

# Метаболомный подход к сравнительному анализу диких и культурных видов овса (*Avena L.*)

И.Г. Лоскутов<sup>1, 2</sup>✉, Т.В. Шеленга<sup>1</sup>, А.В. Конарев<sup>1</sup>, А.Л. Шаварда<sup>1, 2, 3</sup>, Е.В. Блинова<sup>1</sup>, Н.И. Дзюбенко<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург, Россия

<sup>3</sup> Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук», Санкт-Петербург, Россия

Исследовались метаболомные спектры зерновок диких и культивируемых форм (сортов) овса (*Avena L.*). Материалом для изучения служили образцы семян из коллекции ВИР. Метаболомные исследования (анализ метаболома) проводили методом газожидкостной хроматографии с масс-спектрометрией (ГЖХ-МС) на хроматографе Agilent 6850 (США). Анализировали состав и содержание органических и жирных кислот, аминокислот, многоатомных спиртов и сахаров. Установлено, что у сортов по сравнению с дикими видами сузился (в ряде случаев существенно) диапазон колебания значений содержания изученных групп соединений. Наряду с резким увеличением содержания олеиновой кислоты у сортов снизилось содержание линолевой кислоты. В целом сравнение метаболомных спектров зерновок диких видов и сортов позволило сделать следующие основные выводы. Ряд дикорастущих видов овса может быть рекомендован в качестве потенциального источника биохимических признаков качества при селекции. Выявлены метаболиты, содержание которых меняется в процессе окультуривания или по которым дикие виды овса отличаются от сортов той культуры. Среди этих соединений наряду с такими широко известными составляющими здорового питания, как олеиновая кислота, глюкоза, фруктоза и др., выявлены моноацилглицеролы – МАГ 16:0, МАГ-2 18:2 и др. Высказано предположение, что последние могут быть связаны с формированием признаков адаптивности, в частности с устойчивостью к болезням и вредителям, абиотическим факторам среды.

Ключевые слова: *Avena L.*; дикие виды; сорта; зерновки; газовая хроматография; масс-спектрометрия; метаболомика; окультуривание; адаптивность и полиморфизм признаков.

## The metabolomic approach to the comparative analysis of wild and cultivated species of oats (*Avena L.*)

I.G. Loskutov<sup>1, 2</sup>✉, T.V. Shelenga<sup>1</sup>, A.V. Konarev<sup>1</sup>, A.L. Shavarda<sup>1, 2, 3</sup>, E.V. Blinova<sup>1</sup>, N.I. Dzubenko<sup>1</sup>

<sup>1</sup> The Federal Research Center All-Russian N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St.-Petersburg, Russia

<sup>2</sup> St.-Petersburg State University, St.-Petersburg, Russia

<sup>3</sup> V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, Russia

Seed metabolomic profiles have been investigated in wild and cultivated forms (cultivars) of oat (*Avena L.*). Seed accessions from the VIR oat collection were used for the research. Metabolomic analysis employed gas liquid chromatography-mass spectrometry (GLC-MS) using an Agilent 6850 chromatographer (USA). The analysis covered the composition and content of organic and fatty acids, amino acids, polyatomic spirits and sugars. The content fluctuation range for the studied groups of compounds was found to be narrower (significantly in some cases) in cultivars than in the wild species. Along with a sharp increase in oleic acid content, cultivars demonstrated a decrease in that of linoleic acid. The general conclusions from the comparison of seed metabolomic profiles in wild species and cultivars are presented below. A number of wild species can be recommended as a potential source of biochemical quality traits for breeding purposes. A series of metabolites (compounds), the content of which changes during domestication or which differentiate wild oat species from cultivars has been identified was found. Along with such well-known healthy food chemical factors as oleic acid, glucose and fructose, etc., differences concerning monoacylglycerol compounds (MAG 16:0 and MAG-2 18:2, etc.) have been found. The latter have been proposed to be related to the formation of adaptive traits, in particular, resistance to diseases and pests, and to environmental abiotic stresses.

Key words: *Avena L.*; wild species; varieties, seeds; gas chromatography; mass spectrometry; metabolomics; amelioration; adaptability and polymorphism of characters.

### КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., Шаварда А.Л., Блинова Е.В., Дзюбенко Н.И. Метаболомный подход к сравнительному анализу диких и культурных видов овса (*Avena L.*). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(5):636-642. DOI 10.18699/VJ16.185

### HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Shavarda A.L., Blinova E.V., Dzubenko N.I. The metabolomic approach to the comparative analysis of wild and cultivated species of oats (*Avena L.*). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(5):636-642. DOI 10.18699/VJ16.185

УДК 577.121:633.13+543.544.3

Поступила в редакцию 27.05.2016 г.

Принята к публикации 06.06.2016 г.

