

СКРИНИНГ *STB* ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К СЕПТОРИОЗУ У СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Н. В. Новоселова, младший научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и селекции, syllvana@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-0638-4258;
А. В. Харина, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и селекции, Khavchas@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0002-0554-5814;
Е. А. Бессолицына, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и селекции, bess2000@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-5582-1709;
Л. С. Савинцева, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и селекции, ORCID ID: 0000-0002-7878-4891
ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого»,
610003, Кировская область, г. Киров, ул. Ленина, д. 166-а; e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru

В настоящее время септориоз представляет собой одну из главных проблем при производстве зерна пшеницы во всем мире. Применение ДНК-маркеров для скрининга большого объема селекционного материала дает возможность быстро и точно идентифицировать гены устойчивости к септориозу пшеницы. В связи с этим в Федеральном аграрно-научном центре Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого провели поиск ДНК-маркеров, сцепленных с устойчивостью к *Z. tritici*, в генотипах коллекционного материала мягкой пшеницы. В ходе исследований было изучено 75 сортов яровой и 12 сортов озимой мягкой пшеницы на наличие генов *Stb2*, *Stb11*, *Stb12* и *Stb13*. В результате проведенных исследований лишь у 8,0 % сортов были обнаружены *Stb*-гены устойчивости к септориозу. В генотипе сорта яровой пшеницы Ирменка 1 определено наличие одновременно трех локусов устойчивости: *Stb2*, *Stb11* и *Stb13*, которые отвечают за возрастную и ювенильную устойчивость к болезни. Гены ювенильной устойчивости к септориозу *Stb11* и *Stb13* обнаружены в генотипе сорта яровой мягкой пшеницы Терция. Ген *Stb2*, контролирующий возрастную устойчивость к септориозу, обнаружен в генотипах сортов яровой пшеницы Дарья, Эгисар 29 и Epos. В генотипах озимых сортов Gene и Ble-seigle обнаружено по одному гену *Stb11* и *Stb13* соответственно. Ген устойчивости к септориозу *Stb12* у исследуемых сортов пшеницы не был выявлен. Все сорта яровой и озимой мягкой пшеницы с *Stb*-генами можно рекомендовать как источники устойчивости к септориозу в селекции с высокопродуктивными, адаптированными к местным условиям сортами.

Ключевые слова: мягкая пшеница, септориоз, *Zymoseptoria tritici*, *Stb*-гены, устойчивость.

Для цитирования: Новоселова Н. В., Харина А. В., Бессолицына Е. А., Савинцева Л. С. Скрининг *Stb*-генов устойчивости к септориозу у сортов мягкой пшеницы // Зерновое хозяйство России. 2023. Т. 15, № 2. С. 57–62. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-85-2-57-62.



SCREENING OF *STB* LEAF BLOTCH RESISTANCE GENES OF THE COMMON WHEAT VARIETIES

N. V. Novoselova, junior researcher of the laboratory for molecular biology and breeding, syllvana@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-0638-4258;
A. V. Kharina, Candidate of Agricultural Sciences, researcher of the laboratory for molecular biology and breeding, Khavchas@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0002-0554-5814;
E. A. Bessolitsina, Candidate of Biological Sciences, senior researcher of the laboratory for molecular biology and breeding, bess2000@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-5582-1709;
L. S. Savintseva, Candidate of Biological Sciences, researcher of the laboratory for molecular biology and breeding, ORCID ID: 0000-0002-7878-4891
FSBSI "Federal Agricultural Research Center of the North-East named after N. V. Rudnitsky"
610007, Kirov, Lenin Str., 166-a; e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru

