

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ КАК ИНГИБИРУЮЩИЙ ФАКТОР ФУЗАРИОЗА НА КУЛЬТУРЕ ОВСА *IN VITRO* И *IN VIVO*

Сулухан Кудайбердиевна Темирбекова¹, доктор биологических наук, профессор

Оксана Борисовна Поливанова¹, кандидат биологических наук

Шолпан Оразовна Бастаубаева³, кандидат сельскохозяйственных наук

Елена Анатольевна Калашникова², доктор биологических наук

Марат Шагабанович Бегеулов², кандидат сельскохозяйственных наук

Николай Владимирович Меркурьев²

Роман Витальевич Сычев², кандидат сельскохозяйственных наук

Юлия Владимировна Афанасьева⁴, кандидат сельскохозяйственных наук

Наталья Эрнестовна Ионовна⁵, кандидат биологических наук

Ирина Игоревна Сардарова¹

Дмитрий Алексеевич Захаров¹

¹ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Московская обл., Россия

²Российский государственный аграрный университет — Московская сельскохозяйственная академия имени Тимирязева, г. Москва, Россия

³Казахский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и растениеводства, с. Алмалыбак, Казахстан

⁴Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, г. Москва, Россия

⁵Институт фундаментальной медицины и биологии Казанского федерального университета, г. Казань, Россия

E-mail: sul20@yandex.ru

Аннотация. Систему антиоксидантной защиты растений, находящихся в состоянии стресса от воздействия патогенных микроорганизмов, могут стимулировать регуляторы роста. На рынке они представлены в большом количестве, но пока не было исследований по определению их эффективности. Изучили влияние российских регуляторов роста (Креацин, Циркон) на антиоксидантную систему голозерного овса, искусственно зараженного *Fusarium culmorum*. Выявлено, что, по сравнению с контролем, растения, обработанные Креацином, имели более высокое содержание низкомолекулярной фруктозы и неферментативных антиоксидантов (пролин, фенольные соединения, флавоноиды). При действии Циркона у растений содержание пролина, углеводов и общая антиоксидантная активность были меньше, чем в контроле. Комплексная обработка регуляторами роста и грибковой суспензией, проведенная в фазе цветения, оказала наилучшее влияние на биохимические показатели и продуктивность голозерного овса. Обработка растений патогеном привела к повышению продуктивности, а регуляторы роста увеличивали резистентность к инфекционному стрессу.

Ключевые слова: овес, регуляторы роста, биотический стресс, *in vitro*, *in vivo*, цветение, биохимические показатели, селекционные линии

PLANT GROWTH REGULATORS AS AN INHIBITORY FACTOR OF FUSARIUM ON OAT CULTURE *IN VITRO* AND *IN VIVO*

S.K. Temirbekova¹, *Grand PhD in Biological Sciences, Professor*

O.B. Polivanova¹, *PhD in Biological Sciences*

Sh.O. Bastaubaeva³, *PhD in Agricultural Sciences*

E.A. Kalashnikova², *Grand PhD in Biological Sciences*

M.Sh. Begeulov², *PhD in Agricultural Sciences*

N.V. Merkuriev²

R.V. Sychev², *PhD in Agricultural Sciences*

Yu.V. Afanasyeva⁴, *PhD in Agricultural Sciences*

N.E. Ionova⁵, *PhD in Biological Sciences*

I.I. Sardarova¹

D.A. Zaharov¹

¹Federal State Budgetary Scientific Institution All-Russian Research Institute of Phytopathology, Moscow region, Russia

²Russian State Agrarian University — Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

³Kazakh Scientific Research Institute of Agriculture and Plant Growing, Almalybak village, Kazakhstan

⁴Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, Moscow, Russia

⁵Institute of Fundamental Medicine and Biology, Kazan Federal University, Kazan, Russia

E-mail: sul20@yandex.ru

Abstract. The antioxidant defense system can be stimulated by growth regulators in plants when they are under stress, such as exposure to pathogens. There are a lot of natural growth regulators on the market, but no research has been carried out yet to determine how effective they are. This field and laboratory study examines the impact of two commonly used Russian growth regulators, Crezacin and Zircon, along with artificial infection with *Fusarium culmorum* on the antioxidant system of naked oat. The results show that, compared

to the control, Crezacin-treated plants had higher contents of low molecular weight fructose and nonenzymatic antioxidants like proline, phenolic compounds, and flavonoids. Zircon-treated plants had a lower content of proline, carbohydrates, and lower total antioxidant activity than the control plants. The obtained data show that Crezacin treatment mainly affected nonenzymatic systems of the antioxidant defense. This treatment was more successful than the Zircon application, which did not show any appreciable effectiveness and was typically associated with an improvement in oat productivity. The treatment with growth regulators and a fungal suspension performed at the flowering phase provided the best effect on the biochemical parameters and productivity of naked oats. Moreover, oat treatment with the pathogen promoted the reproductive capabilities of the plants, while growth regulators helped in avoiding infectious stress.

Keywords: oats, growth regulators, biotic stress, in vitro, in vivo, flowering, biochemical parameters, breeding lines

Генерация активных форм кислорода (АФК) связана с нормальным клеточным метаболизмом растений. К АФК относят пероксид водорода (H_2O_2), синглетный кислород (O_2) и свободные радикалы — супероксиданион и гидроксильный. [15] Однако химические особенности делают АФК потенциально вредными для клеточных компонентов. Их накопление может привести к инактивации белков, разрушению мембран и повреждению ДНК. Растения, как и другие аэробные организмы, используют эффективные механизмы удаления АФК, которые включают ферментные и неферментативные химические антиоксидантные системы. Ферменты, такие как супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза играют важную роль в поддержании окислительно-восстановительного баланса и защитной реакции у растений, подвергающихся абиотическим и биотическим стрессам. [25, 29, 36] Основные неферментативные растительные антиоксиданты — аскорбиновая кислота, токоферол, каротиноиды и многообразные фенольные соединения. [16]

Производство АФК — часть реакции растений на атаку патогенов. Активные формы кислорода укрепляют клетку хозяина за счет поперечного связывания гликопротеинов в мембране. [35]

