

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАКОПЛЕНИЯ ЗАПАСНЫХ СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА В СЕМЕНАХ ЛЬНА МАСЛИЧНОГО

¹ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»

Республика Беларусь, 220072, г. Минск, ул. Академическая, 27

²УО «Белорусский государственный технологический университет»

Республика Беларусь, 227006, г. Минск, ул. Свердлова, 13а

³ГНУ «Центральный ботанический сад НАН Беларуси»

Республика Беларусь, 220012, г. Минск, ул. Сурганова, 2в

Введение

Семена льна являются источником ценного растительного масла, кормового белка, микроэлементов и диетической клетчатки. Основным лимитирующим фактором зернофуражного использования семян льна это антинутриенты: цианогенные гликозиды, антагонист витамина В₆ и фитин – смешанная К, Mg, Са-соль миоинозитгексафосфорной (фитиновой) кислоты [1].

Соли фитиновой кислоты (фитаты, или фитин) – основная форма запасаения фосфора в масличных семенах – являются конечным продуктом обмена и используются только при прорастании семян. Из минорных компонентов льняного семени фитин представляет наибольший интерес, так как, во-первых, его содержание в обезжиренном семени выше, чем других антинутриентов и достигает 1,8–3,0% [2], во-вторых, для многих сельскохозяйственных культур уже получены формы, в семенах которых уровень накопления фитиновой кислоты снижен на 50–65% [3].

В растительной клетке фитин является запасным веществом не только фосфора, но и инозитола и микроэлементов, а также участвует в метаболизме нуклеиновых кислот [4] и регуляции эндоцитоза [5]. Кинетика ферментов биосинтеза фитиновой кислоты [6, 7], так же как изменчивость уровня ее накопления в семенах растений [8] хорошо изучены. К факторам, определяющим содержание фитина в семенах, относятся: содержание и доступность фосфора в почве, погодные условия вегетации, генетические и физиологические особенности функционирования систем

фосфатного транспорта, мио-инозитол-киназ и ферментов биосинтеза инозитола [9].

В организме человека и многих животных фитин не метаболизируется [10], его сильные хелатирующие свойства препятствуют усвоению микроэлементов (особенно цинка и железа) и белка в пище. Однако в ряде работ показано, что сильные антиоксидантные свойства фитиновой кислоты благоприятны для профилактики и контроля опухолеобразования, укрепления иммунной системы, предотвращения патологической кальцификации и образования камней в почках, снижения уровня холестерина и тромбоцитарной активности [11].

Таким образом, для человека фитин является антинутриентом с полезными для здоровья свойствами, что определяет два альтернативных направления улучшения пищевых качеств льна: 1) низкофитиновые формы, семена которых легко усваиваются организмами с недостаточностью ферментов-фитаз; 2) сорта с высоким уровнем накопления производных фитиновой кислоты, обуславливающей высокие антиоксидантные и хелатирующие свойства получаемых продуктов.

В связи с этим, целью нашего исследования являлось изучение изменчивости уровня накопления фитина и неорганических фосфатов в семенах льна масличного, факторов, определяющих эту изменчивость, и скрининг коллекций для поиска вероятных сортов-доноров признаков как высокого, так и низкого накопления запасных соединений фосфора.

Материалы и методы

Объект исследований – коллекция 28 сортов и сортообразцов льна масличного: Antares, Mivast, Atalante (Франция); BlueChip (Венгрия); Glenelg

(Австралия); Deep Pink (Нидерланды); Linota, SU-1-10, Omega, (США); К 5827 (Уругвай); Gold Flax, McGregor, Somme, К 6582, К 6570, Flanders

(Канада); Raluca, Sandra (Чехия); Суан (Польша); К 2398 (Китай); Воронежский, К 5627, К 5621, Небесный (Россия); ЛМ-1, ЛМ-2, (Беларусь).

Для определения неорганического фосфата был использован метод Лоури-Лопеса в модификации Скулачева [12], который характеризуется высокой чувствительностью и позволяет определить от 0,3–6,0 мкг Р в 1 мл раствора.

Оценку уровня фитиновой кислоты в образ-

цах семян льна проводили по методу Латта и Эскин [13], в основе которого лежит обесцвечивание раствора сульфоцилата железа в присутствии мио-инозитол фосфат-ионов.

