

Оригинальные статьи / Original articles

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-6-133-140>
УДК 632.342:579.841.12

Ушаков А.А.,
Козарь Е.Г.,
Енгальчева И.А.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр овощеводства» 143072, Россия, Московская обл., Одинцовский р-н, п. ВНИИССОК, ул. Селекционная, д. 14
E-mail: usasa74@rambler.ru, kozar_eg@mail.ru, engirina1980@mail.ru

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Ушаков А.А., Козарь Е.Г., Енгальчева И.А. Влияние *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* на рост этиолированных и фотосинтезирующих проростков *Brassica oleracea*. *Овощи России*. 2019;(6):133-140. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-6-133-140>

Поступила в редакцию: 10.11.2019

Принята к печати: 21.11.019

Опубликована: 25.11.2019

Alexander A. Ushakov,
Elena G. Kozar,
Irina A. Engalycheva

Federal State Budgetary Scientific Institution
Federal Scientific Vegetable Center (FSBSI FSVC)
14, Selectionnaya str., VNISSOK, Odintsovo district,
Moscow region, Russia, 143072
E-mail: usasa74@rambler.ru, kozar_eg@mail.ru,
engirina1980@mail.ru

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest.

For citation: Ushakov A.A., Kozar E.G., Engalycheva I.A. Influence of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* on the growth of etiolated and photosynthetic seedlings of *Brassica oleracea*. *Vegetable crops of Russia*. 2019;(6):133-140. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-6-133-140>

Received: 10.11.2019

Accepted for publication: 21.11.2019

Accepted: 25.11.2019

Влияние *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* на рост этиолированных и фотосинтезирующих проростков *Brassica oleracea*



РЕЗЮМЕ

Актуальность. В последние годы большой интерес у физиологов вызывает изучение особенностей роста и развития проростков в условиях этиоляции. Этиолированные проростки, как модельный объект, интересен при изучении ответных реакций растительного организма на воздействие разнообразных биотических факторов среды. В связи с этим, всестороннее изучение особенностей влияния *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Хсс) на ростовые процессы на ранних стадиях развития растений капусты белокочанной в зависимости от расового состава возбудителя весьма актуально.

Материал и методика. Исследование проводили на базе лаборатории иммунитета и защиты растений ФГБНУ «Федерального научного центра овощеводства» (ФНЦО). Материалом исследований служили семена двух сортов капусты белокочанной с различной устойчивостью к сосудистому бактериозу и четыре расы *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Хсс1, Хсс3, Хсс4 и Хсс6). Стерильные семена каждого сорта раскладывали в чашки Петри. Заражение разными расами Хсс проводили путем внесения в каждую чашку Петри по 1 мл бактериальной суспензии двухсуточной культуры в концентрации 10^6 кл/мл. Половину чашек Петри помещали в термостат без освещения, другую – выставляли на свет при 16-часовом режиме освещения рассеянным светом. Величину и направленность биологических эффектов воздействия изучаемых факторов на биометрические параметры проростков оценивали по относительноному отклонению разницы между показателями опытных и контрольных вариантов.

Результаты. Установлена различная степень влияния устойчивости сорта и агрессивности расы патогена на рост отдельных частей проростка, причем реакция этиолированных и фотосинтезирующих проростков на заражение часто противоположна. У восприимчивого сорта Слава 1305 отмечено ускорение роста корешка и гипокотила в темноте (Хсс3, Хсс4 и Хсс1) и торможение этих процессов на свету (Хсс1, Хсс4 и Хсс6). У относительно устойчивого гибрида СБ-3 F₁ – более выраженную расоспецифичность влияния Хсс на рост корешка и стимуляцию роста гипокотила во всех вариантах, которая у этиолированных проростков при заражении расами Хсс6 и Хсс1 была в 2-8 раз ниже, чем у световых, а при заражении расами Хсс1 и Хсс4 эффект был сопоставим.

Ключевые слова: капуста белокочанная, сосудистый бактериоз, *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, этиолированные проростки, свет.

Influence of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* on the growth of etiolated and photosynthetic seedlings of *Brassica oleracea*

ABSTRACT

Relevance. In recent years, physiologists are very interested in studying the characteristics of the growth and development of seedlings under conditions of etiolation. Etiolated seedlings, as a model object, are interesting in studying the responses of a plant organism to the effects of various biotic environmental factors. In this regard, a comprehensive study of the characteristics of the influence of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Хсс) on growth processes in the early stages of development of white cabbage plants, depending on the racial composition of the pathogen, is very important.

Material and method. The study was carried out on the basis of the immunity and plant protection laboratory of the Federal State Budgetary Scientific Institution of the Federal Scientific Vegetable Center (FSVC). The material of research were seeds of two varieties of white cabbage with different resistance to vascular bacteriosis and four races of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Хсс1, Хсс3, Хсс4 и Хсс6). Sterile seeds of each variety were laid out in Petri cups. Infection with different races of Хсс was carried out by introducing into each Petri cup 1 ml of a bacterial suspension of a two-day culture at a concentration of 106 cells/ml. Half of the Petri cups were placed in a thermostat without illumination, the other was exposed to light under a 16-hour regime of illumination with diffused light. The magnitude and orientation of biological effects of studied factors on biometric parameters of seedlings were evaluated by the relative deviation of the difference between parameters of the experimental and control variants.

Results. A different degree of influence of the resistance of the variety and the aggressiveness of the pathogen race on the growth of individual parts of the seedling has been established, and the response of etiolated and photosynthetic seedlings to infection is often the opposite. In the susceptible cultivar Slava 1305, acceleration of root and hypocotyl growth in the dark (Хсс3, Хсс4 and Хсс1) and inhibition of these processes in the light (Хсс1, Хсс4 and Хсс6) were noted. Relatively stable SB-3 F₁ hybrid has more pronounced raspecificity of the effect of Хсс on root growth and stimulation of hypocotyl growth in all variants, which was 2-8 times lower in etiolated seedlings when infected with Хсс6 and Хсс1 races than in light ones, and when infected by the races Хсс1 and Хсс4, the effect was comparable.

Keywords: white cabbage, vascular bacteriosis, *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, etiolated seedlings, light.

Введение

Растения и в природных условиях, и в агробиоценозах постоянно подвергаются воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды. И если кратковременные изменения этих факторов не приводят к существенным нарушениям физиологических функций, то результатом резких или длительных воздействий может быть или нарушение физиологических процессов, поддерживающих устойчивое состояние организма, или гибель растения [1].

