

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 58.04:581.142:577.15+633.358
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-27-37



Особенности прорастания семян гороха под действием мицелиально-субстратного экстракта вешенки

С. С. Тарасов¹, Е. В. Михалев¹, Е. К. Крутова¹, И. В. Предеина²

¹ Нижегородский государственный агротехнологический университет имени Л.Я. Флорентьева, Нижний Новгород, Россия

² Приволжский исследовательский медицинский университет, Нижний Новгород, Россия

Автор, ответственный за переписку: Сергей Сергеевич Тарасов, Tarasov_ss@mail.ru

Актуальность. В работе отражены исследования, показывающие способность водного экстракта из отработанного соломенного субстрата вешенки (далее – «экстракт») регулировать рост и развитие гороха.

Материалы и методы. Опытные семена гороха сорта 'Альбумен' замочили в 10- и 100-процентном экстракте, а далее культивировали в течение восьми суток на гидропонной среде в соответствующих растворах экстракта и в почве (серая лесная). Контролем служили растения, которые замачивали в водопроводной воде, культивировали на ней (гидропоника) и поливали водой (почва). Эффективность действия экстракта оценивали по ростовым показателям, содержанию фотосинтетических пигментов, экспрессии одного из генов, кодирующих активазу рибулозобисфосфат-карбоксилазы/оксигеназы (*RCA*), и двух генов, кодирующих изоамилазу (*ISA-1*, *ISA-2*).

Результаты. Показано ингибирование прорастания семян в первые сутки под действием 10- и 100-процентного экстракта. В суточных опытных прорастающих семенах отмечалось большее содержание сухого вещества и снижение экспрессии всех генов *ISA*, что свидетельствует о замедлении инициации прорастания семян. Установлено снижение скорости прорастания у семян, культивируемых с применением 100-процентного экстракта, а у семян, проращиваемых с применением 10-процентного экстракта, данный показатель не отличался от контрольного. Содержание фотосинтетических пигментов в опытных группах растений (100-процентная концентрация экстракта), выращенных на гидропонике, было ниже, а у растений, выращенных в почве, выше, чем у контрольных образцов.

Заключение. Экстракт в обеих дозах подавлял прорастание семян гороха и тормозил рост и развитие проростков при культивировании на гидропонной среде, состоящей из экстракта. Однако было выявлено усиление ростовых процессов и экспрессии исследуемых генов при поливе гороха экстрактом в почвенной среде.

Ключевые слова: регуляторы роста и развития растений, элиситоры, грибные экстракты, прорастание семян, фотосинтетические пигменты, экспрессия генов *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2*

Благодарности: авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Тарасов С.С., Михалев Е.В., Крутова Е.К., Предеина И.В. Особенности прорастания семян гороха под действием мицелиально-субстратного экстракта вешенки. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):27-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-27-37

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-27-37

Features of pea seed germination under the effect of an extract from the mycelium substrate for oyster mushroom cultivation

Sergey S. Tarasov¹, Evgeniy V. Mikhalev¹, Elena K. Krutova¹, Irina V. Predeina²

¹ Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, Nizhny Novgorod, Russia

² Privolzhsky Research Medical University, Nizhny Novgorod, Russia

Corresponding author: Sergey S. Tarasov, Tarasov_ss@mail.ru

Background. The presented study demonstrates the ability of an aqueous extract from the used straw substrate for oyster mushrooms (hereinafter referred to as “the extract”) to regulate pea plant growth and development.

Materials and methods. Experimental seeds of the pea cultivar ‘Albumen’ were soaked in 10% and 100% extracts and then cultivated for eight days on a hydroponic medium in the respective extract solutions and on soil (gray forest). The control plants were soaked in tap water, cultivated in it (hydroponics), and watered (soil). The extract’s effectiveness was assessed according to growth indicators, the content of photosynthetic pigments, and the expression of one of the genes encoding ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase activase (*RCA*) and two genes encoding isoamylase (*ISA-1* and *ISA-2*).

Results. Inhibition of seed germination on the first day under the effect of 10% and 100% extracts was shown. Higher dry matter content and a decrease in the expression of all *ISA* genes were observed in the day-old germinating experimental seeds, indicating a slowdown in the initiation of seed germination. A decrease in the germination rate was recorded in the seeds cultivated with the 100% extract, while for those germinated with the 10% extract, this indicator did not differ from the control. The content of photosynthetic pigments in the experimental plant groups (100% concentration of the extract) grown in hydroponics was lower, and in those grown on soil, it was higher than in the control samples.

Conclusion. The extract in both doses suppressed the germination of pea seeds and inhibited the growth and development of seedlings when cultivated on a hydroponic medium consisting of the extract. However, enhanced growth processes and increased expression of the studied genes were observed when pea plants were watered with the extract in a soil environment.

Keywords: plant growth and development regulators, elicitors, fungal extracts, seed germination, photosynthetic pigments, *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2* gene expression

Acknowledgements: the authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Tarasov S.S., Mikhalev E.V., Krutova E.K., Predeina I.V. Features of pea seed germination under the effect of an extract from the mycelium substrate for oyster mushroom cultivation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):27-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-27-37

Введение

Прорастание – этап жизненного цикла, начинающийся с поглощения воды семенем и заканчивающийся формированием проростка, способного к фотосинтезу (Obrycheva, Antipova 1997). В онтогенезе растений прорастание считается преювенильным этапом, включающим два периода: а) период «раннего прорастания» – от начала набухания до наклевывания корня; б) период формирования проростка – от проклевывания корня до завершения формирования автотрофного проростка (образования листьев и корневой системы) (Obrycheva, Antipova, 1997). Переход из состояния покоя к прорастанию включает гидратацию тканей, мобилизацию запасных питательных веществ и активацию метаболизма (Smolikova, Medvedev, 2022).

На каждом этапе прорастания семян происходят как уникальные физиолого-биохимические и молекулярно-генетические процессы, так и универсальные, характерные для всех этапов роста и развития растений (Smolikova, Medvedev, 2022).

Одними из факторов среды, воздействующих на процесс прорастания семян, являются регуляторы роста и развития растений (РРР), в том числе используемые в сельском хозяйстве. Они способны как активировать прорастание семян, так и ингибировать ростовые процессы. В качестве сырья для получения РРР могут выступать различные компоненты растительного, животного, грибного происхождения, а также микроорганизмы (Tarasov et al., 2023). Одним из перспективных сырьевых ресурсов выступают грибы: они действуют за счет содержащихся в них регуляторных молекул (сахара, аминокислоты, пептидогликаны, хитозан, аллелопаты и другие компоненты), ряд из которых обладает элиситорным и эффекторным действием (Tarasov et al., 2023). Особую роль в сельском хозяйстве играют высшие базидиальные грибы как источник РРР, в том числе вешенка (*Pleurotus ostreatus*). Это обусловлено, в первую очередь, высокой доступностью и низкой стоимостью сырья – отработанного соломенного субстрата. Его водные экстракты, с одной стороны, могут быть перспективными РРР, способствуя улучшению процессов прорастания, повышения жизнеспособности семян и увеличению площади листьев растений (Keurooug et al., 2022), а с другой стороны, данные экстракты могут быть основой для создания перспективных биологических препаратов для защиты растений от патогенной инфекции (Elsakhawy et al., 2020).

