

УДК 633.1:57.03:579.6

## ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ И ФИТОГОРМОНОВ НА ИЗМЕНЕНИЕ ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ *TRITICUM AESTIVUM* L.

© *Н.П. Ковалевская*

*Институт экологии и генетики микроорганизмов – филиал Пермского  
федерального исследовательского центра УрО РАН, ул. Голева, 13, Пермь,  
614081 (Россия), e-mail: nina\_kov@mail.ru*

В работе показано влияние условий азотного питания, экзогенного ауксина, ризосферных ауксинсинтезирующих микроорганизмов на изменчивость состава жирных кислот (ЖК) в вегетативных органах яровой пшеницы. Объектом исследования являлись проростки яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Определение ЖК проводились методом газовой хроматографии с масс-спектрометрией (ГХ-МС). Анализ ЖК показал, что в контрольных вариантах (без ауксина) условия азотного питания не влияют на локализацию полиненасыщенных ЖК в вегетативных органах, максимальное содержание триеновых ЖК было отмечено в листьях 48.30% (N-дефицитный вариант) и 44.8% (NO<sub>3</sub>-вариант) и отсутствие этих ЖК в корнях. Установлено, что в присутствии нитратов происходит снижение доли ненасыщенных ЖК в листьях и корнях пшеницы. Применение экзогенного ауксина (5-50 мкг/мл) на ранних стадиях онтогенеза приводит к повышению суммы насыщенных (пальмитиновой и стеариновой) и снижению ненасыщенных кислот в вегетативных органах независимо от условий азотного питания. При интродукции ауксинсинтезирующими микроорганизмами проростков яровой пшеницы было отмечено, что наиболее эффективно на листья растений влияют азотфиксирующие бактерии, происходит повышение содержания насыщенных ЖК на 72%, и только на 16% – повышение этих ЖК в листьях нитратредуцирующими микроорганизмами.

*Ключевые слова:* яровая пшеница, азотное питание, ауксин, ризосферный микробиом, жирные кислоты, коэффициент ненасыщенности, индекс двойных связей.

*Работа выполнена в рамках госзадания ПФИЦ УрО РАН, регистрационный номер НИОКТРАААА-А19-119112290008-4*

### **Введение**

Устойчивость растений к неблагоприятным воздействиям тесно связана с состоянием мембранных структур. Особенности функционирования биологических мембран в условиях стресса и их роль в адапционных механизмах клетки в настоящее время интенсивно изучаются [1]. При стрессах разной природы образование активных форм кислорода (АФК) в клетках растений усиливается, что в итоге может привести к окислительному стрессу [2]. В настоящее время увеличивается количество литературных данных, свидетельствующих о повышении устойчивости различных культурных растений (зерновых, овощных, технических) к абиотическим стрессорам при применении регуляторов роста растений. С помощью регуляторов роста в условиях температурного и водного стрессов можно регулировать устойчивость мембранного комплекса, фотосинтез, транспорт ассимилятов, рост и развитие и, в конечном итоге, продуктивность растения. Однако для каждого стрессора, а также вида растения необходимо точно подбирать адекватную дозу препарата, способствующую повышению стрессоустойчивости растений [3]. Способность стимулировать рост растений обнаружена у ряда почвенных микроорганизмов, что послужило предпосылкой для их использования в растениеводстве для повышения урожайности растений [4]. Интродукция в ризосферу растений рост-стимулирующих бактерий является одним из эффективных способов повышения устойчивости расте-

*Ковалевская Нина Петровна – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник,  
e-mail: nina\_kov@mail.ru*

ний к абиотическим и биотическим стрессам [5]. Физиологическая активность и продукция рост-стимулирующих соединений бактериями после их

интродукции в почву имеет определяющее значение в процессе взаимодействия с растением. В работе [6] было установлено, что в ростовом ответе растений на интродукцию решающее значение имеют ауксины, накопление индолилуксусной кислоты (ИУК) предшествует увеличению соотношения массы корень/побег и длины главного корня [7]. Фон азотного питания определяет распределение биомассы между органами, внутриклеточный pH, катионно-анионный состав тканей, содержание углеводов и белков, интенсивность фотосинтеза, активность многих ферментов, включенных в ассимиляцию азота и дыхательный метаболизм, и даже гормональный статус [8]. Ранее в работах [9, 10] показано, что растения пшеницы, выращенные на среде с аммонием, более устойчивы к развитию окислительного стресса в листьях, чем растения, получавшие нитратное питание. Фон азотного питания, на котором росли растения, сказывался на активности ферментов, участвующих в нейтрализации АФК.

