



<https://doi.org/10.26898/0370-8799-2023-12-3>

УДК: 632.4.01/08:535.37

Тип статьи: оригинальная

Type of article: original

ФЛУОРЕСЦЕНТНАЯ РЕАКЦИЯ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ ПРИ ИНФИЦИРОВАНИИ *BIPOLARIS SOROKINIANA*

(✉) Гурова Т.А., Чесноченко Н.Е.

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук

Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия

(✉) e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Представлены результаты исследований фотосинтетической активности проростков трех сортов яровой мягкой пшеницы, выращенных в регулируемых климатических условиях, и их реакции на инфицирование возбудителем обыкновенной корневой гнили злаков *Bipolaris sorokiniana* Shoem. по параметрам флуоресценции хлорофилла (ФлХ). ФлХ регистрировали флуориметром Dual-PAM-100/F в режиме записи медленной кинетики темновых индукционных кривых с импульсным анализом насыщения (Slow Kinetics). Исследования проводили в 2021, 2022 гг. Установлена сортовая специфика формирования адаптивных реакций 10–16-суточных проростков яровой пшеницы при инфицировании *B. sorokiniana* (5000 конидий на зерно) по посуточной динамике параметров ФлХ. Подтверждена информативность параметров ФлХ $Y(II)$, ETR , qP , Fv/Fm , $Fv/F0$, $Y(NPQ)$, qN и $Y(NO)$ в качестве биомаркеров оценки устойчивости сортов к патогену на уровне фотосинтетического аппарата. Реакция более устойчивых сортов пшеницы Новосибирская 29 и Сибирская 21 на внедрение патогена оказалась менее выраженной по сравнению с менее устойчивым сортом Новосибирская 41. У более устойчивых сортов установлены наименьшие изменения параметров ФлХ относительно контроля. Наибольшие межсортовые различия при инфицировании *B. sorokiniana* (от 1,9 до 8,6 раза) проявлялись у 16-суточных проростков. Уровень фотосинтетической активности при формировании адаптивных реакций при патогенезе *B. sorokiniana* может служить критерием стрессоустойчивости, что позволяет проводить комплексные исследования по моделированию системы растение – хозяин – патоген, оценивать первичные неспецифические реакции и адаптивные компоненты стрессоустойчивости сортов яровой пшеницы.

Ключевые слова: пшеница, сорт, устойчивость, биострессор, фотосинтез, параметры флуоресценции хлорофилла

FLUORESCENT REACTION OF WHEAT SEEDLINGS WHEN INFECTED BY *BIPOLARIS SOROKINIANA*

(✉) Gurova T.A., Chesnchenko N.E.

Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences
Krasnoobsk, Novosibirsk Region, Russia

(✉) e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Results of the studies of photosynthetic activity of seedlings of three varieties of spring soft wheat grown under controlled climatic conditions and their response to infection with the pathogen of common root rot of cereals *Bipolaris sorokiniana* Shoem. by chlorophyll fluorescence (ChlF) parameters are presented. Chlorophyll fluorescence was recorded with a Dual-PAM-100/F fluorimeter in the mode of recording slow kinetics of dark induction curves with pulse saturation analysis (Slow Kinetics). The studies were conducted in 2021, 2022. The varietal specificity of formation of adaptive reactions of 10–16-day-old spring wheat seedlings under infection with *B. sorokiniana* (5000 conidia per grain) according to the daily dynamics of the ChlF parameters was established. The information content of

the ChlF parameters $Y(II)$, ETR , qP , Fv/Fm , Fv/F_0 , $Y(NPQ)$, qN and $Y(NO)$ as biomarkers for assessing pathogen resistance of the varieties at the level of photosynthetic apparatus was confirmed. The response of the more resistant wheat varieties Novosibirskaya 29 and Sibirskaya 21 to the pathogen introduction was less pronounced compared to the less resistant variety Novosibirskaya 41. The more resistant varieties exhibited the smallest changes in the ChlF parameters relative to the control. The greatest inter-variety differences in infection with *B. sorokiniana* (from 1.9 to 8.6 times) were manifested in 16-day-old seedlings. The level of the photosynthetic activity in the formation of adaptive reactions during the pathogenesis of *B. sorokiniana* can serve as a criterion of stress resistance, which will make it possible to conduct complex studies on modeling the system plant – host – pathogen, to assess the primary nonspecific reactions and adaptive components of stress resistance of spring wheat varieties.

Keywords: wheat, variety, resistance, biostressor, photosynthesis, chlorophyll fluorescence parameters

Для цитирования: Гурова Т.А., Чеснченко Н.Е. Флуоресцентная реакция проростков пшеницы при инфицировании *Bipolaris sorokiniana* // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2023. Т. 53. № 12. С. 23–34. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2023-12-3>

For citation: Gurova T.A., Chesnchenko N.E. Fluorescent reaction of wheat seedlings when infected by *Bipolaris sorokiniana*. *Sibirskii vestnik sel'skohozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2023, vol. 53, no. 12, pp. 23–34. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2023-12-3>

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная корневая гниль злаков (возбудитель – гриб *Bipolaris sorokiniana* Shonem.) – вредоносное заболевание пшеницы в основных зерносеющих районах мира, включая Сибирский регион [1, 2]. Потери урожая в среднем составляют 15–25% в результате снижения продуктивной кустистости, озерненности колоса и массы зерна¹.

Один из путей снижения отрицательного действия заболевания и получения высоких и стабильных урожаев зерна яровой пшеницы – создание адаптивных (устойчивых) к болезни сортов в селекции, а также обоснованный их выбор в агротехнологиях [3]. Устойчивость к стрессам – сложный признак, который реализуется у различных генотипов путем разнообразных приспособительных реакций (специфических и неспецифических) и может меняться в процессе онтогенеза. Для

получения объективной оценки устойчивости генотипов необходимо применять комплекс методов, оценивающих устойчивость на клеточном, организменном и популяционном уровнях². Чаще всего в селекционных программах устойчивость сортов к патогену оценивают в полевых условиях по развитию и распространенности болезни, а также по депрессии урожая [4]. Кроме интенсивности симптомов болезни, на всех инфицированных подземных органах предлагается определять сортовую этиологию корневых инфекций и фитосанитарное состояние почвы в ризосфере оцениваемых растений за вегетационный период [5]. Полевые методы, являясь достаточно точными, длительны и трудоемки³. В реализации комплексного подхода диагностики стрессоустойчивости возникает необходимость поиска критериев оценки и разработки неразрушающих ме-

¹Долженко В.И., Власенко Н.Г., Власенко А.Н. и др. Зональные системы защиты яровой пшеницы от сорняков, болезней и вредителей в Западной Сибири: монография. Новосибирск: СибНИИЗиХ, 2014. 124 с.

²Гурова Т.А., Денисюк С.Г., Луговская О.С., Свежинцева Е.А., Минеев В.В. Методические положения ранней диагностики устойчивости яровой пшеницы и ячменя к совокупному действию стрессоров. Новосибирск: СФНЦА РАН, 2017. 62 с.

