

УДК 547.9+633.111

АРОМАТИЧЕСКИЕ И МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ТКАНЯХ ОБРАЗЦОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ *TRITICUM AESTIVUM* L., РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ (ВОЗБУДИТЕЛЬ *PUCCINIA TRITICINA* ERIKSS.)

© *Е.В. Карпова*^{1,2*}, *И.К. Шундрин*^{1,2}, *Е.А. Орлова*³, *А.А. Коновалов*⁴

¹ Новосибирский институт органической химии им. Н.Н. Ворожцова СО РАН, пр. Ак. Лаврентьева, 9, Новосибирск, 630090 (Россия),
e-mail: karpovae@nioch.nsc.ru

² Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, ул. Пирогова, 1, Новосибирск, 630090 (Россия)

³ Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН, ул. С-100, 21, р.п. Краснообск, 630501 (Россия)

⁴ Институт цитологии и генетики СО РАН, пр. Ак. Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090 (Россия)

Проведен микроморфологический и химический анализ листьев гибридов мягкой пшеницы, различающихся по восприимчивости к поражению бурой ржавчиной (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.). В работе изучались образцы потомства F₄, полученные от скрещивания сорта мягкой пшеницы Новосибирская 9 с нулли-тетрасомными линиями сорта Chinese Spring, полиморфные по изоферментным спектрам САД и пораженные грибной инфекцией на 10–20, 30 и 70%. Анализировались листья типичных растений каждого генотипа, не подвергавшиеся влиянию инфекции. Соотношение неорганических веществ – солей калия, кальция и биогенного оксида кремния – определялось как на поверхностях листовой пластины, так и в общей биомассе листа. Установлено, что на поверхности листьев, устойчивых к поражению грибковой инфекцией, преобладает оксид кремния. Исходя из ТГА, структура лигнина листьев, поражающихся бурой ржавчиной, однородна. Лигнин листьев устойчивых генотипов имеет несколько фракций, различающихся по своим термическим свойствам.

В листьях устойчивых генотипов выше содержание гликозидов апигенина и ароматических кислот. Листья растений, не устойчивых к грибной инфекции, содержали меньше хлорофилла b, что могло вызвать задержку развития и цветения и ослабить защитные реакции растений.

Ключевые слова: мягкая пшеница, бурая ржавчина, минерализация, ИК-спектроскопия, термический анализ.

Работа поддержана бюджетными проектами № 0324-2015-0005, 0324-2019-0039 и 0302-2018-0005, а также проектом РФФИ р_а № 19-44-540003. Спектральные и аналитические измерения проведены в Химическом исследовательском центре коллективного пользования СО РАН.

Введение

Грибные инфекции наносят большой ущерб посевам зерновых культур. В Сибирском регионе эта проблема особенно актуальна. Ежегодные потери урожая яровой пшеницы от этих болезней составляют от 15 до

Карпова Елена Викторовна – кандидат химических наук, старший научный сотрудник,
e-mail: karpovae@nioch.nsc.ru
Шундрин Инна Казимировна – кандидат химических наук, старший научный сотрудник,
e-mail: ishund@nioch.nsc.ru

25%, а при эпифитотийном развитии болезней – до 40–50%, и показатели с каждым годом увеличиваются [1]. Использование фунгицидов требует значительных дополнительных затрат и приводит к экологическим проблемам. Поэтому актуально изучение собственных защитных механизмов растений.

Окончание на С. 88.

* Автор, с которым следует вести переписку.

Защитные реакции растений от грибных инфекций могут быть двух типов: индуцированные патогенной атакой и присутствующие в тканях конститутивно [2]. Последние основаны на структурных особенностях тканей растений и содержании в них тех или иных метаболитов, оказывающих защитное действие. В ряде исследований отмечается участие в защитных механизмах продуктов фенилпропаноидного пути метаболизма – лигнина, лигнанов и ароматических гликозидов [3–6]. Активизация фенольного метаболизма – один из механизмов повышения устойчивости растений [7]. Также устойчивость растений может быть связана со степенью минерализации тканей стебля и листа, в частности, с содержанием кремния [8].

В нашем предыдущем исследовании обнаружена связь между устойчивостью растений яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. к бурой ржавчине (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) и содержанием в тканях различных метаболитов и минеральных веществ [9]. В этой работе использованы образцы (потомства F3), полиморфные по изоферментным спектрам CAD (cinnamil alcohol dehydrogenase, дегидрогеназа коричневого спирта; ЕС 1.1.1.195), фермента, катализирующего последнюю реакцию фенилпропаноидного пути. У многих видов растений обнаружен полиморфизм по генам, кодирующим CAD [10]. Полиморфные варианты этого семейства ферментов нередко оказывают влияние на свойства и признаки растений, некоторые из них имеют отношение к защитным реакциям [11]. Исследовались образцы, заведомо различающиеся по устойчивости/восприимчивости к данной инфекции для детального анализа микроморфологических и химических факторов, способствующих устойчивости.