© АВТОРЫ, 2016

Селекционная ценность исходного материала определяется характеристиками, обеспечивающими устойчивость к биотическим и абиотическим факторам среды, питательные, кормовые и технологические качества будущих сортов. Основным селекционным приоритетом при создании сортов овса посевного (*Avena sativa* L.) до не давнего времени являлась урожайность. Требования к качеству сводились, как правило, к оценке наиболее общих биохимических признаков, таких как содержание белка, лизина и крахмала, и некоторых технологических характеристик. Одновременно разрабатывалась концепция здорового питания, успех которой напрямую зависел от уровня фундаментальных знаний о метаболитах и метаболических процессах, происходящих в организме человека, с одной стороны, и веществах, получаемых из растительной пищи, с другой.

Важнейшими биохимическими признаками культурных растений, характеризующими их ценные пищевые и медико-биологические свойства, являются вторичные метаболиты растений и основные вещества первичного метаболизма – полисахариды, белки, липиды. В этом аспекте задача сохранения и устойчивого использования генетических ресурсов растений в формировании высокого качества жизни людей, основу которого составляет качество питания, с каждым десятилетием становится все более актуальной. Для оценки содержания известных и поиска новых биологически активных соединений необходим скрининг генетических ресурсов растений. Логичное следствие этих процессов – селекция на данные признаки, что в свою очередь потребовало разработки методических подходов к анализу таких соединений в исходном и селекционном материале, а также в конечной продукции, получаемой при возделывании созданных сортов. Поэтому закономерным было прозвучавшее в 2002 г. на XXVI Международном конгрессе (XXVI International Horticultural Congress: Horticulture, Art and Science for Life, Toronto, Canada) заявление: «В 20-м веке селекционеры достигли успехов в селекции на урожайность. 21-й век будет веком селекции на биологически активные вещества (БАВ)».

Вторичные метаболиты растений, являющиеся носителями фармакологических и токсических свойств, предшественниками мутагенных, тератогенных соединений, веществ, оказывают существенное влияние на развитие микрофлоры кишечника. Выделено 11 групп неалиментарных веществ, для которых экспериментально доказан их определенный фармакологический эффект (пищевые волокна, олигосахариды, полифункциональные спирты, фенольные соединения, терпены и терпеноиды, фосфолипиды, гликозиды, витамины и др.) (Красильников, 2015).

Следует сказать, что во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) актуальность и важность биохимических исследований БАВ понимали еще в довоенные годы (30-е годы прошлого столетия). Соратник Н.И. Вавилова, основатель биохимии культурных растений как научного направления проф. Н.Н. Иванов уделял большое внимание изучению БАВ (витаминов, веществ вторичного происхождения – фенольных соединений, гликозидов, эфирных масел, алкалоидов и др.) в коллекциях мировых генетических

ресурсов (Конарев, Ярош, 2015). Исследования эти были продолжены в ВИР и в последующие годы (Ермаков и др., 1969; Методы..., 1987; Конарев, Хорева, 2000). Результаты биохимического скрининга мировой коллекции не потеряли своего значения до настоящего времени. Более того, они послужили основой при организации ряда международных проектов, посвященных проблемам функционального питания.

В последние годы особую важность в физиологических исследованиях приобрел новый методический подход, основанный на самом полном описании профиля из метаболитов объекта и их количественном определении. Метаболомный подход используется для решения все более широкого круга задач, включая такую актуальную для ВИР задачу, как «оценка сортовой специфичности семян» (Смоликова и др., 2015). Согласно современным представлениям, метаболитный профиль есть суммарный результат деятельности клетки на молекулярно-генетическом и биохимическом уровнях. Анализ метаболомных профилей позволяет идентифицировать определенное число биохимических маркеров биологических процессов. Методической основой современных исследований вышеупомянутых соединений являются газофазная и жидкостная (высокого давления) хроматографии, особенно эффективные в сочетании с масс-спектрометрией (Лохов, Арчаков, 2008; Shulaev et al., 2008).

Одна из задач метаболомики – изучение ответной реакции организма на воздействие окружающей среды. В результате любого воздействия на организм происходят множественные изменения концентраций различных метаболитов с целью поддержания гомеостаза. В норме внутриклеточные метаболиты находятся в динамическом равновесии с метаболитами окружающей среды. Анализируя полученные метаболические профили, можно получить своеобразный «отпечаток» (fingerprint), отражающий физиологическое состояние организма (Ситкин и др., 2013).

Надо сказать, что выяснением роли отдельных веществ в формировании устойчивости к биотическим и абиотическим факторам среды в ВИР занимались и ранее. Этому вопросу были посвящены исследования роли алкалоидов эндофитных грибов в устойчивости кормовых злаковых трав к насекомым-вредителям и в зимостойкости (Шеленга и др., 2006).

