

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ К ЖАРЕ И ЗАСУХЕ НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА ОЗИМОГО ЯЧМЕНЯ

В. Л. Газе, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, l.fiziologii@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0002-4618-6125;

И. А. Лобунская, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, lobunskaya95@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1537-8498;

Е. Ю. Черпакова, агроном лаборатории клеточной селекции, elena123089@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-6268-7915;

Н. В. Яновская, агроном лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0001-6198-6270;

П. И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

А. А. Донцова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела селекции и семеноводства ячменя, doncova601@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-6570-4303

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской», 347740, Ростовская обл., г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Засуха и тепловой стресс существенно влияют на рост и продуктивность растений. В естественной среде возникновение этих абиотических стрессов часто происходит одновременно, что усиливает их негативные эффекты. Таким образом, понимание влияния жары и засухи на развитие и продуктивность растений особенно ценно. Культура озимого ячменя по сравнению с другими озимыми колосовыми отличается сравнительно высокой устойчивостью к недостатку влаги в почве и действию относительно высоких температур воздуха. В статье освещены исследования физиологических показателей по устойчивости образцов озимого ячменя к недостатку влаги и действию высоких температур. Результаты лабораторных исследований представлены за 2022–2023 годы. Определение засухоустойчивости и жаростойкости проводили в начальный период развития растений на 100 образцах озимого ячменя местной селекции и коллекции ВИР. Цель наших исследований: определить устойчивость образцов озимого ячменя к высоким температурам и недостатку влаги с помощью комплекса лабораторных методов. Изучалось воздействие раствора сахарозы разной концентрации (8, 12 и 14 атм.) и температуры окружающей среды (52 и 54 °C) по способности прорастания семян в стрессовых условиях. В ходе проведенных опытов установлена лучшая дифференциация значений устойчивости при осмотическом стрессе в 8 атм. и температуре 54 °C. Выделены образцы, сочетающие высокую устойчивость к осмотическому и тепловому стрессу: Степ (211,9 отн. ед.) и HVW 36/72 (157,9 отн. ед.), которые достоверно превысили стандарт Тимофей на 25,3–79,3 отн. ед.

Ключевые слова: озимый ячмень, сорт, относительная засухоустойчивость, осмотический раствор, атмосфера, жаростойкость.

Для цитирования: Газе В. Л., Лобунская И. А., Черпакова Е. Ю., Яновская Н. В., Костылев П. И., Донцова А. А. Физиологическая оценка устойчивости к жаре и засухе на начальных этапах онтогенеза озимого ячменя // Зерновое хозяйство России. 2024. Т. 16. № 5. С. 58–63. DOI: 10.31367/2079-8725-2024-94-5-58-63.



PHYSIOLOGICAL ESTIMATION OF HEAT AND DROUGHT RESISTANCE AT THE INITIAL STAGES OF WINTER BARLEY ONTOGENESIS

V. L. Gaze, junior researcher of the laboratory for cell breeding, l.fiziologii@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0002-4618-6125;

I. A. Lobunskaya, junior researcher of the laboratory for cell breeding, lobunskaya95@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1537-8498;

E. Yu. Cherpakova, agronomist of the laboratory for cell breeding, elena123089@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-6268-7915;

N. V. Yanovskaya, agronomist of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0001-6198-6270;

P. I. Kostylev, Doctor of Agricultural Sciences, professor, main researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

A. A. Dontsova, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory for barley breeding and seed production, doncova601@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-6570-4303