В связи с этим целью данной работы явилось исследование регуляторного воздействия экстракта из отработанного соломенного субстрата вешенки (далее – «экстракт») на процессы прорастания семян и развития проростков гороха (*Pisum sativum* L.).

Материалы и методы.

Для получения маточного экстракта отработанный соломенный субстрат высушивали в сушожаровом шкафу при температуре 105°C в течение 1 часа, после чего 10 г сухого вещества субстрата заливали 200 мл воды и экстрагировали в течение 6 часов при комнатной температуре, постоянно перемешивая на шейкере. Содержимое колб фильтровали, твердую фракцию удаляли. Дальнейшие работы проводили с жидким компонентом.

В качестве объекта исследования влияния экстракта на растения использовали семена гороха посевного (*Pi-*

sum sativum L.) сорта 'Альбумен'. Опытные семена замачивали в растворах экстракта с концентрацией 10% и 100%, а контрольные – в воде. За 100-процентный экстракт принимали полученный маточный раствор после его приготовления, а 10-процентный готовили путем добавления к одному объему маточного раствора девяти объемов воды. Далее часть растений культивировали в гидропонных средах в соответствующих растворах экстракта, в качестве контроля использовали водопроводную воду. Другую часть выращивали в условиях почвы (серая лесная), где опытные образцы поливали экстрактом с концентрацией 10% и 100%, а контроль – водопроводной водой.

Регулирующее действие экстракта на показатели прорастания семян гороха оценивали путем определения ростовых (скорость прорастания, энергия прорастания, лабораторная всхожесть семян, изменение массовой доли сухого вещества в семенах и проростках) и морфометрических (масса проростка, длина корней и побегов) параметров, содержания фотосинтетических пигментов, экспрессии одного из генов, кодирующих активацию рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (*RCA*), и двух генов, кодирующих изоамилазу (*ISA-1*, *ISA-2*).

Скорость прорастания (СП) оценивали по методике, основанной на количестве проросших семян за единицу времени по отношению к общему количеству семян (Ling et al., 2022), с авторской модификацией. СП определяли по количеству проросших семян ежесуточно, начиная со вторых и заканчивая четвертыми сутками (соответствующих энергии прорастания для гороха). Расчет скорости прорастания осуществляли по формуле:

$$СП = (n_1/D_1 + n_2/D_2 + n_3/D_3)/N,$$

где N – общее количество семян в партии; $D_{1,2,3}$ – число суток, прошедших после начала эксперимента, через которые фиксируется количество взошедших семян; $n_{1,2,3}$ – количество взошедших семян через соответствующие сутки от начала эксперимента. Энергию прорастания и лабораторную всхожесть определяли по ГОСТ 12038-84 (ГОСТ 12038-84..., 1986). Сухое вещество прорастающих семян и проростков измеряли ежесуточно в течение восьми суток с использованием ГОСТ 12041-82 (ГОСТ 12041..., 1982). Морфометрические показатели определяли общепринятыми методами, как описано в опубликованных работах (Ling et al., 2022). Содержание фотосинтетических пигментов фиксировали спектрофотометрически по Д. Арнону (Arnon, 1949).

Экспрессию генов *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2* в зародышевой ткани прорастающих семян (зародышевый стебелек, почечка и корешок) и листьях проростков определяли с помощью полимеразной цепной реакции в реальном времени (ОТ ПЦР РВ) (Rebrikov, 2009). Пробоподготовку биоматериала проводили в соответствии с ранее описанной методикой (Tarasov, Krutova, 2023). Подбор праймеров осуществляли с использованием программы Primer-BLAST по кодирующим участкам генов (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast>) (табл. 1).

Эксперимент проводили в трех биологических повторностях, а каждый образец анализировали в трех аналитических повторностях. Результаты обрабатывали статистически, рассчитывая среднее арифметическое (M) и стандартные отклонения (σ) с использованием программы Microsoft Excel 2010. Достоверность различий оценивалось по t-критерию Стьюдента с поправкой Бонферрони и H-критерию Крускала – Уоллиса; уровень значимости достоверности – 95% (Glanz, 1999).

Таблица 1. Нуклеотидная последовательность праймеров для изучения уровня экспрессии генов: *Ps RCA*, *Ps ISA-1* и *Ps ISA-2***Table 1.** Nucleotide sequence of primers for studying the level of gene expression: *Ps RCA*, *Ps ISA-1*, and *Ps ISA-2*

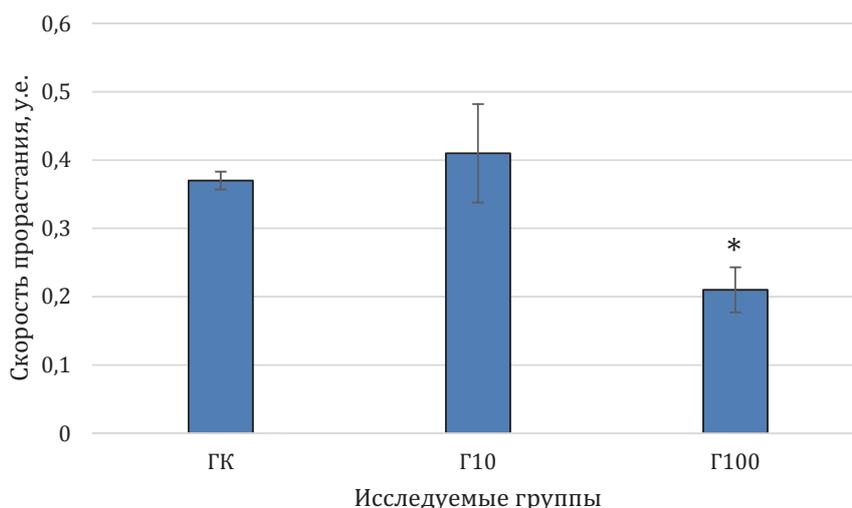
Ген / Gene	Тип праймера / Primer type	Последовательность 5'-3' / Sequence 5'-3'	Номер NCBI / NCBI number	Температура отжига, °C / Annealing temperature, °C	Размер ампликона, пн / Amplicon size, bp
Ps Aktin	L	AACCGGAATGGTTAAGGCTG	U81047.1	60,00	292
	R	AAGCGGAGCTTCAGTGAGAA		60,00	
Ps RCA	F	TGGAGCTGTCAAAACTCCTATG	KY996489.1	56,00	290
	R	AGCATTTTGTGGAGCCTGGA		58,00	
Ps ISA-1	L	TGTGGCTTTTACCCTGGTGG	DQ092413.1	58,00	111
	R	CCCATCTGTATCCTGGACGC		58,00	
Ps ISA-2	L	CTTTGTGGGAGCGGAGACAT	DQ092414.1	58,00	276
	R	GAGTGGCCACACTCATCTCC		58,00	

