УДК 632.4.01/.08:633.11: 631.524.86

DOI: 10.31367/2079-8725-2025-99-4-105-112

ЮВЕНИЛЬНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ И ЛИНИЙ ПШЕНИЦЫ СЕЛЕКЦИИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ГАУ К ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫМ БОЛЕЗНЯМ

Т. П. Колесникова¹, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник НИЛ «Защита растений», ORCID ID: 0000-0003-3029-8621;

Н. М. Терёхин¹, младший научный сотрудник НИЛ «Селекция зерновых культур», ORCID ID: 0000-0002-7989-4769:

Ю. В. Зеленева², доктор биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории микологии и фитопатологии, zelenewa@mail.ru, ORCID ID: 0000-0001-9716-288X;

 А. Конькова³, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории иммунитета растений к болезням, ORCID ID: 0000-0001-8607-2301;

Н. М. Коваленко², кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории иммунитета растений к болезням, ORCID ID: 0000-0001-9577-8816

¹ФГБОУ ВО «Дальневосточный государственный аграрный университет»,

675000, г. Благовещенск, ул. Политехническая, д. 86; e-mail: zr@dalgau.ru;

²ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений»,

196608, г. Санкт-Петербург, г. Пушкин, ш. Подбельского, д. 3; e-mail: zelenewa@mail.ru;

^зФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»,

410010, г. Саратов, ул. Тулайкова, д. 7; e-mail: raiser_saratov@mail.ru

Исследования проводили с целью оценки устойчивости районированных сортов и линий яровой мягкой пшеницы селекции Дальневосточного ГАУ к возбудителям септориоза, бурой и стеблевой ржавчинам, темно-бурой пятнистости и пиренофорозу; а также идентификации в генотипе сортов доминантных/рецессивных аллелей генов Tsn1 и Snn1. Иммунологические испытания сортов и линий мягкой пшеницы проходили в 2025 г. в лабораторных условиях во Всероссийском НИИ защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург) и ФАНЦ Юго-Востока (г. Саратов). Материалом для исследований служили 6 сортов и 6 селекционных линий яровой мягкой пшеницы селекции Дальневосточного ГАУ. В результате исследований были выявлены различные уровни устойчивости образцов к патогенам. Устойчивость к Zymoseptoria tritici проявили 2 сорта (Даль-ГАУ 2, Амурская 1495) и 3 селекционные линии (КСИ-6-24, КСИ-21-24, КСИ-26-24). Линия КСИ-25-24 продемонстрировала устойчивость к Parastagonospora nodorum. К P. pseudonodorum устойчивыми оказались 3 линии (КСИ-6-24, КСИ-21-24, КСИ-25-24). Высокую устойчивость к Septoria triticicola проявили линии КСИ-6-24 и КСИ-21-24, а сорт Амурская 90 и линии КСИ-22-24 и КСИ-25-24 показали устойчивость. С помощью молекулярных маркеров Xfcp623 и Xfcp624, определяющих чувствительность растений к токсинам P. nodorum и *P. pseudonodorum* (*ToxA* и *Tox1*), установлено, что сорта ДальГАУ 1, ДальГАУ 2, ДальГАУ 4, Амурская 90 и Амурская 1495, а также линии КСИ-6-24, КСИ-22-24 и КСИ-25-24 имеют защиту от *ToxA* благодаря рецессивному аллелю tsn1. Сорт ДальГАУ 4 и линии КСИ-21-24, КСИ-22-24 и КСИ-25-24 несут рецессивный аллель snn1, обеспечивая защиту от токсина Tox1. Кроме того, сорта ДальГАУ 3 и ДальГАУ 4, а также линии КСИ-6-24, КСИ-22-24 и КСИ-25-24 продемонстрировали умеренную устойчивость (МR) к бурой ржавчине. Сорт Амурская 1495 и линия КСИ-35-24 проявили умеренную устойчивость (MR), в то время как линия КСИ-26-24 показала устойчивость (R) к стеблевой ржавчине. Устойчивую реакцию (R) к *Pyrenophora tritici-repentis* продемонстрировали 4 сорта (ДальГАУ 1, ДальГАУ 2, Амурская 90, Амурская 1495) и одна селекционная линия (КСИ-26-24). Устойчивость на стадии проростков к Bipolaris sorokiniana проявили сорта ДальГАУ 3 и ДальГАУ 4, а также линии КСИ-22-24 и КСИ-25-24.

Ключевые слова: Zymoseptoria tritici, Parastagonospora nodorum, P. pseudonodorum, Septoria triticicola, Bipolaris sorokiniana, Puccinia triticina, Puccinia graminis, Pyrenophora tritici-repentis, молекулярно-генетический анализ, ПЦР, пшеница, фитопатогенные грибы.

Для цитирования: Колесникова Т. П., Терехин Н. М., Зеленева Ю. В., Конькова Э. А., Коваленко Н. М. Ювенильная устойчивость сортов и линий пшеницы селекции Дальневосточного ГАУ к листостебельным болезням // Зерновое хозяйство России. 2025. Т. 17, № 4. С. 105-112. DOI: 10.31367/2079-8725-2025-99-4-105-112.



JUVENILE RESISTANCE OF WHEAT VARIETIES AND LINES DEVELOPED BY THE FAR EASTERN SAU TO LEAF AND STEM DISEASES

T. P. Kolesnikova¹, Candidate of Biological Sciences, leading researcher of the laboratory

"Plant protection", ORCID ID: 0000-0003-3029-8621;

N. M. Terekhin¹, junior researcher of the laboratory "Breeding of grain crops",

ORCID ID: 0000-0002-7989-4769;

Yu. V. Zeleneva², Doctor of Biological Sciences, associate professor, senior researcher of the laboratory for mycology and phytopathology, zelenewa@mail.ru, ORCID ID: 0000-0001-9716-288X; **E. A. Kon'kova**³, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory

for plant immunity to diseases, ORCID ID: 0000-0001-8607-2301;

N. M. Kovalenko², Candidate of Biological Sciences, senior researcher of the laboratory for plant immunity to diseases, ORCID ID: 0000-0001-9577-8816

