

УДК 633.16:611.317

МОДИФИКАЦИЯ ЖИРНОКИСЛОТНОГО ПРОФИЛЯ КАК АДАПТАЦИЯ ЯЧМЕНЯ К ОКИСЛИТЕЛЬНОМУ СТРЕССУ*

© *О.М. Соболева^{1,2**}, Е.П. Кондратенко², А.С. Сухих¹*

¹ Кемеровский государственный медицинский университет,
ул. Ворошилова, 22а, Кемерово, 650056 (Россия), e-mail: meer@yandex.ru
² Кузбасская государственная сельскохозяйственная академия,
ул. Марковцева, 5, Кемерово, 650056 (Россия)

Жирнокислотный профиль растений может реагировать на изменения условий окружающей среды. Окислительный стресс, развивающийся в результате водного дефицита, является ведущим абиотическим стрессом в жизни растений. Механизмы адаптации к этому фактору разнообразны и могут включать в себя различные физиолого-биохимические преобразования, например, модификацию жирнокислотного профиля. Целью работы стало изучение ответной реакции на уровне жирных кислот ячменя к водному дефициту после проведения электромагнитной обработки. Впервые получены данные по регуляции пула жирных кислот ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в условиях дефицита воды. Растения выращены из семян, обработанных в электромагнитном поле сверхвысокой частоты, при недостатке воды в сравнении с условиями нормального увлажнения. Качественный жирнокислотный профиль листьев ячменя не меняется ни под действием засухи, ни под действием электромагнитного поля. Однако адаптационная модификация затрагивает количественный состав – так, под действием засухи содержание пальмитиновой кислоты уменьшается в 2.03 раза относительно контроля. Предварительная обработка семян ячменя электромагнитным полем и развитие ячменя в условиях недостатка влаги приводит к снижению содержания таких жирных кислот, как лауриновая, пальмитолеиновая, олеиновая, петрозелиновая – разница с контролем составляет от 1.29 до 13.00 раз. При этих же условиях роста содержание пентадекановой кислоты в хлороформном экстракте листьев увеличивается в среднем в 1.42 раза относительно необлученных растений с нормальными условиями увлажнения. Существенно растет степень ненасыщенности жирнокислотного профиля ячменя при последовательном влиянии электромагнитного поля сверхвысокой частоты и водного дефицита. Таким образом, электромагнитная обработка способна частично компенсировать последствия окислительного стресса для ячменя.

Ключевые слова: ячмень, *Hordeum vulgare*, жирнокислотный профиль, жирные кислоты, электромагнитное поле сверхвысокой частоты, стресс, адаптация.

Введение

Адаптация к засухе является одним из самых сложных биологических процессов. Она приводит к снижению интенсивности роста, транскрипционной экспрессии / инактивации специфических генов, транзиторному увеличению уровня гормонов, накоплению растворенных веществ и защитных ферментов, повышению уровня антиоксидантов и подавлению энергозатратных путей [1, 2]. Механизмы засухоустойчивости растений основаны на одной из четырех стратегий: восстановление, предотвращение, толерантность и избегание засухи [3].

Механизм засухоустойчивости (толерантности) связан с рядом биохимических, морфофизиологических и молекулярных процессов. Снижение интенсивности фотосинтеза при ограниченном водоснабжении

Соболева Ольга Михайловна – кандидат биологических наук, доцент, e-mail: meer@yandex.ru

Кондратенко Екатерина Петровна – доктор сельскохозяйственных наук, профессор, e-mail: meer@yandex.ru

Сухих Андрей Сергеевич – кандидат фармацевтических наук, старший научный сотрудник Центральной научно-исследовательской лаборатории, e-mail: Suhih_as@list.ru

обусловлено устьичными и метаболическими эффектами. Стрессовые условия вынуждают растения компенсировать вред, нанесенный неблагоприятными условиями развития. Эти реакции могут касаться, например, содержания жирных кислот (ЖК).

* Данная статья имеет электронный дополнительный материал (приложение), который доступен читателям на сайте журнала. DOI: 10.14258/jcprtm.20220310596s

** Автор, с которым следует вести переписку.

Тенденции, характеризующие характер ответной реакции жирнокислотного профиля растений в ответ на действие стресса, описываемые в научной литературе, различны. Так, есть данные, что соотношение между суммой насыщенных жирных кислот и суммой ненасыщенных кислот растет с увеличением уровня засухи [4]. Изменение жирнокислотного состава мембран за счет уменьшения доли полиненасыщенных жирных кислот считается адаптацией к осмотическому стрессу [5]. Однако в работе [6] утверждают, что стрессовые условия приводят к увеличению общего количества насыщенных и в некоторых случаях – ненасыщенных жирных кислот с очень длинной цепью. Авторы другого исследования демонстрируют увеличение содержания полиненасыщенных жирных кислот в ответ на действие засухи [7].

