

## Оригинальная статья / Original article

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-126-137>  
УДК: 635.652.2:631.524.821:581.1.043

Е.Г. Козарь\*, И.А. Енгальчева

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр овощеводства» (ФГБНУ ФНЦО) 143072, Россия, Московская область, Одинцовский район, п. ВНИССОК, ул. Селекционная, д.14

\*Автор для переписки: kozar\_eg@mail.ru

**Финансирование.** Работа выполнена по Государственному заданию FGGF-2025-0003 «Разработка эффективных технологий предбридингового скрининга и выделения ген-источников для создания сортов и гибридов овощных и бахчевых культур с групповой устойчивостью к доминирующим фитопатогенам на основе иммунологических и молекулярно-генетических методов».

**Вклад авторов:** Козарь Е.Г., Енгальчева И.А.: концептуализация, методология, проведение исследования, верификация данных, формальный анализ, ресурсы, визуализация, создание рукописи и ее редактирование.

**Благодарности.** Выражаем глубокую признательность д.б.н., профессору А.Н. Игнатову за предоставленные для работы бактериальные штаммы и ценные советы, а также к.с.-х. наук А.А. Антошкину за предоставленный семенной материал сортов фасоли овощной и сотрудничество.

**Соблюдение этических стандартов.** В работе отсутствуют исследования человека или животных.

**Конфликт интересов.** Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов при написании данной работы.

**Для цитирования:** Козарь Е.Г., Енгальчева И.А. Влияние разных видов фитопатогенных бактерий на ското- и фотоморфогенез проростков фасоли овощной. *Овощи России*. 2025;(6):126-137. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-126-137>

**Поступила в редакцию:** 07.10.2025

**Принята к печати:** 14.11.2025

**Опубликована:** 18.12.2025

Elena G. Kozar\*, Irina A. Engalycheva

FSBSI Federal Scientific Vegetable Center (FSBSI FSVS)  
14, Selektionnaya str., VNISSOK,  
Odintsovo region, Moscow district, 143072, Russia

\*Corresponding Author: kozar\_eg@mail.ru

**Funding.** The work was carried out under the State Assignment FGF-2025-0003 «Development of a technology for pre-breeding screening and isolation of gene sources for the creation of varieties and hybrids of vegetable and melon crops with group resistance to the effects of phytopathogens based on immunological and molecular genetic methods».

**Authors' Contribution:** Kozar E.G., Engalycheva I.A.: conceptualization, methodology, investigation, validation, formal analysis, resources, visualization, writing – review & editing.

**Acknowledgments.** We express our deep gratitude to Professor A.N. Ignatov, Doctor of Biological Sciences, for providing the bacterial strains and valuable advice, as well as to A.A. Antoshkin, Candidate of Agricultural Sciences, for providing the seed material of the bean varieties and for his collaboration

**Ethics approval and consent to participate.** The work contains no human or animal studies. Conflict of interest. The authors declare no conflicts of interest.

**For citation:** Kozar E.G., Engalycheva I.A. Effects of different phytopathogenic bacteria on the scoto- and photomorphogenesis of vegetable bean seedlings. *Vegetable crops of Russia*. 2025;(6):126-137. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-126-137>

**Received:** 07.10.2025

**Accepted for publication:** 14.11.2025

**Published:** 18.12.2025

# Влияние разных видов фитопатогенных бактерий на ското- и фотоморфогенез проростков фасоли овощной

Check for updates



## РЕЗЮМЕ

**Актуальность.** Развитие бактериозов и степень их тяжести определяются комплексным взаимодействием между патогеном, генотипом растения-хозяина и условиями окружающей среды. Освещенность является ключевым абиотическим фактором, модулирующим как физиологические процессы при скотоморфогенезе (в темноте) и фотоморфогенезе (на свету), так и процесс патогенеза. При этом использование этиолированных проростков позволяет выявить специфику проявления вирулентности патогенов, которые могут маскироваться или компенсироваться в условиях световой культуры. Целью данного исследования являлась комплексная оценка влияния различных видов патогенных бактерий на морфобиологические параметры проростков фасоли в зависимости от генотипа сорта и условий освещенности.

**Методика.** В исследовании были взяты сорта фасоли с различной полевой устойчивостью к бактериозам: Лика, Си Бемоль (СБМ) и Рант. На стадии появления корешка проростки инокулировали суспензиями четырех видов фитопатогенных бактерий: *Dickeya chrysanthemi* (Dc), *Curtobacterium flaccumfaciens* (Cf), *Pseudomonas syringae* (Ps) и *Xanthomonas phaseoli* (Xp). Контроль – стерильная вода. После инокуляции проростки выращивали в пластиковых сосудах со стерильным перлитом в двух режимах: 16-часовой световой день и полная темнота. Через 7 и 14 суток измеряли длину стебля и корневой системы, площадь примордиальных листьев, сырую массу растений, учитывали типы симптомов поражения и степень их выраженности.

**Результаты и выводы.** Анализ влияния фитопатогенных бактерий на морфогенез проростков фасоли подтвердил, что отмеченные эффекты носят нелинейный характер и определяются специфической комбинацией факторов в триаде «растение-патоген-свет». Сортоспецифичность действия на ростовые процессы проростков свидетельствует о ведущей роли генотипа в устойчивости к бактериальной инвазии. При этом ростовые параметры могут служить ранними индикаторами развития инфекционного процесса. Наибольшую прогностическую ценность имеют показатели массы растения и площади примордиальных листьев. Каждый вид бактерий формировал характерный симптомокомплекс: Ps проявил некротически-токсический тип патогенеза с образованием локальных некрозов и способностью индуцировать хлорозы; Xp – выраженную вариабельность симптоматики в зависимости от генотипа хозяина в виде депрессии развития корневой системы и сосудистых нарушений с образованием некроза жилок; Cf – умеренную агрессивность и способность вызывать компенсаторные реакции у толерантных генотипов с элементами стимуляции ростовых процессов, а Dc – свойства агрессивного сосудистого полифага с выраженной тропностью к апикальным меристемам и молодым листьям, вызывая увядание и гниль верхушки этиолированных проростков фасоли. Модулирующая роль светового режима заключалась в дифференциации стратегий взаимодействия «патоген x растение»: индукция компенсаторных реакций на свету у толерантного сорта Лика, угнетение роста и потенцирование симптомов в темноте у восприимчивого сорта Рант; светозависимые разнонаправленные эффекты у средневосприимчивого сорта СБМ. Выявленная групповая устойчивость к бактериозам делает сорт Лика перспективным для использования в селекционных программах на иммунитет.

## КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:

*Phaseolus vulgaris*, скотоморфогенез, фотоморфогенез, проростки, световой режим, фитопатогенные бактерии

## Effects of different phytopathogenic bacteria on the scoto- and photomorphogenesis of vegetable bean seedlings

## ABSTRACT

**Relevance.** The development of bacterial diseases and their severity are determined by the complex interaction between the pathogen, the host plant genotype, and environmental conditions. Light is a key abiotic factor that modulates both physiological processes during etiolation (in darkness) and photomorphogenesis (in light), as well as the pathogenesis process. Furthermore, the use of etiolated seedlings allows for the identification of the specific virulence expression of pathogens, which may be masked or compensated for under light conditions. The aim of this study was to comprehensively assess the influence of different types of pathogenic bacteria on the morphophysiological parameters of bean seedlings, depending on the cultivar genotype and lighting conditions.

**Methodology.** Bean varieties with varying field resistance to bacterial diseases were used in the study: Lika, Si Bemol (SBM), and Rant. At the radicle emergence stage, seedlings were inoculated with suspensions of four species of phytopathogenic bacteria: *Dickeya chrysanthemi* (Dc), *Curtobacterium flaccumfaciens* (Cf), *Pseudomonas syringae* (Ps), and *Xanthomonas phaseoli* (Xp). The control was sterile water. After inoculation, seedlings were grown in plastic containers with sterile perlite under two conditions: a 16-hour photoperiod and complete darkness. Stem and root system length, primordial leaf area, and plant fresh weight were measured after 7 and 14 days, and the types of disease symptoms and their severity were recorded.

**Results and Conclusions.** The analysis of the influence of phytopathogenic bacteria on the morphogenesis of bean seedlings confirmed that the observed effects are non-linear and determined by the specific combination of factors in the "plant-pathogen-light" triad. The cultivar-specific action on seedling growth processes indicates the leading role of genotype in resistance to bacterial invasion. In this context, growth parameters can serve as early indicators of the development of the infectious process. The most prognostically valuable indicators are plant mass and the area of primordial leaves. Each bacterial species formed a characteristic symptom complex: Ps exhibited a necrotic-toxic type of pathogenesis with the formation of localized necrosis and the ability to induce chlorosis; Xp showed pronounced variability in symptomatology depending on the host genotype, manifesting as depression of root system development and vascular disorders with the formation of vein necrosis; Cf displayed moderate aggressiveness and the ability to induce compensatory reactions in tolerant genotypes with elements of growth stimulation; and Dc exhibited properties of an aggressive vascular polyphage with pronounced tropism towards apical meristems and young leaves, causing wilting and rot of the apex of etiolated bean seedlings. The modulating role of the light regime involved the differentiation of "pathogen x plant" interaction strategies: induction of compensatory reactions under light in the tolerant cultivar 'Lika', growth inhibition and potentiation of symptoms in the dark in the susceptible cultivar 'Rant'; and light-dependent, divergent effects in the moderately susceptible cultivar 'Si Bemol'. The identified group resistance to bacterial diseases makes the 'Lika' cultivar promising for use in breeding programs for immunity.

## KEYWORDS:

*Phaseolus vulgaris*, scotomorphogenesis, photomorphogenesis, seedlings, light regime, phytopathogenic bacteria

## Введение

**Ф**асоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris* L.) представляет собой важную зернобобовую культуру, продуктивность которой существенно лимитируется бактериальными заболеваниями [1]. Эффективность защиты растений от патогенов определяется комплексным взаимодействием факторов среды, генетических особенностей сорта и патогенных свойств возбудителя. Особый интерес представляет изучение влияния светового режима на развитие патологического процесса, поскольку свет служит ключевым экзогенным фактором, регулирующим физиологические процессы растений, особенно на критических ранних этапах онтогенеза [2, 3]. Прорастание семян и развитие проростков в почве происходят в условиях ограниченной освещенности, что делает ранние стадии онтогенеза чрезвычайно уязвимыми к почвенным патогенам. Выявление патоген-специфических нарушений скотоморфогенеза и фотоморфогенеза позволяет не только расширить фундаментальные представления фитопатологии о механизмах plant-pathogen interactions, но и открывает новые возможности для скрининга устойчивости генотипов на ранних этапах онтогенеза для создания сортов со стабильной резистентностью [4, 5].