Исключительно важную роль в жизни растений играет свет. Интенсивность, качество света, продолжительность светового периода служат внешними сигналами, приводящими к изменениям в структуре и функциональной активности фотосинтетического аппарата, росте и развитии растений. Но регуляторная роль света проявляется не только в контроле роста и развития, а также и в защитных реакциях растений в ответ на проникновение патогенных микроорганизмов, так как развитие патогенеза – это результат взаимодействия триединой системы: «растение-хозяин – патоген – окружающая среда» [2,3]. В ряде исследований показано, что его взаимодействие с фоторецепторами оказывает сильное влияние на восприимчивость растений и проявление симптомов. Например, в зависимости от уровня сигнала «возмущения» при сборе света и интенсивности фотосинтеза наблюдали сдерживание или распространение тканевого хлороза или некроза листьев как при резистентных, так и при восприимчивых взаимодействиях «растение – патоген» [4,5,6]. На свету в листьях устойчивого сорта риса при искусственной инокуляции *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* инициировалась реакция сверхчувствительности, накопление пероксидазных и лигниноподобных соединений. При его отсутствии в течение восьми часов после заражения развивались типичные симптомы бактериоза, характерные для совместимого ответа [7].

Баланс эндогенных фитогормонов, уровень которых контролируется светом, также опосредованно может влиять на скорость ростовых процессов и патологических изменений в инфицированном растении [2,8,9,10]. При этом эффекты действия света и гормонов могут перекрываться – фитогормоны могут инициировать реакции, запускаемые светом, и наоборот [11,12]. В модельной патосистеме «контрастные по устойчивости растения томата – ВТМ» показана роль спектрального состава в формировании индуцированной светом устойчивости за счет изменения уровня эндогенных фитогормонов (цитокининов и абсцизовой кислоты), которые являются участниками сигнальных систем растений, что отражается в изменении ростовых реакций и титра вируса в пораженных тканях [13].

Одним из критических периодов жизни растения, когда оно особенно подвержено влиянию негативных факторов окружающей среды, является стадия проростка или сеянца. В условиях действия того или иного стресса у проростков происходят различные изменения во взаимодействии внутриклеточных сигнальных систем, приводящие к формированию определенного метаболического ответа клетки и всего организма в целом.

К настоящему времени в исследованиях используются различные лабораторные методы определения устойчивости растений к различным стрессовым факторам, в основе которых лежит учет всхожести семян при неблагоприятных воздействиях, скорость роста первичного корня, время наступления плазмолиза, активность ферментов и др. В последние годы большой интерес у физиологов вызывает изучение особенностей роста и развития проростков в условиях этиоляции [14,15,16,17]. По мнению ряда авторов, этиолированное растение – это структурно-функциональная модельная единица, способная реализовать возможную модель развития различных физиологических ответных реакций на различные стрессовые факторы [18].

Этиоляция в природе часто целесообразна. Прорастание семян в почве происходит в отсутствие света, поэтому считается, что способность к усилению роста путем вытягивания, выработанная в процессе эволюции, позволяет проростку пробиваться через слой почвы, особенно в неблагоприятных условиях, а при недостатке света обеспечивает его конкурентоспособность в агроценозе [19,1,20]. Этиолированные проростки, как модельный объект, интересен и при изучении ответных реакций растительного организма (ростовых, физиологических, биохимических) на воздействие разнообразных биотических факторов среды. Так, экспериментально установлено, что в этиолированных проростках пшеницы и ячменя, инфицированных возбудителем, содержание хлорофилла и интенсивность фотосинтеза при их переносе на свет существенно ниже, чем в контрольных «здоровых» проростках. При этом показано, что величина этих различий связана с устойчивостью сорта к патогену [21]. Тем не менее, многие вопросы о влиянии света на процесс патогенеза и проявление устойчивости еще остаются открытыми, поскольку и растения, и возбудители обладают способностью к адаптации в меняющихся условиях внешней среды, в пределах, обусловленных их генотипами.

Селекция капусты белокочанной на устойчивость к сосудистому бактериозу, возбудитель – *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*

(Хсс), затруднена в связи с наличием у патогена физиологических рас, против каждой из которых существует свой ген устойчивости. Известны девять рас патогена, из них расы Хсс1, Хсс3 и Хсс4 были наиболее распространены на территории России до 2012 года. В настоящее время зафиксировано изменение расового состава возбудителя, при этом возросла доля более вирулентных для белокочанной капусты рас Хсс5 и Хсс6 [22,23,24]. Одним из основных источников заражения сосудистым бактериозом, помимо растительных остатков, являются зараженные семена. В связи с этим, всестороннее изучение особенностей влияния *X. campestris* pv. *campestris* на ростовые процессы у самых ранних стадиях развития растений в зависимости от расового состава возбудителя и поиск новых источников устойчивости как к отдельным расам сосудистого бактериоза, так и их комплексу остается до сих пор актуальной задачей для фитопатологов и селекционеров.

Цель исследования: изучить особенности реакции проростков образцов капусты белокочанной с разной устойчивостью к сосудистому бактериозу на воздействие абиотических и биотических стрессовых факторов (темнота и заражение Хсс).

Материалы и методы

Исследование проводили на базе лаборатории иммунитета и защиты растений ФГБНУ «Федерального научного центра овощеводства» (ФНЦО).

Материал исследований: семена коммерческих партий двух сортов капусты белокочанной с различной устойчивостью к сосудистому бактериозу – Слава 1305 (восприимчивый) и СБ-3 F1 (относительно устойчивый); различные по агрессивности расы *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Хсс1, Хсс3, Хсс4 и Хсс6) из рабочей коллекции ООО ИЦ «ФитоИнженерия», любезно предоставленные д.б.н. А.Н. Игнатовым. Изоляты культивировали на LB среде.

