

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 575.222.73:58.032.3

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-3-102-111



Негативное влияние интрогрессии в хромосому 5AL мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) от тетраплоидной пшеницы (*Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *timopheevii*) на устойчивость к засухе и продуктивность

С. В. Осипова^{1,2}, А. В. Пермяков¹, А. В. Рудиковский¹, М. Д. Пермякова¹, Е. Г. Рудиковская¹, А. В. Поморцев¹, Т. А. Пшеничникова³

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

² Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Светлана Владимировна Осипова, svetlanaosipova2@mail.ru

Актуальность. Интрогрессивную гибридизацию используют для увеличения генетического разнообразия и повышения устойчивости к болезням мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Интрогрессии от тетраплоидной пшеницы *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *timopheevii* в мягкую пшеницу 'Саратовская 29' (S29) помогли повысить ее устойчивость к грибным заболеваниям. Необходимы исследования влияния интрогрессивной гибридизации на устойчивость пшеницы к абиотическим стрессорам.

Материалы и методы. В контролируемых условиях при двух режимах водоснабжения исследовали параметры газообмена и флуоресценции хлорофилла, содержание хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов, свободного пролина, активность ферментов аскорбат-глутатионного цикла, каталазы и липоксигеназы в листьях и биомассу побега у сорта пшеницы S29 и линии S29 (821 5A), несущей сегмент интрогрессии от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* в дистальном участке хромосомы 5AL. Компоненты продуктивности изучали в гидропонной теплице в двух режимах водоснабжения.

Результаты. По сравнению с сортом S29 линия S29 (821 5A) показала сниженное количество поглощаемой и переносимой энергии на один реакционный центр фотосистемы II при оптимальном поливе. Также у линии на 30% снизилась активность ферментов аскорбат-глутатионного цикла и значительно повысилось содержание пролина в листьях. У линии S29 (821 5A) отмечены ослабленные защитные реакции на стресс от засухи. Она уступала сорту S29 по продуктивности главного колоса, независимо от условий полива.

Заключение. Интрогрессия от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* в дистальную область хромосомы 5AL отрицательно повлияла на устойчивость к засухе и продуктивность мягкой пшеницы. Для комплексной оценки устойчивости межвидовых гибридов к неблагоприятным факторам необходимы физиолого-биохимические исследования.

Ключевые слова: фотосинтез, активность антиоксидантных ферментов и липоксигеназы, пролин, компоненты продуктивности, опущение листа

Благодарности: исследование выполнено в рамках реализации государственных заданий СИФИБР СО РАН № 0277-2025-0006 «Изучение механизмов формирования, поддержания и регуляции устойчивого состояния растений: генетические, физиолого-биохимические, эволюционные и экологические аспекты» и ФНЦ ИЦиГ СО РАН по проекту № FWNR-2022-0017 «Генетический контроль развития и формирования хозяйственно-ценных признаков у сельскохозяйственных растений». В работе использовано оборудование ЦКП «Биоаналитика» СИФИБР СО РАН и ЦКП репродукции растений ИЦиГ СО РАН.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Осипова С.В., Пермяков А.В., Рудиковский А.В., Пермякова М.Д., Рудиковская Е.Г., Поморцев А.В., Пшеничникова Т.А. Негативное влияние интрогрессии в хромосому 5AL мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) от тетраплоидной пшеницы (*Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *timopheevii*) на устойчивость к засухе и продуктивность. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(3):102-111. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-3-102-111

© Осипова С.В., Пермяков А.В., Рудиковский А.В., Пермякова М.Д., Рудиковская Е.Г., Поморцев А.В., Пшеничникова Т.А., 2025

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-3-102-111

Negative effect of an introgression into chromosome 5AL of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from tetraploid wheat (*Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *timopheevii*) on drought tolerance and productivity

Svetlana V. Osipova^{1,2}, Aleksey V. Permyakov¹, Alexandr V. Rudikovskii¹, Marina D. Permyakova¹, Elena G. Rudikovskaya¹, Anatolii V. Pomortsev¹, Tatyana A. Pshenichnikova³

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

² Irkutsk State University, Irkutsk, Russia,

³ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Corresponding author: Svetlana V. Osipova, svetlanaosipova2@mail.ru

Background. Introgressive hybridization is used to increase genetic diversity and improve disease resistance in bread wheat *Triticum aestivum* L. Introgressions from tetraploid wheat *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *timopheevii* into bread wheat 'Saratovskaya 29' (S29) helped to increase its resistance to fungal diseases. There is a need for thorough studies into the effect of introgressive hybridization on tolerance to abiotic stressors in wheat.

Materials and methods. Gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll *a* and *b* content, carotenoids, free proline, ascorbate-glutathione cycle enzyme activity, catalase and lipoxygenase in leaves, and shoot biomass were analyzed in wheat cultivar S29 and line S29 (821 5A) carrying a *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* introgression segment in the distal region of chromosome 5AL, under controlled conditions with two water-supply regimes. Productivity components were assessed in a hydroponic greenhouse, also under two water-supply regimes.

Results. Compared with cv. S29, line S29 (821 5A) had a reduced amount of absorbed and transferred energy per reaction center of photosystem II under optimal watering. The line also had a 30% reduction in the activity of ascorbate-glutathione cycle enzymes and a significantly increased proline content in leaves. Line S29 (821 5A) showed weakened defense reactions to drought stress. It was inferior to cv. S29 in the main spike productivity, regardless of watering conditions.

Conclusion. Introgression from *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* into the distal region of chromosome 5AL negatively affected the drought tolerance and productivity of bread wheat. Physiological and biochemical studies are required to make a comprehensive assessment of interspecific hybrids for their resistance to unfavorable factors.