Статистическую обработку данных проводили в программной среде Statistica 7.0 с использованием модулей: общие линейные модели (GLM); непараметрическая статистика, кластерный анализ [14].

Результаты и обсуждение

Схема опыта для оценки влияния генотипа и условий выращивания на содержание фитина и неорганического фосфора в семенах включала

исследование 26 генотипов льна, выращиваемых на территории ЦБС НАН Беларуси в 2005–2009 гг. Результаты анализа представлены табл. 1.

Таблица 1

Содержание фитина и фосфора в семенах льна культурного

№	Сорт	Фосфор, мг/г семян						Фитин, мг/г семян					
		2005	2006	2007	2008	2009	Среднее	2005	2006	2007	2008	2009	Среднее
1	Antares	2,51	2,19	2,05	2,18	1,89	2,16	34,53	35,88	34,96	29,05	31,33	33,15
2	Atalante	3,21	2,41	2,23	2,70	2,84	2,68	36,14	35,88	36,38	29,63	31,75	33,96
3	Blue Chip	2,54	2,05	2,42	2,47	2,44	2,38	39,47	38,73	35,90	30,40	32,49	35,40
4	Glenelg.	2,55	1,87	1,86	2,17	1,87	2,06	35,33	36,66	35,71	28,07	33,21	33,80
5	Gold Flax	1,93	1,24	1,51	1,87	1,50	1,61	31,23	29,22	31,82	24,63	31,77	29,73
6	Deep Pink	2,57	1,99	2,19	2,24	2,10	2,22	34,65	35,98	35,31	27,59	33,93	33,49
7	Linota	2,67	2,05	2,08	2,33	2,00	2,23	34,97	33,72	35,17	28,21	32,49	32,91
8	McGregor	2,64	2,32	2,01	2,44	1,87	2,25	35,54	34,29	34,96	27,47	32,34	32,92
9	Omega	2,8	2,06	2,04	2,32	1,75	2,19	35,74	35,02	35,30	27,70	33,50	33,45
10	Raluca	2,92	2,58	1,77	2,56	2,50	2,46	36,53	37,51	35,71	31,30	34,65	35,14
11	Sandra	1,99	1,97	0,90	1,97	1,61	1,69	36,00	35,07	33,29	28,08	31,62	32,81
12	Somme	2,3	2,20	1,05	2,13	1,76	1,89	36,93	36,73	33,70	31,35	33,64	34,47
13	Воронежский	2,2	1,60	0,96	2,01	1,62	1,68	35,65	33,01	32,35	27,58	32,10	32,14
14	К-5627	2,63	1,95	1,78	2,35	1,87	2,12	35,73	35,87	33,97	29,22	32,06	33,37
15	К-5621	2,53	1,50	0,99	1,87	1,82	1,74	35,59	33,53	33,03	30,12	34,37	33,33
16	К-5827	2,08	1,95	1,38	1,47	1,32	1,64	35,69	34,05	32,89	28,22	29,31	32,03
17	ЛМ-1	2,32	1,76	1,78	2,54	1,74	2,03	35,98	36,91	31,82	28,42	33,50	33,32
18	ЛМ-2	2,48	2,11	1,52	2,29	2,08	2,10	36,78	38,99	36,26	31,67	35,09	35,76
19	Небесный	2,62	1,51	1,44	1,97	1,40	1,79	33,77	37,66	32,89	28,52	31,77	32,92
20	SU-1-10	2,79	1,94	1,83	2,56	1,57	2,14	33,05	32,99	30,74	27,73	28,88	30,68
21	Суан	1,87	1,57	1,70	1,94	1,39	1,69	32,88	35,84	31,55	28,15	30,27	31,74
22	К-2398	2,59	2,19	2,22	1,82	1,55	2,08	34,04	36,40	32,89	29,30	33,21	33,17
23	Л-6582	2,61	1,83	1,80	1,98	1,73	1,99	36,94	36,62	34,11	30,56	33,79	34,41
24	К-6570	2,15	1,76	1,79	2,00	1,24	1,79	34,77	35,33	32,89	28,70	30,03	32,34
25	Flanders	2,8	1,91	1,94	2,25	1,55	2,09	34,37	33,77	31,15	27,46	32,49	31,85
26	Mivast	2,44	2,01	2,01	1,69	1,60	1,95	33,09	33,51	31,96	28,49	31,62	31,73
	Среднее	2,49	1,94	1,76	2,16	1,80	2,03	35,21	35,35	33,62	28,72	32,37	33,08
	$HSP_{0,01}$	0,13	0,21	0,25	0,22	0,24		1,06	1,75	2,98	1,47	1,44	
	$HSP_{0,05}$	0,17	0,27	0,32	0,28	0,32		1,39	2,30	3,91	1,93	1,89	