Ранние этапы онтогенеза растений, такие как скотоморфогенез и фотоморфогенез, формирование защитных реакций при взаимодействии с патогенами, регулируются сложной сетью взаимосвязанных сигнальных каскадов, интегрирующих эндогенные фитогормональные сигналы и внешние стимулы. Скотоморфогенез, характеризующийся этиоляцией (удлинением hypocotyle, формированием апикальной петли), стратегически направлен на скорейший выход проростка к свету. Эта программа реализуется при ведущей роли гиббереллинов (ГК) и брассиностероидов (БС) [4, 6, 7]. Гиббереллины, активируя рост, поддерживают низкий уровень транскрипционного фактора фотоморфогенеза HY5 (Elongated Hypocotyl 5), а также вызывают деградацию репрессорных белков DELLA [7, 8]. БС индуцируют рост растяжением, регулируя экспрессию генов, участвующих в модификации клеточной стенки, транспорте воды и реорганизации цитоскелета [9, 10]. Эти гормоны, действуя через свои транскрипционные факторы (например, семейств PIF и BZR1/BES1), активируют программы клеточного растяжения и одновременно репрессируют фотоморфогенез, в значительной степени благодаря ключевому репрессору COP1 (Constitutive Photomorphogenesis 1), и транс-факторов семейства PIF (Phytochrome Interacting Factors), инактивирующих регуляторы светового развития (например, HY5) посредством убиквитин-протеасомного пути [11-15].

Воздействие света инициирует один из наиболее сложных этапов онтогенеза перехода от скотоморфогенеза к фотоморфогенезу (процесс деэтиоляции), включающий глубокое перепрограммирование метаболизма клетки, кардинальную перестройку функционирования гормональной системы и значительные изменения морфологии растения [11,12]. Фоторецепторы (фитохромы, криптохромы, фототропины и др.) инициируют сигнальный каскад, приводящий к инактивации COP1 и деградации PIF-белков, что стабилизирует позитивные белки-промоторы фотоморфогенеза, такие как HY5 и DELLA [12, 14, 16]. Накопление DELLA-белков, ингибирующих сигнальный путь ГК, и репрессия активности BZR1/BES1 приводят к торможению роста осевых органов и перераспределению ресурсов в пользу развития фотосинтетического аппарата [13, 9]. Это тормозит чрезмерный рост осевых органов (гипокотиль, стебель), активизирует

рост метамерных органов (листья) проростка, запускает биогенез хлоропластов и переход к автотрофному питанию, что сопряжено со сдвигом фитогормонального баланса – снижением роли ГК и БС и увеличением значимости цитокининов (ЦК) и жасмонатов (ЖК) [6, 17-21]. В процессе выпрямления апикальной петли, инициируемого перераспределением градиента гормонов, наряду со светом, активное участие принимают ауксин, этилен и ГК [16, 22, 23]. Свет изменял реализацию программы развития проростков фасоли, определяя скорости и продолжительности роста их отдельных частей (корень, гипокотиль, эпикотиль, лист). При изучении динамики роста и содержания эндогенных гормонов в растениях *Phaseolus vulgaris* L., выращенных в темноте и на свету, отмечена высокая корреляция между изменением биомассы и длины hypocotyle и содержанием ГК при скотоморфогенезе, тогда как в процессе фотоморфогенеза – с содержанием ЦК (зеатина). Длина эпикотыля положительно коррелировала с содержанием ГК в темноте и отрицательно на свету. Ростовые параметры примордиальных листьев в темноте связаны с ауксинами, а на свету – с содержанием ЦК и ГК. При этом деление клеток интенсивнее шло при низком содержании ЦК, тогда как растяжение клеток – при более высоком уровне этих гормонов. Высокие уровни АБК отмечены в периоды интенсивного роста hypocotyle в темноте, а на свету – корней и листьев. У фотосинтезирующих проростков соотношение ауксин/цитокинин в корнях фасоли увеличивалось и снижалось в эпикотылях [5]. То есть, свет выступает не просто источником энергии, но и центральным регуляторным фактором, интегрирующимся с гормональными сетями через сложную систему фоторецепторов и внутриклеточной сигнализации [3, 24].

Аналогичные гормональные модули задействованы и в системе защиты растений от патогенов. Взаимодействие с микроорганизмами сопровождается распознаванием консервативных молекулярных паттернов (MAMP), таких как элиситины фитопатогенных оомицетов [25, 26], фрагменты пектина клеточной стенки [27] или бактериальные пептидогликаны [28]. Эти элиситоры часто активируют сигнальные пути жасмоновой кислоты (ЖК) и этилена, которые, наряду с салициловой кислотой (СК), формируют гормональный каркас защитного ответа [26, 29]. Считается, что жасмонаты обеспечивают защиту от некротрофных патогенов, а салицилаты – от биотрофов, причем в регуляции остановки роста растений в ответ на стресс-зависимую активацию жасмонатного сигналинга участвуют фитохромы, а инактивация PhyB в тени снижает уровень биосинтеза салициловой кислоты. В результате при недостатке света степень пораженности растений био- и некротрофами, как правило, выше [30, 31]. В последнее время большое внимание уделяется роли мощного антиоксиданта растительной клетки – гормона фитомелатонина (ФМТ). Взаимодействуя с другими фитогормонами, он участвует в регуляции разных этапов онтогенеза от прорастания семян и до старения, а также повышает стрессоустойчивость растений [32].

Фитопатогенные бактерии, обладая разнообразным арсеналом факторов вирулентности, способны нарушать нормальное течение морфогенетических программ, в частности, активно используя гидролитические ферменты для проникновения в растительные ткани и получения питательных веществ, а также для целенаправленного воздействия на защитные барьеры растения-хозяина [33, 34]. В ряде исследований выявлено наличие прямой корреляции между уровнем внеклеточной протеолитической активности микроорга-



низмов и интенсивностью развития заболевания у растений [35, 36]. При инфицировании растений некротрофные патогены секретируют различные ферменты, разрушающие целлюлозные и гемицеллюлозные компоненты клеточной стенки [37]. Так, расщепляющая лектин экстрацеллюлярная металлопротеиназа и другие пектаттазы, продуцируемые бактериями рода *Erwinia*, играют важную роль в развитии симптомов заболеваний [38, 39]. С другой стороны, гидролитические ферменты патогенов (пектиназы, целлюлазы, протеиназы), секретируемые для преодоления структурных барьеров растения, также могут функционировать как элиситоры, индуцируя синтез фитоалексинов, фитоантисипинов и других защитных соединений [27, 33]. В ответ растение продуцирует специфические ингибиторы протеиназ и полигалактуроназ, что ограничивает вирулентность патогена и модулирует активность собственных гидролаз, участвующих в перестройках клеточной стенки [34]. При этом, растительные ингибиторы протеиназ, не только подавляют активность ферментов, секретируемых микроорганизмами, но и оказывают угнетающее действие на их рост и развитие [40-42].

Особую группу элиситоров представляют пептидогликаны бактерий, которые распознаются растениями как неспецифические элиситоры и активируют ранние защитные ответы [28]. У грамотрицательных бактерий, к которым относятся многие патогены растений родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Ralstonia*, *Erwinia* и *Pantoea*, обнаружена система секреции типа III (T3SS), которая обеспечивает перенос эффекторных белков непосредственно в апопласт или цитоплазму растительной клетки [43-45]. Переносимые таким путем белки-эффекторы, являющиеся продуктами генов авирулентности (Avr), способствуют развитию симптомов у восприимчивых растений, у которых отсутствуют соответствующие гены резистентности (R-гены), и вызывают защитную реакцию устойчивых растений [46].

Растения, которые отвечают на воздействие элиситинов развитием локальной реакции СВЧ или SAR, принадлежат к различным семействам, но ответная реакция у разных таксонов и у разных растений в пределах одного таксона может существенно отличаться [47]. Ключевая роль в индуцировании некрозов в данном случае отводится наличию остатков лизина или валина, а степень и характер проявления SAR-индуцирующей активности элиситинов является результатом комбинации общего поверхностного заряда, специфических остатков лизина и других особенностей их первичной структуры [48]. Патогены рода *Xanthomonas* и *Pseudomonas* демонстрируют избирательную вирулентность, определяемую генетическим фоном хозяина, причем их эффекторные белки могут выступать как элиситорами, так и супрессорами иммунного ответа [46, 44]. В ряде работ также выявлены количественные взаимосвязи между симптомами поражения и ростовыми параметрами растений [21, 24] и влияние бактериальных экзометаболитов с фитогормональной активностью [49, 50].

Таким образом, под влиянием внешних факторов происходит глубокая интеграция регуляторных программ, управляющих развитием и иммунитетом растений. Белки DELLA, выступающие как интеграторы ГК-сигналинга при деэтиоляции, также могут модулировать ответы, зависящие от ЖК [13]. Сигнальные каскады, инициируемые светом и элиситорами, нередко конвергируют на уровне активации перекрывающихся наборов генов, обеспечивая координированную перестройку метаболизма и транскриптома [24, 51]. Это позволяет растению гибко адаптировать свой онтоге-

нез, одновременно оптимизируя рост и формируя эффективную защиту в условиях постоянно меняющейся и часто неблагоприятной среды. Свет может оказывать модулирующее влияние и на патогенные свойства некоторых видов бактерий, которые обладают собственными фоторецепторными системами регуляции экспрессии генов вирулентности. Фотоокислительные процессы в клетках возбудителя могут модифицировать бактериальные метаболиты, изменяя их токсичность для растения-хозяина [3, 51].

Изучение взаимодействия патогенов с этиолированными проростками представляет особый интерес в связи с несколькими аспектами. Во-первых, этиолированные проростки характеризуются особым физиологическим статусом, связанным с энергетическим метаболизмом, основанным исключительно на гетеротрофном питании запасными веществами семени, что позволяет оценить влияние патогенов на базовые метаболические процессы без вмешательства фотосинтеза. Во-вторых, в условиях темноты ингибируется работа фотозащитной и фоторецепторной систем, что делает растения более уязвимыми к патогенной агрессии и позволяет выявить первичные механизмы патогенеза без модулирующего влияния светозависимых защитных реакций. В-третьих, скотоморфогенез представляет собой консервативную программу развития, изучение нарушений которой под действием патогенов позволяет идентифицировать ключевые точки уязвимости в системе морфогенетической регуляции. При этом, определенный интерес представляет сравнительный анализ влияния на ското- и фотоморфогенез проростков разных видов фитопатогенных бактерий, отличающихся типом патологического процесса и специализацией в отношении хозяина, что и явилось целью данных исследований. Поэтому в исследование, кроме наиболее вредоносных возбудителей болезней фасоли из родов *Xanthomonas* и *Pseudomonas*, вызывающих бурый и угловатый бактериозы на листьях и бобах, *Curtobacterium* – бактериальное увядание, был включен и фитопатогенный вид рода *Dickeya*, распространение и агрессивность которого возрастает и расширяется круг поражаемых культур [52-54].

