

НОВЫЙ ПОДХОД К СТРУКТУРИРОВАНИЮ СОРТОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ГОЛОЗЕРНЫХ И ПЛЕНЧАТЫХ ФОРМ КУЛЬТУРНОГО ОВСА (*AVENA SATIVA* L.)

© И.Г. Лоскутов^{1,2}, Т.В. Шеленга¹, А.В. Конарев¹, Ю.И. Варгач³, Е.А. Пороховинова¹, Е.В. Блинова¹, А.А. Гнутиков¹, А.В. Родионов^{4,2}

¹ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург;

²ФГБУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург;

³ФГБНУ «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства», Москва;

⁴ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова» РАН, Санкт-Петербург

Для цитирования: Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., и др. Новый подход к структурированию сортового разнообразия голозерных и пленчатых форм культурного овса (*Avena sativa* L.) // Экологическая генетика. – 2020. – Т. 18. – № 1. – С. 27–41. <https://doi.org/10.17816/ecogen12977>.

Поступила: 31.05.2019

Одобрена: 21.11.2019

Принята: 19.03.2020

✿ Структуризация и фенотипирование генетического разнообразия — важное направление работы с исходным и селекционным материалом. Предметом исследования выбраны биохимические признаки, выявляемые в ходе метаболомного анализа, проведенного с использованием газовой хроматографии с масс-спектрометрией. Объекты — зерна пленчатых (ПФ) и голозерных форм (ГФ) овса посевного (*Avena sativa* L.) из коллекции отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя ВИР. Основная задача работы — выявление различий между формами овса на уровне метаболомных спектров. Полученные спектры отражают метаболическое состояние генотипов различного эколого-географического происхождения. Проведено сравнение по важнейшим группам метаболитов, имеющим важное значение для формирования признаков устойчивости к стрессорам, пищевых, лечебных, диетических достоинств зерновой продукции. В том числе внимание уделено биологически активным соединениям, определяющим функциональную ценность продукции для питания человека — фенольным соединениям и свободным аминокислотам. Доля фенольных соединений в метаболомном профиле ПФ выше таковых у ГФ. Установлены отличия метаболомных профилей ГФ и ПФ, которые подтверждены статистически. Выявлены образцы с наиболее оптимальным питательным составом для использования в пищевых целях и формирования устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам окружающей среды.

✿ **Ключевые слова:** метаболомика; голозерные и пленчатые формы овса; биохимический состав; пищевая ценность; устойчивость к стрессам.

MODERN APPROACH OF STRUCTURING THE VARIETY DIVERSITY OF THE NAKED AND COVERED FORMS OF CULTURAL OATS (*AVENA SATIVA* L.)

© I.G. Loskutov^{1,2}, T.V. Shelenga¹, A.V. Konarev¹, Yu.I. Vargach³, E.A. Porokhovinova¹, E.V. Blinova¹, A.A. Gnutikov¹, A.V. Rodionov^{4,2}

¹Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia;

²St. Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia;

³All-Russian Institute of Horticulture and Nursery, Moscow, Russia;

⁴V.L. Komarov Botanical Institute RAS, Saint Petersburg, Russia

Cite this article as: Loskutov IG, Shelenga TV, Konarev AV, et al. Modern approach of structuring the variety diversity of the naked and covered forms of cultural oats (*Avena sativa* L.). *Ecological genetics*. 2020;18(1):27-41. <https://doi.org/10.17816/ecogen12977>.

Received: 31.05.2019

Revised: 21.11.2019

Accepted: 19.03.2020

✿ Structuring and phenotyping genetic diversity is an important aspect of the work with breeding sources and materials. **In the Introduction**, the authors pointed out the role of N.I. Vavilov’s scientific foresight in defining the topical trend in researching the genetic diversity of a crop, particularly the analysis of its biochemical composition. As the target of their research, the authors chose biochemical characters identifiable in the process of metabolomic analysis conducted by means of gas chromatography with mass spectrometry. **Materials and methods.** The object was the grain of naked and covered forms of common oat (*Avena sativa* L.) from the collection held by the Oat, Rye and Barley Genetic Resources Department of VIR. The analysis of oil fatty acid content and metabolomic research were performed using the method of

gas chromatography with mass spectrometry on the chromatograph Agilent 6850 (USA). **Results.** The obtained metabolomic spectra which reflected the metabolomic status of genotypes of various ecogeographic origin were compared among themselves using statistical (principal component) analysis methods. The results of the comparison are discussed by referring to the most important groups of metabolites significant for forming the traits of resistance to stressors as well as the characters related to food qualities of grain products. Special attention has been paid to biologically active compounds determining the functional value of the products for human nutrition: the sum of phenolics in covered forms is five times higher than that in naked ones and the content of glycine in covered forms is five times higher than in naked grain, with a similar proportion in the content of organic acids, sugars, etc. **Conclusion.** Differences between metabolomic profiles of naked and covered forms have been detected and statistically verified. Accessions with the most optimal nutritional composition have been identified for food purposes and for the development of resistance to biotic and abiotic environmental stresses.

✿ **Keywords:** metabolomics; naked and covered oats forms; biochemical composition; food quality; stress resistance.

ВВЕДЕНИЕ

Собранное и сохраняемое в национальных генных банках и центрах генетическое разнообразие (ГР) с момента поступления в коллекцию становилось объектом комплексного изучения, в том числе по признакам качества [1–7]. Сейчас, когда качество признано приоритетным направлением селекции, нельзя не вспомнить о первопроходческой роли основателя ВИР — Н.И. Вавилова — в понимании особой важности «увязанных с селекцией работ по сортовой физиологии и биохимии. Значение биохимических признаков при изучении ГР растений гораздо шире, чем обеспечение пищевых, кормовых и прочих «утилитарных» достоинств культур» [5].

Новые возможности для решения вышеназванных проблем открылись с применением методического подхода, основанного на полном описании профиля метаболома объекта, что позволяет выявлять биохимические маркеры биологических процессов. Методической основой такого подхода является хроматографический анализ, в сочетании с масс-спектрометрией [8, 9]. Это позволяет комплексно оценить процессы, протекающие в растениях, животных и микроорганизмах в соответствии с принципами системной биологии [10–13]. В последние годы метаболомные техники стали востребованным инструментом в биологии и сельскохозяйственной науке: фенотипирование видов и сортов, анализ признаков устойчивости и качества, селекция и др. [14–17].

Изучение метаболома живых объектов дает возможность оценить влияние на него генетических модификаций, биотических и абиотических стрессоров [18–21]. Таким образом, метаболомика — перспективный подход для выявления связей

между биохимическими показателями и генетическими особенностями зерновых культур и открытия новых возможностей для целенаправленной селекции на качество [22]. Наше исследование представляется актуальным и проведено на современном методическом уровне.

В ВИР метаболомный подход используют для характеристики разных групп культур путем выявления специфичных метаболитов [23], оценки сортов (на примере овса) с разной степенью устойчивости к грибным заболеваниям [6, 7].

В сортовой разнообразии вида овса посевного (*Avena sativa* L.) (как среди староместных, так и современных сортов) выделяют два подвида — овес пленчатый (*A. sativa* subsp. *sativa* L.) и голозерный (*A. sativa* subsp. *nudisativa* (Husn.) Rod. et Sold.) [24]. Голозерные овсы (с центром происхождения и разнообразия в Монголии и Северо-Западном Китае) не вполне заслуженно имеют ограниченное практическое использование. За последние годы к ним проявляют интерес селекционеры из-за ряда потребительских преимуществ перед традиционными пленчатыми [25, 26]. Выявление и скрининг биохимических факторов, обуславливающих проявление в исходном и селекционном материале хозяйственно ценных признаков, — распространенный экспериментальный подход также и к пониманию механизмов их формирования. Такой метод был использован нами в частности для выявления достоверных связей между содержанием отдельных метаболитов и устойчивостью сортов овса к фузариозу зерна [6, 7].