В семенах льна депонируется от 1,61 мг/г (сорт Gold Flax) до 2,68 мг/г (Atalante) неорганических фосфатов, и 29,73–35,76 мг/г (Gold Flax и ЛМ-2 соответственно) фитина. Результаты, полученные по фитиновой кислоте, выше указанного в литературе диапазона 22,8–32,5 мг/г [15]. Исходя из сравнения коэффициентов варьирования, межсортная изменчивость накопления неорганических фосфатов в семенах льна выше, чем изменчивость содержания фитиновой кислоты (13,39% для неорганических фосфатов и 4,15% для фитина). Достоверно различается содержание фитина и фосфатов в семенах урожаях разных лет (2005–2009 гг.), исключение составляет количество фитина в семенах, полученных в 2005 и 2006 гг. Так, максимальное количество фосфатов в семенах льна запасалось в условиях 2005 г., минимальное в 2007 г., для фитина это 2006 и 2008 гг. соответственно.

Проведен анализ связи уровня накопления фитина и неорганических фосфатов и погодных условий (среднемесячная температура окружающей среды, °С; количество выпавших осадков, мм [16]) сезона выращивания. Повышенное накопление фитина (более 35,0 мг/г) и фосфатов в семенах льна урожаях 2005 и 2006 гг. мы связываем с увеличением подвижности почвенного фосфора в августе (рис. 1), обусловленного высокой интенсивностью осадков (более 188,0 мм) и снижением испарения (среднемесячная температура воздуха 17,7 °С). Также отмечено, что рост содержания фитина в семенах ассоциирован с увеличением количества июньских осадков

и температуры воздуха в июле. Можно предположить, что в данном случае интенсивное накопление вегетативной массы сопровождается депонированием избытка фосфатов и глюкозы в виде фитиновой кислоты.

Максимальные уровни фосфатов отмечены в семенах урожаях 2005 и 2008 гг. Погодная особенность этих лет – низкая среднемесячная температура июня (15,5 и 16,4 °С, 2005 и 2008 гг. соответственно) и засуха в июне-июле (82,2 мм и 46,6 мм соответственно в июне и июле 2005 г.; 40,0 и 90,0 мм в июне и июле 2008 г.), совпадающая с периодами роста, цветения и первых этапов формирования семян льна масличного. Статистический анализ показал, что содержание неорганических фосфатов в семени льна достоверно коррелирует с количеством осадков, выпадающих в мае ($r = 0,9$), вероятно ранние этапы онтогенеза важны для поддержания оптимального уровня фосфорного обмена.

Известно, что количество фосфора, необходимое для поддержания нормального протекания физиологических процессов, поступает в семя еще на стадии деления клеток (для большинства культур это первые 14 дней после опыления). В дальнейшем все поступающие в семя фосфаты направляются на синтез фитиновой кислоты [17]. Для льна масличного выявлена прямая зависимость между накоплением неорганических фосфатов и фитина в семени ($r = 0,5$), что является следствием увеличения скорости обмена фосфатов и их иммобилизацией в соединении с мио-инозитолом и минералами.

