



АДАПТАЦИЯ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ ПРИ ГИПЕРТЕРМИИ, ХЛОРИДНОМ ЗАСОЛЕНИИ И ИНФИЦИРОВАНИИ *BIPOLARIS SOROKINIANA* SHOEM.

Гурова Т.А., Свежинцева Е.А., Чесноченко Н.Е.

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук
Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия

В модельных лабораторных вегетационных опытах исследованы адаптивные реакции 10-суточных проростков сортов пшеницы Новосибирская 44, Новосибирская 18, Сибирская 21 и Омская 18 одновременно к нескольким стрессовым факторам среды. Исследованы изменение показателей роста, накопление сырой и сухой биомассы, проницаемости клеточных мембран по удельной электропроводности листьев и индексу развития болезни при раздельном и совместном действии возбудителя обыкновенной корневой гнили *Bipolaris sorokiniana* Shoem. (5000 конидий на одно зерно), хлоридного засоления (1,3%) и гипертермии семян (43 °C). Раздельное действие *B. sorokiniana* и хлоридного засоления на проростки пшеницы вызывало в основном снижение адаптационной способности и потерю устойчивости сортов: снижение роста до 57,2%, уменьшение биомассы до 37,2%, увеличение удельной электропроводности до 5,7 раза и индекса развития болезни до 180,7%. Наиболее устойчив к патогену сорт Сибирская 21, к хлоридному засолению – Омская 18. При одновременном действии стрессоров формировались два типа адаптивных реакций. Усиление негативного действия стрессоров (потеря устойчивости, восприимчивость) выявлено у сорта Новосибирская 18, компенсация негативного действия стрессоров (приобретение устойчивости, толерантность) – у сорта Сибирская 21. Предварительная гипертермия семян повышала устойчивость проростков (по типу кросс-адаптации) к последующему раздельному и совместному действию хлоридного засоления и *B. sorokiniana*: снижение удельной электропроводности до 56,2%, индекса развития болезни до 1,6 раза, ингибирования накопления биомассы и роста до 5,2 раза. Выявлена сортовая специфика формирования адаптивных реакций при совместном действии стрессоров. Протекторный эффект гипертермии при последующем действии засоления и патогена наиболее выражен у сортов Новосибирская 44 и Сибирская 21.

Ключевые слова: мягкая яровая пшеница, адаптация, кросс-адаптация, обыкновенная корневая гниль злаков, хлоридное засоление, гипертермия

ADAPTATION OF WHEAT VARIETIES TO HYPERTHERMIA, CHLORIDE SALINITY AND *BIPOLARIS SOROKINIANA* SHOEM. INFECTION

Gurova T.A., Svezhintseva E.A., Chesnochenko N.E.

Siberian Federal Scientific Center of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences
Novosibirsk region, Krasnoobsk, Russia

The adaptive responses of 10-day-old seedlings of wheat varieties Novosibirskaya 44, Novosibirskaya 18, Sibirskaia 21, and Omskaya 18 were studied simultaneously to several stress factors of the environment in model laboratory vegetation experiments. Changes in growth indicators, accumulation of wet and dry biomass, permeability of cell membranes according to the specific electric conductivity of leaves and the index of disease development were studied under separate and combined action of the pathogen of common root rot *Bipolaris sorokiniana* (5000 conidia per grain),

chloride salinity (1.3%), and hyperthermia of seeds (43 °C). Separate action of *B. sorokiniana* and chloride salinity on wheat seedlings mainly caused a decrease in adaptive capacity and loss of cultivar resistance: a decrease in growth to 57.2%, a decrease in biomass to 37.2%, an increase in electric conductivity up to 5.7 times and an index of disease development up to 180.7%. Sibirskaya 21 variety is the most resistant to the pathogen, and Omskaya 18 is the most resistant to chloride salinity. Two types of adaptive reactions were formed with the simultaneous action of stressors. An increase in the negative effect of stressors (loss of resistance, susceptibility) was found in Novosibirskaya 18 variety, and the compensation of the negative effect of stressors (the acquisition of resistance, tolerance) was found in the Sibirskaya 21 variety. Preliminary hyperthermia of seeds increased the resistance of seedlings (in the form of cross-adaptation) to the subsequent separate and combined action of chloride salinity and *B. sorokiniana*: a decrease in the specific electric conductivity to 56.2%, the index of disease development to 1.6 times, inhibition of biomass accumulation and growth up to 5.2 times. The varietal specificity of the formation of adaptive reactions under the combined action of stressors was revealed. The protective effect of hyperthermia during the subsequent action of salinity and pathogen is most evident in Novosibirskaya 44 and Sibirskaya 21 varieties.

Keywords: soft spring wheat, adaptation, cross-adaptation, common root rot of grain varieties, chloride salinity, hyperthermia

Для цитирования: 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. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2020-6-2>

For citation: Gurova T.A., Svezhintseva E.A., Chesnochenko N.E. Adaptation of wheat varieties to hyperthermia, chloride salinity and *Bipolaris sorokiniana* Shoem. infection. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaystvennoi nauki* = *Siberian Herald of Agricultural Science*, 2020, vol. 50, no. 6, pp. 12–25. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2020-6-2>

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

ВВЕДЕНИЕ

Пшеницу яровую в Сибирском регионе возделывают в условиях изменения климата, характеризующегося резкими колебаниями температур, которые согласно одному из сценариев изменения климата будут усиливаться, особенно в ранневесенний период вегетации¹ [1]. Помимо неблагоприятного температурного режима, на ранних этапах онтогенеза растения пшеницы подвержены различного вида инфекциям. Одно из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний – обыкновенная корневая гниль злаков. Ее возбудителем *Bipolaris sorokiniana* Shoem. заселено 70–75% пахотных черноземов Западной Сибири, что на 10–15% снижает урожайность и ухудшает их качество

[2]. В последние годы появились сообщения об усилении вредоносности болезни в лесостепи Западной Сибири [3].

К одному из основных лимитирующих факторов, негативно влияющих на рост и развитие пшеницы, относится также засоление почвы [4]. В Западно-Сибирском регионе общая площадь засоленных почв составляет 8,8 млн га, в том числе пашни 4,4 млн га². Дальнейшему расширению посевных площадей сельскохозяйственных культур препятствует и вторичное засоление пахотных земель, площадь которых увеличивается³. Выращивание зерновых культур на засоленных почвах сопровождается значительным снижением продуктивности и ухудшением качества урожая [5].

¹Стратегический прогноз изменений климата Российской Федерации на период до 2010–2015 гг. и их влияния на отрасли экономики России. М.: Росгидромет, 2005. 28 с.

²Семендяева Н.В. Агроэкологические особенности мелиорации солонцов Западной Сибири // Проблемы стабилизации и развития сельскохозяйственного производства Сибири, Монголии и Казахстана в 21 веке: тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. (Новосибирск, 20–23 июля 1999). Новосибирск, 1999. Ч. 1. С. 108–110.

³Освоение солонцовых земель Барабы и Северной Кулунды: метод. пособие / СО РАСХН СибНИИЗХим. Новосибирск, 2006. 28 с.

Одним из способов, позволяющих преодолеть негативное действие комплекса стрессовых факторов среды, может быть использование толерантных сортов, особенно местной селекции [6, 7]. В связи с этим возникает необходимость исследования адаптации сортов, т.е. процесса формирования систем устойчивости, обеспечивающей рост и развитие растений в неблагоприятных условиях среды.