Currently, leaf blotch is one of the main problems in wheat production around the world. The use of DNA markers for screening a large amount of breeding material makes it possible to identify wheat leaf blotch resistance genes quickly and accurately. In this regard, the Federal Agricultural Research Center of the North-East named after N. V. Rudnitsky conducted a search for DNA markers linked to *Z. tritici* resistance in the genotypes of the collection material of common wheat. There were studied 75 spring and 12 winter bread wheat varieties for the presence of the *Stb2*, *Stb11*, *Stb12* and *Stb13* genes. As a result, *Stb* leaf blotch resistance genes were found only in 8.0 % of varieties. In the genotype of the spring wheat variety 'Irmenka 1', there was determined the presence of three loci of resistance *Stb2*, *Stb11* and *Stb13*, which were responsible for age-related and juvenile resistance to the disease. The genes of juvenile leaf blotch resistance *Stb11* and *Stb13* were found in the genotype of the spring common wheat variety 'Tertsia'. The *Stb2* gene controlling age-related leaf blotch resistance was found in the genotypes of spring wheat varieties 'Dariya', 'Egisar 29' and 'Epos'. In the genotypes of winter varieties 'Gene' and 'Ble-seigle', there were found one gene *Stb11* and *Stb13*, respectively. The *Stb12* leaf blotch resistance gene was not identified in the studied wheat varieties. All spring and winter common wheat varieties with *Stb*-genes can be recommended as sources of leaf blotch resistance in breeding with highly productive varieties adapted to local conditions.

Keywords: common wheat, leaf blotch, *Zymoseptoria tritici*, *Stb*-genes, resistance.

Введение. В настоящее время септориоз представляет собой одну из главных проблем при производстве зерна пшеницы во всем мире и в России в частности (Бакулина и др., 2020; Коломиец и др., 2017). При септориозе поражаются листья растений, что снижает их фотосинтетическую активность, а также стебли, колосья и семена. Потери урожая в результате болезни могут составлять от 5 до 40 % (Коломиец и др., 2017; Liu et al., 2013). Наиболее вредоносными патогенами являются *Zymoseptoria tritici* (Desm.) и *Parastagonospora nodorum* (Berk.).

На данный момент идентифицировано 22 локуса качественной устойчивости к *Z. tritici* (т. н. *Stb*-гены). Устойчивость к септориозу, обусловленная данными генами, интересна благодаря сильному фенотипическому проявлению, что позволяет произвести отбор устойчивых форм за короткое время. При этом для достижения длительной устойчивости используют пирамидирование – сочетание нескольких локусов резистентности в одном генотипе (Бакулина и др., 2020; Mekonnen et al., 2019). Применение ДНК-маркеров для скрининга большого объема селекционного материала дает возможность быстро и точно идентифицировать гены устойчивости к септориозу

пшеницы (Brown et al., 2015; Rogers et al., 1985; Сухарева и Кулуев, 2018).

В связи с этим целью нашего исследования являлся поиск *Stb*-генов устойчивости к *Z. tritici* в генотипах коллекционного материала мягкой пшеницы.

Материалы и методы исследований. Объектом исследований служили 75 сортов яровой мягкой пшеницы из коллекции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (г. Санкт-Петербург), изученные по хозяйственно ценным признакам в лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы Федерального аграрно-научного центра Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого (г. Киров) в 2017–2019 годах. Также изучалась коллекция из 12 сортов озимой пшеницы, известных из литературы как источники *Stb*-генов.

Семена анализируемых образцов пшеницы были пророщены в рулонах фильтровальной бумаги. Выделение ДНК из 5-дневных проростков произведено методом CTAB (Röder et al., 1998). Для идентификации *Stb*-генов использовали SSR-маркеры, взятые из БД GrainGenes (GrainGenes, 2021) (табл. 1).