³Гончарова Э.А., Еремин Г.В., Гасanova Т.А. Экспресс-методы оценки стрессоустойчивости сельскохозяйственных культур и стратегия их диагностики для селекции // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2015. № 5. С. 21–24.

тодов отбора, позволяющих ускорить скрининг устойчивых генотипов к биотическому стрессу, особенно на ранних этапах развития растений. Таким требованиям соответствуют биофизические методы, в том числе основанные на анализе фотосинтеза – одного из чувствительных к стрессу процессов в растительной клетке [6, 7].

При фотосинтезе вся поглощенная молекулами хлорофилла световая энергия затрачивается на фотохимические реакции (фотохимическое тушение), тепловую диссипацию (нефотохимическое тушение) и флуоресценцию – процессы, конкурирующие в дезактивации возбужденных состояний пигментов фотосистемы II (ФС II)⁴. Значения флуоресценции пропорциональны изменениям энергии, использованной в фотохимических реакциях и диссипации ее в тепло. Методом регистрации флуоресценции хлорофилла (ФлХ) можно определить нарушение фотосинтетической активности растений, в том числе долю энергии, используемой для фотохимических реакций [8]. Изменения излучения ФлХ прямо или косвенно связаны со всеми этапами световой фазы процесса фотосинтеза: фотолизом воды, переносом электронов, генерацией градиента pH на мембрах тилакоидов и синтезом АТФ⁵ [9]. Широко применяемый в исследованиях метод регистрации ФлХ является неразрушающим, высокочувствительным и позволяет получить информацию об эффективности фотосинтеза и целостности фотосинтетического аппарата растений на самых ранних стадиях развития стресса⁶ [10]. В частности, он используется для оценки устойчивости пшеницы и ячменя к абиотическим и биотическим стрессам: температурному, засухе, повышенной кислотности, засолению, гер-

бицидам и болезням [6, 11–14]. Чаще всего при оценке применяется комплекс характеристик кинетики ФлХ листьев растений, полученных методом пульс-амплитудной модуляции (Pulse-Amplitude-Modulation) на современных РАМ-флуориметрах [15].

Метод регистрации ФлХ также используют при исследовании заражения корневой гнилью растений озимой и яровой пшеницы. Устанавливают стадии фотосинтеза растений, наиболее чувствительные к инфекции *B. sorokiniana* [16]. Выявляют перспективные параметры для оценки состояния зараженных растений до появления видимых изменений в побеге⁷ [17].

Для разработки метода оценки стрессоустойчивости сортов яровой пшеницы к *B. sorokiniana* недостаточно исследований по сортовой специфике формирования адаптивных реакций растений при действии стрессора.

Цель работы – исследовать адаптивные реакции сортов яровой мягкой пшеницы на действие биострессора *B. sorokiniana* по посуготочной динамике параметров кинетики ФлХ для оценки стрессоустойчивости сортов и для установления максимальных межсортовых различий в зависимости от возраста проростков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальная работа выполнена в лаборатории изучения физических процессов в агрофитоценозах СФНЦА РАН.

Исследования проведены в вегетационных опытах (водные культуры) в лабораторных условиях на проростках районированных среднеранних сортов яровой мягкой пшеницы Новосибирская 41, Сибирская 21 и Новосибирская 29 селекции СибНИИРС – ИЦИГ СО РАН.

⁴Baker N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo // Annual review of plant biology. 2008. Vol. 59. P. 89–113. DOI: 10.1146/annurev.aplant.59.032607.092759.

⁵Гольцов В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллахвердиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. Т. 63. № 6. С. 881–907.

⁶Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Сойер В.Г., Краснов В.П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода // Фундаментальные исследования. 2013. № 4. С. 112–121.

⁷Гурова Т.А., Осипова Г.М. Инструментальные методы и программно-аппаратные средства при решении проблемы стрессоустойчивости в растениеводстве // Вычислительные технологии. 2016. Т. 21. Спец. вып. 1. С. 65–74.

Варианты опытов:

- контроль (без стрессорной нагрузки);
- инфекционный фон (инфицирование семян *B. sorokiniana* 5000 конидий на зерно).

Уровень стрессовой нагрузки – конидиальная суспензия *B. sorokiniana* 5000 конидий на зерно – определен нами в специально проведенных вегетационных опытах как позволяющий дифференцировать сорта пшеницы сибирской селекции при оценке их устойчивости к данному стрессовому фактору по биометрическим показателям и проникаемости клеточных мембран проростков [18].

Семена пшеницы предварительно стерилизовали 96%-м этиловым спиртом в течение 1 мин с последующим трехкратным промыванием дистиллированной водой. Затем семена раскладывали в чашки Петри с увлажненной фильтровальной бумагой и проращивали в термостате при температуре 22 °C в течение трех суток.

Инфицирование семян проводили в фазе прорастания (на 3-и сутки культивирования) конидиальной суспензией смеси среднепатогенных изолятов *B. sorokiniana*, приготовленной на 0,1%-м водном агаре (по одной капле на зерно). Далее проростки контрольных и опытных вариантов выращивали в климатической камере «Биотрон-7» в рулонной культуре на водопроводной воде при фотопериоде день – ночь – 16 и 8 ч соответственно, освещенности 20 000 и 0 лк (день – ночь), температуре 22 и 18 °C (день – ночь), влажности 60%.

Посуточную кинетику и параметры ФлХ регистрировали с помощью флуориметра Dual-PAM-100/F (Heinz Walz, Германия) с использованием метода амплитудно-импульсной модуляции в режиме записи медленной кинетики темновых индукционных кривых с импульсным анализом насыщения (Slow Kinetics)⁸. Время задержки записи индукционных кривых после определения минимальной и максимальной ФлХ α равно 40 с, что достаточно для полного повторного окисления акцепторов («открытия» реакционных центров). Интервал между импульсами насыщения при записи индукционных кривых 20 с, время регистрации данных – 4 мин.

Возбуждение молекул хлорофилла α производили «синим» светодиодом с длиной волны 460 нм, детектирование ФлХ – «красным» фотодиодом с длиной волны 680 нм. Управление работой флуориметра осуществляли с помощью специализированного программного обеспечения. Перед измерением ФлХ 10–16-е суточные проростки пшеницы адаптировали к темноте в камере для образцов 30 мин для достижения полностью окисленного состояния акцепторов ФС II (все реакционные центры ФС II «открыты»). Для регистрации параметров ФлХ закрепляли лист проростка на штативе с оптическим держателем и запускали программу записи индукционных кривых ФлХ. Получали следующие параметры флуоресценции: F_0 , F_m – минимальный и максимальный уровень ФлХ, вызванный импульсом света после адаптации листьев к темноте; F'_0 , F'_m – минимальный и максимальный уровень ФлХ, вызванный импульсом света после адаптации листьев к свету; Fv/Fm – максимальный фотохимический квантовый выход ФС II; $Y(II)$ – эффективный фотохимический квантовый выход ФС II после адаптации листьев к свету; $Y(NPQ)$ – квантовый выход регулируемого нефотохимического тушения ФлХ; $Y(NO)$ – квантовый выход нерегулируемого нефотохимического тушения ФлХ; qP – коэффициент фотохимического тушения ФлХ; qN – коэффициент нефотохимического тушения ФлХ; ETR – скорость электронного транспорта. Рассчитывали переменную (вариабельную) ФлХ: $Fv = Fm - F_0$ и отношение фотохимической к нефотохимической эффективности Fv/F_0 , значение, пропорциональное активности водорасщепляющего комплекса на донорной стороне ФС II [19].