В качестве малого стрессового фактора, запускающего каскад адаптационных реакций в организме растения, можно использовать электромагнитное поле сверхвысокой частоты (ЭМП СВЧ) при низких уровнях мощности магнетрона и невысокой экспозиции.

Цель исследований – изучить роль электромагнитной обработки СВЧ в формировании ответной реакции ячменя к водному дефициту на уровне жирнокислотного профиля.

Материалы и методики исследования

Объектом исследований являлись растения ярового ячменя сорта Никита. Схема эксперимента включала в себя шесть вариантов сочетания электромагнитной обработки и водного дефицита:

- 1) контроль, без СВЧ-обработки, нормальные условия влагообеспеченности (НУВ);
- 2) СВЧ-обработка мощностью 420 Вт, частотой 2,45 ГГц, с экспозицией 11 сек., НУВ;
- 3) СВЧ-обработка мощностью 700 Вт, частотой 2,45 ГГц, с экспозицией 11 сек., НУВ;
- 4) контроль, без СВЧ-обработки, условия водного дефицита (УВД);
- 5) СВЧ-обработка мощностью 420 Вт, частотой 2,45 ГГц, с экспозицией 11 сек., УВД;
- 6) СВЧ-обработка мощностью 700 Вт, частотой 2,45 ГГц, с экспозицией 11 сек., УВД.

После СВЧ-обработки сухих семян в заданном режиме на установке «Волна-100» производили посев в сосуды одинаковой емкости с почвенной смесью, состоящей из верхового нейтрализованного торфа (рН 5.5) и промытого речного песка в соотношении 5 : 1. В течение первых двух недель от всходов растения на всех вариантах выращивались одинаково – в условиях светокультуры и нормального (60% от полной влагоемкости почвенной смеси) увлажнения. Начиная с 15-го дня на вариантах №4–6 прекращен полив. В возрасте 1 месяца от всходов надземную массу срезали. Визуально отмечалась потеря тургесцентного состояния листьев.

Определяли содержание ЖК в листьях ячменя. Для этого листья экстрагировали смесью хлороформ:н-гексан. Затем аликвоту образца отдували аргоном почти досуха. К остатку добавляли 500 мкл 3%-ного раствора H_2SO_4 в метаноле и 100 мкл толуола. К полученному раствору добавляли внутренний стандарт (5 мкг метилундеканоата). Затем образец нагревали при 90 °С в течение часа. Далее проводили экстракцию 700 мкл гексана (три порциями). Объем отобранной гексановой фракции концентрировали отдувкой растворителя до объема около 50 мкл. Полученную пробу, содержащую жирные кислоты в виде метиловых эфиров, использовали для анализа. Анализ проводили на хроматомасс-спектрометре Agilent 7000B (США). Объем пробы – 2 мкл, ввод без деления потока. Колонка: ZB-WAX, 30 м × 0.25 мм × 0.25 мкм. Условия хроматографирования: Oven Program при 100 °С от 0 мин, затем нагрев со скоростью 7 °С/мин. до 260 °С – 10 мин, скорость потока – 1.2 мл/мин. Идентификацию осуществляли по масс-спектрам (библиотека масс-спектров NIST 02.L) и индексам удерживания. Расчет массового содержания метиловых эфиров жирных кислот производили относительно известного количества метилундеканоата (внутренний стандарт). Калибровка выполнена с использованием стандартных образцов (Sigma-Aldrich), состоящих из цепей различной длины и насыщенности (8 : 0, 16 : 0, 8 : 1, 20 : 4, 22 : 6). Все измерения проведены в трехкратной биологической и трехкратной аналитической повторностях; в таблицах приведены средние арифметические с ошибками средних величин. Достоверность отличий по сравнению с контролем находили по F-критерию при уровне значимости 0.05 (в таблицах достоверные различия обозначены знаком *).

Результаты исследования и обсуждение

Метаболизм, рост и развитие различных органов у растительных организмов координируется сложной системой внутренних сигналов. В настоящее время жирные кислоты рассматривают как сигнальные молекулы при абиотических стрессах [8].