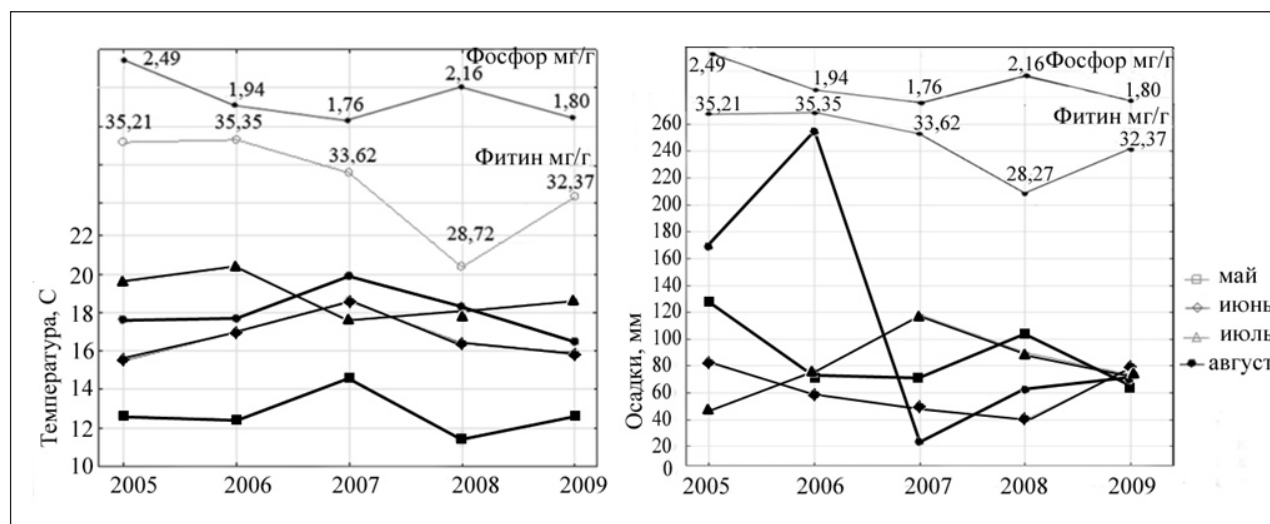


Рис. 1. Сопоставление погодных условий полевых сезонов 2005–2009 гг. и среднего содержания фитиновой кислоты и неорганических фосфатов в семенах льна масличного

Для оценки влияния генетических и средовых факторов на результирующее содержание фитина и неорганических фосфатов в семенах льна был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (табл. 2). В качестве генетического фактора выступали различия между сортами, средового – различия между сезонами выращивания льна.

онный анализ (табл. 2). В качестве генетического фактора выступали различия между сортами, средового – различия между сезонами выращивания льна.

Таблица 2

Двухфакторный дисперсионный анализ содержания фитина и неорганических фосфатов в семенах льна масличного

	Фитин					Фосфор				
	SS	DF	MS	F	%	SS	DF	MS	F	%
Генотип	705,0	24	29,4	120,0*	17,9	25,3	24	1,1	175,2*	29,3
Среда	2267,8	4	567,0	2307,0*	69,3	27,3	4	6,8	1136,0*	38,2
Генотип×среда	368,1	96	3,8	16,0*	11,0	21,1	96	0,2	36,6*	30,0
Ошибка	61,4	250	0,2		1,8	1,5	250	0,0		2,5

Примечание. SS – сумма квадратов; DF – степени свободы; MS – средние квадраты

* – достоверно при $p \leq 0,05$

Влияние факторов «генотип», «сорт» и их взаимодействия на содержание фитина и фосфора в семенах статистически значимо, однако их вклад в изменчивость исследуемых признаков различен. Влияние среды и генотипа на накопление неорганических фосфатов составляет соответственно 38,2% и 29,3%, их взаимодействия – 30,0%. Преобладающее влияние на содержание фитина в семенах оказывают условия выращивания (69,3%), уровень воздействия генотипа (17,9%) и взаимодействия факторов (11,0%) ниже. Что отличается от данных В. Dave Oomah et al. (1998), в работе которых при выращивании льна в условиях канадских прерий содержание фитиновой кислоты в семенах льна главным образом определяется генотипом растения (37,0%) и взаимодействием генотип-среда (36,0%) [15].

Более высокий вклад средовых факторов в изменчивость уровня фитина может быть обусловлен вторичной метаболической ролью фитиновой кислоты по отношению к неорганическим фосфатам. Вероятно, в условиях недостатка фосфора в почвах генетические различия сортов по уровню накопления фитина должны быть выражены сильнее, как описано в работе Bhattu and Cherdkiatgumchai [2].

Условия выращивания – температура, количество осадков, микрофлора почвы влияют на накопление фосфатов и фитина в семенах. Однако средовые эффекты сглаживаются эффективными механизмами контроля фосфор-

ного обмена, например, кислые фосфатазы регулируют поступление фосфатов, продукты генов *miR399*, *IPS/At4* и *UBC24* – флоэмный транспорт фосфатов, *Ins(3)PI* синтаза и *MI* киназа – синтез фитиновой кислоты [18]. В свою очередь, уровень экспрессии ферментов и синтеза микро-РНК определяется взаимодействием генотипа и условий выращивания.