¹FSBEI HE "Far Eastern State Agrarian University",
675000, Blagoveshchensk, Politekhnicheskaya Str., 86; e-mail: zr@dalgau.ru;

²FSBSI "All-Russian Institute of Plant Protection" (VIZR),
196608, St. Petersburg, Pushkin, Podbelsky Av., 3; e-mail: zelenewa@mail.ru;

³FSBSI "Federal Center of Agriculture Research of the South- East Region",
410010, Saratov, Tulaykov Str., 7; e-mail: raiser_saratov@mail.ru

The current study was conducted to estimate the resistance of zoned spring common wheat varieties and lines developed by the Far Eastern SAU to the pathogens of leaf blotch, brown and stem rust, dark brown blotch and net blotch; as well as to identify dominant/recessive alleles of the Tsn1 and Snn1 genes in the genotype of varieties. Immunological tests of common wheat varieties and lines were conducted in the laboratory conditions at the All-Russian RI of Plant Protection (VIZR, St. Petersburg) and the FARC of South-East (Saratov) in 2025. The objects for the study were 6 spring common wheat varieties and 6 lines developed by the Far Eastern SAU. As a result, there have been identified different resistance levels of the samples to pathogens. Resistance to Zymoseptoria tritici was shown by 2 varieties ('DalGAU 2', 'Amurskaya 1495') and 3 breeding lines ('KSI-6-24', 'KSI-21-24', 'KSI-26-24'). The line 'KSI-25-24' has demonstrated resistance to *Parastagonospora nodorum*. Three lines 'KSI-6-24', 'KSI-21-24' and 'KSI-25-24' were resistant to P. pseudonodorum. High resistance to Septoria triticicola was demonstrated by the lines 'KSI-6-24' and 'KSI-21-24', and the variety 'Amurskaya 90' and the lines 'KSI-22-24' and 'KSI-25-24' showed ordinary resistance. Using the molecular markers Xfcp623 and Xfcp624, which determine plant sensitivity to the toxins of P. nodorum and P. pseudonodorum (ToxA and Tox1), there has been established that the varieties 'DalGAU 1', 'DalGAU 2', 'DalGAU 4', 'Amurskaya 90' and 'Amurskaya 1495', as well as the lines 'KSI-6-24', 'KSI-22-24' and 'KSI-25-24' have protection from ToxA due to the recessive tsn1 allele. The variety 'DalGAU 4' and the lines 'KSI-21-24', 'KSI-22-24' and 'KSI-25-24' carry the recessive snn1 allele, providing protection from the toxin Tox1. In addition, the varieties 'DalGAU 3' and 'DalGAU 4', as well as the lines 'KSI-6-24', 'KSI-22-24' and 'KSI-25-24' have demonstrated moderate resistance (MR) to leaf rust. The variety 'Amurskaya 1495' and the line 'KSI-35-24' have shown moderate resistance (MR), while the line 'KSI-26-24' showed resistance (R) to stem rust. Four varieties 'DalGAU 1', 'DalGAU 2', 'Amurskaya 90', 'Amurskaya 1495' and one breeding line 'KSI-26-24' have demonstrated a resistant reaction (R) to Pyrenophora tritici-repentis. The varieties 'DalGAU 3' and 'DalGAU 4', as well as the lines 'KSI-22-24' and' KSI-25-24' have shown resistance to Bipolaris sorokiniana at the sprouting stage.

Keywords: Zymoseptoria tritici, Parastagonospora nodorum, P. pseudonodorum, Septoria triticicola, Bipolaris sorokiniana, Puccinia triticina, Puccinia graminis, Pyrenophora tritici-repentis, molecular genetic analysis, PCR, wheat, phytopathogenic fungi.

Введение. В структуре посевных площадей Амурской области зерновые занимают 20%. Пшеница и ячмень – это главные сменные культуры, высеваемые в соевых севооборотах региона, которые обеспечивают последующую высокую урожайность сои и имеют важное кормовое значение для животноводства и птицеводства области (URL: https://agro. amurobl.ru/).

Важнейшими факторами, ограничивающими рост урожайности зерновых культур, являются болезни (Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Амурской области, 2025). По данным территориального Россельхозцентра, в пшеничных агроценозах ежегодно фиксируются корневые гнили (возбудители: Bipolaris sorokiniana, Gibellina cerealis и др.), бурая (Puccinia triticina) и стеблевая ржавчины (Puccinia graminis), пыльная (Ustilago tritici) и твердая головни (Tilletia caries), септориоз (Zymoseptoria tritici, Parastagonospora spp.), фузариоз колоса (Fusarium spp.) с разной степенью распространения и развития болезни. в 2024 г. зараженность корневыми гнилями отмечалась на 11,77 тыс. га, бурой ржавчиной – на 11,55 тыс. га, септориозом колоса – на 1,64 тыс. га, листьев – на 4,89 тыс. га, гельминтоспориозом – на 12,11 тыс. га, фузариозом колоса – на 4,24 тыс. га обследованных сельскохозяйственных площадях (Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Амурской области, 2025).

Поражение фитопатогенами не только снижает урожайность на 20–30 %, а в годы эпифитотий может достигать 80 %, но и ухудшает его качество. Высокой вредоносности грибных патогенов способствует муссонный климат региона (обильные дожди, высокая температура и повышенная влажность воздуха во второй половине вегетации) (Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Амурской области, 2025).

Грибы *P. nodorum, P. pseudonodorum* и *Pyrenophora tritici-repentis* известны своей способностью производить некротрофные эффекторы (necrotrophic effectors – NEs), включая специфичные для хозяина токсины (host selective toxins – HSTs), которые играют роль факторов патогенности (Kariyawasam et. al., 2023; Waites et al., 2025).

В настоящее время четыре гена, кодирующие NEs у P. nodorum, были клонированы и функционально охарактеризованы. Это ToxA, Tox1, Tox267 и Tox3. Показано, что они присутствуют у P. pseudonodorum (ToxA, Tox1, Tox3), а также у P. tritici-repentis (ToxA). Идентифицировано 9 взаимодействий NEs грибов с генами чувствительности к ним у пшеницы: ToxA - Tsn1, Tox1 - Snn1, Tox267 - Snn2, Tox3 - Snn3-B1, Tox3 - Snn3-D1, Tox4 - Snn4, Tox5 - Snn5, Tox267 - Snn6 и Tox267 - Snn7 (Friesen and Faris, 2021; Richards et. al., 2022).