Известно о неоднозначной реакции растений на комбинированный биотический и абиотический стресс – от усиления до компенсации негативного влияния стрессоров, возникающего при их одновременном действии [8, 9]. В большинстве случаев одновременное действие абиотических стрессоров (засуха, экстремальная температура, питательный стресс или засоленность) приводит к ослаблению иммунитета растений и повышенной чувствительности к биотическим стрессам [10]. В некоторых сочетаниях биотических и абиотических стрессоров растения сильнее реагируют на один из них, участвующих в комбинации [11]. При этом ответная реакция растений на совокупность различных стрессоров уникальна и не может быть экстраполирована по реакции каждого из отдельных стрессоров [8]. Эти неоднозначные результаты свидетельствуют о том, что положительное или отрицательное воздействие комбинации стрессоров может определяться конкретным генотипом растения, сорта, вида или сроками и интенсивностью стрессов.

При последовательном действии стрессоров возникает кросс-адаптация – процесс повышения устойчивости организма к конкретному стрессовому фактору в результате адаптации к фактору иной природы. По современным представлениям, кросс-адаптация базируется в первую очередь на функционировании в растениях общих (неспецифических) механизмов устойчивости к двум или нескольким факторам различной природы. Эти механизмы направлены на экономию энергетических и структурных ресурсов растительных организмов в стрессовых условиях [12]. Предполагается, что

индуцирование кросс-адаптации обусловлено перекрыванием сигнальных путей и систем растений, в первую очередь антиоксидантной защитной системы [13, 14].

К настоящему времени недостаточно сведений о совместном действии абиотических и биотических стрессоров из-за сложности моделирования стрессов в лабораторных условиях и отсутствия единого мнения о совпадении оценок полученных результатов в лабораторных и полевых условиях.

Цель исследования – изучить адаптивные реакции сортов мягкой яровой пшеницы при раздельном и совместном действии возбудителя обыкновенной корневой гнили, хлоридного засоления и повышенной температуры для оценки их устойчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальная работа выполнена в лаборатории изучения физических процессов в агрофитоценозах Сибирского физико-технического института аграрных проблем СФНЦА РАН.

Для изучения адаптивных реакций проводили вегетационные опыты (водные культуры) в лабораторных условиях при раздельном и совместном действии хлорида натрия, возбудителя обыкновенной корневой гнили злаков и повышенной температуры (прогрев семян) на проростки районированных сортов яровой пшеницы Новосибирская 44, Новосибирская 18, Сибирская 21 селекции СибНИИРС – ИЦиГ СО РАН и Омская 18 селекции Омского АНЦ.

Варианты опытов:

- контроль (семена без прогрева) и повышенная температура (прогрев семян);
- семена без прогрева + инфицирование *B. sorokiniana*;
- семена без прогрева + хлоридное засоление;
- семена без прогрева + инфицирование *B. sorokiniana* + хлоридное засоление;
- прогрев семян + инфицирование *B. sorokiniana*;
- прогрев семян + хлоридное засоление;
- прогрев семян + инфицирование *B. sorokiniana* + хлоридное засоление.

Семена пшеницы предварительно стерилизовали 96%-м этиловым спиртом в течение 2 мин с последующим трехкратным промыванием дистиллированной водой. Прогрев семян проводили в течение 20 мин на водяной бане по методике ВИР⁴. После остывания семена раскладывали в чашки Петри с увлажненной фильтровальной бумагой и проращивали в термостате при температуре 22 °С в течение трех суток. Одновременно проращивали замоченные пробы семян без прогрева. Инфицирование семян проводили в фазе прорастания (на третьи сутки культивирования) конидиальной суспензией смеси среднепатогенных изолятов *B. sorokiniana*, приготовленной на 0,1%-м водном агаре (по одной капле на одно зерно).

Уровни стрессовых нагрузок – конидиальная суспензия *B. sorokiniana* 5000 конидий на одно зерно, концентрация хлорида натрия (NaCl) 1,3% и температура 43 °С – определены нами в специально проведенных вегетационных опытах. Данные уровни позволяют дифференцировать сорта пшеницы сибирской селекции при оценке их устойчивости к указанным стрессовым факторам^{5,6} [15].

Далее растения выращивали в рулонной культуре на водопроводной воде (варианты – контроль и инфекционный фон) и хлориде натрия в климатической камере «Биотрон-7» (разработка СибФТИ СФНЦА РАН) при фотопериоде «день – ночь» 16 и 8 ч соответственно, освещенности 20 000 и 0 лк («день – ночь»), температуре 22 и 18 °С («день – ночь»), влажности 60%. Адаптивную реакцию 10-суточных проростков сортов пшеницы оценивали по комплексу следующих показателей: изменению проницаемости клеточных мембран по удельной электропроводности (УЭП) настоев листьев,

линейным размерам и накоплению сырой и сухой биомассы ростков и корней, индексу развития болезни (ИРБ) на проростках⁷. Удельную электропроводность измеряли на лабораторном кондуктометре edge EC, HANNA Instruments (Германия). Повторность опытов 4–6-кратная. Репрезентативная выборка – 200 проростков в каждом варианте опыта. Экспериментальные данные математически обрабатывали с помощью программы Statistica 6,0. Ошибка среднего не превышала 3–5%. Проведено три серии экспериментов. Реакцию сорта определяли по относительному изменению измеряемых параметров проростков после экспозиции растений на стрессорах. Чем меньше изменения параметров, тем выше устойчивость сорта в исследуемой группе сортов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Адаптивные реакции сортов пшеницы при инфицировании B. sorokiniana. При действии возбудителя корневой гнили у злаковых растений модифицируются процессы запасаения энергии, дыхания, активности ферментов, нарушается целостность мембран, что приводит к частичной утечке электролитов из клеток [16]. Уровень толерантности сортов к патогену определяется их реакцией на стресс во время роста и развития.

Инфицирование непрогретых семян конидиальной суспензией изолятов *B. sorokiniana* привело к увеличению степени поражения первичных корней и coleoptиле проростков, ИРБ достоверно увеличился у всех сортов от 81,2 (Новосибирская 44) до 180,7% (Новосибирская 18) по сравнению с контролем (см. табл. 1). Действие патогена вызывало нестабильность клеточных мембран листьев проростков, показатель

⁴Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: метод. рекомендации / под ред. Г.В. Удовенко. Л., 1988. 228 с.

⁵Пат. RU 2446671 МПК A01G7/00, A01H1/04. Способ определения относительной устойчивости сортов мягкой яровой пшеницы к хлоридному засолению / Т.А. Гурова, В.Ю. Березина, Н.С. Куцерубова. Опубл. 10.04.2012.

⁶Пат. RU 2625027 МПК A01C12N 1/14, A01H 5/12. Способ определения относительной устойчивости сортов мягкой яровой пшеницы к возбудителю обыкновенной корневой гнили злаков / Т.А. Гурова, В.В. Альт, О.С. Луговская. Опубл. 11.07.2017.

⁷Гурова 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.