Овес посевной (*Avena sativa* L.) – одна из самых перспективных и востребованных в настоящее время сельскохозяйственных культур, поскольку обладает рядом ценных свойств, отвечающих требованиям, предъявляемым к продуктам «функционального питания», и позволяющих использовать его в кормовых и медико-профилактических целях (Лоскутов, 2007; Leonova et al., 2008; Loskutov, Rines, 2011). Овсяное зерно отличают белки, лучше сбалансированные по аминокислотному составу в сравнении с белками других зерновых, в частности имеющие повышенное содержание незаменимых аминокислот (аргинина, гистидина, лизина, триптофана) (Лоскутов, 2007; Конарев и др., 2015). Показана важная роль овса как заменителя пшеницы для организации безглютенового питания лиц, страдающих непереносимостью пшеничных белков или целиакией (Алпатьева и др., 2004).

При создании сортов овса (и не только), конкурентных на рынке по питательным, кормовым и технологическим качествам, основные методические трудности связаны с приданием этим сортам одновременно также устойчивости к биотическим и абиотическим стрессовым факторам среды. В отличие от предыдущей публикации (Конарев и др., 2015), в данной работе мы сосредоточим внимание на сравнительном метаболомном анализе изменений, происходящих в процессе селекции при окультуривании.

Известно, что неисчерпаемым источником ценных для вновь создаваемых сортов признаков служат дикие родичи, а также представители близких видов. В ВИР сосредоточена богатая коллекция диких видов овса, которая изучалась на протяжении ряда лет, в том числе по так называемым основным биохимическим признакам качества, устойчивости к биотическим и абиотическим факторам среды и др. (Конарев, Хорева, 2000; Лоскутов, 2007; Leonova et al., 2008; Loskutov, Rines, 2011; Конарев и др., 2015). Метаболомные исследования диких видов овса, в том числе в сравнении с культивируемыми формами, в таком объеме, насколько нам известно, нигде не проводились.

Изменения, происходящие в процессе селекционной работы с исходным и селекционным материалом, – предмет интереса не только селекционеров, но и специалистов смежных дисциплин, генетиков, морфологов, биохимиков, физиологов, диетологов и др. (Perkowski et al., 2012; Gu et al., 2015; Sánchez-Martín et al., 2015). Во всех случаях прослеживается как практический, так и теоретический аспект этого вопроса.

Метаболомный подход с его охватом широкого круга соединений может дать информацию для более глубокого понимания процессов окультуривания форм или селекции уже на уровне метаболических процессов в целом, а не только связанных с отдельными соединениями «интереса». И поставленная в настоящем исследовании задача – лишь первый этап на пути понимания механизмов (в частности, биохимических и на уровне метаболома), обеспечивающих устойчивость сортов к болезням и вредителям, прочим стрессам.

## Материалы и методы

Материалом для исследований служили образцы зерна диких и культурных видов овса, выращенных в Пушкинском филиале ВИР в 2015 г. (табл. 1 и 2).

Исследования проводили на зерновках 12 образцов диких видов овса разного уровня ploидности ( $2n = 14, 28, 42$ ) и 10 образцов отечественных и зарубежных пленчатых и голозерных сортов овса посевного ( $2n = 42$ ), представляющих наиболее важные и распространенные селекционные группы из коллекции отдела генетических ресурсов ржи, ячменя и овса ВИР им. Н.И. Вавилова.

Пробоподготовку осуществляли следующим образом. Несколько зерен образца взвешивали, гомогенизировали с адекватным количеством этанола, пробу настаивали в течение 30 дней при 5–6 °С. Полученные 100 мкл экстракта выпаривали досуха на установке CentriVar Concentrator фирмы Labconco (США). Сухой остаток силилировали с помощью бис(триметилсилил)трифторацетида в течение 40 мин при 100 °С. Качественное и коли-

чественное определение биохимического состава зерна проводили на капиллярной колонке HP-5MS (5 % фенил) метилполисилоксан (30 м, 250 мкм, 0,25 мкм) с помощью газожидкостной хроматографии с масс-спектрометрией (ГЖХ-МС) на хроматографе Agilent 6850 с квадрупольным масс-селективным детектором Agilent 5975B VLMSD фирмы Agilent Technologies (США). Условия проведения хроматографического исследования: скорость потока инертного газа через колонку 1,5 мл/мин. Программа нагревания колонки: начальная температура +70 °С, конечная – +220 °С, скорость нагревания 4,0 °С в минуту. Температура детектора масс-спектрометра +250 °С, температура инжектора +300 °С, объем вводимой пробы 1 мкл.

Внутренним стандартом служил раствор трикозана в пиридине (1 мкг/мкл). Полученные результаты обрабатывались с помощью программы UniChrom (Шеленга и др., 2014; Смоликова и др., 2015).