Реакцию сорта определяли по относительному изменению измеряемых параметров флуоресценции проростков после экспозиции растений на стрессоре. Чем меньше изменения параметров, тем выше устойчивость в исследуемой группе сортов. Повторность опытов аналитическая и биологическая – 6- и 3-кратные. Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft

⁸Каталог продукции немецкой компании «Хайнц Вальц ГмбХ» («Heinz Walz GmbH»). <http://www.heinzwalz.ru/>

Excel 2010 с использованием стандартного пакета анализа данных. Анализировали параметры ФлХ, зарегистрированные в течение 4 мин. Ошибка среднего не превышала 1,5–2,0%. Проведено три серии экспериментов. Для определения значимости различий средних значений использовали *t*-критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нашими исследованиями установлена информативность параметров ФлХ для диагностики фотосинтетической активности и оценки стрессоустойчивости двух сортов яровой пшеницы, контрастных по устойчивости к *B. sorokiniana* и хлоридному засолению [20].

Данное исследование проведено для подтверждения возможности применения метода регистрации ФлХ в оценке стрессоустойчивости других трех сортов яровой мягкой пшеницы и выбора возраста проростков для установления максимальных межсортовых различий при исследовании адаптации проростков пшеницы к действию *B. sorokiniana*.

В хлоропластах есть два основных сайтомишины для биотического и абиотического стресса: электрон-транспортная цепь (ЭТЦ) и синтез хлорофилла и каротиноидов. ЭТЦ с его электронными переносчиками и ферментами участвует в фосфорилировании и фотовосстановлении НАДФ, тогда как синтез хлорофилла и каротиноидов может быть связан со светособирающим комплексом (ССК) и антеннами фотосинтетических реакционных центров (РЦ)⁹.

Возбудитель обыкновенной корневой гнили злаков *B. sorokiniana* и его токсины ингибируют фотосинтез, блокируя транспорт электронов между фотосистемами, разобщая фотофосфорилирование, что выражается в уменьшении скорости синтеза АТФ. Та-

ким образом, нарушается процесс запасания энергии и соответственно энергетический статус организма^{10, 11}. Ингибирование основного звена фотосинтеза – процесса запасания энергии – является причиной снижения продуктивности. Оно явно прослеживается на ранних стадиях онтогенеза (кущение – выход в трубку) растений¹².

Уровень толерантности сортов к патогену определяется их реакцией на стресс во время роста и развития. Исследование посуготочной динамики параметров ФлХ проростков при инфицировании семян конидиальной суспензией изолятов *B. sorokiniana* показало недостоверные изменения параметров ФлХ на 10- и 12-е сутки культивирования проростков. Нарушение интенсивности фотосинтеза, связанное с нарастанием патологического процесса, зарегистрировано у 14-суточных проростков (см. таблицу).

Наблюдаемые первичные стрессорные реакции связаны с повышением теплового расщепления поглощенной световой энергии – параметры регулируемого нефотохимического тушения $Y(NPQ)$ и qN достоверно ($p \leq 0,05$) увеличивались у всех сортов в диапазоне 24,9–55,3% по сравнению с контролем. Параметр нерегулируемого нефотохимического тушения $Y(NO)$, связанный с генерацией свободнорадикального окисления, достоверно ($p \leq 0,05$) увеличился у сортов Новосибирская 29 и Сибирская 21 на 18,6 и 25,5%. Фотохимическая активность понизилась только у сорта Сибирская 21 – достоверное ($p \leq 0,05$) уменьшение значений параметров $Y(II)$ и ETR на 18,8 и 18,6% соответственно.

На 16-е сутки культивирования установлено ингибирование фотохимической активности проростков возбудителем *B. sorokiniana*. Обнаружено достоверное ($p \leq 0,05$) снижение эффективного квантового выхода $Y(II)$, скорости электронного транспорта ETR у сортов Сибирская 21 и Новосибирская 41 на 12,6;

⁹Dayan F.E., Zaccaro M.L.M. Chlorophyll fluorescence as a marker for herbicide mechanisms of action // Pesticide Biochemistry and Physiology. 2012. Vol. 102. P. 189–197.

¹⁰Тарабрин Г.А., Быстрых Е.Е. Активность первичных реакций фотосинтеза как тест при селекции пшеницы на устойчивость к гельминтоспориозу // Сельскохозяйственная биология. 1990. Сер. Биология растений. № 5. С. 59–69.

¹¹Фадеев Ю.Н., Быстрых Е.Е., Тарабрин Г.А. Влияние токсинов возбудителя гельминтоспориозной корневой гнили на фотовосстановление НАДФ хлоропластами яровой пшеницы // Сельскохозяйственная биология. 1987. № 12. С. 29–34.

¹²Фадеев Ю.Н., Быстрых Е.Е., Тарабрин Г.А. Фотохимическая активность хлоропластов пшеницы в период кущения – цветения в зависимости от поражения *Bipolaris sorokiniana* // Доклады ВАСХНИЛ. 1989. № 1. С. 4–7.

Посуточная динамика параметров флуоресценции хлорофилла листьев проростков сортов пшеницы при инфицировании *B. sorokiniana*
Daily dynamics of chlorophyll fluorescence parameters in the leaves of seedlings of wheat cultivars under *B. sorokiniana* infection