Keywords: photosynthesis, antioxidant enzyme and lipoxygenase activity, proline, productivity components, leaf pubescence

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of the state tasks assigned to the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, No. 0277-2025-0006 "Study of the mechanisms forming, maintaining and regulating a stable state of plants: genetic, physiological and biochemical, evolutionary and environmental aspects", and the Institute of Cytology and Genetics, No. FWNR-2022-0017 "Genetic control of the development and formation of economically valuable traits in agricultural plants". The researchers employed the equipment of the Collective Use Center "Bioanalytics" of the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, and the Collective Use Center for Plant Reproduction of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS.

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

For citation: Osipova S.V., Permyakov A.V., Rudikovskii A.V., Permyakova M.D., Rudikovskaya E.G., Pomortsev A.V., Pshenichnikova T.A. Negative effect of an introgression into chromosome 5AL of common wheat (*Triticum aestivum* L.) from tetraploid wheat (*Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *timopheevii*) on drought tolerance and productivity. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(3):102-111. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2025-3-102-111

Введение

Гексаплоидная пшеница *Triticum aestivum* L. ($2n = 42$, ВВА^uDD) является жизненно важным источником питания для человека. Чтобы увеличить генетическое разнообразие и повысить устойчивость пшеницы, используют интрогрессивную гибридизацию. Тетраплоидная пшеница *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *timopheevii* ($2n = 28$, A^uA^uGG) обладает большим потенциалом для увеличения генетического разнообразия мягкой пшеницы по различным хозяйственно ценным признакам. Этот подвид использовали в качестве донора генов иммунитета для улучшения устойчивости мягкой пшеницы к грибным заболеваниям (Leonova, Shumny, 2023), а также генов опушения листа и высокого содержания клейковины в зерне (Simonov et al., 2021; Shchukina et al., 2022). Линия 821 – одна из ста в коллекции интрогрессивных линий *T. aestivum* / *T. timopheevii* subsp. *timopheevii*, полученных в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск). Она создавалась скрещиванием *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* с сортом мягкой пшеницы ‘Саратовская 29’ (S29) и имела участки интрогрессии в хромосомах 2A, 2B и 5A (Leonova et al., 2008). Позже была создана линия S29 (821 5A), несущая один фрагмент интрогрессии в дистальном участке хромосомы 5A (Simonov et al., 2021). По сравнению с сортом у линии S29 (821 5A) более чем в два раза снижалось количество трихом на обеих сторонах листа и в среднем в полтора раза увеличивалась длина трихом независимо от условий полива, что связывали с геном *Hl^u*, локализованным в дистальном участке длинного плеча хромосомы 5A¹ пшеницы *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* (Simonov et al., 2021). Существуют представления о перекрестных регуляторных взаимодействиях белков сети формирования трихом и факторов, контролирующих реакцию на стрессы, рост и развитие (Kabir et al., 2024). Кроме того, показана взаимосвязь между опушением листа и фотосинтезом (Pshenichnikova et al., 2018). Интрогрессия в дистальный участок хромосомы 5A могла повлиять не только на характеристики опушения листа, но также на фотосинтез и устойчивость к абиотическим стрессовым факторам. Для проверки этого предположения провели сравнительное физиолого-биохимическое исследование устойчивости сорта и линии S29 (821 5A) к водному дефициту.

Устьичные реакции в значительной степени определяют водный баланс растений, поэтому устьичную проводимость, скорость транспирации и скорость нетто-фотосинтеза используют для оценки устойчивости к дефициту воды (Pflüger et al., 2024). Подробнее состояние фотосинтетического аппарата можно описать с помощью метода флуоресценции хлорофилла (Chl), который является чувствительным, надежным и неинвазивным способом оценки эффективности процессов световой фазы фотосинтеза и используется для мониторинга физиологического состояния растений при решении разнообразных задач (Goltsev et al., 2016; Osipova et al., 2024). Помимо непосредственной оценки функций фотосинтетического аппарата, важно определить уровень его антиоксидантной защиты при водном дефиците. Ферменты аскорбат-глутатионного цикла, супероксиддисмутаза (SOD, КФ 1.15.1.1), дегидроаскорбатредуктаза (DHAR, КФ 1.8.5.1), глутатионредуктаза (GR, КФ 1.6.4.2) и аскорбатпероксидаза (APX, КФ 1.11.1.11), а также каталаза (CAT, КФ 1.11.1.6) защищают растительные клетки

в стрессовых условиях и поддерживают клеточный гомеостаз, эффективно минимизируя избыточное производство активных форм кислорода (Mir, Khah, 2023). Активности этих ферментов успешно используют для скрининга засухоустойчивости зерновых (Panda et al., 2021). Липоксигеназы (LOX, КФ 1.13.11.12) влияют на рост и развитие растений, а также на устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам (Viswanath et al., 2020).

Накопление осмолитов, в частности свободного пролина, при обезвоживании и других неблагоприятных факторах среды также считается одним из наиболее важных защитных механизмов, поскольку пролин способствует стабилизации субклеточных структур, улавливанию свободных радикалов и поддержанию окислительно-восстановительного потенциала клеток в стрессовых условиях (Chakraborty, Kumari, 2023). Таким образом, вышеперечисленные параметры можно рассматривать в качестве критериев оценки устойчивости линии S29 (821 5A) и сорта S29.

Цель исследования – определить влияние интрогрессии от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* в дистальный участок хромосомы 5A сорта мягкой пшеницы ‘Саратовская 29’ (S29) на ее устойчивость к дефициту воды.