## Результаты

В результате экспериментов были получены данные по составу метаболитов зерновок диких видов и сортов овса: состав и содержание органических и жирных кислот, аминокислот, многоатомных спиртов, а также сахаров – дисахаров и моносахаров (в мг на 100 г сырого веса). Среди органических кислот высоким содержанием в зерновках диких видов овса характеризуются яблочная (разброс значений от 10 до 113 мг/100 г), глюконовая и галактуроновая кислоты; прочие присутствуют в малом количестве или на уровне следов. Среди жирных кислот высоким содержанием отличаются пальмитиновая (до 250 мг/100 г и выше) и вакценовая (до 600 мг/100 г и выше) кислоты, а также линолевая. При этом различия между видами по перечисленным показателям могут быть значительными: например, для линолевой и линоленовой кислот – от 50 до 300 мг/100 г. Наиболее существенны различия для вакценовой кислоты: минимальное значение 70 мг/100 г, максимальное – 643 мг/100 г. Линолевая и линоленовая кислоты – ценные для питания человека омега-6 и -3 жирные кислоты.

Среди изученных образцов по показателям качества выделяется гексаплоидный дикий вид *A. occidentalis*. У него найдено исключительно высокое содержание вакценовой (643 мг/100 г), линолевой (309 мг/100 г) и линоленовой (258 мг/100 г) кислот и самое высокое среди изученных диких видов содержание арахидиновой кислоты – 11 мг/100 г (табл. 3). Кроме того, в этом виде обнаружено уникально высокое содержание моноацилглицерола – МАГ-2 (18:2) – 695 мг/100 г.

Повышенное содержание пальмитиновой (261 мг/100 г), стеариновой (23 мг/100 г) и линолевой (374 мг/100 г) жирных кислот найдено у диплоидного вида *A. clauda* и тетраплоидного вида *A. agadiriana* (200; 25 и 351 мг/100 г соответственно). Образцы *A. occidentalis* имели повышенное содержание ситостерола (27 мг/100 г), что говорит о большей стабильности жирных кислот в зерновках этого вида. Повышенным содержанием ситостерола также отличались образцы *A. agadiriana* (20 мг/100 г) и *A. sterilis* (29 мг/100 г). Таким образом, *A. occidentalis*, обладая повышенным содержанием жирных кислот и ситостеролов, может быть хорошим источником для

**Таблица 1.** Дикие виды овса (*Avena L.*), взятые в исследование

Номер по каталогу ВИР	Вид	Образец	Происхождение	Плоидность (2n = 14)
2108	<i>A. atlantica</i> Baum et Fedak	CN 25849	Марокко	2n
293	<i>A. canariensis</i> Baum	CA 70	Испания	2n
1907	<i>A. clauda</i> Durie.	ME 0046	Турция	2n
1810	<i>A. hirtula</i> Lagas.	Ave 0519/83	Марокко	2n
2119	<i>A. wiestii</i> Steud.	CN 24322	Израиль	2n
2122	<i>A. agadiriana</i> Baum et Fedak	CN 25837	Марокко	4n
2102	<i>A. insularis</i> Ladiz.	TMP 2007	Италия	4n
2099	<i>A. magna</i> Murph. et Terr.	EN 2693	Марокко	4n
77	<i>A. fatua</i> L.		Китай	6n
428	<i>A. ludoviciana</i> Durie.	ME 1084	Иран	6n
1967	<i>A. occidentalis</i> Durie.	CA 38	Испания	6n
655	<i>A. sterilis</i> L.	CAV 1975	Алжир	6n

**Таблица 2.** Сорты овса посевного *Avena sativa L.*, взятые в исследование

Номер по каталогу ВИР	Сорт	Происхождение
11840	Borrus	Германия
14648	Аргамак	Россия, Кировская обл.
14851	Numbat*	Австралия
14911	Belinda	Швеция
14960	Вятский*	Россия, Кировская обл.
15305	Gehl*	Канада
15327	КСИ 731/01	Россия, Ульяновская обл.
15348	Hurdal	Норвегия
15442	Залп	Россия, Московская обл.
15444	Сапсан	Россия, Кировская обл.

\* Голозерные сорта.

**Таблица 3.** Суммарное содержание основных групп биохимических показателей зерновки образцов культурного овса (мг/100 г)

Сорт	Органические кислоты	Жирные кислоты	Аминокислоты	Многоатомные спирты	Стероиды	Моносахара	Дисахара
Borrus	45,6±0,02	600,4±0,12	57,1±0,03	105,3±0,05	6,9±0,00	925,5±0,09	1573,6±0,06
Аргамак	45,8±0,02	405,1±0,08	76,8±0,04	193,1±0,10	12,3±0,01	700,1±0,07	2400,1±0,10
Numbat*	57,6±0,03	532,0±0,11	88,0±0,04	189,8±0,09	10,3±0,01	589,4±0,06	2303,9±0,09
Belinda	48,1±0,02	511,3±0,10	44,7±0,02	172,4±0,09	19,4±0,01	721,6±0,07	2391,7±0,10
Вятский*	49,0±0,02	590,3±0,12	112,2±0,06	241,9±0,12	16,5±0,01	1477,0±0,15	2175,7±0,09
Gehl*	52,1±0,03	514,5±0,10	88,3±0,04	267,5±0,13	15,9±0,01	1458,5±0,15	1112,1±0,04
КСИ 731/01	46,8±0,02	439,8±0,09	85,7±0,04	190,5±0,10	16,3±0,01	700,1±0,07	2357,7±0,09
Hurdal	38,3±0,02	416,3±0,08	41,6±0,02	159,4±0,08	15,1±0,01	792,8±0,08	3254,3±0,13
Залп	46,5±0,02	452,6±0,09	76,5±0,04	209,2±0,10	29,1±0,01	896,8±0,09	3265,1±0,13
Сапсан	68,8±0,03	477,7±0,10	87,1±0,04	169,5±0,08	22,0±0,01	738,7±0,07	2779,7±0,11

