса (из семян) была выделена геномная ДНК СТАВ методом (Doyle & Doyle 1987) с модификациями. Для образцов со слишком низкой концентрацией ДНК, выделение проводили повторно, используя Qiagen DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen Inc., Valencia, CA, USA). Для амплификации района ITS1-5.8S рДНК-ITS2 ядерного генома в ходе полимеразной цепной реакции использовались праймеры: Its-1P AACCTTATCATTTAGAGGAAGG (Ridgway et al., 2003) и Its-4 CCTCCGCTTATTGATATGC (White et al., 1990). Каждый пронумерованный образец объемом 200 мкл (ДНК в буфере TE. Концентрация ДНК в образцах от 50 до 500 нг/мкл) хранится в холодильнике №2 при температуре –20 °С, в эппендорфах, крышки эппендорфов дополнительно закрыты парафильмом. Холодильник находится в комнате №11 (корпус экологии, лаборатория биосистематики и цитологии, БИН РАН). По всем образцам, у которых выделена ДНК была создана паспортная база данных, состоящая из двух частей: первая часть – староместные сорта культурных видов и вторая часть – образцы диких видов рода *Avena* L.

Первая часть паспортной базы данных насчитывает 58 записей объемом 98 Кб, т.е. у 58 образцов культурных видов овса была выделена ДНК, которая сохраняется и может быть использована для любых геномных исследований. Структура такой базы состоит из 30 полей, объединенных в 6 блоков: 1 блок – номера каталога ВИР и другие номера образца – 4 поля; 2 – географическое происхождение образца – 6 полей; 3 – откуда и когда поступил образец в коллекцию – 6 полей; 4 – видовая принадлежность – 2 поля; 5 – данные о названии

образца, его номер сбора, статус и родословные – 6 полей; 6 – информация об условиях и месте хранения выделенной ДНК – 6 полей

Вторая часть паспортной базы данных насчитывает 116 записей объемом 34 Кб, т.е. у 116 образцов диких видов рода *Avena* L. была выделена ДНК. Структура такой базы состоит из 24 полей, объединенных в 5 блоков: 1 блок – различные номера, идентифицирующие образец в различных генных банках – 3 поля; 2 – видовая принадлежность – 2 поля; 3 – географическое происхождение образца, включающее широту, долготу и высоту н.у.м. – 8 полей; 4 – откуда и когда поступил образец в коллекцию и его плоидность – 5 полей; 5 – информация об условиях и месте хранения выделенной ДНК – 6 полей.

Выделенный материал для селекции овса в виде источников и доноров хозяйственно ценных признаков для передачи в ведущие селекционные центры РФ

В результате полевого фенотипирования староместного и видового разнообразия овса нами за два года изучения выделены местные адаптивные образцы, которые являются источниками хозяйственно ценных признаков:

- по урожайности с делянки выделились местные сорта к-2153 и к-2611 из Татарстана, к-4419 из Чувашии, к-5529 из Башкирии, к-7023 из Дагестана, к-1180 из Тамбовской области и к-928 из Германии;
- по числу зерен в метелке и урожайности к-2631 из Татарстана и к-1180 из Тамбовской обл;
- по крупности зерна к-1693 и к-1696 из Ирана, к-15252 *A. byzantina* из Туниса, к-1785 из США и к-1180 из Тамбовской обл.

По полевой устойчивости (1-3 балла) к вирусу желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ) выделились среди культурных видов *A. strigosa* (к-14943, Великобритания), *A. abyssinica* (к-5081, Эфиопия), *A. byzantina* (к-1785, США) и *A. sativa* (к-928, Германия и к-1180, Тамбовская обл.), среди диких – *A. sterilis* (к-163 и к-175, Израиль) и *A. ludoviciana* (к-573 и к-581, Турция).

Весь выделенный нами материал будет генотипирован и разослан в ведущие селекционные центры РФ (более 10 центров) для продолжения селекционной работы по овсу по созданию новых адаптивных, устойчивых к биотическим стрессам и высокопродуктивных сортов этой культуры.