Табл. 1. Показатели проростков сортов яровой пшеницы при раздельном и совместном действии стрессоров без нагрева семян ($M \pm m$)
Table 1. Indicators of seedlings of spring wheat varieties under separate and combined action of stressors without heating the seeds ($M \pm m$)

Вариант, без нагрева	Показатель										
	Индекс развития болезни, %	Удельная электропро- водность, См/м	Длина, мм		Сырая биомасса, мг			Сухая биомасса, мг			
			ростков	корней	проростка	ростков	корней	проростка	ростков	корней	проростка
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	Новосибирская 44										
	1,6 ± 0,02	4,3 ± 0,1	15,3 ± 0,6	9,3 ± 0,3	24,6 ± 0,7	90,2 ± 1,2	86,2 ± 3,9	176,4 ± 3,4	13,3 ± 1,0	10,7 ± 0,6	24,0 ± 0,6
	2,9 ± 0,3*	5,9 ± 0,1*	13,8 ± 0,3*	8,1 ± 0,4*	21,9 ± 0,4*	85,0 ± 2,2	60,6 ± 1,4*	145,6 ± 1,5*	11,9 ± 0,4*	8,0 ± 0,3*	19,9 ± 0,3*
	0,6 ± 0,02*	9,3 ± 0,2**	12,0 ± 0,2*	5,7 ± 0,2*	17,7 ± 0,3*	76,2 ± 3,6*	64,8 ± 3,7*	141,0 ± 2,5*	11,4 ± 0,9*	9,3 ± 0,5*	20,7 ± 0,8*
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	Новосибирская 18										
	1,5 ± 0,01	3,5 ± 0,1	19,6 ± 0,4	13,8 ± 0	33,4 ± 0,5	100,1 ± 2,9	85,0 ± 2,5	185,1 ± 5,2	15,8 ± 0,8	9,2 ± 0,1	25,0 ± 1,3
	4,2 ± 0,3**	5,8 ± 0,1*	16,1 ± 0,8*	9,2 ± 0,5*	25,3 ± 1,2*	74,7 ± 1,6*	53,4 ± 1,3*	128,1 ± 2,2*	10,1 ± 0,1*	5,9 ± 0,1*	16,0 ± 0,1*
	2,5 ± 0,01*	20,1 ± 0,5**	13,0 ± 0,7*	5,9 ± 0,1*	18,9 ± 0,7*	68,2 ± 1,2*	55,1 ± 1,5*	123,3 ± 2,1*	11,1 ± 0,3*	8,0 ± 0,4*	19,1 ± 0,5*
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	Омская 18										
	7,4 ± 0,4**	25,5 ± 0,9**	12,7 ± 0,2*	6,1 ± 0,4*	18,8 ± 0,4*	63,2 ± 0,9*	51,9 ± 0,9*	115,2 ± 1,5*	10,1 ± 0,1*	7,6 ± 0,2*	17,7 ± 0,1*
	2,5 ± 0,03	4,4 ± 0,2	16,4 ± 0,6	10,9 ± 0,2	27,3 ± 0,7	93,0 ± 1,2	97,0 ± 3,9	190,0 ± 1,4	13,9 ± 0,1	10,0 ± 0,3	23,9 ± 0,6
	6,0 ± 0,3*	6,5 ± 0,3*	13,9 ± 0,2*	8,8 ± 0,1*	22,7 ± 0,4*	79,0 ± 2,9*	74,1 ± 1,4*	153,1 ± 1,0*	11,2 ± 0,1*	8,2 ± 0,2*	19,4 ± 1,1*
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	Сибирская 21										
	0,5 ± 0,02*	9,3 ± 0,2*	13,1 ± 0,1*	5,8 ± 0,1*	18,9 ± 0,2*	71,0 ± 1,6*	72,5 ± 1,7*	143,5 ± 0,5*	12,3 ± 0,2	9,9 ± 0,1	22,2 ± 0,3
	1,1 ± 0,5*	11,6 ± 0,2**	12,7 ± 0,2*	6,1 ± 0,2*	18,9 ± 0,3*	71,5 ± 1,2*	72,2 ± 1,9*	143,7 ± 0,8*	11,9 ± 0,1*	9,2 ± 0,1	21,1 ± 0,3
	1,8 ± 0,2	4,8 ± 0,2	15,6 ± 0,4	10,3 ± 0,4	25,9 ± 0,9	74,0 ± 3,6	91,9 ± 2,8	165,9 ± 3,5	12,3 ± 0,6	10,8 ± 0,2	23,1 ± 1,3
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	Сибирская 21										
	4,0 ± 0,3*	5,9 ± 0,1*	16,4 ± 0,5	10,5 ± 0,7	26,9 ± 1,1	84,0 ± 0,2*	90,7 ± 2,3	174,7 ± 2,8	13,8 ± 0,5	9,1 ± 0,2*	22,9 ± 0,4
	3,5 ± 0,1*	14,8 ± 0,1**	11,8 ± 0,3*	6,1 ± 0,1*	17,9 ± 0,3*	57,0 ± 1,3*	69,7 ± 1,6*	126,7 ± 0,3*	9,5 ± 0,4*	8,5 ± 0,1*	18,0 ± 0,3*
	2,8 ± 0,2*	15,6 ± 0,4**	12,7 ± 0,2*	6,7 ± 0,2*	19,4 ± 0,3*	60,4 ± 0,7*	73,6 ± 2,5*	134,0 ± 1,8*	9,9 ± 0,2*	8,6 ± 0,3*	18,5 ± 0,5*

Примечание. Здесь и в табл. 2 различия с контролем достоверны на уровне значимости:

*5%-М,

**1%-М.

УЭП у всех сортов увеличился от 22,9 (Сибирская 21) до 65,7% (Новосибирская 18) по сравнению с контролем. При этом отмечено синхронное изменение показателей УЭП и ИРБ. При действии патогена на ростовые процессы и накопление сырой и сухой биомассы выявлена различная сортовая реакция. Патоген не влиял на рост и накопление сырой и сухой биомассы проростков сортов Сибирская 21 и Новосибирская 44, за исключением показателей сырой и сухой биомассы корней и проростка у Новосибирской 44 (достоверное снижение на 17,1–29,7% по сравнению с контролем). У сортов Новосибирская 18 и Омская 18 отмечено достоверное снижение роста и накопления биомассы по сравнению с контролем, наиболее выраженное у сорта Новосибирская 18, особенно сухой биомассы ростков и сырой биомассы корней (36,1 и 37,2% соответственно). В результате проведенного ранжирования изменения показателей проростков устойчивость сортов к *B. sorokiniana* изменялась в ряду по убыванию: Сибирская 21 – Новосибирская 44 – Омская 18 – Новосибирская 18. У более устойчивого сорта Сибирская 21 при действии патогена наблюдали только достоверное изменение трех показателей – увеличение УЭП, ИРБ и сухой биомассы корней на 22,9; 122,0 и 15,7% соответственно при недостоверном изменении остальных показателей.

Известно, что температура влияет на устойчивость растений к болезням. Высокая температура чаще подавляет иммунитет растений или их устойчивость к болезням [17, 18]. В наших экспериментах после предварительного прогрева семян и последующего их инфицирования *B. sorokiniana* наблюдали кросс-адаптацию, выраженную как ослабление патологического действия возбудителя болезни на проростки, а также сортовую специфику проявления ответных реакций (см. табл. 2). Установлено снижение ингибирования следующих показателей: УЭП у всех сортов от 12,0 (Сибирская 21) до 71,9% (Новосибирская 18), ИРБ у всех сортов от 12,6 (Новосибирская 18) до 29,7% (Новосибирская 44), роста и накопления сырой и

сухой биомассы у сортов Новосибирская 18, Омская 18 от 34,0 до 95,4% по сравнению с вариантом без прогрева семян. У сортов Сибирская 21 и Новосибирская 44 достоверного влияния предварительной гипертермии семян на рост и накопление биомассы проростков не выявлено. Таким образом, у сортов Новосибирская 18 и Омская 18 наблюдали более выраженную реакцию на биостресс в отсутствие гипертермии семян и в то же время более сильную адаптационную способность к действию патогена после температурного закаливания семян, особенно у Новосибирской 18 (см. рис. 1). Сорта Сибирская 21 и Новосибирская 44 оказались более устойчивыми к действию патогена также после прогрева семян: достоверно изменялись только показатели УЭП и ИРБ по сравнению с контролем. Однако кросс-адаптация проявлялась и у них как снижение ингибирования достоверно меняющихся показателей УЭП, ИРБ и сухой биомассы ростков, корней и проростков в диапазоне от 23,8 до 91,7% по сравнению с вариантом без прогрева семян.