Изучение ответной реакции на воздействие СВЧ по изменению жирнокислотного профиля листьев ячменя показывает, что в них присутствует 12 жирных кислот (рис. электронного приложения, табл. 1, 2), из них 5 насыщенных: С12:0 – лауриновая, С15:0 – пентадекановая, С16:0 – пальмитиновая, С17:0 – маргаритиновая, С18:0 – стеариновая и 7 ненасыщенных: С16:1 – пальмитоолеиновая, С16:1, Δ^9 – изомер пальмитоолеиновой, С16:1, Δ^6 – изомер пальмитоолеиновой, С18:1, Δ^9 – олеиновая, С18:1, Δ^6 – петрозелиновая, С18:2, $\Delta^{9,12}$ – линолевая, С18:3, $\Delta^{9,12,15}$ – линоленовая.

Суммарное количество ненасыщенных жирных кислот у растений, развивающихся при НУВ, превышает сумму насыщенных по вариантам эксперимента в среднем в 2.1 раза. Качественный состав жирных кислот по вариантам исследования не различается, однако отмечаются изменения по количественному составу. Установлено, что в листьях ячменя на всех вариантах эксперимента преобладающими являются непредельные жирные кислоты, главным образом, линоленовая (С18:3) и линолевая (С18:2) кислоты. Из насыщенных ЖК доминирующими являются пальмитиновая (С16:0) и стеариновая (С18:0) кислоты. Общее содержание полиненасыщенных жирных кислот по вариантам опыта варьирует от 66.66 до 68.05% ($V=2.04\%$), предельных – от 31.22 до 33.34% ($V=6.36\%$). Больше половины жирных кислот являются ненасыщенными.

Выявлено, что при действии СВЧ высокой мощности (700 Вт) особенно сильно снижается массовая доля отдельных ненасыщенных жирных кислот. Так, в листьях ячменя наблюдается снижение изомера пальмитоолеиновой (С16:1, Δ^7) кислоты в 5.2 раза, пальмитоолеиновой (С16:1) – в 1.9, олеиновой (С18:1) – в 1.6 раза. Известно, что олеиновая кислота регулирует синтез оксида азота и вызывает опосредованную оксидом азота защитную сигнализацию у арабидопсиса [9].

В исследуемых образцах при СВЧ-обработке высокой мощности возростала массовая доля полиненасыщенных жирных кислот: линолевой (С18:2) и линоленовой (С18:3) в 1.05 раза. При НУВ сумма полиненасыщенных ЖК ячменя при СВЧ малой мощности снижается на 1.10% относительно необработанных растений, при высокой мощности – растет на 4.85%. Полиненасыщенные жирные кислоты или их производные обычно подвергаются оксигенации с образованием оксипинов и участвуют в сигнальных путях, опосредованных оксипином [10]. Линоленовая кислота имеет уникальное значение среди других ЖК в жизни растений в связи с тем, что она способна принимать спиралевидную конформацию. Данная пространственная форма позволяет молекуле обеспечивать оптимальную ориентацию гидрофильных фоторецепторных структур хлоропласта на поверхности мембран и возможность быстрого переноса электронов в безводной среде с низкой диэлектрической постоянной [11]. Возрастание содержания линоленовой кислоты свидетельствует о том, что запускаются процессы, стимулирующие рост, развитие и дифференцировку тканей растения [12].

В условиях достаточного снабжения водой из насыщенных жирных кислот при воздействии СВЧ средней и высокой мощности характерной особенностью является резкое снижение массовой доли лауриновой кислоты от контрольных значений 0.52% до опытных 0.04% и до 0.09%, т.е. в 13.00 и 5.78 раза соответственно. Основными остаются пальмитиновая (С16:0) и стеариновая (С18:0) кислоты, занимающие до 1/3 от общего количества ЖК.

В ответ на действие СВЧ средней мощности в условиях нормального увлажнения в листьях ячменя установлено увеличение суммы насыщенных жирных кислот на 2.1%, при СВЧ высокой мощности – на 0.7% по сравнению с контрольным вариантом. При этом отмечается уменьшение суммы ненасыщенных жирных кислот в ответ на действие этих абиотических факторов на 2.1 и 0.7% соответственно. Данный факт не согласуется с данными научного исследования [13], где рассмотрено влияние ЭМП СВЧ на всхожесть, рост и развитие кукурузы посредством накопления ненасыщенных жирных кислот. Однако данное противоречие может быть вызвано как разными объектами (ячмень и кукуруза), так и характеристиками самого фактора воздействия (разная частота ЭМП СВЧ).