Снижение урожайности в результате поражения болезнями может быть частично решено при использовании сортов с различной степе-

нью устойчивости (от иммунных до толерантных, адаптированных к экстремальным условиям среды, а также включающих хозяйственно ценные признаки). Поэтому селекция и внедрение в производство сортов, обладающих устойчивостью к заболеваниям, является приоритетной задачей для обеспечения стабильных и высоких урожаев. В условиях Амурской области иммунологическая дифференциация сортов и линий зерновых культур до последнего времени не проводилась. Цель исследований – оценить устойчивость районированных сортов и линий яровой мягкой пшеницы селекции Дальневосточного ГАУ к возбудителям септориоза, бурой и стеблевой ржавчинам, темно-бурой пятнистости и пиренофорозу; а также идентифицировать в генотипе сортов доминантные/рецессивные аллели генов *Tsn1* и Snn1.

Материалы и методы исследований. Иммунологические испытания сортов и линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) проводили в 2025 г. в лабораторных условиях во Всероссийском НИИ защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург) и ФАНЦ Юго-Востока (г. Саратов). Изучен генетический потенциал селекционных образцов.

Материалом для иммунологических исследований в инфекционных питомниках служили 6 сортов (ДальГАУ 1, ДальГАУ 2, ДальГАУ 3, ДальГАУ 4, Амурская 90, Амурская 1495) и 6 селекционных линий яровой мягкой пшеницы селекции Дальневосточного ГАУ (КСИ-6-24, КСИ-21-24, КСИ-22-24, КСИ-26-24, КСИ-35-24).

Для лабораторной оценки растения выращивали в пластиковых вазонах емкостью 20 см³ по 10 семян одного сорта в трехкратной повторности при температуре 20–22 °C, освещенности около 3000 лк и фотопериоде 16 ч день / 8 ч ночь. Для создания необходимых условий выращивания растений использовали климатическую камеру (MLR-352H-PE «Panasonic», Япония). 8–10-суточные проростки пшеницы, выращенные в сосудах с почвой, заражали споровой суспензией грибов, которую наносили с помощью пульверизатора; расход суспензии – 100 мл/м2 посевов пшеницы. В суспензию добавляли поверхностно-активное вещество (Твин-20) в количестве 1–2 капель на каждые 100 мл. Инокулированные растения на двое суток помещали в темную влажную камеру при 20-22 °C, затем возвращали в климатическую камеру с первоначальным режимом.

Для инокуляции бурой (*P. triticina*) и стеблевой (*P. graminis*) ржавчиной использовали популяции грибов, собранные в 2024 г. в Саратовской области. Исследования проводили по методике Л. А. Михайловой с соавт. (Gultyaeva et al., 2023). Лабораторную оценку осуществляли через 8–10 суток с момента инокуляции, используя шкалы Е. В. Mains с соавт. и Е. С. Stakman с соавт. (Судникова и др., 2025) соответственно. Реакции растений на заражение болезнями обозначали баллами: 0 – отсут-

ствие симптомов; 0; – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом (устойчивые, R); 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом (умеренно устойчивые, MR); 3 – пустулы среднего размера без некроза (умеренно восприимчивые, MS); 4 – крупные пустулы без некроза (восприимчивые, S); X – пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы (SS).

При лабораторной оценке селекционного материала на устойчивость/восприимчивость к септориозу инокулюмом служила споровая смесь изолятов грибов из коллекции ФГБНУ Всероссийского НИИ института защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург – Пушкин): Z. tritici (номера изолятов: 73-22-Z.t., 80-22-Z.t.), P. nodorum (149-22-P.n_ToxA, 150-22-P.n_Tox1, 24-23-1-P.n Tox3+Tox267), Р. pseudonodorum 90-23-4-P.ps._Tox1, (95-23-1-*P.ps._ToxA*, $72-22-5-Pps._Tox1+Tox3),$ Septoria triticicola (157-21-S.tritic., 155-21-S.tritic.). Для оценки устойчивости к септориозу в лабораторных условиях пользовались модифицированной шкалой Саари – Прескотта (Saari & Prescott) (Kokhmetova et al., 2024). Сорта делили на пять групп: RR – высоко устойчивые (интенсивность поражения < 11 %), R – устойчивые (11–20 %), MS – умеренно восприимчивые (21–40 %), S восприимчивые (41-70 %), HS – высоко восприимчивые (71–100 %).

Инокулюмы *P. tritici-repentis* (*ToxA*) и *B. sorokiniana*, которые использовали для заражения растений в лабораторных условиях, состояли из смеси нескольких изолятов каждого гриба, полученных в 2024 г. из коллекции ВИЗР. Материал *P. tritici-repentis* был собран в Саратовской области, *B. sorokiniana* – в Ленинградской области.

Для фитопатологической оценки растений, зараженных *P. tritici-repentis*, использовали шкалу, характеризующую степень развития некрозов и хлорозов (Конькова и др., 2023). Баллы 1/0 (хлороз/некроз) и 1/1 свидетельствовали об устойчивости образца пшеницы (R); 1/2, 2/1, 2/2 – умеренной устойчивости (MR); 2/3, 2/4 – умеренной восприимчивости (MS); 3/2, 3/3, 3/4 – восприимчивости (S); 4/3, 4/4, 4/5, 5/4, 5/5 – высокой восприимчивости (HS) к патогену.

При оценке устойчивости пшеницы к *В. sorokiniana* применяли шкалу, разработанную в ВИЗР (Конькова и др., 2023), где балл 1 – листья зеленые, с точечными пятнами темно-бурого цвета (устойчивость, R); 2 – листья зеленые, пятна размером до 1 мм (средняя устойчивость, МR); 3 – темно-бурые пятна до 2 мм, сливающиеся (умеренная восприимчивость, MS); 4 – листья хлоротичные, темно-бурые пятна достигают 3 мм (восприимчивость, S); 5 – листья хлоротичные, пятна более 3 мм, мацерация тканей (высокая восприимчивость, HS) (Конькова и др., 2023).