FSBSI Agricultural Research Center "Donskoy", 347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok Str., 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Drought and heat stress have significant effects on plant growth and productivity. In the natural environment, these abiotic stresses often occur simultaneously, which amplifies their negative effects. Therefore, understanding heat and drought influence on plant growth and productivity is particularly valuable. Winter barley, compared to other winter grain crops, is characterized by a relatively high resistance to moisture deficiency in soil and the effect of relatively high air temperatures. The current paper has highlighted the study of physiological indicators of winter barley resistance to moisture deficiency and high temperature effect. There have been presented the results of laboratory study for the period of 2022–2023. Identification of drought and heat resistance was carried out in the initial period of plant development on 100 winter barley samples of local selection and the VIR collection. The purpose of the study was to identify winter barley resistance to high temperatures and moisture deficiency using a set of laboratory methods. There

has been studied the effect of sucrose solution of different concentrations (8, 12 and 14 atm.) and ambient temperature (52 and 54 °C) on the ability of seed germination under stress conditions. During the trials, there has been identified the best differentiation of resistance values under osmotic stress (8 atm.) and temperature (-54 °C). There have been identified the samples 'Step' (211.9 rel. units) and 'HVW 36/72' (157.9 rel. units) combining high resistance to osmotic and thermal stress, which reliably exceeded the values of the standard variety 'Timofey' by 25.3–79.3 rel. units.

Keywords: winter barley, variety, relative drought resistance, osmotic solution, atmosphere, heat resistance.

Введение. Основные зоны возделывания озимого ячменя в Ростовской области – это Приазовская и Южная, характеризующиеся очень часто сухой осенью, особенно в первой ее половине, что затрудняет получение своевременных всходов. Современные сорта озимого ячменя обладают высокой засухо- и жароустойчивостью в периоды налива и созревания зерна, но при этом сильно страдают от недостатка влаги в начальной стадии развития растений. На сегодняшний день внедрение в производство засухоустойчивых сортов является одним из главных средств борьбы с засухой (Донцова и др., 2016; Газе и др., 2022).

Стрессоустойчивость растений – это способность растительных организмов в неблагоприятных условиях внешней среды осуществлять свои основные жизненные функции, а мера устойчивости отражает количественную сторону этой способности (Юсова и др., 2020; Marthandan et al., 2020; Mahalingam et al., 2022). Создание засухоустойчивых и высокопродуктивных сортов зерновых культур – основное направление селекции, которое невозможно без изучения физиологических особенностей исходного материала (адаптивности родительских форм и их гибридного потомства) (Газе и др., 2018).

Разработка методов комплексной оценки устойчивости селекционного материала к неблагоприятным условиям среды с учетом местных климатических условий является необходимым условием при создании новых сортов. Анализ всех показателей устойчивости и выявление наиболее ценных из них позволяют сделать подбор родительских пар, сочетающих адаптивные признаки, и на основе этого создавать высокопродуктивные сорта (Sallam et al., 2019). К таким критериям относится способность семян прорасти при недостатке влаги в почве и относительно высокой температуре воздуха.

Устойчивость растений или отдельного сорта к стрессам – это генетически контролируемый, наследуемый признак, который, являясь потенциальным, проявляется только при воздействии на растения экстремального фактора, а в оптимальных условиях он скрыт. Необходимым условием диагностики является создание условий для воздействия стресса на изучаемые растения, устойчивость к которому определяется (Кокина и др., 2018; Морозов и др., 2021; Газе и др., 2022).

Цель наших исследований – определить устойчивость образцов озимого ячменя к высоким температурам и недостатку влаги с помощью комплекса лабораторных методов.

Материалы и методы исследований.

Предметом исследования послужили 100 образцов озимого ячменя урожая 2022–2023 гг. отечественной и зарубежной селекции. Определение устойчивости образцов к абиотическим стрессорам проводили по способности семян прорасти в условиях дефицита влаги и после теплового стресса. Изучение относительной засухоустойчивости и жаростойкости проводили поэтапно: 1) установление концентрации осмотического раствора и температуры воздействия, при которой наблюдается наилучшая дифференциация по степени прорастания семян; 2) определение в начальный период развития растений озимого ячменя относительной засухоустойчивости и жаростойкости; 3) выделение устойчивых форм.

Оценку относительной засухоустойчивости и жаростойкости выполняли в изложении Н.Н. Кожушко и Г.В. Удовенко по методике ВИР (1988). Критерием определения устойчивости (засухоустойчивость, жаростойкость) служит показатель всхожести семян после воздействия стресса в сравнении с оптимальными условиями, к числу проросших относятся семена с размером главного корешка не менее длины семени, а ростка – не менее половины длины семени.