Материалы и методы

Объектом исследования служила замещенная линия S29 (821 5A), создание которой описано А. В. Симоновым и соавторами (Simonov et al., 2021). В качестве контроля использовался родительский сорт мягкой пшеницы ‘Саратовская 29’ (S29). Для проведения физиолого-биохимических экспериментов растения выращивали в контролируемых условиях климатической камеры CLF Plant Master (CLF Plant Climatic GmbH, Германия), установленной на фитотроне Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук (г. Иркутск). В камере поддерживался 16-часовой фотопериод с интенсивностью света 500 мкмоль (фотон)/м² с⁻¹, дневной/ночной температурой 23/16°C и относительной влажностью воздуха 60%. По 12 зерен высевали в сосуды Митчерлиха, содержащие 4 кг субстрата, состоящего из перегноя, песка и торфа в соотношении 1 : 1 : 1. Для каждого генотипа один сосуд поддерживали в условиях оптимального полива (60% от полной влагоемкости почвы), второй – в условиях водного дефицита (30%). Влажность почвы в сосудах контролировали весовым методом. На стадии «цветение» измеряли параметры газообмена и флуоресценции Chl на средней части развернутых флаговых листьев. Скорость транспирации (E), устьичную проводимость (Gs) и скорость ассимиляции CO₂ (A) изучали с помощью портативной системы для измерения газообмена и флуоресценции Chl GFS-3000 (Heinz Walz GmbH, Германия).

Флуоресценцию Chl оценивали с помощью флуориметра PAM 2500 (Heinz Walz GmbH, Германия). Измеряли медленную кинетику индукции флуоресценции Chl, быстрые световые кривые и быструю кинетику индукции флуоресценции Chl (кривая OJIP). Всего было измерено и рассчитано 32 показателя флуоресценции Chl по методикам, описанным ранее (Osipova et al., 2024). После измерения газообмена и флуоресценции Chl главный побег срезали, измеряли его массу, отбирали и немедленно замораживали жидким азотом образцы флаговых листьев для дальнейших биохимических анализов. Образцы хранили при температуре -70°C. Методики определения содержания фотосинтетических пигментов и фермента-

тивных активностей описаны ранее (Osipova et al., 2024). Содержание свободного пролина измеряли спектрофотометрически (Hitachi U-1100, Япония) при длине волны 520 нм с использованием реагента нингидрина (Bates et al., 1973).

Компоненты продуктивности изучали в гидропонной теплице в ИЦиГ СО РАН. Растения выращивались в ваннах размером $4 \times 1 \times 0,35$ м, заполненных керамзитом. Для питания растений использовался раствор Кнопа. Подробнее условия эксперимента с использованием различных условий водоснабжения описаны ранее (Smirnova, Pshenichnikova, 2021). Измеряли следующие компоненты продуктивности: число побегов, длину стебля и колоса, число и массу зерен в главном колосе и у растения в целом. Масса 1000 зерен являлась расчетной величиной. Главным считали колос, вносящий наибольший вклад в продуктивность растения.

За биологическую повторяемость принимали отдельное растение. Массу побега измеряли в восьми, параметры газообмена и флуоресценции Chl – в шести биологических повторностях. В статье обсуждаются только те параметры флуоресценции Chl, для которых наблюдали значимую разницу у генотипов или изменения под влиянием дефицита воды. Содержание пигментов и активность ферментов определяли в трех биологических и трех аналитических повторностях. Содержание пролина определяли трижды из объединенных пяти флаговых листьев каждого генотипа. В условиях гидропонной теплицы генотипы выращивали в течение трех вегетационных сезонов.

Влияние засухи оценивали используя показатель «размер эффекта засухи» (SDE). Он основан на различиях между средними значениями признаков в условиях засухи и контроля, учитывает размер выборки и объединенное стандартное отклонение (Peršić et al., 2022). Чем больше размер эффекта, тем больше увеличение параметра в условиях засухи по сравнению с контролем. Отрицательные значения указывают на уменьшение параметра по сравнению с контролем. Нулевые значения SDE означают отсутствие эффекта.

Расчет средних значений признаков, стандартных отклонений, значимости различий по t-критерию Стьюдента, значения SDE и построение графиков выполняли в Microsoft Excel 2010. Оценку достоверности различий между образцами по компонентам урожая проводили методом двухфакторного дисперсионного анализа и наименьшей существенной разности (НСР₀₅). Двухфакторный дисперсионный анализ проводили в Microsoft Excel Office Professional Plus 2016. Достоверность различий между дисперсиями устанавливали по F-критерию Фишера.

Результаты и обсуждение

В таблице 1 приведены средние значения физиологических параметров и стандартные отклонения для сорта S29 и линии S29 (821 5A) при оптимальном поливе (контроль) и при водном дефиците (засуха). Масса побега, параметры газообмена, содержание пигментов и активность DHAR в контроле не отличались у линии и сорта S29. У линии по сравнению с сортом S29 снизились показатели флуоресценции Chl, свидетельствующие о количестве поглощаемой (ABS/RC), улавливаемой (TR₀/RC), переносимой (ET₀/RC) и рассеиваемой энергии (DI₀/RC) на один реакционный центр фотосистемы II (PSII). При этом несколько возрастал показатель эффективности

RC/ABS, то есть происходило увеличение доли активных реакционных центров PSII в общем пуле хлорофиллов (Goltsev et al., 2016). Подобная адаптация способствовала повышению эффективности фотосинтеза у линии и, предположительно, поддержанию скорости нетто-фотосинтеза. Коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического тушения (NPQ) флуоресценции Chl в контроле значимо не изменялись. У линии по сравнению с сортом были снижены уровни активности GR и SOD в 1,3 раза, APX и LOX – в 1,8 раза, CAT – в 2,3 раза и почти на 70% повышено содержание свободного пролина (см. табл. 1). Значительное снижение антиоксидантной активности в контроле, по-видимому, приводило к увеличению окислительной нагрузки и увеличению содержания пролина в листьях, которое, как правило, повышается в ответ на действие разнообразных стрессоров (Chakraborty, Kumari, 2023). Эти данные указывают на то, что линия S29 (821 5A) с интрогрессией в дистальном участке хромосомы 5AL испытывала стресс в оптимальных условиях полива.