Цель данной работы: выявление биохимических отличий (метаболитных маркеров) голозерных и пленчатых сортов овса для последующего фенотипирования сортового генофонда овса посевного.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований служили образцы зерна посевного овса, выращенные в Центре генофонда и биоресурсов растений ФГБНУ «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства» в п. Михнево Московской области в 2016 г. (см. таблицу). Опыт закладывали в полевом севообороте по методике ВИР [27]. Исследования проводили на зерновках 40 отечественных и зарубежных пленчатых и голозерных сортов, представляющих наиболее важные и распространенные селекционные группы из коллекции отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя ВИР.

Пробоподготовка и метаболомный анализ

Зерновки образцов взвешивали, гомогенизировали с соответствующим количеством метанола (наиболее эффективный экстрагент) в соотношении 1 : 10; пробу настаивали в течение 30 сут при 5–6 °С [22]; полученный экстракт центрифугиро-

вали при 14 тыс. об./мин в течение 10 мин 100 мкл экстракта выпаривали на установке CentriVar Concentrator (Labconco, США). К сухому остатку добавляли 50 мкл бис(триметилсилил)трифторацетамида и выдерживали в течение 40 мин при 100 °С на установке Digi-Block (США). Анализ проводили на капиллярной колонке HP-5MS с 5 % фенилом и 95 % метилполисилоксаном (30,0 м, 250,0 мкм, 0,25 мкм) с помощью газового хроматографа Agilent 6850 с квадрупольным масс-селективным детектором Agilent 5975B VL MSD (Agilent Technologies, США). Условия проведения анализа: скорость гелия через колонку 1,5 мл/мин. Программа нагревания от 70 до 320 °С, при скорости нагревания 4 °С/мин. Температура детектора — 250 °С, температура инжектора — 300 °С, объем пробы — 1 мкл. Внутренний стандарт — раствор трикозана в пиридине (1 мкг/мкл). Анализ проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. Полученные результаты обрабатывали с использованием программ AMDIS

Изученные голозерные и пленчатые образцы овса посевного (п. Михнево, 2016 г.)

№ по каталогу ВИР	Название	Происхождение	№ по каталогу ВИР	Название	Происхождение
Голозерные образцы			Пленчатые образцы		
14717	Пушкинский	Ленинградская обл.	15444	Сапсан	Кировская обл.
14851	Numbat	Австралия	14648	Аргамак	Кировская обл.
14960	Вятский	Кировская обл.	15352	Нуга	Норвегия
15063	Сибирский голозерный	Омская обл.	15357	GN08207	Норвегия
15290	Местный	Польша	15358	GN8214	Норвегия
15339	Прогресс	Омская обл.	15367	Voto	Дания
15372	Tatran	Словакия	15442	Залп	Московская обл.
15382	Смачный	Украина	15391	Aveny	Швеция
15461	Королек	Белоруссия	15400	Auteuil	Франция
15493	UFRGS106150–3	Бразилия	15402	Borgus	Германия
15505	Авгол	Украина	14911	Belinda	Швеция
15520	Din Yan 4	Китай	15404	Minue	Франция
15615	Бекас	Кировская обл.	15405	Raven	Чехия
15305	Gehl	Канада	15413	Effektive	Австрия
15649	Bai Yan 1	Китай	15421	Malin	Германия
15650	Bai Yan 4	Китай	15462	Фристайл	Белоруссия
15648	Bai Yan 5	Китай	15463	Элегант	Белоруссия
15657	Bai Yan 10	Китай	15500	Мирт	Белоруссия
15653	Pin 16	Китай	15516	Zorro	Германия
15647	Yuan Za 2	Китай	15517	Hurdal	Норвегия

и UniChrom. Идентификацию пиков проводили с помощью библиотек масс-спектров NIST 2010, научно-исследовательского парка Санкт-Петербургского университета и Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук [21].

Результаты анализа метаболитного профиля зерновок овса обрабатывали с применением программ STATISTICA 7.0 for Windows и MS Excel 2010 [28]. Достоверные отличия между формами овса установлены по результатам однофакторного дисперсионного анализа и апостериорного сравнения (Post-Hoc) с помощью обобщенного критерия Тьюки. Выявление связей между содержанием различных веществ и классификация по ним форм овса осуществляли с помощью факторного анализа (метод главных компонент) [28].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенного исследования в зерновках овса установили порядка 300 компонентов, идентифицировали 107. Последние представляли группы соединений: 28 органических кислот, 18 свободных аминокислот, нуклеозиды (аденозин, уридин), 13 жирных кислот, ацилглицеролы (АГ) (моноацилглицеролы: МАГ-1 С16:0, МАГ-1 С18:0, МАГ-2 С18:3, МАГ-2 С18:2, диацилглицерол — ДАГ), 15 многоатомных спиртов, 4 фитостерола, 10 фенольных соединений (ФенС), 10 моно- и 6 олигосахаров (10 и 6 соответственно) (приложение).

На рис. 1 показано содержание различных групп соединений, составляющих метаболитный профиль зерновок пленчатых (ПФ) и голозерных (ГФ)

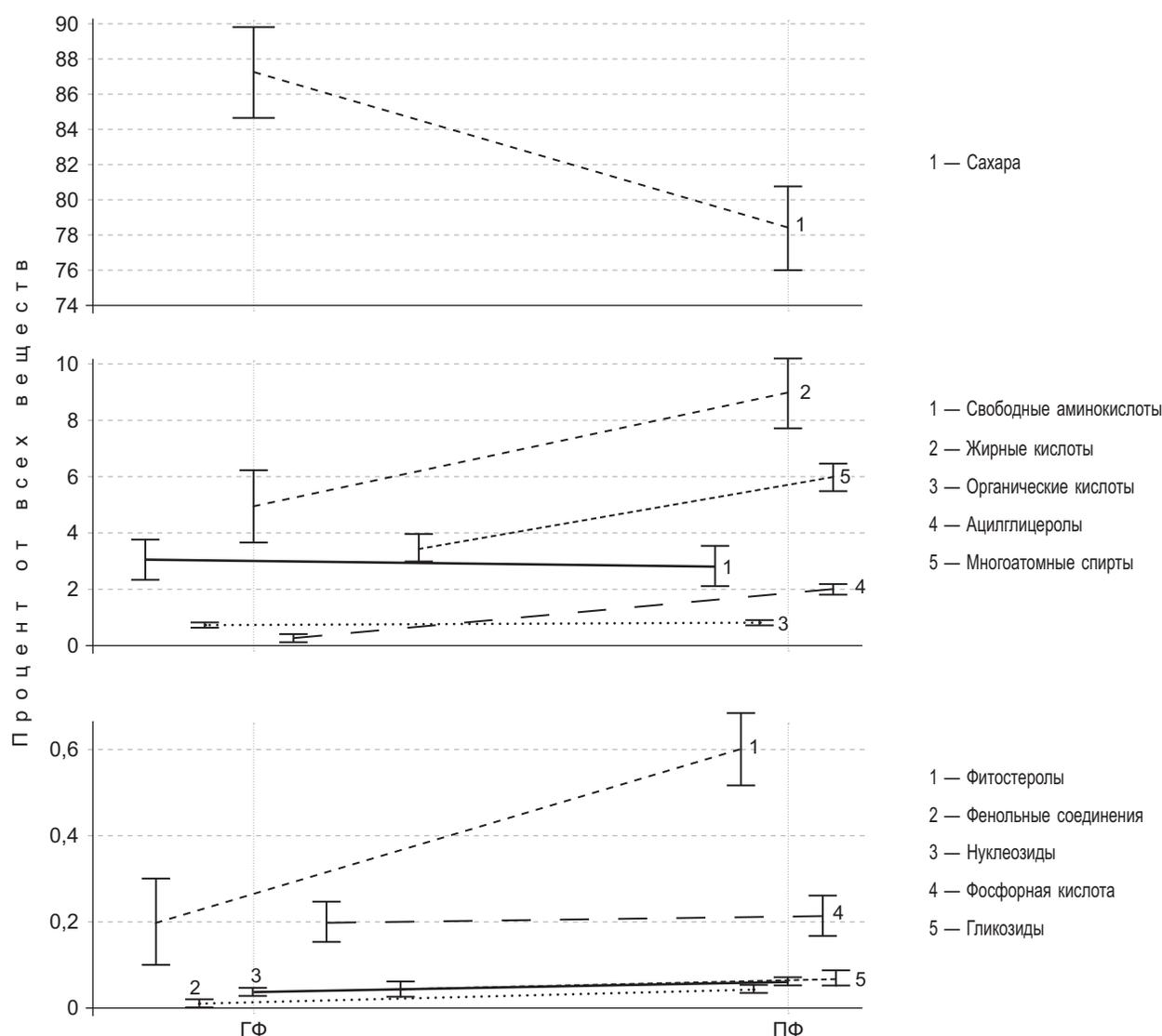


Рис. 1. Основные группы метаболитов зерновок пленчатого и голозерного овса в процентах ($\pm 0,95$ доверительный интервал) от суммарного содержания всех идентифицированных веществ