Для множественных сравнений исследуемых сортов по содержанию фитина и неорганических фосфатов в семенах был использован апостериорный анализ t-Дункана. Результаты сравнения средних по критерию наименьшей значимой разницы и выделения групп существенно неразличающихся между собой сортов представлены на рис. 2.

По содержанию фитиновой кислоты тест разбил коллекцию на 11 групп, 7 из которых характеризуются значительным перекрытием сортового состава. В группе с наиболее низким содержанием фитиновой кислоты только один генотип льна – низколиноленовый мутант Gold Flax. В группе со статистически наиболее высоким содержанием фитина в семенах два сорта – крупносеменные Raluca и Blue Chip. Разбиение коллекции по уровню неорганических фосфатов более дисперсно – 9 из 15 групп содержат 1–3 сорта. В группе с минимальным содержанием фосфатов два генотипа – Gold Flax и К 5827, в противоположной группе 1 сорт – Atalante.

Сорт	Подмножество											Сорт	Подмножество														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Gold Flax]											Gold Flax]														
SU-1-10]											К 5827]														
Mivast]											Воронежский]														
Flanders]											Sandra]														
К 5827]											Сян]														
Воронежский]											К 6570]														
К 6570]											Somme]														
Небесный]											К 5627]														
Сян]											Mivast]														
Sandra]											Небесный]														
К 2398]											Л 6582]														
Linota]											ЛМ-1]														
McGregor]											Glenelg]														
Antares]											К 2398]														
ЛМ-1]											Flanders]														
К 5627]											ЛМ-2]														
Omega]											SU-1-10]														
Deep Pink]											Antares]														
Л 6582]											Omega]														
Glenelg]											Deep Pink]														
Atalante]											Linota]														
ЛМ-2]											McGregor]														
Somme]											Blue Chip]														
Raluca]											Raluca]														
Blue Chip]											Atalante]														
Значимость	1,00	0,17	0,05	0,06	0,05	0,05	0,06	0,05	0,13	0,10	0,52	Значимость	0,32	0,15	1,00	0,06	0,23	0,25	0,07	0,34	0,07	0,05	0,10	0,08	0,09	0,22	1,00

Рис. 2. Результаты множественных сравнений средних значений накопления фитина и фосфора в семенах 26 сортов льна (теста t-Дункана). Границы существенно неразличающихся (при $p \leq 0,05$) групп сортов выделены прямоугольными скобками

Донорские качества исследуемых генотипов оценивали с использованием коэффициента повторяемости (КП) – популяционного показателя, который приблизительно совпадает с верхней границей коэффициента наследуемости [19]. Повторяемость (устойчивость) индивидуальных различий по изучаемому признаку определяют при многократном измерении признака у одних и тех же генотипов при выращивании в разных условиях. Для расчета КП используют дисперсионный или корреляционный анализ, при последнем между двумя измерениями вычисляют коэффициент корреляции.

Для содержания фитина средний за пять лет КП составил 0,58, для уровня фосфора – 0,55, что соответствует средней степени наследуемости признаков. Исходя из значений КП, можно предположить, что изменения средовых факторов по сезонам выращивания сказываются на

общем уровне накопления фосфорсодержащих соединений, однако межсортовые различия сохраняются. Сорта, характеризующиеся фенотипическим превосходством по накоплению фитина или неорганических фосфатов, сохраняли свое превосходство на протяжении всего исследованного периода; то же самое отмечено для сортов с низким содержанием исследуемых соединений.

Для выявления сортов, характеризующихся благоприятным сочетанием признаков высокого/низкого содержания фитиновой кислоты и неорганических фосфатов, исследуемая коллекция была классифицирована с использованием кластерного анализа по методу k-средних без предварительной стандартизации данных.

Исходя из предварительных данных иерархического кластерного анализа, сделано предположение о наличии в исследуемой коллекции сортов четырех естественных массивов

данных. Вычисление центров и состава кластеров в программе Statistica 7.0 потребовало два цикла итерации данных. Сортосовый состав,

средние значения признаков и F критерия Фишера, а также статистическая значимость выявленных различий представлены в табл. 3.