### Материал и методы

Исследования были проведены на базе лаборатории молекулярно-иммунологических методов ФГБНУ ФНЦО в лабораторных условиях в серии независимых экспериментов. Материал исследований: сорта фасоли Лика, Си Бемоль (СБМ) и Рант с разной полевой устойчивостью к бактериозам; бактериальные коллекционные типированные штаммы *Dickeya chrysanthemi* (Dc), *Curtobacterium flaccumfaciens* pv. *flaccumfaciens* 3418 (Cf), *Pseudomonas syringae* #3.4 (Ps) и *Xanthomonas phaseoli* #42 (Xp) с разным типом патогенеза, любезно предоставленные доктором биологических наук, профессором А.Н. Игнатовым.

Для работы отбирали внешне здоровые семена без повреждений примерно одинаковой величины, стерилизовали 10% раствором гипохлорита натрия в течение пяти минут, промывали пятикратно стерильной водой и раскладывали в стерильные чашки Петри с тремя слоями увлажненных фильтровальных дисков, проращивали в темноте при температуре 24°C в термостате. На стадии появления первичного корешка отбирали проростки без признаков поражения с длиной корешка 5-10 мм (в зависимости от сорта) и раскладывали по 10 штук в пластиковые прозрачные сосуды объемом 0,6 л на стерильные фильтровальные диски (рис.1).

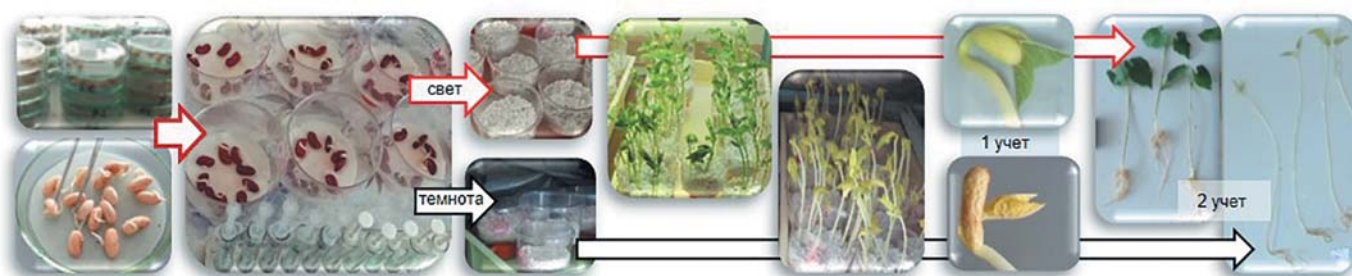


Рис. 1. Общая схема проведения опыта  
Fig. 1. General scheme of the experiment

Проростки инокулировали водными суспензиями двухсуточных чистых культур КОЕ  $10^9$  каждого вида патогенных бактерий полного смачивания семян и фильтровальной подложки (по 10 мл на сосуд). Контроль – обработка стерильной водой. Повторность в каждом варианте трехкратная. После инокуляции проростки закрывали слоем стерильного перлита высотой 10 см, в который дополнительно вносили бактериальную суспензию соответствующего патогена из расчета 15 мл/сосуд и размещали на стеллажах вегетационной камеры с контролируемыми условиями. Далее проростки выращивали при температуре 25–20°C в двух режимах: 16-часовой световой день с досветкой фитолампами и полная темнота (рис. 1). Через 7 суток (1 учет) и 14 суток (2 учет) индивидуально измеряли длину корневой системы и стебля, длину, ширину и площадь примордиальных листьев, сырую массу растений, рассчитывали скорость роста органов ( $V$ , мм/сут.), учитывали типы симптомов и степень поражения проростков. Обработку данных проводили методами дисперсионного анализа [54] с использованием программ STATISTICA 12 и MS EXEL 2010.

### Результаты исследований

Присутствие фитопатогенного фактора по-разному влияло на скорость роста отдельных органов проростков в зависимости от условий освещенности, генотипа растения-хозяина (сорт) и вида бактерий, определяя особенности прохождения

фото- и скотоморфогенеза на ювенильной стадии развития растений фасоли и скорость роста отдельных органов.

**Стебель.** Скорость роста этого наиболее чувствительного к воздействию света органа на разных стадиях онтогенеза проростка изменялась и была наиболее высокой у гипокотилей в первую неделю развития проростков до момента начала раскрытия семядолей (рис. 2). В контроле она была сравнима у всех сортов и в среднем составила около 17 мм в сутки на свету и 30 мм/сутки в темноте (в 1,8 раза выше). Под влиянием фитопатогенов скорость удлинения гипокотилей в разных условиях освещения относительно контроля меняется в зависимости от вида возбудителя и устойчивости сорта. При этом реакция проростков на заражение, размах и направленность отмеченных эффектов может существенно отличаться на свету и в темноте. Так, при инокуляции семян средневосприимчивого сорта СБМ *D.chrysantemi* на свету отмечено резкое снижение скорости роста гипокотилей (в 1,3 раза), а в темноте – слабая стимуляция, при заражении *X.phaseoli*, наоборот, ингибирование (в 1,2 раза) у этиолированных при слабой реакции фотосинтезирующих проростков. Достоверное замедление скорости роста (в 1,2 раза) гипокотилей проростков устойчивого сорта Лика отмечено только в темноте при заражении в вариантах с инокуляцией *C.flaccumfaciens* в и *X.phaseoli*. У восприимчивого сорта Рант – слабое ингибирование на свету и существенное в темноте, где скорость удлинения гипокотилей снижалась в 1,4–1,7 раз относительно контроля (рис. 2).

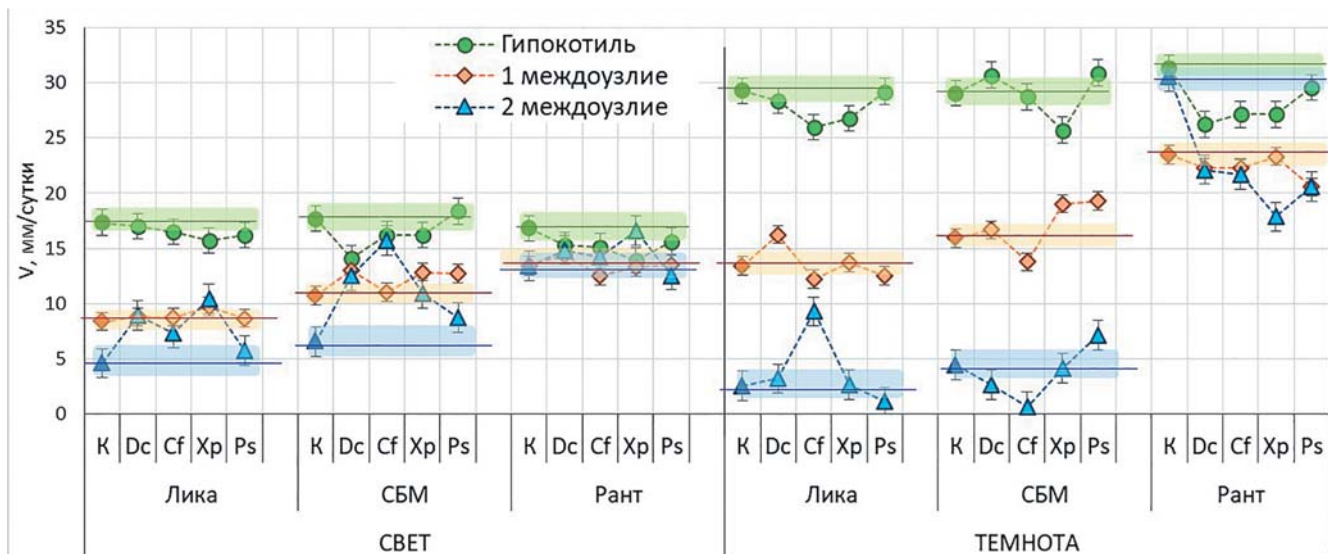


Рис. 2. Скорость роста отдельных частей стебля проростков на свету и в темноте сортов фасоли овощной при инфицировании разными видами фитопатогенных бактерий: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. siringae* (Ps). Контроль – стерильная вода (K). Дополнительные обозначения: сплошная линия – среднее значение скорости роста в контроле, в виде полосы с заливкой цветом указана область пределов отклонения признака в контроле

Fig. 2. Growth rate of individual stem parts of seedlings in the light and in the dark of green bean varieties infected with different types of phytopathogenic bacteria: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. siringae* (Ps). Control – sterile water (K). Additional notations: solid line – average growth rate in the control, filled bar – range of deviation limits for the characteristic in the control

На следующем этапе органогенеза к фазе начала формирования первой пары настоящих листьев скорость роста отдельных частей стебля: от семядолей до примордиальных листьев (первое междоузлие) и от примордиальных листьев до точки роста (второе междоузлие) – у сортов отличалась. В контрольном варианте по величине этого показателя сорта независимо от условий освещения расположились в следующем порядке Лика < СБМ < Рант (рис. 2). Несмотря на это, отмечены общие тенденции в реакции сортов на действие фитопатогенов – менее значимое влияние инфицирования на скорость роста первого междоузлия, особенно на свету, и существенное влияние – на развитие второго междоузлия, развитие которого идет параллельно с развитием листовой пластинки примордиальных листьев. Направленность и величина эффектов воздействия на процессы ското- и фотоморфогенеза проростков в данном случае определяется взаимоотношением участников патосистемы «растение-возбудитель», то есть устойчивостью сорта и агрессивностью вида патогена (вклад их взаимодействия в общую величину изменчивости признака составляла около 30%).

Скорость роста второго междоузлия на фоне освещения под влиянием большинства фитопатогенов (кроме *P. syringae*) у более устойчивых проростков увеличивалась – у сорта Лика в 1,2-2,3 раза и сорта СБМ – в 1,3-2,4 раза при нейтральной реакции восприимчивого сорта Рант. В то же время, у этилированных проростков восприимчивого сорта Рант отмечено сильное ингибирование роста этого участка стебля со снижением скорости в 1,4-1,7 раза. У двух других сортов в темноте выявлена качественно противоположная реакция проростков, особенно на заражение *C. flaccumfaciens* и *P. syringae*. Это снижение скорости роста в шесть раз у сорта СБМ и стимуляция в четыре раза у сорта Лика при инокуляции *C. flaccumfaciens* и, наоборот, при инокуляции *P. syringae* у сорта СБМ наблюдали стимуляцию (в 1,6 раза) и уменьшение скорости роста у проростков сорта Лика (в 2,3 раза). Влияние *D. chrysantemi* и *X. phaseoli* в данном варианте опыта у этих сортов было менее значимым.