Примечание. Здесь и в табл. 4 и 5 различия между результатами достоверны (p < 0,05).

\* Голозерные сорта.

**Таблица 4.** Суммарное содержание основных групп биохимических показателей зерновки образцов диких видов овса (мг/100 г)

Вид	Органические кислоты	Жирные кислоты	Аминокислоты	Многоатомные спирты	Стеролы	Моносахара	Дисахара	Сумма сахаров
<i>A. atlantica</i>	116,5±0,06	275,3±0,03	54,4±0,03	507,5±0,15	0,0±0,00	1179,8±0,10	541,7±0,01	1721,4±0,04
<i>A. canariensis</i>	67,3±0,03	705,1±0,07	22,6±0,01	278,7±0,08	19,9±0,01	1752,2±0,06	4601,5±0,09	6353,7±0,07
<i>A. clauda</i>	99,6±0,05	1058,8±0,11	61,3±0,03	370,3±0,11	7,4±0,00	1194,6±0,08	6943,7±0,14	8138,3±0,10
<i>A. hirtula</i>	159,2±0,08	1000,3±0,10	50,6±0,03	338,2±0,10	23,3±0,01	1005,9±0,07	3450,3±0,07	4456,3±0,06
<i>A. wiestii</i>	163,2±0,08	433,6±0,04	142,2±0,07	248,5±0,07	11,0±0,01	698,4±0,05	379,0±0,01	1077,3±0,02
<i>A. agadiriana</i>	167,4±0,08	1040,6±0,10	45,8±0,02	342,4±0,10	25,0±0,01	1429,5±0,07	1588,0±0,03	3017,5±0,04
<i>A. insularis</i>	115,7±0,06	656,1±0,07	41,1±0,02	171,3±0,05	25,7±0,01	329,8±0,04	7424,2±0,15	7754,1±0,09
<i>A. magna</i>	37,1±0,02	412,0±0,04	19,3±0,01	91,7±0,03	13,5±0,01	358,3±0,02	4979,1±0,10	5337,4±0,06
<i>A. fatua</i>	71,5±0,04	725,5±0,07	27,8±0,01	239,4±0,07	29,5±0,01	1971,4±0,06	859,5±0,02	2830,9±0,03
<i>A. ludoviciana</i>	51,6±0,03	548,0±0,05	15,2±0,01	188,1±0,06	13,3±0,01	764,3±0,04	752,0±0,02	1516,3±0,02
<i>A. occidentalis</i>	171,0±0,09	1633,4±0,16	41,7±0,02	445,8±0,13	30,3±0,02	1013,9±0,10	1665,3±0,03	2679,3±0,05
<i>A. sterilis</i>	141,0±0,07	1019,1±0,10	36,9±0,02	375,2±0,11	32,6±0,02	1119,9±0,08	2516,7±0,05	3636,6±0,06

селекции овса на повышенную масличность и стабильность масла. Повышенным содержанием по большинству аминокислот выделялся диплоидный вид *A. wiestii*; также повышенное содержание отдельных аминокислот имели тетраплоидный вид *A. agadiriana* и гексаплоидные виды *A. ludoviciana* и *A. occidentalis*.

Фруктозу и глюкозу можно отнести к компонентам здорового питания, чего не скажешь о сахарозе, содержание которой в большинстве случаев в десятки раз превышает содержание всех моносахаров. Примечательно, что у всех гексаплоидных видов содержание моносахаров в зерновке выше, чем сахарозы (табл. 4). Содержание ди- и полисахаров у образцов диплоидного вида *A. clauda* (6943 и 8138 мг/100 г) и тетраплоидного вида *A. insularis* (7424 и 7754 мг/100 г) в несколько раз превышало этот показатель у других изученных образцов диких видов овса. Особого внимания заслуживают гексаплоидные виды *A. fatua* и *A. ludoviciana* с низким содержанием сахарозы в зерновке и высоким – моносахаров.

При рассмотрении суммарных биохимических показателей зерновки диких видов овса установлены различия по группам с разным уровнем пloidности. У диплоидных видов была наибольшая сумма аминокислот, многоатомных спиртов, моно- и полисахаров, у тетраплоидных – наибольшая сумма органических кислот и дисахаров, у гексаплоидных – незначительно большее содержание жиросодержащих веществ – жирных кислот и стеролов (см. табл. 4). Кроме того, у диплоидов и тетраплоидов содержание ди- и полисахаров в два раза выше, чем у гексаплоидных видов (см. табл. 4).