Результаты и обсуждение

Ростовые показатели являются наиболее типичными и легко изучаемыми реакциями растений на действие комплексных PPP, исследование которых является базой для понимания более глубоких физиологических, биохимических и молекулярно-генетических реакций растений. В данной работе в качестве комплексного PPP использовался экстракт. Выявлено существенное подавление скорости прорастания (рис. 1) и энергии прорастания (табл. 2) под действием 100-процентного экстракта, при этом достоверного действия 10-процентного экстракта на данные показатели не выявлено. Влияние экстракта в обеих концентрациях на лабораторную всхожесть исследуемых семян установлено не было (см. табл. 2).

Исследование динамики соотношений массовой доли сухого вещества и влаги в прорастающих семенах и проростках у исследуемых растений выявило существенную зависимость от дозы экстракта. Так, у гороха наблюдалось большее содержание сухого вещества в прорастающих семенах, культивируемых с применением 100-процентного экстракта, на протяжении всего эксперимента ($p \leq 0,05$) по сравнению с контролем. (рис. 2).

Проведенный морфометрический анализ выявил ряд отличий в опытных группах. В опытных группах (Г10 и Г100) проростков гороха, выращенных на гидропонике, наблюдалось уменьшение длины корней и побегов, коэффициент «побеги / корни» был ниже, чем у контрольных образцов ($p \leq 0,05$). Однако масса сырого и сухого вещества достоверно не отличалась как в опытных, так и контрольных группах ($p \geq 0,05$) (табл. 3).

**Рис. 1.** Скорость прорастания семян гороха в зависимости от дозы экстракта

(ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; * $p \leq 0,05$ относительно контроля по t-критерию Стьюдента)

Fig. 1. Pea seed germination rates depending on the extract's dose

(ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; * $p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test)

Таблица 2. Всхожесть и энергия прорастания семян гороха в зависимости от дозы экстракта
Table 2. Germination rate and germination energy of pea seeds depending on the extract's dose

Вариант / Option	Всхожесть через 4 суток, % (энергия прорастания) / Germination rate after 4 days, % (germination energy)	Всхожесть через 8 суток, % (лабораторная всхожесть) / Germination rate after 8 days, % (laboratory germination rate)
ГК	79,8 ± 2,1	87,6 ± 1,8
Г10	71,2 ± 2,4	89,0 ± 1,6
Г100	*59,2 ± 2,6	87,0 ± 1,0

Примечание: ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; * $p \leq 0,05$ относительно контроля по t-критерию Стьюдента

Note: GK is the control; G10 and G100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; * $p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test

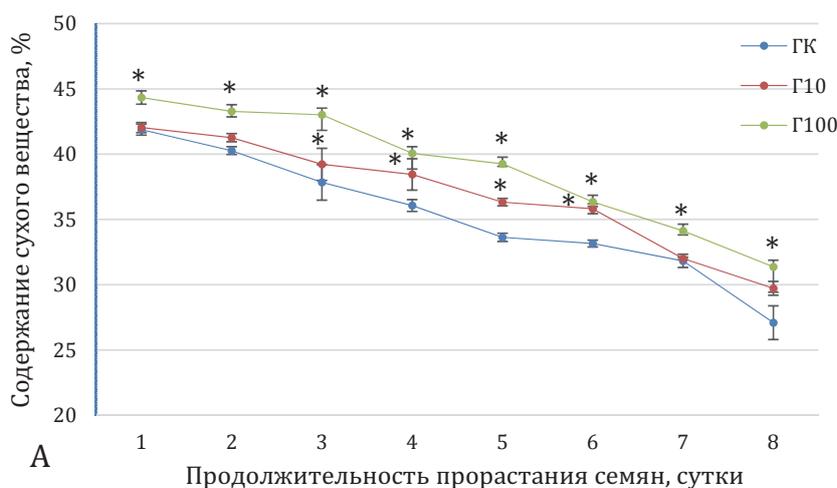


Рис. 2. Динамика содержания доли сухого вещества в прорастающих семенах гороха в зависимости от дозы экстракта

(ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; * $p \leq 0,05$ относительно контроля по t-критерию Стьюдента)

Fig. 2. Dry matter fraction content dynamics in germinating pea seeds depending on the extract's dose

(GK is the control; G10 and G100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; * $p \leq 0.05$ versus the control according to *t*-Student's test)

При культивировании растений в почве с применением 100-процентного экстракта наблюдали увеличение средней массы проростка и уменьшение коэффициента «побеги / корни» ($p \leq 0,05$). В остальных случаях достоверных отличий опытных образцов выявлено не было ($p \geq 0,05$) (см. табл. 3).

Оценка содержания фотосинтетических пигментов показала, что концентрация хлорофиллов была ниже в образцах, культивируемых в условиях гидропоники на 100-процентном экстракте ($p \leq 0,05$), а количество каротиноидов не отличалась от контрольных растений ($p \geq 0,05$). В листьях гороха, выращенного в почве с применением 100-процентного экстракта, содержание фотосинтетических пигментов было выше, чем у контрольных растений. Доля пигментов в листьях проростков, культивируемых с применением 10-процентного экстракта как в условиях гидропоники, так и в условиях почвы, достоверно не имела отличий от контрольных образцов ($p \geq 0,05$) (табл. 4).

Фотосинтетические пигменты являются важнейшими структурно-функциональными компонентами световой фазы фотосинтеза, результатом работы которой является образование АТФ и НАДФ*Н. Все конечные про-

дукты световой фазы фотосинтеза используются хлоропластами для синтеза глюкозы в темновой фазе, ключевым процессом которой является цикл Кальвина, а одной из наиболее значимых реакций данного процесса считается карбоксилирование рибулозо-1,5-бисфосфата под действием рибулозобисфосфаткарбоксилазы. Данный фермент активируется рибулозобисфосфаткарбоксилазой/оксигеназой активазой, которая кодируется геном *RCA*, уровень экспрессии которых может свидетельствовать об интенсивности карбоксилирования в цикле Кальвина.

В результате эксперимента выявлено, что транскрипты гена *RCA* начинают накапливаться в зародышевой ткани уже через сутки после начала прорастания семян гороха. Количество транскриптов данного гена в тканях зародыша опытных образцов было существенно ниже по сравнению с необработанными семенами. В листьях всех опытных 8-суточных проростков гороха, культивированных на гидропонике, уровень экспрессии гена *RCA* достоверно не отличался от контрольных растений ($p \geq 0,05$), а у опытных растений, культивируемых в почве, содержание иРНК гена *RCA* было выше, чем в контрольных образцах (рис. 3).