Помимо того, что ЖК являются компонентами липидов, они служат также посредниками в передаче сигналов, в том числе в процессах клеточной дифференцировки, участвуя таким образом в морфогенезе [11]. Установлено [12], что изменение жирнокислотного состава липидов может использоваться для диагностики состояния дифференцировки ткани в культуре. В целом, изучение динамики накопления и закономерностей распределения таких ключевых соединений, как жирные кислоты и связи этого распределения с концентрацией фитогормонов в тканях и органах растений представляет интерес для понимания роли липидов в процессах морфогенеза. Поэтому для понимания особенностей липидного обмена яровой пшеницы при стимулировании ростовых процессов фитогормонами представляется важным проанализировать отличия в ЖК-составе липидов в разных частях растения. В связи с этим целью представленной работы было проведение сравнительного анализа ЖК-состава листьев и корней яровой пшеницы *Triticum aestivum* L., полученных при использовании градиента концентрации экзогенного ауксина в зависимости от формы азотного питания.

### Экспериментальная часть

Для исследований использовали 3-дневные этиолированные проростки яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. (сорт Экада 70). Семена проращивали на фильтрах, смоченных дистиллированной водой в лабораторных условиях при 16-часовом дневном освещении и 20/24 °C (ночь/день). После 3 суток роста часть проростков на 7 дней помещали в кюветы со средой Громова № 6 без азота следующего состава (г/л): CaCl<sub>2</sub> – 0.15, MgSO<sub>4</sub> • 7H<sub>2</sub>O – 0.2, K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> – 0.2, NaHCO<sub>3</sub> – 0.2 [13] – (N-дефицитный вариант). Вторую часть проростков на 7 дней помещали на среду Громова с 20 мМ NaNO<sub>3</sub> (NO<sub>3</sub>-вариант).

Бактериальные препараты (10<sup>6</sup> кл/мл) из ризосферы озимой ржи сорта Фаленская 4 для обработки корней проростков яровой пшеницы получали культивированием азотфиксирующих бактерий 10 дней при 24 °C в среде Громова. Для получения накопительной культуры нитратредуцирующих бактерий в среду дополнительно вносили 20 мМ NaNO<sub>3</sub>. Методом Сальковского [14] было определено, что в присутствии триптофана через 7 дней накопительные культуры азотфиксирующих бактерий (РМБ-N2) синтезируют ауксин в концентрации 8 мкг/мл, а нитратредуцирующие (РМБ-NO3) – 11 мкг/мл ИУК.

Для определения жирнокислотного состава липидов использовался модифицированный метод [15, 16]. Экстракцию липидов из тканей исследуемых объектов проводили с использованием системы растворителей хлороформ-метанол-вода (1 : 2 : 0.8 v/v/v). Для удаления хлороформа из экстракта липидов использовали ротаторный испаритель RVO-64 (Чехия). Для получения метиловых эфиров жирных кислот к экстракту липидов после удаления растворителя добавляли 1% метанольный раствор H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и нагревали на водяной бане при 60 °C в течение 30 мин. После охлаждения метиловые эфиры жирных кислот трижды экстрагировали гексаном. Анализ полученных метиловых эфиров жирных кислот проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973N/6890N MSD/DS AgilentTechnology. Капиллярная колонка HP-INNOWAX (30 м × 250 мк × 0.50 мм), градиент температуры: от 100 до 150 °C со скоростью 10 °C в мин от 150 до 255 °C со скоростью 3 °C в мин. Для расчета эквивалентной длины цепи использовали изократический режим, температура колонки 200 °C. Газ-носитель – гелий, скорость потока газа – 1 мл/мин. Масс-спектрометр – квадруполь, способ ионизации – электронный удар (EI) (энергия ионизации: 70 эВ). Для идентификации метиловых эфиров жирных кислот липидов использовали значения индекса удерживания R<sub>f</sub> (для стандартных насыщенных и ненасыщенных ЖК) и индекса ECL (эквивалентной длины цепи), а также библиотеку масс-спектров NIST05. Относительное содержание ЖК определяли в весовых процентах от общего их содержания в исследуемом образце. Для оценки ненасыщенности ЖК в тканях листьев и корней использовали индекс двойных связей (ИДС):

$$\text{ИДС} = \sum P_j n / 100,$$

где  $P_j$  – содержание ЖК (вес. %) и  $n$  – количество двойных связей в каждой кислоте.

Также использовали коэффициент ненасыщенности жирных кислот (К) как отношение суммы ненасыщенных ЖК к сумме насыщенных.

Все эксперименты были выполнены в трехкратной повторности. Полученные данные обрабатывали с использованием стандартных пакетов компьютерных программ Microsoft Excel.