В ответ на стресс и избыточное количество АФК увеличивается биосинтез фенольных соединений и других неферментативных антиоксидантов в организме растения. [24] Синтез специфических фенольных соединений может быть вызван контактом между патогеном и хозяином. Например, секрета синтеза синтезированной *de novo* т-коричной кислоты происходит при заражении корней ячменя фузариозом. [23] Антиоксидантные фенолы, присутствующие в зернах злаков, модулируют выработку микотоксинов у *F. graminearum*. Было обнаружено, что некоторые соединения увеличивают выработку токсинов, другие снижают ее с помощью структурно-зависимых сигналов. [32] Таким образом, фенольные соединения активно участвуют во взаимодействии между растениями и грибковыми патогенами в качестве сигнальных молекул. Хотя фенольные соединения чаще всего ассоциируются с реакцией растений на бактериальные инфекции и насекомых, они также обладают противогрибковой активностью. Коричная, бензойная, салициловая кислоты, тимол и дигидроксибензальдегид, взятые в концентрации 5 мМ, могут подавлять рост некоторых видов *Candida* и *C. neoformans* более чем на 90%. Клинические противогрибковые препараты были эффективны в меньших концентрациях. Однако лучший результат был получен при комбинации фенолов и противогрибковых средств. [33]

Под воздействием стресса растения также вырабатывают различные осмопротекторы, у высших

видов растений наблюдается агрегация пролина. Он участвует в стабилизации мембран и белков, удалении свободных радикалов и способен усиливать активность ферментов. [9, 11, 16]

Растворимые сахара играют ключевую роль в развитии и метаболизме растений, служат источником углерода для патогена в клетках растения-хозяина. [31] Согласно некоторым данным, сахароза индуцирует защитные механизмы в инфицированных растительных клетках. Гексоза увеличивает выработку пероксидазы и белков, непосредственно связанных с патогенезом, через сигнальный путь гексокиназы. Как соединения с более высоким осмотическим потенциалом, растворимые сахара ограничивают распространение инфекции в растении, изолируют здоровые клетки от инфицированных и защищают их от потери воды. [17]

Овес (*Avena sativa* L.) активно культивируется как зерновая и кормовая культура в мировом масштабе, особенно в Северной Европе. Он характеризуется высоким содержанием крахмала, белка, сбалансированным аминокислотным составом, содержит пищевые волокна, ненасыщенные жирные кислоты и фитонутриенты, что делает его полезным для поддержания здоровья человека. [26]

Овес крайне восприимчив к грибковым инфекциям, включая фузариозную гниль, которая поражает зерновые культуры в северных странах, приводит к значительным экономическим потерям, различным заболеваниям человека и животных. [3, 18] Чаще всего фузариозная гниль ассоциируется с такими патогенами, как *Fusarium graminearum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum* и *F. Poae*. Большинство исследований по заболеваниям зерновых культур, вызываемым фузариозом, проводили на ячмене и пшенице. Научный интерес к фузариозным заболеваниям овса возник из-за возросшего спроса на его высококачественное зерно. В связи с этим существует необходимость в безопасных и эффективных подходах в борьбе с распространением фузариозной гнили.

Регуляторы роста растений — важные компоненты сельскохозяйственной промышленности, так как обладают большим потенциалом для повышения продуктивности растений. Поскольку они не видоспецифичные, их можно использовать на различных культурах. [34] Многие регуляторы роста получены из природных источников (экстракт ламинарии, гуминовые вещества, белковые гидролизаты), что делает их безвредными для окружающей среды. Коммерческий регулятор роста Циркон представляет собой смесь гидроксикоричных кислот. Он повышает всхожесть семян, ускоряет цветение, рост и развитие растений, обеспечивает повышение урожайности на 35...50%.

Tris (2-hydroxyethyl) ammonium 2-methylphenylacetate (Крезацин, Трекрезан) был синтезирован в 90-е годы XX века в Фаворском институте химии (Иркутск). Согласно заявлению производителя, его соединение — доступный, эффективный, малотоксичный и экологически чистый стимулятор роста, способный повысить продуктивность сельскохозяйственных растений. [1]

С точки зрения экологической безопасности природные регуляторы роста имеют преимущество по сравнению с синтетическими. [4, 8] Их использование может повышать урожайность культур, а также активировать механизмы устойчивости к болезням. Крезацин и Циркон присутствуют в достаточном количестве на российском рынке, но доказательств их эффективности недостаточно.

Цель работы — изучение влияния регуляторов роста (Крезацин, Циркон) при искусственном заражении *F. culmorum* на системы антиоксидантной защиты и биохимические показатели голозерного и пленчатого овса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в 2019–2020 годах на опытном поле Всероссийского научно-исследовательского института фитопатологии. Объект изучения — сорта овса *Буланный* и *Улов* (ФИЦ «Немчиновка», Московская обл., Россия) и линия овса голозерного № 7 (ФГБНУ Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, Московская обл., Россия). Тринадцать линий, полученных из коллекционных образцов голозерного овса, включая k-14987 Laurell, k-11594, k-15084 Lemont (США), k-14530 OA504-6 и k14919 ACGWEN (Канада), были выделены и улучшены благодаря исследованию, проведенному в 2008–2016 годах. [6] Полевые испытания в 2017–2019 годах в Казахстане (Казахский институт сельского хозяйства и растениеводства, КАЗИЗР) и России (ФГБНУ ВНИИ Фитопатологии, Московская обл.) показали наилучшие результаты для линий № 1, 4, 7 и 10. Они были выделены из североамериканской группы *Avena sativa* subsp. *nudisativa*, в которую входили разновидности *inermis* и *chinensis*: № 1 (*chinensis*) Bacha 1 тестируется доктором Ион Тонча (Институт растениеводства, Бухарест, Румыния) с 2016 года; № 4 и 7 (*inermis*) проходят испытания в ФГБНУ ВНИИФ и Федеральном научном селекционно-технологическом центре садоводства и питомниководства (Московская обл.). Образцы из Канады включали изолированные линии 10 и 13, *inermis* (испытания в полевых условиях продолжаются).

Почвы — плотные суглинистые дерново-подзолистые с хорошо выраженным подзолистым горизонтом, подстилающая порода — крупный суглинок. Содержание гумуса (по Тюрину) — 2,5...3,2%, подвижного P_2O_5 и обменного K_2O (по Кирсанову и Маслову) — 12...18 и 15...23 мг/100 г почвы соответственно, $pH_{\text{сол.}}$ — 5,6...7,0. Климат — умеренно влажный и умеренно континентальный, со среднегодовым количеством осадков 450...800 мм. Гидротермический коэффициент — 1,1...1,3. Все полевые эксперименты проводили в трех повторностях. Обработка земель соответствовала принятой в регионе. Уровень вну-

тренней контаминации зерна овса *Fusarium culmorum* определяли в соответствии с Boulay et al. [12]

Общее количество осадков за вегетационный период 2019 года составило 212 мм (среднее многолетнее стандартное значение — 264 мм), средняя температура — 17,0°C (среднегодовая — 15,1°C), 2020 — 343 мм и 20,7°C соответственно.