Методика опыта. Стерилизацию семян проводили 1% раствором гипохлорита натрия в течение 5 минут, с последующим трехкратным промыванием стерильной водой и подсушиванием в течение 30 минут. В первом рекогносцировочном опыте обработанные семена каждого сорта раскладывали в чашки Петри по 25 штук на увлажненную водой фильтровальную бумагу (повторность трехкратная). В следующей серии экспериментов (опыты 2 и 3) обработанные семена предварительно проращивали в кюветах с увлажненной стерильной фильтровальной бумагой (по 500 штук) в термостате при 20°С в течение 3-4 суток. Затем из общей партии отбирали наклонувшиеся семена с душной корешка 1-2 мм без признаков поражения и раскладывали по 10 штук на одну повторность каждого варианта опыта в стерильные чашки Петри с увлажненной стерильной фильтровальной бумагой.

Заражение различными расами Хсс проводили путем внесения в каждую чашку Петри по 1 мл бактериальной суспензии двухсуточной культуры в концентрации 10⁶ кл/мл. Половину чашек Петри помещали в термостат без освещения (темнота), другую – выставляли на свет при 16-часовом режиме освещения рассеянным светом (свет). Общая схема исследований представлена на рисунке 1.

При появлении семязольных листочков чашки Петри открывали и помещали в высокие пластиковые контейнеры с крышкой, что обеспечивало оптимальные условия, особенно для развития этиолированных (темновых) проростков (рис.2). В ходе работы соблюдали относительно стерильные условия, что позволяет избежать внешнего микробного заражения и проявления возможного антагонизма в отношении изучаемых бактериальных изолятов [14].

Наблюдения за развитием проростков после заражения проводили в динамике в течение двух недель, измеряя их биометрические параметры и учитывая число зараженных проростков путем визуального осмотра под бинокулярной лупой марки MICROS MC900. Величину и направленность биологических эффектов воздействия (депрессия/стимуляция) изучаемых факторов на разные параметры проростков в каждой серии опытов оценивали по отношению отклонению разницы между показателями опытных (О) и соответствующих контрольных (К) вариантов по общепринятой формуле БЭ=(О-К)/К*100%. Обработка экспериментальных данных проводили с помощью программы MS EXCEL 2010 с использованием общепринятых методов математического и дисперсионного анализов [25,26].

Результаты и обсуждение

Исследования по влиянию различных стресс-факторов на прорастание семян и рост проростков ведутся широко и во многих направлениях. Хорошо известно, что этиолированные проростки, выросшие в темноте, характеризуются рядом анатомических и морфологических особенностей, имеют желтоватый оттенок. Они всегда длиннее световых за счет ускорения роста клеток растяжением, которое в темноте идет очень интенсивно, тогда как накопление биомассы путем деления практически не происходит. В клетках этиолированных проростков образуется много гормонов ауксинов, но вытягивание стебля в отсутствие света может быть и следствием

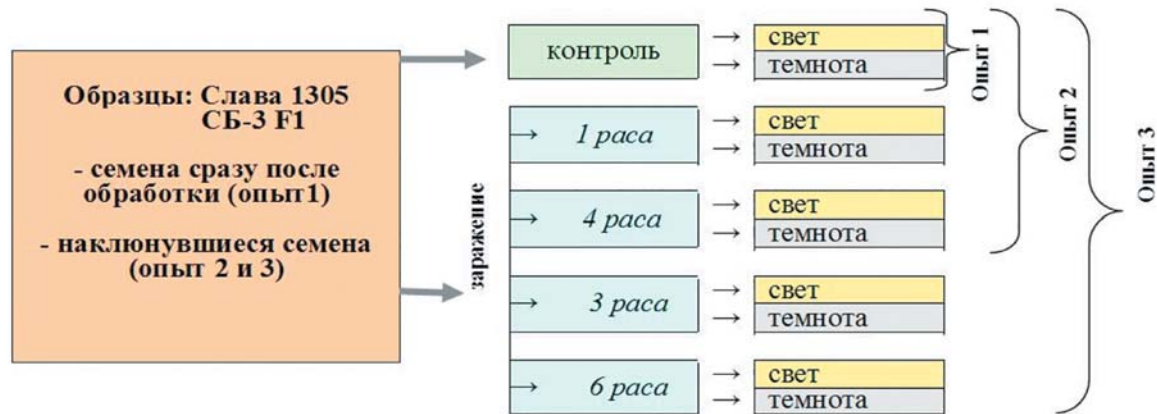


Рис. 1. Общая схема проведения исследований в трех сериях опытов: первый опыт включал четыре варианта; второй опыт – 12 вариантов в трехкратной повторности, третий опыт – 20 вариантов в четырехкратной повторности
Fig. 1. The general scheme of research in three series of experiments: the first experiment included four options; the second experiment – 12 options in triplicate, the third experience – 20 options in four repetition

отсутствия ингибиторов роста. Нарушение соотношения ауксинов и ингибиторов и вызывает несбалансированный рост отдельных органов проростка, при этом у разных культур чувствительность к отсутствию света может существенно отличаться даже между сортами [27,28,12,10,29].

Анализ динамики прорастания (всхожесть) и изменения линейных параметров проростков (длина корешка и гипокотилия) в целом выявил схожую реакцию изучаемых образцов капусты белокочанной на отсутствие света, хотя отмечалась и определенная сортовая специфика (рис. 3 и 4). Так, у сорта Слава 1305 в течение первых десяти суток скорость роста зародышевого корешка на свету и в темноте была сопоставима, а на 14 сутки отмечена депрессия его развития в темноте. При этом у сорта Слава 1305 прослеживалось более выраженное ингибирование процесса прорастания семян в темноте.

У гибрида СБ-3 достоверное отличие по длине корешка этиолированных и фотосинтезирующих проростков отмечалась только на седьмые сутки проращивания, тогда как в дальнейшем при определенной депрессии, эта разница была в пределах ошибки опыта. Существенное удлинение гипокотилия в темноте регистрировали уже на седьмые сутки проращивания обоих образцов и на 14 сутки гипокотиль этиолированных проростков был почти в два раза длиннее относительно световых (рис.3, 4).

Следует отметить, что по данным рекогносцировочного опыта 1, в используемых в работе коммерческих партиях была выявлена достаточно высокая разнокачественность семян. Они различались по способности и времени прорастания, скорости роста проростков, часть из них при визуальном осмотре имели различные симптомы поражения, что свидетельствует о внутреннем инфицировании. Доля таких семян в сорте Слава 1305 в зависимости от повторности составляла от 20% до 40% при проращивании на свету и от 35% до 50% в темноте; у гибрида СБ-3 F₁ в среднем 5% и 40%, соответственно.