Среди органических кислот высоким содержанием у образцов посевного овса выделяются яблочная (разброс значений от 11 до 43 мг/100 г, что меньше, чем у диких видов), глюконовая и галактурононовая кислоты. Среди жирных кислот высоким содержанием характеризуются пальмитиновая (до 200 мг/100 г) и олеино-

вая (до 215 мг/100 г) кислоты, а также линолевая (до 182 мг/100 г). При этом различия между образцами одного вида по перечисленным показателям могут быть не такими значительными, как у образцов разных видов: например, для линолевой кислоты разброс значений составлял от 113 до 182 мг/100 г. Наиболее существенные различия были найдены для пальмитиновой кислоты: минимальное значение 97 мг/100 г, а максимальное – 200 мг/100 г.

При анализе отдельных изученных показателей у образцов посевного овса установлено, что наибольшие значения по некоторым органическим кислотам имели пленчатые сорта Залп (Россия, Московская обл.) и Hurdal (Норвегия) и голозерные – Вятский (Россия, Кировская обл.), Gehl (Канада) и Numbat (Австралия). Повышенным содержанием отдельных жирных кислот обладали только голозерные сорта, а по отдельным аминокислотам выделялись пленчатые сорта Залп и Сапсан (Россия, Кировская обл.). Повышенным содержанием фитостеролов отличались пленчатые сорта Залп, Сапсан и Belinda (Швеция). Повышенными количествами большинства моно- и дисахаров отличался голозерный сорт Вятский.

Как и в случае с дикими видами овса, содержание сахарозы в исследованных зерновках в большинстве случаев в десятки раз превышает содержание фруктозы и глюкозы. Особо отметим голозерный сорт Gehl (Канада), у которого содержание моносахаров превышает содержание сахарозы в зерновке, и голозерный сорт Вятский с довольно низким содержанием сахарозы и высоким – моносахаров.

При рассмотрении суммарных значений содержания биохимических показателей зерновки посевного овса были установлены различия между пленчатыми и голозерными образцами (см. табл. 3). У пленчатого сорта Сапсан обнаружено повышенное содержание суммы органических кислот, у сорта Vogtus (Германия) – жирных кислот, у сорта Залп – многоатомных спиртов, у сортов Залп и Сапсан – фитостеролов, у сортов Залп и Hurdal –

**Таблица 5.** Суммарное содержание биохимических показателей зерновки разного уровня пloidности диких и культурного видов овса (мг/100 г)

Суммарное содержание	Диплоиды	Тетраплоиды	Гексаплоиды	Культурные виды
Органические кислоты	117,56±0,06	121,92±0,06	101,35±0,05	49,90±0,02
Жирные кислоты	755,30±0,08	787,30±0,08	950,77±0,10	494,00±0,10
Аминокислоты	65,41±0,03	37,96±0,02	27,67±0,01	75,80±0,04
Многоатомные спирты	352,26±0,11	236,93±0,07	295,76±0,09	189,90±0,09
Стероиды	11,49±0,00	22,29±0,00	23,20±0,00	16,40±0,01
Моносахара	1170,91±0,05	886,79±0,04	1058,88±0,04	901,50±0,09
Дисахара	3651,68±0,11	3894,83±0,12	1280,41±0,04	2361,40±0,09
Сумма сахаров	4980,89±0,10	4781,62±0,10	2339,28±0,05	3262,90±0,09

дисахаров. У голозерных сортов Gehl и Numbat было повышенное содержание суммы органических кислот, у сортов Вятский и Numbat – жирных кислот, у сортов Вятский и Gehl – многоатомных спиртов и моносахаров, и у всех трех сортов наблюдалось повышенное содержание аминокислот.

При сравнении суммарных биохимических показателей образцов диких и культурных видов установлено, что образцы культурного вида имели повышенные суммарные показатели только по аминокислотам и сахарам. По остальным показателям образцы диких видов с разным уровнем пloidности характеризовались более высокими значениями основных групп соединений (табл. 5). Таким образом, можно заключить, что у культурных форм овса в ходе эволюции и селекционной проработки снизилось содержание многих важных групп соединений, что, очевидно, не связано напрямую с «генеральными направлениями» селекции, но может влиять на адаптивные свойства (см. примеры ослабления устойчивости селекционных форм к отдельным факторам среды). Исключение – содержание аминокислот, являющихся суммарной белковой частью зерновки, на повышение количества которой проводилась селекционная работа по посевному овсу.