Растения искусственно заражали штаммом *Fusarium culmorum* (W.G.Sm) Sacc. M-2-3, выделение и идентификация которого были проведены в 2005 году (Московская обл.) в микологической лаборатории Всероссийского научно-исследовательского института фитопатологии. Чистую культуру возбудителя длительное время хранили при температуре 4°C. Для восстановления функциональной активности гриба культивировали на пяти вариантах питательных сред: картофельный агар, среда Чапека и других. Чистую культуру патогена воспроизводили с использованием агаровой среды Мурасиге и Скуга, не содержащей гормонов. Пересев культуры осуществляли после пяти-семидневной инкубации в стерильных условиях. Гриб был идентифицирован ключом, предложенным В.И. Билаем. [12] Микроскопическое исследование гриба проводили при увеличении в 400...600 раз методом «измельченной капли».

Обрабатывали растения грибковой суспензией и регуляторами роста в фазах колошения, раннего и полного цветения в сухую и безветренную погоду. Концентрации Крезацина и Циркона — 30 и 10 мг/л соответственно, согласно рекомендациям производителя. Контроль — необработанные растения. Эффект обработки оценивали по массе 1000 зерен и урожайности (г/м²). Также была произведена визуальная оценка зерна на инфицированность грибами рода *Fusarium* spp. ПЦР-диагностику не применяли.

Растения, выращенные в полевых условиях, обрабатывали трижды, размер участка для каждой повторности — 2 м². Посевы разделяли на полосы и обрабатывали суспензией возбудителя, а также Крезацином и Цирконом в соответствии со схемой, представленной в результатах исследований.

Зерно собирали комбайном Sampo-130. Эксперименты проводили в трех биологических и пяти аналитических повторностях.

Для оценки биохимических параметров трех образцов (контрольный и обработанные грибковой суспензией или регуляторами роста на стадии полного цветения) семена растений проращивали в чашках Петри на протяжении семи дней.

Растительный материал лиофильно высушивали (80°C) 24 часа, затем измельчали в ступке и экстрагировали 80% спиртом при соотношении с экстрагентом — 1:100. Вытяжки лиофильно высушивали и использовали для анализа, экстрагируя биологически активные вещества (БАВ) из лиофилизата подходящим растворителем.

Содержание свободного пролина определяли с применением кислого нингидринового реактива (1,25 г нингидрата + 30 мл ледяной уксусной кислоты + 20 мл 6 М H_3PO_4). [11] Навеску 200 мг заливали 5 мл дистиллированной воды и выдерживали в течение 10 мин. на водяной бане при температуре 100°C. Затем в чистую пробирку заливали 2 мл ледяной уксусной кислоты, 2 мл нингидринового

реактива и добавляли 2 мл приготовленного экстракта. Пробы инкубировали в течение 20 мин. на водяной бане при температуре 100°C, быстро охлаждали (холодная вода или лед) до комнатной температуры и измеряли оптическую плотность продуктов реакции при длине волны 520 нм на спектрофотометре. Контроль — 2 мл дистиллированной воды, 2 мл ледяной уксусной кислоты и 2 мл нингидринового реактива при тех же условиях. Значения содержания пролина рассчитывали с помощью калибровочной кривой (Sigma-Aldrich, Сент-Луис, Миссури, США).

Чтобы установить количество низкомолекулярной фруктозы к 99,5 мкл экстракта образца добавляли 0,5 мкл 25%-го NaOH и после 10-минутной инкубации центрифугировали при 3000 об/мин. в течение 3 мин. Супернатант (50 мкл) смешивали с 1 мл реагента резорцина (2 мг/мл резорцина, 96%-й этанол и концентрированная HCl, соотношение — 1:1), инкубировали на водяной бане при 80°C в течение 30 мин. и добавляли воду до объема по 10 мл. Оптическую плотность раствора измеряли при 480 нм.

Для определения содержания фенольных соединений 200 мкл реактива Фолина-Чокалтеу (10%) перемешивали со 100 мкл пробы. Затем добавляли 800 мкл 700-миллиметрового раствора Na_2CO_3 и инкубировали 2 ч при комнатной температуре. Измеряли оптическую плотность (765 нм). Калибровочная кривая (зависимость поглощения от концентрации) построена с использованием стандартных растворов галловой кислоты. [10]

Общее количество флавоноидов устанавливали с помощью реакции комплексообразования с хлоридом алюминия. Образец экстракта (0,1 мл) доводили до 1 мл этанолом (96%), добавляли 0,5 мл этанольного раствора хлорида алюминия (1,2%) и 0,5 мл 120 мм водного раствора ацетата калия. После инкубации (30 мин.) спектрофотометрически измеряли оптическую плотность смеси при 425 нм. Чистый раствор содержал 100 мкл этанола (80%) + 900 мкл этанола (96%) + 0,5 мл этанольного раствора хлорида алюминия (1,2%) + 0,5 мл 120 мм водного раствора ацетата калия. [19]

Антиоксидантную активность образцов экстрактов определяли в соответствии с Oyaizu. [30] Различные концентрации экстрактов (200...1200 ppm) растворяли в 1 мл дистиллированной воды, добавляли 2,5 мл фосфатного буфера (0,2 М, pH — 6,6) и 2,5 мл 1% $\text{K}_3[\text{Fe}(\text{CN})_6]$. Смесь инкубировали на водяной бане 20 мин. при температуре 50°C, добавляли 2,5 мл 10% трихлоруксусной кислоты и центрифугировали 10 мин. при 3000 об. Верхний слой центрифугата (2,5 мл) смешивали с 2,5 мл воды и 0,5 мл 0,1% хлорида железа, оптическую плотность измеряли при 700 нм на спектрофотометре. Антиоксидантную активность различных концентраций 2,5 мг/мл аскорбиновой кислоты (200...1200 ppm) измеряли по той же методике и использовали для расчета суммы антиоксидантов в экстрактах.