Таблица 3. Морфометрические показатели проростков гороха в зависимости от дозы экстракта
(обозначения см. рис. 1)**Table 3. Morphometric parameters of pea seedlings depending on the extract's dose** (for symbols, see Fig. 1)

Вариант / Option		Средняя масса проростка, г / Average seedling weight, g	Средняя длина корня, см / Average root length, cm	Средняя длина побега, см / Average shoot length, cm	Коэффициент «побег / корень» / Shoot/root ratio	Массовая доля сухого вещества в побегах, % / Dry matter mass fraction in shoots, %
Гидропоника / Hydroponics	ГК	0,51 ± 0,02	3,57 ± 0,06	1,34 ± 0,08	0,37 ± 0,028	8,16 ± 0,13
	Г10	0,52 ± 0,02	**2,81 ± 0,31	*0,74 ± 0,02	*0,26 ± 0,023	8,15 ± 0,18
	Г100	0,49 ± 0,04	*2,38 ± 0,21	*0,43 ± 0,04	*0,18 ± 0,001	7,68 ± 0,30
Почва / Soil	ГК	0,55 ± 0,02	3,72 ± 0,07	1,13 ± 0,09	0,30 ± 0,03	8,45 ± 0,23
	Г10	0,62 ± 0,01	3,83 ± 0,32	1,22 ± 0,03	0,32 ± 0,03	8,29 ± 0,27
	Г100	*0,68 ± 0,03	3,94 ± 0,45	1,10 ± 0,10	**0,27 ± 0,03	8,28 ± 0,30

Примечание: ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; * $p \leq 0,05$ относительно контроля по t-критерию Стьюдента; ** $p \leq 0,05$ относительно контроля по H-критерию Крускала – Уоллиса

Note: GK is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; * $p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test; ** $p \leq 0.05$ versus the control according to the Kruskal-Wallis H-test

Таблица 4. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях проростков гороха, культивируемых в условиях гидропонии и почвы, в зависимости от дозы экстракта**Table 4. Photosynthetic pigment content in pea seedlings cultivated under hydroponics and soil conditions depending on the extract's dose**

Вариант / Option		Chl a, мг/г сыр. веса / Chl a, mg/g wet weight	Chl b, мг/г сыр. веса / Chl b, mg/g wet weight	Chl a + Chl b, мг/г сыр. веса / Chl a + Chl b, mg/g wet weight	Каротиноиды, мг/г сыр. веса / Carotenoids, mg/g wet weight	Соотношение Chl/Car / Chl/Car ratio
Гидропоника / Hydroponics	ГК	0,12 ± 0,01	0,05 ± 0,02	0,17 ± 0,024	0,07 ± 0,02	2,54 ± 0,21
	Г10	0,12 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,17 ± 0,012	0,06 ± 0,02	2,60 ± 0,21
	Г100	*0,09 ± 0,02	0,04 ± 0,01	*0,13 ± 0,02	0,07 ± 0,03	2,19 ± 0,24
Почва / Soil	ГК	0,22 ± 0,02	0,06 ± 0,02	0,28 ± 0,03	0,09 ± 0,02	3,22 ± 0,37
	Г10	0,24 ± 0,02	0,06 ± 0,01	0,31 ± 0,02	0,10 ± 0,03	2,96 ± 0,38
	Г100	*0,37 ± 0,02	*0,09 ± 0,01	*0,46 ± 0,02	*0,12 ± 0,03	3,85 ± 0,28

Примечание: ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; * $p \leq 0,05$ относительно контроля по t-критерию Стьюдента; мг/г сыр. веса – миллиграммов на 1 грамм сырого веса листьев; Chl a – хлорофилл a; Chl b – хлорофилл b; Car – каротиноиды

Note: GK is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; * $p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test; mg/g wet weight – milligrams per 1 gram of the leaf wet weight; Chl a – chlorophyll a; Chl b – chlorophyll b; Car – carotenoids

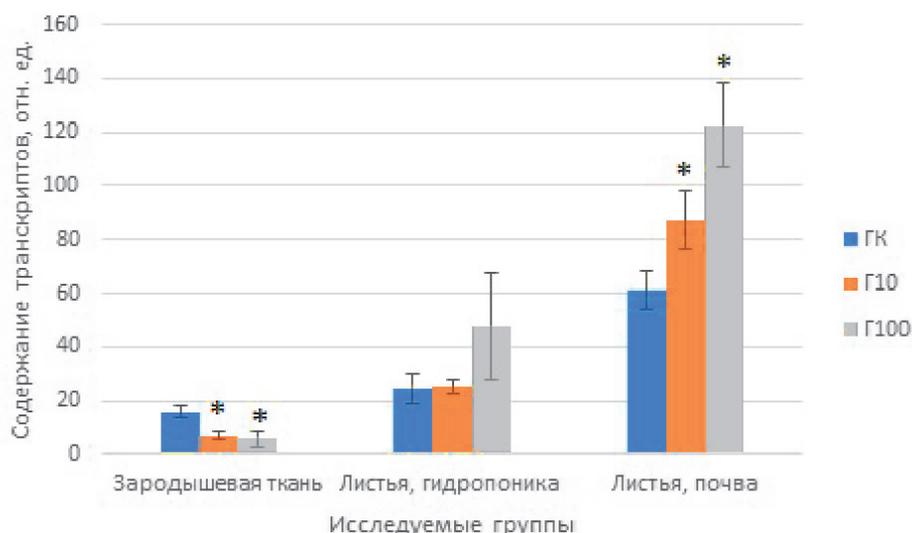


Рис. 3. Содержание транскриптов гена *RCA* в зародышевой ткани суточных прорастающих семян и листьях 8-суточных проростков гороха в зависимости от дозы экстракта

(ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; * $p \leq 0,05$ относительно контроля по t-критерию Стьюдента)

Fig. 3. Content of the *RCA* gene mRNA transcripts in the embryonic tissue of one-day-old germinating seeds and the leaves of 8-day-old pea seedlings depending on the extract's dose

(ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; * $p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test)

Прорастание семян растений сопряжено с гетеротрофным питанием, при котором происходит расщепление питательных веществ запасных тканей семян. Важнейшим запасным полимером растений является крахмал, а его гидролиз связан с работой ряда ферментов, в том числе изоамилаз. Именно данные ферменты расщепляют амилопектин, являющийся наряду с амилозой компонентом крахмала. Изоамилазы кодируются генами *ISA*, по уровню экспрессии которых можно судить об интенсивности образования новых молекул фермента.