Геномную ДНК из листьев 5-суточных проростков пшеницы выделяли стандартным методом CTAB/хлороформ (Doyle and Doyle, 1990). Амплификацию геномной ДНК проводили в 25 мкл реакционной смеси: 2 мкл геномной ДНК (25 нг, допустимо от 2 до 50 нг), 1 мкл каждого праймера (10 рМ/мкл) (3AO «Евроген», Россия), 0,5 мкл смеси dNTPsmix (10 мМ, водный раствор dCTP, dGTP, dTTP и dATP) («TransGen», Китай), 0,55 мкл MgCl $_2$ (100 мМ), 0,5 мкл BioTaq ДНК-полимераза (5U, 5 ед/мкл) (3AO «Диалат Лтд.», Россия), 2,5 мкл 10½ ПЦРбуфера (ООО «Биолабмикс», Россия), 17 мкл ddH $_2$ O. ПЦР осуществляли в амплификаторе C1000 TouchThermalCycler («Bio-Rad», США).

Скрининг образцов наличие Tsn1 проводили при помощи пары праймеров *Xfcp623(F)* И *Xfcp623(R)* 5''-CTATTCGTAATĆGTGCCTTCĊG-3' и 5'-CCTTCTCTCACCGCTATCTCATC-3'. Наличие продукта амплификации маркера указывало на присутствие доминантного аллеля *Tsn1* (восприимчивость растения к белку-токсину гриба ТохА), отсутствие – на наличие рецессивного аллеля tsn1 (устойчивость растения к ToxA) (Faris et al., 2010). Условия ПЦР были следующими: 3 мин при 94 °C; 30 с при 94 °C, 30 с при 60 °C, 1 мин при 72 °C (45 циклов); 72 °C при 5 мин (последний этап элонгации). Размер ампликона составлял 380 п.н. (Faris et al., 2010).

При скрининге на присутствие гена *Snn1* (Bertucci et al., 2014) использовали праймеры *Xfcp624(F)* и *Xfcp624(R)* –

5′-GTGCTGCTAAATGGATTCCTAAGC-3′ и 5′-ССАААСТGGСААААGATTGAGC-3′. Присутствие ампликона размером 345 п.н. свидетельствовало о восприимчивости растения к белку-токсину гриба Tox1, отсутствие – о наличии рецессивного аллеля snn1, то есть об устойчивости к Tox1. Условия ПЦР: 5 мин при 94 °C; 30 с при 94 °C, 30 с при 65 °C, 1 мин 30 с при 72 °C (35 циклов); 72 °C при 7 мин (последний этап элонгации) (Bertucci et al., 2014).

Амплифицированные фрагменты разделяли методом электрофореза в 1,5 %-м агарозном геле. Размер фрагментов определяли с использованием ДНК-маркера Gene Ruler 100 bp («Thermo Fisher Scientific», США).

Статистическую обработку данных осуществляли в программе STATISTICA 12 («StatSoft, Inc.», США). Рассчитывали среднее поражение листовой пластины болезнями (*M*) и стандартные отклонения (±SD).

Результаты и их обсуждение. При заражении образцов пшеницы видом *Z. tritici* устойчивость проявили два сорта (ДальГАУ 2, Амурская 1495) и 3 селекционные линии (КСИ-6-24, КСИ-21-24, КСИ-26-24) (33,3 % от изученных) (табл. 1). Остальные сортообразцы, находящиеся в испытании, были охарактеризованы как умеренно восприимчивые (МЅ). Их степень поражения фитопатогеном не превышала 40 %.

Таблица 1. Интенсивность поражения септориозом (%) селекционного материала яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) (*M*±SD)

Table 1. Blotch intensity (%)
of the breeding material of spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) (*M*±SD)

of the breeding material of spring common wheat (Thacam acsuvam E.) (M200)						
Название/селекционный	Лабораторная оценка, %					
номер линии	Zymoseptoria	Parastago-nospora nodorum	Parastago-nospora pseudonodorum	Septoria		
(идентифицированные гены)	tritici	(ToxA, Tox1, Tox3, Tox267)	(ToxA, Tox1, Tox3)	triticicola		
Сорта пшеницы						
ДальГАУ 1 (<i>tsn1</i> , <i>Snn1</i>)	24±5,5 (MS)	40±10,0 (MS)	40±10,0 (MS)	27±2,7 (MS)		
ДальГАУ 2 (<i>tsn1</i> , <i>Snn1</i>)	17±2,7 (R)	32±4,5 (MS)	68±4,5 (S)	26±5,5 (MS)		
ДальГАУ 3 (<i>Tsn1</i> , <i>Snn1</i>)	26±4,2 (MS)	50±0,0 (S)	30±0,0 (MS)	25±0,0 (MS)		
ДальГАУ 4 (<i>tsn1</i> , <i>snn1</i>)	30±6,1 (MS)	27±2,7 (MS)	40±0,0 (MS)	24±4,2 (MS)		
Амурская 90 (<i>tsn1</i> , <i>Snn1</i>)	28±2,7 (MS)	40±0,0 (MS)	62±11,0 (S)	17±0,0 (R)		
Амурская 1495 (tsn1, Snn1)	15±5,0 (R)	42±4,5 (MS)	68±4,5 (S)	34±5,5 (MS)		
Селекционные линии						
КСИ-6-24 (tsn1, Snn1)	13±4,5 (R)	40±0,0 (MS)	19±4,5 (R)	8±2,2 (RR)		
КСИ-21-24 (Tsn1, snn1)	15±0,0 (R)	27±2,7 (MS)	17±2,7 (R)	8±2,2 (RR)		
КСИ-22-24 (tsn1, snn1)	40±0,0 (MS)	27±2,7 (MS)	40±0,0 (MS)	17±2,7 (R)		
КСИ-25-24 (tsn1, snn1)	34±8,2 (MS)	19±2,7 (R)	16±2,2 (R)	12±2,7 (R)		
КСИ-26-24 (Tsn1, Snn1)	16±2,2 (R)	35±5,0 (MS)	24±5,5 (MS)	30±0,0 (MS)		
КСИ-35-24 (<i>Tsn1</i> , <i>Snn1</i>)	40±0,0 (MS)	40±0,0 (MS)	26±5,5 (MS)	40±0,0 (MS)		

Примечание. Лабораторные испытания проведены в 2025 г. во Всероссийском НИИ защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург). RR – высоко устойчивые, R – устойчивые, MS – умеренно восприимчивые, S – восприимчивые.