**Примордиальные листья.** При изучении развития примордиальных листьев измеряли длину и ширину листовой пластинки. Как видно на рисунке 3, в контроле по скорости роста листовой пластинки на свету в обоих направлениях сорта расположились в следующем порядке Лика < Рант < СБМ. У этилированных проростков скорость удлинения листьев относительно фотосинтезирующих проростков в контроле снижается в 1,6-1,9 раза, а скорость роста в ширину – в 1,8-2,1 раза в зависимости от теневыносливости сорта.

В этом отношении можно выделить сорт СБМ, у которого фитопатогенные бактерии по-разному изменяли скорость развития примордиальных листьев проростков в зависимости от варианта опыта. У данного сорта все виды бактерий вызывали депрессию, снижая скорость роста листовой пластинки в длину в 1,1-1,2 раза на свету и в 1,2-1,7 раза в темноте. Скорость роста листьев в ширину на свету мало отличалась от контроля, а в темноте снижалась в 1,2-1,4 раза, кроме варианта с *X. phaseoli* (рис. 2). У сорта Рант также в основном отмечали депрессию роста листьев в длину во всех вариантах заражения (в 1,1-1,3 раза), но в отношении роста в ширину значимое снижение скорости регистрировали только при инфицировании с *X. phaseoli*. У проростков устойчивого сорта Лика, наоборот, *X. phaseoli* на свету вызывал небольшое ускорение роста листьев в длину, а при заражении другими видами бактерий отклонения от контроля по изучаемым параметрам были не существенны.

**Корневая система.** По скорости роста основного корешка в контроле сорта расположились аналогично (Лика < Рант < СБМ), как при оценке развития примордиальных листьев. При этом у этилированных проростков она снижалась в 1,2 раза у сорта Лика, в 1,3 раза у сорта СБМ и в 1,4 раза у сорта Рант (рис. 4А). Отсутствие света отрицательно сказалось и на формирование вторичных корешков и корневых волосков, то есть на степень (балл) развития корневой системы в целом. У этилированных проростков

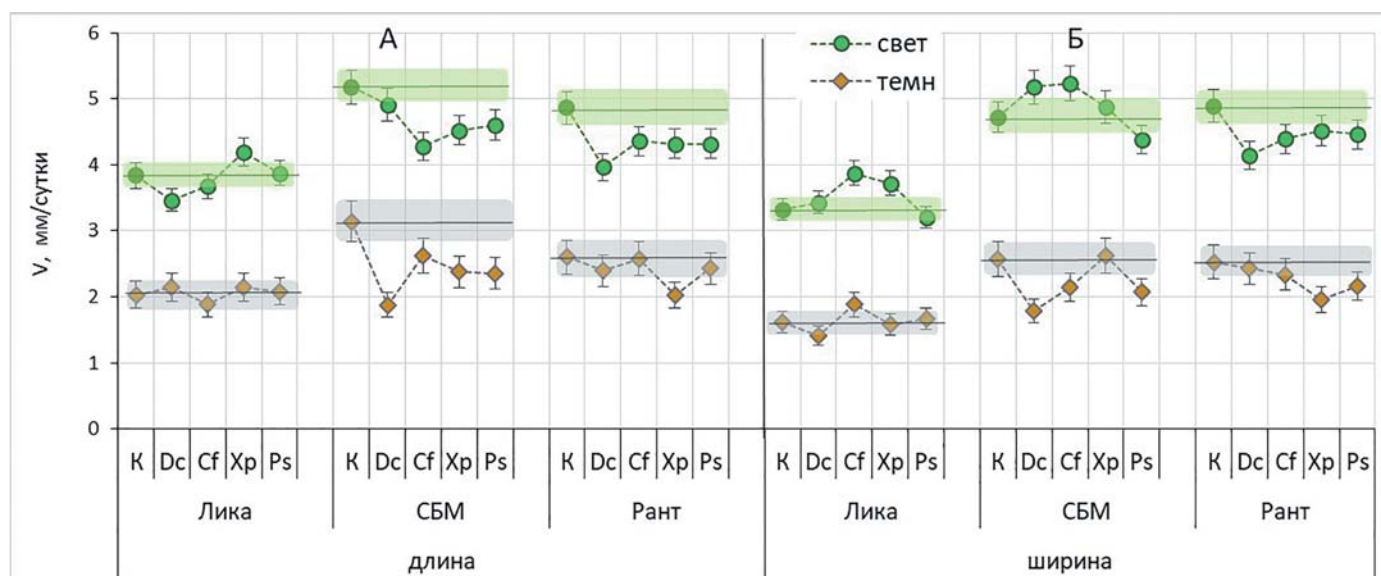


Рис. 3. Скорость роста в длину (А) и ширину (Б) примордиальных листьев проростков сортов фасоли овощной на свету и в темноте при инфицировании разными видами фитопатогенных бактерий: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. syringae* (Ps). Контроль – стерильная вода (K). Дополнительные обозначения: сплошная линия – среднее значение скорости роста в контроле, цветом указана область пределов отклонения признака в контроле

Fig. 3. Growth rate in length (A) and width (B) of primordial leaves of seedlings of green bean varieties in the light and in the dark when infected with different types of phytopathogenic bacteria: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. syringae* (Ps). Control – sterile water (K). Additional notations: solid line – average growth rate in the control, color indicates the range of deviation limits for the trait in the control



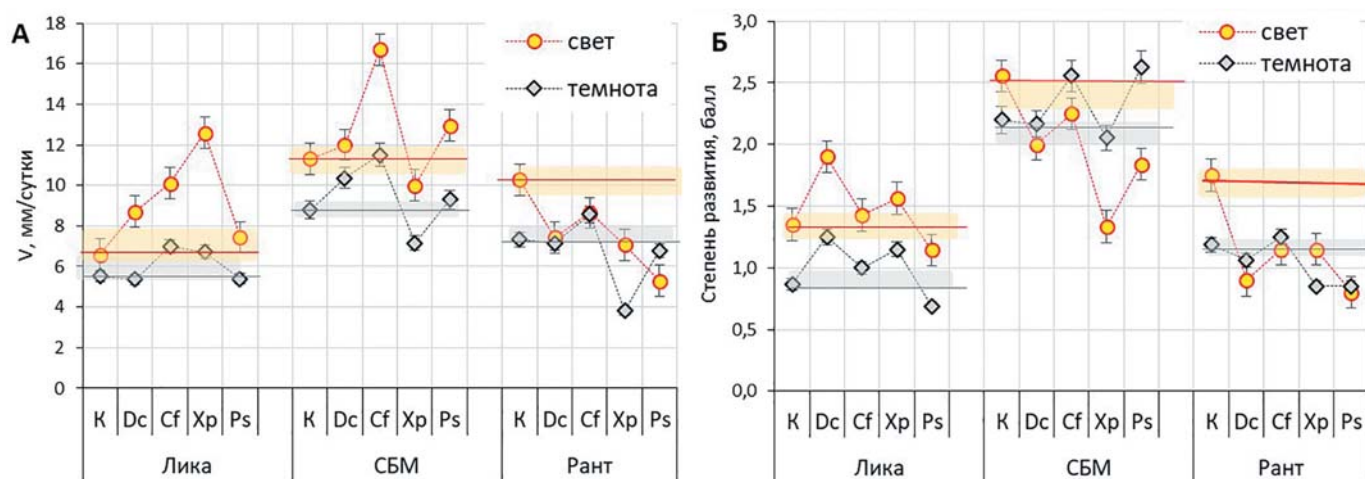


Рис. 4. Скорость роста (А) и степень развития (Б) корневой системы проростков сортов фасоли овощной на свету и в темноте при инфицировании разными видами фитопатогенных бактерий: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. syringae* (Ps). Контроль – стерильная вода (К). Дополнительные обозначения: сплошная линия – среднее значение скорости роста в контроле, цветом указана область пределов отклонения признака в контроле

Fig. 4. Growth rate (A) and degree of development (B) of the root system of seedlings of green bean varieties in the light and in the dark when infected with different types of phytopathogenic bacteria: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. syringae* (Ps). Control – sterile water (K). Additional notations: solid line – average growth rate in the control, color indicates the range of deviation limits for the characteristic in the control

в контроле балл развития в среднем на 0,5 балла был ниже, чем у фотосинтезирующих проростков (рис. 4Б). Заражение проростков *C. flaccumfaciens* и *X. phaseoli* у сорта Лика способствовало ускорению роста корешка относительно контроля и на свету (в 1,5-1,9 раза), и в темноте (1,2-1,3 раза), а у сорта СБМ – только при заражении *C. flaccumfaciens* (в 1,5 и 1,3 раза соответственно). В то же время *X. phaseoli* ингибировал рост корешка проростков СБМ во всех вариантах. На сорте Рант все виды бактерий оказывали негативное действие на развитие корневой системы фотосинтезирующих проростков, снижая скорость роста корешка в 1,1-2,0 раза относительно контроля. У этилированных проростков этого сорта депрессию роста корешка (в 1,9 раза) отмечали только при заражении *X. phaseoli*, а при инокуляции бактериями вида *C.*

*flaccumfaciens* – стимулирующий эффект с увеличением в 1,3 раза скорости роста относительно контроля (рис. 4А).