форм (ГФ) овса. У ГФ доля органических кислот и фосфорной кислоты выше таковой у ПФ в 1,2 и 2,2 раза соответственно. В образцах ГФ выше доля фитостеролов, многоатомных спиртов и жирных кислот (0,2, 3 и 5 % соответственно).

У ПФ отмечено более высокое по сравнению с ГФ процентное содержание свободных аминокислот (3 и 2 %), ацилглицеролов (2 и 0,5 %, $p = 0,003$) и сахаров (88 и 86 %) соответственно. Показатели ФенС выше у ПФ овса (0,1 и 0,03 %, $p = 0,0003$) (рис. 1). Выявлены также отличия в их качественном составе (см. ниже). Содержание фосфорной кислоты у ПФ составило 0,09 %, у ГФ овса на порядок больше — 0,2 % ($p = 0,003$). Доля нуклеозидов для образцов ПФ и ГФ была практически одинаковой 0,06 и 0,05 % соответственно. У ПФ выявлено более чем четырехкратное по сравнению с ГФ превышение доли АГ. Достоверность различий ПФ и ГФ по содержанию сахаров и свободных аминокислот не подтвердилась.

Органические кислоты представлены молочной, пировиноградной, 3-гидроксипропионовой, никотиновой, щавелевой, янтарной, фумаровой, малеиновой, малоновой, метилмалоновой, яблочной, глицериновой, эритроновой, рибоновой, галактоновой, глюконовой, галактуроновой кислотами, а также небелковыми аминокислотами (пипеколиновой, 5-гидроксипипеколиновой), треоно-1,4-лактоном (продукт окисления аскорбиновой кислоты), фенолкарбоновыми кислотами (бензойной, салициловой, *para*-кумаровой, феруловой, кофейной) и азелаиновой кислотой. У всех исследованных образцов преобладали яблочная и глюконовая кислоты, их доля в общем содержании органических кислот составляла около 50 %. Для образцов ПФ — 24 и 23 %, для ГФ — 40 и 11 % соответственно. Молочная кислота у ПФ составила 16 %; количество остальных органических кислот не превышало 10 %.

Из свободных аминокислот идентифицировали α -аланин, глицин, пролин, серин, оксипролин, орнитин, аспарагин, аспарагиновую кислоту, глутамин, глутаминовую кислоту; в том числе незаменимые: треонин, лейцин, валин, лизин, тирозин, триптофан, фенилаланин и аминокислота этанол-амин. В образцах ПФ 76 % составлял глутамин. У ГФ основными свободными аминокислотами оказались глицин (22 %) и тирозин (50 %).

Определены жирные кислоты: пеларгоновая, ундециловая, лауриновая, тридециловая, пальмитиновая, линолевая, олеиновая, вакценовая, стеариновая, эйкозановая, бегеновая, лигноцериновая, гидроксиоктадекановая, а также ДАГ и МАГ-1 С16:0, МАГ-1 С18:0, МАГ-2 С18:2, МАГ-2 С18:3. Для всех изученных образцов овса основными жирными кислотами являлись пальмитиновая, линолевая и олеиновая. Из группы АГ МАГ-2 С18:2 преобладал у образцов ГФ (6 %), МАГ-2 С18:3 — у ПФ (8 %).

У образцов ПФ основными многоатомными спиртами оказались дульцитол, хиро- и мио-инозитолы (39, 14, 12 % соответственно), у ГФ — ононитол, глицерол и мио-инозитол (29, 26, 18 % соответственно). Среди фитостеролов во всех зерновках исследованных образцов доминировал ситостерол. У ГФ овса выявлен изофукостерол (1 %).

У ПФ овса преобладали следующие ФенС: метиларбутин, гидрохинон, *para*-кумаровая, феруловая кислоты и резорцин (32, 20, 20, 15, 2 % соответственно); у ГФ — *para*-кумаровая, бензойная кислоты и метиларбутин (44, 30, 26 % соответственно). Как видно, образцы овса различались по качественному и количественному составу ФенС. *para*-Кумаровая кислота имела высокое содержание у всех изученных образцов. ФенС ПФ были представлены в основном оксикоричными кислотами, гидрохиноном и метиларбутином, ФенС ГФ — оксикоричными, оксибензойными кислотами и метиларбутином.

Сахара образцов ПФ были представлены в основном олигосахарами (74 %), моносахара составили только 26 %. Образцы ГФ характеризовались другим соотношением моно- и олигосахаров — 57 и 43 % соответственно. Моносахара представлены в основном глюкозой, а олигосахара — сахарозой, для ПФ также установлено значительное количество раффинозы.

Идентифицированы глицерол-3-фосфат и треоно-1,4-лактон — метаболически активные формы [29], которые в основном встречались в образцах ГФ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Следует отметить, что при сопоставлении полученных нами результатов с таковыми других

авторов, мы не нашли публикаций, в которых голозерные и пленчатые овсы сравнивались по биохимическим признакам. По данным исследований [30] в метаболитных профилях зерна пшеницы, ячменя, ржи и овса выявлено 247 метаболитов, идентифицировано — 89. Из числа идентифицированных к группе ФенС относились 32 соединения, 30 — к органическим кислотам, 10 — к жирным кислотам, 11 — к сахарам, 6 — к стеролам. Нами, кроме групп соединений, упомянутых выше, идентифицированы свободные аминокислоты, полиолы, АГ и более широкий набор сахаров. ФенС в работе [30] представлены в основном свободными фенолкарбоновыми кислотами (феруловой, кофейной, синаповой, салициловой, галловой, гентизиновой, гомованилиновой и α -резорциловой), а также их метиловыми эфирами. Отмечено, что в зерновках овса преобладали феруловая (33 % от суммы фенольных соединений), синаповая (26 %) и кофейная (23 %) кислоты. У исследованных нами образцов преобладала *пара*-кумаровая кислота, содержание которой составляло от 20 до 44 %, содержание феруловой кислоты в составе ФенС составляло от 0 % у образцов ГФ до 15 % — у ПФ. Кроме оксикоричных и оксibenзойных кислот в образцах овса идентифицированы резорцин, гидрохинон, метиларбутин и α -токоферол.

Ранее было показано [30], что доминирующими у зерновок овса являются янтарная, глицериновая, малеиновая, фумаровая, яблочная, пироглютаминовая, азелаиновая органические кислоты, а также метиловые эфиры аконитовой и лимонной кислот. Наибольшее содержание характерно для янтарной и 3-гидроксимасляной кислот. По нашим данным, наиболее представленными оказались яблочная и глюконовая кислоты. Метаболитные характеристики овса, полученные нами и зарубежными авторами [30], несколько отличаются друг от друга, что вполне понятно: изучались разные наборы образцов, выращенных в различных почвенно-климатических условиях.