Устойчивостью к *P. nodorum* обладала линия КСИ-25-24 (8,3 % от изученных) (см. табл. 1). Сорт ДальГАУ 3 поразился на 50 %, что позволило отнести его в группу восприимчивых (S). Остальные сорта и линии проявили умеренную восприимчивость (MS) к фитопатогену.

Три линии, или 25 %, обладали устойчивостью (R) к *P. pseudonodorum* (КСИ-6-24, КСИ-21-24, КСИ-25-24). К *S. triticicola* две линии

(КСИ-6-24, КСИ-21-24) проявили высокую устойчивость (RR), один сорт (Амурская 90) и две линии (КСИ-22-24, КСИ-25-24) – устойчивость (R) (всего 25 % от изученных).

Спомощью молекулярных маркеров *Xfcp623* и *Xfcp624* детектировали присутствие аллелей *Tsn1* и *Snn1*, контролирующих чувствительность к токсинам *P. nodorum* и *P. pseudonodorum ToxA* и *Tox1* (см. табл. 1, рис. 1).

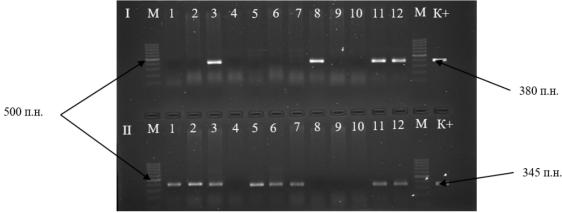


Рис. 1. *I дорожка* – электрофореграмма продуктов амплификации, полученная с помощью праймеров Xfcp623F/Xfcp623R, специфичных для гена Tsn1 (A); II дорожка – электрофореграмма продуктов амплификации, полученная с помощью праймеров Xfcp624F/Xfcp624R, специфичных для гена Snn1, у сортообразцов мягкой пшеницы (Triticum aestivum L.). 1 – Амурская 1495, 2 – ДальГАУ 1, 3 – ДальГАУ 3, 4 – ДальГАУ 4, 5 – Амурская 90, 6 – ДальГАУ 2, 7 – KCH-6-24, 8 – KCH-21-24, 9 – KCH-22-24, 10 – KCH-25-24, 11 – KCH-26-24, 12 – KCH-35-24. Положительный контроль (К+) – сорт Glenlea (I) и сорт Мироновская 808 (II). Размер диагностического фрагмента 380 п.н. (I) и 345 п.н. (II). М – ДНК-маркер Step100 plus (ООО «Биолабмикс», Россия) Fig. 1. Lane I – electropherogram of amplification products obtained using primers Xfcp623F/Xfcp623R specific for the Tsn1 gene (A); Lane II – electropherogram of amplification products obtained using primers Xfcp624F/Xfcp624R specific for the Snn1 gene in common wheat varieties (Triticum aestivum L.). 1 – 'Amurskaya 1495', 2 – 'DalGAU 1', 3 – 'DalGAU 3', 4 – 'DalGAU 4', 5 – 'Amurskaya 90', 6 – 'DalGAU 2', 7 – 'KSI-6-24', 8 – 'KSI-21-24', 9 – 'KSI-22-24', 10 – 'KSI-25-24', 11 – 'KSI-26-24', 12 – 'KSI-35-24'. Positive control (K+) – the variety 'Glenlea' (I) and the variety 'Mironovskaya 808' (II). The size of the diagnostic fragment is 380 bp (I) and 345 bp (II). M – DNA marker Step100 plus ("Biolabmix" LLC, Russia).

У сорта ДальГАУ 3 и селекционных линий КСИ-21-24, КСИ-26-24, КСИ-35-24 (33,3 % от числа изученных), контроля Glenlea – носителя *Tsn1* для маркера *Хfcp623* амплифицировался фрагмент 380 п.н. (Faris et al., 2010), который ассоциирован с геном Tsn1, чувствительным к токсину грибов ТохА (см. табл. 1, рис. 1). Генотипы остальных 5 сортов и 3 линий (66,7 % от числа изученных) содержали рецессивный аллель tsn1. Таким образом, сорта ДальГАУ 1, ДальГАУ 2, ДальГАУ 4, Амурская 90, Амурская 1495 и селекционные линии КСИ-6-24, КСИ-22-24, КСИ-25-24 защищены от ТохА на генетическом уровне благодаря наличию рецессивного аллеля tsn1. Токсин PtrToxA характерен не только для P. nodorum и P. pseudonodorum, но для опасного фитопатогена Pyrenophora tritici-repentis и вызывающего желтую пятнистость, или пиренофороз, пшеницы (Kumarbaeva et al., 2022). Полученные результаты позволяют предположить наличие генетической защиты у районированных сортов от токсина ТохА, синтезируемого тремя фитопатогенами.

У 5 сортов (ДальГАУ 1, ДальГАУ 2, ДальГАУ 3, Амурская 90, Амурская 1495) и трех линий пшеницы (КСИ-6-24, КСИ-26-24, КСИ-35-24) был выявлен фрагмент ожидаемого размера 345 п.н.

(Bertucci et al., 2014) после амплификации их ДНК с праймером *Xfcp624* (66,7 % от изученных). Один сорт (ДальГАУ 4) и три селекционные линии (КСИ-21-24, КСИ-22-24, КСИ-25-24) несут рецессивный аллель *snn1*. Таким образом, селекционный материал имеет генетическую защиту от токсина *Tox1 P. nodorum* и *P. pseudonodorum* (см. табл. 1, рис. 1).

Сорт ДальГАУ 4 и селекционные линии пшеницы КСИ-22-24 и КСИ-25-24 обладают генетической защитой от токсинов грибов *ТохА* и *Тох1*, так как обладают рецессивными аллелями генов *tsn1* и *snn1* (25 % от изученных).