Отличалось влияние разных видов бактерий и на степень развития корневой системы в процессе фото- и скотоморфогенеза проростков сортов фасоли овощной. У фотосинтезирующих проростков восприимчивого сорта Лика и средне-восприимчивого сорта СБМ отмечено негативное влияние всех видов возбудителей, тогда как этилированные проростки реагировали иначе. Это отсутствие депрессии развития корневой системы относительно контроля в вариантах с заражением *D. chrysantemi* и *X. phaseoli* у сорта СБМ, а также *D. chrysantemi* и *C. flaccumfaciens* у сорта Лика; стимуляцию формирования вторичной корневой системы у сорта СБМ при заражении *C. flaccumfaciens* и *P. syringae*; тогда как у этилированных проростков сорта Лика – ингиби-

Таблица 1. Влияние разных видов фитопатогенных бактерий на параметры фотосинтезирующих (свет) и этилированных (темнота) проростков сортов фасоли овощной на 14 сутки развития после заражения в условиях *in vitro*  
Table 1. The influence of different types of phytopathogenic bacteria on the parameters of photosynthetic (light) and etiolated (darkness) seedlings of green bean varieties on the 14<sup>th</sup> day of development after infection *in vitro*

| Вариант опыта, сорт, вид бактерий | Длина корня, см |         | Длина стебля, см |         | Площадь примордиального листа, см <sup>2</sup> |         | Сырая масса проростка, г |         |
|-----------------------------------|-----------------|---------|------------------|---------|------------------------------------------------|---------|--------------------------|---------|
|                                   | свет            | темнота | свет             | темнота | свет                                           | темнота | свет                     | темнота |
| <b>сорт Лика</b>                  |                 |         |                  |         |                                                |         |                          |         |
| Контроль                          | 9,2             | 7,7     | 21,2             | 31,7    | 19,7                                           | 5,1     | 2,3                      | 1,7     |
| <i>D. chrysantemi</i>             | 12,2            | 7,5     | 24,3             | 33,5    | 18,3                                           | 3,8     | 2,7                      | 2,2     |
| <i>C. flaccumfaciens</i>          | 14,1            | 9,8     | 22,9             | 33,3    | 21,9                                           | 5,5     | 3,0                      | 2,4     |
| <i>X. phaseoli</i>                | 17,6            | 9,4     | 25,1             | 30,2    | 24,1                                           | 5,4     | 2,5                      | 2,1     |
| <i>P. syringae</i>                | 10,4            | 7,6     | 21,4             | 30,0    | 19,3                                           | 5,4     | 2,5                      | 2,3     |
| HCP <sub>05</sub>                 | 4,1             | 1,4     | 2,1              | 2,0     | 2,9                                            | 0,3     | 0,3                      | 0,3     |
| <b>сорт СБМ</b>                   |                 |         |                  |         |                                                |         |                          |         |
| КОНТРОЛЬ                          | 11,3            | 12,3    | 24,5             | 34,6    | 37,7                                           | 12,6    | 5,2                      | 5,6     |
| <i>D. chrysantemi</i>             | 12,0            | 14,5    | 27,8             | 35,0    | 39,2                                           | 5,2     | 7,0                      | 5,0     |
| <i>C. flaccumfaciens</i>          | 16,7            | 16,1    | 28,0             | 30,2    | 34,9                                           | 8,7     | 8,3                      | 5,0     |
| <i>X. phaseoli</i>                | 10,0            | 10,0    | 28,0             | 34,2    | 34,0                                           | 9,6     | 5,9                      | 5,4     |
| <i>P. syringae</i>                | 13,0            | 13,0    | 27,9             | 40,1    | 31,1                                           | 7,5     | 5,2                      | 5,8     |
| HCP <sub>05</sub>                 | 3,1             | 2,3     | 1,9              | 4,4     | 3,9                                            | 3,2     | 1,6                      | 0,4     |
| <b>сорт Рант</b>                  |                 |         |                  |         |                                                |         |                          |         |
| КОНТРОЛЬ                          | 10,3            | 10,3    | 30,6             | 59,8    | 36,6                                           | 10,1    | 4,1                      | 4,7     |
| <i>D. chrysantemi</i>             | 10,4            | 10,0    | 31,2             | 49,5    | 25,3                                           | 9,0     | 3,9                      | 5,3     |
| <i>C. flaccumfaciens</i>          | 12,1            | 12,0    | 29,3             | 49,8    | 29,4                                           | 9,3     | 4,0                      | 4,6     |
| <i>X. phaseoli</i>                | 9,9             | 5,3     | 30,7             | 47,8    | 30,1                                           | 6,1     | 4,2                      | 4,1     |
| <i>P. syringae</i>                | 7,4             | 9,5     | 29,2             | 49,5    | 29,7                                           | 8,1     | 3,9                      | 4,0     |
| HCP <sub>05</sub>                 | 2,1             | 3,1     | 1,1              | 6,0     | 5,0                                            | 1,9     | 0,2                      | 0,5     |

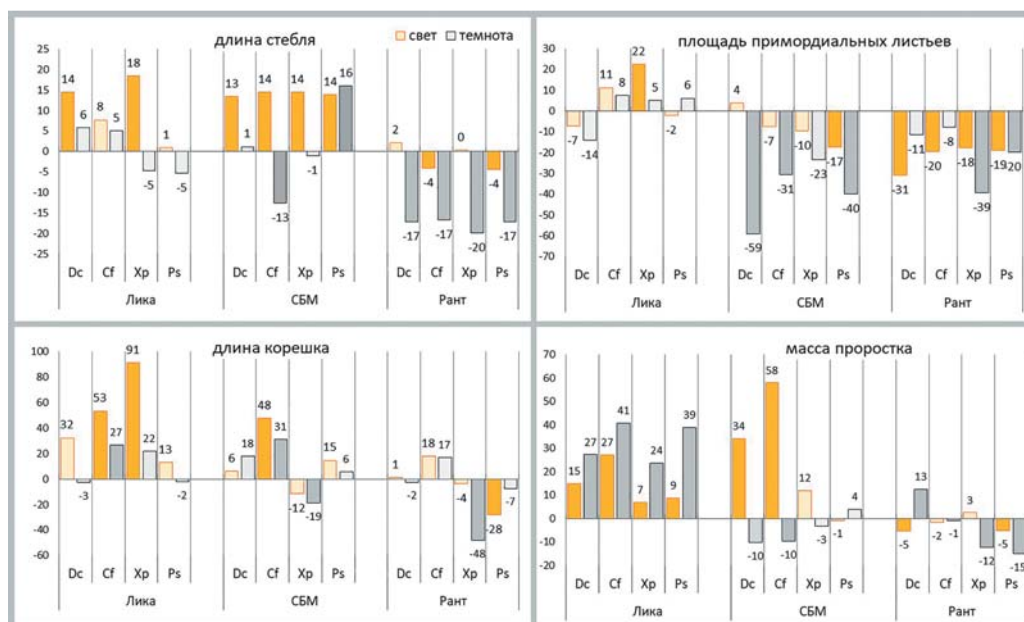


Рис. 5. Эффекты действия (ЭД,%) фитопатогенных бактерий на ростовые процессы инфицированных проростков сортов фасоли овощной при выращивании на свету и в темноте. Виды бактерий: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. syringae* (Ps). Дополнительные обозначения: цифрами указана величина ЭД в каждом варианте опыта; интенсивным цветом выделены столбцы ЭД с достоверным отклонением от контроля ( $p > 0.05$ )

Fig. 5. Effects of action (ED,%) of phytopathogenic bacteria on the growth processes of infected seedlings of green bean varieties grown in the light and in the dark. Bacterial species: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. syringae* (Ps). Additional notations: the numbers indicate the ED value in each experimental variant; ED columns with a significant deviation from the control ( $p > 0.05$ ) are highlighted in intense color

рование при заражении *X. phaseoli* и *P. syringae*. В отличие от этих сортов, реакция проростков устойчивого сорта Лика была схожей на свету и в темноте. Отмечена стимуляция развития корневой системы под влиянием *D. chrysantemi* и *X. phaseoli*, нейтральная реакция на заражение *C. flaccumfaciens* и незначительное ингибирование в присутствии *P. syringae* (рис. 4Б).

**Сравнение эффектов действия (ЭД).** Итоговую оценку и анализ эффектов действия различных видов фитопатогенных бактерий на фото- и скотоморфогенез фасоли овощной при заражении на ювенильной стадии развития проводили по результирующим показателям следующих признаков: общая длина стебля, площадь примордиальных листьев, длина корня и сырая масса проростков в конце эксперимента (табл. 1). Эффекты действия выражали как процент отклонения значений изучаемых параметров в опытных вариантах от контроля, что позволяет проводить сопоставление реакций проростков разных по устойчивости сортов фасоли овощной на заражение фитопатогенами в зависимости от условий выращивания (рис. 5). Вариабельность изучаемых признаков в повторностях была достаточно высокой ( $V > 20\%$ ), несмотря на тщательный подбор анализируемого исходного растительного материала. Поэтому при сравнительном анализе в основном учитывали ЭД, величины которых указывают на достоверность отмеченных отклонений ( $p > 0.05$ , на диаграммах выделены более интенсивным цветом).

Полученные результаты выявили следующие общие тенденции сортоспецифичности ЭД фитопатогенных бактерий на ростовые процессы, обусловленные устойчивостью сортов. У проростков устойчивого сорта Лика – это отсутствие депрессии или стимуляция роста осевых органов и примордиальных листьев; у восприимчивого сорта Рант – значительное ингибирование роста стебля в темноте (ЭД = -17...-20%) и развития примордиальных листьев на свету (ЭД =

18...-31%) при заражении всеми видами возбудителей, а у средневосприимчивого сорта СБМ – стимулирование роста стебля на свету (ЭД = +14%) и сильная депрессия развития примордиальных листьев в темноте (ЭД = -23...-59%) (рис. 5).

Отмечены также существенные отличия в сортовой реакции на заражение по такому интегральному показателю, как сырая биомасса проростка. У сорта Лика наблюдали увеличение биомассы зараженных проростков относительно контроля на 7-41%, причем это было более выражено у этиолированных проростков во всех вариантах. У менее устойчивых сортов величина ЭД зависела от вида фитопатогена, при этом часто меняла свою направленность в зависимости от условий освещения проростков. Так, у фотосинтезирующих проростков сорта СБМ при заражении *D. chrysantemi* и *C. flaccumfaciens* масса увеличивалась на 14% и 58%, а у этиолированных проростков снижалась на 10% относительно контролей. В то же время, у сорта Рант отмечена более слабая, но противоположная реакция проростков на свету и в темноте на заражение *D. chrysantemi* (ЭД = -5% и ЭД = +13% соответственно), а *C. flaccumfaciens* вообще не влияла на массу проростков. В вариантах с заражением *X. phaseoli* и *P. syringae* существенное снижение массы отмечено только у этиолированных проростков сорта Рант (ЭД = -12...-15%). У проростков сорта СБМ реакция была нейтральной (рис. 5).

**Симптомы поражения.** При искусственной инокуляции растений возбудителями бактериозов не всегда приводит к появлению типичных симптомов поражения, характерных для каждого вида возбудителя, особенно на ювенильной стадии развития. В нашем эксперименте были отмечены следующие основные типы симптомов: некротический стрик гипокотилиа и некрозы на жилках примордиальных листьев, которые на свету часто сопровождалось появлением хлоротичных зон вокруг пораженного участка (рис. 6). При этом, появления стрика на стебле, по-видимому, является резуль-



Рис. 6. Примеры проявления симптомов некротического стрика гипокотыля на свету (А1) и в темноте (А2) и некроза жилок примордиальных листьев (Б) фотосинтезирующих проростков фасоли овощной при искусственном заражении фитопатогенами  
Fig. 6. Examples of the manifestation of symptoms of necrotic streak of hypocotyl in the light (A1) and in the dark (A2) and necrosis of veins of primordial leaves (B) of photosynthetic seedlings of green beans under artificial infection with phytopathogens

татом неспецифической сортовой реакции на условия выращивания в перлите. Он был отмечен только у проростков сортов Лика и СБМ, в том числе и в контрольных вариантах. Отсутствие света способствовало усилению его проявления, особенно у сорта Лика, у которого в контроле доля проростков с этим симптомом в темноте достигала 42% и 5% на свету. Присутствие возбудителей в темноте способствовало снижению этого показателя до 10-25%, а на свету, наоборот, его повышению до 14-20% в зависимости от вида бактерии. У сорта СБМ стрик стебля был выражен значительно слабее и отмечен только в темноте, где в контроле симптом проявился у 7% этиолированных проростков и достигал 33% в варианте при заражении *C. flaccumfaciens*.