Возраст проростков, сут	Вариант	Y(II)	Y(NPQ)	Y(NO)	<i>H</i> _{новосибирская 41}	qP	qN	ETR	F _v /F _m	F _v /F ₀	Параметр
											14-е
14-е	Контроль	5,9 ± 0,3	0,9 ± 0,04	5,9 ± 0,3	3,5 ± 0,1	2,3 ± 0,2	241,3 ± 6,3	0,68 ± 0,01	2,1 ± 0,2	2,0 ± 0,1	Б. <i>sorokiniana</i>
	Б. <i>sorokiniana</i>	5,9 ± 0,2	1,2 ± 0,03*	4,9 ± 0,2	3,5 ± 0,2	2,9 ± 0,3*	239,8 ± 6,3	0,67 ± 0,02	2,0 ± 0,1	1,8 ± 0,1	Контроль
16-е	Контроль	6,1 ± 0,3	0,9 ± 0,3	4,9 ± 0,2	3,8 ± 0,3	2,4 ± 0,3	248,9 ± 0,3	0,65 ± 0,02	1,8 ± 0,1	1,3 ± 0,1*	Б. <i>sorokiniana</i>
	Б. <i>sorokiniana</i>	3,9 ± 0,2*	3,0 ± 0,03**	5,0 ± 0,2	3,2 ± 0,2*	5,5 ± 0,4**	157,1 ± 7,2*	0,58 ± 0,01*	1,3 ± 0,1*	1,3 ± 0,1*	Новосибирская 29
14-е	Контроль	5,9 ± 0,2	0,85 ± 0,02	4,3 ± 0,1	3,6 ± 0,2	2,1 ± 0,1	226,6 ± 7,3	0,72 ± 0,02	2,5 ± 0,2	2,4 ± 0,2	Б. <i>sorokiniana</i>
	Б. <i>sorokiniana</i>	5,6 ± 0,3	1,32 ± 0,01*	5,1 ± 0,2*	3,2 ± 0,1	3,0 ± 0,3	224,0 ± 6,9	0,71 ± 0,02	2,4 ± 0,2	2,7 ± 0,2	Контроль
16-е	Контроль	5,2 ± 0,2	1,19 ± 0,01	5,5 ± 0,2	2,9 ± 0,1	2,6 ± 0,1	210,5 ± 6,1	0,74 ± 0,02	2,7 ± 0,2	2,4 ± 0,2	Б. <i>sorokiniana</i>
	Б. <i>sorokiniana</i>	5,1 ± 0,1	1,51 ± 0,02*	5,3 ± 0,1	3,1 ± 0,1	3,2 ± 0,2*	205,7 ± 6,0	0,71 ± 0,02	2,4 ± 0,2	2,4 ± 0,2	Сибирская 21
14-е	Контроль	6,4 ± 0,3	0,76 ± 0,02	4,7 ± 0,2	3,5 ± 0,2	2,1 ± 0,1	263,5 ± 8,9	0,71 ± 0,02	2,4 ± 0,2	1,7 ± 0,1*	Б. <i>sorokiniana</i>
	Б. <i>sorokiniana</i>	5,2 ± 0,1*	0,75 ± 0,02	5,9 ± 0,3*	3,2 ± 0,1	1,9 ± 0,1	214,6 ± 6,9*	0,63 ± 0,01	2,4 ± 0,2	2,4 ± 0,2	Контроль
16-е	Контроль	6,3 ± 0,2	1,11 ± 0,1	4,5 ± 0,1	3,6 ± 0,2	2,9 ± 0,2	260,6 ± 8,8	0,70 ± 0,02	2,4 ± 0,2	2,0 ± 0,1	Б. <i>sorokiniana</i>
	Б. <i>sorokiniana</i>	5,5 ± 0,2*	0,84 ± 0,02*	5,6 ± 0,2*	3,4 ± 0,1	2,1 ± 0,1*	225,1 ± 7,1*	0,66 ± 0,01	2,0 ± 0,1*	2,0 ± 0,1*	Новосибирская 41

*Различия с контролем достоверны на уровне значимости $p \leq 0,05$.

13,6; 35,1 и 36,9 % соответственно по сравнению с контролем. У сорта Новосибирская 29 эти параметры изменились недостоверно. Ингибиование светозависимых реакций сопровождалось достоверным ($p \leq 0,05$) увеличением значений параметров нефотохимического тушения ФлХ – коэффициента qN , квантовых выходов $Y(NO)$ и $Y(NPQ)$ от 23,0 (сорт Новосибирская 29) до 233,3% (сорт Новосибирская 41) по сравнению с контролем.

Установлена сортовая специфика формирования адаптивных реакций. У сорта Новосибирская 29 уменьшалось тепловое рассеяние энергии возбужденного хлорофилла ФС II, что привело к снижению значений $Y(NPQ)$, qN и $Y(NO)$ от 1,8 до 4,7 раза при недостоверном изменении параметров фотохимического тушения $Y(II)$, ETR и qP с 14-е по 16-е сутки культивирования проростков. Параметры Fv/F_0 и Fv/Fm изменились недостоверно.

Адаптационные механизмы сорта Сибирская 21 направлены на снижение подавления фотохимического тушения – уменьшались значения относительного изменения параметров $Y(II)$, ETR до 1,4 раза. Кроме того, снижались в 1,5–1,7 раза значения относительного изменения параметров F_0 и Fv/F_0 , а также $Y(NPQ)$ и qN до 27,5% с 14-х по 16-е сутки культивирования.

У сорта Новосибирская 41 с 14-х по 16-е сутки культивирования отмечено резкое увеличение значений qN и $Y(NPQ)$ – на 129,2 и 233,0% по сравнению с контролем, т.е. регулируемое нефотохимическое тушение флуоресценции действует как защитный механизм против избыточной энергии возбуждения. Однако при этом установлено достоверное ($p \leq 0,05$) снижение значений параметров $Y(II)$, ETR , qP , F_0 , Fm , Fv , Fv/Fm , Fv/F_0 от 15,3 до 45,6%, т.е. происходило подавление фотосинтетической активности при действии патогена.

Разница в изменении параметров фотосинтетической активности при одинаковой стрессовой нагрузке *B. sorokiniania* между сортами Новосибирская 29, Сибирская 21 и Новосибирская 41 указывает на различные механизмы толерантности и стратегии преобразования световой энергии в химическую. В целом растения реагируют на стрессоры, ак-

тивируя защитно-приспособительные механизмы с целью поддержания фотосинтетической активности для приспособления к новым условиям среды. Это может включать увеличение способности к рассеянию энергии, которое обнаруживается увеличением параметров нефотохимического тушения $Y(NPQ)$, qN без изменения максимальной квантовой эффективности ФС II Fv/Fm и Fv/F_0 [21]. Рассеяние избыточной энергии возбуждения в безопасное тепло действует как защитный механизм, позволяющий избежать повреждения РЦ ФС II светом, интенсивность которого превышает возможности электронного транспорта¹³. Такой процесс мы наблюдали у проростков всех сортов на 14-е сутки культивирования. Только у сорта Сибирская 21 происходило частичное фотоингибиование, обнаруженное по снижению эффективного фотохимического квантового выхода $Y(\text{II})$. Однако на 16-е сутки культивирования у данного сорта снижалось ингибиование параметров фотохимии $Y(\text{II})$ и ETR в 1,5 раза.

Нарастающее стрессорное напряжение на 16-е сутки культивирования проростков сортов Сибирская 21 и Новосибирская 41 привело к снижению эффективного квантового выхода $Y(\text{II})$, коэффициента фотохимического тушения qP и скорости электронного транспорта ETR , что означает ингибиование цепи переноса электронов и подавление фотосинтетической активности. Ингибиование светозависимых реакций сопровождалось увеличением $Y(NPQ)$ и qN по сравнению с контролем у всех сортов. Однако не обратимой потери функциональности ФС II в условиях нашего эксперимента не отмечено. По мнению Pérez-Bueno M.-L. et al., только в случае серьезной необратимой потери функциональности ФС II могут уменьшаться параметры как фотохимического, так и нефотохимического тушения ФлХ [21]. Снижение значений параметра вариабельной ФлХ Fv , а также фоновой F_0 и максимальной Fm ФлХ, наблюдаемое только у сорта Новосибир-

ская 41, указывают на ослабление фотосинтетической активности и повреждение тилакоидов, а также на негативное влияние патогена на антенный комплекс РЦ ФС II, приводящее к потере энергии при ее миграции¹⁴ [10].