По сравнению с нормальным увлажнением качественных изменений в жирнокислотном профиле ячменя при водном дефиците не происходит (табл. 2). Влияние осмотического стресса приводит к существенному снижению количества пальмитоолеиновой кислоты в 2.03 раза относительно необработанных СВЧ растений, развивающихся при НУВ. По другим ЖК разница не существенна или вовсе отсутствует. Также не отмечается разницы в перераспределении между суммами насыщенных и ненасыщенных алифатических кислот.

Таблица 1. Содержание жирных кислот в листьях ячменя при действии СВЧ экспозицией 11 секунд в условиях нормального увлажнения, % экстракта

Жирная кислота	Мощность СВЧ-воздействия, Вт		
	0 (контроль)	420	700
Лауриновая (C12:0)	0.52±0.04	0.04*±0.01	0.09*±0.01
Пентадекановая (C15:0)	0.93±0.04	0.97±0.08	0.80±0.06
Пальмитиновая (C16:0)	24.32±1.02	26.57±0.87	25.83±1.92
Маргариновая (C17:0)	0.42±0.12	0.43±0.05	0.28*±0.02
Стеариновая (C18:0)	5.03±0.46	5.33±0.39	4.95±0.36
Сумма насыщенных	31.22	33.34	31.95
Пальмитолеиновая (C16:1, Δ ⁹)	1.38±0.05	1.06±0.10	0.71*±0.05
Изомер пальмитолеиновой (C16:1, Δ ⁷)	0.31±0.03	0.30±0.02	0.06*±0.01
Изомер пальмитолеиновой (C16:1, Δ ⁶)	2.18±0.06	1.94±0.14	1.84±0.09
Олеиновая (C18:1, Δ ⁹)	5.78±1.07	4.94±0.33	3.61*±0.27
Петрозелиновая (C18:1, Δ ⁶)	0.80±0.11	0.72±0.06	0.67±0.04
Сумма мононенасыщенных	10.45	8.96	6.89
Линолевая (C18:2, Δ ^{9,12})	10.60±1.03	11.60*±0.97	11.10±0.83
Линоленовая (C18:3, Δ ^{9,12,15})	47.73±2.98	46.10±1.18	50.06±3.01
Сумма полиненасыщенных	58.33	57.70	61.16
Сумма ненасыщенных	68.78	66.66	68.05
Ненасыщенные / насыщенные	2.20	2.00	2.13

* Статистическая значимость различий (p≤0.05) по сравнению с контролем.

Таблица 2. Содержание жирных кислот в листьях ячменя при действии СВЧ экспозицией 11 секунд при водном дефиците, % экстракта

Жирная кислота	Мощность СВЧ-воздействия, Вт		
	0 (контроль)	420	700
Лауриновая (C12:0)	0.74±0.04	0.04*±0.01	0.04*±0.01
Пентадекановая (C15:0)	1.27±0.08	1.30±0.09	1.33±0.08
Пальмитиновая (C16:0)	24.43±1.63	22.30±1.04	23.81±1.03
Маргариновая (C17:0)	0.36±0.02	0.43±0.03	0.40±0.02
Стеариновая (C18:0)	4.40±0.35	3.92±0.21	4.65±0.35
Сумма насыщенных	31.20	27.99	30.23
Пальмитолеиновая (C16:1, Δ ⁹)	0.68±0.03	0.72±0.05	0.67±0.03
Изомер пальмитолеиновой (C16:1, Δ ⁷)	0.33±0.02	0.20±0.02	0.09*±0.01
Изомер пальмитолеиновой (C16:1, Δ ⁶)	1.85±0.10	2.39*±0.15	2.09±0.15
Олеиновая (C18:1, Δ ⁹)	4.65±0.28	3.51*±0.17	3.49*±0.24
Петрозелиновая (C18:1, Δ ⁶)	0.80±0.05	0.55*±0.04	0.62±0.04
Сумма мононенасыщенных	8.31	7.37	6.96
Линолевая (C18:2, Δ ^{9,12})	10.73±0.74	11.95±0.71	11.80±0.98
Линоленовая (C18:3, Δ ^{9,12,15})	49.76±1.56	52.69±2.68	51.01±1.06
Сумма полиненасыщенных	60.49	64.64	62.81
Сумма ненасыщенных	68.80	72.01	69.77
Ненасыщенные / насыщенные	2.21	2.57	2.31

* Статистическая значимость различий (p≤0.05) по сравнению с контролем.