Те же генотипы вырастили в гидропонной теплице ИЦиГ СО РАН в двух режимах водоснабжения до стадии полной спелости зерна. Для оценки влияния генотипа (интрогрессии) и среды (дефицит воды) на продуктивность проводили двухфакторный дисперсионный анализ средних значений компонентов продуктивности при контрастных условиях орошения у линии S29 (821 5A) и сорта S29 (табл. 2). В контроле у линии S29 (821 5A) статистически значимо снижались длина стебля, длина колоса, число колосков в колосе, число и масса зерен в главном колосе и особенно масса 1000 зерен как с главного колоса, так и с целого растения. Таким образом, интрогрессия от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* в хромосому 5AL негативно повлияла на ростовые характеристики и зерновую продуктивность в оптимальных условиях полива.

В условиях засухи различия между линией S29 (821 5A) и сортом S29 по физиолого-биохимическим критериям были более существенными (см. табл. 1). По сравнению с S29 у линии снизились скорость транспирации и устьичная проводимость, повысилось содержание хлорофиллов и каротиноидов, уменьшились коэффициенты фото- и нефотохимического тушения флуоресценции (qP и NPQ), а также максимальная скорость транспорта электронов (ETR_{max}). Также у линии по сравнению с сортом S29 значительно понизились уровни активности ферментов аскорбат-глутатионовой системы: DHAR в 3,6 раз, GR – в 4,7 раза, SOD – в 1,4 раза и APX – в 1,8 раза. Активности CAT и LOX поддерживались на уровне сорта S29.

На рисунке приведен статистический показатель «размер эффекта» (SDE), позволяющий оценить влияние засухи на изученные признаки у линии S29 (821 5A) и сорта S29. У обоих генотипов величина SDE для скорости транспирации и устьичной проводимости была отрицательной, но у линии эти значения примерно в два раза ниже. У сорта S29 скорость нетто-фотосинтеза при засухе значимо снижалась, тогда как у линии S29 (821 5A) изменения этого параметра были незначительными. У сорта S29, в отличие от линии, при засухе повышалась эффективность фотосинтетического аппарата, о чем можно судить по коэффициенту фотохимического тушения флуоресценции Chl (qP). Нефотохимическое тушение флуоресценции Chl (NPQ) у сорта S29 также повышалось (рис. 1, а), что свидетельствует об активации механизмов рассеивания избыточной световой энергии и преобразования ее в тепло. Эти процессы активируются при дей-

Таблица 1. Фотосинтетические и биохимические параметры у сорта 'Саратовская 29' и линии S29 (821 5A) в контроле и при засухе**Table 1. Photosynthetic and biochemical parameters of cv. 'Saratovskaya 29' and line S29 (821 5A) in the control test and under drought**

Признаки	Сорт 'Саратовская 29'		Линия S29 (821 5A)	
	Контроль	Засуха	Контроль	Засуха
Масса побега	5,7 ± 1,0	3,2 ± 0,7	5,6 ± 0,5	3,3 ± 0,6
Параметры газообмена				
E, ммоль м ⁻² с ⁻¹	1,9 ± 0,2	1,2 ± 0,2	2,0 ± 0,2	0,5 ± 0,1***
Gs, ммоль м ⁻² с ⁻¹	0,14 ± 0,0	0,08 ± 0,0	0,15 ± 0,0	0,03 ± 0,0***
A, мкмоль м ⁻² с ⁻¹	11,7 ± 0,7	9,7 ± 1,0	11,6 ± 0,8	9,2 ± 3,2
Параметры флуоресценции хлорофилла				
RC/ABS	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,4 ± 0,0*	0,3 ± 0,0
ABS/RC	3,1 ± 0,1	3,0 ± 0,2	2,9 ± 0,1*	3,0 ± 0,3
TR ₀ /RC	2,3 ± 0,1	2,2 ± 0,1	2,2 ± 0,1*	2,3 ± 0,2
ET ₀ /RC	1,8 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,7 ± 0,1*	1,8 ± 0,1
DI ₀ /RC	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,2	0,7 ± 0,1*	0,7 ± 0,1
NPQ	0,9 ± 0,1	1,1 ± 0,5	1,1 ± 0,2	0,9 ± 0,1**
qP	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,0**
ETR _{max}	51,8 ± 31,7	92,1 ± 8,8	65,2 ± 10,0	70,8 ± 30,6*
Содержание фотосинтетических пигментов и свободного пролина				
Chl a, мг/г	2,6 ± 0,1	2,4 ± 0,1	2,6 ± 0,1	2,9 ± 0,2*
Chl b, мг/г	1,1 ± 0,0	1,1 ± 0,0	1,1 ± 0,0	1,7 ± 0,1**
Car, мг/г	0,6 ± 0,0	0,6 ± 0,0	0,5 ± 0,0	0,7 ± 0,0*
Chl a + b/Car	6,6 ± 0,5	6,4 ± 0,2	7,1 ± 0,2	6,6 ± 0,2
Prolin, мкмоль/г	20,7 ± 1,0	11,6 ± 0,3	34,9 ± 0,4***	10,5 ± 0,1**
Активность ферментов, Е/мг белка				
DHAR	7,8 ± 0,6	13,1 ± 3,1	7,4 ± 3,7	3,6 ± 1,6***
GR	18,7 ± 4,7	46,8 ± 20,4	14,4 ± 6,5*	9,9 ± 1,8***
SOD	46,4 ± 4,3	49,6 ± 2,3	36,1 ± 1,9***	36,2 ± 2,2***
APX	48,2 ± 17,4	65,9 ± 18,0	26,8 ± 5,1***	36,8 ± 9,2***
CAT	4,9 ± 1,3	3,7 ± 1,3	2,1 ± 0,7*	3,7 ± 0,8
LOX	2,5 ± 0,2	2,7 ± 0,2	1,4 ± 0,3*	2,8 ± 0,1