В связи с этим, для изучения ростовых процессов под воздействием изучаемых факторов (свет/темнота, расы Хсс) в дальнейшей работе использовали только внешне здоровые наклюнувшиеся семена, предварительно проращивая их в стерильных условиях (опыты 2 и 3). Предпочтительность использования в подобных лабораторных исследованиях уже проросших семян и условий относительно стерильности отмечают и другие авторы, поскольку это существенно снижает экспериментальные погрешности, позволяет сократить объем анализируемой выборки, максимально снизить вероятность присутствия в ней уже инфицированных семян и т.д. [14,20].

Установлено, что реакция проростков на внесение в чашки Петри бактериальной суспензии *X. campestris* pv. *campestris* существенно различается в зависимости от условий освещения и устойчивости образцов. Как и в предыдущем опыте, наиболее значимые различия были отмечены на 14 сутки проращивания (табл. 1).

Под влиянием Хсс у восприимчивого сорта Слава 1305 на свету отмечено значительное ингибирование роста корешка, а в темноте – наоборот, стимулирование его развития. У проростков устойчивого гибрида СБ-3, хотя и были отмечены определенные отклонения по данному параметру от контроля в ту или иную сторону, но они были в пределах ошибки опыта.

По длине гипокотилия отмечена иная реакция на заражение бактериальной суспензией относительно соответствующих контрольных вариантов, при этом проявляются не только межсортовые отличия, но и расоспецифичность действия изолятов Хсс. У сорта Слава 1305 наблюдали ингибирование роста гипокотилия на свету, более

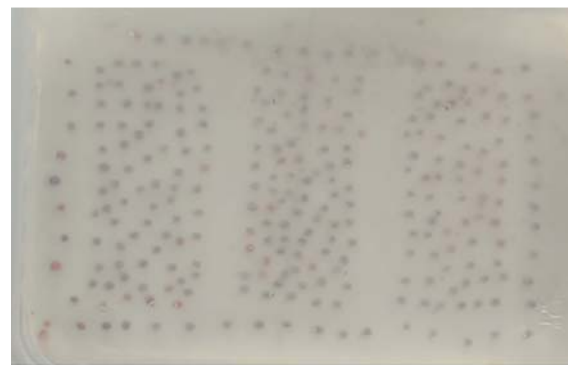


Рис.2. Проращивание семян в чашках Петри и размещение чашек Петри с проросшими семенами в контейнеры
Fig. 2. Germination of seeds in Petri dishes and placement of Petri dishes with sprouted seeds in containers

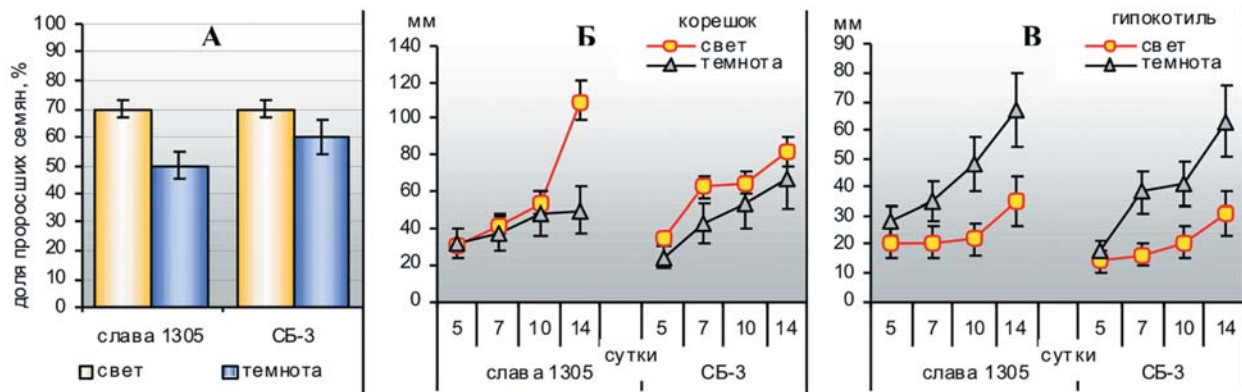


Рис.3. Доля наклюнувшихся семян на 10 сутки прорастания на свету и в темноте (А) и динамика роста корешка (Б) и гипокотили (В) фотосинтезирующих и этиолированных проростков образцов капусты белокочанной (опыт 1)
Fig. 3. The percentage of seeds that were stuck on the 10th day of germination in the light and in the dark (A) and the growth dynamics of the root (B) and hypocotyl (B) of photosynthetic and etiolated seedlings of white cabbage samples (experiment 1)

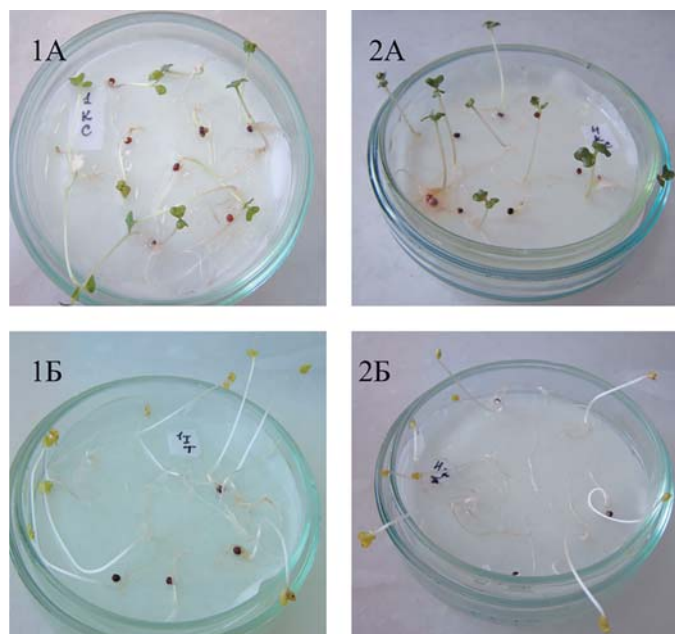


Рис. 4. Двухнедельные проростки капусты белокочанной сорта Слава 1305 (1) и гибрида СБ-3 (2): на свету (А) и в темноте (Б)
Fig. 4. Two-week-old seedlings of white cabbage Slava 1305 (1) and BS-3 hybrid (2): on the light (A) and in the dark (B)

выраженное в варианте с Хсс4, и стимулирование его удлинения у этиолированных проростков, особенно в варианте с Хсс1. У гибрида СБ-3 независимо от освещения отмечен ускоренный рост гипокотили на фоне заражения Хсс4 (более существенно в темноте), тогда как на фоне заражения Хсс1 – только у фотосинтезирующих проростков.