### Обсуждение

Сравнение метаболомных спектров диких и культурных форм (сортов) выявило следующие изменения в метаболомах при «окультуривании». Диапазон значений содержания яблочной кислоты у сортов сузился (11–43 мг/100 г) по сравнению с таковым у диких видов (7–80 мг/100 г). Аналогичная картина наблюдается и для молочной кислоты: ее содержание у сортов составляет 1,5–4,5 мг/100 г, у образцов диких видов – 1,18–10 мг/100 г. У изученных сортов резко возросло содержание в зерновках олеиновой кислоты – от 100 до 215 мг/100 г по сравнению с 2–24 мг/100 г у диких видов. Напомним, что олеиновая кислота – важный компонент здорового питания, легко усвояемая незаменимая жирная кислота. У сортов в два раза по сравнению с дикими видами снизилось содержание линолевой кислоты (до 150 мг/100 г), а содержание стеариновой кислоты «стабилизировалось» на уровне 7–13 мг/100 г (у образцов диких видов ее количество ме-

няется от 3 до 25 мг/100 г). Диапазон значений содержания сахарозы у диких видов (от 3 до 3000 мг/100 г) был больше по сравнению с сортами овса (от 800 до 2800 мг/100 г). Содержание моноацилглицерола (МАГ 16:0) у диких видов находилось в пределах 0,8–86 мг/100 г, а у сортов – только 6–20 мг/100 г. По содержанию МАГ-2 18:2 у образцов диких видов размах составляет 78–695 мг/100 г, у сортов овса эти значения намного меньше – 18–46 мг/100 г.

Согласно литературным данным (Смоликова и др., 2015), значимый вклад в сортовые различия рапса вносят яблочная кислота и линолевая, а также аминокислота – аланин. В нашем эксперименте содержание альфа-аланина также можно отнести к значимым показателям, т. е. к тем, по которым сравниваемые выборки сортов и видов различаются: у диких видов этот показатель равен 1–2,8 мг/100 г, а у сортов изменяется от 1,5 до 10 мг/100 г. Отмеченное совпадение с рапсом, надо полагать, не случайное. Очевидно, три упомянутых соединения вовлечены в процесс дифференциации форм растений на разных видовых уровнях у филогенетически удаленных видов растений (отличия между сортами и между видами, т. е. в процессе окультуривания). В нашей работе – это овес, а в цитируемой работе – крестоцветные (Смоликова и др., 2015).

В случаях с МАГ 16:0 и МАГ-2 18:2 речь может идти о каком-то биохимическом факторе (возможно, косвенном), связанном с процессом адаптации. Выше мы говорили о потере растениями ряда адапционных свойств в процессе селекции (при окультуривании и особенно в процессе создания современных высокоспециализированных и интенсивных сортов, сопровождающемся снижением генетического полиморфизма сортовой популяции, характерного для стародавних сортов народной селекции). Невольно напрашивается аналогия с данными по анализу полиморфизма спектров запасных белков, степень которого у современных высокоспециализированных сортов закономерно снижается одновременно с утраченной адаптивными свойствами (устойчивости к биотическим и абиотическим факторам среды) (Пенева и др., 1998; Алпатьева, Губарева, 2002; Зеленская и др., 2004; Лоскутов и др., 2005; Конарев, 2006).

Сравнение метаболомных спектров диких видов и сортов позволило сделать следующие основные выводы. Выявлен ряд метаболитов, содержание которых меняется в процессе окультуривания или по которым дикие виды овса отличаются от сортов этой культуры. Среди этих соединений наряду с такими широко известными составляющими здорового питания, как олеиновая кислота, глюкоза, фруктоза и др., выявлены соединения (МАГ 16:0, МАГ-2 18:2 и др.), которые предположительно могут быть связаны с адаптивностью, в частности с устойчивостью к болезням и вредителям и абиотическим факторам среды.

По результатам изучения некоторые виды могут быть рекомендованы в качестве потенциального источника качественных биохимических признаков для межвидовой гибридизации овса. Это диплоидные виды *A. clauda* с повышенным содержанием в зерновке отдельных жирных кислот и *A. wiestii* с повышенным содержанием аминокислот, тетраплоидный *A. agadiriana* с повышенным содержанием отдельных жирных кислот и ситостерола, гексаплоидные виды *A. occidentalis* с уникальным составом жирных кислот в масле, МАГ и ситостерола, *A. sterilis* с повышенным содержанием ситостерола в масле, *A. fatua* и *A. ludoviciana* с низким содержанием сахарозы и высоким содержанием моносахаров в зерновке (см. табл. 4).

## Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-16-00072).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Список литературы

Алпатьева Н.В., Губарева Н.К. Анализ биотипного состава староместных сортов мягкой пшеницы из коллекции ВИР в процессе хранения и репродукции. *Аграрная Россия*. 2002;3:28-31.

Алпатьева Н.В., Гаврилюк И.П., Леонтьева Н.А., Орешко Л.С., Красильников В.Н., Барсукова Н.А., Лоскутов И.Г. Проламина и целиакия. *Аграрная Россия*. 2004;6:41-49.

Ермаков А.И., Иконникова М.И., Луковникова Г.И., Ярош Н.П. Итоги и перспективы биохимических исследований культурных растений. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1969;41:326-364.