### Обсуждение результатов

Измерение массы листьев и корней яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. через 7 суток показало, что происходит накопление массы листьев и снижение массы корней во всех вариантах опыта. После внесения в минеральную среду экзогенного ауксина (5–50 мкг/мл) происходило увеличение массы опытных растений яровой пшеницы по отношению к контролю, в N-дефицитных вариантах на 18–8% и в NO<sub>3</sub>-вариантах на 11–41%. При концентрации ауксина 100 мкг/мл в вариантах было отмечено снижение массы растений на 22 и 13% соответственно. В контрольных (без ауксина) N-дефицитных вариантах соотношение масс корень/побег соответствовало 0.5, а при внесении нитратов возрастало до 0.543. Добавление фитогормона ауксина приводило к увеличению соотношения масс корень/побег в N-дефицитном варианте от 0.609 (5 мкг/мл) до 0.750 (100 мкг/мл). В опытных вариантах с нитратами ауксин также стимулировал рост корней, с нарастанием концентрации (5–50 мкг/мл) соотношение возрастало от 0.647 (5 мкг/мл) до 0.888 (50 мкг/мл). При 100 мкг/мл ауксина в NO<sub>3</sub>-варианте было отмечено снижение соотношения масс корень/побег до 0.662.

Известно, что введение в ризосферу растений бактерий, способных стимулировать их рост, повышает устойчивость растений к стрессовым условиям [17, 18]. Вместе с тем данные литературы свидетельствуют о способности фитогормонов ауксинов и цитокининов индуцировать реакции, направленные на защиту растений от оксидативного стресса, повышая тем самым их стресс-устойчивость [19, 20]. Интродукция ризобияльных бактерий озимой ржи на корни 3-дневных проростков яровой пшеницы приводила к увеличению биомассы проростков в сравнении с контрольными (без ауксина) на 16.6% в РМБ-N2-варианте и 9.5% в РМБ-NO3-варианте. При этом соотношение массы корня к массе побегов в обоих вариантах с интродуцированными бактериями было равно 0.667 независимо от дополнительного внесения минерального азота.

При рассмотрении процентного содержания жирных кислот в общих мембранных липидах было установлено, что в состав липидов листьев и корней яровой пшеницы входят жирные кислоты различного строения, длина углеродных цепей которых составляет от 12 до 24 атомов. В контрольном N-дефицитном варианте преобладали ненасыщенные ЖК в листьях (57.06%) и корнях (55.56%), данные представлены в таблицах 1 и 2 соответственно. Внесение в контрольном варианте в питательную среду нитратов понижало содержание ненасыщенных ЖК на 8% в листьях (52.38) и на 16% (46.71) в корнях. При этом коэффициент ненасыщенности ЖК (К) в листьях пшеницы снижался в 1.2 раза (от 1.329 до 1.100), а в корнях – в 1.43 раза (от 1.250 до 0.877). Из ω9-жирных кислот в тканях исследуемых растений были обнаружены моноеновые – олеиновая (C18:1ω9), пальмитолеиновая (C16:1ω9), 15-тетракозеновая /нервоновая (C24:1ω9) кислоты. Причем нервоновая ЖК синтезировалась в небольших количествах в листьях в N-дефицитном варианте только при добавлении ауксина 25 мкг/мл (2.14%) и 50 мкг/мл (1.05%). Практически во всех вариантах в сумме содержание ω9-ЖК было наибольшим в листьях (табл. 1) и возрастало в несколько раз в корнях (табл. 2). Диеновые ЖК были представлены линолевой (C18:2ω6) и 13–16 докозадиеновой (C22:2ω6), а триеновые – α-линоленовой (C18:3ω3) кислотами. В большинстве вариантов добавление экзогенного ауксина приводило к возрастанию доли диеновых ЖК. Максимальное содержание ω6-ЖК, в основном линолевой, в N-дефицитных вариантах было отмечено в листьях при 5 мкг/мл ИУК (16%) и корнях при 50 мкг/мл ИУК (26.22%), а на нитратной среде в листьях – при 25 мкг/мл ИУК (23.19%) и корнях – при 5 мкг/мл ИУК (15.86%). Наибольший интерес представляет тот факт, что в контрольных вариантах (без ауксина) максимальное содержание триеновых ЖК было отмечено в листьях 48.30 и 44.8 (табл. 1), и отсутствие этих ЖК в корнях (табл. 2). Внесение в питательную среду к проросткам яровой пшеницы фитогормона ауксина, а также интродукция накопительными бактериальными изолятами из ризосферы озимой ржи, приводила к повышению концентрации насыщенных ЖК (НЖК) в листьях и корнях пшеницы. В основном происходил синтез de novo пальмитиновой кислоты (C16:0). Важная роль пальмитиновой ЖК в защите мембран от стрессового воздействия ранее уже отмечалась в работах ряда исследователей [21–

23]. Известно, что с увеличением содержания НЖК связаны защитные механизмы при солевом стрессе. Накопление этих ЖК влияет на микровязкость, делает мембрану менее эластичной, снижает проницаемость мембран для ионов натрия [24]. Увеличение суммы НЖК в липидах вакуолярной мембраны и понижение показателя ИДС отмечено при окислительном стрессе [25]. При добавлении экзогенного ауксина в N-дефицитных вариантах доля НЖК была зафиксирована максимально выше чем в контроле в листьях (табл. 1) в 1.64 раза (5 мкг/мл ИУК) и в 1.72 раза (РМБ-N2), в корнях (табл. 2) – в 1.66 раза (ИУК 50 мкг/мл). В NO<sub>3</sub>-вариантах максимальное повышение НЖК наблюдали в листьях в 1.58 раза (ИУК 100 мкг/мл), в корнях – в 1.24 раза (ИУК 50 мкг/мл).