Устойчивость (У) определяли по формуле, где она выражается в %:

$$У = О/К \times 100 \%, \quad (1)$$

где О – число проросших семян после воздействия осмотического или теплового стресса (опыт); К – число проросших семян в оптимальных условиях (контроль).

Индекс комплексной устойчивости (отн. ед.) рассчитывали по формуле:

$$ИКУ = 2 \times а + б, \quad (2)$$

где а – засухоустойчивость, %; б – жаростойкость, % (методика ВИР в изложении Ю.Ф. Осипова, 1980). Математическую обработку данных проводили по методу Б.А. Доспехова (2014) с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 10.

Результаты и их обсуждение. На первом этапе изучали способность прорастания семян на 20 образцах озимого ячменя при воздействии осмотического раствора различных концентраций и температуры окружающей среды для установления наилучшей дифференциации по степени прорастания семян. Всхожесть семян при разных условиях водного дефицита (8, 12 и 14 атм.) имела величины от 3,8 до 76,8 % (рис. 1).

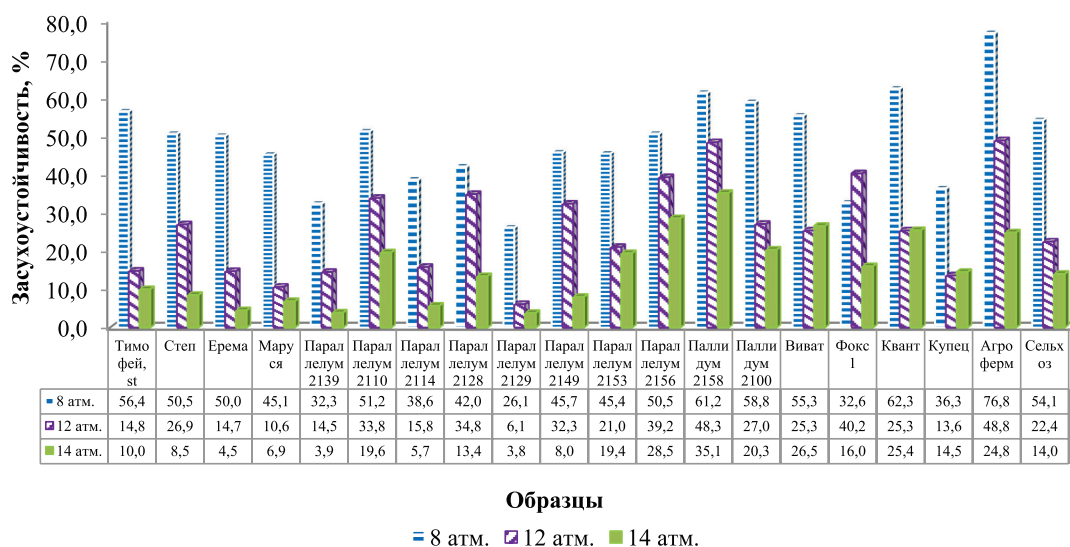


Рис. 1. Засухоустойчивость семян озимого ячменя в зависимости от воздействия осмотического стресса (2022 г.)
Fig. 1. Drought resistance of winter barley seeds depending on the effect of osmotic stress (2022)

Величина засухоустойчивости при концентрации раствора 8 атм. варьировала от 26,1 % (Параллелум 2129) до 76,8 % (Агроферм). Усиление стрессовой нагрузки до 12 и 14 атм. вызвало у образцов значительное снижение всхожести и ростовых значений проростка, значения засухоустойчивости были в пределах – 3,8–48,8 %. Большинство образцов при стрессовой нагрузке 12 и 14 атм. составили группу слабо засухоустойчивых, тогда как при концентрации 8 атм. наблюдается лучшая дифференциация значений.