Зеленская Е.Г., Конарев А.В., Лоскутов И.Г., Губарева Н.К., Стрельченко П.П. Характеристика старо-местных форм овса посевного (*Avena sativa L.*) из коллекции ВИР по полиморфизму авенина. *Аграрная Россия*. 2004;6:50-58.

Конарев А.В. Использование молекулярных маркеров в решении проблем генетических ресурсов и селекции. *Аграрная Россия*. 2006;6:4-23.

Конарев А.В., Хорева В.И. Биохимические исследования генетических ресурсов растений в ВИРе. СПб.: ВИР, 2000.

Конарев А.В., Шеленга Т.В., Перчук И.Н., Блинова Е.В., Лоскутов И.Г. Характеристика разнообразия овса (*Avena L.*) из кол-

лекции ВИР – исходного материала для селекции на устойчивость к фузариозу. *Аграрная Россия*. 2015;5:2-10.

Конарев А.В., Ярош Н.П. Основатель отечественной биохимии культурных растений Николай Николаевич Иванов (к 120-летию со дня рождения). *Аграрная Россия*. 2005;2:3-4.

Красильников В.Н. Актуальные направления использования генетических ресурсов растений в пищевой инженерии продуктов функционального и специализированного назначения. *Аграрная Россия*. 2015;11:36-42.

Лоскутов И.Г. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: ВИР, 2007.

Лоскутов И.Г., Губарева Н.К., Алпатьева Н.В. Полиморфизм авенина в изучении дикорастущих видов овса. *Аграрная Россия*. 2005;2:43-48.

Лохов П.Г., Арчаков А.И. Масс-спектрометрические методы в метаболомике. *Биомед. химия*. 2008;54:497-511.

Методы биохимического исследования растений (Под ред. А.И. Ермакова). Л.: Агропромиздат, 1987.

Пенева Т.И., Конарев В.Г., Кобылянский В.Д., Лапиков Н.С. Анализ полиморфизма по спектрам секалина в процессе становления сорта озимой ржи Ильмень. С.-х. биология. 1998;1:55-62.

Ситкин С.И., Ткаченко Е.И., Вахитов Т.Я., Орешко Л.С., Жигалова Т.Н. Метаболом сыворотки крови по данным газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ-МС) у пациентов с язвенным колитом и больных целиакией. *Эксперим. и клин. гастроэнтерология*. 2013;12:44-57.

Смоликова Г.Н., Шаварда А.Л., Алексейчук И.В., Чанцева В.В., Медведев С.С. Метаболомный подход к оценке сортовой специфичности семян *Brassica napus L.* *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(1):121-127.

Шеленга Т.В., Конарев А.В., Дзюбенко Н.И., Малышев Л.Л., Такайт Т. Изучение образцов овсяницы луговой из коллекции ВНИИ растениеводства имени Н.И. Вавилова, содержащих симбиотические грибы-эндофиты рода *Neotyphodium*. *Докл. РАСХН*. 2006;1:20-22.

Шеленга Т.В., Соловьева А.Е., Шаварда А.Л., Конарев А.В. Исследование метаболома культур коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова. Тезисы докл. междунар. науч. конф., посвященной 120-летию ВИР. С.-Петербург, 6–8 окт. 2014 г. СПб., 2014;98.

Gu J., Jing L., Ma X., Zhang Z., Guo Q., Li Y. GC-TOF-MS-based serum metabolomic investigations of naked oat bran supplementation in high-fat-diet-induced dyslipidemic rats. *J. Nutritional Biochemistry*. 2015;26:1509-1519.

Leonova S., Shelenga T., Hamberg M., Konarev A., Loskutov I., Carlsson A. Analysis of oil composition in cultivars and wild species of Oat (*Avena sp.*). *J. Agric. Food Chemistry*. 2008;56:7983-7991.

Loskutov I.G., Rines H.W. *Avena L.* (Ed. C. Kole). *Wild Crop Relatives: Genomic & Breeding Resources*. Vol. 1. Cereals. Springer, Heidelberg, Berlin, New York, 2011;109-184.

Perkowski J., Stuper K., Buško M., Góral T., Kaczmarek A., Jeleń H. Differences in metabolomic profiles of the naturally contaminated grain of barley, oats and rye. *J. Cereal Sci.* 2012;56:544-551.

Sánchez-Martín J., Heald J., Kingston-Smith A., Winters A., Rubiales D., Sanz M., Mur L. A. J., Prats E. A metabolomic study in oats (*Avena sativa*) highlights a drought tolerance mechanism based upon salicylate signalling pathways and the modulation of carbon, antioxidant and photo-oxidative metabolism. *Plant, Cell & Environment*. 2015;38:1434-1452.

Shulaev V., Cortes D., Miller G., Mittler R. Metabolomics for plant stress response. *Physiologia Plantarum*. 2008;132:199-208.