Важнейшие результаты, полученные при реализации проекта

Был проведен анализ внутригеномного полиморфизма последовательностей рДНК овсов и овсюгов, полученных методом локус-специфичного секвенирования следующего поколения (NGS) на платформе Illumina.

1. Впервые молекулярно-филогенетически изучен чрезвычайно редкий, исчезающий вид овса *A. bruhsiana*. Выявлено, что это вид имеет гибридное происхождение и является гомоплоидным (*A. ventricosa* × *A. clauda*(?).
2. Впервые, среди последовательностей рДНК диплоидного вида *A. clauda* с С-геномом обнаружены последовательности близкие к рДНК видов с геномами типа А, – нетривиальный феномен, требующий дальнейшего изучения. Судя по разнообразию последовательностей рДНК *A. clauda* также является гомоплоидным гибридом. По наши данным массовые риботипы *A. clauda* гомологичны А-субгеному *A. ludoviciana* и D-субгеному *A. sativa*.

3. Показано, что риботипы *A. macrostachya* сравнительно далеки от других существующих С-геномных овсов; в сети риботипов они отдаленно связаны только с группой *A. pilosa/A. clauda*.
4. Впервые, методом NGS было проведено филогенетическое исследование редких сорно-полевых видов из агрегатов *A. sativa* и *A. fatua*. Показано, что среди этих очень близко родственных гексаплоидных овсов видоспецифичными риботипами обладают только *A. persica* и *A. georgica*, что может быть обусловлено продолжающимися процессами видообразования в этой группе овсов.
5. Обнаружено, что вклад *A. canariensis* (считается донором А-генома для гексаплоидов) в геномную конституцию гексаплоидов (ACD) незначителен, а сам он, по нашим данным, гибридного происхождения: его формированию принимали участие два предковых вида с близкими, но не идентичными риботипами. Кроме того, мы предполагаем, что виды диплоиды с А-геномом (варианты Al, Ap и As-геномов) в действительности, являются не первичными диплоидами, а своеобразным средиземноморским интрогрессивно-гибридизационным комплексом видов, спорадически вступающих в межвидовые гибридизации.
6. Впервые исследовано современное состояние геномных композиций сложных культурных гибридов овса на основе вида *Avena macrostachya*. Показано, что гибрид *A. sativa* × *A. macrostachya*, используемый для дальнейшей гибридизации с другими видами овса, на самом деле выступает в следующих поколениях гибридизации как “чистый” *A. sativa*. Полагаем, что это связано с жесткими последствиями реорганизации геномов у межвидовых гибридов от скрещивания культурного овса с дикорастущими, в результате чего количество последовательностей этих видов в геномном наборе гибридов закономерно градуально уменьшается.
7. Впервые методом NGS проведен филогенетический анализ путей одомашнивания трех культурных видов овсов: *A. abyssinica*, *A. sativa*, *A. byzantina*. Показано, что наиболее массовый риботип гексаплоида *A. sativa*, унаследован от *A. ludoviciana*, а второй по массовости – от *A. magna*. *A. byzantina* обладает двумя уникальными семействами риботипов, скорее всего, унаследованными от вымершего вида овса или криптовида, до сегодняшнего момента не обнаруженного. Тетраплоид *A. abyssinica*, вероятнее всего, происходит от дикорастущего *A. vaviloviana*. При этом *A. agadiriana*, считавшийся ранее предковым для *A. abyssinica* и его группы родства, формирует отдельные уникальные субгеномы (семейства риботипов).
8. Создана коллекция геномной ДНК культурных и диких видов овса, паспортная база которой доступна на сайте института.
9. Для получения более полных характеристик изучаемых культурных видов овса тетраплоидного *A. abyssinica* и гексаплоидного *A. sativa*, нами был дополнительно проведен метаболомный анализ (хроматография с масс-спектрометрией). Метаболомные профили (МП) образцов разной плоидности различались по качественному и количественному составу. На основе анализа МП установлены ценные биохимические показатели, которые можно использовать в различных селекционных программах при создании сортов с определенным набором целевых соединений.