Примечание: *, **, *** – $p < 0,05$, $0,01$ и $0,001$, сравнение признаков между линией S29 (821 5A) и сортом 'Саратовская 29' в одинаковых условиях водоснабжения; E – скорость транспирации, Gs – устьичная проводимость, A – скорость ассимиляции CO₂; RC/ABS – доля активных реакционных центров (РЦ) фотосистемы II; ABS/RC – поток энергии, поглощаемой одним РЦ PSII, TR₀/RC – поток энергии возбуждения, поглощаемой одним РЦ в начальный момент освещения адаптированного к темноте объекта, ET₀/RC – поток электронов, переносимых через один активный РЦ PSII, DI₀/RC – общее количество энергии, рассеиваемой одним РЦ в виде тепла, флуоресценции или переноса в другую фотосистему, NPQ – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции, qP – коэффициент фотохимического тушения флуоресценции, ETR_{max} – максимальная скорость транспорта электронов; Chl, Car, Prolin – содержание хлорофилла, каротиноидов, пролина в листьях; DHAR, GR, SOD, APX, CAT, LOX – активность дегидроаскорбат-редуктазы, глутатионредуктазы, супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидазы, каталазы и липоксигеназы

Note: *, **, *** – $p < 0.05$, 0.01 and 0.001 , comparison of the traits between line C29 (821 5A) and cv. 'Saratovskaya 29' under the same water-supply conditions; E – transpiration rate, Gs – stomatal conductance, A – CO₂ assimilation rate; RC/ABS – proportion of active reaction centers (RC) of photosystem II; ABS/RC is the energy flux absorbed by one PSII RC, TR₀/RC is the excitation energy flux absorbed by one RC at the initial moment of illumination of a dark-adapted object, ET₀/RC is the electron flux transferred through one active PSII RC, DI₀/RC is the total amount of energy dissipated by one RC as heat, fluorescence, or transfer to another photosystem, NPQ is the coefficient of non-photochemical fluorescence quenching, qP is the coefficient of photochemical fluorescence quenching, ETR_{max} is the maximum electron transport rate; Chl, Car, Prolin – content of chlorophyll, carotenoids and proline in leaves; DHAR, GR, SOD, APX, CAT, LOX are the activities of dehydroascorbate reductase, glutathione reductase, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, catalase, and lipoxigenase

Таблица 2. Двухфакторный дисперсионный анализ средних значений компонентов продуктивности растений при контрастных условиях орошения у линии S29 (821 5A) и сорта 'Саратовская 29' (условия теплицы)**Table 2.** Two-way analysis of variance showing mean values of plant productivity components under contrasting irrigation conditions in line S29 (821 5A) and cv. 'Saratovskaya 29' (greenhouse conditions)

Генотипы	Длина стебля, см		F _E	HCP ₀₅	Длина колоса, см		F _E	HCP ₀₅
	контроль	засуха			контроль	засуха		
S29	99,0	92,6	19,0***	3,3	7,7	7,7	н/з	н/з
S29 (821 5A)	95,3	87,4			6,6	6,8		
F _G	4,4*	7,8**			72,1***	43,8***		
HCP ₀₅	3,5	3,7			0,3	0,3		

Генотипы	Число колосков в колосе		F _E	HCP ₀₅	Число зерен в главном колосе		F _E	HCP ₀₅
	контроль	засуха			контроль	засуха		
S29	13,6	13,9	11,9***	0,5	25,8	25,4	н/з	н/з
S29 (821 5A)	12,9	13,0			23,0	21,7		
F _G	13,0***	21,6***			8,5**	17,2***		
HCP ₀₅	0,3	0,3			1,9	1,8		

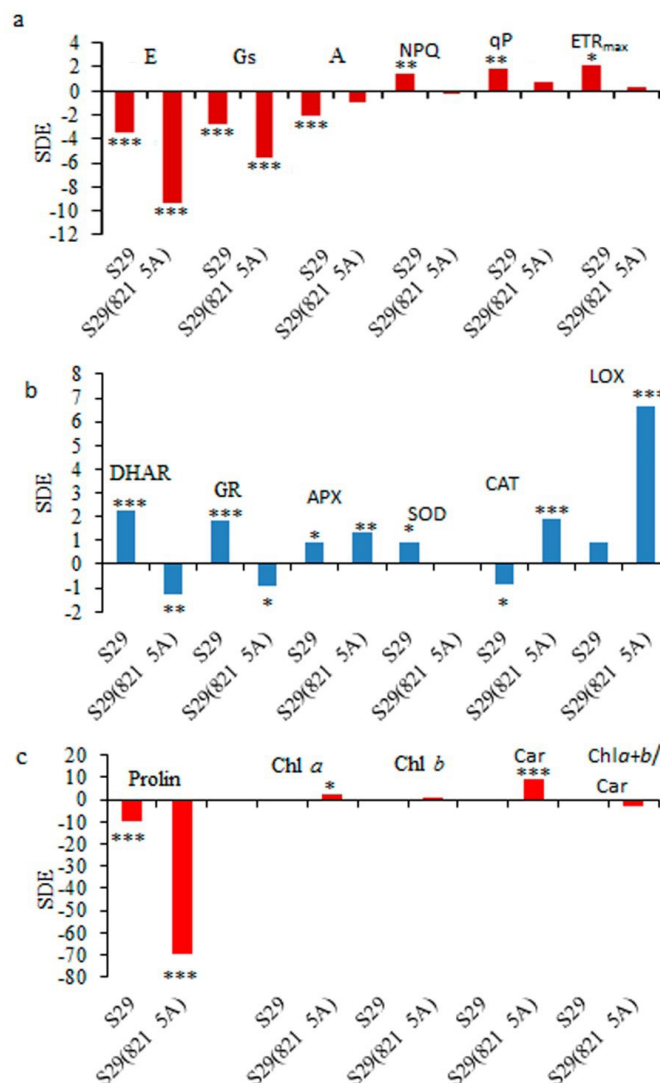
Генотипы	Масса зерен с главного колоса, г		F _E	HCP ₀₅	Масса 1000 зерен главного колоса, г		F _E	HCP ₀₅
	контроль	засуха			контроль	засуха		
S29	1,12	0,82	33,0***	0,09	43,2	30,9	119,8***	2,1
S29 (821 5A)	0,89	0,66			38,7	27,5		
F _G	30,6***	20,3***			19,9***	18,9***		
HCP ₀₅	0,09	0,06			2,0	1,6		