В результате данной работы изучалась экспрессия генов *ISA-1* и *ISA-2* как в зародышевой ткани прорастающих семян, так и в листьях проростков. Установлено, что экстракт в обеих концентрациях существенно подавлял экспрессию как гена *ISA-1*, так и гена *ISA-2* в тканях зародыша суточных проростков семян (рис. 4). В листьях проростков, культивируемых на гидропонике как с применением 10-, так и 100-процентного экстракта, демонстрировалось существенное увеличение накопления и РНК гена *ISA-1* (см. рис. 4, А), но при этом показано падение экспрессии гена *ISA-2* (см. рис. 4, Б). В листьях гороха, выращенного в почве с применением 10-процентного экстракта, содержание всех иРНК генов *ISA* достоверно не отличалась от контрольных образцов ($p \geq 0,05$), а в проростках, выращенных с применением 100-процентного экстракта, оно было выше, чем в контроле (см. рис. 4).

Замедление процессов прорастания семян гороха под действием 100-процентного экстракта на ранних этапах подтверждается данными по скорости прорастания (см. рис. 1), энергии прорастания (см. табл. 2), динамике содержания сухого вещества (см. рис. 2), снижению уровня экспрессии гена *RCA* (см. рис. 3) и генов *ISA-1* и *ISA-2* в зародышевой ткани (см. рис. 4). Действие 10-процентного экстракта ингибировало экспрессию генов *RCA* (см. рис. 3), *ISA-1* и *ISA-2* (см. рис. 4) и увеличивало массовую долю сухого вещества по сравнению с контролем (см. рис. 2), что также свидетельствует о замедлении процес-

сов прорастания. Но данная концентрация не влияла на скорость (см. рис. 1) и энергию (см. табл. 2) прорастания семян гороха. Полученные результаты, по-видимому, обусловлены высокими дозами некоторых компонентов экстракта. В частности, на прорастание, возможно, оказали влияние относительно высокие концентрации простых сахаров (To et al., 2002), элиситоров (в том числе хитозана и β -глюкана) (Song et al., 2021), гуминовых веществ (ГВ) (Kulikova et al., 1997). Элиситоры в составе экстракта, по-видимому, могли связываться с рецептором MAP-киназного пути (Faugeron-Girard et al., 2020), который запускал каскад реакций, усиливая экспрессию генов биосинтеза АБК (Song et al., 2021), что в свою очередь тормозило прорастание семян гороха.

Снижение коэффициента «побеги / корни», то есть увеличение длины корней относительно побегов, во всех опытных образцах (см. табл. 3), вероятно, обусловлено стимулирующим действием компонентов экстракта на процессы корнеобразования. В частности, ГВ способны стимулировать рост корневых волосков и усиливать процессы растяжения клеток, что способствует росту длины корней (Pishchik et al., 2019). Считается, что ГВ обладают ауксиноподобным действием (Nardi et al., 2002), однако сами по себе ГВ не имеют гормоноподобных свойств, а их работа, возможно, связана с действием на микрофлору ризосферы или образованием сигнальных молекул самих клеток растений (Pishchik et al., 2019).

Снижение содержания фотосинтетических пигментов в проростках гороха, культивируемых на 100-процентном экстракте в условиях гидропонии, вероятно, обусловлено высокими дозами ГВ, что демонстрировалось в работах Н. А. Куликовой с соавторами (Kulikova et al., 1997), где было показано, что водная вытяжка ГВ из торфа оказывает стимулирующее действие на фотосинтез растений в области низких концентраций (< 0,3 г/л), а в области больших (> 0,3 г/л) отмечено угнетение процесса фотосинтеза. Таким образом, действие препарата

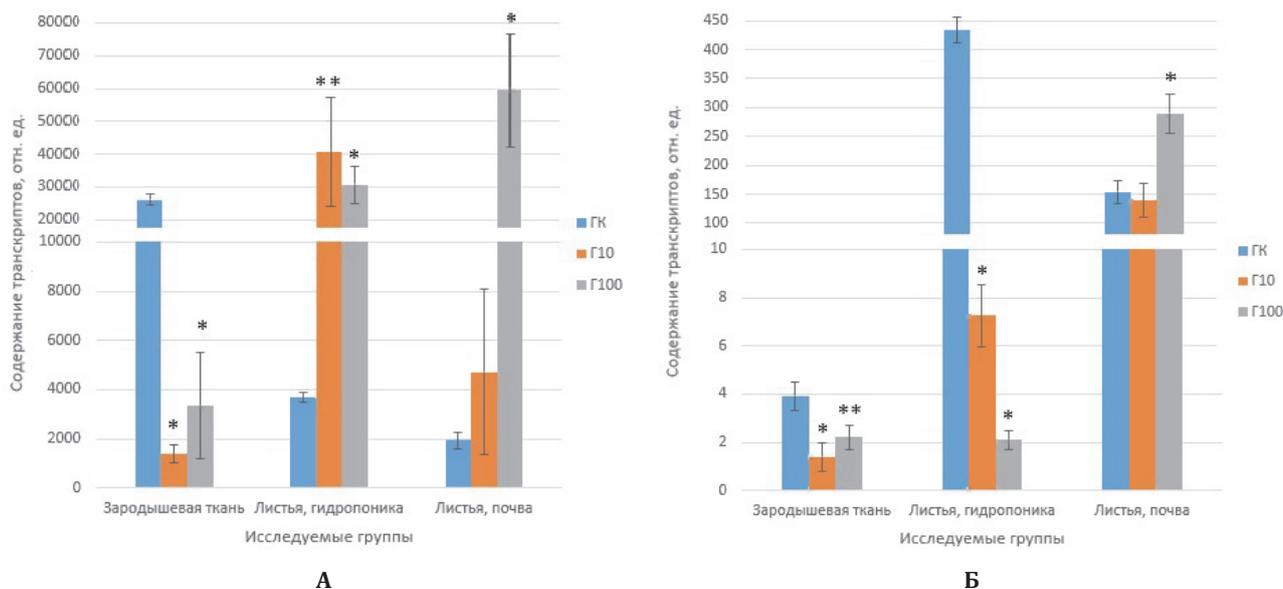


Рис. 4. Содержание транскриптов генов *ISA-1* (А) и *ISA-2* (Б) в зародышевой ткани суточных прорастающих семян и листьях 8-суточных проростков гороха в зависимости от дозы экстракта

(ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; * $p \leq 0,05$ относительно контроля по t-критерию Стьюдента; ** $p \leq 0,05$ относительно контроля по H-критерию Крускала – Уоллиса)

Fig. 4. Content of the *ISA-1* (A) and *ISA-2* (Б) gene mRNA transcripts in the embryonic tissue of one-day-old germinating seeds and the leaves of 8-day-old pea seedlings depending on the extract's dose

(ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; * $p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test; ** $p \leq 0,05$ versus the control according to the Kruskal-Wallis H-test)

ГВ аналогично действию 100-процентного экстракта. При этом культивирование растений с применением 10-процентного экстракта в олиготрофных условиях гидропонике не оказывало существенного воздействия на содержание фотосинтетических пигментов, что, возможно, связано с недостаточностью минерального азота в среде (Smythers et al., 2020). Отсутствие влияния 10-процентного экстракта на содержание фотосинтетических пигментов у растений, культивируемых в эвтрофных условиях почвы, вероятнее всего, связано с существенным уменьшением концентрации ГВ.