Таблица 1. SSR-маркеры, использованные для выявления *Stb*-генов
Table 1. SSR markers used to identify *Stb* genes

Ген	Маркер	Праймеры, прямой и обратный (5' - 3')	Ссылка
<i>Stb2</i>	Xgwm389	ATCATGTCGATCTCCTTGACG TGCCATGCACATTAGCAGAT	Mekonnen et al., 2019
	Xgwm533	AAGGCGAATCAAACGGAATA GTTGCTTTAGGGGAAAAGCC	
<i>Stb11</i>	Xbarc008	GCGGGAATCATGCATAGGAAACAGAA GCGGGGGCGAAACATACACATAAAACA	Liu et al., 2013
<i>Stb12</i>	Xwmc219	TGCTAGTTTGTCTATCCGGGCGA CAATCCCGTTCTACAAGTTCCA	Rogers et Bendich, 1985
<i>Stb13</i>	Xwmc396	TGCACTGTTTACCTTCACGGA CAAAGCAAGAACCAGAGCCACT	

Состав реакционной смеси на 10 мкл: ДНК – 2 мкл, 10 x PCR буфер – 1 мкл, смесь dNTPs (4mM) – 0,5 мкл, по 1 мкл прямого и обратно-

го праймера, Taq-полимераза – 3,75 ед., вода mQ – 3,75 мкл с требуемыми условиями ПЦР (табл. 2).

Таблица 2. Условия проведения ПЦР
Table 2. Conditions for PCR testing

Маркер	Температурный режим	Размер ампликона, п. н.
Xgwm389	I 95 °C – 5 мин; II 35 циклов: 95 °C – 30 с, 72 °C – 2 мин; III 72 °C – 10 мин	120
Xgwm533	I 94 °C – 3 мин; II 45 циклов: 94 °C – 1 мин, 60 °C – 1 мин, 72 °C – 2 мин; III 72 °C – 10 мин	150
Xbarc008	I 95 °C – 3 мин; II 35 циклов: 95 °C – 45 с, 61 °C – 45 с, 72 °C – 45 с; III 72 °C – 10 мин	245
Xwmc219	I 95 °C – 2 мин; II 35 циклов: 95 °C – 1 мин, 61 °C – 50 с, 72 °C – 1 мин; III 72 °C – 5 мин	204
Xwmc396		146

ПЦР выполнены на амплификаторе ТП4-ПЦР-01-«Терцик» («НПО ДНК-технология»). ПЦР-продукты были разделены в процессе вертикального электрофореза в 6,5–8,0 %-м полиакриламидном геле и окрашены бромистым этидием (1 %).

Результаты электрофореза документировали с помощью видеосистемы «Взгляд»

и ПО «IC Measure» («Компания Хеликон»). Размер амплифицированных фрагментов определяли с использованием 100bp+2Kb+3Kb ДНК-маркеров веса («СибЭнзим»).

Результаты и их обсуждение. В ходе исследований было изучено 75 сортов яровой и 12 озимой мягкой пшеницы на наличие генов *Stb2*, *11*, *12* и *13*. В результате проведенных ис-

следований лишь у 8,0 % сортов были обнаружены *Stb*-гены устойчивости к септориозу.

Присутствие маркера Xgwm389, связанного с геном *Stb2*, отмечено у яровых сортов Дарья, Эгисар 29 и Ерос. Данный ген контролирует

устойчивость взрослых растений пшеницы к септориозу. На электрофореграмме скрининга сортов на присутствие в генотипе этого гена верхние полосы свидетельствуют о прохождении полимеразной цепной реакции (рис. 1).

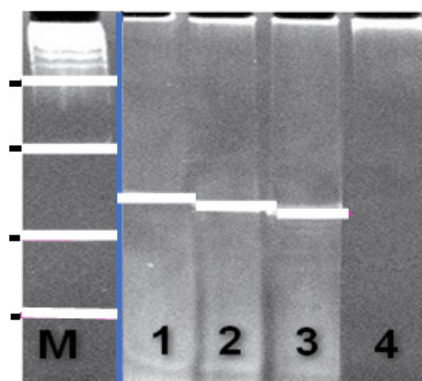


Рис. 1. Гель-электрофорез продуктов амплификации с праймерами к маркеру Xgwm389 в 7 % ПААГ: 1 – Дарья; 2 – Эгисар-29; 3 – Ерос; 4 – отрицательный контроль; М – маркер молекулярного веса (размер бэндов снизу вверх: 50, 100, 150, 200 п.н.)