Экспериментальная часть

В данной работе использованы образцы (потомства F4), полученные от скрещивания сорта мягкой пшеницы Новосибирская 9 с нулли-тетрасомными линиями сорта Chinese Spring. Эти потомства получены от потомств F3, использованных в нашей предыдущей работе [9]. Для исследования взяты три потомства F4, заведомо различающиеся по устойчивости/восприимчивости к данной инфекции, для детального анализа микроморфологических и химических факторов, способствующих устойчивости. Растения выращивали на инфекционном поле СибНИИРС летом 2016 г. (филиал ФИЦ ИЦиГ СО РАН, р.п. Краснообск, НСО), где оценивали степень поражения листовой ржавчиной: 3-8 (степень поражения 10–20%), 3-6 (поражение 30%) и 3-1 (поражение 70%). Осенью-зимой того же года из тех же семян выращивали растения, которые использовали для анализа. Анализировались листья типичных растений каждого генотипа, не подвергавшиеся влиянию инфекции. В каждом случае объединяли по три растения. Для СЭМ-ЭДС анализа фрагменты листьев 0.5 мм × 0.3 мм вырезались на одинаковой высоте листа, анализировались обе поверхности. Перед проведением экстракции, ТГА, элементного анализа и съемки ИК-спектров листья растений одного генотипа измельчали в вибрационной мельнице.

Низкомолекулярные вещества листьев экстрагировали горячей водой и этиловым спиртом [12]. Экстракт горячей водой был разделен на три фракции – (1) вещества, растворимые в 96% этаноле, (2) вещества, растворимые в 50% водном этаноле, (3) вещества не растворимые в 96% и 50% водном этаноле.

Соотношения хлорофиллов в этанольном экстракте определяли по методике, изложенной в работе [13].

Поверхность листьев изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) ТМ-1000 (Hitachi, Япония), оснащенного энергодисперсионным рентгеновским спектрометром SwiftED (Oxford, Великобритания), позволяющим определять химические элементы с массой от 23 до 238 Да. Образец без предварительной обработки фиксировали на предметном столике с помощью токопроводящего скотча. Параметры работы СЭМ – ускоряющее напряжение 15 кэВ, режим низкого вакуума, сканирование в течение 150 с.

Содержание металлов (калия и кальция) измеряли на атомно-эмиссионном спектрометре Agilent 4100, используя градуировочные растворы, приготовленные из ГСО соответствующих металлов (фон – HNO₃). Разложение образцов проводили с использованием микроволновой системы автоклавного растворения Milestone ETHOS One (Италия). К точной навеске образца (около 200 мг) прибавляли 8 мл 67% HNO₃ и 2 мл H₂O₂, герметично упаковывали в соответствующие автоклавы и нагревали 1 ч при мощности 1000 W. После

Орлова Елена Арнольдовна – кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: Orlova.Lena10@yandex.ru
Коновалов Александр Алексеевич – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: konov@bionet.nsc.ru

завершения программы и остывания полученные прозрачные растворы количественно переносили в мерную колбу на 25 мл, используя бидистиллированную воду. Для каждого образца проводили 2 параллельных разложения.

Термогравиметрический анализ (ТГА) проводили на приборе NETZSCH STA 409. Калибровка температуры и теплового потока была проведена в соответствии со стандартом ISO 11357-1 по температурам плавления и энтальпиям фазовых переходов стандартных веществ из калибровочного набора от NETZSCH (C_6H_5COOH (99.5%), $RbNO_3$ (99.99%), In (99.99%), Sn (99.99%), Bi (99.9995%), Zn (99.999%). Образцы (5–6 мг) помещали в алюминиевые тигли ($V=25$ мкл, $d=6$ мм) с пробитой крышкой и нагревали со скоростью нагрева 10 °C/мин в окислительной атмосфере $He : O_2$ (80 : 20) со скоростью потока газа 30 мл/мин. Полученные данные были обработаны с использованием программного обеспечения NETZSCH Proteus Thermal Analysis.

ИК-спектры образцов регистрировали на ИК-Фурье спектрометре Tensor 27 (Bruker Inc., Германия). Спектры поглощения регистрировали в диапазоне $4000-400$ cm^{-1} , с разрешением 4 cm^{-1} по 32 сканированиям. Предварительно измельченные образцы диспергировали в бромиде калия и запрессовывали в 13-мм пресс-форме.

ВЭЖХ-анализ спиртовой части водорастворимой фракции проводили на хроматографе Agilent 1200 с диодно-матричным детектором. Для разделения использовалась колонка Zorbax SB-C18, элюент – 2% муравьиная кислота – метанол (линейный градиент содержания муравьиной кислоты от 40 до 90% с 0 до 20 мин, 90% от 20 до 35 мин), скорость потока – 0,3 мл/мин.

Результаты и обсуждение

Макроэлементы – кальций и кремний – влияют на устойчивость растений к патогенным микроорганизмам. Установлено, что повышение содержания солей кальция на поверхности листа сдерживает рост папилл и ослабляет защитные свойства растения, в свою очередь, оксид кремния повышает устойчивость растения к воздействию патогенных грибов [14]. С целью определения соотношения этих элементов был проведен анализ содержания кальция, кремния и калия на поверхности (рис. 1) и в биомассе листьев пшеницы генотипов, различающихся по устойчивости к бурой ржавчине (табл. 1). Распределение неорганических веществ на поверхности листьев анализировалось СЭМ.