Наиболее полно степень ненасыщенности липидов может быть охарактеризована с помощью индекса двойных связей (ИДС), поскольку этот показатель учитывает не только содержание ненасыщенных ЖК, но и количество двойных связей в них. Так, в работе [26] исследователями было отмечено, что ИДС хорошо коррелирует с текучестью мембраны. По данным авторов [27], было установлено, ИДС существенно различается в разных тканях и частях растений и может значительно увеличиваться при абиотических стрессах. Результаты исследований показали, что наибольшая корреляция между ИДС и концентрацией ауксина была выявлена в листьях яровой пшеницы (табл. 1). При повышении концентрации ИУК (5–50 мкг/мл) происходило увеличение ИДС в N-дефицитных вариантах (от 0.630 до 1.084) и NO<sub>3</sub>-вариантах (от 0.819 до 1.007). При концентрации ИУК 100 мкг/мл вне зависимости от источника азота происходило резкое возрастание доли насыщенных ЖК и снижение ИДС (1.000 и 0.477). В контрольных вариантах (без ауксина) в листьях было отмечено минимальное содержание НЖК (42.94 и 47.62) и максимальное значение ИДС (1.574 и 1.463). В корнях пшеницы стимулирование *de novo* синтеза пальмитиновой и стеариновой ЖК фитогормоном было отмечено при концентрации ауксина от 5 до 50 мкг/мл (табл. 2). Суммарное содержание НЖК в сравнении с контролем возрастало в N-дефицитных вариантах на 23-66%, а в NO<sub>3</sub>-вариантах – на 22% (5 мкг/мл ИУК) и 24% (50 мкг/мл ИУК). При сравнении величины ИДС постепенное снижение от 0.559 до 0.5 было отмечено в N-дефицитных вариантах.

Дополнительное введение бактериальных препаратов показало, что симбиотические микробиомы вносят свои коррективы в липидный обмен в вегетативных органах яровой пшеницы. При интродукции азотфиксирующих ауксинсинтезирующих бактерий наиболее значительные изменения происходили в листьях N-дефицитного варианта, повышение содержания НЖК на 72% в листьях и только на 10% – в корнях, а также снижение величины ИДС в 2.93 раза в листьях и только в 1.14 раза – в корнях. При интродукции нитратредуцирующими ауксинсинтезирующими бактериями в NO<sub>3</sub>-варианте происходило менее значительное повышение НЖК в листьях на 16% и на 3% – в корнях, снижение величины ИДС в листьях в 1.23 и в корнях – в 1.10 раза. Таким образом, дефицит минерального азота в ростовой среде, по-видимому, приводил к снижению активности ацил-липидных десатураз и уменьшению содержания полиеновых ЖК в листьях и в корнях проростков яровой пшеницы. Стоит отметить, что интродукция нитратредуцирующих ауксинсинтезирующих бактерий положительно влияла на повышение активности ацил-липидных десатураз в корнях, где содержание триеновых ЖК возрастало до 5.26% (табл. 2).

Таблица 1. Основные группы жирных кислот в листьях яровой пшеницы, % к сумме кислот

ИУК, мкг/мл	Насыщенные (S)	Ненасыщенные (U)	U/S	Моноеновые	Диеновые	Триеновые	ИДС
Без азота							
0	42.94	57.06	1.329	5.05	3.71	48.30	1.574
5	70.37	29.63	0.421	4.93	16.0	8.70	0.630
25	48.60	51.40	1.058	5.80	4.91	40.69	1.377
50	56.63	43.37	0.766	4.01	13.70	25.66	1.084
100	62.75	37.25	0.594	5.12	1.51	30.62	1.000
РМБ-N2	73.70	26.30	0.357	4.68	15.75	5.87	0.538
+ NaNO <sub>3</sub>							
0	47.62	52.38	1.100	3.27	4.31	44.80	1.463
5	64.12	35.88	0.560	3.13	19.50	13.25	0.819
25	59.07	40.93	0.693	2.29	23.19	15.45	0.950
50	60.51	39.49	0.653	2.64	12.46	24.39	1.007
100	75.19	24.81	0.330	1.89	22.92	0	0.477
РМБ-NO <sub>3</sub>	55.29	44.71	0.809	3.22	8.59	32.90	1.191

\* U/S – коэффициент ненасыщенности жирных кислот (K).