По нашим данным, у ГФ содержание органических и фосфорной кислот оказалось выше, чем у ПФ. Различия обусловлены за счет яблочной, глюконовой и молочной кислот. Первая преобладает у ГФ, а последние две — у ПФ. Органические

кислоты оказывают влияние на многие функции человеческого организма. Яблочная кислота широко применяется в пищевой и фармакологической промышленности. Глюконовая кислота обладает уникальными антибактериальными свойствами, а также широко используется в пищевой промышленности как пищевая добавка, разрыхлитель и регулятор кислотности.

Образцы ГФ отличались более высоким содержанием пипеколиновой и 5-гидроксипипеколиновой кислот. Их присутствие связывают с преобразованием аминокислоты лизина [31] в ответ на поражение растительных тканей грибом рода *Fusarium* [32]. Со свободной аминокислотой глицином, преобладающей у изученных нами образцов ГФ овса, связывают устойчивость растений к абиотическим факторам, в частности к засухе [33]. Тирозин, преобладавший у ГФ, — важный компонент синтеза ростовых факторов [34]. У всех исследованных образцов присутствовал пролин, наличие которого в растительных тканях связывают с устойчивостью растений к засухе, низким температурам и воздействию свободных радикалов [35]. Изученные нами ГФ и ПФ овса отличались друг от друга по содержанию моно- и олигосахаров. По литературным данным, раффиноза способствует устойчивости растительных тканей к температурному стрессу и водному дефициту [36]. Высокое содержание раффинозы установлено нами для ПФ овса. В целом, образцы с высоким содержанием сахаров и свободных аминокислот более устойчивы к абиотическим стрессовым факторам среды [18, 19, 37].

У ПФ овса выявлено более чем четырехкратное по сравнению с ГФ превышение содержания АГ. Ранее мы высказали предположение о возможной роли этих соединений в формировании у растений, в частности у овса, устойчивости к фузариозу [6, 7].

Образцы овса различались по качественному и количественному составу ФенС (см. выше). Для ГФ характерно более высокое содержание оксibenзойных кислот, а для ПФ — фенолов. С данными группами соединений связывают устойчивость растений к ряду болезней, насекомым-вредителям и водному стрессу [33, 38, 39].

Многоатомные спирты ононитол и галактинол, преобладающие у ГФ овса, являются формой за-

пасных веществ, и также продуцируются в ответ на стрессы [35, 36, 40]. Высокая концентрация галактинола в семенах способствует их более длительному хранению [41]. Значительное содержание в образцах ГФ и ПФ имели мио-инозитол и его изоформы. Известно, что инозитол и его изомеры участвуют в регуляции роста, передаче межклеточных сигналов, способствуют целостности мембранного комплекса [42].

Содержание олигосахаров оказалось более высоким у ПФ, что важно для сравнения пищевой ценности ГФ и ПФ. Высокие показатели сахаров в исследованных нами образцах овса, по нашему мнению, связаны с особенностями самого материала, в том числе с накоплением углеводов в качестве запасных веществ, а также с почвенно-климатическими условиями выращивания.

У ГФ содержание глицина оказалось более чем в три раза выше такового у ПФ. Уместно вспомнить про особую роль в обменных процессах у человека глицина — нейромедиатора тормозного типа действия. Под его влиянием улучшается метаболизм в тканях мозга. Нашими исследованиями установлено более высокое содержание ФенС у ПФ. Е.И. Шарова в монографии «Антиоксиданты растений» высказывает мнение о защитной роли фенольных соединений у растений от стрессовых факторов среды. Их содержание при стрессе повышается. Для человека ФенС важны как антиоксиданты [43]. Образцы, имеющие высокую концентрацию сахаров и свободных аминокислот, как правило, являются более устойчивыми к абиотическим факторам окружающей среды [18, 19, 37].

В селекции овса важное значение имеет создание сортов, устойчивых к фузариозу [7]. Как сказано выше, у исследованных нами образцов овса идентифицированы оксикоричные, оксibenзойные, пипеколиновая и 5-гидроксипипеколиновая кислоты. Поскольку последние характеризуются антифузариозной активностью [44], становится возможным выделять из коллекций образцы с высоким содержанием данных соединений как потенциально устойчивые к грибному поражению.

Факторный анализ результатов исследования овса посевного показал, что отличие метаболитных профилей пленчатого и голозерного овса связано с четырьмя основными факторами.

Первый фактор (F1, 23,8 % дисперсии) включает большинство жирных и органических кислот, фосфорную кислоту, многоатомные спирты (мио-инозитол, глицеролфосфат, галактинол), МАГ-1 С16:0, а также некоторые аминокислоты и фитостеролы с минимальным содержанием (менее 0,05 %) (рис. 2, а).

Второй фактор (F2, 14,0 % дисперсии) — сахара зерновки; показал обратную зависимость между значениями основных сахаров (фруктозы, глюкозы, сорбозы), хиро-инозитола, тирозина, органических (рибоновой, молочной, 3-гидроксипропионовой) кислот, с одной стороны, и свободных аминокислот (триптофана, аспарагина, аспарагиновой кислоты и др.), пипеколиновой кислоты и некоторых минорных веществ зерновки — с другой (рис. 2, а).

Третий фактор (F3, 13,1 % дисперсии) — фактор ФенС зерновки; также продемонстрировал обратную зависимость содержания ФенС (гидрохинона, феруловой, ванилиновой кислот и др.), некоторых свободных аминокислот (глутаминовой, аспарагиновой кислот, триптофана, глицина и др.), ДАГ, лауриновой и ундециловой кислот, с одной стороны, и эйкозеновой кислоты, фенилаланина, глицина, аланина, этаноламина, галактинола и др. — с другой (рис. 2, с).

Четвертый фактор (F4, — 6,3 % дисперсии) — фактор многоатомных спиртов (дульцитол и арабинитола) и МАГ-2 С18:2; выявил обратную связь между содержанием дульцитол, ононитол и МАГ-2 С:18, глюконовой и галактуроновой кислот, с одной стороны, валина и ряда минорных соединений — с другой (рис. 2, с).

Первый фактор отделил ГФ от большинства ПФ по содержанию жирных и органических кислот, многоатомных спиртов и свободных аминокислот (рис. 2, б). Группы ГФ и ПФ, в свою очередь, оказались неоднородными. Внутри группы ГФ сформировалась подгруппа с более высоким содержанием органических и жирных кислот, многоатомных спиртов и МАГ-1 С16:0. В нее вошли голозерные сорта Сибирский голозерный, Прогресс и Gehl. Некоторые ПФ (Haga, Effective, GN08207 и др.) по первому фактору оказались сходными с голозерными.

Второй фактор разделил ПФ на две группы: сорта с наименьшим содержанием сахаров (Фристайл,