Некрозы вдоль жилок примордиальных листьев были наиболее четко выражены у фотосинтезирующих проростков, у которых вокруг некротических участков затем появлялась зона хлороза, в отличие от этиолированных проростков. Между степенью развития пожилкового некроза прослеживалась обратная взаимосвязь с устойчивостью сортов к бактериальной инфекции (табл. 2). На основании этого этот симптом можно рассматривать как реакцию

сверхчувствительности (СВЧ) на системное распространение патогенов по сосудистой системе проростков. Признаки некротизации жилок были отмечены у 24-52% проростков устойчивого сорта Лика, у 5-47% проростков средневосприимчивого сорта СБМ, а у восприимчивого сорта Рант – у 0-10% проростков в зависимости от вида возбудителя. При этом сорт Лика проявил более высокую чувствительность в отношении *P. syringae* (R=7%), а сорт СБМ – в отношении *D. chrysantemi* (R=12%).

У проростков сорта Рант при слабом развитии некроза жилок отмечено значительное увеличение зоны хлороза, особенно в ответ на заражение *X. phaseoli* (R=2%), что может свидетельствовать о начале инфицирования патогеном тканей паренхимы листовой пластинки отдельных проростков. В отличие от этого сорта, у проростков более устойчивых сортов при заражении *X. phaseoli* признаков хлороза не регистрировали (табл.2). После проведения учета биометрических параметров и переноса этиолированных проростков на свет регистрировали появление признаков увядания примордиальных листьев, а затем некротизацию и на пятые сутки загнивание верхней части проростков (рис. 7).

Таблица 2. Развитие симптомов поражения на примордиальных листьях фотосинтезирующих проростков фасоли при искусственном заражении *in vitro* разными видами фитопатогенных бактерий  
Table 2. Development of damage symptoms on primordial leaves of photosynthetic bean seedlings during artificial *in vitro* infection with different types of phytopathogenic bacteria

| Показатель   | Проявление симптомов поражения проростков сортов возбудителями |     |     |     |          |     |     |     |           |     |     |     |
|--------------|----------------------------------------------------------------|-----|-----|-----|----------|-----|-----|-----|-----------|-----|-----|-----|
|              | сорт Лика                                                      |     |     |     | сорт СБМ |     |     |     | сорт Рант |     |     |     |
|              | Dc                                                             | Cf  | Xp  | Ps  | Dc       | Cf  | Xp  | Ps  | Dc        | Cf  | Xp  | Ps  |
| некроз жилок |                                                                |     |     |     |          |     |     |     |           |     |     |     |
| P, %         | 35                                                             | 24  | 33  | 52  | 47       | 22  | 5   | 10  | 10        | 0   | 10  | 0   |
| I, балл      | 0,4                                                            | 0,3 | 0,4 | 0,6 | 1,0      | 0,8 | 0,3 | 0,4 | 0,2       | 0,0 | 0,1 | 0,0 |
| R, %         | 3,5                                                            | 1,7 | 3,0 | 7,4 | 11,8     | 4,1 | 0,4 | 0,9 | 0,5       | 0,0 | 0,3 | 0,0 |
| хлороз       |                                                                |     |     |     |          |     |     |     |           |     |     |     |
| P, %         | 10                                                             | 4   | 0   | 19  | 16       | 14  | 0   | 10  | 10        | 0   | 15  | 0   |
| I, балл      | 0,1                                                            | 0,1 | 0,0 | 0,1 | 0,1      | 0,2 | 0,0 | 0,3 | 0,2       | 0,0 | 0,5 | 0,0 |
| R, %         | 0,3                                                            | 0,2 | 0,0 | 0,5 | 0,4      | 0,7 | 0,0 | 0,6 | 0,5       | 0,0 | 1,9 | 0,0 |

Виды бактерий: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. syringae* (Ps)





Рис. 7. Примеры проявления симптомов увядания примордиальных листьев, некротизации и гнили верхней части этилированных проростков фасоли овощной при искусственном заражении фитопатогенами после переноса на свет  
Fig. 7. Examples of symptoms of wilting of primordial leaves, necrosis and rot of the upper part of etiolated green bean sprouts during artificial infection with phytopathogens after transfer to light

Как видно из данных таблицы 3, высокая распространенность признака увядания у всех сортов была отмечена при заражении *D. chrysantemi* (P=49-75%) с высокими индексами поражения у сортов СБМ и Рант (>3 баллов). Причем у сорта СБМ в данном варианте доля проростков с некрозом и загниванием верхушки к концу эксперимента достигла 79%, в отличие от сортов Лика (P=0%) и Рант (P=11%). При заражении другими видами бактерий характер проявления этих симптомов имел более выраженную сортовую специфику. В варианте с *C. flaccumfaciens* у сорта СБМ также отмечали высокий процент проростков с признаками некроза верхушки (P=68%) при низкой степени развития увядания (R=5%); у сорта Лика эти показатели составили P=29% и R=19%, а у сорта Рант – соответственно P=11% и R=16%.

При заражении *X. phaseoli* у сорта Рант отмечен наименьший индекс поражения (0,8 балла) при высокой распространенности увядания (P=75%), у сорта СБМ степень увядания листьев была более интенсивной (2,1 балла), но доля таких проростков была в два раза ниже. По возрастанию показателя распространенности симптома некроза верхней

части проростка в вариантах с *X. phaseoli* сорта расположились в следующем порядке: Лика < Рант < СБМ, но иначе при заражении *P. syringae*: Рант < СБМ < Лика, хотя средний балл увядания листьев был более высоким у сорта Рант (табл. 3).

### Заключение

Проведенное исследование подтвердило сложный характер взаимодействия между сортовыми особенностями фасоли, вирулентностью бактериальных патогенов и условиями освещенности, определяющими специфику развития симптомов и ростовых ответов растения. Анализ экспериментальных данных демонстрирует, что патогены способны существенно нарушать программу нормального развития растений, причем характер этих нарушений имеет специфические особенности в зависимости от условий освещенности. В условиях темноты наблюдали выраженную дисрегуляцию типичных этиоляционных процессов: у восприимчивых сортов (СБМ, Рант) отмечается значительное подавление характерного для скотоморфогенеза удлинения гипокот-

Таблица 3. Развитие симптомов увядания примордиальных листьев и поражения верхней части проростка этилированных проростков фасоли при искусственном заражении *in vitro* разными видами фитопатогенных бактерий  
Table 3. Development of symptoms of primordial leaf wilting and damage to the upper part of the sprout of etiolated bean sprouts during artificial infection *in vitro* with different types of phytopathogenic bacteria

| Показатель                        | Проявление симптомов поражения проростков видами бактерий |      |      |      |          |     |      |     |           |      |      |      |
|-----------------------------------|-----------------------------------------------------------|------|------|------|----------|-----|------|-----|-----------|------|------|------|
|                                   | сорт Лика                                                 |      |      |      | сорт СБМ |     |      |     | сорт Рант |      |      |      |
|                                   | Dc                                                        | Cf   | Xp   | Ps   | Dc       | Cf  | Xp   | Ps  | Dc        | Cf   | Xp   | Ps   |
| увядание                          |                                                           |      |      |      |          |     |      |     |           |      |      |      |
| P, %                              | 64                                                        | 56   | 49   | 57   | 49       | 15  | 38   | 35  | 75        | 35   | 75   | 35   |
| I, балл                           | 0,6                                                       | 1,4  | 1,0  | 1,2  | 3,1      | 1,4 | 2,1  | 1,0 | 3,2       | 1,8  | 0,8  | 1,8  |
| R, %                              | 9,6                                                       | 19,5 | 12,3 | 14,3 | 36,8     | 5,3 | 19,8 | 8,8 | 60,0      | 15,8 | 15,0 | 15,8 |
| некроз и загнивание верхней части |                                                           |      |      |      |          |     |      |     |           |      |      |      |
| P, %                              | 0                                                         | 29   | 19   | 33   | 79       | 68  | 57   | 28  | 11        | 10   | 30   | 0    |

Виды бактерий: *D. chrysantemi* (Dc), *C. flaccumfaciens* (Cf), *X. phaseoli* (Xp), *P. syringae* (Ps).

тия, нарушение апикального доминирования и аномальное развитие корневой системы. На свету патогены индуцировали нарушения фотоморфогенетических программ, включая изменение пропорций роста отдельных органов, ингибирование роста листовых пластинок примордиальных листьев. Активность патогенов в условиях темноты имеет качественные отличия от их воздействия на свету. В условиях света наблюдается менее выраженное развитие симптомов у большинства комбинаций сорт × патоген. Вероятно, это связано с регуляторными функциями фоторецепторов и активацией светозависимых защитных механизмов, например, сигнальных путей салициловой кислоты, жасмонатов и этилена. Активный фотосинтез также обеспечивает энергетическую и метаболическую основу активной защиты, активизацию синтеза фенольных веществ, лигнина, фитоалексинов.

В темноте происходит значительное усиление патогенеза. Например, штамм *X. phaseoli*, отличился избирательной вирулентностью, определяемую генетическим фоном хозяина, вызывал сосудистые нарушения и некрозом жилок листа. Он проявил высокую агрессивность именно в отношении этиолированных проростков, особенно восприимчивого сорта Рант, вызывая угнетение корневой системы на 49%, тогда как на свету этот эффект выражен значительно слабее. Штамм *P. syringae* в большей степени проявил некротически-токсический тип взаимодействия, индуцируя точечные некрозы и системный хлороз листьев, при этом умеренная взаимосвязь с ростовыми параметрами проростков может свидетельствовать о доминировании токсических эффектов над структурными повреждениями. В отличие от этих видов, штамм *C. flaccumfaciens* проявил умеренную агрессивность с элементами стимуляции ростовых процессов, меньшей выраженностью некротических симптомов и был способен вызывать компенсаторные реакции на свету не только у толерантных генотипов. Впервые было показано, что вид *D. chrysantemi* проявляет высокоагрессивные свойства в отношении проростков фасоли овощной, вызывает их системное поражение с выраженной тканной тропностью к апикальным меристемам и молодым листьям,

нарушение водного обмена и увядание. В условиях темноты этот патоген может индуцировать тяжелые формы поражения и гибель этиолированных проростков в результате некротизации и загнивания точки роста (гниль верхушки могла достигать 89%).