Fig. 1. Gel-electrophoresis of amplification products with marker primers Xgwm389 in 7 % PAAG: 1 – Dariya; 2 – Egisar-29; 3 – Eros; 4 – negative control; M – molecular weight marker (band size from bottom to top: 50, 100, 150, 200 p.n.)

Для определения наличия гена возрастной устойчивости к септориозу *Stb2* у сортов яровой пшеницы использовали также маркер Xgwm533. С его помощью был обнаружен ген *Stb2* у сорта Ирменка-1 (рис. 2). Примечательно, что сорт Ирменка 1 сибирского происхождения показал наличие одновременно трех локусов устойчивости: *Stb2*, *Stb11* и *Stb13*, последние

два из которых действуют на растения в стадии проростков, то есть определяют ювенильную устойчивость сорта. Это говорит о том, что данный сорт перспективен для вовлечения в дальнейшие скрещивания с целью получения сортов пшеницы с возрастной и ювенильной устойчивостью и защитой растений во все фазы роста.

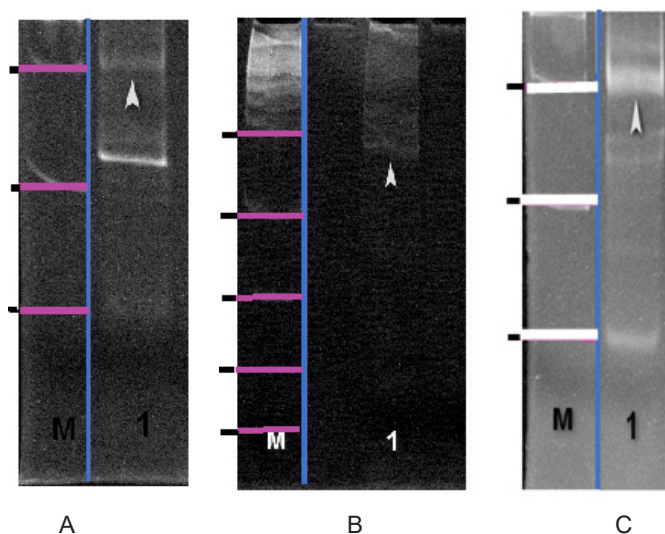


Рис. 2. Гель-электрофорез продуктов амплификации с праймерами к маркеру: А – Xgwm533 (*Stb2*); В – Xbarc008 (*Stb11*); С – Xwmc396 (*Stb13*) в 8% ПААГ. М – маркер молекулярного веса (размер бэндов снизу вверх: 50, 100, 150, 200, 250 п.н.); 1 – Ирменка 1. Стрелкой отмечен целевой амплификат

Fig. 2. Gel-electrophoresis of amplification products with marker primers: А – Xgwm533 (*Stb2*); В – Xbarc008 (*Stb11*); С – Xwmc396 (*Stb13*) in 8% PAAG. М – molecular weight marker (band size from bottom to top: 50, 100, 150, 200, 250 p.n.); 1 – Irmenka 1. The arrow marks the target amplification

На электрофореграмме поиска образцов с маркером Xbarc008, связанного с геном *Stb11*, ампликон размером 245 пар нуклеотидов, аналогичный размеру ампликонов положительных контролей, идентифицирован у сорта яровой пшеницы Терция и озимой пшеницы Gene (рис. 3). У остальных сортов, представленных на электрофореграмме, целевой ген не идентифицирован.

Обнаружено присутствие маркера Xwmс396 в яровом сорте Терция и озимом Ble-seigle, связанного с геном *Stb13* (рис. 4).