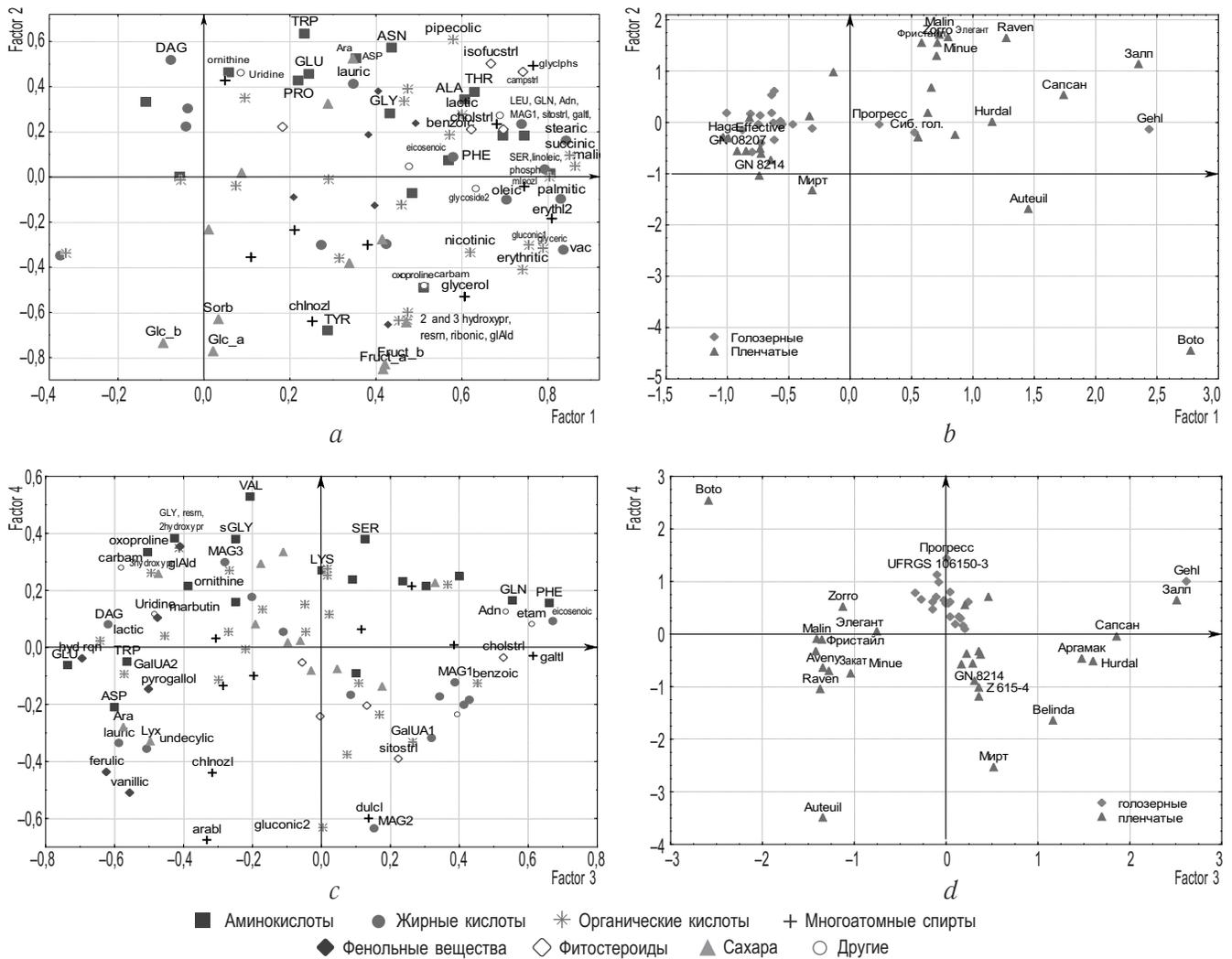


Рис. 2. Распределение изученных соединений и образцов овса в системе двух факторов: *a* — вещества, факторы 1 и 2; *b* — образцы, факторы 1 и 2; *c* — вещества, факторы 3 и 4; *d* — образцы, факторы 3 и 4

Элегант, Raven, Malin, Zorro), которые имеют самые высокие нагрузки, и сорта с наибольшим содержанием сахаров (Мирт, Boto, Auteuil, GN8214) (рис. 2, *b*). Последние четыре сорта выделились и по первому фактору.

Третий фактор четко разделил ПФ (рис. 2, *d*). У образцов с минимальными нагрузками было значительно больше ДАГ, глутаминовой кислоты, триптофана, мочевины, лауриновой, ванилиновой и феруловой кислот, и меньше олеиновой и пальмитиновой кислот, галактонола и мио-инозитола.

Четвертый фактор выявил различия между «крайними» формами ПФ и ГФ. У ПФ (наименьшие нагрузки) больше МАГ-2 С18:2, дульцитол и ононитол (рис. 2, *d*).

ГФ сгруппировались у нулевых показателей третьего фактора и в наименьшей положитель-

ной части четвертого фактора (рис. 2, *d*). Из ПФ в эту группу попали сорта Сапсан, Zorro и Vogrus. Наибольшие нагрузки по третьему фактору имели голозерный сорт Gehl и пленчатые Залп, Сапсан, Аргмак и Hurdal с более высоким содержанием фитостеролов в зерновках. Наибольшие нагрузки по четвертому фактору имели голозерные сорта Прогресс и UFRGS106150-3 и пленчатые — Залп, Boto, Zorro, Vogrus. Наибольшие нагрузки по третьему и четвертому факторам — голозерные сорта Прогресс, Gehl и UFRGS106150-3. Наименьшие — только пленчатые сорта Auteuil, Raven и Minue.

Сорт Boto с повышенным содержанием органических, жирных и свободных аминокислот, многоатомных спиртов, фенольных соединений и сахаров выделился по всем четырем факторам (рис. 2).



Рис. 3. Количество соединений, характерных для метаболитных профилей зерновок голозерных и пленчатых форм *Avena sativa* L.

Достоверность различий метаболомных профилей ГФ и ПФ подтверждена с использованием критерия Тьюки. Глюконовая, молочная, феруловая, аспарагиновая кислоты, резорцин, глюкоза, сахароза и раффиноза преобладают у ПФ, а яблочная, фосфорная, пипеколиновая, 5-гидроксипипеколиновая, пальмитиновая, линолевая, олеиновая, *para*-кумаровая, бензойная кислоты, глицин, тирозин, МАГ-2 С18:2, ононитол, глицерол, миоинозитол, галактинол, изофукостерол — у ГФ (рис. 3).

Предыдущие исследования [10–12, 45] свидетельствуют, что специфика метаболомного профиля обусловлена взаимодействием конкретного генотипа с условиями среды. Таким образом, выявленные нами достоверные различия ГФ и ПФ овса служат подтверждением в пользу существования генетической дифференциации подвидов посевного овса. Аналогичное заключение сделано в нашей предыдущей публикации [6].

Помимо прочего, проведенное нами исследование позволило выявить образцы (голозерные — Сибирский голозерный, Gehl, UFRGS-106150-3,

Прогресс; пленчатые — Фристайл, Элегант, Залп, Сапсан, Аргмак, Hurdal, Raven, Malin, Voto, Zoggo, Borgus) с повышенным содержанием миоинозитола, ситостерола, яблочной кислоты, сахарозы и др., обуславливающих пищевые, вкусовые достоинства овса посевного, а также устойчивость к стрессам (засуха, фузариоз и др.). Выделенные формы могут впоследствии быть использованы в селекционных программах.

В ближайшем будущем предстоит разработать систему паспортизации генотипов и создать паспортные базы данных, основанные на метаболитных характеристиках. Принципиальные отличия такой системы паспортизации генотипов — связь между составляющими метаболомный профиль компонентами и практически значимыми селекционными признаками (качество, устойчивость к стрессам и др.).

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 17-00-00338, 17-00-00340) и в рамках государственного задания № 0662-2019-0006.

Приложение

Содержание основных метаболитов в зерновках овса *Avena sativa* L. (мг/100 г)

Название соединения	Пленчатые формы <i>Avena sativa</i> L.		Голозерные формы <i>Avena sativa</i> L.		НСР _{0,05}	Критерий Тьюки
	среднее значение	стандартное отклонение	среднее значение	стандартное отклонение		
Молочная кислота	3,98	0,7	1,42	0,21	0,56	0,01
3-Гидроксипропионовая кислота	0,26	0,16	0,00	0,00	0,36	—
Фосфорная кислота	1,3	0,91	4,44	0,66	0,99	0,006
Никотиновая кислота	0,13	0,03	0,05	0,01	0,11	—