Причиной увеличения концентрации фотосинтетических пигментов в листьях гороха, культивируемого с применением 100-процентного экстракта в условиях почвы, возможно, было обусловлено оптимальными концентрациями ГВ при данной технологии выращивания (Sagr et al., 2017). ГВ, в свою очередь, способствовали усилению процессов поглощения элементов минерального питания за счет усиления H^+ -АТФазной активности клеток корней, изменения механических свойств почвы и структуры ризосферы (Olaetxea et al., 2019).

Изменение уровня экспрессии генов *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2*, вероятно, было обусловлено как прямым действием компонентов экстракта, так и опосредованно через гормональные и иные сигнальные пути. Снижение уровня экспрессии генов *RCA*, *ISA-1* и *ISA-2* в зародышевых тканях прорастающих семян (Г10 и Г100), а также гена *ISA-2* в листьях всех опытных групп проростков гороха, выращенных на гидропонике, видимо, связано с общим механизмом торможения процессов прорастания за счет высоких концентраций, содержащихся в экстракте простых сахаров (To et al., 2002), элиситоров (в том числе хитозана и β -глюкана) (Song et al., 2021), ГВ (Kulikova et al., 1997),

сигнальный механизм которых еще предстоит изучить. Усиление экспрессии генов *RCA* в листьях всех опытных групп гороха, культивируемых в почве, *ISA-1* в листьях всех опытных групп гороха, выращенных на гидропонике, а также в условиях почвы с применением 100-процентного экстракта и *ISA-2* в группе Г100, выращенных в почве, возможно, обусловлено не только внешними сигналами, но и внутритканевыми индуктивными процессами. Так, при увеличении концентрации фотосинтетических пигментов ускоряется процесс образования АТФ в хлоропластах, что в свою очередь требует активации ферментов темновой фазы. Это, по-видимому, дает сигнал клетке о необходимости усиления экспрессии генов, кодирующих ферменты цикла Кальвина, в том числе и *RCA*, изучаемый в данной работе. Повышение уровня синтеза глюкозы приводит к ее полимеризации, то есть к образованию крахмала, который накапливается в хлоропластах, но для нормального фотосинтеза должен быть перемещен в аттрагирующие ткани или использован для метаболизма. Это требует активации его амилолиза, в том числе и за счет усиления экспрессии генов, кодирующих амилолитические ферменты, такие как изоамилазы. Таким образом, усиление уровня экспрессии генов *ISA* в листьях опытных растений обусловлено необходимостью расщеплять накопившийся в хлоропластах крахмал.

Ростостимулирующий эффект 100-процентного экстракта на проростки гороха, культивируемого в условиях почвы, вероятно, обусловлен положительным влиянием компонентов, содержащихся в экстракте в определенных дозах. Вероятное стимулирование процессов прорастания могло быть вызвано элиситорным воздействием компонентов экстракта, например за счет влияния хито-

зана и β -глюканов (типичные элиситоры) (Faugeron-Girard et al., 2020). Стимулирующее действие элиситоров на прорастание семян демонстрировалось в различных исследованиях (Gong et al., 2018; De Britto et al., 2021). Несмотря на то что первично элиситоры оказывают ингибирующее влияние на прорастание семян (Song et al., 2021), что также продемонстрировано в данной работе, в последующем они, по-видимому, запускают механизмы гормезиса, что приводит к усилению процессов прорастания и роста растений. Установлено, что взаимодействие элиситора с рецептором усиливает экспрессию *PR*-генов (Faugeron-Girard et al., 2020), кодирующих различные гидролитические белки, расщепляющие биополимеры фитопатогенов. Возможно, что транскрипционные факторы, активирующиеся каскадом реакций сигнальных систем после связывания их рецептора с элиситором, также способны активировать и экспрессию генов гидролаз, участвующих в прорастании семян, что в свою очередь могло приводить к активации процессов биосинтеза ростостимулирующих фитогормонов, в том числе индолил-3-уксусной кислоты (ИУК), и снижать активность оксидазы ИУК (Li, 2019). Это способствовало увеличению массы проростков (Colman et al., 2019) и усилению экспрессии генов *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2*. Однако данный ответ имел определенный временной лаг, молекулярный механизм которого еще предстоит изучить.

Возможно, ростостимулирующий эффект на опытные растения, культивируемые в почве, обусловлен действием ГВ (Izosimov, 2016; Olaetxea et al., 2018), которые содержались в экстракте. Считается, что действие ГВ связано с их влиянием на механические свойства почвы, ризосферу корней и взаимодействие микроорганизмов с растениями, а также с усилением H^+ -АТФазной активности клеток корней. Это приводило к повышению концентрации цитокинов в побегах и усиливало АБК-опосредованное увеличение гидравлической проводимости (Olaetxea et al., 2019). Демонстрировалось влияние гуминового препарата на усиление энергии прорастания, процессов корнеобразования, улучшение структуры и качества урожая (увеличение количество колосьев, семян в колосе, массы 1000 семян, клейковины в зерне), увеличение доступности элементов минерального питания (азот, фосфор, калий) пшеницы (Izosimov, 2016). По-видимому, ростостимулирующий эффект связан с активацией синтеза ауксинов и гиббереллинов (Izosimov, 2016). До конца не ясен механизм физиологического действия ГВ, так как ряд авторов считает, что они способны проникать в клетки (Роров, 2007), но только в виде фульвокислот и других низкомолекулярных форм (Pishchik et al., 2019). При этом действие ГВ на растение, по-видимому, обусловлено, в первую очередь, мембранотропным действием, активирующим обменные процессы, ростовые процессы, иммунитет и повышающим устойчивость к стресс-факторам (Izosimov, 2016; Pishchik et al., 2019).

Выводы

1. Экстракт с дозой 10% не оказывал достоверного влияния на скорость, энергию прорастания, лабораторную всхожесть семян гороха и незначительно замедлял расщепление запанного вещества (4–6-е сутки прорастания). Воздействие 100-процентного экстракта снижало скорость и энергию прорастания семян и замедляло деградацию сухого вещества, но не оказывало достоверного воздействия на лабораторную всхожесть семян гороха.

2. Показано уменьшение длины корней и побегов у проростков, культивируемых с применением всех доз экстракта, выращенных в условиях гидропоники, а у растений, культивируемых в почве, выявлено увеличение массы проростков. По остальным морфометрическим показателям изменений не зафиксировано.