Таким образом, в генотипе сорта яровой мягкой пшеницы Терция были обнаружены гены ювенильной устойчивости к септориозу *Stb11* и *Stb13*, которые защищают проростки от поражения.

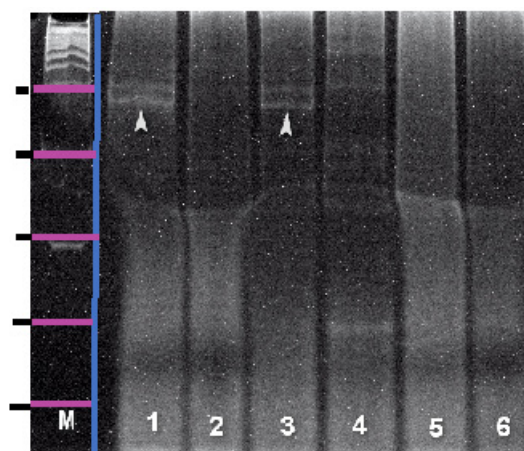


Рис. 3. Гель-электрофорез продуктов амплификации с маркером Xbarc008 (*Stb11*) в 6,5 % ПААГ: М – маркер молекулярного веса (размер бэндов снизу вверх: 50, 100, 150, 200, 250 п.н.); 1 – Терция; 2 – Apache; 3 – Gene; 4 – Courtot; 5 – Epos; 6 – Tonic. Стрелками отмечены целевые амплификаты

Fig. 3. Gel-electrophoresis of amplification products with marker primers Xbarc008 (*Stb11*) in 6.5 % PAAG: М – molecular weight marker (band size from bottom to top: 50, 100, 150, 200, 250 p.n.); 1 – Tertsiya; 2 – Apache; 3 – Gene; 4 – Courtot; 5 – Epos; 6 – Tonic. The arrows mark the target amplifications

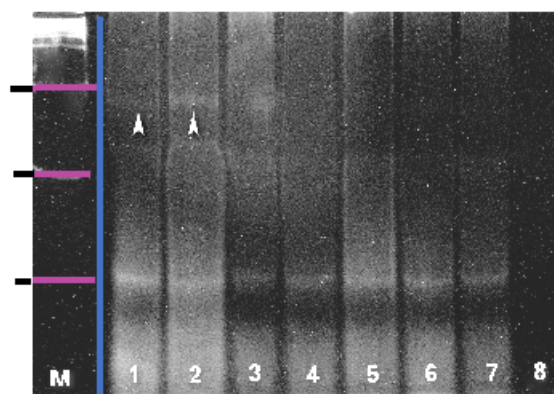


Рис. 4. Гель-электрофорез продуктов амплификации с маркером Xwmс396 (*Stb13*) в 8 % ПААГ: М – маркер молекулярного веса (размер бэндов снизу вверх: 50, 100, 150 п.н.); 1 – Ble-seigle; 2 – Терция; 3 – Heins Kolben; 4 – Apache; 5 – Poros; 6 – Gene; 7 – Amigo; 8 – отрицательный контроль. Стрелками отмечены целевые амплификаты

Fig. 4. Gel-electrophoresis of amplification products with marker primers Xwmс396 (*Stb13*) in 8 % PAAG: М – molecular weight marker (band size from bottom to top: 50, 100, 150 p.n.); 1 – Ble-seigle; 2 – Tertsiya; 3 – Heins Kolben; 4 – Apache; 5 – Poros; 6 – Gene; 7 – Amigo; 8 – negative control. The arrows mark the target amplifications

На содержание гена *Stb12* были проанализированы все сорта яровой и озимой пшеницы, но SSR-маркер Xwmс219, сцепленный с данным геном устойчивости, у исследуемых сортов выявлен не был.

В результате молекулярно-генетического анализа коллекционного материала яровой и озимой мягкой пшеницы на наличие *Stb*-генов было обнаружено семь сортов (табл. 3).