Выбранная стрессорная нагрузка *B. sorokiniana* (5000 конидий на зерно) и длительность ее действия в условиях эксперимента (16 сут) позволили установить межсортовые различия. В результате проведенного ранжирования на 16-е сутки культивирования проростков (максимальные межсортовые различия) устойчивость сортов к *B. sorokiniana* изменилась в ряду по убыванию: Новосибирская 29 – Сибирская 21 – Новосибирская 41. Реакция более устойчивых сортов Новосибирская 29 и Сибирская 21 на внедрение патогена оказалась менее выраженной – наименьшие или недостоверные изменения параметров ФлХ относительно контроля (см. рис. 1–3).

У проростков сорта Новосибирская 29 при действии патогена наблюдали достоверное изменение лишь двух параметров – увеличение $Y(NPQ)$ и qN на 26,9 и 23,0% соответственно – при недостоверном изменении остальных показателей по сравнению с контролем. Аналогичные результаты реакции различающихся по устойчивости сортов зерновых культур на биострессоры получены другими исследователями. Rios J.A. et al. установили резкое нарушение фотосинтетической активности Fv/Fm и $Y(\text{II})$ зараженных *B. sorokiniana* листьев пшеницы у более восприимчивого сорта по сравнению с менее восприимчивым [1]. При исследовании сортовой реакции листьев пшеницы при инфицировании *Blumeria graminis* f. активность ФС II (Fv/Fm и ETR) сильно снижалась у чувствительного сорта, тогда как у устойчивого сорта активность ФС II не изменилась [14]. Katanić Z. et al. [22] также сообщают об установленной зависимости фотосинтетических изменений, вызванных фузариозом колоса, от сорта озимой пшеницы.

¹³Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Knapp M. How to Correctly Determine the Different Chlorophyll Fluorescence Parameters and the Chlorophyll Fluorescence Decrease Ratio RFd of Leaves with the PAM Fluorometer // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. P. 379–393.

¹⁴Гольцов В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллахвердиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. Т. 63. № 6. С. 881–907.

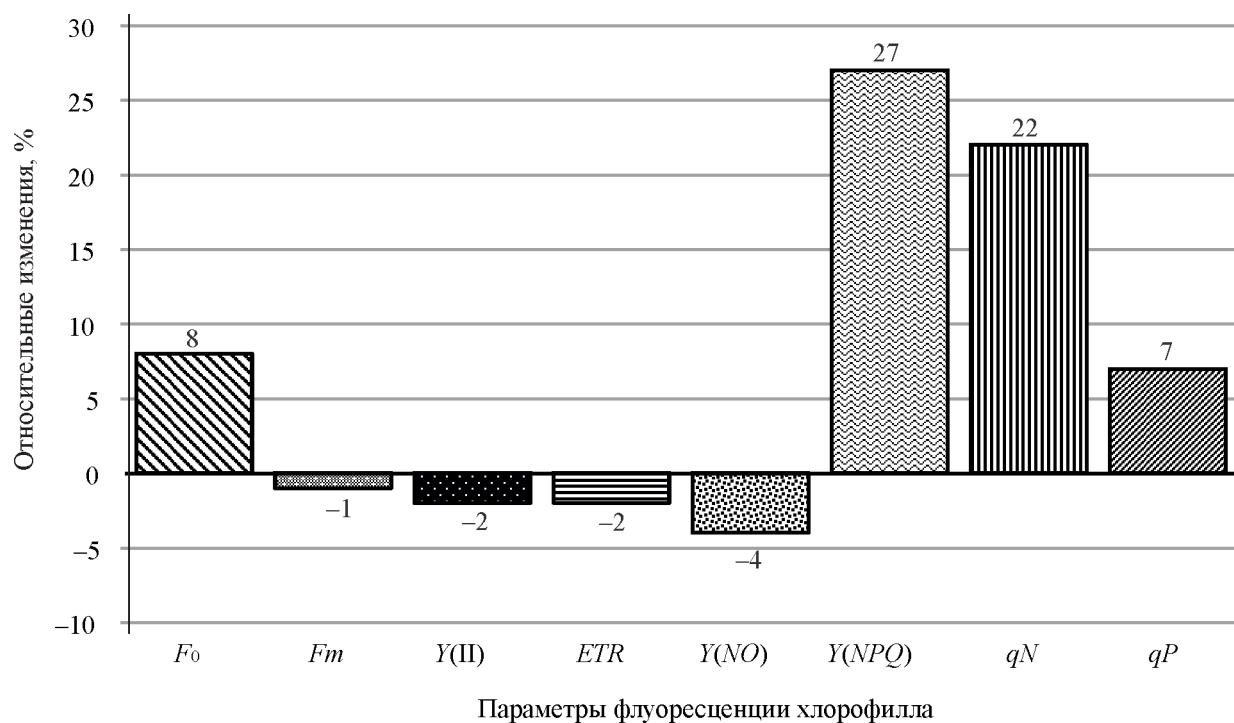


Рис. 1. Параметры флуоресценции хлорофилла листьев 16-суточных проростков сорта Новосибирская 29 при инфицировании *B. sorokiniana* (относительно устойчивый)

Fig. 1. Chlorophyll fluorescence parameters of the leaves of 16-day-old seedlings of Novosibirskaya 29 variety when infected with *B. sorokiniana* (relatively resistant)