Таблица 2. Основные группы жирных кислот в корнях яровой пшеницы, % к сумме кислот

ИУК, мкг/мл	Насыщенные (S)	Ненасыщенные (U)*	U/S	Моноеновые*	Диеновые*	Триеновые*	ИДС
Без азота							
0	44.44	55.56	1.250	38.71	16.85	0	0.724
5	54.47	45.53	0.836	35.12	10.41	0	0.559
25	57.18	42.82	0.749	32.65	10.17	0	0.530
5 0	73.78	26.22	0.355	0	26.22	0	0.524
100	56.91	43.09	0.757	36.22	6.87	0	0.500
РМБ-N2	48.73	51.27	1.052	41.37	9.90	0	0.612
+ NaNO <sub>3</sub>							
0	53.29	46.71	0.877	30.38	16.33	0	0.630
5	65.24	34.76	0.533	18.90	15.86	0	0.506
25	51.39	48.61	0.946	39.11	9.50	0	0.581
5 0	66.20	33.80	0.511	22.74	11.06	0	0.449
100	51.97	48.03	0.924	38.24	6.97	2.82	0.606
РМБ-NO <sub>3</sub>	54.68	45.32	0.829	33.35	6.71	5.26	0.573

\* U/S – коэффициент ненасыщенности жирных кислот (К).

### Выводы

Анализ изменений жирных кислот, происходящих в вегетативных органах проростков яровой пшеницы *Triticum aestivum* L., показал, что в корнях и листьях пшеницы метаболизм жирных кислот идет разными путями. Отмечено, что на соотношение насыщенных и ненасыщенных ЖК в листьях и корнях влияют условия азотного питания, при использовании нитратов происходит снижение доли ненасыщенных ЖК в листьях и корнях по отношению к N-дефицитному варианту на 9 и 19% соответственно. Внесение экзогенного ауксина во всем диапазоне концентраций (5–100 мкг/мл ИУК) приводит к значительному снижению содержания ненасыщенных ЖК в листьях и при дефиците азота в корнях. В корнях в присутствии нитратов при двух концентрациях ауксина (25 и 100 мкг/мл) наблюдается тенденция повышения доли ненасыщенных ЖК по отношению к контролю на 4 и 3% соответственно. Стимулирование *de novo* синтеза пальмитиновой и стеариновой ЖК в вегетативных органах яровой пшеницы экзогенным ауксином и бактериями ризосферного микробиома можно рассматривать как защитную реакцию мембран растительных клеток на абиотические и биотические стрессы.

Использование препаратов ризосферных ауксинсинтезирующих бактерий показало, что условия азотного питания, определяющие доминирование физиологической группы (азотфиксирующие или нитратредуцирующие микроорганизмы), по-разному корректирует направленность метаболизма жирных кислот в вегетативных органах яровой пшеницы. Наиболее значительное снижение ненасыщенных ЖК происходит в листьях при дефиците азота, в варианте с азотфиксирующими микроорганизмами (РМБ-N2) отмечено снижение в 2.17 раза по отношению к контролю. Установлено, что повышение концентрации экзогенного ауксина и использование ауксинсинтезирующих микроорганизмов приводит к резкому снижению содержания триеновых ЖК в листьях и полному исчезновению в корнях при дефиците азота. В присутствии нитратов высокие концентрации ауксина и нитратредуцирующие микроорганизмы стимулируют синтез триеновых ЖК в корнях яровой пшеницы. Возрастание содержания  $\alpha$ -линоленовой кислоты, которая является исходным веществом синтеза сигнальных молекул оксилипинов, свидетельствует о том, что запускаются процессы стимулирующие рост, развитие и дифференцировку тканей растения.

*Автор выражает благодарность сотрудникам группы физико-химических исследований ИЭГМ УрО РАН к.г.-м.н. Шишкину М.А., Гусеву В.А., Шерстобитовой Н.П. за помощь в проведении анализа жирнокислотного состава растительных клеток.*

### Список литературы

1. Kufner I., Koch W. Stress regulated members of the plant organic cation transporter family are localized to the vacuolar membrane // BMC Res. Notes. 2008. Vol. 1. P. 43. DOI: 10.1186/1756-0500-1-43.
2. Dat J., Vandenameele S., Vranjva E., van Montagu M., Inze D., van Breusegem F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses // Cell Mol. Life Sci. 2000. Vol. 57. Pp. 779–795. DOI: 10.1007/s000180050041.
3. Колмыкова Т.С., Лукаткин А.С. Эффективность регуляторов роста растений при действии абиотических стрессовых факторов // Агрехимия. 2012. №1. С. 83–94.
4. Dodd I.C., Ruiz-Lozano J.M. Microbial enhancement of crop resource use efficiency // Current Opinion in Biotechnology. 2012. Vol. 23. Pp. 236–242. DOI: 10.1016/j.copbio.2011.09.005.