Активность каталазы оценивали, применяя раствор: 1 мл 65 мМоль H_2O_2 в 60 ммоль-Na-фосфатном буфере (субстрат). Экстракт (200 мкл) добавляли к раствору H_2O_2 , после 60 с инкубации реакцию прекращали 1 мл 32,4 мм молибдата ам-

мония $((\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \times 4\text{H}_2\text{O})$ и определяли оптическую плотность образца при 410 нм (образец А). Чтобы рассчитать активность фермента, следующие смеси измеряли при одинаковой длине волны: 1 мл субстрата + 1 мл молибдата аммония + 200 мкл ферментной вытяжки и получали значение адсорбции первой смеси (А1); 1 мл субстрата + 1 мл молибдата аммония + 200 мкл 60 мМ К-Na-фосфатного буфера (А2); 1,2 мл 60 мМ К-Na-фосфатного буфера + 1 мл молибдата аммония (А3).

Дополнительно измеряли содержание белка в ферментном препарате с помощью качественной реакции с красителем Coomassie Brilliant Blue G250. [22] Полученные значения переводили в нКат/г белка.

Для определения активности аскорбатпероксидазы оптическую плотность рабочего раствора (1,5 мл 50 мм К-Na-фосфатного буфера (pH — 7,0), 500 мкл 2,5 мм аскорбиновой кислоты, 500 мкл 1 мм H_2O_2 и 100 мкл 0,0 мм ЭДТА) измеряли по три раза каждые 10 с при 290 нм в течение 2...3 мин. после добавления образца экстракта (400 мкл). [29] Чистый раствор содержал 1,5 мл 50 мм К-Na-фосфатного буфера (pH — 7,0), 1 мл дистиллированной воды, 400 мкл экстракта образца и 300 мкл 0,5 мм ЭДТА. Содержание белка в пробоподготовке находили количественно с помощью качественной реакции с Coomassie Brilliant Blue G250. Активность пероксидазы оценивали по методике Попова и Нейковской. [5] Рабочий раствор включал 1 мл 0,2 М Na-ацетатного буфера (pH — 4,9), 500 мкл 4 мкм индигокармина и 500 мкл 0,03 м H_2O_2 . После добавления образца экстракта (500 мкл) оптическую плотность при 610 нм измеряли 2 мин. каждые 15 с. Чистый раствор содержал равный объем дистиллированной воды вместо экстракта образца. Содержание белка в пробоподготовке определяли вышеописанным способом. Все измерения были проведены в трех повторениях.

Содержание белка/азота устанавливали методом Къельдаля с некоторыми модификациями (коэффициент пересчета для белка — 5,7). Вес образца муки — 0,3 г. Анализ проводили на анализаторе Kjeltac 2200 (FOSS, Хиллероед, Дания), оснащенном автоматической дистилляционной установкой. Содержание масла определяли по массе сухого обезжиренного остатка в аппарате Сокслета с использованием петролейного эфира в качестве растворителя, крахмала — поляриметрическим методом по Эверсу (образец муки — 0,2 г). [2]

Данные выражены в виде среднего значения $\pm$ доверительного интервала для трех повторов, обработаны в Microsoft Excel и статистических программах. Достоверную разницу ($p < 0,05$) определяли методом дисперсионного анализа (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценка урожайности и массы 1000 зерен после искусственного заражения фузариозом и обработки регуляторами роста.

Фузариозные грибы — патогены зерновых культур, вызывающие множество заболеваний на всех стадиях развития растений. Самое распространенное — фузариозная гниль, при которой получают

щуплые семена и замедляется скорость появления всходов. Загрязнение пищевых продуктов и кормов фузариотоксинами может представлять серьезную опасность для здоровья человека и животных. [37]

Согласно рассчитанным данным наименее значимой разницы, несколько вариантов существенно отличались от контрольного (без обработки). В них были растения овса, обработанные в фазе цветения (Циркон + фузариоз и Крезацин + фузариоз), имевшие значительно большую массу 1000 зерен и урожайность обоих сортов.

Искусственное заражение растений не повлияло на урожайность сорта пленчатого *Буланный*, но нанесло значительный вред голозерному овсу (табл. 1).

Фузариозная гниль быстро распространялась в вариантах (контрольный, контроль + заражение), демонстрируя важность продолжения исследований и необходимость выбора наилучших стратегий предотвращения распространения инфекции. Циркон и Крезацин останавливали болезнь на 10...20% каждый, но в сочетании с *F. culmorum* их биологическая эффективность повышалась до 40...55% (45% – Циркон + *F. culmorum* и 30% – Крезацин + *F. culmorum*) (табл. 2).

Экспериментально показано, что обработка посевов овса пленчатого сорта *Буланный* и голозерного (линия № 7) препаратами Крезацин и Циркон способствует улучшению адаптации растений к действию стрессового фактора – патогена, что приводит к снижению инфицированности зерна и получению достаточного урожая для региона с хорошим качеством. Наиболее эффективна обработка растений в фазе цветения препаратом Крезацин, что подтверждается ранее полученными данными. [7]

Определение содержания пролина.

Накопление свободного пролина в листьях растений – проявление неспецифической реакции растений на стресс, вызванный абиотическими факторами (вода, температура, сильное засоление, загрязнение воздуха) и заражением грибковыми патогенами.

Результаты определения содержания свободного пролина в проростках овса, выращенных из семян, обработанных регуляторами роста, показаны на рисунке 1. Эксперименты проводили в трех биологических и пяти аналитических повторностях. Здесь и на других рисунках средние арифметические значения и их доверительные интервалы. В качестве контроля использовали необработанные незараженные растения.

Содержание пролина в проростках, выращенных из семян, обработанных Крезацином, увеличилось до 0,16 мкг/мг, Цирконом – 0,08, контроль – 0,11 мкг/мг. Имеются данные, свидетельствующие о повышении накопления свободных аминокислот в злаках, зараженных грибковыми патогенами, на 30...50% по сравнению с контролем. При действии биостимуляторов уровень пролина и других аминокислот также повышался, но в меньшей степени – на 3...33%. [20]

Определение содержания низкомолекулярной фруктозы.

Содержание низкомолекулярной фруктозы у проростков, выращенных из семян, обработанных Крезацином + фузариозом, было на 66,3% выше,

Таблица 1.

Масса 1000 зерен и общая урожайность сорта овса *Буланный* и линии голого овса №7 после искусственного заражения фузариозом с последующей обработкой растений исследуемыми препаратами, средние значения за 2019–2020 годы

Вариант опыта	Овес			
	<i>Буланный</i> , пленчатый		Линия № 7, голозерный	
	Масса 1000 зерен, г	Урожай, г/м ²	Масса 1000 зерен, г	Урожай, г/м ²
Контроль	40,7	350	21,1	110
Крезацин	42,1	450	20,7	135
Циркон	40,0	440	19,8	115
<i>Fusarium. spp.</i> (патоген)	38,9	350	17,3	85
цветение				
Циркон + <i>Fusarium</i>	38,7	370	23,4	130
Крезацин + <i>Fusarium</i>	39,2	320	20,8	140
колошение и цветение				
Циркон + <i>Fusarium</i>	37,0	300	21,5	100
Крезацин + <i>Fusarium</i>	38,0	280	21,9	120
колошение				
Циркон + <i>Fusarium</i>	43,8	500	22,4	170
Крезацин + <i>Fusarium</i>	49,3	520	21,4	210
НСР ₀₅	0,8	20	0,4	11

Таблица 2.