Сортовую специфику эффектов действия *X.campestris* pv. *campestris* на рост отдельных частей проростков при разных условиях выращивания (свет/темнота) более четко характеризуют относительные показатели БЭ% анализируемых признаков. Как видно на рисунке 5, восприимчивый сорт характеризуется резкой сменой их направленности при изменении условий выращивания – депрессия ростовых процессов на свету и стимуляция удлинения всех частей этиолированных проростков в темноте.

У относительно устойчивого к сосудистому бактериозу гибрида СБ-3 внесение бактериальной суспензии возбудителя вызвало более интенсивный рост гипокотили при проращивании семян на свету, при этом рост зародышевого корешка ингибировался незначительно. Эффекты реакции этиолированных проростков этого образца на присутствие в среде бактерий отличались и зависели от расы возбудителя. В варианте с внесением Хсс1 отмечали слабое ингибирование процессов растяжения корешка и гипокотили, а в варианте с внесением Хсс4 – их стимулирование.

Для подтверждения выявленных эффектов сорто- и расоспецифичного действия *X.campestris* pv. *campestris* на развитие проростков капусты белокочанной был заложен третий опыт с более широким набором рас патогена. В результате были выявлены схожие тенденции смены направленности эффектов, хотя величины БЭ% несколько отличались от предыдущего опыта (рис. 6), что может быть связано как с разнокачественностью исходных семян,

Таблица 1. Влияние *X.campestris* pv. *campestris* на линейные размеры и пораженность проростков образцов капусты белокочанной при выращивании на свету и в темноте
Table 1. Effect of *X.campestris* pv. *campestris* on linear sizes and affection of seedlings of specimens of white cabbage when grown on the light and in the dark

Образец	Вариант, раса <i>X.campestris</i> pv. <i>campestris</i>	Длина частей проростка, мм (опыт 2)								Доля проростков с симптомами поражения, %			
		корешок				гипокотиль				свет		темнота	
		свет		темнота		свет		темнота		свет		темнота	
		ср	откл. от К	ср	откл. от К	ср	откл. от К	ср	откл. от К	ср	откл. от К	ср	откл. от К
Слава 1305	Контроль	13,1	-	3,1	-	2,1	-	3,5	-	12	-	25	-
	Хсс1	3,9	-9,2	8,6	5,5	2,0	-0,1	5,4	1,9	48	36	47	22
	Хсс4	6,8	-6,3	7,4	4,3	1,6	-0,5	3,8	0,3	55	43	64	39
СБ-3	Контроль	6,7	-	4,3	-	1,4	-	4,3	-	5	-	20	-
	Хсс1	5,4	-1,3	3,0	-1,3	2,9	1,5	3,8	-0,5	32	27	31	11
	Хсс4	4,9	-1,8	4,7	0,4	1,8	0,4	6,7	2,4	57	52	55	35
НСР _{0,5}		1,8		1,9		0,3		1,2		13	13		7

так и с действием других неучтенных факторов. Так, по величине депрессии роста корешка относительно незараженного контроля у световых проростков сорта Слава 1305 расы Хсс расположились в следующем порядке: Хсс3<Хсс1<Хсс6<Хсс4 (БЭ от -25% до -54%). Стимулирующий эффект у трех рас Хсс3, Хсс4 и Хсс1 в опыте с этиолированными проростками был на одном уровне (БЭ= +105...+110%), кроме варианта с Хсс6, где БЭ оказалась ниже и составила 82% относительно темногового контроля.

В отношении действия на рост гипокотиль проростков сорта Слава 1305 также выделяются варианты с Хсс6, в которых отмечен наиболее высокий стимулирующий эффект как в темноте, так и на свету – длина гипокотиль превысила контроль на 58% и 10% соответственно. В вариантах с Хсс3 и Хсс4 наблюдалось незначительное ингибирование роста гипокотиль на свету (БЭ = -10...-13%), а в темноте – стимулирование его растяжения в вариантах с Хсс1 и Хсс3 (БЭ = +25...+31%).

У гибрида СБ-3 по депрессии роста корешка световых проростков три расы расположились аналогичным с сортом Слава 1305 образом (Хсс3<Хсс1<Хсс4), но ее абсолютная величина была существенно ниже (БЭ= -16%...-25%). В варианте с Хсс6 на свету отмечен слабый стимулирующий эффект (БЭ= +12%). На рост гипокотиль световых проростков гибрида все расы оказали положительный эффект, по величине которого их можно расположить в следующем порядке: Хсс3< Хсс4 < Хсс6< Хсс1 (БЭ от +28% до +57%).

Реакция корешка этиолированных проростков гибрида СБ-3 на внесение *X.campestris* pv. *campestris* имела более выраженную расоспецифичность, чем у сорта Слава 1305. У рас Хсс6 и Хсс1 – это слабая и средняя степень ингибирования (БЭ= -8% и -30% соответственно), у Хсс3 и Хсс4 – слабое стимулирование роста корешка (БЭ= +10% и +13% соответственно). При этом интересно, что в пределах этих выделенных пар отмечены существенные отличия по реакции роста гипокотиль, а именно в паре Хсс6 и Хсс1 – эффект стимуляции у этиолированных проростков был в два и восемь раз ниже, чем у световых, тогда как в паре Хсс3 и Хсс4 – величина отмеченных положительных эффектов была сопоставима и в среднем БЭ составила +26% и +35% соответственно.

Сводный анализ всей совокупности полученных в ходе исследования данных по эффектам действия патогена на ростовые процессы проростков капусты белокачанной в зависимости от условий освещения представлен в таблице 2 в виде условных обозначений направления и достоверности отклонений от контроля без заражения.