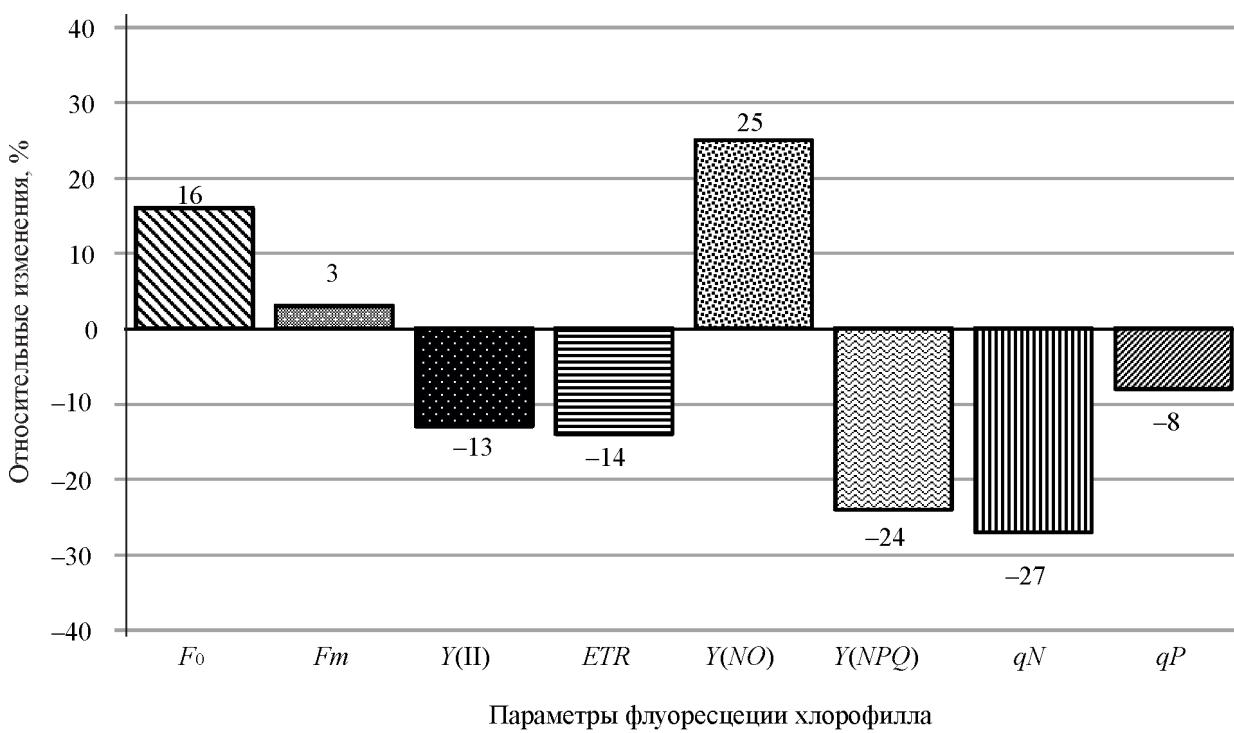


Рис. 2. Параметры флуоресценции хлорофилла листьев 16-суточных проростков сорта Сибирская 21 при инфицировании *B. sorokiniana* (относительно устойчивый)

Fig. 2. Chlorophyll fluorescence parameters of the leaves of 16-day-old seedlings of Sibirskaia 21 variety when infected with *B. sorokiniana* (relatively resistant)

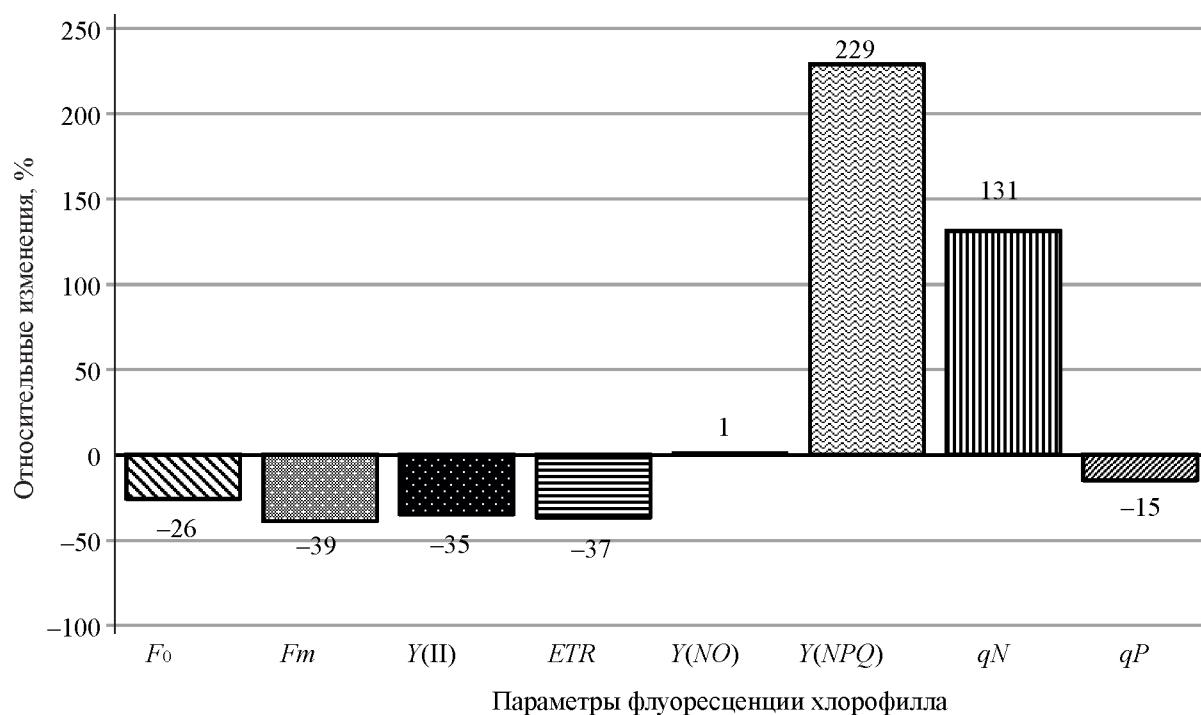


Рис. 3. Параметры флуоресценции хлорофилла листьев 16-суточных проростков сорта Новосибирская 41 при инфицировании *B. sorokiniana* (относительно неустойчивый)

Fig. 3. Chlorophyll fluorescence parameters of the leaves of 16-day-old seedlings of Novosibirskaya 41 variety when infected with *B. sorokiniana* (relatively unstable)

ВЫВОДЫ

1. Проведенные исследования подтверждают информативность параметров ФлХ $Y(II)$, ETR , qP , Fv/Fm , Fv/F_0 , $Y(NPQ)$, qN и $Y(NO)$ в качестве биомаркеров фотосинтетической активности и оценки устойчивости сортов мягкой яровой пшеницы к возбудителю обыкновенной корневой гнили злаков *B. sorokiniana* на уровне фотосинтетического аппарата.

2. Нарастающее стрессорное напряжение с 10-х по 16-е сутки культивирования проростков пшеницы в условиях инфицирования *B. sorokiniana* привело к нарушению фотосинтетической активности у всех исследованных сортов – увеличению ингибирования фотохимического тушения ($Y(II)$), ETR , qP , Fv/F_0 , Fv/Fm) от 15,4 до 37,5% и нарастанию тепловой диссипации энергии возбужденного хлорофилла ФС II ($Y(NPQ)$, qN и $Y(NO)$) от 25,0 до 233,0%. Первичные защитно-адаптивные реакции проростков на действие биострессора связаны с увеличением диссипации энергии, затем происходило снижение фотохимической активности.

3. Большей лабильностью обладали адаптивные системы сорта Новосибирская 29 (достоверное изменение двух параметров – увеличение $Y(NPQ)$ и qN на 26,9 и 23,0% соответственно – при недостоверном изменении остальных параметров по сравнению с контролем). Наибольшее деструктивное влияние инфицирования *B. sorokiniana* выявлено у сорта Новосибирская 41 (снижение $Y(II)$ и ETR до 37,0%, снижение Fm , Fv , Fv/F_0 до 45,6%, увеличение $Y(NPQ)$, $Y(NO)$ и qN до 233,0% по сравнению с контролем). Параметр Fv/Fm , о котором чаще всего сообщается в литературе, оказался менее чувствительным по сравнению с его аналогом Fv/F_0 .

4. Установлен возраст проростков (16 сут) и инфекционная нагрузка *B. sorokiniana* (5000 конидий на зерно) для дифференциации сортов по устойчивости. Достоверные межсортовые различия (от 1,9 до 8,6 раза) выявлены по всем параметрам у 16-суточных проростков. Установлена сортоспецифичность – наименьшие изменения параметров относительно контроля были у более устой-

чивых сортов Новосибирская 29 и Сибирская 21.