То есть, ростовые реакции этиолированных и фотосинтезирующих проростков, различия в симптоматике и степени их поражения, обусловлены взаимодействием светосигнальных путей и системой гормональной регуляции иммунного ответа растений, что определяется генотипом растения-хозяина (сортоспецифично). Так, у проростков восприимчивого сорта Рант отмечено угнетение роста всех органов и усиление симптомов в темноте; у средневосприимчивого сорта СБМ – выраженные светозависимые разнонаправленные эффекты при заражении большинством видов бактерий. Сорт Лика показал высокую толерантность к бактериальной инвазии, что проявлялось в минимальном угнетении или компенсаторной стимуляции некоторых параметров (рост корня на свету). Это указывает на наличие у данного генотипа эффективных механизмов резистентности. Стимуляция ростовых процессов при умеренном развитии инфекции у проростков устойчивого сорта Лика можно связать с патоген-индуцированной гормональной перестройкой его метаболизма на свету в сторону синтеза защитных соединений. Групповая устойчивость к бактериозам делает сорт Лика перспективным для использования в селекционных программах на иммунитет.

В заключении важно отметить необходимость дальнейших исследований молекулярных механизмов взаимодействия световых и гормональных сигнальных путей в формировании иммунного ответа. Перспективным направлением является также изучение спектра вторичных метаболитов патогенов в различных световых условиях и их влияния на гормональный статус растения-хозяина. Эти исследования будут способствовать разработке новых стратегий защиты растений, основанных на модуляции светового режима и гормонального статуса для усиления естественной устойчивости сельскохозяйственных культур.

#### • Литература

1. Кефели В.И. Действие света на рост и морфогенез высших растений. М.: Наука; 1975. С. 209-227.
2. Josse E.M., Halliday K.J. Skotomorphogenesis: The dark side of light signalling. *Curr. Biol.* 2008;18(24):R1144-R1154. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.10.034>
3. Вологовский И.Д., Суховеева С.В., Кабачевская Е.М. Биофизические механизмы внутриклеточной сигнализации (трансдукции) в высших растениях. *Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук.* 2023;68(1):75-88. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-75-88> <https://www.elibrary.ru/qugpez>
4. Seluzicki A., Burko Y., Chory J. Dancing in the dark: darkness as a signal in plants. *Plant Cell Environ.* 2017;40(11):2487-2501. <https://doi.org/10.1111/pce.13033>
5. Golovatskaya I.F., Karnachuk R.A. Dynamics of growth and the content of endogenous phytohormones during kidney bean scoto- and photomorphogenesis. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2007;54(3):407-413.
6. Bai M.Y., Shang J.X., Oh E., et al. Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis*. *Nat. Cell Biol.* 2012;14(8):810-817. <https://doi.org/10.1038/ncb2546>
7. Gupta R., Chakrabarty S.K. Gibberellic acid in plant. Still a mystery unresolved. *Plant Signal. Behav.* 2013;8(9):e25504. <https://doi.org/10.4161/psb.25504>
8. Daviere J.M., Achard P. Gibberellin signaling in plants. *Development.* 2013;140(6):1147-1151. <https://doi.org/10.1242/dev.087650>
9. Liang T., Mei S., Shi C., et al. UVR8 interacts with BES1 and BIM1 to regulate transcription and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev. Cell.* 2018;44(4):512-523. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2017.12.028>
10. Yu X., Li L., Zola J., et al. A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of BES1 target genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant.* 2011;65(4):634-646. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2010.04449.x>
11. Alabadi D., Blázquez M.A. Integration of light and hormone signals. *Plant Signal. Behav.* 2008;3(7):448-450. <https://doi.org/10.4161/psb.3.7.5678>
12. Кузнецова В.В., Дорошенко А.С., Кудрякова Н.В., Данилова М.Н. Роль фитогормонов и света в процессе деэтиоляции. *Физиология растений.* 2020;67(6):563-577. <https://doi.org/10.31857/S0015330320060093> <https://www.elibrary.ru/xnllq>
13. Jaillais Y., Vert G. Brassinosteroids, gibberellins and light-mediated signalling are the three-way controls of plant sprouting. *Nat. Cell Biol.* 2012;14(8):788. <https://doi.org/10.1038/ncb2554>
14. Sineshchekov V., Koppel L. Cryptochrome 1 in the dark affects

- phytochrome A in etiolated *Arabidopsis* seedlings shifting the balance between its native types, phyA' and phyA". *Protoplasma*. 2025;4:1-9. <https://doi.org/10.1007/s00709-024-01983-4>
15. Sharma A., Sharma B., Hayes S., et al. UVR8 disrupts stabilisation of PIF5 by COP1 to inhibit plant stem elongation in sunlight. *Nat. Commun.* 2019;10:4417. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12369-1>.
16. Achard P., Liao L., Jiang C., et al. DELLA Contribute to plant photomorphogenesis. *Plant Physiol.* 2007;143(3):1163-1172. <https://doi.org/10.1104/pp.106.092155>
17. Lochmanová G., Zdráhal Z., Konečná H., et al. Cytokinin-induced photomorphogenesis in dark-grown *Arabidopsis*: a proteomic analysis. *J. Exp. Bot.* 2008;59(13):3705-3719. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern219>
18. Cortleven A., Ehret S., Schmölling T., Johansson H. Ethylene-independent promotion of photomorphogenesis in the dark by cytokinin requires COP1 and the CDD complex. *J. Exp. Bot.* 2019;70(1):165-178. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery351>
19. Chin-Atkins A.N., Craig S., Hocart C.H., Dennis E.S., Chaudhury A.M. Increased endogenous cytokinin in the *Arabidopsis* ampl mutant corresponds with de-etiolation responses. *Planta*. 1996;198(4):549-556. <https://doi.org/10.1007/BF00262643>
20. Cortleven A., Ehret S., Schmölling T., Johansson H. Ethylene-independent promotion of photomorphogenesis in the dark by cytokinin requires COP1 and the CDD complex. *J. Exp. Bot.* 2019;70(1):165-178. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery351>
21. Ивлева Л.В., Головацкая И.Ф., Леонов В.П. Особенности развития органов растений фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) в условиях освещения и темноты. *Биометрика-2000*. [https://biometrika-tomsk.ru/biom-2000/iv\\_leo4.htm](https://biometrika-tomsk.ru/biom-2000/iv_leo4.htm)
22. Zádňíková P., Wabnik K., Abuzeineh A., et al. A model of differential growth-guided apical hook formation in plants. *Plant Cell*. 2016;28(10):2464-2477. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00569>
23. An F., Zhang X., Zhu Z., et al. Coordinated regulation of apical hook development by gibberellins and ethylene in etiolated *Arabidopsis* seedlings. *Cell Res*. 2012;22(5):915-927. <https://doi.org/10.1038/cr.2012.29>
24. Князева Т.В. Регуляторы роста растений в Краснодарском крае: монография. Краснодар: ЭДВИ; 2013. 128 с. ISBN 978-5-901957-94-3.
25. Щербаклова Л.А., Джавахия В.Г., Duan Y., Zhang J. Микробные белки – элиситоры устойчивости растений к фитопатогенам и их потенциал для экологически ориентированной защиты сельскохозяйственных культур. *Сельскохозяйственная биология*. 2023;58(5):789-820. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2023.5.789rus> <https://www.elibrary.ru/civilxb>
26. Keller H., Bonnet P., Galiana E., et al. Salicylic acid mediates elicitor-induced systemic acquired resistance, but not necrosis in tobacco. *MPMI*. 1996;9(8):696-703. <https://doi.org/10.1094/MPMI-9-0696>
27. Ferrari S., Savatin D.V., Sicilia F., et al. Oligogalacturonides: plant damage-associated molecular patterns and regulators of growth and development. *Front. Plant Sci.* 2013;4:49. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00049>
28. Gust A.A., Biswas R., Lenz H.D., et al. Bacteria-derived peptidoglycans constitute pathogen-associated molecular patterns triggering innate immunity in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 2007;282(44):32338-32348. <https://doi.org/10.1074/jbc.M704886200>
29. Васюкова Н.И., Озерецковская О.Л. Жасмонат-зависимая защитная сигнализация в тканях растений. *Физиология растений*. 2009;56(5):643-653. <https://www.elibrary.ru/kwicwf>
30. Войцеховская О.В. Фитохромы и другие (фото)рецепторы информации у растений. *Физиология растений*. 2019;66(3):163-177. <https://doi.org/10.1134/S0015330319030151> <https://www.elibrary.ru/zbqqqx>
31. Шевлягина О.Ф., Коробков В.В. Особенности роста этиолированных проростков в аспекте реализации донорно-акцепторных отношений. *Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология*. 2019;19(2):170-176. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-2-170-176> <https://www.elibrary.ru/vjgemx>
32. Кузнецов В.В., Бычков И.А., Кудрякова Н.В. Фитомелатонин как элемент гормональной системы растений. *Физиология растений*. 2024;71(4):377-397. <https://doi.org/10.31857/S0015330324040012> <https://www.elibrary.ru/mojikn>
33. Мосолов В.В., Валуева Т.А. Участие протеолитических ферментов во взаимодействии растений с фитопатогенными микроорганизмами. *Биохимия*. 2006;71(8):1034-1042. <https://www.elibrary.ru/opotcp>
34. Яруллина Л.Г., Ахатова А.Р., Касимова Р.И. Гидролитические ферменты и их белковые ингибиторы в регуляции взаимоотношений растений с патогенами (обзор). *Физиология растений*. 2016;63(2):205-217. <https://doi.org/10.7868/S0015330316020159> <https://www.elibrary.ru/vinzcf>
35. Кудрявцева Н.Н., Софьин А.В., Ревина Т.А., Гвоздева Е.Л., Иевлева Е.В., Валуева Т.А. Секретия протеолитических ферментов тремя фитопатогенными микроорганизмами. *Прикл. биохимия и микробиология*. 2013;49(5):513-521. <https://doi.org/10.7868/S0555109913050073> <https://www.elibrary.ru/qmgewj>
36. Valencia-Jimenez A., Arboleda V., Grossi de Sa M.F. Activity of  $\alpha$ -amylase inhibitors from *Phaseolus coccineus* on digestive  $\alpha$ -amylases of the coffee berry borer. *J. Agric. Food Chem.* 2008;56(7):2315-2320. <https://doi.org/10.1021/jf0732882>
37. Van den Brink J., de Vries R.P. Fungal enzyme sets for plant polysaccharide degradation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2011;91(6):1477-1492. <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3473-2>
38. Feng T., Nyffenegger C., Hojrup P., et al. Characterization of an extension-modifying metalloprotease: N-terminal processing and substrate cleavage pattern of *Pectobacterium carotovorum* Prt1. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2014;98(24):10077-10089. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-5771-y>
39. Manjurul Haque Md., Tsuyumu S. Virulence, resistance to magainin II, and expression of pectate lyase are controlled by the PhoP-PhoQ two-component regulatory system responding to pH and magnesium in *Erwinia chrysanthemi* 3937. *J. Gen. Plant Pathol.* 2005;71(1):47-50. <https://doi.org/10.1007/s10327-004-0158-z>
40. Ибрагимов Р.И., Яруллина Л.Г., Шпирная И.А., Умаров И.А., Цветков В.О., Максимов И.В. Биохимические факторы развития устойчивости растений к патогенам. *Соврем. наукоемкие технологии*. 2010;4:46-48. <https://www.elibrary.ru/lspuuz>
41. Gomes M.T.R., Oliva M.L., Lopes M.T.P., Salas C.E. Plant proteinases and inhibitors: an overview of biological function and pharmacological activity. *Curr. Protein Pept. Sci.* 2011;12(5):417-436. <https://doi.org/10.2174/138920311796391125>
42. Volpicella M., Leoni C., Costanza A., et al. Cystatins, serpins and other families of protease inhibitors in plants. *Curr. Protein Pept. Sci.* 2011;12(5):386-398. <https://doi.org/10.2174/138920311796391113>
43. Alfano J.R., Collmer A. Type III secretion system effector proteins: double agents in bacterial disease and plant defense. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2004;42:385-414. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.42.040103.110731>
44. Facincani A.P., Moreira L.M., Soares M.R., et al. Comparative proteomic analysis reveals that T3SS, Tfp, and xanthan gum are key factors in initial stages of *Citrus sinensis* infection by *Xanthomonas citri* subsp. *citri*. *Funct. Integr. Genomics*. 2014;14(1):205-217. <https://doi.org/10.1007/s10142-013-0346-z>
45. Gazil A., Sarris P.F., Fadoulglou V.E., et al. Phylogenetic analysis of a gene cluster encoding an additional, rhizobial-like type III secretion system that is narrowly distributed among *Pseudomonas syringae* strains. *BMC Microbiol.* 2012;12:188. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-12-188>
46. Abramovitch R., Martin G. Strategies used by bacterial pathogens to suppress plant defenses. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2004;7(4):356-364. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.05.002>