Таблица 3

Результаты к-кластерного анализа 26 сортов льна масличного по содержанию фитина и неорганических фосфатов в семенах

к-кластер	Фосфор, мг/г					Фитин, мг/г				
	2005	2006	2007	2008	2009	2005	2006	2007	2008	2009
1	2,57	2,15	1,71	2,29	2,10	37,33	37,72	35,14	31,06	33,93
2	2,59	1,98	1,82	2,22	1,87	35,23	35,60	34,28	28,57	32,70
3	1,93	1,24	1,51	1,87	1,50	31,23	29,22	31,82	24,63	31,77
4	2,33	1,82	1,66	1,99	1,47	34,21	34,07	31,93	28,05	30,67
F	2,53	4,34*	0,31	1,73	4,79*	15,10*	18,70*	9,09*	32,24*	9,14*

Примечание. Состав кластеров: 1 – Blue Chip, Raluca, Somme, ЛМ-2, Л-6582; 2 – Antares, Atalante, Glenelg, Deep Pink, Linota, McGregor, Omega, Sandra; К-5627, К-5621, ЛМ-1, Небесный, К-2398; 3 – Gold Flax; 4 – Воронежский, К-5827, SU-1-10, Цуан, К-6570, Flanders, Mivast

* – достоверно при $p \leq 0,05$

В первой группе объединены крупносемянные, раннеспелые в условиях Беларуси сорта (вегетационный период 88–92 дня). Семена сортов этого кластера (Blue Chip, Raluca, Somme, ЛМ-2, Л6582) накапливают высокие уровни фитина и фосфатов и могут быть рекомендованы для производства фитина в фармацевтических и технических целях.

Основным отличием сортов, формирующих второй кластер (Antares, Atalante, Glenelg, Deep Pink, Linota, McGregor, Omega, Sandra, К-5627, ЛМ-1, Небесный, К-2398, К-5621), является более низкое (на 2–3 мг/г), по сравнению с кластером 1, содержание фитина в семенах,

в то время как по уровню фосфатов кластеры статистически не различаются. В третьей группе только один сорт – Gold Flax – низколиноленовый мутант льна с самым низким накоплением фосфорсодержащих соединений в семенах во все пять лет исследования. В четвертом кластере объединены сорта представляющие интерес для производства кормов и пищевых продуктов (Воронежский, К-5827, SU-1-10, Цуан, К-6570, Flanders, Mivast). Таким образом, метод к-кластеров позволил выделить группы генотипов, достоверно различающиеся по уровню накопления запасных соединений фосфора.

Заключение

Анализ межсортовой и межсезонной дисперсии признаков накопления фитиновой кислоты и фосфатов в семени льна показал, что изучаемый набор сортов характеризуется высокой степенью экологической пластичности, сходным образом реагирует на изменяющиеся условия внешней среды и обладает достаточной генетической гетерогенностью для поиска доноров высокого/низкого уровня фитина и фосфатов в семенах.

В зависимости от генотипа и условий выращивания в семенах льна накапливается 1,6–2,7 мг/г неорганических фосфатов и 29,7–35,8 мг/г фитиновой кислоты. Между накоплением неорганических фосфатов и фитина

в семенах льна существует прямая корреляционная зависимость ($r = 0,5$), что обусловлено общими закономерностями фосфорного обмена развивающегося зародыша. Если уровни влияния средовых и генетических факторов на накопление фосфатов в семени льна близки (38,2% и 29,3%, соответственно), то содержание фитиновой кислоты в большей мере определяется условиями выращивания (69,3% – эффект среды и 17,9% – эффект генотипа).

Исходя из коэффициента повторяемости, для признаков содержания фитина и неорганических фосфатов показана средняя степень наследуемости, что позволяет говорить о возможности от-

бора на повышение/понижение их содержания в семенах льна. Кластерный анализ позволил выделить группы сортов – перспективных доноров благоприятного сочетания исследуемых признаков. Показано, что генофонд исследованной коллекции льна масличного содержит перспективные сорта-доноры признаков как высокого, так и низкого уровня накопления фитина и неорганических фосфатов. Семена сортов первого кластера содержат максимально высокие дозы

фитиновой кислоты, далее в порядке убывания располагаются второй, третий и четвертый кластеры. В разные годы по содержанию фосфатов лидируют первый и второй кластеры, вероятно, у составляющих их сортов при общем высоком уровне накопления неорганических фосфатов, механизмы контроля фосфорного обмена различаются. В четвертом кластере объединены сорта, представляющие интерес в качестве доноров низкого содержания фитина в семенах.