3. Выявлено как ингибирующее, так и стимулирующее действие высоких доз экстракта на содержание фотосинтетических пигментов, зависящее от среды культивирования. Так, у растений, выращенных с применением 100-процентного экстракта в условиях гидропоники, содержание фотосинтетических пигментов было ниже, а у растений, произраставших в почве, напротив, их содержание было выше. В опытных группах с применением 10-процентного экстракта, как в условиях гидропоники, так и в условиях почвы, достоверных изменений выявлено не было.

4. Экспрессия генов *RCA*, *ISA-1* и *ISA-2* в зародышевой ткани всех опытных суточных прорастающих семян была существенно ниже, чем в контроле. Содержание иРНК гена *RCA* в листьях опытных гидропонных растений достоверно не отличалось от контроля, а у растений, культивируемых в почве с применением как 10-процентного, так и 100-процентного экстракта, оно было выше, чем в контроле. Выявлено усиление накопления транскриптов гена *ISA-1* в листьях всех опытных гидропонных растений и выращенных в почве с применением 100-процентного экстракта, но не с использованием 10-процентного экстракта. Накопление иРНК гена *ISA-2* в листьях опытных гидропонных растений было ниже, а у гороха, выращенного в почве при поливе 10-процентным экстрактом, не отличалось от контроля и увеличивалось при использовании 100-процентного экстракта.

5. Экстракт в высоких дозах (100-процентный маточный раствор) на начальных этапах прорастания ингибирует рост и развитие семян гороха. В дальнейшем, при культивировании растений в почве, он способен активировать ростовые процессы, в том числе усиливая корнеобразование, ускоряя экспрессию генов фотосинтеза, дыхания и оборота питательных веществ, увеличивая концентрацию фотосинтетических пигментов и общей биомассы, что делает его перспективным регулятором роста и развития. В свою очередь, 100-процентный маточный раствор может стать перспективным сырьем для получения высококонцентрированных суспензий с последующим их нанесением на семена в виде пленок, что позволит применять данный препарат в промышленных масштабах.

References / Литература

- Arnon D.I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*. 1949;24(1):1-15. DOI: 10.1104/pp.24.1.1
- Colman S.L., Salcedo M.F., Mansilla A.Y., Iglesias M.J., Fiol D.F., Martín-Saldaña S. et al. Chitosan microparticles improve tomato seedling biomass and modulate hormonal, redox and defense pathways. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019;143:203-211. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.09.002
- De Britto S., Joshi S.M., Jogaiah S. Trehalose: A mycogenic cell wall elicitor elicit resistance against leaf spot disease of broccoli and acts as a plant growth regulator. *Biotechnology Reports*. 2021;32:e00690. DOI: 10.1016/j.btre.2021.e00690
- Elsakhawy T., AlKahtani M.D.F., Sharshar A.A.H., Attia K.A., Hafez Y.M., Abdelaal K.A.A. Efficacy of mushroom metabo-