Листья генотипа 3-8 (поражение бурой ржавчиной на 10–20%) имеют складчатую поверхность, на которой видны полосы неорганических отложений на расстоянии 200 мкм друг от друга. Поверхность покрыта немногочисленными папиллами в виде трихом. Трихомы располагаются как на солевых полосах, так и на свободной от них поверхности листа (рис. 1а). Элементный анализ поверхности листьев без папилл показал присутствие солей калия (основной компонент), кальция, небольшое количество оксида кремния. Папиллы в виде продольных полосок шириной ~15 мкм имеют разный состав. Наблюдается чередование полос, состоящих преимущественно из оксида кремния или солей калия и кальция. Папиллы на обратной стороне листа представляют собой солевые бляшки длиной 60 мкм и шириной ~15 мкм, располагающиеся в два или три ряда на расстоянии 100 мкм друг от друга. Папиллы в виде трихом расположены рядами параллельно солевому отрезкам. Они состоят из оксида кремния и солей калия. На поверхности листа, свободной от папилл, обнаружены преимущественно соли калия, небольшое количество солей кальция и оксида кремния.

Форма и расположение папилл на листьях пшеницы генотипа 3-6 (поражение бурой ржавчиной на 30%) такие же, как в первом случае – солевые бляшки длиной 30 мкм и шириной 15 мкм расположены группой в два-три ряда. Расстояние между группами от 250 до 400 мкм (рис. 1б). В некоторых местах листа наблюдаются солевые отложения в виде порошкообразного налета. На поверхности, свободной от папилл, преобладают соли калия и кальция. Солевой налет состоит из солей калия и кальция, с небольшим содержанием оксида кремния, соединений серы и фосфора. В составе папилл довольно высокое содержание оксида кремния, содержание кальция невелико. Папиллы с обратной стороны листа состоят преимущественно из солей калия и кальция.

Полосы неорганических солей на поверхности листьев генотипа 3-1 (поражение бурой ржавчиной на 70%) располагаются на расстоянии 200–500 мкм (рис. 1в). На поверхности очень много трихом. Размеры бляшек примерно 70×20 мкм. Состав – соли калия, кальция, оксид кремния. Кальций присутствует во всех папиллах, содержание оксида кремния на поверхности невелико. На обратной поверхности папиллы в виде солевых бляшек расположены чаще и имеют разную форму – от круглых до продолговатых длиной до 100 мкм. В составе продолговатых папилл преобладает калий, в папиллах более округлой формы – оксид кремния.

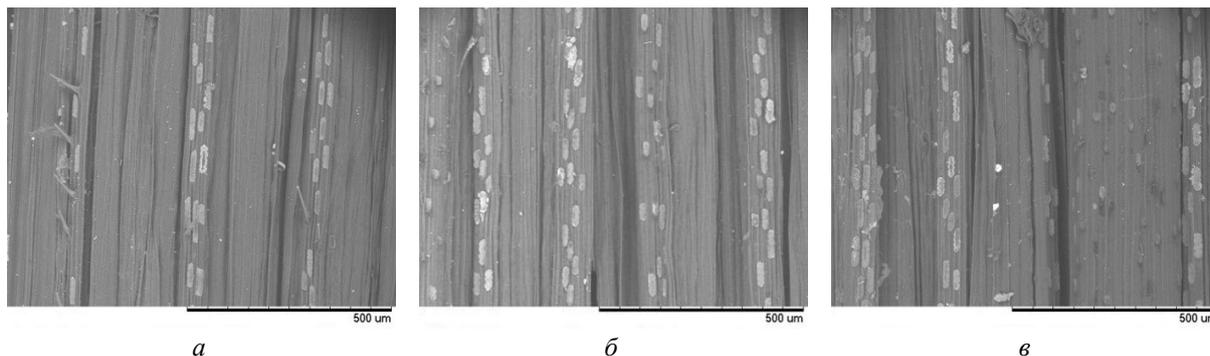


Рис. 1. Поверхность листа пшеницы генотипов 3-8 (а), 3-6 (б), 3-1 (в)

Таблица 1. Содержание калия, кальция, кремния и зольность биомассы листьев пшеницы различных генотипов

Генотип	3-1 поражение 70%	3-6 поражение 30%	3-8 поражение 10–20%
Калий, %	8.39±0.22	6.75±0.27	6.38±0.62
Кальций, %	1.09±0.12	1.58±0.09	1.44±0.09
Сумма К+Са, %	9.48	8.33	7.82
Кремний (растворимые формы), %	0.032±0.003	0.040±0.007	0.043±0.004
Зола, %	23.93%	20.18%	20.37%

В солевых отложениях в виде порошкообразного налета во всех образцах присутствует значительное количество кальция. Возможно, именно соединения кальция способствуют неравномерному распределению других веществ по поверхности листа, как на зародышах кристаллизации.

Содержание калия, кальция и кремния в биомассе растений, определенное методом атомно-эмиссионной спектроскопии, приведено в таблице 1. В изучаемых образцах наиболее устойчивый к поражению бурой ржавчиной генотип содержит наибольшее количество и солей кальция, и окиси кремния. Этот образец показал низкое содержание солей калия и, как следствие, низкое суммарное содержание калия и кальция. В наименее устойчивом образце определено низкое содержание растворимых форм оксида кремния и наибольшее суммарное содержание калия и кальция. О различном содержании минеральных веществ в изучаемых генотипах также говорит разное содержание золы. В образце, поражаемом бурой ржавчиной на 70%, содержание золы достигает 24% (прокаливание при 600 °С), что примерно на 4% выше содержания золы в листьях двух других генотипов.

Общее содержание элементов в листе отличается от содержания солей на поверхности листьев. Вероятно, на устойчивость к грибным инфекциям влияет именно распределение соединений калия, кальция и кремния на поверхности листа, а не общее количество этих элементов, участвующее в жизнедеятельности растения.