Можно предположить, что предварительный прогрев семян активизирует защитные механизмы растений и поддерживает их длительное время в активном состоянии. Последующее действие патогена повышает уровень сигнальных молекул, и уже активизированные защитные системы пытаются предотвратить развитие биотического стресса.

Адаптивные реакции сортов пшеницы при хлоридном засолении. Засоление среды отрицательно влияет на метаболизм растений, вызывая ионную токсичность, осмотический и окислительный стрессы [19, 20]. Одним из видимых симптомов действия засоления является нарушение роста проростков, выражающееся в ингибировании роста корня и побега. Кроме этого, соли вызывают дезорганизацию клеточных мембран и изменяют ее ионную проницаемость [21].

В варианте без прогрева семян хлоридное засоление в концентрации 1,3% оказывало сильное деструктивное действие на состояние клеточных мембран проростков,

Табл. 2. Показатели проростков сортов яровой пшеницы при раздельном и совместном действии стрессоров с нагревом семян до 43 °C ($M \pm m$)
Table 2. Indicators of seedlings of spring wheat varieties under separate and combined action of stressors with heating the seeds to 43°C ($M \pm m$)

Вариант	Показатель										
	Индекс развития болезни, %	Удельная электропроводность, См/м	Длина, мм			Сырая биомасса, мг			Сухая биомасса, мг		
			ростков	корней	проростка	ростков	корней	проростка	ростков	корней	проростка
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	1,4 ± 0,3	5,7 ± 0,1	14,1 ± 0,5	7,4 ± 0,3	21,5 ± 0,6	83,5 ± 1,7	63,6 ± 1,6	147,1 ± 2,9	11,7 ± 1,0	7,5 ± 0,4	19,2 ± 0,5
	2,2 ± 0,4*	2,9 ± 0,1*	14,0 ± 0,7	7,6 ± 0,5	21,6 ± 0,8	78,0 ± 2,8	58,9 ± 2,8	136,9 ± 2,0	11,5 ± 1,2	8,3 ± 0,3	19,8 ± 0,4
	0,4 ± 0,1*	22,0 ± 0,2**	12,6 ± 0,1*	5,6 ± 0,2*	18,2 ± 0,6*	76,4 ± 2,3	64,2 ± 2,6	140,6 ± 2,4	11,2 ± 0,9	8,5 ± 0,6*	19,7 ± 0,5
	0,8 ± 0,2*	10,6 ± 0,2**	13,1 ± 0,4	4,3 ± 0,2*	17,4 ± 0,5*	80,7 ± 2,5	57,8 ± 2,0	138,5 ± 1,1	11,5 ± 1,0	7,8 ± 0,3	19,3 ± 0,4
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	1,2 ± 0,2	3,8 ± 0,4	16,5 ± 0,3	11,9 ± 0,6	28,4 ± 0,7	86,9 ± 0,8	70,1 ± 0,9	157,0 ± 1,6	13,8 ± 0,4	7,8 ± 0,6	21,6 ± 1,0
	3,1 ± 0,9**	3,1 ± 0,1	17,5 ± 0,6	10,6 ± 1,8	28,1 ± 2,2	85,7 ± 0,7	58,6 ± 0,7*	134,3 ± 1,2*	13,3 ± 0,3	6,8 ± 0,3*	20,1 ± 0,5
	2,0 ± 0,4*	26,3 ± 0,6**	13,1 ± 0,3*	6,2 ± 0,2*	19,3 ± 0,3*	64,8 ± 0,3*	52,2 ± 0,4*	117,0 ± 0,3*	11,1 ± 0,1*	7,6 ± 0,5	18,7 ± 0,6*
	3,3 ± 0,6**	38,7 ± 0,9**	13,7 ± 0,6*	5,5 ± 0,5*	19,2 ± 0,9*	61,5 ± 0,1*	41,1 ± 0,1*	102,6 ± 0,2*	9,5 ± 0,1*	5,7 ± 0,3*	15,2 ± 0,4*
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	1,7 ± 0,3	4,1 ± 0,1	15,8 ± 0,5	8,9 ± 1,0	24,7 ± 1,2	85,0 ± 1,7	88,0 ± 3,7	173,0 ± 4,1	14,9 ± 0,4	9,4 ± 0,5	24,3 ± 1,4
	3,9 ± 0,4*	4,7 ± 0,1*	15,0 ± 0,2	9,5 ± 0,6	24,5 ± 0,8	81,0 ± 0,8	79,0 ± 2,8	160,0 ± 2,0	13,0 ± 0,2*	8,3 ± 0,3	21,3 ± 0,4*
	0,8 ± 0,1*	8,5 ± 0,2**	14,3 ± 0,2	7,3 ± 0,1*	21,6 ± 0,6*	71,0 ± 0,3*	72,0 ± 2,6*	143,0 ± 2,4*	12,4 ± 0,3*	9,2 ± 0,2	21,6 ± 0,5
	0,9 ± 0,1*	10,0 ± 0,2**	13,5 ± 0,2*	5,9 ± 0,2*	19,4 ± 0,5*	72,0 ± 0,5*	67,0 ± 0,6*	139,0 ± 1,1*	11,8 ± 0,1*	8,1 ± 0,4*	19,9 ± 0,1*
Контроль <i>B. sorokiniana</i> NaCl <i>B. sorokiniana</i> + NaCl	1,4 ± 0,2	6,9 ± 0,1	15,4 ± 0,7	7,2 ± 0,7	22,6 ± 1,8	71,6 ± 4,2	77,5 ± 4,4	149,1 ± 6,3	12,7 ± 0,4	7,9 ± 0,4	20,6 ± 1,3
	2,7 ± 0,5	5,5 ± 0,2*	15,2 ± 0,3	7,7 ± 0,4	22,9 ± 0,3	69,0 ± 1,1	72,0 ± 3,7	141,0 ± 3,1	12,4 ± 0,4	8,0 ± 0,4	20,4 ± 0,7
	2,3 ± 0,3*	13,2 ± 0,2**	12,0 ± 0,6*	7,0 ± 0,1	19,0 ± 0,7*	56,0 ± 3,4*	86,5 ± 5,0	142,5 ± 1,7	10,4 ± 0,2*	9,2 ± 0,3*	19,6 ± 0,5
	1,9 ± 0,1*	13,4 ± 0,4**	13,7 ± 0,1	6,8 ± 0,4	20,5 ± 0,4	63,0 ± 0,7	70,7 ± 1,7	133,7 ± 2,0	10,2 ± 0,2*	8,5 ± 2,7	18,7 ± 0,2