Таблица 3. Краткая характеристика сортов мягкой пшеницы, содержащих *Stb*-гены
Table 3. Brief characteristics of common wheat varieties containing *Stb*-genes

Сорт	Ген	Разновидность	Происхождение	Масса зерна с 1 м ² , г	Масса 1000 семян, г
Яровая мягкая пшеница					
Баженка, st	–	<i>Milturum</i>	Кировская обл.	238,3	37,3
Ирменка 1	<i>Stb2, Stb11, Stb13</i>	-/-	Новосибирская обл.	288,4	33,5
Терция	<i>Stb11, Stb13</i>	-/-	Омская обл.	223,2	35,0
Эгисар 29	<i>Stb2</i>	-/-	Саратовская обл.	378,2	38,5
Дарья	<i>Stb2</i>	-/-	Беларусь	346,3	33,2
Eros	<i>Stb2</i>	-/-	Германия	404,6	34,3
Озимая мягкая пшеница					
Скипетр, st	-	-/-	Липецкая обл.	332,0	42,2
Ble-seigle	<i>Stb13</i>	<i>Milturum</i>	-/-	240,0	37,9
Gene	<i>Stb11</i>	<i>Albidum</i>	США	120,0	39,1
НСР ₀₅				98,4	4,6

Все сорта яровой пшеницы превышали по урожайности стандартный сорт Баженка, что позволяет использовать их не только в селекции как источники генов устойчивости к септориозу, но и в производстве зерна в условиях Кировской области. Озимые сорта пшеницы с *Stb*-генами были менее продуктивны, чем стандартный сорт Скипетр. Особенно низкая урожайность, которая связана с плохой перезимовкой растений (2 балла) и высокой степенью поражения снежной плесенью (82,0 %), отмечена у сорта Gene. Поэтому необходимо рекомендовать их как источники устойчивости к септориозу в скрещиваниях с высокопродук-

тивными, адаптированными к местным условиям сортами.

Выводы. Таким образом, опытным путем подтверждена эффективность примененных в исследованиях маркеров и методов поиска генов устойчивости к септориозу в генотипах яровой и озимой мягкой пшеницы.

В результате молекулярно-генетического анализа коллекционного материала мягкой пшеницы было определено семь сортов-доноров *Stb*-генов, представляющих интерес для дальнейшей селекции на устойчивость к септориозу: Дарья, Эгисар 29, Eros, Ирменка 1, Терция, Ble-seigle, Gene.

Библиографические ссылки

1. Бакулина А. В., Харина А. В., Широких А. А. Септориоз листьев и колоса пшеницы: генетический контроль устойчивости хозяина (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 2. С. 26–35. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-2-026-035.
2. Коломиец Т. М., Панкратова Л. Ф., Пахолкова Е. В. Сорта пшеницы (*Triticum* L.) из коллекции Grin (США) для использования в селекции на длительную устойчивость к септориозу // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52, № 3. С. 561–569. URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=29676764> (дата обращения 12.01.2022).
3. Сухарева А. С., Кулуев Б. Р. ДНК-маркеры для генетического анализа сортов культурных растений // Биомика. 2018. Т. 10, № 1. С. 69–84. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-15.
4. Brown J. K., Chartrain L., Lasserre-Zuber P., Saintenac C. Genetics of resistance to *Zymoseptoria tritici* and applications to wheat breeding // Fungal Genetics and Biology. 2015. № 79. P. 33–41. DOI: 10.1016/j.fgb.2015.04.017.
5. GrainGenes: A database for Triticeae and Avena. Albany, CA. [Электронный ресурс]. 2021. URL: <https://wheat.pw.usda.gov> (дата обращения 12.01.2022).
6. Liu Y., Zhang L., Thompson I. A., Goodwin S. B., Ohm H. W. Molecular mapping re-locates the *Stb2* gene for resistance to *Septoria tritici* blotch from cultivar Veranopolis on wheat chromosome 1BS // Euphytica. 2013. Vol. 190. P. 145–156. DOI: 10.1007/s10681-012-0796-8.
7. Mekonnen T., Haileselassie T., Kaul T., Sharma M., Geleta B., Tesfaye K. Molecular screening of *Zymoseptoria tritici* resistance genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) using tightly linked simple sequence repeat markers // European Journal of Plant Pathology. 2019. Vol. 155, № 2. P. 593–614. DOI: 10.1007/s10658-019-01795-y.
8. Röder M. S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.-H., Leroy P., Ganal M. W. A microsatellite map of wheat // Genetics. 1998. Vol. 149, № 4. P. 2007–2023. DOI: 10.1093/genetics/149.4.2007.
9. Rogers S. O., Bendich A. J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Plant Molecular Biology. 1985. № 5. P. 69–76. DOI: 10.1007/BF00020088.