Устойчивость к действию высоких температур образцов озимого ячменя оценивали на том же сортовом материале. Термотестирование проводили при температуре 52 и 54 °С. Отмечена тенденция, что при усилении теплового стресса всхожесть семян снижается. Так, при температуре воздействия 52 °С значения жаростойкости варьировали от 40,0 % (Параллелум 2129) до 94,2 % (Агроферм), а при 54 °С снизились и варьировали от 4,7 % (Параллелум 2128) до 73,9 % (Параллелум 2156) (рис. 2).

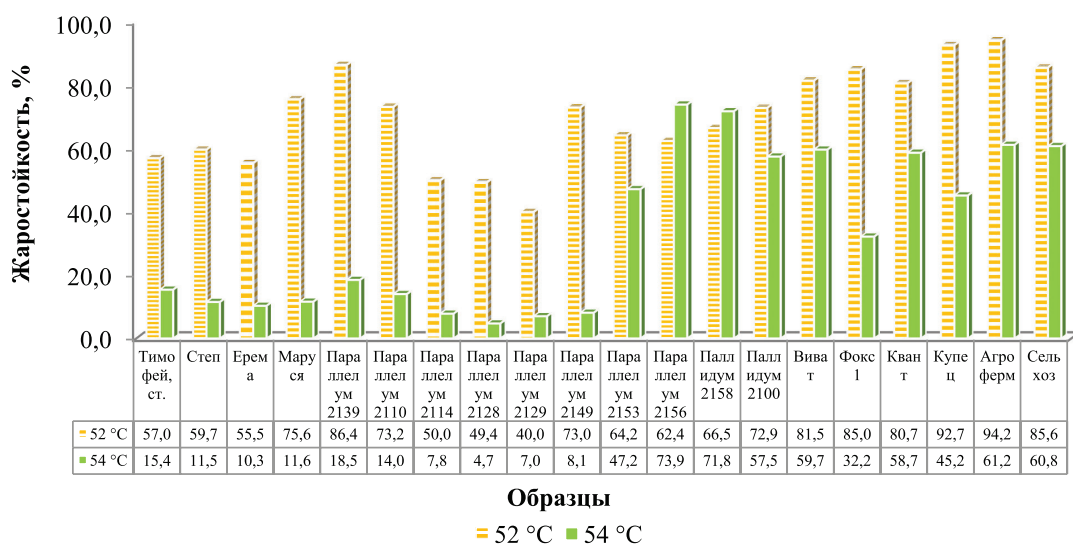


Рис. 2. Жаростойкость образцов озимого ячменя в зависимости от воздействия теплового стресса (2022 г.)
Fig. 2. Heat resistance of winter barley samples depending on the effect of heat stress (2022)

По данным статистического анализа изменчивости признака при осмотическом растворе 8 атм. зафиксированы самые высокие значения

размаха вариации ($R = 50,7\%$) и стандартного отклонения ($\sigma = 12,0\%$), а значения коэффициента вариации – 24,8 % (см. таблицу).

Статистические показатели изменчивости признака «прорастание семян озимого ячменя» по засухоустойчивости и жаростойкости (2022 г.)

Table. Statistical indicators of variability of the trait “germination of winter barley seeds” for drought resistance and heat resistance (2022)

Статистические показатели		Осмотический раствор (сахароза)			Температурный стресс	
		8 атм.	12 атм.	14 атм.	52 °С	54 °С
Среднее по опыту	Среднее значение признака ($\bar{x}$)	48,6	25,8	15,4	70,3	33,9
	Размах вариации (R)	50,7	42,7	31,3	54,2	69,2
	Стандартное отклонение (σ)	12,0	12,3	9,2	15,3	25,2
	Коэффициент вариации	24,8	47,8	59,8	21,8	74,6
	Стандартная ошибка	2,69	2,75	2,06	3,42	5,64

Высокий коэффициент вариации отмечен при 14 атм. – 59,8 %, но при воздействии стресса концентрацией 8 атм. семена проросли большим числом корешков и длиной роста. Поэтому для проведения последующей косвенной оценки относительной засухоустойчивости был использован раствор сахарозы с осмотическим давлением 8 атм.