Проведенная СВЧ-обработка существенно меняет характер ответной реакции растений ячменя на водный дефицит. При этом разная мощность ЭМП стимулирует синтез разных ЖК. Так, при сравнении двух вариантов СВЧ-облучения средней мощности (420 Вт) – в норме и при засухе – зарегистрировано снижение количества пальмитиновой кислоты на 16.07%, стеариновой – на 26.5%, олеиновой – на 28.9%; при этом содержание линолевой кислоты, напротив, растет на 14.30%. При сравнении двух вариантов СВЧ-облучения высокой мощности (700 Вт) – в норме и при засухе – зафиксировано уменьшение содержания лауриновой кислоты в 2.25 раза, а такие карбоновые кислоты, как пентадекановая, маргариновая и изомер пальмитолеиновой (C16:1, Δ⁷), напротив, демонстрируют рост (в 1.66; в 1.43 и в 1.50 раза соответственно).

Известно, что сигнальная система растений характеризуется неспецифичностью. Так, в работе [14] зарегистрировано снижение количества пальмитиновой кислоты и рост содержания линоленовой кислоты в ростках яровой пшеницы и озимой ржи после обработки протравителем тебуконазолом. Этот же эффект мы наблюдаем в листьях ячменя под действием водного дефицита и ЭМП СВЧ.

При сравнении показателей жирнокислотного состава растений, выращенных в условиях СВЧ-обработки и засухи, с показателями контрольных растений (без ЭМП СВЧ и без засухи) оказывается, что тенденции метаболизма ЖК удивительно похожи как по направлению, так и по количественным значениям. При этом мощность ЭМП не играет роли: на обоих режимах СВЧ-облучения в качестве компенсаторной реакции на засуху развивается усиленный синтез пентадекановой кислоты (при 420 Вт в 1.40 раза и при 700 Вт в 1.43 раза относительно контроля без СВЧ и без засухи) и интенсивное ингибирование синтеза лауриновой (в 13.00 и 13.00 раза соответственно), пальмитолеиновой (в 1.92 и 2.06 раза соответственно), олеиновой (в 1.65 и 1.66 раза соответственно) и петрозелиновой (в 1.45 и 1.29 раза соответственно). В качестве индивидуально реагирующих на разную мощность можно отметить две ЖК: стеариновую (снижение на режиме СВЧ-обработки 420 Вт по сравнению с контролем составило 1.28 раза) и изомер пальмитолеиновой (C16:1, Δ^7) (при 700 Вт регистрируется уменьшение в 3.44 раза относительно контроля).

Построенная тепловая карта жирнокислотного состава ячменя показывает характерные тенденции, сопровождающие СВЧ-обработку и действие осмотического стресса (рис.). Так, сдвиг цветового градиента ячейки в красную сторону свидетельствует об относительно высоких значениях показателя, что хорошо прослеживается для пальмитиновой и линоленовой кислот. Насыщенный синий цвет ячеек связан с низким содержанием ЖК, что характерно для метаболически малоактивных соединений.

В литературе есть указания, что уровни ненасыщенных жирных кислот – 18:1, 18:2 и 18:3 – особенно важны для защиты растений и опосредуют защитную сигнализацию [15], в том числе за счет влияния на накопление активных форм кислорода [16]. Также немаловажным фактом является подтверждение связи между холодовой закалкой и содержанием ненасыщенных ЖК [17], как адаптации к стрессовому фактору. Подтверждение этому факту есть и в нашей работе: в листьях сумма указанных ЖК составляет на контроле (без СВЧ, при НУВ) 64.91%, в то время как при совместном влиянии СВЧ средней мощности и УВД сумма увеличивается на 5.8% и составляет 68.70%.

Таким образом, осмотический стресс приводит к увеличению синтеза полиненасыщенных жирных кислот в листьях ячменя. При наложении на водный дефицит второго фактора – ЭМП СВЧ – продукция полиненасыщенных ЖК продолжает расти. Двойные связи ненасыщенных ЖК почти всегда находятся в *цис*-конфигурации и крайне редко присутствуют в *транс*-положении. Изгибы углеводородной цепи, вызванные образованием двойных *цис*-связей в ненасыщенных жирных кислотах, приводят к нарушению регулярной укладки мембранных липидов и, следовательно, увеличивают текучесть мембраны [18]. Скорее всего, текучесть мембран в растительной клетке регулируется путем изменения пропорции между насыщенными и ненасыщенными жирными кислотами в составе липидов, для того чтобы компенсировать снижение текучести, вызванное водным дефицитом.