Внутренняя зараженность зерна *F. culmorum* после уборки урожая (%), средняя за 2019–2020 годы

Вариант опыта	Овес	
	<i>Буланный</i> (пленчатый)	Линия № 7 (голозерный)
заселенность зерна <i>F. culmorum</i>		
Контроль	88,0	95,0
Крезацин	65,0	77,0
Циркон	77,0	85,0
<i>F. Culmorum</i> (патоген)	90,0	97,0
цветение		
Циркон + <i>Fusarium</i>	45,0	55,0
Крезацин + <i>Fusarium</i>	30,0	41,0
колошение и цветение		
Циркон + <i>Fusarium</i>	63,0	79,0
Крезацин + <i>Fusarium</i>	51,0	69,0
колошение		
Циркон + <i>Fusarium</i>	63,79	79,0
Крезацин + <i>Fusarium</i>	51,69	69,0

чем в контроле, Цирконом + фузариозом – на 61,6% ниже (рис. 2).

Некоторые исследования показали, что сахара участвуют в инициации защитного ответа на абиотические и биотические факторы. [14] Сахара – источники энергии для внутриклеточных защитных реакций против патогенов и обеспечивают углеродную основу для синтеза вторичных метаболитов (флавоноиды, стильбены, лигнины). [21] Сахароза, глюкоза, фруктоза и трегалоза представляют собой метаболические сигнальные молекулы, индуцирующие экспрессию многих защитных генов в клетках растений-хозяев. [27] Высокое содержание сахаров в растительных тканях усиливает иммунный

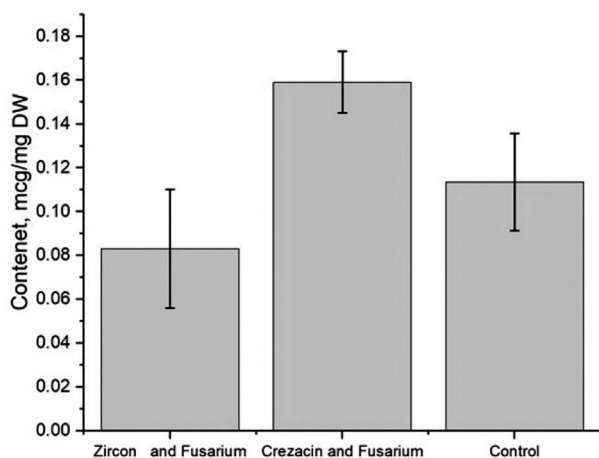


Рис. 1. Содержание пролина (мкг/мг сухого веса (DW)) в проростках овса, выращенных из семян, обработанных регуляторами роста и искусственно зараженных фузариозом.

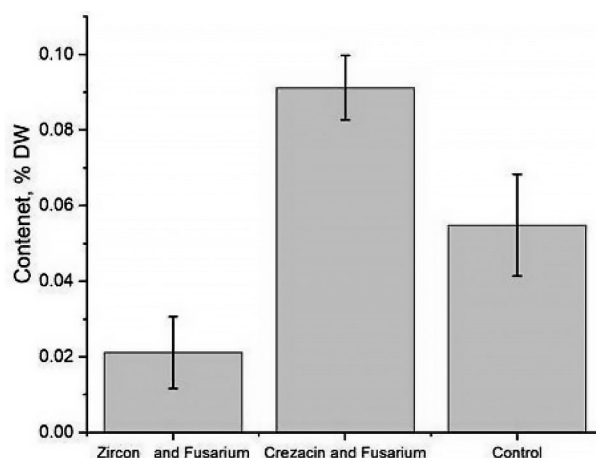


Рис. 2. Содержание низкомолекулярной фруктозы (% сухого веса (DW)) в растениях овса, выращенных из семян, обработанных регуляторами роста и искусственно зараженных фузариозом.

ответ растений на действие грибковых патогенов. Сахара функционируют как праймерные молекулы, участвующие в иммунитете, запускаемом ассоциированным с патогеном молекулярным паттерном (РАМР), и эффекторном иммунитете (ЕТИ) у растений. [13, 28]

Увеличение содержания сахара при искусственном заражении фузариозом в сочетании с обработкой растений Крезацином может указывать на стимулирующий эффект этого регулятора роста, включая усиление иммунного ответа, опосредованного сахаром.

Определение содержания фенольных соединений и флавоноидов.

Содержание фенольных соединений и флавоноидов в проростках овса, выращенных из семян, обработанных Крезацином и Цирконом и искусственно зараженных грибами *Fusarium*, показано на рисунке 3, 2-я стр. обл. Обработка Крезацином привела к увеличению содержания фенольных соединений и флавоноидов, по сравнению с контролем. Существенных различий между контрольными образцами и обработанными Цирконом, обнаружено не было.

Определение антиоксидантной активности.

Наименьшая антиоксидантная активность была проявлена при комбинированной обработке Цирконом и фузариозом. В этом случае среднее общее содержание антиоксидантов (в пересчете на аскорбиновую кислоту) снизилось на 50,6%, по сравнению с контролем. Независимо от концентрации биологически активных веществ форма кривой оставалась неизменной, что свидетельствовало о достоверности данных, усредненный коэффициент внутренней корреляции составил 0,99. Не наблюдали существенной разницы между контрольными растениями и обработанными Крезацином (рис. 4, 2-я стр. обл.).

Активность ферментов антиоксидантной защиты.

Взаимодействие между растением и патогеном усиливает активность САТ, АРС, АРЕХ и некоторых других растительных ферментов. Повышение активности каталазы наблюдали у проростков, получен-

ных из семян, обработанных Цирконом. Не было обнаружено существенной разницы между контрольными проростками и полученными из семян, обработанных Крезацином (рис. 5, 2-я стр. обл.).

Активность аскорбатпероксидазы в экспериментальных вариантах находилась почти на одном уровне. Снижение активности пероксидазы, по сравнению с контрольными значениями, наблюдали у проростков, полученных из семян, обработанных Крезацином.