References

1. Bakulina A. V., Kharina A. V., Shirokikh A. A. Septorioz list'ev i kolosa pshenitsy: geneticheskii kontrol' ustoichivosti khozyaina (obzor) [Leaf blotch of wheat leaves and heads: genetic control of host resistance (review)] // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2020. № 2. S. 26–35. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-2-026-035.
2. Kolomiets T. M., Pankratova L. F., Pakholkova E. V. Sorta pshenitsy (*Triticum* L.) iz kollektzii Grin (SShA) dlya ispol'zovaniya v selektsii na dlitel'nyuyu ustoichivost' k septoriozu [Wheat varieties (*Triticum* L.) from the Grin collection (USA) for use in breeding for long-term leaf blotch resistance] //

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 2017. T. 52, № 3. S. 561–569. URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=29676764> (date of the application 12.01.2022).

3. Sukhareva A. S., Kuluev B. R. DNK-markery dlya geneticheskogo analiza sortov kul'turnykh rastenii [DNA markers for genetic analysis of cultivated plant varieties] // Biomika. 2018. T. 10, № 1. S. 69–84. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-15.

4. Brown J. K., Chartrain L., Lasserre-Zuber P., Saintenac C. Genetics of resistance to *Zymoseptoria tritici* and applications to wheat breeding // Fungal Genetics and Biology. 2015. № 79. P. 33–41. DOI: 10.1016/j.fgb.2015.04.017.

5. GrainGenes: A database for Triticeae and Avena. Albany, CA. [Elektronnyi resurs]. 2021. URL: <https://wheat.pw.usda.gov> (date of the application 12.01.2022).

6. Liu Y., Zhang L., Thompson I. A., Goodwin S. B., Ohm H. W. Molecular mapping re-locates the *Stb2* gene for resistance to *Septoria tritici* blotch from cultivar Veranopolis on wheat chromosome 1BS // Euphytica. 2013. Vol. 190, P. 145–156. DOI: 10.1007/s10681-012-0796-8.

7. Mekonnen T., Haileselassie T., Kaul T., Sharma M., Geleta B., Tesfaye K. Molecular screening of *Zymoseptoria tritici* resistance genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) using tightly linked simple sequence repeat markers // European Journal of Plant Pathology. 2019. Vol. 155, № 2. P. 593–614. DOI: 10.1007/s10658-019-01795-y.

8. Röder M. S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.-H., Leroy P., Ganal M. W. A microsatellite map of wheat // Genetics. 1998. Vol. 149, № 4. P. 2007–2023. DOI: 10.1093/genetics/149.4.2007.

9. Rogers S. O., Bendich A. J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Plant Molecular Biology. 1985. № 5. P. 69–76. DOI: 10.1007/BF00020088.

Поступила: 16.02.23; доработана после рецензирования: 09.03.23; принята к публикации: 09.03.23.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Новоселова Н. В. – проведение лабораторных опытов, анализ данных, подготовка рукописи; Харина А. В. – анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи; Бессолицына Е. А. – сбор данных; Савинцева Л. С. – проведение лабораторных опытов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.