Термическое разложение листьев пшеницы проводилось в окислительной атмосфере. Термогравиметрический анализ может использоваться для определения содержания основных компонентов растительной биомассы (целлюлозы, гемицеллюлоз, лигнина, золы), которые разлагаются в определенных температурных интервалах [15–16]. Исходя из ТГА и ДГА (рис. 2), процесс разложения образцов можно разделить на 4 стадии потери веса. На первой стадии происходит испарение воды в диапазоне 30–130 °С. В диапазоне от 130 до 180 °С происходит разложение низкомолекулярных соединений. Наибольшая потеря веса наблюдается от 180 до 400 °С. В этом диапазоне происходит термическая деградация углеводной части клеточной стенки. Высокое содержание ГМЦ и гликозидов в листьях приводит к тому, что минимум ДТА наблюдается при 290 °С, тогда как минимум в ДТА чистой целлюлозы находится при 320 °С. Четвертая стадия характеризует разложение лигнина и протекает от 400 до 600 °С. При температурах выше 600 °С происходит разложение солей металлов, присутствующих в клеточной стенке с образованием оксидов. В таблице 2 приведены значения потери массы в указанных температурных диапазонах для исследуемых образцов листьев пшеницы. Для образца, подверженного поражению листовой ржавчиной на 70%, отмечается наиболее высокое содержание зольного остатка (при 900 °С). Отношение потери веса в диапазоне разложения углеводов (180–400 °С) к потере веса в диапазоне

разложения лигнина (400–600 °С) составили 2.6 для образца 3-1 (поражение 70%), 2.3 для образца 3-6 (поражение 30%) и 2.0 для образца 3-8 (поражение 10–20%). Можно предположить, что в устойчивых к поражению бурой ржавчиной образцах, содержание лигнина выше относительно углеводов.

Низкомолекулярные соединения листьев пшеницы определялись в экстрактах методом ИК-спектроскопии. ИК-спектры биомассы листьев пшеницы показали очень высокое содержание нитратов (полосы поглощения 2426, 1383, 826 см^{-1}). В спектрах также видно высокое содержание низкомолекулярных веществ на фоне поглощения лигноуглеводного комплекса (рис. 3). Полоса 1729 см^{-1} характеризует триглицериды и другие сложные эфиры (в том числе в гемицеллюлозах), широкая полоса 1648 см^{-1} – ароматические кислоты, терпены и флавоноиды. Полосу 1516 см^{-1} можно отнести к валентным колебаниям ароматических колец в лигнине и других ароматических соединений, в области 1200–1000 см^{-1} поглощают С–О связи углеводов – целлюлозы и гемицеллюлоз, а также гликозидные фрагменты, связанные с флавоноидами и ароматическими кислотами.

В связи с высоким содержанием солей образцы были отмыты водой от водорастворимой фракции. Водные экстракты были высушены и разделены на три фракции: спирторастворимую, растворимую в 50% водном этаноле и нерастворимый остаток (табл. 3). Отмытые водой образцы были проэкстрагированы этиловым спиртом. Все экстракты анализировались для установления веществ в составе, которые могут влиять на устойчивость растений к бурой ржавчине.

Экстракт листьев 96% этанолом состоит из хлорофиллов. Методом УФ-видимой спектроскопии было определено соотношение хлорофилл *a*/хлорофилл *b* в растениях всех трех генотипов. Как показано в работе [17], хлорофилл *b* значительно увеличивает светосбор хлорофилла *a* при пониженной освещенности, особенно в условиях взаимного затенения растений в загущенных посадках. При высокой интенсивности светового потока молекулы хлорофилла *b* участвуют в противоположном светосбору процессе – рассеивании потенциально опасного для растений избытка поглощенной энергии света в виде тепла (нефотохимическое тушение). У мутантных растений, не способных к синтезу хлорофилла *b*, эффективность поглощения энергии света и ее передачи к фотосистемам значительно снижена. При ярком освещении такие растения испытывают сильный окислительный стресс, в первую очередь из-за высокой продукции синглетного кислорода. Отсутствие хлорофилла *b* вызывает задержку цветения растений и преждевременный запуск программ онтогенетического и индуцированного старения [18].

В исследованных образцах низкое содержание хлорофилла *b* найдено в листьях генотипа 3-1, поражающегося бурой ржавчиной на 70%.

Осадок из водного экстракта (не растворимый в 96% и 50% водном спирте) во всех растениях имеет сходный состав (рис. 4). Эта фракция состоит из солей калия, кальция и биогенного оксида кремния. В образцах 3-1 и 3-8 преобладает фосфат кальция. В образце 3-6 наряду с фосфатом кальция обнаружен сульфат калия в значительных количествах. Полосы 1613 и 1406 см^{-1} характеризуют поглощение карбоксилатных групп солей органических кислот. Рентгенофлуоресцентный спектр и содержание элементов (на примере образца 3-1) приведен на рисунке 5.