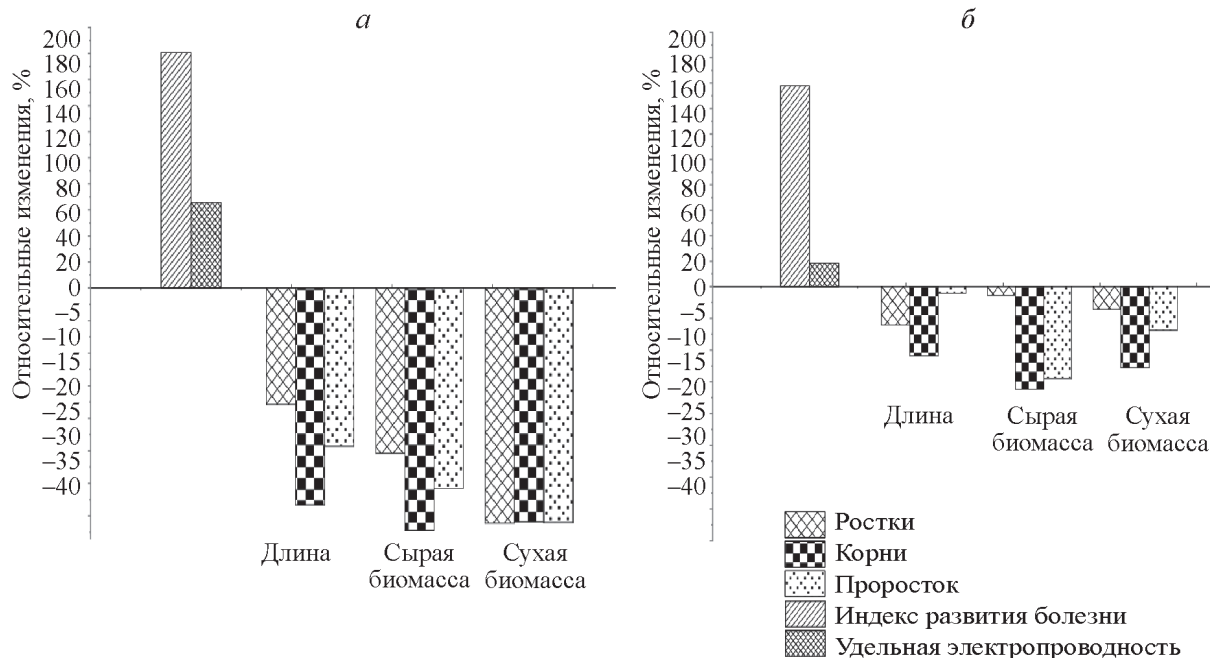


Рис. 1. Изменение параметров проростков сорта Новосибирская 18 при инфицировании *B. sorokiniana*: а – без нагрева семян; б – нагрев семян до 43 °С

Fig. 1. Changes in the parameters of seedlings of Novosibirskaya 18 variety upon infection with *B. sorokiniana* а – without seed heating; б – seed heated up to 43 °С

УЭП увеличилась от 2,1 (Новосибирская 44 и Омская 18) до 5,7 раза (Новосибирская 18) по сравнению с контролем (см. табл. 1). Отмечено увеличение ИРБ у сортов Новосибирская 18 и Сибирская 21 на 73,3 и 94,4% соответственно и снижение показателя у сортов Новосибирская 18 и Омская 18 на 62,5 и 80,0% соответственно по сравнению с контролем. Снижение показателя ИРБ у сортов Новосибирская 18 и Омская 18 соответствовало меньшему изменению показателя УЭП у этих сортов.

Засоление вызывало замедление роста проростков у всех сортов, особенно роста корней, а также ингибирование сырой и сухой биомассы, наиболее выраженных у Новосибирской 18: снижение длины корней на 57,2%, сырой биомассы корней на 35,2, сухой биомассы ростков на 29,7%. Выраженный ростингибирующий эффект засоления является следствием быстрого накопления токсичных ионов в побегах и корнях растений [22]. У сорта Омская 18 установлены

недостовверные изменения всех показателей сухой биомассы. В результате проведенного ранжирования показателей проростков устойчивость сортов к хлоридному засолению изменялась в ряду по убыванию: Омская 18 – Новосибирская 44 – Сибирская 21 – Новосибирская 18. Относительно устойчивый к хлоридному засолению сорт Омская 18 в данной группе сортов также обладает солонцеустойчивостью в полевых условиях⁸. В наших опытах у данного сорта, как и у Новосибирской 44, хлоридное засоление повышало сопротивляемость к инфицированию возбудителем корневой гнили, ИРБ уменьшился у данных сортов на 80,0 и 62,5% соответственно по сравнению с контролем.

Предварительный температурный прогрев семян при последующем хлоридном засолении стимулировал проявление закалывающего эффекта (кросс-адаптации) у проростков сортов пшеницы в разной степени (см. табл. 2).

⁸Каталог сортов сельскохозяйственных культур, созданных учеными Сибири и включенных в Госреестр РФ (районированных) в 1929–2008 гг. В 2 томах. / Рос. акад. с.-х. наук. Сиб. регион. отделение. Новосибирск, 2009. Т. 1, вып. 4. 208 с.

Повышение адаптивных свойств (устойчивости) после прогрева семян проявлялось в снижении ингибирования роста, особенно длины корней, у всех сортов от 16,0% (Новосибирская 18) до 14 раз (Сибирская 21), снижении ингибирования сырой биомассы от 20,4% (Новосибирская 18) до 5,2 раза (Сибирская 21), а также снижении ингибирования сухой биомассы от 20,6% (Сибирская 21) до 5 раз (Новосибирская 18) по сравнению с вариантом без прогрева семян. Вместе с тем наблюдали проявление синергического эффекта токсического действия засоления и гипертермии семян на состояние клеточных мембран проростков. Дестабилизация клеточных мембран проростков привела к увеличению выхода электролитов из клеток и повышению УЭП у сортов Новосибирская 18 и Новосибирская 44 на 24,9% и в 2,5 раза соответственно. У Новосибирской 18 УЭП изменялась недостоверно, у Сибирской 21 снизилась на 56,2% по сравнению с вариантом без прогрева семян.

В результате проведенного ранжирования устойчивость сортов к хлоридному засолению изменялась в ряду по убыванию:

Сибирская 21 – Омская 18 – Новосибирская 44 – Новосибирская 18. Большей лабильностью обладали защитные системы Сибирской 21 и Омской 18. У этих сортов предварительный прогрев семян снижал развитие деструктивных процессов при хлоридном засолении (см. рис. 2).

Адаптивные реакции сортов пшеницы при совместном действии патогена и хлоридного засоления. Совместный стресс, вызванный одновременным действием *B. sorokiniana* и хлоридного засоления, достоверно по сравнению с контролем ингибировал рост проростков у всех сортов, в наибольшей степени рост корней в диапазоне от 34,9 (Сибирская 21) до 55,8% (Новосибирская 18). Ингибирование сырой биомассы корней также было наибольшим и изменялось от 24,2 (Сибирская 21) до 38,9% (Новосибирская 18). Показатели сухой биомассы проростков варьировали от 11,7 (Омская 18) до 29,2% (Новосибирская 18). Установлено увеличение УЭП у всех сортов, наибольшее – у Новосибирской 18 (в 7,3 раза по сравнению с контролем). У сортов Новосибирская 44 и Омская 18 наблюдали сниже-