ЖК активно регулируют различные биологические процессы, в частности, за счет координирующей роли в ориентации и взаимодействии белков [19], а полиненасыщенные жирные кислоты играют фундаментальную роль в поддержании клеточных мембран и стабильности белков [20]. Таким образом, изменяя соотношение между ненасыщенными и насыщенными жирными кислотами, растения регулируют текучесть мембран как адаптационную реакцию на стресс.

Жирная кислота	Нормальные условия увлажнения			Условия водного дефицита		
	Контроль	420 Вт	700 Вт	Контроль	420 Вт	700 Вт
C12:0						
C15:0						
C16:0						
C17:0						
C18:0						
C16:1, Δ^9						
C16:1, Δ^7						
C16:1, Δ^6						
C18:1, Δ^9						
C18:1, Δ^6						
C18:2, $\Delta^9,12$						
C18:3, $\Delta^9,12,15$						

Тепловая карта жирнокислотного профиля

Заключение

Влияние водного дефицита на растения ячменя не затрагивает качественное состояние жирнокислотного профиля листьев, однако касается его количественного состава. Под действием засухи происходит двукратное уменьшение пальмитолеиновой кислоты по сравнению с контрольными условиями увлажнения. Последовательное наложение двух абиотических факторов – электромагнитного поля сверхвысокой частоты и водного дефицита – приводит к развитию активных адаптивных реакций ячменя, выражающихся в существенном изменении жирнокислотного профиля. Электромагнитная обработка способна частично компенсировать последствия осмотического стресса для ячменя. В сочетании с недостатком воды СВЧ-поле средней мощности затрагивает доминирующие жирные кислоты: пальмитиновую, стеариновую, олеиновую, линолевою; высокой мощности – минорные ЖК: лауриновую, пентадекановую, маргариновую, изомер пальмитолеиновой (C16:1, Δ^7). Под действием как отдельно взятого ЭМП СВЧ, так и в сочетании с водным дефицитом увеличивается ненасыщенный характер жирнокислотного профиля листьев ячменя, что сопряжено с необходимостью поддержания необходимого уровня текучести мембраны.