Продолжение приложения

Название соединения	Пленчатые формы <i>Avena sativa</i> L.		Голозерные формы <i>Avena sativa</i> L.		НСР _{0,05}	Критерий Тьюки
	среднее значение	стандартное отклонение	среднее значение	стандартное отклонение		
Малеиновая кислота	0,04	0,02	0,01	0,00	0,08	—
Щавелевая кислота	0,00	0,01	0,02	0,00	0,07	—
Янтарная кислота	0,54	0,2	0,31	0,08	0,27	—
Фумаровая кислота	0,00	0,00	0,01	0,01	0,04	—
Малоновая кислота	0,03	0,02	0,01	0,00	0,06	—
Метилмалоновая кислота	0,11	0,02	1,27	0,12	2,01	—
Яблочная кислота	5,61	1,21	13,5	2,45	1,12	0,03366
Эритроновая кислота	0,19	0,07	0,17	0,08	0,19	—
Рибоновая кислота	0,74	0,23	0,67	0,15	0,39	—
Галактоновая кислота	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	—
Глюконовая кислота	3,80	0,57	1,53	0,31	0,60	0,0082
Галактуроновая кислота	0,83	0,06	0,76	0,07	0,41	—
Пипеколиновая кислота	0,54	0,14	1,90	0,23	0,35	0,0055
5-Гидроксипипеколиновая кислота	0,00	0,00	0,04	0,04	0,01	0,0229
Глицериновая кислота	0,13	0,06	0,14	0,02	0,10	—
Треоно-1,4-лактон	0,00	0,00	0,16	0,07	0,18	—
Азелаиновая кислота	0,00	0,00	0,22	0,17	0,22	—
Бензойная кислота	0,04	0,00	0,19	0,04	0,12	0,0105
<i>para</i> -Кумаровая кислота	0,27	0,17	0,79	0,30	0,075	0,0148
Резорцин	0,04	0,01	0,00	0,00	0,01	0,0352
Феруловая кислота	0,14	0,04	0,00	0,00	0,04	0,0043
Ванилиновая кислота	0,08	0,03	0,00	0,00	0,08	—
Метиларбутин	0,31	0,04	0,16	0,07	0,08	0,0136
Гидрохинон	0,19	0,02	0,01	0,00	0,05	0,0045
Пеларгоновая кислота	0,00	0,00	0,01	0,02	0,04	—
Ундециловая кислота	0,36	0,13	0,00	0,00	0,45	—
Лауриновая кислота	0,24	0,08	0,02	0,01	0,30	—
Тридециловая кислота	0,00	0,01	0,05	0,00	0,10	—
Пальмитиновая кислота	23,72	5,52	50,42	6,41	2,35	0,0229
Гидроксигексадекановая кислота	0,00	0,00	0,03	0,00	0,07	—
Линолевая кислота	46,39	8,91	61,01	9,75	3,29	0,0427
Олеиновая кислота	40,24	7,39	57,14	7,06	3,04	0,0576
Вакценовая кислота	2,36	0,49	0,39	0,04	3,32	—
Стеариновая кислота	2,45	0,89	1,46	0,55	1,22	—
Эйкозановая кислота	1,4	0,25	1,68	0,15	0,62	—
Эйкозеновая кислота	0,19	0,02	0,00	0,00	0,21	—
Бегеновая кислота	0,05	0,02	1,66	0,39	1,68	—
Лигноцериновая кислота	0,00	0,00	0,03	0,00	0,08	—
МАГ-1 С16:0	4,03	0,76	3,34	0,80	0,88	—
МАГ-1 С18:0	0,22	0,06	0,47	0,10	0,32	—
МАГ-2 С18:2	0,00	0,00	7,49	1,75	1,28	0,0013
МАГ-2 С18:3	26,06	1,26	0,00	0,00	0,53	0,0141
ДАГ	0,00	0,00	4,59	0,61	5,00	—
α -Аланин	0,76	0,07	1,1	0,04	0,50	—

Продолжение приложения

Название соединения	Пленчатые формы <i>Avena sativa</i> L.		Голозерные формы <i>Avena sativa</i> L.		НСР _{0,05}	Критерий Тьюки
	среднее значение	стандартное отклонение	среднее значение	стандартное отклонение		
Глицин	2,75	0,07	14,4	0,41	1,78	0,0269
Этаноламин	0,40	0,02	0,63	0,04	0,38	—
Пролин	2,66	0,06	5,89	0,07	3,56	—
Серин	0,30	0,02	0,74	0,04	0,46	—
Оксипролин	0,20	0,08	0,31	0,10	0,26	—
Орнитин	0,08	0,13	0,08	0,09	0,13	—
Глутаминовая кислота	1,76	0,74	0,67	0,20	1,62	—
Аспарагин	1,84	1,11	4,08	1,80	2,95	—
Глутамин	0,21	0,20	0,19	0,09	0,204	—
Тирозин	23,36	10,50	32,71	9,81	2,74	0,0131
Триптофан	0,47	0,14	0,74	0,36	0,41	—
Аспарагиновая кислота	0,46	0,46	0,21	0,17	0,15	0,0464
Фенилаланин	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	—
Валин	1,04	0,35	2,51	0,28	1,75	—
Лейцин	0,12	0,06	0,17	0,08	0,19	—
Треонин	0,12	0,07	0,40	0,07	0,29	—
Лизин	0,00	0,00	0,02	0,00	0,061	—
Аденозин	0,60	0,07	0,70	0,03	0,41	—
Уридин	0,32	0,28	0,50	0,30	0,322	—
Мочевина	1,50	0,04	0,90	0,05	0,71	—
Глицерол	8,38	0,30	20,70	6,60	2,15	0,0046
Ононитол	10,90	3,14	27,70	7,31	4,16	0,0053
Глицеролфосфат	0,60	0,40	1,26	0,54	0,95	—
Дульцитол	41,27	10,04	14,10	6,60	2,79	0,0322
Сорбитол	2,24	1,26	4,70	1,20	2,86	—
Ксилитол	0,76	0,46	4,30	1,50	3,71	—
Хиро-инозитол	15,01	8,14	6,20	1,90	1,20	0,0235
Мио-инозитол	12,78	5,19	26,10	8,30	1,79	0,0116
Галактинол	2,84	0,27	3,80	0,21	0,84	0,005
Эритритол	1,10	0,22	0,10	0,10	1,15	—
Маннитол	1,57	1,34	0,01	0,30	2,01	—
Холестерол	0,14	0,04	1,53	0,07	2,02	—
Кампестерол	0,04	0,15	0,14	0,04	0,17	—
Стигмастерол	0,10	0,12	0,14	0,05	0,129	—
Ситостерол	3,20	0,69	4,83	0,45	1,82	—
Изофукостерол	0,80	0,23	2,37	0,70	0,44	0,0003
Глицеральдегид	1,84	0,28	0,41	0,10	1,72	—
Ликсоза	0,00	0,11	0,08	0,00	0,09	—
Арабиноза	0,01	0,19	0,15	0,00	0,66	—
Рибоза	26,80	11,68	50,44	14,20	26,30	—
Ксилопираноза	8,24	3,61	14,24	5,70	6,51	—
Манноза	0,39	0,21	0,27	0,20	0,29	—
Фруктоза 1	34,34	14,25	80,00	19,70	50,62	—
Фруктоза 2	36,44	17,85	94,65	20,40	60,08	—
Сорбоза	17,19	17,91	51,30	21,50	37,88	—

Окончание приложения

Название соединения	Пленчатые формы <i>Avena sativa</i> L.		Голозерные формы <i>Avena sativa</i> L.		НСР _{0,05}	Критерий Тьюки
	среднее значение	стандартное отклонение	среднее значение	стандартное отклонение		
Галактоза	9,19	2,73	7,10	4,60	3,02	—
Глюкоза 1	232,56	30,00	170,80	36,10	7,83	0,0052
Глюкоза 2	259,46	40,30	237,40	45,30	9,12	0,0289
Рутиноза	0,20	0,18	0,21	0,10	0,208	—
Мелибиоза	5,40	4,08	9,06	2,10	4,12	—
Сахароза	1053,10	148,16	380,51	227,80	15,30	0,0235
Мальтоза	0,00	0,81	6,70	0,00	8,00	—
Раффиноза	31,99	20,09	0,10	0,10	3,46	0,0434
Стахиоза	10,00	0,10	23,12	32,20	16,35	—