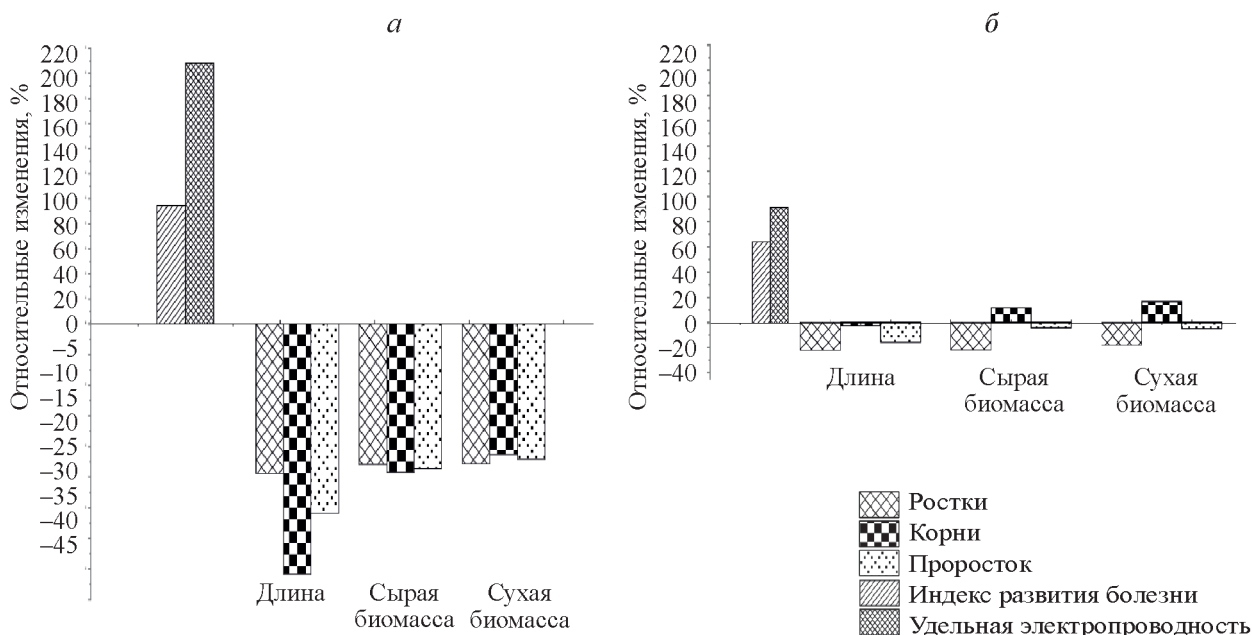


Рис. 2. Изменение параметров проростков сорта Сибирская 21 при хлоридном засолении:

a – без нагрева семян; *б* – нагрев семян до 43 °C

Fig. 2. Changes in the parameters of seedlings of Sibirskaya 21 variety under chloride salinization

a – without seed heating; *b* – seed heated up to 43 °C

ние ИРБ на 43,4 и 56,0% соответственно, повышение этого показателя – у Омской 18 и Новосибирской 18. Устойчивость сортов менялась в ряду по убыванию Сибирская 21 – Омская 18 – Новосибирская 44 – Новосибирская 18. В наших условиях хлоридное засоление – более сильный стрессовый фактор, который вносит основное деструктивное влияние по сравнению с патогеном. Однако при сравнении вариантов засоления и совместного действия стрессоров у сорта Сибирская 21 установлено повышение адаптационной способности при действии этих двух стрессоров, что привело к снижению ингибирования роста, сырой и сухой биомассы корней, ИРБ от 14,5 до 41,1%, т.е. патоген стимулировал формирование адаптивных механизмов. Также при совместном действии хлоридное засоление повышало сопротивляемость к инфицированию *B. sorokiniana* у сортов Новосибирская 44, Омская 18 и Сибирская 21. При этом ИРБ у данных сортов уменьшился до 2 раз. Одной из возможных причин такой комбинированной толерантности является присущая растениям способность адаптировать существующие перекрестные механизмы (реакции) при взаимодействии стрессоров [23, 24].

Предварительная гипертермия семян повышала адаптационную способность сортов при последующем совместном действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления, наиболее выраженную у проростков Новосибирской 44 и Сибирской 21. При этом отмечено снижение ингибирования всех показателей – ростовых параметров от 40,9% до 6,0 раза (Сибирская 21), сырой биомассы от 1,5 (Сибирская 21) до 3,8 раза (Новосибирская 44), сухой биомассы от 2,7 (Сибирская 21) до 6,0 раза (Новосибирская 44), ИРБ в 1,6 раза (Сибирская 21) и УЭП в 2,4 и 3,2 раза (см. рис. 3).

У сортов Новосибирская 18 и Омская 18 проявление закаливающего эффекта (кросс-адаптации) менее выражено: установлено достоверное снижение ингибирования ростовых показателей от 1,3 (Омская 18) до 2,1 раза (Новосибирская 18), сырой биомассы ростков до 1,5 (Омская 18), ИРБ и УЭП до 1,5 раза (Новосибирская 18). Остальные показатели сырой биомассы изменялись недостоверно. Кроме того, у данных сортов наблюдали проявление усиления ингибирующего действия комплекса стрессоров на накопление сухой биомассы от 1,5 (Новосибирская 18) до 1,7 раза (Омская 18).

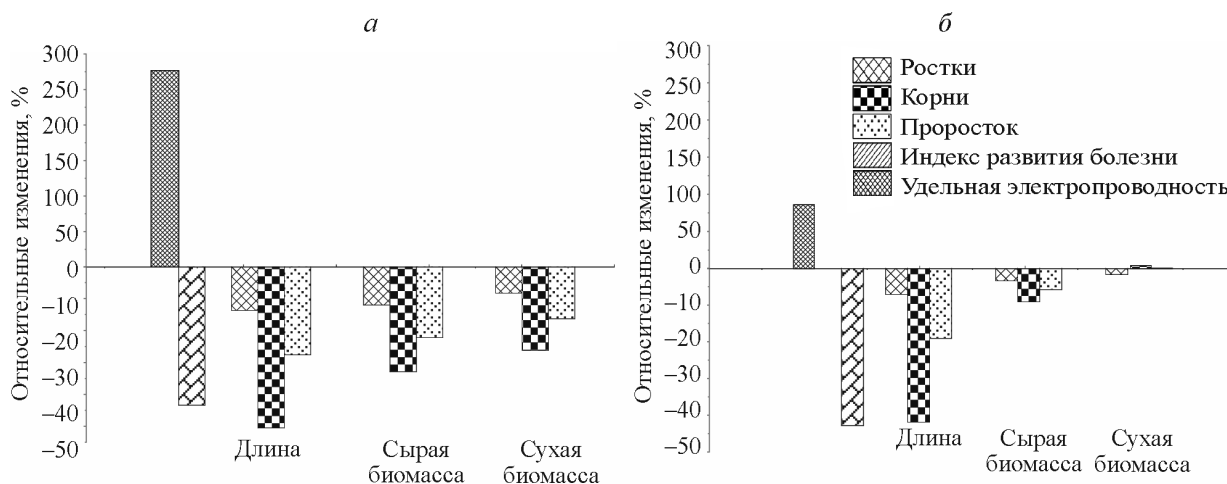


Рис. 3. Изменение параметров проростков сорта Новосибирская 44 при совместном действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления:

а – без нагрева семян; б – нагрев семян до 43 °С

Fig. 3. Changes in the parameters of seedlings of Novosibirskaya 44 variety under the combined action of *B. sorokiniana* and chloride salinization

а – without seed heating; б – seed heated up to 43 °C

В результате проведенного ранжирования изменения показателей проростков, устойчивость сортов к совместному действию *B. sorokiniana*, хлоридного засоления при предварительной гипертермии семян изменялась в ряду по убыванию: Новосибирская 44 – Сибирская 21 – Омская 18 – Новосибирская 18.

Таким образом, в условиях данного эксперимента адаптивные реакции при действии трех стрессоров формируются по типу кросс-адаптации и имеют сортовую специфику. Предварительное действие гипертермии семян приводит к повышению устойчивости проростков сортов пшеницы при последующем действии хлоридного засоления и возбудителя корневой гнили злаков.