Предложенный подход позволит разработать неразрушающий метод ранней диагностики стрессоустойчивости сортов яровой пшеницы к возбудителю обыкновенной корневой гнили злаков *B. sorokiniana* Shoem.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Rios J.A., Aucique-Pérez C.E., Debona D., Cruz Neto L.B.M., Rios V.S., Rodrigues F.A. Changes in leaf gas exchange, chlorophyll a fluorescence and antioxidant metabolism within wheat leaves infected by *Bipolaris sorokiniana* // Annals of Applied Biology. 2017. Vol. 170. Is. 2. P. 189–203. DOI: 10.1111/aab.12328.
2. Торопова Е.Ю., Соколов М.С. Роль сорта в контроле обыкновенной корневой гнили яровой пшеницы // Агрохимия. 2018. № 11. С. 48–59.
3. Власенко Н.Г., Кулагин О.В., Егорычева М.Т., Иванова И.А. Влияние сорта и технологии возделывания на формирование фитосанитарной ситуации в посевах яровой пшеницы в лесостепи Приобья // Вестник защиты растений. 2018. № 2. С. 21–28.
4. Разина А.А., Султанов Ф.С., Дятлова О.Г. Корневая гниль на новых сортах яровой пшеницы при разных сроках посева // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2020. Т. 50. № 2. С. 39–46. DOI: 10.26898/0370-8799-2020-2-5.
5. Торопова Е.Ю., Пискарев В.В., Сухомлинов В.Ю. Корневая гниль на сортах яровой пшеницы в северной лесостепи Приобья // Аграрная наука. 2019. № 1. С. 162–164. DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-1-162-165.
6. Ступко В.Ю., Зобова Н.В., Сидоров А.В. Гаевский Н.А. Перспективные способы оценки яровой мягкой пшеницы на чувствительность к эдафическим стрессам // Достижения науки и техники АПК. 2019. Т. 33. № 10. С. 45–50.
7. Spyroglou I., Rybka K., Rodriguez R.M., Stefański P., Valasevich N.M. Quantitative estimation of water status in field-grown wheat using beta mixed regression modelling based on fast chlorophyll fluorescence transients: A method for drought tolerance estimation // Journal of Agronomy and Crop Science. 2021. Vol. 207. Is. 4. P. 577–781.
8. Kalaji H.M., Schansker G., Brestic M. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel // Photosynthesis Research. 2017. Vol. 132. Is. 1. P. 13–66.
9. Lyu H., Lazár D. Modeling the light-induced electric potential difference ($\Delta\Psi$), the pH difference (ΔpH) and the proton motive force across the thylakoid membrane in C3 leaves // Journal of Theoretical Biology. 2017. Vol. 413. P. 11–23.
10. Нестеренко Т.В., Шихов В.Н., Тихомиров А.А. Флуоресцентный метод определения реактивности фотосинтетического аппарата листьев растений // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 3. С. 187–199.
11. Sherstneva O., Khlopkov A., Gromova E., Yudina L., Vetrova Ya., Pecherina A., Kuznetsova D., Krutova E., Sukhov V., Vodeneev V. Analysis of chlorophyll fluorescence parameters as predictors of biomass accumulation and tolerance to heat and drought stress of wheat (*Triticum aestivum*) plants // Functional Plant Biology. 2021. Vol. 49 (2). P. 155–169. DOI: 10.1071/FP21209.
12. Saddiq M.S., Iqbal S., Hafeez M.B., Ibrahim A.M.H., Raza A., Fatima E.M., Baloch H., Jahanzaib, Woodrow P., Ciarmiello L.F. Effect of Salinity Stress on Physiological Changes in Winter and Spring Wheat // Agronomy. 2021. Vol. 11. P. 1193. DOI: 10.3390/agronomy11061193.
13. Todorova D., Aleksandrov V., Anev S., Sergiev I. Photosynthesis Alterations in Wheat Plants Induced by Herbicide, Soil Drought or Flooding // Agronomy. 2022. Vol. 12. P. 390. DOI: 10.3390/agronomy12020390.
14. Saja D., Janeczko A., Barna B., Skoczowski A., Ziurka M., Kornaś A., Gullner G. Powdery Mildew-Induced Hormonal and Photosynthetic Changes in Barley Near Isogenic Lines Carrying Various Resistant Genes // International Journal Molecular Sciences. 2020. Vol. 21. Is. 12. P. 4536. DOI: 10.3390/ijms21124536.
15. Nesterenko T.V., Shikhov V.N., Tikhomirov A.A. Estimation of changes in the activity of photosynthetic apparatus of plant leaves based on half-time of fluorescence intensity decrease // Photosynthetica. 2019. Vol. 57. N 1. P. 132–136.
16. Тимофеев Н.П., Маторин Д.Н., Глинушкин А.П. Индукция флуоресценции хлорофилла у зараженной корневой гнилью озимой пшеницы // Естественные и технические науки. 2017. № 3 (105). С. 17–19.
17. Маторин Д.Н., Тимофеев Н.П., Глинушкин А.П. Исследование влияния грибковой

- инфекции *Bipolaris sorokiniana* на световые реакции фотосинтеза пшеницы с использованием флуоресцентного метода // Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология. 2018. № 4. С. 247–253.
18. Гурова Т.А., Свежинцева Е.А., Чесноченко Н.Е. Адаптация сортов пшеницы при гипертермии, хлоридном засолении и инфицировании *Bipolaris sorokiniana* Shoem. // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2020. Т. 50. № 6. С. 12–25. DOI: 10.26898/0370-8799-2020-6-2.
19. Oláh V., Hepp A., Irfan M., Mészáros I. Chlorophyll Fluorescence Imaging-Based Duckweed Phenotyping to Assess Acute Phytotoxic Effects // Plants 2021. Vol. 10 (12). P. 2763. DOI: 10.3390/plants10122763.
20. Гурова Т.А., Чесноченко Н.Е. Флуоресценция хлорофилла листьев пшеницы при инфицировании *Bipolaris sorokiniana*, хлоридном засолении и гипертермии семян // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2022. Т. 52. № 6. С. 12–28. DOI: 10.26898/0370-8799-2022-6-2.
21. Pérez-Bueno M.-L., Pineda M., Barón M. Phenotyping Plant Responses to Biotic Stress by Chlorophyll Fluorescence Imaging // Frontiers in Plant Science. 2019. Vol. 43. P. 1135. DOI: 10.3389/fpls.2019.01135.
22. Katanić Z., Mlinarić S., Katanić N., Ćosić J., Španić V. Photosynthetic Efficiency in Flag Leaves and Ears of Winter Wheat during Fusarium Head Blight Infection // Agronomy. 2021. Vol. 11 (12). P. 2415. DOI: 10.3390/agronomy11122415.
- forest-steppe of the Ob River region. *Vestnik zashchity rastenii = Plant Protection News*, 2018, no. 2, pp. 21–28. (In Russian).
4. Razina A.A., Sultanov F.S., Dyatlova O.G. Root rot in new cultivars of spring wheat depending on sowing dates. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2020, vol. 50, no. 2, pp. 39–46. (In Russian). DOI: 10.26898/0370-8799-2020-2-5.
5. Toropova E.Yu., Piskarev V.V., Sukhomlinov V.Yu. Root rot on spring wheat varieties in the Ob region northern forest-steppe. *Agrarnaya nauka = Agrarian science*, 2019, no. 1, pp. 162–164. (In Russian). DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-1-162-165.
6. Stupko V.Yu., Zobova N.V., Sidorov A.V. Gaevskii N.A. Promising methods for assessing spring common wheat for sensitivity to edaphic stress. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*, 2019, vol. 33, no. 10, pp. 45–50. (In Russian).
7. Spyroglou I. | Rybka K., Rodriguez R.M., Stefanaki P., Valasevich N.M. Quantitative estimation of water status in field-grown wheat using beta mixed regression modelling based on fast chlorophyll fluorescence transients: A method for drought tolerance estimation. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2021, vol. 207, is. 4, pp. 577–781.
8. Kalaji H.M., Schansker G., Brestic M. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynthesis Research*, 2017, vol. 132, is. 1, pp. 13–66.
9. Lyu H., Lazar D. Modeling the light-induced electric potential difference ($\Delta\Psi$), the pH difference (ΔpH) and the proton motive force across the thylakoid membrane in C3 leaves. *Journal of Theoretical Biology*, 2017, vol. 413, pp. 11–23.
10. Nesterenko T.V., Shikhov V.N., Tikhomirov A.A. The fluorescence method for determining of photosynthetic apparatus reactivity in plant leaves. *Zhurnal obshchei biologii = Journal of General Biology*, 2019, vol. 80, no. 3, pp. 187–199. (In Russian).
11. Sherstneva O., Khlopkov A., Gromova E., Yudina L., Vetrova Ya., Pecherina A., Kuznetsova D., Krutova E., Sukhov V., Vodeneev V. Analysis of chlorophyll fluorescence parameters as predictors of biomass accumulation and tolerance to heat and drought stress of wheat (*Triticum aestivum*) plants. *Functional Plant Biology*, 2021, vol. 49 (2), pp. 155–169. DOI: 10.1071/