Примечание. МАГ — моноацилглицерол; ДАГ — диацилглицерол; НСР — наименьшая существенная разница.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зеленская Я.Г., Лоскутов И.Г., Губарева Н.К., и др. Характеристика староместных форм овса посевного (*Avena sativa* L.) из коллекции ВИР по полиморфизму авенина // Аграрная Россия. — 2004. — № 6. — С. 50–58. [Zelenskaya YaG, Loskutov IG, Gubareva NK, et al. Characteristic landraces of oat (*Avena sativa* L.) from VIR collection for avenins polymorphism. *Agricultural Russia*. 2004;(6):50-58. (In Russ.)]
2. Вишнякова М.А. Милая и прекрасная Леночка. — СПб.: Серебряный век, 2007. — 150 с. [Vishnyakova MA. Milaya i prekrasnaya Lenochka. Saint Petersburg: Serebryanuy vek; 2007. 150 p. (In Russ.)]
3. Лоскутов И.Г. История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. — СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2009. — 292 с. [Loskutov IG. The history of the world collection of plant genetic resources in Russia. Saint Petersburg: State scientific center of the Russian Federation all-Russian scientific center. — research. in-t of crop production. N.I. Vavilov; 2009. 292 p. (In Russ.)]
4. Конарев А.В. Всероссийский НИИ растениеводства и его вклад в развитие сельскохозяйственной науки и селекции страны // Сельскохозяйственная биология. — 1994. — Т. 29. — № 3. — С. 3–31. [Konarev AV. Vserossiyskiy NII rasteniyevodstva i ego vklad v razvitiye sel'skokhozyaystvennoy nauki i seleksii strany. *Soviet agricultural biology*. 1994;29(3):3-31. (In Russ.)]
5. Вавилов Н.И. Селекция как наука // Теоретические основы селекции растений. Т. I. — М.; Л.: Колос, ВИР, 1935. — С. 1–14. [Vavilov NI. Plant breeding as a science. In: Theoretical basis of plant breeding. Vol. I. Moscow; Leningrad: Kolos, VIR; 1935. P. 1-14. (In Russ.)]
6. Loskutov IG, Shelenga TV, Konarev AV, et al. The metabolomic approach to the comparative analysis of wild and cultivated species of oats (*Avena* L.). *Rus J Genet Appl Res*. 2017;7(5):501-508. <https://doi.org/10.1134/s2079059717050136>.
7. Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., и др. Биохимические аспекты взаимоотношений грибов и растений на примере фузариоза овса // Сельскохозяйственная биология. — 2019. — Т. 54. — № 3. — С. 575–588. [Loskutov IG, Shelenga TV, Konarev AV, et al. Biochemical aspects of interrelations between fungi and plants in the case study of Fusarium head blight in oats. *Soviet agricultural biology*. 2019;54(3):575-588. (In Russ.)]. doi: 10.15389/agrobiol.2019.3.575rus.
8. Лохов П.Г., Арчаков А.И. Масс-спектрометрические методы в метаболомике // Биомедицинская химия. — 2008. — Т. 54. — № 5. — С. 497–511. [Lokhov PG, Archakov AI. Mass-spectrometric methods in metabolomics. *Biomed Chem*. 2008;54(5):497-511. (In Russ.)]
9. Shulaev V, Cortes D, Miller G, et al. Metabolomics for plant stress response. *Physiologia Plantarum*. 2008;132(2):199-208. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01025.x>.
10. Hollywood K, Brison DR, Goodacre R. Metabolomics: current technologies and future trends. *Proteomics*. 2006;6(17):4716-4723. <https://doi.org/10.1002/pmic.200600106>.
11. Shulaev V. Metabolomics technology and bioinformatics. *Brief Bioinform*. 2006;7(2):128-139. <https://doi.org/10.1093/bib/bbl012>.
12. Harrigan GG, Brackett DJ, Boros LG. Medicinal chemistry, metabolic profiling and drug tar-

- get discovery: a role for metabolic profiling in reverse pharmacology and chemical genetics. *Mini Rev Med Chem.* 2005;5(1):13-20. <https://doi.org/10.2174/1389557053402800>.
13. Афонников Д.А., Миронова В.В. Системная биология // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2014. — Т. 18. — № 1. — С. 175–192. [Afonnikov DA, Mironova VV. Systems biology. *Vavilov journal of genetics and breeding.* 2014;18(1):175-192. (In Russ.)]
14. Schauer N, Fernie AR. Plant metabolomics: towards biological function and mechanism. *Trends Plant Sci.* 2006;11(10):508-516. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.08.007>.
15. Langridge P, Fleury D. Making the most of 'omics' for crop breeding. *Trends Biotechnol.* 2011;29(1):33-40. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2010.09.006>.
16. Balmer D, Flors V, Glauser G, Mauch-Mani B. Metabolomics of cereals under biotic stress: current knowledge and techniques. *Front Plant Sci.* 2013;4:82. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00082>.
17. Смоликова Г.Н., Шаварда А.Л., Алексейчук И.В., и др. Метаболомный подход к оценке сортовой специфичности семян *Brassica napus* L. // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2015. — Т. 19. — № 1. — С. 121–127. [Smolikova GN, Shavarda AL, Alekseichuk IV, et al. Metabolic approach to assessing the varietal specificity of seeds of *Brassica napus* L. *Vavilov journal of genetics and breeding.* 2015;19(1):121-127. (In Russ.)]
18. Žilić S, Šukalović VH, Dodig D, et al. Antioxidant activity of small grain cereals caused by phenolics and lipid soluble antioxidants. *J Cereal Sci.* 2011;54(3):417-424. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2011.08.006>.
19. Björck I, Östman E, Kristensen M, et al. Cereal grains for nutrition and health benefits: Overview of results from in vitro, animal and human studies in the Health-grain project. *Trends Food Sci Technol.* 2012;25(2):87-100. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2011.11.005>.
20. Khakimov B, Bak S, Engelsens SB. High-throughput cereal metabolomics: current analytical technologies, challenges and perspectives. *J Cereal Sci.* 2014;59(3):393-418. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2013.10.002>.
21. Kokubo Y, Nishizaka M, Ube N, et al. Distribution of the tryptophan pathway-derived defensive secondary metabolites gramine and benzoxazinones in Poaceae. *Biosci Biotechnol Biochem.* 2017;81(3):431-440. <https://doi.org/10.1080/09168451.2016.1256758>.
22. Fernie AR, Schauer N. Metabolomics-assisted breeding: a viable option for crop improvement? *Trends Genet.* 2009;25(1):39-48. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2008.10.010>.
23. Шеленга Т.В., Соловьева А.Е., Шаварда А.Л., и др. Исследование метаболома культур коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова // Тезисы докладов международной научной конференции, посвященной 120-летию ВИР — СПб., 2014. — С. 98. [Shelenga TV, Solov'yeva AE, Shavarda AL, et al. Research of metabolom of crops from N.I. Vavilov's VIR collection. (Conference proceedings) Tezisy dokladov mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 120-letiyu VIR. Saint Petersburg; 2014. P. 98. (In Russ.)]
24. Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., и др. Овес. Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. / Под ред. В.Д. Кобылянского, В.Н. Солдатова. — М.: Колос, 1994. — 367 с. [Rodionova NA, Soldatov VN, Merezko VN, et al. Cultivated flora. Oats (Kulturnaya flora. Oves). Vol. 2, Part 3. Ed by V.D. Kobylansky, V.N. Soldatov. Moscow: Kolos; 1994. 367 p. (In Russ.)]
25. Лоскутов И.Г. Овес (*Avena* L.). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. — СПб.: ВИР, 2007. — 336 с. [Loskutov IG. Oat (*Avena* L.). Distribution, taxonomy, evolution and breeding value. Saint Petersburg: VIR; 2007. 336 p. (In Russ.)]
26. Лоскутов И.Г. Разнообразие голозерных форм ячменя и овса и его использование в селекции // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2009. — Т. 166. — С. 173–177. [Loskutov IG. Raznoobraziye golozernykh form yachmenya i ovsa i ego ispol'zovaniye v selektsii. *Works on applied botany, genetics and plant breeding.* 2009;166:173-177. (In Russ.)]
27. Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Изд. 4-е, доп. и перераб. — СПб.: ВИР, 2012. — 63 с. [Loskutov IG, Kovaleva ON, Blinova EV. Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhranenyu mirovoy kolleksii yachmenya i ovsa. 4th revised and updated. Saint Petersburg: VIR; 2012. 63 p. (In Russ.)]
28. StatSoft Inc. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft; 2013. Available from: <http://www.statsoft.com/textbook/>.
29. Section 20.4. The metabolism of glucose 6-phosphate by the pentose phosphate pathway is coordinated with glycolysis. In: Berg JM, Tymoczko JL, Stryer L. Bio-