- lites (*Pleurotus ostreatus*) as a natural product for the suppression of broomrape growth (*Orobancha crenata* Forsk) in faba bean. *Plants (Basel)*. 2020;9(10):1265. DOI: 10.3390/plants9101265
- Faugeron-Girard C., Gloaguen V., Koçi R., Célérier J., Raynaud A., Moine C. Use of a *Pleurotus ostreatus* complex cell wall extract as elicitor of plant defenses: from greenhouse to field trial. *Molecules*. 2020;25(5):1094. DOI: 10.3390/molecules25051094
- Glanz S.A. Primer of Biostatistics. Moscow: Praktika; 1999. [in Russian] [Гланц С. Медико-биологическая статистика. Москва: Практика; 1999]. URL: <https://medstatistic.ru/articles/glantz.pdf> [дата обращения: 12.02.2014].
- Gong M., Guan Q., Lin T., Lan J., Liu S. Effects of fungal elicitors on seed germination and tissue culture of *Cymbidium goeringii*. *AIP Conference Proceedings*. 2018;1956:020045. DOI: 10.1063/1.5034297
- GOST 12038-84. Interstate standard. Agricultural seeds. Methods for determination of germination. Moscow: Standartinform; 1986. [in Russian] [ГОСТ 12038-84. Межгосударственный стандарт. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. Москва: Стандартинформ; 1986]. URL: <http://docs.cntd.ru/document/gost-12038-84> [дата обращения: 22.05.2024].
- GOST 12041-82. Interstate standard. Seed of farm crops. Method for determination of moisture content. Moscow: Standartinform; 1982. [in Russian] [ГОСТ 12041-82. Межгосударственный стандарт. Семена сельскохозяйственных культур. Метод определения влажности. Москва: Стандартинформ; 1982]. URL: <http://docs.cntd.ru/document/gost-12041-82> [дата обращения: 22.05.2024].
- Izosimov A.A. Physico-chemical properties, biological activity and detoxifying ability of humic preparations differing in the genesis of organic raw materials (Fisiko-khimicheskiye svoystva, biologicheskaya aktivnost i detoksitsiruyushchaya sposobnost guminovykh preparatov, otlichayushchikhsya genezisom organicheskogo syrya) [dissertation]. Moscow: Moscow State University; 2016. [in Russian] [Иzosимов А.А. Физико-химические свойства, биологическая активность и детоксицирующая способность гуминовых препаратов, отличающихся генезисом органического сырья: дис. ... канд. биол. наук. Москва: Московский государственный университет; 2016].
- Keypour S., Hassani S.B., Motevalli S., Irankhahi P. Aqueous extracts of medicinal mushrooms *Ganoderma lucidum* and *Pleurotus eryngii* (Agaricomycetes) can affect seed germination and seedling survival. *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 2022;24(4):75-81. DOI: 10.1615/intjmedmushrooms.2022043470
- Kulikova N.A., Perminova I.V., Lebedeva G.F., Matorin D.N. The influence of organic matter in aqueous and alkaline peat extracts on plant photosynthesis (Vliyaniye organicheskogo veshchestva vodnoy i shchelochnoy vytyazhek torfa na fotosintez rasteniy). *Moscow University Bulletin. Series 16, Biology*. 1997;(2):36-41. [in Russian] [Куликова Н.А., Перминова И.В., Лебедева Г.Ф., Маторин Д.Н. Влияние органического вещества водной и щелочной вытяжек торфа на фотосинтез растений. *Вестник Московского университета. Серия 16, Биология*. 1997;(2):36-41].
- Li R., He J., Xie H., Wang W., Bose S.K., Sun Y. et al. Effects of chitosan nanoparticles on seed germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Biological Macromolecules*. 2019;126:91-100. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2018.12.118
- Ling Y., Zhao Y., Cheng B., Tan M., Zhang Y., Li Z. Seed priming with chitosan improves germination characteristics associated with alterations in antioxidant defense and dehydration-responsive pathway in white clover under water stress. *Plants (Basel)*. 2022;11(15):2015. DOI: 10.3390/plants11152015
- Nardi S., Pizzeghello D., Muscolo A., Vianello A. Physiological effects of humic substances on higher plants. *Soil Biology and Biochemistry*. 2002;34(11):1527-1536. DOI: 10.1016/S0038-0717(02)00174-8
- Obrucheva N.V., Antipova O.V. Morphology and physiology of seed germination (Morfologiya i fiziologiya prorastaniya semyan). In: T.B. Batygina (ed.). *Embryology of Flowering Plants. Terminology and Concepts: In 3 Volumes. Vol. 2*. St. Petersburg: Mir i Semya; 1997. p.667-681. [in Russian] [Обручева Н.В., Антипова О.В. Морфология и физиология прорастания семян. В кн.: *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3-х томах. Т. 2* / под ред. Т.Б. Батыгиной. Санкт-Петербург: Мир и семья; 1997. С.667-681].
- Olaetxea M., De Hita D., Garcia C.A., Fuentes M., Baigorri R., Mora V. et al. Hypothetical framework integrating the main mechanisms involved in the promoting action of rhizospheric humic substances on plant root- and shoot- growth. *Applied Soil Ecology*. 2018;123:521-537. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.06.007
- Olaetxea M., Mora V., Bacaicoa E., Baigorri R., Garnica M., Fuentes M. et al. Root ABA and H⁺-ATPase are key players in the root and shoot growth-promoting action of humic acids. *Plant Direct*. 2019;3(10):e00175. DOI: 10.1002/pld3.175
- Pishchik V.N., Boytsova L.V., Vorob'ev N.I. Effect of humic substances on plants and rhizosphere microorganisms in plant-microbial systems. *Agricultural Chemistry*. 2019;(3):85-95. [in Russian] [Пищик В.Н., Бойцова Л.В., Воробьев Н.И. Влияние гуминовых веществ на растения и ризосферные микроорганизмы в растительно-микробных системах. *Агрохимия*. 2019;(3):85-95]. DOI: 10.1134/S0002188119030116
- Popov A.I. Possible mechanisms of the effect of humic substances when they enter plants (Vozmozhnye mekhanizmy deystviya guminovykh veshchestv pri ikh popadanii v rasteniya). In: *Humic Substances in the Biosphere. Proceedings of the 4th All-Russian Scientific Conference; December 19-21, 2007; Moscow*. Moscow; 2007. p.509-514. [in Russian] [Попов А.И. Возможные механизмы действия гуминовых веществ при их попадании в растения. В кн.: *Гуминовые вещества в биосфере. Труды IV Всероссийской научной конференции; 19-21 декабря 2007 г.; г. Москва*. Москва; 2007. С.509-514].
- Rebrikov D.V. (ed.). Real-time PCR (PTsR v realnom vremeni). 2nd ed. Moscow: Laboratoriya Znaniy; 2009. [in Russian] [ПЦР в реальном времени / под ред. Д.В. Ребрикова. 2-е изд. Москва: Лаборатория знаний; 2009].
- Sakr M.T., El-Sarkassy N.M., Fuller M.P. Exogenously applied antioxidants and biostimulants counteract the adverse effect of biotic stress in wheat plant. *Agricultural Research and Technology*. 2017;12(4):555853. DOI: 10.19080/artoaj.2017.12.555853
- Smolikova G., Medvedev S. Seed-to-seedling transition: novel aspects. *Plants (Basel)*. 2022;11(15):1988. DOI: 10.3390/plants11151988
- Smythers A.L., McConnell E.W., Lewis H.C., Mubarek S.N., Hicks L.M. Photosynthetic metabolism and nitrogen reshuffling are regulated by reversible cysteine thiol oxidation following nitrogen deprivation in *Chlamydomonas*. *Plants (Basel)*. 2020;9(6):784. DOI: 10.3390/plants9060784

- Song J., Shang L., Wang X., Xing Y., Xu W., Zhang Y. et al. MAPK11 regulates seed germination and ABA signaling in tomato by phosphorylating SnRKs. *Journal of Experimental Botany*. 2021;72(5):1677-1690. DOI: 10.1093/jxb/eraa564
- Tarasov S.S., Krutova E.K. Oxidative homeostasis in germinating pea seeds (*Pisum sativum* L.) depending on ultrasonic exposure duration. *Biophysics*. 2023;68:435-442. DOI: 10.1134/S0006350923030211
- Tarasov S.S., Mikhalev E.V., Rechkin A.V., Krutova E.K. Plant growth and development regulators: classification, nature and mechanism of action. *Agricultural Chemistry*. 2023;(9):65-80 [in Russian] (Тарасов С.С., Михалёв Е.В., Речкин А.В., Крутова Е.К. Регуляторы роста и развития растений: классификация, природа и механизм действия. *Агробиология*. 2023;(9):65-80). DOI: 10.31857/S0002188123090120
- To J.P.C., Reiter W.D., Gibson S.I. Mobilization of seed storage lipid by *Arabidopsis* seedlings is retarded in the presence of exogenous sugars. *BMC Plant Biology*. 2002;2:4. DOI: 10.1186/1471-2229-2-4

Информация об авторах

Сергей Сергеевич Тарасов, старший преподаватель, Нижегородский государственный агротехнологический университет имени Л.Я. Флорентьева, 603107 Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97, Tarasov_ss@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7774-6968>

Евгений Васильевич Михалев, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, Нижегородский государственный агротехнологический университет имени Л.Я. Флорентьева, 603107 Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97, zajakyn1898@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4320-8410>

Елена Константиновна Крутова, кандидат биологических наук, доцент, заведующая кафедрой, Нижегородский государственный агротехнологический университет имени Л.Я. Флорентьева, 603107 Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97, elena.krutova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0456-7923>

Ирина Викторовна Предеина, ассистент, Приволжский исследовательский медицинский университет, 603104 Россия, Нижний Новгород, ул. Гагарина, 70, job.piv@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0008-9023-7592>

Information about the authors

Sergey S. Tarasov, Senior Lecturer, Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, 97 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603107, Russia, Tarasov_ss@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7774-6968>

Evgeniy V. Mikhalev, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, 97 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603107, Russia, zajakyn1898@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4320-8410>

Elena K. Krutova, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Head of a Department, Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, 97 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603107, Russia, elena.krutova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0456-7923>

Irina V. Predeina, Assistant, Privolzhsky Research Medical University, 70 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603104, Russia, job.piv@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0008-9023-7592>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 09.04.2024; одобрена после рецензирования 12.11.2024; принята к публикации 09.02.2025. The article was submitted on 09.04.2024; approved after reviewing on 12.11.2024; accepted for publication on 09.02.2025.