В исследованиях, когда надо установить значительные различия между образцами, то чем выше изменчивость, тем лучше. Статистический анализ показателя изменчивости признака воздействия теплового стресса зафиксировал наибольший размах вариации ($R = 69,2$ %) и стандартного отклонения ($\sigma = 25,2$ %) при температурном стрессе 54 °С по сравнению с вариантом 52 °С. Наибольшая изменчивость признака наблюдалась при температуре

54 °С (74,6 %). Проведение последующей оценки жаростойкости будет при температурном стрессе 54 °С.

На втором этапе работы был проведен анализ всех 100 образцов (2022 и 2023 гг.) по толерантности к недостатку влаги и действию высоких температур воздуха, в результате которого выделены устойчивые формы. Процент всхожести семян в опыте по сравнению с контролем использовали в качестве критерия отбора, и по этим результатам образцы были разделены на группы устойчивости. На основании исследований по засухоустойчивости в среднем за 2022–2023 гг. образцы относились к группам: среднеустойчивые – 98,0 % и слабоустойчивые – 2,0 %, а по жаростойкости: высокоустойчивые – 13,0 %, среднеустойчивые – 45,0 % и слабоустойчивые – 42,0 % (рис. 3).

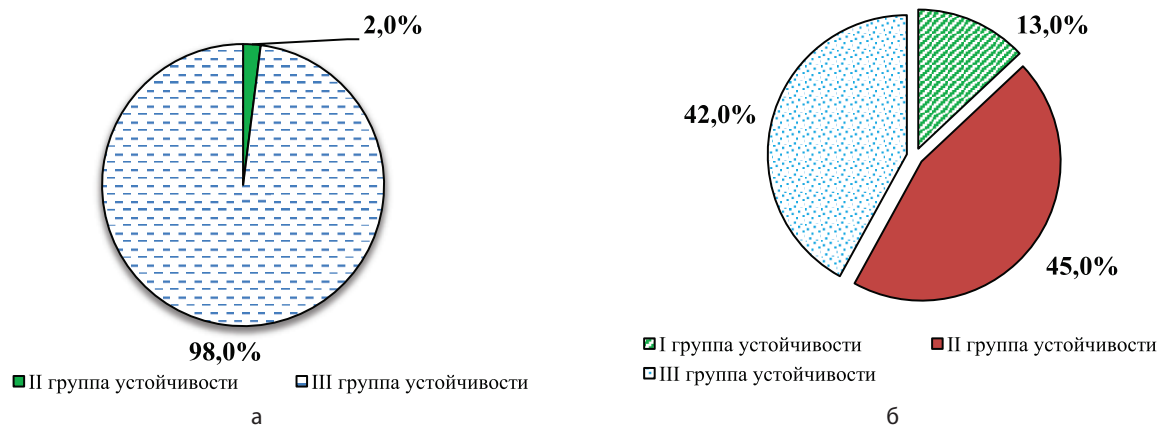


Рис. 3. Распределение образцов озимого ячменя по группам устойчивости (среднее за 2022–2023 гг.): а – засухоустойчивость, б – жаростойкость

Fig. 3. Distribution of winter barley samples according to resistance groups (mean in 2022–2023): a) drought resistance, b) heat resistance

Достоверное превышение значений засухоустойчивости озимого ячменя над стандартом Тимофей (20,7 %) отмечено у образцов HVW 36/72 (51,7 %), Абориген (33,0 %), Cotanici (30,4 %) и Росса (29,9 %) ($HCP_{05} = 8,9$ %) (рис. 4).

Достоверного превышения значений жаростойкости стандарта Тимофей (91,2 %) не выявлено, все образцы находились на уровне и ниже стандарта ($HCP_{05} = 18,2$ %). Максимальные значения жаростойкости отмечены у 13 образцов, которые относятся к группе высокоустойчивых (рис. 4).