Список литературы

- Ogbaga C.C., Amir M., Bano H., Chater C.C., Jellason N.P. Clarity on frequently asked questions about drought measurements in plant physiology // *Scientific African*. 2020. e00405. DOI: 10.1016/j.sciaf.2020.e00405.
- Aubert L. Konrádová D., Barris S., Quinet M. Different drought resistance mechanisms between two buckwheat species *Fagopyrum esculentum* and *Fagopyrum tataricum* // *Physiologia Plantarum*. 2020. Vol. 172. Pp. 577–586. DOI: 10.1111/ppl.13248.
- Verma R., Kumar R., Nath A. Drought resistance mechanism and adaptation to water stress in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] // *International Journal of Bio-resource and Stress Management*. 2018. Vol. 9. N1. Pp. 167–172. DOI: 10.23910/IJBSM/2018.9.1.3C0472.
- Bayati P., Karimmojeni H., Razmjoo J. Changes in essential oil yield and fatty acid contents in black cumin (*Nigella sativa* L.) genotypes in response to drought stress // *Industrial Crops and Products*. 2020. Vol. 155. 112764. DOI: 10.1016/j.indcrop.2020.112764.
- Zhukov A.V., Shumskaya M. Very-long-chain fatty acids (VLCFAs) in plant response to stress // *Functional Plant Biology*. 2020. Vol. 47. Pp. 695–703. DOI: 10.1071/FP19100.
- Duarte B., Matos A.R., Caçador I. Photobiological and lipidic responses reveal the drought tolerance of *Aster tripolium* cultivated under severe and moderate drought: Perspectives for arid agriculture in the mediterranean // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020. Vol. 154. Pp. 304–315. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.06.019.
- Gigon A. et al. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (ecotype Columbia) // *Annals of botany*. 2004. Vol. 94. N3. Pp. 345–351. DOI: 10.1093/aob/mch150.
- Hou Q., Ufer G., Bartels D. Lipid signalling in plant responses to abiotic stress // *Plant, cell & environment*. 2016. Vol. 39. N5. Pp. 1029–1048. DOI: 10.1111/pce.12666.
- Mandal M.K., Chandra-Shekara A.C., Jeong R.-D., Yu K., Zhu S., Chanda B., Kachroo P. Oleic acid-dependent modulation of nitric oxide associated protein levels regulates nitric oxide-mediated defense signaling in *Arabidopsis* // *The Plant Cell*. 2012. Vol. 24. Pp. 1654–1674. DOI: 10.1105/tpc.112.096768.
- Wasternack C., Feussner I. The oxylipin pathways: biochemistry and function // *Annual review of plant biology*. 2018. Vol. 69. Pp. 363–386. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042817-040440.
- Жуков А.В. О качественном составе липидов мембран растительных клеток // *Физиология растений*. 2021. Т. 68. №2. С. 206–224. DOI: 10.31857/S001533032101022X.
- Ковалевская Н.П. Влияние условий азотного питания и фитогормонов на изменение жирнокислотного состава вегетативных органов яровой пшеницы *Triticum aestivum* // *Химия растительного сырья*. 2021. №4. С. 259–265. DOI: 10.14258/jcrpm.2021048760.
- Пушкина Н.В. Особенности накопления жирных кислот и оксипинов в проростках *Zea mays* L. Под влиянием электромагнитного поля сверхвысокочастотного диапазона // *Химия растительного сырья*. 2020. №2. С. 93–99. DOI: 10.14258/jcrpm.2020026268.
- Корсукова А.В. и др. Жирнокислотный состав проростков озимых и яровых злаков после обработки семян тебуконазол-содержащим препаратом бункер // *Агрохимия*. 2018. №11. С. 60–66. DOI: 10.1134/S0002188118110078.
- Walley J.W. et al. Fatty acids and early detection of pathogens // *Current opinion in plant biology*. 2013. Vol. 16. N4. Pp. 520–526. DOI: 10.1016/j.pbi.2013.06.011.
- Yaeno T., Matsuda O., Iba K. Role of chloroplast trienoic fatty acids in plant disease defense responses // *The Plant Journal*. 2004. Vol. 40. N6. Pp. 931–941. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2004.02260.x.
- Новиков Н.Н. Формирование качества зерна хлебопекарной пшеницы при выращивании на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве // *Известия ТСХА*. 2010. Вып. 1. С. 59–72.
- Lim G.H. et al. Fatty acid and lipid-mediated signaling in plant defense // *Annual review of Phytopathology*. 2017. Vol. 55. Pp. 505–536. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080516-035406.

19. Owen D.M. et al. Sub-resolution lipid domains exist in the plasma membrane and regulate protein diffusion and distribution // *Nature communications*. 2012. Vol. 3. N1. Pp. 1–8. DOI: 10.1038/ncomms2273.
20. Upchurch R.G. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress // *Biotechnology letters*. 2008. Vol. 30. N6. Pp. 967–977. DOI: 10.1007/s10529-008-9639-z.

Поступила в редакцию 27 ноября 2021 г.

После переработки 4 мая 2022 г.

Принята к публикации 6 мая 2022 г.

Для цитирования: Соболева О.М., Кондратенко Е.П., Сухих А.С. Модификация жирнокислотного профиля как адаптация ячменя к окислительному стрессу // *Химия растительного сырья*. 2022. №3. С. 229–236. DOI: 10.14258/jcrpm.20220310596.

Soboleva O.M.^{1,2}, Kondratenko Ye.P.², Sukhikh A.S.¹* MODIFICATION OF THE FATTY ACID PROFILE AS ADAPTATION OF BARLEY TO OXIDATIVE STRESS

¹ *Kemerovo State Medical University, ul. Voroshilova, 22a, Kemerovo, 650056 (Russia), e-mail: meer@yandex.ru*

² *Kuzbass State Agricultural Academy, ul. Markovtseva, 5, Kemerovo, 650056 (Russia)*

The fatty acid profile of plants can respond to changes in environmental conditions. Oxidative stress, which develops as a result of water deficiency, is the leading abiotic stress in plant life. The mechanisms of adaptation to this factor are diverse and may include various physiological and biochemical transformations, for example, modification of the fatty acid profile. The aim of the work was to study the response at the level of barley fatty acids to water deficiency after electromagnetic treatment. For the first time, data on the regulation of the pool of fatty acids of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) in conditions of water scarcity were obtained. The plants are grown from seeds treated in an ultra-high frequency electromagnetic field, with a lack of water in comparison with the conditions of normal humidification. The qualitative fatty acid profile of barley leaves does not change either under the influence of drought or under the influence of an electromagnetic field. However, the adaptation modification affects the quantitative composition – for example, under the influence of drought, the content of palmitic acid decreases by 2.03 times relative to the control. Pretreatment of barley seeds with an electromagnetic field and the development of barley in conditions of lack of moisture leads to a decrease in the content of such fatty acids as lauric, palmitoleic, oleic, petroselinic – the difference with the control is from 1.29 to 13.00 times. Under the same growth conditions, the content of pentadecanoic acid in chloroform leaf extract increases by an average of 1.42 times relative to non-irradiated plants with normal humidification conditions. The degree of unsaturation of the fatty acid profile of barley increases significantly under the consistent influence of an ultrahigh frequency electromagnetic field and water deficiency. Thus, electromagnetic treatment is able to partially compensate for the effects of oxidative stress on barley.