47. Qutob D., Huitema E., Gijzen M., Kamoun S. Variation in structure and activity among elicitors from *Phytophthora sojae*. *Mol. Plant Pathol.* 2003;4(2):119-124. <https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2003.00158.x>
48. Noman A., Aqeel M., Irshad M.K., et al. Elicitins as molecular weapons against pathogens: consolidated biotechnological strategy for enhancing plant growth. *Crit. Rev. Biotechnol.* 2020;40(6):821-832. <https://doi.org/10.1080/07388551.2020.1779174>
49. Cernadas R.A., Benedetti C.E. Role of auxin and gibberellin in citrus canker development and in the transcriptional control of cell-wall remodeling genes modulated by *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri*. *Plant Sci.* 2009;177(3):190-195. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.05.006>
50. McClerklin S.A., Lee S.G., Harper C.P., et al. Indole-3-acetaldehyde dehydrogenase-dependent auxin synthesis contributes to virulence of *Pseudomonas syringae* strain DC3000. *PLoS Pathog.* 2018;14(1):e1006811. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006811>
51. Чесноков Ю.В. Устойчивость растений к патогенам. *Сельскохозяйственная биология.* 2007;42(1):16-35. <https://www.elibrary.ru/hypgcf>
52. Игнатов А.Н. Распространение возбудителей опасных бактериозов растений в Российской Федерации. *Защита картофеля.* 2014;2:53-57. <https://www.elibrary.ru/tmmlff>
53. Osdaghi E. *Curtobacterium flaccumfaciens* pv. *flaccumfaciens* (bacterial wilt of dry beans). *CABI Compendium.* 2022. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.15333>
54. Игнатов А.Н., Лазарев А.М., Панычева Ю.С., Проворов Н.А., Чеботарь В.К. Бактериальные патогены картофеля рода *Dickeya*: мини-обзор по систематике и этиологии заболеваний. *Сельскохозяйственная биология.* 2018;53(1):123-131. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.1.123rus> <https://www.elibrary.ru/ytjoiq>
55. Доспехов Б.А. Методика опытного дела. М.: Колос; 1985.
25. Shcherbakova L.A., Dzhavakhiya V.G., Duan Y., Zhang J. Microbial proteins as elicitors of plant resistance to pathogens and their potential for eco-friendly crop protection in sustainable agriculture (review). *Agricultural biology.* 2023;58(5):789-820. (in Russ.) <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2023.5.789rus> <https://www.elibrary.ru/civlxb>
29. Vasyukova N.I., Ozeretskovskaya O.L. Jasmonate-dependent defense signaling in plant tissues. *Fiziologiya rastenij.* 2009;56(5):643-653. (in Russ.) <https://www.elibrary.ru/kwicwf>
30. Voitsekhevskaya O.V. Phytochromes and other (photo)receptors of information in plants. *Fiziologiya rastenij.* 2019;66(3):163-177. (in Russ.) <https://doi.org/10.1134/S0015330319030151> <https://www.elibrary.ru/zbqqqx>
31. Shevlyagina O.F., Korobko V.V. Some features of growth of etiolated plants in the aspect of implementation of donor-acceptor relations. *Izvestiya of Saratov university. New series. Series: chemistry. biology. ecology.* 2019;19(2):170-176. (in Russ.) <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-2-170-176> <https://www.elibrary.ru/vjgemx>
32. Kuznetsov V.V., Bychkov I.A., Kudryakova N.V. Phytomelatonin as an element of the plant hormonal system. *Fiziologiya rastenij.* 2024;71(4):377-397. (in Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0015330324040012> <https://www.elibrary.ru/mojikn>
33. Mosolov V.V., Valueva T.A. Involvement of proteolytic enzymes in plant interaction with phytopathogenic microorganisms. *Biokhimiya.* 2006;71(8):1034-1042. (in Russ.) <https://www.elibrary.ru/opotcp>
34. Yarullina L.G., Akhatova A.R., Kasimova R.I. Hydrolytic enzymes and their protein inhibitors in the regulation of plant-pathogen interactions (review). *Fiziologiya rastenij.* 2016;63(2):205-217. (in Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0015330316020159> <https://www.elibrary.ru/vinzcf>
35. Kudryavtseva N.N., Sof'in A.V., Revina T.A., Gvozdeva E.L., levleva E.V., Valueva T.A. Secretion of proteolytic enzymes by three phytopathogenic microorganisms. *Applied biochemistry and microbiology.* 2013;49(5):513-521. (in Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0555109913050073> <https://www.elibrary.ru/qmgewj>
40. Ibragimov R.I., Yarullina L.G., Shpirnaya I.A., Umarov I.A., Tsvetkov V.O., Maksimov I.V. Biochemical factors of plant resistance development to pathogens. *Sovremennye Naukoemkie Tekhnologii* 2010;4:46-48. (in Russ.) <https://www.elibrary.ru/lspuuz>
51. Chesnokov Yu.V. Plant resistance to pathogens. *Agricultural biology.* 2007;42(1):16-35. (in Russ.) <https://www.elibrary.ru/hypgcf>
52. Ignatov A.N. Distribution of dangerous bacterial plant disease pathogens in the Russian Federation. *Zashchita Kartofelya.* 2014;2:53-57. (in Russ.) <https://www.elibrary.ru/tmmlff>
54. Ignatov A.N., Lazarev A.M., Panycheva Yu.S., Provorov N.A., Chebotar' V.K. Potato phytopathogens of genus *Dickeya* – a mini review of systematics and etiology of diseases. *Agricultural biology.* 2018;53(1):123-131. (in Russ.) 2018;53(1):123-131. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.1.123rus> <https://www.elibrary.ru/ytjoiq>
55. Dospekhov B.A. Methodology of experimental work. Moscow: Kolos; 1985. (in Russ.)

## • References

1. Kefeli V.I. The effect of light on the growth and morphogenesis of higher plants. Moscow: Nauka; 1975. P. 209-227. (in Russ.)
3. Volotovskii I.D., Sukhaveyeva S.V., Kabachevskaya E.M. Biophysical mechanisms of intracellular signaling (transduction) in higher plants. *Proceedings of the National academy of sciences of Belarus. biological series.* 2023;68(1):75-88. (in Russ.) 2023;68(1):75-88. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-75-88> <https://www.elibrary.ru/qugepz>
12. Kuznetsova V.V., Doroshenko A.S., Kudryakova N.V., Danilova M.N. The role of phytohormones and light in the de-etiolation process. *Fiziologiya rastenij.* 2020;67(6):563-577. (in Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0015330320060093> <https://www.elibrary.ru/xnliq>
21. Ivleva L.V., Golovatskaya I.F., Leonov V.P. Features of the development of bean plant organs (*Phaseolus vulgaris* L.) in conditions of light and darkness. *Biometrika-2000.* Available from: [https://biometrika-tomsk.ru/biom-2000/iv\\_leo4.htm](https://biometrika-tomsk.ru/biom-2000/iv_leo4.htm) (in Russ.)
24. Knyazeva T.V. Plant growth regulators in the Krasnodar region: monograph. Krasnodar: EDVI; 2013. 128 p. ISBN 978-5-901957-94-3. (in Russ.)

## Об авторах:

**Елена Георгиевна Козарь** – кандидат с.-х. наук, ведущий научный сотрудник лаб. молекулярно-иммунологических исследований, <https://orcid.org/0000-0002-1319-5631>, SPIN-код: 1148-5177, автор для переписки, [kozar\\_eg@mail.ru](mailto:kozar_eg@mail.ru)  
**Ирина Александровна Енгальчева** – кандидат с.-х. наук, заведующая лабораторией молекулярно-иммунологических исследований, <https://orcid.org/0000-0003-4843-111X>, SPIN-код: 2084-2830, [engirina1980@mail.ru](mailto:engirina1980@mail.ru)

## About the Authors:

**Elena G. Kozar** – Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher of the Laboratory of Molecular Immunological Research, <https://orcid.org/0000-0002-1319-5631>, SPIN-code: 1148-5177, Corresponding Author, [kozar\\_eg@mail.ru](mailto:kozar_eg@mail.ru)  
**Irina A. Engalycheva** – Cand. Sci. (Agriculture), Head of the Laboratory of Molecular Immunological Research. <https://orcid.org/0000-0003-4843-111X>, SPIN-code: 2084-2830, [engirina1980@mail.ru](mailto:engirina1980@mail.ru)