Для полноценной оценки устойчивости образцов к недостатку влаги и относитель-

но высоких температур воздуха был использован метод определения индекса комплексной устойчивости, основанный на суммарной оценке способности семян прорастать в растворах сахарозы и после теплового стресса. По итогам комплексной оценки максимальные значения индекса устойчивости имели образцы: Степ (211,9 отн. ед.), HVW 36/72 (157,9 отн. ед.), Explorer5 (135,4 отн. ед.), Абориген (132,1 отн. ед.), Галактион (128,0 отн. ед.), Росса (125,2 отн. ед.), Ronmy (122,8 отн. ед.), Perkins (111,9 отн. ед.), HVW 1427 (110,0 отн. ед.) (рис. 5).

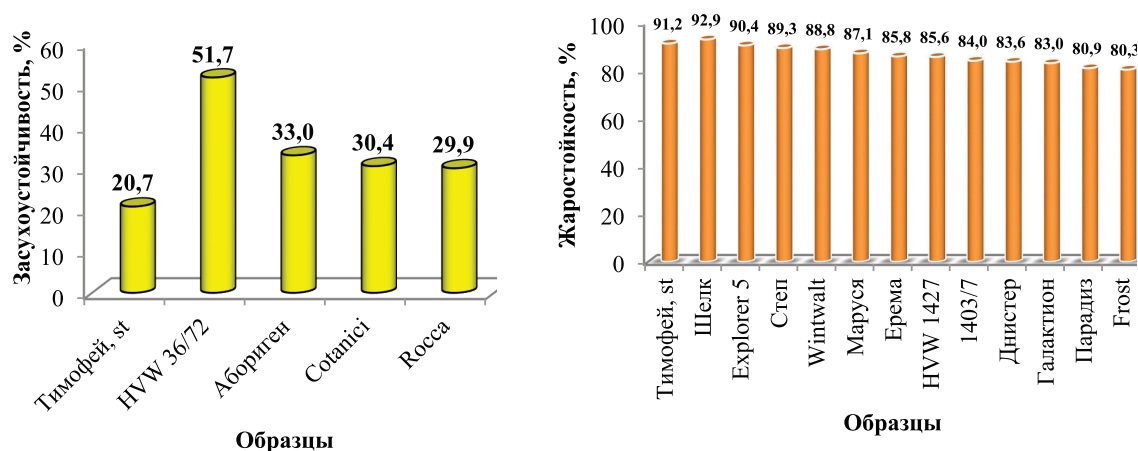


Рис. 4. Выделившиеся образцы озимого ячменя по относительной засухоустойчивости и жаростойкости (среднее за 2022–2023 гг.)

Fig. 4. Winter barley samples identified according to relative drought resistance and heat resistance (mean in 2022–2023)

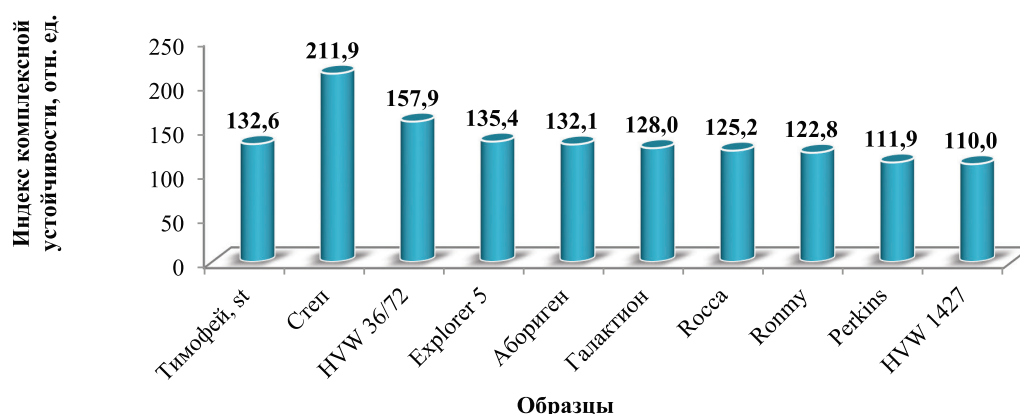


Рис. 5. Выделившиеся образцы озимого ячменя по индексу комплексной устойчивости (среднее за 2022–2023 гг.)