5. Максимов И.В., Веселова С.В., Нужная Т.В., Сарварова Е.Р., Хайруллин Р.М. Стимулирующие рост растений бактерии в регуляции устойчивости растений к стрессовым факторам // Физиология растений. 2015. Т. 62. №6. С. 763–775. DOI: 10.7868/S0015330315060111
6. Кудоярова Г.Р., Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Сидорова Л.В., Габбасова И.М., Мелентьев А.И. Влияние ауксинпродуцирующих и фосфатмобилизирующих бактерий на подвижность почвенного фосфора, скорость роста пшеницы и усвоение ими фосфора // Агрохимия. 2016. №5. С. 28–34.
7. Трекозова А.В., Ахиярова Г.Р., Высоцкая Л.Б., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Влияние дефицита фосфора на соотношение масс корень/побег, удлинение и ветвление корней и содержание гормонов в растениях арабидопсиса // Агрохимия. 2015. №8. С. 32–38.
8. Marshner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic, 1995. 889 p.
9. Полесская О.Г., Каширина Е.И., Алехина Н.Д. Изменение активности антиоксидантных ферментов в листьях и корнях пшеницы в зависимости от формы и дозы азота в среде // Физиология растений. 2004. Т. 51. №5. С. 686–691.
10. Полесская О.Г., Каширина Е.И., Алехина Н.Д. Влияние солевого стресса на антиоксидантную систему растений в зависимости от условий азотного питания // Физиология растений. 2006. Т. 53. №2. С. 207–214.
11. Dobrzyn A., Ntambi J.M. The role of stearoyl-CoA desaturase in the control of metabolism // Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids. 2005. Vol. 73(1). Pp. 35–41. DOI: 10.1016/j.plefa.2005.04.011.
12. Zur I., Skoczowski A., Niemczuk E., Dubert F. Changes in the composition of fatty acids and sterols of membrane lipids during induction and differentiation of *Brassica napus* (var. *oleifera* L.) callus // Acta Phys. Plantarum. 2002. Vol. 24 (1). Pp. 3–10.
13. Кудряшов Н.А., Домрачева Л.И., Великоредчанина Е.О. Возможные пути интенсификации массового культивирования цианобактерий // Теоретическая и прикладная экология. 2017. №3. С. 25–33.
14. Gordon S.A., Weber R.P. Colorimetric estimation of indole-acetic acid // Plant Physiol. 1951. Vol. 26. Pp. 192–195.
15. Christie W.W. Preparation of lipid extracts from tissues // Advances in Lipid Methodology. 1993. Vol. 2. Pp. 195–213.
16. Романова И.М., Живетьев М.А., Дударева Л.В., Граскова И.А. Динамика жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Иркутской области // Химия растительного сырья. 2016. №2. С. 61–66. DOI: 10.14258/jcprm.20160273.
17. Paul D., Lade H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review // Agron. Sustain. Dev. 2014. Vol. 34. Pp. 737–752. DOI: 10.1007/s13593-014-0233-6.
18. Архипова Т.Н., Кузьмина Л.Ю., Кудоярова Г.Р. Гормонпродуцирующие и рост-стимулирующие микроорганизмы снижают уровень оксидативного стресса у растений пшеницы на фоне засоления // Биомика. 2018. Т. 10. №4. С. 365–371. DOI: 10.31301/2221-6197.bmc.2018-47.
19. Merewitz E.B., Gianfagna T., Huang B. Protein accumulation in leaves and roots associated with improved drought tolerance in creeping bentgrass expressing an ipt gene for cytokinin synthesis // J. Exp. Botany. 2011. Vol. 62. Pp. 5311–5333. DOI: 10.1093/jxb/err166.
20. Kim J.I., Baek D., Park H.C., Chun H.J., Oh D.-H., Lee M.K., Cha J.-Y., Kim W.-Y., Kim M.C., Chung W.S., Bohnert H.J., Lee S.Y., Bressan R.A., Lee S.-W., Yun D.-J. Overexpression of Arabidopsis YUCCA6 in potato results in high-auxin developmental phenotypes and enhanced resistance to water deficit // Molecular Plant. 2013. Vol. 6. N2. Pp. 337–349. DOI: 10.1093/mp/sss100.
21. Жуков А.В. Пальмитиновая кислота и ее роль в строении и функциях мембран растительной клетки // Физиология растений. 2015. Т. 62. №5. С. 751–760. DOI: 10.7868/S001533031505019X.
22. Дударева Л.В., Рудиковская Е.Г., Шмаков В.Н. Влияние низкоинтенсивного излучения гелий-неонового лазера на жирнокислотный состав каллусных тканей пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Биологические мембраны. 2014. Т. 31. №5. С. 364–370. DOI: 10.7868/S0233475514050041.
23. Гурина В.В., Озолина Н.В., Нестеркина И.С., Семенова Н.В., Нурминский В.Н. Влияние окислительного стресса на состав жирных кислот липидов вакуолярной мембраны корнеплодов столовой свеклы // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2016. Т. 6. №2 (17). С. 57–64. DOI: 10.21285/2227-2925-2016-6-2-57-64.
24. Wu J., Seliskar D., Gallagher J. The response of plasma membrane lipid composition in callus of the halophyte *Spartina patens* (Poaceae) to salinity stress // Am. J. Bot. 2005. Vol. 92. Pp. 852–858. DOI: 10.3732/ajb.92.5.852.
25. Озолина Н.В., Гурина В.В., Нестеркина И.С., Дударева Л.В., Катышев А.И., Нурминский В.Н. Жирнокислотный состав общих липидов вакуолярной мембраны при абиотическом стрессе // Биологические мембраны. 2017. Т. 34. №1. С. 63–69. DOI: 10.7868/S0233475517010078.
26. Tovuu A., Zulfugarov I.S., Lee C.H. Correlations between the temperature dependence of chlorophyll fluorescence and the fluidity of thylakoid membranes // Physiol. Plant. 2013. Vol. 147. Pp. 409–416. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2012.01700.x.
27. Кондратенко Е.П., Соболева О.М., Сухих А.С. Влияние электромагнитного поля СВЧ на жирнокислотный состав проростков *Hordeum Sativum* // Химия растительного сырья. 2017. №3. С. 93–99. DOI: 10.14258/jcprm.2017031792.