ВЫВОДЫ

1. Раздельное действие *B. sorokiniana* (5000 конидий на одно зерно) и хлоридного засоления (1,3%) на проростки четырех сортов пшеницы вызывало в основном снижение адаптационной способности и потерю устойчивости, выраженных в снижении роста от 33,3 до 57,2%, уменьшении накопления сырой и сухой биомассы до 37,2%, увеличении УЭП от 65,7% до 5,7 раза и ИРБ от 94,4 до 180,7%. Наибольшим деструктивным действием обладало хлоридное засоление. Выделены более устойчивые сорта: к патогену – Сибирская 21, к хлоридному засолению – Омская 18.

2. При одновременном действии *B. sorokiniana* (5000 конидий на одно зерно) и хлоридного засоления (1,3%) формировались два типа адаптивных реакций: усиление негативного действия стрессоров (потеря устойчивости, восприимчивость) и компенсация негативного действия стрессоров (приобретение устойчивости, толерантность). У сорта Сибирская 21 установлено повышение адаптационной способности при действии двух стрессоров, которое привело к снижению ингибирования показателей роста, накопления сырой биомассы, сухой биомассы корней, индекса развития болезни от 14,5 до 41,1%. Наименьшей адаптационной способностью обладал сорт Новосибирская 18.

3. Предварительная гипертермия семян повышала устойчивость проростков (по типу кросс-адаптации) к последующему раздельному и совместному действию хлоридного засоления (1,3%), инфицирования проростков *B. sorokiniana* (5000 конидий на одно зерно). Это выражалось в снижении проницаемости клеточных мембран проростков до 56,2%, индекса развития болезни до 1,6 раза, снижении ингибирования накопления биомассы и ростовых процессов до 5,2 раза.

4. Выявлена сортовая специфика формирования адаптации при совместном действии стрессоров, обусловленная генотипом и различными механизмами формирования защитно-приспособительных реакций. Наиболее выражен стимулирующий эффект гипертермии при последующем действии засоления и патогена у сортов Новосибирская 44 и Сибирская 21 (снижение ингибирования всех показателей: ростовых параметров, сырой и сухой биомассы, проницаемости клеточных мембран проростков до 3,2 раза, индекса развития болезни до 1,6 раза).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Парамонов В.В., Земцев В.А., Копысов С.Г. Климат Западной Сибири в фазу замедления потепления (1986–2015 гг.) и прогнозирование гидроклиматических ресурсов на 2021–2030 гг. // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг ресурсов. 2017. Т. 328. № 1. С. 62–74. URI: <http://earchive.tpu.ru/handle/11683/36657>.
2. Чулкина В.А., Торопова Е.Ю., Стецов Г.Я. Эпифитотимологические основы систем защиты растений: монография. Новосибирск, 2002. 566 с.
3. Васильева Н.В., Синещев В.Е. Причины усиления распространения корневых гнилей всходов яровой пшеницы в лесостепи Приобья // Вестник НГАУ. 2016. № 4 (41). С. 13–18.
4. Марченкова Л.А., Давыдова Н.В., Чайдарь Р.Ф., Орлова Т.Г., Казаченко А.О., Грачева А.В., Широколава А.В. Оценка адаптивности сортов и линий яровой пшеницы на фоне искусственно моделируемых стрессов // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2017. № 5 (151). С. 9–15.

5. Houshmand S., Arzani A., Mirmohammadi-Maibody S.A.M. Effects of salinity and drought stress on grain quality of durum wheat // Communications in soil science and plant analysis. 2014. Vol. 45 (3). P. 297–308. DOI: 10.1080/00103624.2013.861911.
6. Власенко Н.Г. Основные методологические принципы формирования современных систем защиты растений // Достижения науки и техники АПК. 2016. Т. 30. № 4. С. 25–29.
7. Кононенко Н.В., Диловарова Т.А., Канавский Р.В., Лебедев С.В., Баранова Е.Н., Федореева Л.И. Оценка морфологических и биохимических параметров устойчивости различных генотипов пшеницы к хлоридному засолению // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство. 2019. Т. 14. № 1. С. 18–39. DOI: 10.22363/2312-797X-2019-14-1-18-39.
8. Suzuki N., Rivero R.M., Shulaev V., Blumwald E., Mittler R. Abiotic and biotic stress combinations // New Phytologist. 2014. Vol. 203 (1). P. 32–43. DOI: 10.1111/nph.12797
9. Zandalinas S.I., Mittler R., Balfagón D., Arbona V., Gómez-Cadenas A. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures // Physiologia Plantarum. 2018. Vol. 162. P. 2–12. DOI: 10.1111/ppl.12540.
10. Kissoudis C., Chowdhury R., Van Heusden S., Van de Wiel C., Finkers R., Visser R. G., Bai Y., Van der Linden G. Combined biotic and abiotic stress resistance in tomato // Euphytica. 2015. Vol. 202. N. 2. P. 317–332. DOI: 10.1007/s10681-015-1363-x.
11. Atkinson N.J., Lilley C.J., Urwin P.E. Identification of genes involved in the response of Arabidopsis to simultaneous biotic and abiotic stresses // Plant Physiology. 2013. Vol. 162. P. 2028–2041. DOI: 10.1104/pp.113.222372.
12. Кузнецов В.В. Общие системы устойчивости и трансдукция стрессорного сигнала при адаптации растений к абиотическим факторам // Вестник Нижегородского университета. 2001. Т. 48. № 5. С. 65–69.
13. Колупаев Ю.Е., Горелова Е.И., Ястреб Т.О. Механизмы адаптации растений к гипертермии: роль антиоксидантной системы // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія. 2018. Вип. 1. С. 6–33.
14. Zhong-Guang L., Ming G. Mechanical stimulation-induced cross-adaptation in plants: An overview // Journal Plant Biology. 2011. Vol. 54. P. 358–364. DOI: 10.1007/s12374-011-9178-3.
15. Гурова Т.А., Луговская О.С., Свежинцева Е.А. Адаптивные реакции проростков пшеницы, дифференцирующие сорта при гипертермии // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2019. Т. 49. № 3. С. 31–40. DOI: 10.26898/0370-8799-2019-3-4.
16. Гурова Т.А., Осипова Г.М. Инструментальные методы и программно-аппаратные средства при решении проблемы стрессоустойчивости в растениеводстве // Вычислительные технологии. 2016. Т. 21. Спец. выпуск 1. С. 65–74.
17. Ramegowda V., Senthil-Kumar M. The interactive effects of simultaneous biotic and abiotic stresses on plants: Mechanistic understanding from drought and pathogen combination // Journal of Plant Physiology. 2015. Vol. 176. P. 47–54. DOI: 10.1016/j.jplph.2014.11.008.
18. Абрамчик Л.М., Сердюченко Е.В., Пашкевич Л.В., Макаров В.Н., Зеневич Л.А., Кабашикова Л.Ф. Стрессовые реакции зеленых проростков ячменя в условиях инфицирования патогенным грибом *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. и повышенной температуры // Весці нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. 2015. № 2. С. 38–43.
19. Wenji Liang, Xiaoli Ma, Peng Wan, Lianyin Liu. Plant salt-tolerance mechanism: A review // Biochemical and Biophysical Research Communications. 2018. Vol. 495 (1). P. 286–291. DOI: 10.1016/j.bbrc.2017.11.043.
20. Guo R., Yang Z., Li F., Yan C., Zhong X., Liu Qi., Xia X., Li H. & Zhao L. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress. // BMC Plant Biology. 2015. Vol. 15 (170). DOI: 10.1186/s12870-015-0546-x.
21. Jian-Kang Zhu. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants // Cell. 2016. Vol. 167 (2). P. 313–324. DOI: 10.1016/j.cell.2016.08.029.
22. Munns R., Tester M. Mechanisms of Salinity Tolerance // Annual Review of Plant Biology. 2008. Vol. 59. P. 651–681. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
23. Naghme Nejat, Nitin Mantri. Plant Immune System: Crosstalk Between Responses to Biotic and Abiotic Stresses the Missing Link in Understanding Plant Defence // Current Issues in Molecular Biology. 2017. Vol. 23. P. 1–16. DOI: 10.21775/cimb.023.001.