Генотипы	Число зерен с растения		F _E	HCP ₀₅	Масса зерен с растения, г		F _E	HCP ₀₅
	контроль	засуха			контроль	засуха		
S29	90,3	57,3	47,9***	9,8	3,53	1,69	82,4***	0,34
S29 (821 5A)	87,5	51,8			2,96	1,44		
F _G	н/з	н/з			6,9***	6,6***		
HCP ₀₅	н/з	н/з			0,3	0,19		

Генотипы	Масса 1000 зерен, г		F _E	HCP ₀₅
	контроль	засуха		
S29	40,4	27,3	67,0***	5,3
S29 (821 5A)	31,6	23,8		
F _G	20,5***	11,3**		
HCP ₀₅	2,7	2,0		

Примечание: F_G – F-критерий Фишера для генотипа; F_E – F-критерий Фишера для среды; HCP_{05} – наименьшая существенная разность для 5-процентного уровня значимости; н/з – различия незначимы; *, **, *** – $p < 0,05, 0,01$ и $0,001$ соответственно

Note: F_G – Fisher's criterion for the genotype; F_E – Fisher's criterion for the environment; LSD_{05} – least significant difference for 5% significance level; н/з – differences are insignificant; *, **, and *** – $p < 0.05, 0.01$ and 0.001 , respectively



*, **, *** – $p < 0,05$, $0,01$ и $0,001$, значимость различий между признаками в контроле и на засухе; E – скорость транспирации, Gs – устьичная проводимость, A – скорость ассимиляции CO_2 ; NPQ – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции, qP – коэффициент фотохимического тушения флуоресценции, ETR_{max} – максимальная скорость транспорта электронов; Chl, Car, Prolin – содержание хлорофилла, каротиноидов, пролина в листьях; DHAR, GR, SOD, APX, CAT, LOX – активность дегидроаскорбатредуктазы, глутатионредуктазы, супероксиддисмутазы, аскорбатпероксидазы, каталазы и липоксигеназы

*, **, *** – $p < 0,05$, $0,01$ and $0,001$, significance of differences between traits in the control and drought tests; E – transpiration rate, Gs – stomatal conductance, A – CO_2 assimilation rate; NPQ is the coefficient of non-photochemical fluorescence quenching, qP is the coefficient of photochemical fluorescence quenching, ETR_{max} is the maximum electron transport rate; Chl, Car, Prolin – content of chlorophyll, carotenoids and proline in leaves; DHAR, GR, SOD, APX, CAT, LOX are the activities of dehydroascorbate reductase, glutathione reductase, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, catalase, and lipoxygenase

Рисунок. Размер эффекта засухи (SDE) для параметров газообмена и флуоресценции хлорофилла (a), активности антиоксидантных ферментов и липоксигеназы (b), содержания пролина и фотосинтетических пигментов (c) у сорта 'Саратовская 29' и линии S29 (821 5A)

Figure. The size of the drought effect (SDE) on gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence (a), antioxidant enzyme and lipoxygenase activity (b), proline and photosynthetic pigment content (c) in cv. 'Saratovskaya 29' and line S29 (821 5A)

ствии стрессовых факторов и служат защитой фотосинтетического аппарата от разрушения под действием активных форм кислорода (Goltsev et al., 2016).

У сорта S29 при засухе повышались уровни активности четырех ферментов аскорбат-глутатионного цикла (DHAR, GR, APX и SOD), тогда как у линии S29 (821 5A) – только одного (APX). Таким образом, у S29 процесс восстановления окисленных молекул аскорбиновой кис-

лоты и глутатиона в условиях засухи был значительно более активным, как и в целом аскорбат-глутатионовый цикл. Для противостояния стрессу у линии в условиях засухи повышались уровни активности каталазы и липоксигеназы (рисунок, b). Также большие различия между генотипами обнаружены в значениях SDE, рассчитанного для содержания свободного пролина и каротиноидов (рисунок, c). Поскольку сорт S29 и линия S29 (821 5A) вы-

ращивались в контролируемых условиях, описанные различия в защитных реакциях на стресс от засухи связаны, по-видимому, с интрогрессией в хромосому 5AL от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii*. По ростовым параметрам и показателям зерновой продуктивности в условиях засухи линия также значительно уступала сорту S29 (табл. 2).