При искусственном заражении популяцией возбудителя бурой ржавчины (*P. triticina*) в лабораторных условиях два сорта (ДальГАУ 3, ДальГАУ 4) и три селекционные линии (КСИ-6-24, КСИ-22-24, КСИ-25-24) (41,7% от изученных образцов пшеницы) продемонстрировали умеренную устойчивость к фитопатогену (МR) с баллом поражения 2 (см. табл. 2).

В результате лабораторной оценки сорт Амурская 1495 и линия КСИ-35-24 характеризовались умеренной устойчивостью (МR), линия КСИ-26-24 – устойчивостью (R) к популяции возбудителя стеблевой ржавчины (*P. graminis*) (см. табл. 2).

Таблица 2. Интенсивность поражения листовыми болезнями селекционного материала мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) (*M*±SD)

Table 2. Damage intensity of the breeding material of spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) by foliar diseases (*M*±SD)

Название/	Лабораторная оценка, балл					
селекционный	Puccinia triticina	Puccinia graminis	Pyrenophora tritici-repentis	Bipolaris sorokiniana		
номер линии	T decima triticina	T decima grammis	T yrenophora third-repentis	Bipolaris sorokimaria		
Сорта пшеницы						
ДальГАУ 1	3 (MS)	3 (MS)	1/1 (R)	3 (MS)		
ДальГАУ 2	3 (MS)	3 (MS)	1/1 (R)	3 (MS)		
ДальГАУ 3	2 (MR)	3 (MS)	2/2 (MR)	1 (R)		
ДальГАУ 4	2 (MR)	3 (MS)	2/2 (MR)	1 (R)		
Амурская 90	3 (MS)	4 (S)	1/1 (R)	3 (MS)		
Амурская 1495	4 (S)	2 (MR)	1/1 (R)	3 (MS)		
Селекционные линии						
КСИ-6-24	2 (MR)	3 (MS)	2/2 (MR)	3 (MS)		
КСИ-21-24	3 (MS)	3 (MS)	2/2 (MR)	3 (MS)		
КСИ-22-24	2 (MR)	3 (MS)	2/2 (MR)	2 (MR)		
КСИ-25-24	2 (MR)	3 (MS)	3/2 (S)	2 (MR)		
КСИ-26-24	3 (MS)	1 (R)	1/1 (R)	3 (MS)		
КСИ-35-24	3 (MS)	2 (MR)	2/2 (MR)	3 (MS)		

Примечание. Лабораторные исследования по оценке селекционного материала к бурой (Р. triticina) и стеблевой (Р. graminis) ржавчинам – в 2025 г. в ФАНЦ Юго-Востока (г. Саратов), лабораторные исследования по оценке селекционного материала к пиренофорозу (Р. tritici-repentis) и темно-бурой пятнистости (В. sorokiniana) – в 2025 г. во Всероссийском НИИ защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург). RR – высоко устойчивые, R – устойчивые, MR – умеренно восприимчивые, S – восприимчивые.

Можно предположить наличие у перечисленных линий и сортов эффективных *Lr*-и *Sr*-генов, обеспечивающих устойчивость к возбудителям бурой и стеблевой ржавчин. Что требует дополнительного исследования.

По результатам лабораторных испытаний устойчивую реакцию (R) к *P. tritici-repentis* проявили 4 сорта (ДальГАУ 1, ДальГАУ 2, Амурская 90, Амурская 1495) и одна селекционная линия (КСИ-26-24) (см. таблицу 2). Линия КСИ-25-24 охарактеризована как восприимчивая (S). Остальные сорта и линии, находящиеся в испытании, проявили умеренную устойчивость (MR).

Устойчивостью (R) в стадии проростков к В. sorokiniana обладали два сорта (ДальГАУ 3, ДальГАУ 4) и две селекционные линии (КСИ-22-24, КСИ-25-24) (33,3 % от изученных образцов) (см. табл. 2).

В целом по результатам лабораторной оценки была установлена устойчивость сортов и селекционных линий пшеницы к 8 возбудителям болезней. Причем многие образцы обладали комплексной устойчивостью. Особенно следует отметить сорта и линии пшеницы, обладающие устойчивостью сразу к трем опасным фитопатогенам. Например, сорта Амурская 1495, ДальГАУ 3, ДальГАУ 4 и селекционные линии КСИ-6-24, КСИ-21-24, КСИ-22-24 (см. табл. 3).

Таблица 3. Образцы мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), проявившие комплексную устойчивость к возбудителям болезней по результатам лабораторных испытаний Table 3. Common wheat samples (*Triticum aestivum* L.) with complex resistance to pathogens according to the laboratory trials

Название	Патоген, к которому устойчив образец			
Сорта пшеницы				
Амурская 1495	Zymoseptoria tritici, Puccinia graminis, Pyrenophora tritici-repentis			
ДальГАУ 3, ДальГАУ 4	P. triticina, P. tritici-repentis, Bipolaris sorokiniana			
ДальГАУ 2	Z. tritici, P. tritici-repentis			
Амурская 90	Septoria triticicola, P. tritici-repentis			
Селекционные линии				
КСИ-6-24, КСИ-21-24,	Z. tritici, Parastagonospora pseudonodorum, S. triticicola			
КСИ-22-24	P. triticina, P. tritici-repentis, B. sorokiniana			
КСИ-25-24	P. nodorum, P. pseudonodorum			
КСИ-6-24	P. triticina, P. tritici-repentis			
КСИ-26-24, КСИ-35-24	P. graminis, P. tritici-repentis,			
КСИ-25-24	P. triticina, B. sorokiniana			

Выводы. Проведенные исследования позволили выявить ценные источники и доноры устойчивости мягкой пшеницы к комплексу важных грибных болезней, что имеет большое

значение для селекции пшеницы на иммунитет.