Fig. 5. Winter barley samples identified according to a complex resistance index (mean in 2022–2023)

Образцы Степ (211,9 отн. ед.) и HVW 36/72 (157,9 отн. ед.) достоверно превысили значения индекса устойчивости над стандартом Тимофей – (132,6 отн. ед.) на 25,3–79,3 отн. ед. ($HC_{05} = 22,8$ отн. ед.).

Выводы.

1. В процессе изучения засухоустойчивости и жаростойкости озимого ячменя установлено, что при концентрации раствора сахарозы 8 атм. и температурном стрессе 54 °C наблюда-

лись наиболее широкие диапазоны варьирования всхожести семян, что позволило распределить образцы по группам устойчивости.

2. По комплексной оценке после осмотического и теплового стресса выявлены образцы с высокими значениями устойчивости: Степ (211,9 отн. ед.) и HVW 36/72 (157,9 отн. ед.), которые достоверно превысили стандарт Тимофей на 25,3–79,3 отн. ед.

Библиографические ссылки

- Газе В.Л., Лиховидова В.А., Ионова Е.В. Определение уровня засухоустойчивости образцов озимой мягкой пшеницы прямым и косвенными методами // Зерновое хозяйство России. 2018. № 2(56). С. 25–28.
- Газе В.Л., Лобунская И.А., Костылев П.И., Филиппов Е.Г. Оценка засухоустойчивости образцов ярового ячменя в начальный период развития на растворе осмотиков // Зерновое хозяйство России. 2022. Т. 14, № 4. С. 34–38. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-82-4-34-38
- Донцова А.А., Филиппов Е.Г., Донцов Д.П., Терновая Е.А. Производство ячменя в мире и России // Зерновое хозяйство России. 2016. № 6. С. 7–13.
- Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). Изд. 5-е., перераб. и доп. М.: Альянс, 2014. 351 с.
- Кожушко, Н.Н. Оценка засухоустойчивости полевых культур. // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: методическое руководство. Л.: ВИР, 1988. С. 10–24.
- Кокина Л.П., Щенникова И.Н., Зайцева И.Ю. Оценка коллекционных образцов ячменя на устойчивость к осмотическому стрессу // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2018. Т. 66, № 5. С. 40–44. DOI: 10.30766/2072-9081.2018.66.5.40-44

7. Морозов Н.А., Самсонов И.В., Панкратова Н.А. Оценка исходного материала ярового ячменя на адаптивность к засушливым условиям Ставропольского края // Зерновое хозяйство России. 2021. № 5(77). С. 29–34. DOI: 10.31367/2079-8725-2021-77-5-29-34
8. Юсова О.А., Николаев П.Н., Бендина Я.Б., Сафонова И.В., Анисков Н.И. Стрессоустойчивость сортов ячменя различного агроэкологического происхождения для условий резко-континентального климата // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020. Т. 181, № 4. С. 44–45.
9. Marthandan V., Geetha R., Kumutha K., Renganathan V.G., Karthikeyan A., Ramalingam J. Seed Priming: A Feasible Strategy to Enhance Drought Tolerance in Crop Plants // International Journal of Molecular Sciences. 2020. Vol. 21(21), Article number: 8258. DOI: 10.3390/ijms21218258
10. Mahalingam R., Duhan N., Kaundal R., Smertenko A., Nazarov T., Bregitzer P. Heat and drought induced transcriptomic changes in barley varieties with contrasting stress response phenotypes // Frontiers in Plant Science. 2022. Vol. 13, Article number: 1066421. DOI: 10.3389/fpls.2022.1066421
11. Sallam A., Alqudah A.M., Mona F.A. Dawood, Baenziger P. Stephen, Börner Andreas. Drought Stress Tolerance in Wheat and Barley: Advances in Physiology, Breeding and Genetics Research // International Journal of molecular science. 2019. Vol. 20, Article number: 3137. DOI: 10.3390/ijms20133137