Сорт мягкой пшеницы 'Саратовская 29' отличается высокой засухоустойчивостью, превосходным качеством зерна и используется для создания новых сортов с комплексной устойчивостью к абиотическим и биотическим стрессовым факторам путем гибридизации с другими видами. Интрогрессивная гибридизация сорта S29 и тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* применялась с целью повышения устойчивости сорта S29 к фитопатогенам. Интрогрессии от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* в разные участки генома пшеницы сорта S29 дали положительный результат в достижении устойчивости к биотическим стрессорам (Leonova, Shumny, 2023).

Однако не все полученные интрогрессивные линии отвечают современным требованиям комплексной устойчивости к неблагоприятным факторам среды. У линии S29 (821 5A), в геноме которой интрогрессия от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* затронула дистальный участок хромосомы 5AL, заметно снизились устойчивость к засухе и продуктивность по сравнению с сортом-реципиентом S29. Наиболее существенные негативные изменения коснулись активности ферментов аскорбат-глутатионного цикла и признаков «масса зерна с растения» и «масса 1000 зерен с растения», независимо от условий выращивания. Предположительно, район хромосомы 5AL, несущий интрогрессию от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii*, связан с генетическим контролем регуляции защитных реакций на дефицит воды и процессов онтогенеза. Хромосомная модификация этого района у сорта S29 негативно повлияла на формирование и налив зерна главного колоса.

Результаты этого исследования и данные о влиянии интрогрессии от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* в хромосому 5AL на характеристики опушения листа (Simonov et al., 2021) подтверждают взаимосвязь между развитием листовых трихом и защитными клеточными реакциями на абиотические стрессоры, особенно на засуху. Количество доказательств такой взаимосвязи у мягкой пшеницы увеличивается. Так, Н. Fan и соавторы (Fan et al., 2023) предложили несколько кандидатных генов, влияющих на развитие трихом, по результатам картирования локусов количественных признаков для количества и длины листовых трихом у пшеницы *T. aestivum*, выращенной в двух провинциях Китая. Среди них были гены белков, участвующих в регуляции реакций на биотические и абиотические стрессоры, такие как киназы, переносчики фосфатидилинозитола, глутатионпероксидазы и другие. Засуха значительно индуцировала экспрессию этих генов. Также обнаружилась взаимосвязь между характеристиками опушения листа и показателями флуоресценции хлорофилла у семи сортов и линий пшеницы, имеющих генетически различное опушение листа (Pshenichnikova et al., 2019).

Наличие взаимосвязи между развитием трихом и устойчивостью к стрессовым факторам необходимо учитывать при оценке перспективности новых генотипов пшеницы, созданных с привлечением генетического материала других видов. Изменение характеристик опушения листа пшеницы при межвидовой гибридизации может

повлечь за собой изменение устойчивости к стрессовым факторам. Чтобы оценить степень и характер этих изменений, необходимо подробное изучение устойчивости новых межвидовых гибридов. Влияние интрогрессии от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* в хромосому 5AL может быть сортоспецифичным, поскольку существует внутривидовая вариабельность генома, обусловленная обширными структурными и гаплотипическими различиями между сортами мягкой пшеницы (Walkowiak et al., 2020). Поэтому необходимо оценить влияние интрогрессии в этот участок хромосомы 5A на устойчивость и продуктивность сортов пшеницы с отличными от сорта 'Саратовская 29' характеристиками опушения листа.

Заключение

Для понимания перспективности дальнейшего использования в селекции мягкой пшеницы межвидовой гибридной линии S29 (821 5A) с сегментом интрогрессии от *T. timopheevii* subsp. *timopheevii* в дистальном участке хромосомы 5AL изучен набор показателей фотосинтеза, активности антиоксидантных ферментов и липоксигеназы, содержания пролина в листьях и компонентов продуктивности. Показано, что интрогрессивная линия S29 (821 5A) значительно уступала сорту-реципиенту мягкой пшеницы 'Саратовская 29' по устойчивости к почвенной засухе и по продуктивности, что необходимо учитывать при ее использовании в селекции.

Комплексная оценка устойчивости новых межвидовых гибридов с помощью физиолого-биохимических критериев необходима для выявления негативных эффектов интрогрессивной гибридизации, особенно в случаях изменения характеристик опушения листа у новых генотипов.

References / Литература

- Bates L., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*. 1973;39:205-207. DOI: 10.1007/BF00018060
- Chakraborty P., Kumari A. Role of compatible osmolytes in plant stress tolerance under the influence of phytohormones and mineral elements. In: M.A. Ahanger, J.A. Bhat, P. Ahmad, R. John (eds). *Improving Stress Resilience in Plants: Physiological and Biochemical Basis and Utilization in Breeding*. Cambridge, MA: Academic Press; 2023. p.165-201. DOI: 10.1016/B978-0-443-18927-2.00011-X
- Fan H., Xu J., Ao D., Jia T., Shi Y., Li N. et al. QTL mapping of trichome traits and analysis of candidate genes in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genes (Basel)*. 2023;15(1):42. DOI: 10.3390/genes15010042
- Goltsev V.N., Kalaji H.M., Paunov M., Bąba W., Horaczek T., Mojski J. et al. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2016;63(6):869-893. DOI: 10.1134/S1021443716050058
- Kabir N., Wahid S., Rehman S.U., Qanmber G. The intricate world of trichome development: From signaling pathways to transcriptional regulation. *Environmental and Experimental Botany*. 2024;217:105549. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2023.105549
- Leonova I.N., Röder M.S., Kalinina N.P., Budashkina E.B. Genetic analysis and localization of loci controlling leaf rust resistance of *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* introgression lines. *Russian Journal of Genetics*. 2008;44(12):1431-1437. DOI: 10.1134/S1022795408120077