По результатам проведенных испытаний устойчивость к Z. tritici проявили два сорта (ДальГАУ 2, Амурская 1495) и три селекционные линии (KCN-6-24, KCN-21-24, KCN-26-24) мягкой пшеницы селекции Дальневосточного ГАУ. Устойчивостью к *P. nodorum* обладала линия КСИ-25-24. Три линии обладали устойчивостью к P. pseudonodorum (КСИ-6-24, КСИ-21-24, КСИ-25-24). K S. triticicola две линии (КСИ-6-24, устойчи-КСИ-21-24) проявили высокую вость, один сорт (Амурская 90) и две линии (КСИ-22-24, КСИ-25-24) – устойчивость.

С помощью маркера *Xfcp623* показано, что сорта ДальГАУ 1, ДальГАУ 2, ДальГАУ 4, Амурская 90, Амурская 1495 и селекционные линии КСИ-6-24, КСИ-22-24, КСИ-25-24 защищены от токсина ToxA грибов P. nodorum, P. pseudonodorum, P. tritici-repentis на генетическом уровне благодаря наличию рецессивного аллеля tsn1. После амплификации ДНК селекционного материала с праймером *Xfcp624* показано, что один сорт (ДальГАУ 4) и три селекционные линии (КСИ-21-24, КСИ-22-24, КСИ-25-24) несут рецессивный аллель snn1 и имеют генетическую защиту от токсина Тох1 P. nodorum и P. pseudonodorum.

Два сорта (ДальГАУ 3, ДальГАУ 4) и три селекционные линии (КСИ-6-24, КСИ-22-24, КСИ-25-24) продемонстрировали умеренную устойчивость к бурой ржавчине (P. triticina). Сорт Амурская 1495 и линия КСИ-35-24 характеризовались умеренной устойчивостью, линия КСИ-26-24 – устойчивостью к стеблевой ржавчине (P. graminis). Устойчивую реакцию к P. triticirepentis проявили 4 сорта (ДальГАУ 1, ДальГАУ 2, Амурская 90, Амурская 1495) и одна селекционная линия (КСИ-26-24). Устойчивостью к B. sorokiniana обладали два сорта (ДальГАУ 3, ДальГАУ 4) и две селекционные линии (КСИ-22-24, КСИ-25-24). Таким образом, по результатам лабораторной оценки была установлена устойчивость сортов и селекционных линий пшеницы к 8 возбудителям болезней. Особенно следует отметить сорта и линии пшеницы, обладающие устойчивостью сразу к трем опасным фитопатогенам. Например, сорта Амурская 1495, ДальГАУ 3, ДальГАУ 4 и селекционные линии КСИ-6-24, КСИ-21-24, КСИ-22-24.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-76-30005.

Библиографический список

Конькова Э. А., Лящева С. В., Зеленева Ю. В., Коваленко Н. М. Характеристика перспективных сортов пшеницы (Triticum aestivum L.), допущенных к возделыванию в Нижневолжском регионе, по устойчивости к возбудителям пиренофорозной и темно-бурой пятнистости // Сельскохозяйственная биология. 2023. T. 58, № 5. C. 852–863. DOI: 10.15389/agrobiology.2023.5.852rus

Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Амурской области в 2024 году и прогноз развития вредных объектов в 2025 году. Благовещенск: Изд-во ООО «ИПК «Одеон», 2025. 122 с.

Официальный сайт Министерства сельского хозяйства Амурской области [Электронный ре-

cypc]. URL: https://agro.amurobl.ru/ (дата обращения: 07.04.2025)

 Судникова В. П., Зеленева Ю. В., Гусев И. В., Конькова Э. А, Коваленко Н. М. Новые источники и доноры пшеницы с высоким потенциалом комплексной устойчивости к особо опасным болезням //

Сельскохозяйственная биология. 2025. Т. 60, № 1. С. 3–20. DOI: 10.15389/agrobiology.2025.1.3rus

5. Bertucci M., Brown-Guedira G., Murphy J. P., Cowger C. Genes conferring sensitivity to Stagonospora nodorum necrotrophic effectors in Stagonospora nodorum blotch-susceptible U.S. wheat cultivars // Plant Disease. 2014. Vol. 98, № 6. P. 746–753. DOI: 10.1094/PDIS-08-13-0820-RE

 Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // Focus. 1990. Vol. 12, № 1. P. 13–15.

7. Faris J. D., Zhang Z., Lu H. J., Lu S. W., Reddy L., Cloutier S., Fellers J. P., Meinhardt S. W., Rasmussen J. B., Xu S. S., Oliver R. P., Simons K. J., Friesen T. L. A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens // PNAS. 2010. Vol. 107, № 30. P. 13544–13549. DOI: 10.1073/pnas.1004090107

8. Friesen T. L., Faris J. D. Characterization of effector-target interactions in necrotrophic pathosystems reveals trends and variation in host manipulation // Annu Rev Phytopathol. 2021. Vol. 59. P. 77–98. DOI: 10.1146/annurev-phyto-120320-012807

9. Gultyaeva E., Gannibal Ph., Shaydayuk E. Long-Term Studies of Wheat Leaf Rust in the North-Western Region of Russia // Agriculture. 2023. Vol. 13, № 2. Article number: 255. DOI: 10.3390/agriculture13020255

10. Kariyawasam G. K., Nelson A. C., Williams S. J., Solomon P. S., Faris J. D., Friesen T. L. The necrotrophic pathogen *Parastagonospora nodorum* is a master manipulator of wheat defense // Molecular Plant-Microbe Interactions. 2023. Vol. 36, № 12. P. 764–773. DOI: 10.1094/MPMI-05-23-0067-IRW

11. Kokhmetova A., Bolatbekova A., Zeleneva Y., Malysheva A., Bastaubayeva S., Bakhytuly K., Dutbayev Y., Tsygankov V. Identification of wheat Septoria tritici resistance genes in wheat germplasm using molecular markers // Plants. 2024. Vol. 13, № 8. Article number: 1113. DOI: 10.3390/plants13081113

12. Kumarbaeva M., Kokhmetova A., Kovalenko N. M. Atishova M., Keishilov Z. H., Aitymbetova K. Characterization of *Pyrenophora tritici-repentis* (tan spot of wheat) races in Kazakhstan // Phytopathologia Mediterranea. 2022. Vol. 61, № 2. P. 243–257. DOI: 10.36253/phyto-13178