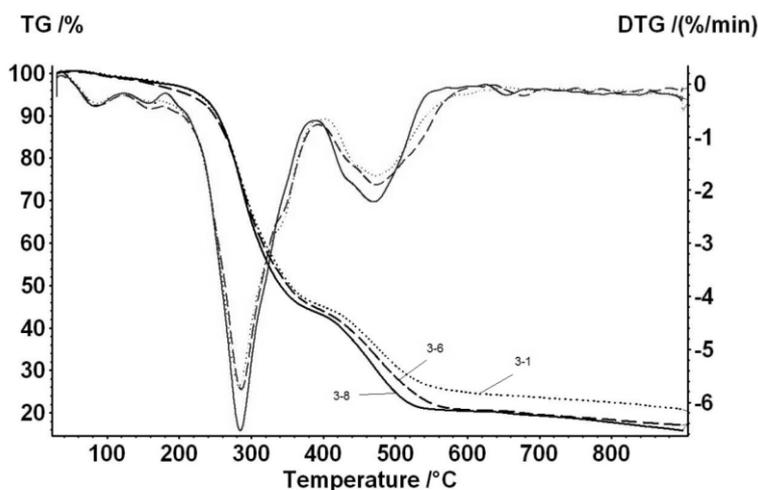


Рис. 2. ТГА и ДТГ образцов пшеницы генотипов, различающихся по устойчивости к бурой ржавчине 3-1 (пунктирная линия), 3-6 (штриховая линия), 3-8 (сплошная линия)

Таблица 2. Потеря массы образцов листьев пшеницы на различных стадиях термического разложения при нагревании образца со скоростью $10 \text{ К}^{\circ}\text{мин}^{-1}$

Температурный диапазон, °С	Потеря массы, %		
	3-1 поражение 70%	3-6 поражение 30%	3-8 поражение 10–20%
30–130	1.1±0.1	1.8±0.1	1.4±0.2
130–200	1.6±0.2	2.0±0.2	1.8±0.2
200–400	54.0±0.3	50.9±0.8	53.5±0.9
400–600	20.5±0.5	25.3±0.9	23.2±0.6
Зола (900 °С), %	20.0±0.8	15.1±1.1	16.1±0.2

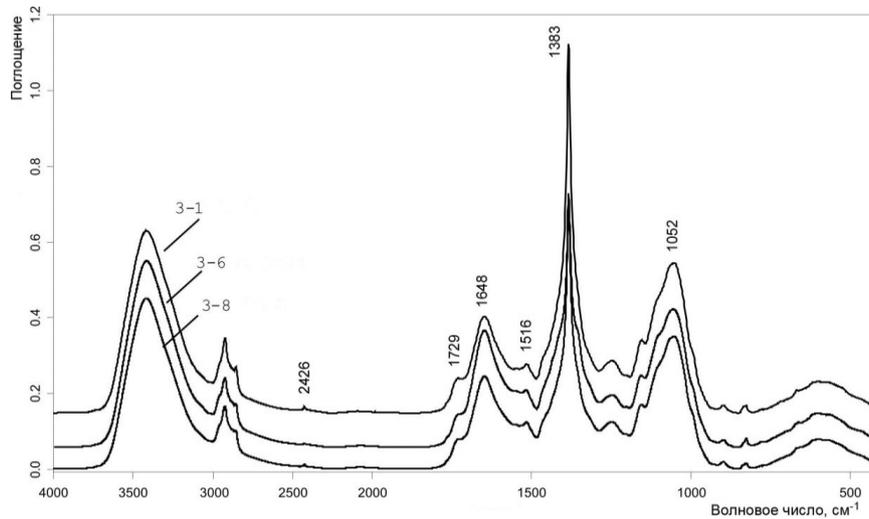


Рис. 3. ИК-спектры измельченной биомассы листа пшеницы разных генотипов

Таблица 3. Содержание водо- и спирторастворимых веществ в листьях пшеницы генотипов, различающихся по устойчивости к листовой жвачине

Генотип	3-1	3-6	3-8
Водный экстракт:	32.82%	26.80%	33.00%
Спирторастворимая часть из водного экстракта	8.59%	1.71%	13.58%
Часть водного экстракта, растворимая в 50% спирте	19.00%	22.78%	16.38%
Осадок из водного экстракта (не растворимый в 96% и 50% водном спирте)	5.22%	1.49%	3.04%
Экстракт 96% этанолом	7.46%	6.01%	5.24%
Соотношение хлорофилл <i>a</i> /хлорофилл <i>b</i>	3.86	3.06	3.37

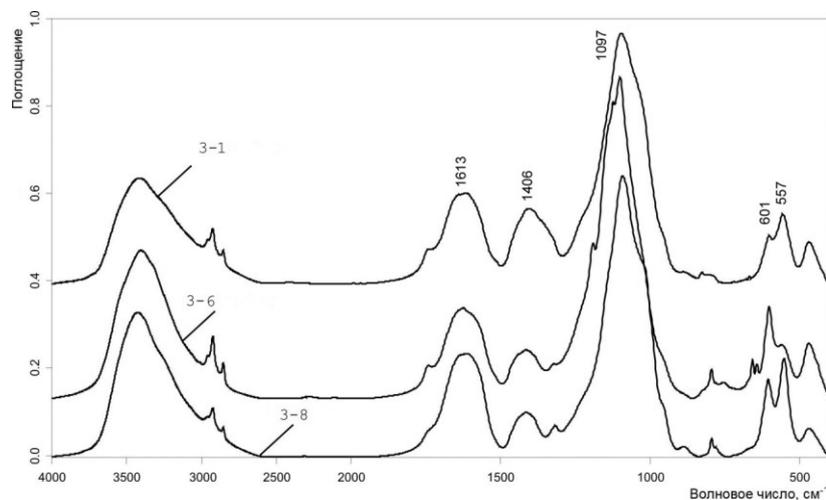


Рис. 4. ИК-спектры осадков из водного экстракта листа пшеницы разных генотипов

Водно-спиртовая часть водорастворимой фракции листьев состоит из нитрата калия с небольшим содержанием органических веществ. Спиртовая часть водорастворимой фракции содержит гликозиды флавоноидов (лютеолина и апигенина) и ароматических кислот (рис. 6). По данным таблицы 2 устойчивый к бурой ржавчине генотип имеет значительное содержание флавоноидов и ароматических кислот, при том что содержание водорастворимых веществ в нем и в наименее устойчивом образце одинаково. Образец средней устойчивости показал очень низкое содержание этой фракции, возможно, из-за высокого содержания летучих веществ.