Биохимический состав зерна.

Белки, полисахариды и липиды — основные компоненты, от которых зависят пищевая ценность и технологические свойства овсяного зерна. Поэтому было важно изучить биохимические особенности не только линии 7, задействованной в полевых исследованиях, но и других перспективных линий голозерного овса, выделенных из популяции американского и канадского происхождения. Чтобы оценить перспективы дальнейшего использования в селекции, их биохимические особенности были изучены вместе с лучшей линией № 7 и сравнены с пленчатым овсом (табл. 3). Мы доказали, что все линии характеризовались высоким содержанием белка (до 19,7%), минимальное (12,8%) наблюдали у пленчатого овса.

Все линии голозерного овса имели положительную корреляцию между содержанием белка и незаменимой аминокислоты лизина на 100 г зерна ($R = 0,85$; $T_{\text{факт.}} = 3,18$; $T_{\text{теорет.}} = 2,44$).

Углеводный комплекс обладает своими важными характеристиками. Из таблицы 3 видно, что максимальное содержание крахмала, белка и лизина для различных исследованных линий голозерного овса достигло: 57,5, 14,7 и 7,4% соответственно для линии № 1 (Bacha); 58,1, 16,5, 9,9% — № 4; 61,0, 16,9 и 6,5% — № 7; 63,5, 18,3 и 8,1% — № 10; и 64,0, 19,7 и 9,4% — № 13. У сорта пленчатого овса содержание вышеуказанных веществ составляло 51,3, 12,8 и 3,8% соответственно. Овес линии № 1 (Bacha), принадлежащей *Avena sativa* var. *chinensis*, превосходил пленчатый по этим биохимическим показателям.

Таблица 3.

Биохимический состав зерна овса

Линия, сорт	Содержание, %			
	белка	крахмала	лизины	жиров
1, Bacha	14,7	57,5	7,4	8,8
4	16,5	58,1	8,5	9,9
7	16,9	61,0	6,5	7,0
10	18,3	63,5	8,1	8,5
13	19,7	64,0	9,4	9,0
Сорт Улов (овес пленчатый)	12,8	51,3	3,8	4,5...5,2

Важная особенность, определяющая питательную ценность овса, — содержание липидов. Наиболее эффективный способ повышения калорийности зерна — выведение новых линий с повышенным их содержанием. Все линии голозерного овса характеризовались высоким содержанием липидов (7,0...9,9%), при среднем стандартном в овсе — 4,8%.

Голозерные формы овса имеют преимущество перед пленчатыми сортами по содержанию белка, масла и незаменимых аминокислот, а также у них выявлена высокая устойчивость к фузариозным грибам. Таким образом, эти формы могут служить селекционным резервом для повышения качества зерна у пленчатых сортов, выращиваемых в Центральной России.

Выводы. Продemonстрировано положительное действие регуляторов роста Крезацина и Циркона в сочетании с искусственным заражением *F. culmorum* на системы антиоксидантной защиты овса, рост мицелия грибов рода *Fusarium* в условиях *in vitro*. Эффект усиливался при совместном культивировании патогена и растения.

Впервые выявили, что общее содержание антиоксидантов в проростках и растениях, культивируемых в стрессовых условиях *in vitro* и *in vivo* и обработанных как Крезацином, так и Цирконом, увеличивается в ответ на биотический (инфекционный) стресс. Наиболее эффективным периодом обработки была фаза цветения.

Влияние регуляторов роста растений на подавление фузариоза при определенных условиях культивирования *in vivo* и *in vitro* может быть использовано для профилактической обработки посевов овса от инфекции с одновременным снижением фунгицидной нагрузки на окружающую среду.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Боронков М.Г., Горбалински В.А., Дьяков В.М. Крезацин — новый биостимулятор микробиологического синтеза. Докл. Акад. Наук. 1999. № 369. С. 831—832.
- ГОСТ 29033-91. Зерно и продукты его переработки. Метод определения содержания жира. Издательство стандартов ИПС: Москва, Россия, 1992.
- Кононенко Г.П., Малиновская Л.С., Пирязева Е.А. и др. Рекомендации по микотоксикологической борьбе с фузариозом фуражного зерна // Ветеринарный консультант. 2005. № 23. С. 3—10.
- Осокина Н.В., Калашникова Е.А., Князев А.Н., Корсунская Н.П. Влияние условий культивирования на особенности развития грибов рода *Fusarium Triticale* *in vitro* // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2015. № 4. С. 26—35.

- Попов Т., Нейковская Л. Способ определения активности пероксидазы крови. Нуг // Санитария. 1971. № 10. С. 89—91.
- Сардарова И.И., Калашникова Е.А., Темирбекова С.К. и др. Влияние регуляторов роста на фитопатогенные грибы рода *Fusarium* L. // Аграрная наука. 2019. № 2. С. 107—109.
- Темирбекова С.К., Калашникова Е.А., Сардарова И.И. и др. Влияние регуляторов роста на развитие грибов рода *Fusarium* spp. в органическом (экологическом) сельском хозяйстве // Аграрная Наука. 2019. № 1. С. 123—126.
- Темирбекова С.К., Молчан Дж.М., Ван Мансвелт Дж.Д. и др. Органическое сельское хозяйство: адаптивность, иммунитет, селекция растений: «Курс по сельскому хозяйству» Рудольфа Штайнера — к 80-летию. Москва-Астана: Астана, Казахстан, 2005. 149 с.
- Aggarwal M., Sharma S., Kaur N. et al. Exogenous proline application reduces phytotoxic effects of selenium by minimising oxidative stress and improves growth in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings. Biol. Trace Elem. Res. 2011. V. 140. PP. 354—367.
- Ainsworth E.A., Gillespie K.M. Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin-Ciocalteu reagent // Nat. Protoc. 2007. V. 2. PP. 875—877.
- Ben Ahmed C., Ben Rouina B., Sensoy S. et al. Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree // J. Agric. Food Chem. 2010. V. 58. PP. 4216—4222.
- Bilay V.I., Kurbatskaya Z.A. Determinant of Toxin-Forming Micromycetes. Naukova Dumka. Kyiv, Ukraine, 1990. 236 p.
- Bolouri Moghaddam, M.R., Van den Ende W. Sugars and plant innate immunity // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. PP. 3989—3998.
- Chen L.-Q., Hou B.-H., Lalonde, S. et al. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens // Nature 2010. V. 468. PP. 527—532.
- Das K., Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants // Front. Environ. Sci. 2014. V. 2. 53 p.
- Dumanović J., Nepovimova E., Natić M. et al. The Significance of Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense System in Plants: A Concise Overview. Front. Plant Sci. 2021, 11, 552969.
- Eveland A., Jackson D.P. Sugars, signalling and plant development // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. PP. 3367—3377.
- Havrlentová M., Šliková S., Gregusová V. et al. The Influence of Artificial Fusarium Infection on Oat Grain Quality // Microorganisms. 2021. 9. 2108.
- Horszwald A., Andlauer W. Characterisation of bioactive compounds in berry juices by traditional photometric and modern microplate methods // J. Berry Res. 2011. V. 1. PP. 189—199.
- Iwaniuk P., Lozowicka B., Kaczynski P., Konecki R. Multifactorial wheat response under *Fusarium culmorum*, herbicidal, fungicidal and biostimulator treatments on the biochemical and mycotoxins status of wheat // J. Saudi Soc. Agric. Sci. 2021. V. 20. PP. 443—453.
- Jeandet P., Vannozzi A., Sobarzo-Sanchez E. et al. Phyto-stilbenes as agrochemicals: Biosynthesis, bioactivity, metabolic engineering and biotechnology // Nat. Prod. Rep. 2021. V. 28. PP. 1282—1329.