Симптомы поражения световых и темновых проростков *X.campestris* pv. *campestris* внешне схожи и в основном были типичны для данного возбудителя [30], но различались по степени выраженности (рис. 7). На семядольных листочках – от маслянистых точек, отличимых от здоровой ткани растения в проходящем свете или четко выраженных некротических зон по краю листа, до полного загнивания верхушки проростка. На гипокотиле – от появления мелких маслянистых пятен в виде штрихов до полного его потемнения, которое чаще отмечали у этиолированных проростков. Проявление карликовости с четкими симптомами системного поражения всех органов проростка и появление бактериального экссудата на пораженных участках, которое преимущественно регистрировали у световых проростков. Число проростков с симптомами поражения в каждом варианте опыта по повторностям варьировало от 40 до 100% (V>42%), в связи с чем, достоверность различий между вариантами опыта статистически не подтвердилась.

Однако было отмечено, что полную гибель части проростков у обоих сортов чаще наблюдали в вариантах с внесением расы Хсс4, которая считается более агрессивной, чем Хсс1, что подтверждают и данные опыта 2 (табл.1). Известная высокая вирулентность Хсс6 к растениям с генами устойчивости Brassica oleracea косвенно может означать эффект стимуляции роста гипокотиль у зараженных проростков обоих образцов на свету. Так, А.Н. Игнатовым [31] ранее было показано, что усиление роста стебля капустных культур на стадии рассады при заражении вирулентными расами характерно восприимчивым растениям, а замедление роста стебля свойственно растениям, проявляющим устойчивость к системному распространению патогена при несовместимой комбинации. С другой стороны он выявил наличие отрицательной корреляции между скоростью суточного роста листьев и развитием симптомов ($r=-0,83$), но наиболее адекватным параметром измерения устойчивости растений, по его мнению,

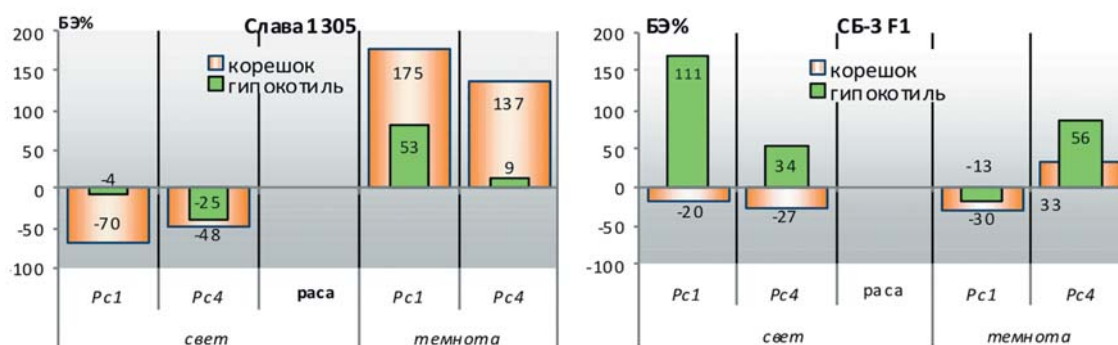


Рис 5. Эффекты действия *X.campestris* pv. *campestris* (расы Хсс1 и Хсс4) относительно контролей без заражения (БЭ%) на рост отдельных частей фотосинтезирующих (свет) и этиолированных (темнота) проростков капусты белокачанной у образцов с разной устойчивостью к сосудистому бактериозу (опыт2)

Figure 5. Effects of *X.campestris* pv. *campestris* (races Xcc1 and Xcc4) relative to the control without infection (BA%) for the growth of individual parts of photosynthetic (light) and etiolated (dark) white cabbage seedlings in samples with different resistance to vascular bacteriosis (experiment 2)

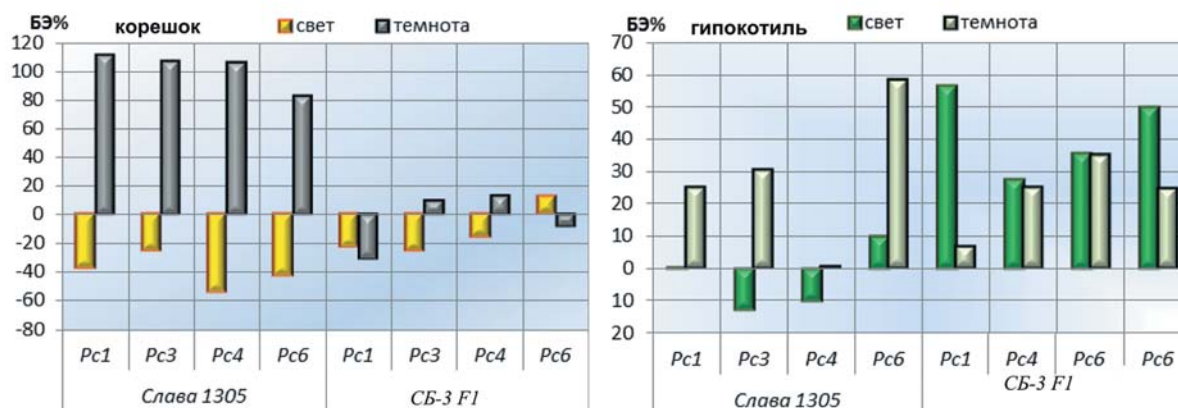


Рис 6. Эффекты действия различных рас *X.campestris* pv. *campestris* (БЭ%) на рост отдельных частей фотосинтезирующих (свет) и этиолированных (темнота) проростков капусты белокачанной у образцов с разной устойчивостью к сосудистому бактериозу (опыт 3)

Fig 6. Effects of action of various races of *X.campestris* pv. *campestris* (BA%) for the growth of individual parts of photosynthetic (light) and etiolated (darkness) white cabbage seedlings in samples with different resistance to vascular bacteriosis (experiment 3)

Таблица 2. Общая направленность эффектов действия рас *X. campestris* pv. *campestris* на ростовые процессы проростков при выращивании на свету (С) и в темноте (Т) у образцов капусты белокочанной с разной устойчивостью к сосудистому бактериозу
Table 2. General orientation of the effects of the effects of races *X. campestris* pv. *campestris* on the growth processes of seedlings when grown in the light (L) and in the dark (D) in samples of white cabbage with different resistance to vascular bacteriosis

Признак	Образец	Расы <i>X. campestris</i> pv. <i>campestris</i>							
		Хсс1		Хсс4		Хсс3		Хсс6	
		С	Т	С	Т	С	Т	С	Т
Длина корня	Слава 1305	---	++	---	++	-	++	---	++
	СБ-3	-	-/+	-	+	-	+	-/+	-
Длина гипокотил я	Слава 1305	-	++	-	+	-	++	+	++
	СБ-3	+	-/+	++	++	++	+	++	+

Условные обозначения:

- ингибирование на статистически достоверном уровне (БЭ < -25%);
- ++ стимулирование на статистически достоверном уровне (БЭ > +25%);
- незначительное ингибирование;
- + незначительное стимулирование;
- +/- эффекты нестабильны

является оценка системного распространения болезни [31]. Поэтому в дальнейшем, для более полного объяснения полученных результатов и понимания особенностей характера взаимодействия изученных рас патогена и испытываемых растений будет проведен сравнительный анализ расово-специфической реакции фотосинтезирующих и этиолированных проростков с данными, полученными стандартными методами заражения зеленых вегетирующих растений на разных стадиях развития.