ВЭЖХ профили этой фракции в трех сравниваемых генотипах различаются по соотношениям гликозидов апигенина, лютеолина и ароматических кислот. Гликозиды лютеолина преобладают в экстракте менее стойкого генотипа. В экстракте устойчивого к листовой ржавчине генотипа преобладают ароматические кислоты и их производные.

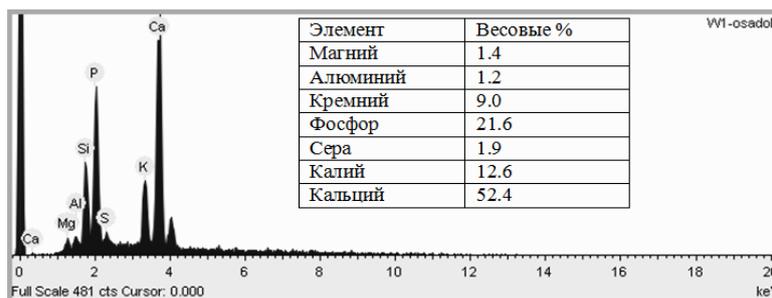


Рис. 5. Рентгенофлуоресцентный спектр и содержание элементов (весовые %) в осадке из водного экстракта образца 3-1

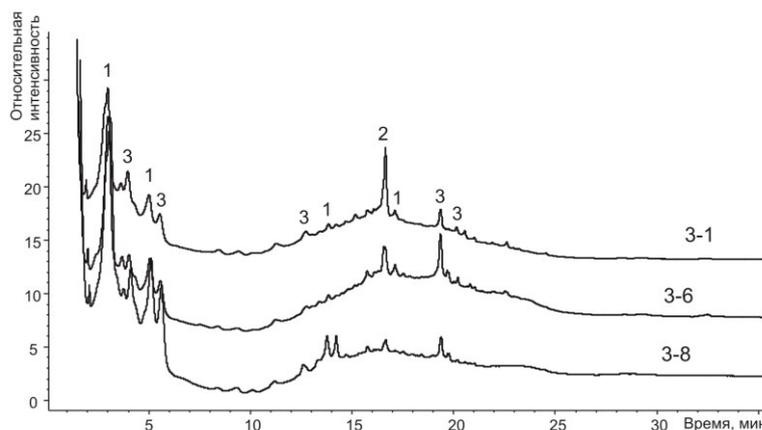


Рис. 6. ВЭЖХ-профили спиртовая часть водорастворимой фракции экстрактивных веществ листа пшеницы разных генотипов (на длине волны 370 нм, 1 – гликозиды апигенина, 2 – гликозид лютеолина, 3 – ароматические кислоты)

Выводы

Выявленные отличия в составе листьев пшеницы различающихся по устойчивости к бурой ржавчине генотипов касаются в основном неорганических и низкомолекулярных экстрактивных соединений.

На поверхности листьев восприимчивого к бурой ржавчине образца обнаружено высокое содержание солей кальция, тогда как на поверхности листьев устойчивых генотипов преобладает оксид кремния.

Отношение потери веса в диапазоне разложения углеводов (180–400 °С) к потере веса в диапазоне разложения лигнина (400–600 °С) составило 2.6 для наименее устойчивого образца, 2.3 – для образца с поражением на 30% и 2.0 – для устойчивого образца. Можно предположить, что в устойчивых к поражению бурой ржавчиной образцах содержание лигнина выше относительно углеводов.

Листья растений, не стойких к грибной инфекции, содержат меньше хлорофилла *b*, что не только вызывает задержку развития и цветения растений, но и преждевременный запуск программ онтогенетического и индуцированного старения.

В листьях устойчивых генотипов также обнаружено высокое содержание ароматических кислот.