Поступила в редакцию 26 октября 2020 г.

Принята к публикации 20 октября 2021 г.

**Для цитирования:** Ковалевская Н.П. Влияние условий азотного питания и фитогормонов на изменение жирнокислотного состава вегетативных органов яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. // Химия растительного сырья. 2021. №4. С. 259–265. DOI: 10.14258/jcprm.2021048760.

*Kovalevskaya N.P.* INFLUENCE OF NITROGEN NUTRITION CONDITIONS AND PHYTHORMONES ON CHANGE OF FATTY ACID COMPOSITION OF VEGETATIVE ORGANS OF SPRING WHEAT *TRITICUM AESTIVUM* L.

*Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, ul. Goleva, 13, Perm, 614081 (Russia), e-mail: nina\_kov@mail.ru*

The paper shows the effect of nitrogen nutrition, exogenous auxin, and rhizosphere auxin-synthesizing microorganisms on the variability of the composition of fatty acids (FA) in the vegetative organs of spring wheat. The object of the study was seedlings of spring soft wheat *Triticum aestivum* L. The determination of FAs was carried out by gas chromatography with mass spectrometry (GC-MS). Analysis of FAs showed that in the control variants (without auxin), nitrogen nutrition conditions did not affect the localization of polyunsaturated FAs in vegetative organs; the maximum content of triene FAs was observed in leaves of 48.30% (N-deficient variant) and 44.8% (NO<sub>3</sub>-variant) and the absence of these FAs in the roots. It was found that in the presence of nitrates, the proportion of unsaturated FAs in the leaves and roots of wheat decreases. The use of exogenous auxin (5–50 µg/ml) in the early stages of ontogenesis leads to an increase in the amount of saturated (palmitic and stearic) acids and a decrease in unsaturated acids in vegetative organs, regardless of the conditions of nitrogen nutrition. During the introduction of spring wheat seedlings by auxin-synthesizing microorganisms, it was noted that nitrogen-fixing bacteria affect the leaves of plants most effectively, the content of saturated FAs increases by 72%, and only 16% increases in these FAs in the leaves of nitrate-reducing microorganisms.

**Keywords:** spring wheat, nitrogen nutrition, auxin, rhizosphere microbiome, fatty acids, unsaturation coefficient, double bond index.