Закключение

Известно, что разные органы растения растут с разной скоростью и под влиянием различных сочетаний внешних факторов параметры роста могут изменяться прямо противоположным образом [32, 1], что и было отмечено в наших исследованиях на примере капусты белокочанной. Реакция проростков на заражение возбудителем сосудистого бактериоза прямо противоположна у фотосинтезирующих и этиолированных проростков, что наиболее четко проявляется у восприимчивого сорта. Ускорение роста корешка и гипокотил проростков, подвергшихся двойному стрессу (отсутствие света и заражение Хсс), как и торможение этих процессов, на свету, исходя из литературных данных, можно связать с целым рядом причин.

Патогены в процессе инфицирования вырабатывают в большом количестве разнообразные биологически активные соединения. Ряд из них, являясь детерминантой патогенности и вирулентности, используются патогеном для атаки (токсины, гидролитические ферменты, ингибиторы и пр.). С другой стороны, некоторые из них могут оказывать влияние на гормональный статус, ингибировать и стимулировать процессы роста или деления клеток растения-хозяина, вызывая в ходе патогенеза различные отклонения в его развитии. В свою очередь, растения, распознавая эти сигнальные соединения, в ответ активизируют свои защитные механизмы, стремясь заблокировать развитие патогена и сбалансировать нарушенный обмен веществ [13,33]. В зависимости от ситуации индуктором ответных реакций растений могут служить соединения, исходно продуцируемые патогеном в ходе жизнедеятельности или активно секретируемое им при взаимодействии с системой защиты хозяина. Индукторами изменения ростовых процессов также могут выступать вещества, образуемые клетками самого растения в ответ на действие патогена. При этом различные типы элиситоров могут вырабатываться при одном и том же взаимодействии [34,35,36].

Так, во многих работах выявлена способность фитопатогенных бактерий, в частности родов *Xanthomonas* и *Pseudomonas*, продуцировать в жидких средах различные соединения индола, включая растительный гормон индол-3-уксусную кислоту (ИУК) и N-ацетилтриптофана, который был обнаружен только в филтрате культур ксантомонад. Причем количество ауксина, продуцируемого штаммами *Xanthomonas*, было ниже по сравнению с другими видами бактерий, но существенно увеличивалось при добавлении экстрактов листьев растений-хозяев [37,38]. Установлено, что патогены могут использовать несколько стратегий для манипулирования физиологией растения для стимулирования патогенеза, включая синтез собственных гормонов и продукцию факторов вирулентности, которые изменяют реакции фитогормонов у растения-хозяина. Например, у *Arabidopsis thaliana* ИУК микробного происхождения может выступать как рецепционная сигнальная молекула при взаимодействии с растением и являться фактором вирулентности патогена, который способствует



Рис 7. Симптомы поражения проростков капусты белокочанной *X. campestris* pv. *campestris* на свету (А) и в темноте (Б). На верхних фото – контрольные проростки.
Fig. 7. Symptoms of defeat of seedlings of white cabbage *X. campestris* pv. *campestris* in the light (A) and in the dark (B). Control seedlings – on the upper photo

развитию болезни путем подавления защитных реакций. Поэтому экзогенное применение ауксина, продуцируемого патогеном, повышает восприимчивость растения [39,40,41,42]. В ответ на инфекцию изменяются также уровни других гормонов, регулирующих синтез защитных белков. Например, салициловая кислота играет важную роль в активации генов, защитного ответа путем ингибирования распространения PVY (Potato virus Y) в тканях паренхимы у картофеля и повышенному накоплению у *Withania somnifera* вторичных метаболитов витанолидов, обладающих противоопухолевым и бактериостатическим действием [43,44]. Показано, что *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri* (Xac) усиливает транскрипцию генов сладкого апельсина (*Citrus sinensis*), участвующих в синтезе, мобилизации и передаче сигналов гиббереллина, модулируют экспрессию гидролитических ферментов клеточной стенки и белков, связанных с клеточным делением и растяжением. Причем ингибитор синтеза гиббереллина, как и ингибитор транспорта ауксина, значительно снижает ауксин-индуцированную транскрипцию и проявление симптомов поражения раком [45].

Знание сигнальных путей гормональной регуляции у растений, по мнению ряда исследователей, дает возможность использовать патоген-чувствительные промотеры для индукции гормон-зависимого

иммунного ответа и снижения вирулентности некоторых фитопатогенов [46,47].

Таким образом, фитопатогены, вызывая нарушение уровня гормонального баланса у растения, перестраивают работу транскриптома хозяина в выгодном для себя направлении. С другой стороны, ход процессов патогенеза тесно связан с условиями, в которых протекает взаимодействие партнеров патосистемы. Для поддержания необходимого баланса эндогенных фитогормонов для правильного развития, как и формирования и функционирования индуцированных механизмов устойчивости к патогену, растению нужна солнечная энергия. Эти процессы тесно связаны с процессами фотосинтеза. Световая среда, влияя на скорость фотосинтеза, влияет и на прогрессирование болезни у зараженных растений. Нарушение фотосинтеза и, соответственно углеводного обмена, может привести к индукции экспрессии генов защиты растений, а также к изменению соотношения гормонов при инфицировании патогенами. При этом, как уже отмечалось выше, эффекты действия света и гормонов на фоне влияния других различных стрессовых факторов могут перекрываться [11,12,48].