Список литературы

1. Леонова И.Н., Будашкина Е.Б. Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. №3. С. 311–319. DOI: 10.18699/VJ16.120.
2. Чесноков Ю.В. Устойчивость растений к патогенам (обзор иностранной литературы) // Сельскохозяйственная биология. 2007. №1. С. 16–35.
3. Mitchell H.J., Hall J.L., Barber M.S. Elicitor-induced cinnamyl alcohol dehydrogenase activity in lignifying wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves // Plant Physiology. 1994. Vol. 104. N2. Pp. 551–556. DOI: 10.1104/pp.104.2.551.
4. Bagniewska-Zadworna A., Barakat A., Lakomy P., Smoliński D.J., Zadworny M. Lignin and lignans in plant defence: insight from expression profiling of cinnamyl alcohol dehydrogenase genes during development and following fungal infection in *Populus* // Plant Science. 2014. Vol. 229. Pp. 111–121. DOI: 10.1016/j.plantsci.2014.08.015.
5. Gaskell J., Marty A., Mozuch M., Kersten P.J., BonDurant S.S., Sabat G., Azarpira A., Ralph J., Skyba O., Mansfield S.D., Blanchette R.A., Cullen D. Influence of *Populus* genotype on gene expression by the wood decay fungus *Phanerochaete chrysosporium* // Applied and Environmental Microbiology. 2014. Vol. 80. N18. Pp. 5828–5835. DOI: 10.1128/AEM.01604-14.
6. Novo M., Silvar C., Merino F., Martínez-Cortés T., Lu F., Ralph J., Pomar F. Deciphering the role of the phenylpropanoid metabolism in the tolerance of *Capsicum annuum* L. to *Verticillium dahliae* Kleb // Plant Science. 2017. Vol. 258. Pp. 12–20. DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.01.014.
7. Дьяков Ю.Т., Озерцовская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. Общая и молекулярная фитопатология. М.: Общество фитопатологов, 2001. 302 с.
8. Bélanger R.R., Benhamou N., Menzies J.G. Cytological evidence of an active role of silicon in wheat resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. tritici) // Phytopathology. 2003. Vol. 93. N4. Pp. 402–412. DOI: 10.1094/PHYTO.2003.93.4.402.
9. Коновалов А.А., Шундрин И.К., Карпова Е.В., Ельцов И.В., Орлова Е.А., Гончаров Н.П. Влияние лигнификации и минерализации тканей листа на устойчивость к бурой ржавчине растений мягкой пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. №6. С. 686–693. DOI: 10.18699/VJ17.286.
10. Коновалов А.А., Шундрин И.К., Карпова Е.В. Полиморфизм ферментов лигнификации у растений: функциональное значение и прикладные аспекты // Успехи современной биологии. 2015. Т. 135. №5. С. 496–513.
11. Rong W., Luo M., Shan T., Wei X., Du L., Xu H., Zhang Z. A Wheat Cinnamyl Alcohol Dehydrogenase TaCAD12 Contributes to Host Resistance to the Sharp Eyespot Disease // Frontiers in Plant Science. 2016. Vol. 7. Article 1723. DOI: 10.3389/fpls.2016.01723.
12. Оболенская А.В., Щеголев В.П., Аким Г.Л., Аким Э.Л., Косович Н.Л., Емельянова И.З. Практические работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Лесная промышленность, 1965. 411 с.
13. Sumanta N., Haque C.I., Nishika J., Suprakash R. Spectrophotometric Analysis of Chlorophylls and Carotenoids from Commonly Grown Fern Species by Using Various Extracting Solvents // Research Journal of Chemical Sciences. 2014. Vol. 4. N9. Pp. 63–69. DOI: 10.1055/s-0033-1340072.
14. Инфекционные болезни растений: физиологические и биохимические основы / под ред. Ю.Т. Дьякова. М., 1985. 367 с.
15. Тютюков Е.А., Шапченкова О.А., Лоскутов С.Р. Термический анализ древесины лиственницы (*Larix gmelinii* (Turp.) Rupr.) // Химия растительного сырья. 2017. №2. С. 89–100. DOI: 10.14258/jcprm.2017021389.
16. Carrier M., Loppinet-Serani A., Denux D., Lasnier J.-M., Ham-Pichavant F., Cansell F., Aymonier C. Thermogravimetric analysis as a new method to determine the lignocellulosic composition of biomass // Biomass and bioenergy. 2011. Vol. 35. Pp. 298–307. DOI: 10.1016/j.biombioe.2010.08.067.
17. Тютерева Е.В., Дмитриева В.А., Войцеховская О.В. Хлорофилл b как источник сигналов, регулирующих развитие и продуктивность растений // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52. №5. С. 843–855. DOI: 10.15389/agrobiol.2017.5.843rus.
18. Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В. К вопросу о роли хлорофилла b в онтогенетических адаптациях растений // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. С. 249–256.

Поступила в редакцию 4 марта 2019 г.

После переработки 16 сентября 2019 г.

Принята к публикации 17 сентября 2019 г.

Для цитирования: Карпова Е.В., Шундрин И.К., Орлова Е.А., Коновалов А.А. Ароматические и минеральные вещества в тканях образцов яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., различающихся по устойчивости к бурой ржавчине (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) // Химия растительного сырья. 2019. №4. С. 87–95. DOI: 10.14258/jcprm.2019045238.

Karpova Ye.V.^{1,2*}, Shundrina I.K.^{1,2}, Orlova Ye.A.³, Konovalov A.A.⁴ AROMATIC AND MINERAL SUBSTANCES IN THE TISSUES OF THE SAMPLES OF SPRING COMMON WHEAT *TRITICUM AESTIVUM* L., DIFFERING IN RESISTANCE TO BROWN RUST (*PATHOGEN PUCCINIA TRITICINA* ERIKSS.)