- Leonova I.N., Shumny V.K. Development and study of the common wheat introgression lines obtained with the participation of *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. *Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(3):111-116. [in Russian] (Леонова И.Н., Шумный В.К. Создание и изучение коллекции интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных с участием *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(3):111-116). DOI: 10.18699/LettersVJ-2023-9-14
- Mir R.A., Khah M. K. Recent progress in enzymatic antioxidant defense system in plants against different environmental stresses. In: M.A. Ahanger, J.A. Bhat, P. Ahmad, R. John (eds). *Improving Stress Resilience in Plants: Physiological and Biochemical Basis and Utilization in Breeding*. Cambridge, MA: Academic Press; 2023. p. 203-224. DOI: 10.1016/B978-0-443-18927-2.00014-5
- Osipova S.V., Rudikovskii A.V., Permyakov A.V., Rudikovskaya E.G., Pomortsev A.V., Musalevskaya O.V. et al. Using chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activity to assess drought tolerance of spring wheat. *Photosynthetica*. 2024;62(2):147-157. DOI: 10.32615/ps.2024.014
- Panda D., Mishra S.S., Behera P.K., Lenka S.K. Role of ascorbate and ascorbate–glutathione cycle for photosynthetic protection in selected indigenous rice landraces under drought stress. *Agricultural Research*. 2021;10:187-192. DOI: 10.1007/s40003-020-00506-y
- Peršić V., Ament A., Antunović Dunić J., Drezner G., Cesar V. PEG-induced physiological drought for screening winter wheat genotypes sensitivity – integrated biochemical and chlorophyll *a* fluorescence analysis. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:987702. DOI: 10.3389/fpls.2022.987702
- Pflüger T., Jensen S.M., Liu F., Rosenqvist E.T. Leaf gas exchange responses to combined heat and drought stress in wheat genotypes with varied stomatal density. *Environmental and Experimental Botany*. 2024;228(Pt A):105984. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2024.105984
- Pshenichnikova T.A., Doroshkov A.V., Osipova S.V., Permyakov A.V., Permyakova M.D., Efimov V.M. et al. Quantitative characteristics of pubescence in wheat (*Triticum aestivum* L.) are associated with the parameters of gas exchange and chlorophyll fluorescence under conditions of normal and limited water supply. *Planta*. 2019;249(3):839-847. DOI: 10.1007/s00425-018-3049-9
- Shchukina L.V., Simonov A.V., Demenkova M.A., Klykov A.G., Shamanin V.P., Pozherukova V.E. et al. Increased grain protein and gluten contents of bread wheat caused by introgression of a *T. timopheevii* segment into chromosome 2A. *Euphytica*. 2022;218(12):170. DOI: 10.1007/s10681-022-03121-w
- Simonov A.V., Smirnova O.G., Genaev M.A., Pshenichnikova T.A. The identification of a new gene for leaf pubescence introgressed into bread wheat from *Triticum timopheevii* Zhuk. and its manifestation in a different genotypic background. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*. 2021;19(3):238-244. DOI: 10.1017/S1479262121000277
- Smirnova O.G., Pshenichnikova T.A. The relationship between the genetic status of the *Vrn-1* locus and the size of the root system in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(8):805-811. DOI: 10.18699/VJ21.093
- Viswanath K.K., Varakumar P., Pamuru R.R., Basha S.J., Meh-ta S., Rao A.D. Plant lipoxygenases and their role in plant physiology. *Journal of Plant Biology*. 2020;63(2):83-95. DOI: 10.1007/s12374-020-09241-x
- Walkowiak S., Gao L., Monat C., Haberer G., Kassa M.T., Brinton J. et al. Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding. *Nature*. 2020;588(7837):277-283. DOI: 10.1038/s41586-020-2961-x

Информация об авторах

Светлана Владимировна Осипова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, 664033 Россия, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, заведующая кафедрой, Иркутский государственный университет, 664011 Россия, Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, svetlanaosipova2@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7025-8590>

Алексей Викторович Пермяков, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, 664033 Россия, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, aperm@sifir.irk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0002-5470>

Александр Викторович Рудиковский, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, 664033 Россия, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, Rudikovaalex@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8567-0318>

Марина Диомидовна Пермякова, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, 664033 Россия, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, marperm@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0259-8531>

Елена Георгиевна Рудиковская, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, 664033 Россия, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, Rudal69@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5709-2370>

Анатолий Владимирович Поморцев, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, 664033 Россия, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, pomorcevanatolii@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8025-7647>

Татьяна Алексеевна Пшеничникова, кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник, заведующая сектором, Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 19, wheatpsh@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5639-916X>

Information about the authors

Svetlana V. Osipova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 132 Lermontova St., Irkutsk 664033, Russia, Head of a Department, Irkutsk State University, 5 Sukhe-Batora St., Irkutsk 664011, Russia, svetlanaosipova2@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7025-8590>

Aleksey V. Permyakov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 132 Lermontova St., Irkutsk 664033, Russia, aperm@sifibr.irk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0002-5470>

Alexandr V. Rudikovskii, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 132 Lermontova St., Irkutsk 664033, Russia, Rudikovaalex@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8567-0318>

Marina D. Permyakova, Dr. Sci. (Biology), Senior Researcher, Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 132 Lermontova St., Irkutsk 664033, Russia, marperm@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0259-8531>

Elena G. Rudikovskaya, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 132 Lermontova St., Irkutsk 664033, Russia, Rudal69@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5709-2370>

Anatolii V. Pomortsev, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 132 Lermontova St., Irkutsk 664033, Russia, pomorcevanatolii@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8025-7647>

Tatyana A. Pshenichnikova, Cand. Sci. (Biology), Head of a Sector, Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Akademika Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, wheatpsh@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5639-916X>

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 13.03.2025; одобрена после рецензирования 22.06.2025; принята к публикации 09.07.2025.
The article was submitted on 13.03.2025; approved after reviewing on 22.06.2025; accepted for publication on 09.07.2025.