13. Richards J. K., Kariyawasam G. K., Seneviratne S., Wyatt N. A., Xu S. S., Liu Z., Friesen T. L. A triple threat: the Parastagonospora nodorum SnTox267 effector exploits three distinct host genetic factors to cause disease in wheat // New Phytologist. 2022. Vol. 233, № 1. P. 427–442. DOI: 10.1111/nph.17601

14. Waites J., Achary V. M. M., Syombua E. D., Hearne S. J., Bandyopadhyay A. CRISPR-mediated genome editing of wheat for enhancing disease resistance // Frontiers in Genome Editing. 2025. Vol. 7, P. 1542487. DOI: 10.3389/fgeed.2025.1542487

References

1. Kon'kova E. A., Lyashcheva S. V., Zeleneva Yu. V., Kovalenko N. M. Kharakteristika perspektivnykh sortov pshenitsy (Triticum aestivum L.), dopushchennykh k vozdelyvaniyu v Nizhnevolzhskom regione. po ustoichivosti k vozbuditelyam pirenoforoznoi i temno-buroi pyatnistosti [Characteristics of promising wheat varieties (Triticum aestivum L.), approved for cultivation in the Lower Volga region, according to resistance to pathogens of pyrenophorous and dark brown blotch] // Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 2023. T. 58, № 5. S. 852–863. DOI: 10.15389/agrobiology.2023.5.852rus

Obzor fitosanitarnogo sostoyaniya posevov seľskokhozyaistvennykh kuľtur v Amurskoi oblasti v 2024 godu i prognoz razvitiya vrednykh ob"ektov v 2025 [Review of the phytosanitary condition of agricultural crops in the Amur region in 2024 and forecast of the development of harmful objects

in 2025]. Blagoveshchensk: Izd-vo OOO «IPK «Odeon», 2025. 122 s.

Ofitsial'nyi sait Ministerstva sel'skogo khozyaistva Amurskoi oblasti [Official website of the Ministry of Agriculture of the Amur Region] [Elektronnyi resurs]. URL: https://agro.amurobl.ru/ (data obrashcheniya: 07.04.2025)

 Sudnikova V. P., Zeleneva Yu. V., Gusev I. V., Kon'kova E. A, Kovalenko N. M. Novye istochniki i donory pshenitsy s vysokim potentsialom kompleksnoi ustoichivosti k osobo opasnym boleźnyam [New sources and donors of wheat with a high potential for complex resistance to especially dangerous diseases] // Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 2025. T. 60, № 1. S. 3–20. DOI: 10.15389/agrobiology.2025.1.3rus

5. Bertucci M., Brown-Guedira G., Murphy J. P., Cowger C. Genes conferring sensitivity

to Stagonospora nodorum necrotrophic effectors in Stagonospora nodorum blotch-susceptible U.S. wheat cultivars // Plant Disease. 2014. Vol. 98, № 6. P. 746–753. DOI: 10.1094/PDIS-08-13-0820-RE

 Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // Focus. 1990. Vol. 12, № 1. P. 13–15.

7. Faris J. D., Zhang Z., Lu H. J., Lu S. W., Reddy L., Cloutier S., Fellers J. P., Meinhardt S. W., Rasmussen J. B., Xu S. S., Oliver R. P., Simons K. J., Friesen T. L. A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens // PNAS. 2010. Vol. 107. № 30. P. 13544-13549. DOI: 10.1073/pnas.1004090107

8. Friesen T. L., Faris J. D. Characterization of effector-target interactions in necrotrophic pathosystems reveals trends and variation in host manipulation // Annu Rev Phytopathol. 2021. Vol. 59,

P. 77–98. DOI: 10.1146/annurev-phyto-120320-012807

9. Gultyaeva E., Gannibal Ph., Shaydayuk E. Long-Term Studies of Wheat Leaf Rust in the North-Western Region of Russia // Agriculture. 2023. Vol. 13, № 2. Article number: 255. DOI: 10.3390/agriculture13020255

10. Kariyawasam G. K., Nelson A. C., Williams S. J., Solomon P. S., Faris J. D., Friesen T. L. pathogen Parastagonospora nodorum is necrotrophic а master manipulator of wheat defense // Molecular Plant-Microbe Interactions. 2023. Vol. 36, № 12. P. 764–773. DOI: 10.1094/MPMI-05-23-0067-IRW

11. Kokhmetova A., Bolatbekova A., Zeleneva Y., Malysheva A., Bastaubayeva S., Bakhytuly K., Dutbayev Y., Tsygankov V. Identification of wheat Septoria tritici resistance genes in wheat germplasm using molecular markers // Plants. 2024. Vol. 13, № 8. Article number: 1113. DÖI: 10.3390/plants13081113

12. Kumarbaeva M., Kokhmetova A., Kovalenko N. M. Atishova M., Keishilov Z. H., Aitymbetova K. Characterization of *Pyrenophora tritici-repentis* (tan spot of wheat) races in Kazakhstan // Phytopathologia Mediterranea. 2022. Vol. 61, № 2. P. 243–257. DOI: 10.36253/phyto-13178

13. Richards J. K., Kariyawasam G. K., Seneviratne S., Wyatt N. A., Xu S. S., Liu Z., Friesen T. L. A triple threat: the *Parastagonospora nodorum* Sn*Tox2*67 effector exploits three distinct host genetic factors

to cause disease in wheat // New Phytologist. 2022. Vol. 233, № 1. P. 427–442. DOI: 10.1111/nph.17601 14. Waites J., Achary V. M. M., Syombua E. D., Hearne S. J., Bandyopadhyay A. CRISPR-mediated genome editing of wheat for enhancing disease resistance // Frontiers in Genome Editing. 2025. Vol. 7, P. 1542487. DÖI: 10.3389/fgeed.2025.1542487

Поступила: 24.04.25; доработана после рецензирования: 04.06.25; принята к публикации: 06.06.25

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. Колесникова Т. П. – концептуализация исследования, анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи; Терехин Н. М. – сбор данных, анализ данных и их интерпретация; Зеленева Ю. В. – концептуализация исследования, сбор данных, анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи; Конькова Э. А. – проведение лабораторных опытов, подготовка рукописи; Коваленко Н. М. – проведение лабораторных опытов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.