Keywords: barley, *Hordeum vulgare*, fatty acid profile, fatty acids, ultrahigh frequency electromagnetic field, stress, adaptation.

* Corresponding author.

References

1. Ogbaga C.C., Amir M., Bano H., Chater C.C., Jellason N.P. *Scientific African*, 2020, e00405. DOI: 10.1016/j.sciaf.2020.e00405.
2. Aubert L., Konrádová D., Barris S., Quinet M. *Physiologia Plantarum*, 2020, vol. 172, pp. 577–586. DOI: 10.1111/ppl.13248.
3. Verma R., Kumar R., Nath A. *International Journal of Bio-resource and Stress Management*, 2018, vol. 9, no. 1, pp. 167–172. DOI: 10.23910/IJBBSM/2018.9.1.3C0472.
4. Bayati P., Karimmojeni H., Razmjoo J. *Industrial Crops and Products*, 2020, vol. 155, 112764. DOI: 10.1016/j.indcrop.2020.112764.
5. Zhukov A.V., Shumskaya M. *Functional Plant Biology*, 2020, vol. 47, pp. 695–703. DOI: 10.1071/FP19100.
6. Duarte B., Matos A.R., Caçador I. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, vol. 154, pp. 304–315. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.06.019.
7. Gigon A. et al. *Annals of botany*, 2004, vol. 94, no. 3, pp. 345–351. DOI: 10.1093/aob/mch150.
8. Hou Q., Ufer G., Bartels D. *Plant, cell & environment*, 2016, vol. 39, no. 5, pp. 1029–1048. DOI: 10.1111/pce.12666.
9. Mandal M.K., Chandra-Shekara A.C., Jeong R.-D., Yu K., Zhu S., Chanda B., Kachroo P. *The Plant Cell*, 2012, vol. 24, pp. 1654–1674. DOI: 10.1105/tpc.112.096768.
10. Wasternack C., Feussner I. *Annual review of plant biology*, 2018, vol. 69, pp. 363–386. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042817-040440.
11. Zhukov A.V. *Fiziologiya rasteniy*, 2021, vol. 68, no. 2, pp. 206–224. DOI: 10.31857/S001533032101022X. (in Russ.).
12. Kovalevskaya N.P. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2021, no. 4, pp. 259–265. DOI: 10.14258/jcprm.2021048760. (in Russ.).
13. Pushkina N.V. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2020, no. 2, pp. 93–99. DOI: 10.14258/jcprm.2020026268. (in Russ.).
14. Korsukova A.V. i dr. *Agrokimiya*, 2018, no. 11, pp. 60–66. DOI: 10.1134/S0002188118110078. (in Russ.).
15. Walley J.W. et al. *Current opinion in plant biology*, 2013, vol. 16, no. 4, pp. 520–526. DOI: 10.1016/j.pbi.2013.06.011.
16. Yaeno T., Matsuda O., Iba K. *The Plant Journal*, 2004, vol. 40, no. 6, pp. 931–941. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2004.02260.x.
17. Novikov N.N. *Izvestiya TSKhA*, 2010, no. 1, pp. 59–72. (in Russ.).
18. Lim G.H. et al. *Annual review of Phytopathology*, 2017, vol. 55, pp. 505–536. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080516-035406.
19. Owen D.M. et al. *Nature communications*, 2012, vol. 3, no. 1, pp. 1–8. DOI: 10.1038/ncomms2273.
20. Upchurch R.G. *Biotechnology letters*, 2008, vol. 30, no. 6, pp. 967–977. DOI: 10.1007/s10529-008-9639-z.

Received November 27, 2021

Revised May 4, 2022

Accepted May 6, 2022

For citing: Soboleva O.M., Kondratenko Ye.P., Sukhikh A.S. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2022, no. 3, pp. 229–236. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.20220310596.