22. Kruger N.J. The Bradford method for protein quantitation. In *The Protein Protocols Handbook*. Humana Press: Totowa, NJ, USA, 2009. PP. 17–24.
23. Lanoue A., Burlat V., Henkes G.J. et al. De novo biosynthesis of defense root exudates in response to *Fusarium* attack in barley. *New Phytol.* 2010. V. 185. PP. 577–588.
24. Lehmann S., Serrano M., L'Haridon F. et al. Reactive oxygen species and plant resistance to fungal pathogens // *Phytochemistry*. 2015. V. 112. PP. 54–62.
25. Madadkhah E., Lotfi M., Nabipour A. et al. Enzymatic activities in roots of melon genotypes infected with *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* race 1. *Sci. Hortic.* 2012. V. 135. PP. 171–176.
26. Marshall A., Cowan S., Edwards S. et al. Crops That Feed the World 9. Oats—A Cereal Crop for Human and Livestock Feed with Industrial Applications // *Food Secur.* 2013. V. 5. PP. 13–33.
27. Morkunas I., Naroz'na D., Nowak W. et al. Cross-talk interactions of sucrose and *Fusarium oxysporum* in the phenylpropanoid pathway and the accumulation and localization of flavonoids in embryo axes of yellow lupine // *J. Plant Physiol.* 2011. V. 168. PP. 424–433.
28. Morkunas I., Ratajczak L. The role of sugar signaling in plant defense responses against fungal pathogens // *Acta Physiol. Plant.* 2014. V. 36. PP. 1607–1619.
29. Nakano Y., Asada K. Hydrogen Peroxide Is Scavenged by Ascorbate specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts // *Plant Cell Physiol.* 1981. V. 22. PP. 867–880.
30. Oyaizu M. Studies on Products of Browning Reactions: Antioxidative Activities of Product of Browning Reaction Prepared from Glucosamine // *Jpn. J. Nutr.* 1986. V. 44. PP. 307–315.
31. Pocięcha E., Płaz'ek A., Janowiak F. et al. Factors contributing to enhanced pink snowmould resistance of winter rye (*Secale cereale* L.) – Pivotal role of crowns // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 2013. V. 81. PP. 54–63.
32. Ponts N., Pinson-Gadais L., Boutigny A.L. et al. Cinnamic-derived acids significantly affect *Fusarium graminearum* growth and in vitro synthesis of type B trichothecenes // *Phytopathology*. 2011. V. 101. PP. 929–934.
33. Shalaby S., Horwitz B.A. Plant phenolic compounds and oxidative stress: Integrated signals in fungal–plant interactions. *Curr. Genet.* 2014. V. 61. PP. 347–357.
34. Steenackers W., El Houari I., Baekelandt A. et al. Cis-Cinnamic acid is a natural plant growth-promoting compound // *J. Exp. Bot.* 2019. V. 70. PP. 6293–6304.
35. Torres M.A., Jones J.D., Dangi J.L. Reactive oxygen species signaling in response to pathogens // *Plant Physiol.* 2006. V. 141. PP. 373–378.
36. Wang W., Xia M.X., Chen J. et al. Gene expression characteristics and regulation mechanisms of superoxide dismutase and its physiological roles in plants under stress // *Biochemistry*. 2016. V. 81. PP. 465–480.
37. Yli-Mattila T. Ecology and evolution of toxigenic *Fusarium* species in cereals in northern Europe and Asia // *J. Plant Pathol.* 2010. V. 92. PP. 7–18.
38. ozom furazhnogo zerna // *Veterinarnyj konsul'tant*. 2005. № 23. S. 3–10.
4. Osokina N.V., Kalashnikova E.A., Knyazev A.N., Korsunskaya N.P. Vliyanie uslovij kul'tivirovaniya na osobennosti razvitiya gribov roda *Fusarium* *Triticale* in vitro // *Izvestiya Timiryazevskoj sel'skhozozhaystvennoj akademii*. 2015. № 4. S. 26–35.
5. Popov T., Nejkovskaya L. Sposob opredeleniya aktivnosti peroksidazy krovi. *Hyg // Sanitariya*. 1971. № 10. S. 89–91.
6. Sardarova I.I., Kalashnikova E.A., Temirbekova S.K. i dr. Vliyanie reguljatorov rosta na fitopatogennye griby roda *Fusarium* L. // *Agrarnaya nauka*. 2019. № 2. S. 107–109.
7. Temirbekova S.K., Kalashnikova E.A., Sardarova I.I. i dr. Vliyanie reguljatorov rosta na razvitie gribov roda *Fusarium* spp. v organicheskom (ekologicheskom) sel'skom hozyajstve // *Agrarnaya Nauka*. 2019. № 1. S. 123–126.
8. Temirbekova S.K., Molchan Dzh.M., Van Mansvel't Dzh.D. i dr. Organicheskoe sel'skoe hozyajstvo: adaptivnost', immunitet, selekcija rastenij: "Kurs po sel'skomu hozyajstvu" Rudol'fa Shtajnera – k 80-letiju. Moskva-Astana: Astana, Kazahstan, 2005. 149 s.
9. Aggarwal M., Sharma S., Kaur N. et al. Exogenous proline application reduces phytotoxic effects of selenium by minimising oxidative stress and improves growth in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings. *Biol. Trace Elem. Res.* 2011. V. 140. PP. 354–367.
10. Ainsworth E.A., Gillespie K.M. Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin-Ciocalteu reagent // *Nat. Protoc.* 2007. V. 2. PP. 875–877.
11. Ben Ahmed C., Ben Rouina B., Sensoy S. et al. Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree // *J. Agric. Food Chem.* 2010. V. 58. PP. 4216–4222.
12. Bilay V.I., Kurbatskaya Z.A. Determinant of Toxin-Forming Micromycetes. *Naukova Dumka*. Kyiv, Ukraine, 1990. 236 p.
13. Bolouri Moghaddam, M.R., Van den Ende W. Sugars and plant innate immunity // *J. Exp. Bot.* 2012. V. 63. PP. 3989–3998.
14. Chen L.-Q., Hou B.-H., Lalonde, S. et al. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens // *Nature* 2010. V. 468. PP. 527–532.
15. Das K., Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants // *Front. Environ. Sci.* 2014. V. 2. 53 p.
16. Dumanović J., Nepovimova E., Natić M. et al. The Significance of Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense System in Plants: A Concise Overview. *Front. Plant Sci.* 2021, 11, 552969.
17. Eveland A., Jackson D.P. Sugars, signalling and plant development // *J. Exp. Bot.* 2012. V. 63. PP. 3367–3377.
18. Havrlentová M., Šliková S., Gregusová V. et al. The Influence of Artificial *Fusarium* Infection on Oat Grain Quality // *Microorganisms*. 2021. 9. 2108.
19. Horszwald A., Andlauer W. Characterisation of bioactive compounds in berry juices by traditional photometric and modern microplate methods // *J. Berry Res.* 2011. V. 1. PP. 189–199.
20. Iwaniuk P., Lozowicka B., Kaczynski P., Konecki R. Multifactorial wheat response under *Fusarium culmorum*, herbicidal, fungicidal and biostimulator treatments on the biochemical and mycotoxins status of wheat // *J. Saudi Soc. Agric. Sci.* 2021. V. 20. PP. 443–453.
21. Jeandet P., Vannozzi A., Sobarzo-Sanchez E. et al. Phyto-stilbenes as agrochemicals: Biosynthesis, bioactivity, metabolic engineering and biotechnology // *Nat. Prod. Rep.* 2021. V. 28. PP. 1282–1329.