REFERENCES

1. Rios J.A., Aucique-Pérez C.E., Debona D., Cruz Neto L.B.M., Rios V.S., Rodrigues F.A. Changes in leaf gas exchange, chlorophyll a fluorescence and antioxidant metabolism within wheat leaves infected by *Bipolaris sorokiniana*. *Annals of Applied Biology*, 2017, vol. 170, is. 2, pp. 189–203. DOI: 10.1111/aab.12328.
2. Toropova E.Yu., Sokolov M.S. The role of the variety of spring wheat in root decay control. *Agrokhimiya = Eurasian Soil Science*, 2018, no. 11, pp. 48–59. (In Russian).
3. Vlasenko N.G., Kulagin O.V., Egorycheva M.T., Ivanova I.A. Effect of variety and cultivation technology on the formation of phytosanitary situation in crops of spring wheat in

- FP21209.
12. Saddiq M.S., Iqbal S., Hafeez M.B., Ibrahim A.M.H., Raza A., Fatima E.M., Baloch H., Jahanzaib, Woodrow P., Ciarmiello L.F. Effect of Salinity Stress on Physiological Changes in Winter and Spring Wheat. *Agronomy*, 2021, vol. 11, p. 1193. DOI: 10.3390/agronomy11061193.
 13. Todorova D., Aleksandrov V., Anev S., Sergiev I. Photosynthesis Alterations in Wheat Plants Induced by Herbicide, Soil Drought or Flooding. *Agronomy*, 2022, vol. 12, p. 390. DOI: 10.3390/agronomy12020390.
 14. Saja D., Janeczko A., Barna B., Skoczowski A., Ziurka M., Kornaś A., Gullner G. Powdery Mildew-Induced Hormonal and Photosynthetic Changes in Barley Near Isogenic Lines Carrying Various Resistant Genes. *International Journal Molecular Sciences*, 2020, vol. 21, is. 12, p. 4536. DOI: 10.3390/ijms21124536.
 15. Nesterenko T.V., Shikhov V.N., Tikhomirov A.A. Estimation of changes in the activity of photosynthetic apparatus of plant leaves based on half-time of fluorescence intensity decrease. *Photosynthetica*, 2019, vol. 57, no. 1, pp. 132–136.
 16. Timofeev N.P., Matorin D.N., Glinushkin A.P. Induction of chlorophyll fluorescence in winter wheat infected with root rot. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki = Natural and technical sciences*, 2017, no. 3 (105), pp. 17–19. (In Russian).
 17. Matorin D.N., Timofeev N.P., Glinushkin A.P. Application of the fluorescence method for investigating the influence of root rot pathogen *Bipolaris sorokiniana* on photosynthetic light reactions in wheat plants. *Vestnik Moskovskogo universiteta = Herald of Moscow University. Series. 16. Biology*, 2018, no. 4, pp. 247–253. (In Russian).
 18. Gurova T.A., Svezhintseva E.A., Chesnchenko N.E. Adaptation of wheat varieties to hyperthermia, chloride salinity and *Bipolaris sorokiniana* Shoem. infection. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2020, vol. 50, no. 6, pp. 12–25. (In Russian). DOI: 10.26898/0370-8799-2020-6-2.
 19. Oláh V., Hepp A., Irfan M., Mészáros I. Chlorophyll Fluorescence Imaging-Based Duckweed Phenotyping to Assess Acute Phytotoxic Effects. *Plants*, 2021, vol. 10 (12), p. 2763. DOI: 10.3390/plants10122763.
 20. Gurova T.A., Chesnchenko N.E. Chlorophyll fluorescence of wheat leaves when infected with *Bipolaris sorokiniana*, chloride salinity, and seed hyperthermia. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2022, vol. 52, no. 6, pp. 12–28. (In Russian). DOI: 10.26898/0370-8799-2022-6-2.
 21. Pérez-Bueno M.-L., Pineda M., Barón M. Phenotyping Plant Responses to Biotic Stress by Chlorophyll Fluorescence Imaging. *Frontiers in Plant Science*, 2019, vol. 43, p. 1135. DOI: 10.3389/fpls.2019.01135.
 22. Katanić Z., Mlinarić S., Katanić N., Čosić J., Španić V. Photosynthetic Efficiency in Flag Leaves and Ears of Winter Wheat during *Fusarium* Head Blight Infection. *Agronomy*, 2021, vol. 11 (12), p. 2415. DOI: 10.3390/agronomy11122415.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

(✉) **Гурова Т.А.**, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник; **адрес для переписки:** Россия, 630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, а/я 463; e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Чеснченко Н.Е., научный сотрудник

AUTHOR INFORMATION

(✉) **Tamara A. Gurova**, Candidate of Science in Agriculture, Lead Researcher; **address:** PO Box 463, Krasnoobsk, Novosibirsk Region, 630501, Russia; e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Natalia E. Chesnchenko, Researcher

Дата поступления статьи / Received by the editors 26.07.2023
Дата принятия к публикации / Accepted for publication 19.09.2023
Дата публикации / Published 25.12.2023