Список использованных источников

1. Muir, A.D. Flaxseed constituents and human health / A.D. Muir, N.D. Westcott // *Flax: The genus *Linum**. – NY: CRC Press, 2003. – P. 243–252.
2. Bhatti, R.S. Compositional analysis of laboratory-prepared and commercial samples of linseed meal and of hull isolated from flax / R.S. Bhatti, P. Cherdkiatgumchai // *J. Am. Oil Chem. Soc.* – 1990. – Vol. 57. – P. 79–84.
3. Raboy, V. Progress in breeding low phytate crops / V. Raboy // *J. Nutr.* – 2002. – Vol. 32, № 3. – P. 503S–507S.
4. Binding of inositol phosphate to DNA-PK and stimulation of double-strand break repair / L.A. Hanakahi [et al.]. // *Cell* – 2000. – Vol. 102, № 6. – P. 721–729.
5. Inositol pyrophosphates regulate endocytic trafficking / A. Saiardi [et al.]. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2002. – Vol. 99, № 22. – P. 14 206–14 211.
6. Stevenson-Paulik, J. Molecular and biochemical characterization of two plant inositol polyphosphate 6-/3-/5-kinases / J. Stevenson-Paulik, A.R. Odom, J.D. York // *Journal of Biological Chemistry*. – 2002. – Vol. 277. – P. 42 711–42 718.
7. Characterisation of structural genes involved in phytic acid biosynthesis in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) / M. Fileppi [et al.]. // *Molecular Breeding*. – 2010. – Vol. 25, № 3. – P. 453–470.
8. Толочко, В.В. Возможные функции миоинозита в растениях / В.В. Толочко, К.З. Гамбург // *Усп. совр. биол.* – 1978. – Т. 85, № 1. – С. 50–62.
9. Loewus, F. Biosynthesis of phytate in food grains and seeds / F. Loewus // *Food phytates* / N.R. Reddy, S.K. Sathe (Eds.). – Boca Raton, Florida, USA: CRC Press, 2002. – P. 53–61.
10. Zhou, J.R. Phytic acid in health and disease / J.R. Zhou, J.W. Erdman // *Critical Review in Food Science and Nutrition*. – 1995. – Vol. 35. – P. 459–508.
11. Sandberg, A.S. Bioavailability of minerals in legumes / A.S. Sandberg // *British Journal of Nutrition*. – 2002. – Vol. 88, № 3. – P. S281–S285.
12. Скулачев, В.П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи / В.П. Скулачев – М.: Наука, 1962. – 153 с.
13. Latta, M. A simple and rapid colorimetric method for phytate determination / M. Latta, M. Eskin // *J. Agric. Food Chem.* – 1980. – Vol. 28, № 6. – P. 1315–1315.
14. Боровиков, В.П. Популярное введение в программу Statistica / В.П. Боровиков, М.: КомпьютерПресс, 2000. – 269 с.
15. Oomah, B.D. Phytic acid content of flaxseed as influenced by cultivar, growing season, and location / B.D. Oomah, E.O. Kenaschuk, G. Mazza // *J. Agric. Food Chem.* – 1996. – Vol. 44. – P. 2663–2666.
16. Архив погоды. Минск [Электронный ресурс] / Республиканский гидрометеоцентр. – Режим доступа: <http://pogoda.by/315/arch.php>. – Дата доступа 15.01.2014.
17. Raboy, V. Genetic improvement of cereals with low phytic acid content / V. Raboy // *Impacts of agriculture on human health and nutrition*. – 2009. – Vol. II – P. 97–117.
18. Doern, P. Phosphate starvation signaling: a three some controls systemic Pi homeostasis / P. Doern // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2008. – Vol. 11. – P. 1–5.
19. Дунин, И.М. Термины и определения, используемые в селекции, генетике и воспроизводстве сельскохозяйственных животных / И.М. Дунин. – М.: ВНИИплем, 1996. – 306 с.

Дата поступления статьи 12 мая 2014 г.