24. Гурова Т.А., Осипова Г.М. Проблема сопряженной стрессоустойчивости растений при изменении климата в Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2018. Т. 48. № 2. С. 81–92.

REFERENCES

1. Paramonov V.V., Zemtsev V.A., Kopysov S.G. Climate of Western Siberia during the slowing phase of warming (1986–2015) and prediction of hydroclimatic resources for 2021–2030. *Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta. Inzhiniring resursov = Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Geo Assets Engineering*, 2017, vol. 328, no. 1, pp. 62–74. (In Russian). URI: <http://earchive.tpu.ru/handle/11683/36657>.
2. Chulkina V.A., Toropova E.Yu., Stetsov G.Ya. *Epiphytological foundations of plant protection systems*. Novosibirsk, 2002, 566 p. (In Russian).
3. Vasil'eva N.V., Sineshchekov V.E. The reasons of widespread spring wheat root rot in Western Siberia. *Vestnik NGAU = Bulletin of Novosibirsk State Agrarian University*, 2016, no. 4 (41), pp. 13–18. (In Russian).
4. Marchenkova L.A., Davydova N.V., Chaidar' R.F., Orlova T.G., Kazachenko A.O., Gracheva A.V., Shirokolava A.V. Adaptability evaluation of spring wheat varieties and breeding lines under the conditions of artificially modelled stress factors. *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Bulletin of Altai State Agricultural University*, 2017, no. 5 (151), pp. 9–15. (In Russian).
5. Houshmand S., Arzani A., Mirmohammadi-Maibody S.A.M. Effects of salinity and drought stress on grain quality of durum wheat. *Communications in soil science and plant analysis*, 2014, vol. 45 (3), pp. 297–308. DOI: 10.1080/00103624.2013.861911.
6. Vlasenko N.G. Main methodological principles of formation of modern systems of plant protection. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*, 2016, vol. 30, no. 4, pp. 25–29. (In Russian).
7. Kononenko N.V., Dilovarova T.A., Kanavskii R.V., Lebedev S.V., Baranova E.N., Fedoreeva L.I. Evaluation of morphological and biochemical resistance parameters to chloride salinization in different wheat genotypes. *Vestnik Rossiiskogo universiteta družby narodov. Seriya: Agronomiya i zhivotnovodstvo = RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*, 2019, vol. 14, no. 1, pp. 18–39. (In Russian). DOI: 10.22363/2312-797Kh-2019-14-1-18-39.
8. Suzuki N., Rivero R.M., Shulaev V., Blumwald E., Mittler R. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 2014, vol. 203 (1), pp. 32–43. DOI: 10.1111/nph.12797.
9. Zandalinas S.I., Mittler R., Balfagón D., Arbona V., Gómez-Cadenas A. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia Plantarum*, 2018, vol. 162, pp. 2–12. DOI: 10.1111/ppl.12540.
10. Kissoudis C., Chowdhury R., Van Heusden S., Van de Wiel C., Finkers R., Visser R.G., Bai Y., Van der Linden G. Combined biotic and abiotic stress resistance in tomato. *Euphytica*, 2015, vol. 202, no. 2, pp. 317–332. DOI: 10.1007/s10681-015-1363-x.
11. Atkinson N.J., Lilley C.J., Urwin P.E. Identification of genes involved in the response of Arabidopsis to simultaneous biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology*, 2013, vol. 162, pp. 2028–2041. DOI: 10.1104/pp.113.222372.
12. Kuznetsov V.V. General resistance systems and stress signal transduction during plant adaptation to abiotic factors. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta = Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*, 2001, vol. 48, no. 5, pp. 65–69. (In Russian).
13. Kolupaev Yu.E., Gorelova E.I., Yastreb T.O. Mechanisms of plant adaptation to hypothermia: the role of the antioxidant system. *Visnik Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya: Biologiya = The Journal of Kharkiv National University. Series Biology*, 2018, issue 1, pp. 6–33. (In Russian).
14. Zhong-Guang L., Ming G. Mechanical stimulation-induced cross-adaptation in plants: An overview. *Journal Plant Biology*, 2011, vol. 54, pp. 358–364. DOI: 10.1007/s12374-011-9178-3.
15. Gurova T.A., Lugovskaya O.S., Svezhintseva E.A. Adaptive reactions of wheat seedlings differentiating varieties under hyperthermia. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2019, vol. 49, no. 3, pp. 31–40. (In Russian). DOI: 10.26898/0370-8799-2019-3-4.
16. Gurova T.A., Osipova G.M. Instrumental methods and hardware and software tools to solve the problems related to the resistance to stress

- in plant growing. *Vychislitel'nye tekhnologii = Computational Technologies*, 2016, vol. 21, release 1, pp. 65–74. (In Russian).
17. Ramegowda V, Senthil-Kumar M. The interactive effects of simultaneous biotic and abiotic stresses on plants: Mechanistic understanding from drought and pathogen combination. *Journal of Plant Physiology*, 2015, vol. 176, pp. 47–54. DOI: 10.1016/j.jplph.2014.11.008.
18. Abramchik L.M., Serdyuchenko E.V., Pashkevich L.V., Makarov V.N., Zenevich L.A., Kabashnikova L.F. Stress reactions of barley green seedlings under the conditions of infecting by *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. and increased temperature. *Vestsi natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2015, no. 2, pp. 38–43. (In Belarus).
19. Wenji Liang, Xiaoli Ma, Peng Wan, Lianyin Liu. Plant salt-tolerance mechanism: A review. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2018, vol. 495 (1), pp. 286–291. DOI: 10.1016/j.bbrc.2017.11.043.
20. Guo R., Yang Z., Li F., Yan C., Zhong X., Liu Qi., Xia X., Li H. & Zhao L. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress. *BMC Plant Biology*, 2015, vol. 15 (170). DOI: 10.1186/s12870-015-0546-x.
21. Jian-Kang Zhu. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell*, 2016, vol. 167 (2), pp. 313–324. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>.
22. Munns R., Tester M. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, vol. 59, pp. 651–681. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
23. Naghmeh Nejat, Nitin Mantri. Plant Immune System: Crosstalk Between Responses to Biotic and Abiotic Stresses the Missing Link in Understanding Plant Defence. *Current Issues in Molecular Biology*, 2017, vol. 23, pp. 1–16. DOI: 10.21775/cimb.023.001.
24. Gurova T.A., Osipova G.M. The problem of combined stress resistance of plants under climate change in Siberia. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2018, vol. 48, no. 2, pp. 81–92. (In Russian).

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

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

Свежинцева Е.А., младший научный сотрудник

Чесноченко Н.Е., научный сотрудник

AUTHOR INFORMATION

✉ **Tamara A. Gurova**, Candidate of Science in Agriculture, Laboratory Head; **address:** PO Box 463, SFSCA RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk Region, 630501, Russia; e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Elena A. Svezhintseva, Junior Researcher

Natalia E. Chesnochenko, Researcher

Дата поступления статьи 18.09.2020

Received by the editors 18.09.2020