References

1. Gaze V.L., Likhovidova V.A., Ionova E.V. Opredelenie urovnya zasukhoustoichivosti obraztsov ozimoi myagkoi pshenitsy pryamym i kosvennymi metodami [Identification of the drought resistance level of winter common wheat samples by direct and indirect methods] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2018. № 2(56). С. 25–28.
2. Gaze V.L., Lobunskaya I.A., Kostylev P.I., Filippov E.G. Otsenka zasukhoustoichivosti obraztsov yarovogo yachmenya v nachal'nyi period razvitiya na rastvore osmotikov [Estimation of drought resistance of spring barley samples in the initial period of development on an osmotic solution] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2022. Т. 14, № 4. С. 34–38. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-82-4-34-38
3. Dontsova A.A., Filippov E.G., Dontsov D.P., Ternovaya E.A. Proizvodstvo yachmenya v mire i Rossii [Barley production in the world and in Russia] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2016. № 6. С. 7–13.
4. Dospekhov, B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniy) [Methodology of a field trial (with the basics of statistical processing of the study results)]. Izd. 5-e., pererab. i dop. M.: Al'yans, 2014. 351 s.
5. Kozhushko, N.N. Otsenka zasukhoustoichivosti polevykh kul'tur [Diagnostics of plant resistance to stress effects: a methodological recommendation] // Diagnostika ustoichivosti rastenii k stressovym vozdeystviyam: metodicheskoe rukovodstvo. L.: VIR, 1988. С. 10–24.
6. Kokina L.P., Shchennikova I.N., Zaitseva I. Yu. Otsenka kollektсионnykh obraztsov yachmenya na ustoichivost' k osmoticheskomu stressu [Estimation of collection barley samples for osmotic stress resistance] // Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka. 2018. Т. 66, № 5. С. 40–44. DOI: 10.30766/2072-9081.2018.66.5.40-44
7. Morozov N.A., Samsonov I.V., Pankratova N.A. Otsenka iskhodnogo materiala yarovogo yachmenya na adaptivnost' k zasushlivym usloviyam Stavropol'skogo kraia [Estimation of the initial material of spring barley for adaptability to arid conditions of the Stavropol Territory] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2021. № 5(77). С. 29–34. DOI: 10.31367/2079-8725-2021-77-5-29-34
8. Yusova O.A., Nikolaev P.N., Bendina Ya. B., Safonova I.V., Anis'kov N.I. Stressoustoichivost' sortov yachmenya razlichnogo agroekologicheskogo proiskhozhdeniya dlya uslovii rezko-kontinental'nogo klimata [Stress resistance of barley varieties of different agroecological origin in the conditions of a sharply continental climate] // Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii. 2020. Т. 181, № 4. С. 44–45.
9. Marthandan V., Geetha R., Kumutha K., Renganathan V.G., Karthikeyan A., Ramalingam J. Seed Priming: A Feasible Strategy to Enhance Drought Tolerance in Crop Plants // International Journal of Molecular Sciences. 2020. Vol. 21(21), Article number: 8258. DOI: 10.3390/ijms21218258
10. Mahalingam R., Duhan N., Kaundal R., Smertenko A., Nazarov T., Bregitzer P. Heat and drought induced transcriptomic changes in barley varieties with contrasting stress response phenotypes // Frontiers in Plant Science. 2022. Vol. 13, Article number: 1066421. DOI: 10.3389/fpls.2022.1066421
11. Sallam A., Alqudah A.M., Mona F.A. Dawood, Baenziger P. Stephen, Börner Andreas. Drought Stress Tolerance in Wheat and Barley: Advances in Physiology, Breeding and Genetics Research // International Journal of molecular science. 2019. Vol. 20, Article number: 3137. DOI: 10.3390/ijms20133137

Поступила: 26.09.24; доработана после рецензирования: 14.10.24; принята к публикации: 14.10.24.

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. Газе В.Л. – концептуализация исследования, проведение лабораторных опытов; Лобунская И.А. – проведение лабораторных опытов, сбор данных и подготовка рукописи; Черпакова Е.Ю., Яновская Н.В. – проведение лабораторных опытов; Костылев П.И., Донцова А.А. – анализ данных и их интерпретация.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.