REFERENCES

1. Boronkov M.G., Gorbalski V.A., D'yakov V.M. Krezacin – novyj biostimulyator mikrobiologicheskogo sinteza. *Dokl. Akad. Nauk.* 1999. № 369. S. 831–832.
2. GOST 29033-91. Zerno i produkty ego pererabotki. Metod opredeleniya soderzhaniya zhira. Izdatel'stvo standartov IPC: Moskva, Rossiya, 1992.
3. Kononenko G.P., Malinovskaya L.S., Piryazeva E.A. i dr. Rekomendacii po mikotoksikologicheskoy bor'be s fuzari-

22. Kruger N.J. The Bradford method for protein quantitation. In *The Protein Protocols Handbook*. Humana Press: Totowa, NJ, USA, 2009. PP. 17–24.
23. Lanoue A., Burlat V., Henkes G.J. et al. De novo biosynthesis of defense root exudates in response to *Fusarium* attack in barley. *New Phytol.* 2010, V. 185. PP. 577–588.
24. Lehmann S., Serrano M., L'Haridon F. et al. Reactive oxygen species and plant resistance to fungal pathogens // *Phytochemistry*. 2015. V. 112. PP. 54–62.
25. Madadkhah E., Lotfi M., Nabipour A. et al. Enzymatic activities in roots of melon genotypes infected with *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* race 1. *Sci. Hortic.* 2012. V. 135. PP. 171–176.
26. Marshall A., Cowan S., Edwards S. et al. Crops That Feed the World 9. Oats—A Cereal Crop for Human and Livestock Feed with Industrial Applications // *Food Secur.* 2013. V. 5. PP. 13–33.
27. Morkunas I., Naroz'na D., Nowak W. et al. Cross-talk interactions of sucrose and *Fusarium oxysporum* in the phenylpropanoid pathway and the accumulation and localization of flavonoids in embryo axes of yellow lupine // *J. Plant Physiol.* 2011. V. 168. PP. 424–433.
28. Morkunas I., Ratajczak L. The role of sugar signaling in plant defense responses against fungal pathogens // *Acta Physiol. Plant.* 2014. V. 36. PP. 1607–1619.
29. Nakano Y., Asada K. Hydrogen Peroxide Is Scavenged by Ascorbate specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts // *Plant Cell Physiol.* 1981. V. 22. PP. 867–880.
30. Oyaizu M. Studies on Products of Browning Reactions: Antioxidative Activities of Product of Browning Reaction Prepared from Glucosamine // *Jpn. J. Nutr.* 1986. V. 44. PP. 307–315.
31. Pocięcha E., Płaz'ek A., Janowiak F. et al. Factors contributing to enhanced pink snow mould resistance of winter rye (*Secale cereale* L.) – Pivotal role of crowns // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 2013. V. 81. PP. 54–63.
32. Ponts N., Pinson-Gadais L., Boutigny A.L. et al. Cinnamic-derived acids significantly affect *Fusarium graminearum* growth and in vitro synthesis of type B trichothecenes // *Phytopathology*. 2011. V. 101. PP. 929–934.
33. Shalaby S., Horwitz B.A. Plant phenolic compounds and oxidative stress: Integrated signals in fungal–plant interactions. *Curr. Genet.* 2014. V. 61. PP. 347–357.
34. Steenackers W., El Houari I., Baekelandt A. et al. Cis-Cinnamic acid is a natural plant growth-promoting compound // *J. Exp. Bot.* 2019. V. 70. PP. 6293–6304.
35. Torres M.A., Jones J.D., Dangel J.L. Reactive oxygen species signaling in response to pathogens // *Plant Physiol.* 2006. V. 141. PP. 373–378.
36. Wang W., Xia M.X., Chen J. et al. Gene expression characteristics and regulation mechanisms of superoxide dismutase and its physiological roles in plants under stress // *Biochemistry*. 2016. V. 81. PP. 465–480.
37. Yli-Mattila T. Ecology and evolution of toxigenic *Fusarium* species in cereals in northern Europe and Asia // *J. Plant Pathol.* 2010. V. 92. PP. 7–18.

Поступила в редакцию 14.11.2023

Принята к публикации 22.11.2023