- chemistry. 5th ed. New York; 2002. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK22590/>.
30. Khakimov B, Jespersen BM, Engelsen SB. Comprehensive and comparative metabolomic profiling of wheat, barley, oat and rye using gas chromatography-mass spectrometry and advanced chemometrics. *Foods*. 2014;3(4): 569-585. <https://doi.org/10.3390/foods3040569>.
 31. Bailey PD, Bryans JS. Chiral synthesis of 5-hydroxy-(L)-pipercolic acids from (L)-glutamic acid. *Tetrahedron Lett*. 1988;29(18):2231-2234. [https://doi.org/10.1016/s0040-4039\(00\)86719-2](https://doi.org/10.1016/s0040-4039(00)86719-2).
 32. Abeysekara S, Swaminathan S, Desai N, et al. The plant immunity inducer pipercolic acid accumulates in the xylem sap and leaves of soybean seedlings following *Fusarium virguliforme* infection. *Plant Sci*. 2016;243: 105-14. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.11.008>.
 33. Sánchez-Martín JA, Heald JI, Kingston-Smith AL, et al. A metabolomic study in oats (*Avena sativa*) highlights a drought tolerance mechanism based upon salicylate signaling pathways and the modulation of carbon, antioxidant and photo-oxidative metabolism. *Plant Cell Environ*. 2015;38(7):1434-1452. <https://doi.org/10.1111/pce.12501>.
 34. Schenck CA, Maeda HA. Tyrosine biosynthesis, metabolism, and catabolism in plants. *Phytochem*. 2018;149:82-102. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2018.02.003>.
 35. Bhandari K, Nayyar H. Low temperature stress in plants: an overview of roles of cryoprotectants in defense. In: *Physiological mechanisms and adaptation strategies in plants under changing environment*. New York: Springer; 2014. P. 193-265. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8591-9_9.
 36. Blanch M, Alvarez I, Sanchez-Ballesta MT, et al. Trisaccharides isomers, galactinol and osmotic imbalance associated with CO₂ stress in strawberries. *Postharvest Biol Technol*. 2017;131:84-91. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2017.05.008>.
 37. Kaur J, Bhatti DS, Goyal M. Influence of copper application on forage yield and quality of oats fodder in copper deficient soils. *Indian J Anim Nutr*. 2015;32:290-294.
 38. Bernardi J, Stagnati L, Lucini L, et al. Phenolic profile and susceptibility to *Fusarium* infection of pigmented maize cultivars. *Front Plant Sci*. 2018;9:1189. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01189>.
 39. Pieterse CM, Poelman EH, van Wees SC, Dicke M. Induced plant responses to microbes and insects. *Front Plant Sci*. 2013;4:475. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00475>.
 40. Seki M, Narusaka M, Ishida J, et al. Monitoring the expression profiles of 7000 *Arabidopsis* genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. *Plant J*. 2002;31(3):279-292. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2002.01359.x>.
 41. Vidigal DS, Willems L, Arkel J, et al. Galactinol as marker for seed longevity. *Plant Sci*. 2016;246:112-118. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.02.015>.
 42. Lahiri A, Chatterjee MA, Ghosh K, Majee M. Diversification and evolution of L-*myo*-inositol 1-phosphate synthase. *FEBS Lett*. 2003;553(1-2):3-10. [https://doi.org/10.1016/s0014-5793\(03\)00974-8](https://doi.org/10.1016/s0014-5793(03)00974-8).
 43. Шарова Е.И. Антиоксиданты растений. — СПб.: изд-во СПб. ГУ, 2016. — С. 102–118. [Sharova EI. Antioxidants of plants. Saint Petersburg: izd-vo SPb. GU. 2016. P. 102–118. (In Russ.)]
 44. Cuperlovic-Culf M, Rajagopalan NK, Tulpan D, Loewen MC. Metabolomics and cheminformatics analysis of antifungal function of plant metabolites. *Metabolites*. 2016;6(4):31. <https://doi.org/10.3390/metabo6040031>.
 45. Yandea-Nelson MD, Lauter N, Zabolina OA. Advances in metabolomic applications in plant genetics and breeding. *CAB Rev*. 2015;10(40):1-17. <https://doi.org/10.1079/pavsnnr201510040>.

✉ Информация об авторе

Игорь Гадиславович Лоскутов — д-р биол. наук, главный научный сотрудник, и. о. заведующего отделом генетических ресурсов овса, ржи, ячменя, ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург; профессор кафедры агрохимии, ФГБУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург. SPIN: 2715-2082. E-mail: i.loskutov@vir.nw.ru.

✉ Author and affiliations

Igor G. Loskutov — Doctor of Biological Sciences, Chief Researcher, Acting Head of the Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley, Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia; Professor, Department of Agrochemistry, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 2715-2082. E-mail: i.loskutov@vir.nw.ru.

✿ Информация об авторе

Татьяна Васильевна Шеленга — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник отдела биохимии и молекулярной биологии. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: t.shelenga@vir.nw.ru.

Алексей Васильевич Конарев — д-р биол. наук, профессор, и. о. заведующего отделом биохимии и молекулярной биологии. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: a.konarev@vir.nw.ru.

Юлия Игоревна Варгач — канд. с.-х. наук, младший научный сотрудник отдела генофонда. ФГБНУ «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства», Москва. E-mail: ulvargach@gmail.com.

Елизавета Александровна Пороховинова — канд. биол. наук, старший научный сотрудник отдела генетических ресурсов масличных и прядильных культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 5033-3263. E-mail: e.porohovinova@mail.ru.

Елена Владимировна Блинова — канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: e.blinova@vir.nw.ru.

Александр Александрович Гнутиков — младший научный сотрудник отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: alexandr2911@yandex.ru.

Александр Викентьевич Родионов — профессор, главный научный сотрудник, и. о. заведующего лабораторией биосистематики и цитологии, ФГБНУ «Ботанический институт им. В.Л. Комарова» РАН, Санкт-Петербург; профессор, ФГБУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург. E-mail: avrodionov@mail.ru.

✿ Author and affiliations

Tatyana V. Shelenga — Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher of the Department of Biochemistry and Molecular Biology. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: t.shelenga@vir.nw.ru.

Alexey V. Konarev — Doctor of Biological Sciences, Professor, Acting Head of the Department of Biochemistry and Molecular Biology. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: a.konarev@vir.nw.ru.

Yulia I. Vargach — Candidate of Agricultural Sciences, Junior Researcher, Gene Pool Department. All-Russian Institute of Horticulture and Nursery, Moscow, Russia. E-mail: ulvargach@gmail.com.

Elizaveta A. Porokhovinova — Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Department of Genetic Resources of Oilseeds and Spinning Crops. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 5033-3263. E-mail: e.porohovinova@mail.ru.

Elena V. Blinova — Candidate of Agricultural Sciences, Senior Researcher, Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: e.blinova@vir.nw.ru.

Alexander A. Gnutikov — Junior Researcher, Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: alexandr2911@yandex.ru.

Alexander V. Rodionov — Professor, Chief Researcher, Acting Head of the Laboratory of Biosystematics and Cytology, V.L. Komarov Botanical Institute RAS, Saint Petersburg, Russia; Professor, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. E-mail: avrodionov@mail.ru.