### References

1. Kufner I., Koch W. *BMC Res. Notes*, 2008, vol. 1, p. 43. DOI: 10.1186/1756-0500-1-43.
2. Dat J., Vandenamee S., Vranjva E., van Montagu M., Inze D., van Breusegem F. *Cell Mol. Life Sci.*, 2000, vol. 57, pp. 779–795. DOI: 10.1007/s000180050041.
3. Kolmykova T.S., Lukatkin A.S. *Agrokimiya*, 2012, no. 1, pp. 83–94. (in Russ.).
4. Dodd I.C., Ruiz-Lozano J.M. *Current Opinion in Biotechnology*, 2012, vol. 23, pp. 236–242. DOI: 10.1016/j.copbio.2011.09.005.
5. Maksimov I.V., Veselova S.V., Nuzhnaya T.V., Sarvarova Ye.R., Khayrullin R.M. *Fiziologiya rasteniy*, 2015, vol. 62, no. 6, pp. 763–775. DOI: 10.7868/S0015330315060111. (in Russ.).
6. Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuz'mina L.Yu., Galimzyanova N.F., Sidorova L.V., Gabbasova I.M., Melent'yev A.I. *Agrokimiya*, 2016, no. 5, pp. 28–34. (in Russ.).
7. Trekozova A.V., Akhiyarova G.R., Vysotskaya L.B., Veselov S.Yu., Kudoyarova G.R. *Agrokimiya*, 2015, no. 8, pp. 32–38. (in Russ.).
8. Marshner H. *Mineral nutrition of higher plants*. London: Academic, 1995, 889 p.
9. Poleskaya O.G., Kashirina Ye.I., Alekhina N.D. *Fiziologiya rasteniy*, 2004, vol. 51, no. 5, pp. 686–691. (in Russ.).
10. Poleskaya O.G., Kashirina Ye.I., Alekhina N.D. *Fiziologiya rasteniy*, 2006, vol. 53, no. 2, pp. 207–214. (in Russ.).
11. Dobrzyn A., Ntambi J.M. *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids*, 2005, vol. 73(1), pp. 35–41. DOI: 10.1016/j.plefa.2005.04.011.
12. Zur I., Skoczowski A., Niemczuk E., Dubert F. *Acta Phys. Plantarum.*, 2002, vol. 24 (1), pp. 3–10.
13. Kudryashov N.A., Domracheva L.I., Velikoredchanina Ye.O. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*, 2017, no. 3, pp. 25–33. (in Russ.).
14. Gordon S.A., Weber R.P. *Plant Physiol.*, 1951, vol. 26, pp. 192–195.
15. Christie W.W. *Advances in Lipid Methodology*, 1993, vol. 2, pp. 195–213.
16. Romanova I.M., Zhivet'yev M.A., Dudareva L.V., Graskova I.A. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2016, no. 2, pp. 61–66. DOI: 10.14258/jcprm.20160273. (in Russ.).
17. Paul D., Lade H. *Agron. Sustain. Dev.*, 2014, vol. 34, pp. 737–752. DOI: 10.1007/s13593-014-0233-6.
18. Arkhipova T.N., Kuz'mina L.Yu., Kudoyarova G.R. *Biomika*, 2018, vol. 10, no. 4, pp. 365–371. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-47. (in Russ.).
19. Merewitz E.B., Gianfagna T., Huang B. *J. Exp. Botany.*, 2011, vol. 62, pp. 5311–5333. DOI: 10.1093/jxb/err166.
20. Kim J.I., Baek D., Park H.C., Chun H.J., Oh D.-H., Lee M.K., Cha J.-Y., Kim W.-Y., Kim M.C., Chung W.S., Bohnert H.J., Lee S.-Y., Bressan R.A., Lee S.-W., Yun D.-J. *Molecular Plant*, 2013, vol. 6, no. 2, pp. 337–349. DOI: 10.1093/mp/sss100.
21. Zhukov A.V. *Fiziologiya rasteniy*, 2015, vol. 62, no. 5, pp. 751–760. DOI: 10.7868/S001533031505019X. (in Russ.).
22. Dudareva L.V., Rudikovskaya Ye.G., Shmakov V.N. *Biologicheskiye membrany*, 2014, vol. 31, no. 5, pp. 364–370. DOI: 10.7868/S0233475514050041. (in Russ.).
23. Gurina V.V., Ozolina N.V., Nesterkina I.S., Semenova N.V., Nurminskiy V.N. *Izvestiya vuzov. Prikladnaya khimiya i biotekhnologiya*, 2016, vol. 6, no. 2 (17), pp. 57–64. DOI: 10.21285/2227-2925-2016-6-2-57-64. (in Russ.).
24. Wu J., Seliskar D., Gallagher J. *Am. J. Bot.*, 2005, vol. 92, pp. 852–858. DOI: 10.3732/ajb.92.5.852.
25. Ozolina N.V., Gurina V.V., Nestorkina I.S., Dudareva L.V., Katsyhev A.I., Nurminskiy V.N. *Biologicheskiye membrany*, 2017, vol. 34, no. 1, pp. 63–69. DOI: 10.7868/S0233475517010078. (in Russ.).
26. Tovuu A., Zulfugarov I.S., Lee C.H. *Physiol. Plant*, 2013, vol. 147, pp. 409–416. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2012.01700.x.
27. Kondratenko Ye.P., Soboleva O.M., Sukhikh A.S. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2017, no. 3, pp. 93–99. DOI: 10.14258/jcprm.2017031792. (in Russ.).

Received October 26, 2020

Accepted October 20, 2021

**For citing:** Kovalevskaya N.P. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2021, no. 4, pp. 259–265. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.2021048760.