¹ Novosibirsk Institute of Organic Chemistry N.N. Vorozhtsova SB RAS, pr. Ak. Lavrent'yeva, 9, Novosibirsk, 630090 (Russia), e-mail: karpovae@nioch.nsc.ru

² Novosibirsk National Research State University, ul. Pirogova, 1, Novosibirsk, 630090 (Russia)

³ Siberian Research Institute of Plant Growing and Breeding - Branch of the Institute of Cytology and Genetics SB RAS, ul. S-100, 21, r.p. Krasnoobsk, 630501 (Russia)

⁴ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, pr. Ak. Lavrent'yeva, 10, Novosibirsk, 630090 (Russia)

Micromorphological and chemical analyses of the leaves of soft wheat hybrids, differing in susceptibility to brown rust damage (pathogen *Puccinia triticina* Erikss.), were carried out. In this work we studied F4 progeny samples obtained by crossing the Novosibirsk 9 common wheat variety with Chinese Spring null-tetrasome lines, with differences in the CAD isozymes pattern and affected by fungal infection by 10–20, 30 and 70%. The leaves of typical plants of each genotype that were not exposed to infection were analyzed. The ratio of inorganic substances – potassium and calcium salts, and biogenic silicon oxide – was determined both on the surfaces of the leaves and in their total biomass. It is established that silicon oxide, which prevails on the surface of the leaves, increases resistance to fungal infection. Based on TGA, the lignin structure of leaves affected by brown rust is uniform. Lignin of the leaves of the resistant genotypes has several fractions that differ in their thermal properties. The content of glycosides of apigenin and aromatic acids is higher in the leaves of resistant genotypes. The leaves of plants susceptible to fungal infection contain less chlorophyll b, which could cause a delay in growing and flowering and weaken the protective reactions of plants.

Keywords: common wheat, brown rust, mineralization, IR spectroscopy, thermal analysis.

References

- Leonova I.N., Budashkina Ye.B. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2016, vol. 20, no. 3, pp. 311–319, DOI: 10.18699/VJ16.120. (in Russ.).
- Chesnokov Yu.V. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*, 2007, no. 1, pp. 16–35. (in Russ.).
- Mitchell H.J., Hall J.L., Barber M.S. *Plant Physiology*, 1994, vol. 104, no. 2, pp. 551–556, DOI: 10.1104/pp.104.2.551.
- Bagniewska-Zadworna A., Barakat A., Lakomy P., Smoliński D.J., Zadworny M. *Plant Science*, 2014, vol. 229, pp. 111–121, DOI 10.1016/j.plantsci.2014.08.015.
- Gaskell J., Marty A., Mozuch M., Kersten P.J., BonDurant S.S., Sabat G., Azarpira A., Ralph J., Skyba O., Mansfield S.D., Blanchette R.A., Cullen D. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, vol. 80, no. 18, pp. 5828–5835, DOI: 10.1128/AEM.01604-14.
- Novo M., Silvar C., Merino F., Martínez-Cortés T., Lu F., Ralph J., Pomar F. *Plant Science*, 2017, vol. 258, pp. 12–20, DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.01.014.
- D'yakov Yu.T., Ozeretskovskaya O.L., Dzhavakhiya V.G., Bagirova S.F. *Obshchaya i molekulyarnaya fitopatologiya*. [General and molecular phytopathology]. Moscow, 2001, 302 p. (in Russ.).
- Bélanger R.R., Benhamou N., Menzies J.G. *Phytopathology*, 2003, vol. 93, no. 4, pp. 402–412, DOI: 10.1094/PHYTO.2003.93.4.402.
- Konovalov A.A., Shundrina I.K., Karpova Ye.V., Yel'tsov I.V., Orlova Ye.A., Goncharov N.P. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2017, vol. 21, no. 6, pp. 686–693, DOI: 10.18699/VJ17.286. (in Russ.).
- Konovalov A.A., Shundrina I.K., Karpova Ye.V. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2015, vol. 135, no. 5, pp. 496–513. (in Russ.).
- Rong W., Luo M., Shan T., Wei X., Du L., Xu H., Zhang Z. *Frontiers in Plant Science*, 2016, vol. 7, article 1723, DOI: 10.3389/fpls.2016.01723.
- Obolenskaya A.V., Shchegolev V.P., Akim G.L., Akim E.L., Kossovich N.L., Yemel'yanova I.Z. *Prakticheskiye raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy*. [Practical work in the chemistry of wood and cellulose]. Moscow, 1965, 411 p. (in Russ.).
- Sumanta N., Haque C.I., Nishika J., Suprakash R. *Research Journal of Chemical Sciences*, 2014, vol. 4, no. 9, pp. 63–69, DOI: 10.1055/s-0033-1340072.
- Infektsionnyye bolezni rasteniy: fiziologicheskiye i biokhimicheskiye osnovy* [Infectious plant diseases: physiological and biochemical fundamentals], ed. Yu.T. D'yakov. Moscow, 1985, 367 p. (in Russ.).
- Tyut'kov Ye.A., Shapchenkova O.A., Loskutov S.R. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2017, no. 2, pp. 89–100, DOI: 10.14258/jcprm.2017021389. (in Russ.).
- Carrier M., Loppinet-Serani A., Denux D., Lasnier J.-M., Ham-Pichavant F., Cansell F., Aymonier C. *Biomass and bioenergy*, 2011, vol. 35, pp. 298–307, DOI: 10.1016/j.biombioe.2010.08.067.
- Tyutereva Ye.V., Dmitriyeva V.A., Voytsekhovskaya O.V. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*, 2017, vol. 52, no. 5, pp. 843–855, DOI: 10.15389/agrobiol.2017.5.843rus. (in Russ.).
- Tyutereva Ye.V., Ivanova A.N., Voytsekhovskaya O.V. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2014, vol. 134, pp. 249–256. (in Russ.).

Received March 4, 2019

Revised September 16, 2019

Accepted September 17, 2019

For citing: Karpova Ye.V., Shundrina I.K., Orlova Ye.A., Konovalov A.A. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2019, no. 4, pp. 87–95. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.2019045238.

* Corresponding author.