В клетках этиолированного проростка содержится много фитогормонов, особенно ауксинов, синтез которых в присутствии бактерий

● Литература

1. Федулов Ю.П., Котляров В.В., Доценко К.А. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. Издательство Краснодар: Куб ГАУ. 2015.
2. Кефели В.И. Действие света на рост и морфогенез высших растений. Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. Издательство М.: Наука. 1975:209-227.
3. Шатило В.И., Бочарникова Н.И., Музыкантов В.П., Балашова Н.Н. Патосистема: «хлорофильные мутанты томата-ВТМ» как модель для изучения механизмов толерантности к вирусам. С.-х. биология. 1997;3:116-124.
4. Pennazio S., Roggero P. Endogenous changes in cytokinin activity in systemically virus-infected plants. *Microbiologica*. 1998; 21:419-426.
5. Jameson P.E., Cytokinins and auxins in plant-pathogen interactions. An overview. *Plant Growth Regulation*. 2002;32:369-380.
6. Berger S., Papadopoulos M., Schreiber U., Kaiser W. & Roitsch T. Complex regulation of gene expression, photosynthesis and sugar levels by pathogen infection in tomato. *Physiologia Plantarum*. 2004; 122:419-428.
7. Guo, A., Reimers, P.J., and Leach, J.E. Effect of light on incompatible interactions between *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and rice. *Physiol. Mol. Plant Pathol*. 1993;42:413-425.
8. Карначук Р.А., Головацкая И.Ф. Гормональный статус, рост и фотосинтез растений, выращенных на свету разного спектрального состава. *Физиол. раст.* 1998;45(6):925-934.
9. Jenkins G.I., Christie J.M., Fuglevand G., Long J.C., Jackson J.A. Plant responses to UV and blue light: biochemical and genetic approaches. *Plant Science*. 1995;112:117-138.
10. Ahmad M. Seeing the world in red and blue: insight into plant vision and photoreceptors. *Current Opinion in Plant Biology*. 1999; 2(3):230-235.
11. Evans M.L., The action of auxin on plant cell elongation. *Crit. Rev. Plant Sci*. 1985; 2:213-265.
12. Su W.P., Howell S.H. The effects of cytokinin and light on hypocotyl elongation in arabisidopsis seedlings are independent and additive. *Plant Physiol*. 1995; 108:1423-1430.
13. Кузнецова Е.Н. Роль света в устойчивости растений томата к вирусу табачной мозаики. Дис. канд. биол. наук. Томск; 2004. Доступно по: <https://search.rsl.ru/ru/record/01002660607>.
14. Рябушкина Н.А. Биотесты для скрининга аллелопатического потенциала диких и культурных видов растений. *Биотехнология. Теория и практика*. 2005; 5:5-15.
15. Yu L., Zhang C., Shang H., Wang X., Wei M., Yang F., Shi Q. Exogenous hydrogen sulfide enhanced antioxidant capacity, amylase activities and salt tolerance of cucumber hypocotyls and radicles. *J. Integr. Agricult*. 2013;12:445-456.
16. Chen J., Shang Y.T., Wang W.H. Chen X.Y., He E.M., Zheng H.L., Shanguan Z. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings. *Front. Plant Sci*. 2016;7:1173. doi:10.3389/fpls.2016.01173.
17. Janicka M., Reda M., Czyżewska K., Kabala K. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. *Funct. Plant Biol*. 2018;45:428-439.
18. Шевлягина О.Ф., Коробков В.В. Особенности роста этиолированных проростков в аспекте реализации донорно-акцепторных отношений. *Известия Саратовского университета*. 2019;19(2):170-176. doi: 10.18500/1816-9775-2019-19-2-170-176.
19. Кефели В.И. Фотоморфогенез, фотосинтез и рост как основа продуктивности растений. Издательство Пушино; 1991.
20. Демина О.С. Роль корневых выделений в аллелопатической активности подсолнечника (*Helianthus annuus*), ржи (*Secale cereale*) и люпина (*Lupinus* spp.). Дис. канд. биол. наук. М.; 2017. Доступно: <https://search.rsl.ru/ru/record/01008707273>.
21. Удовенко Г. В. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. Л.: ВИР. 1988:10-25.
22. Игнатов А.Н. Распространение возбудителей опасных бактериозов растений в Российской Федерации. Защита картофеля. 2014;2:53-57.
23. Джалилов Ф.С., Во Тхи Нгок Ха. Защита капусты от болезней в период вегетации. Картофель и овощи. 2014;1:20-23.
24. Лазарев А.М. Ареал и зона вредоносности сосудистого бактериоза капусты. *Вестник защиты растений*. 2017; 1(91):52-55.
25. Доспехов Б.А. Методика опытного дела. М: Колос; 1985.
26. Сорокин О.Д. Прикладная статистика на компьютере. Краснообск. ГУП РПО СО РАСХН. 2009.
27. Либберт Э. Физиология растений. М. 1976.
28. Кефели В.И. Рост растений и фотоморфогенез. *Физиол. растений*. 1987;34(4):685-697.
29. 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.p.4417 doi:10.1038/s41467-019-12369.
30. Джалилов Ф.С. Диагностика зараженности семян капусты сосудистым бактериозом. М. 1995.
31. Игнатов А.Н. Генетическое разнообразие фитопатогенных бактерий *Xanthomonas campestris* и устойчивости к ним растений семейства *Brassicaceae*. Дис. доктор биол. наук. 2006:80-87. Доступно: <http://diss.rsl.ru/diss/07/0286/070286014.pdf>.
32. Якушин Н.И. Физиология растений. М. 1980.
33. Чесноков Ю.В. Устойчивость растений к патогенам. С.-х. биология. 2007;1:16-35.
34. Ebel J., Cosio E.G. Elicitors of plant defence responses. *Int. Rev. Cytol*. 1994;148:1-36.
35. Murphy A.M., Holcombe L.J., Carr J.P. Characteristics of salicylic acid-induced delay in disease caused by a necrotrophic fungal pathogen in tobacco. *Physiol. and Molec. Plant Pathol*. 2000;57.2:47-54.
36. Jameson P.E. Cytokinins and auxins in plant-pathogen interactions -An overview. *Plant Growth Reg* 2000; 32:369-380.
37. William F. Fett, Stanley F. Osman, and Michael F. Dunn. "Auxin production by plant-pathogenic pseudomonads and xanthomonads." *Appl. Environ. Microbiol*. 1987; 53(8):1839-1845.
38. Costacurta A., Mazzafera P., Rosato Y.B. Indole-3-acetic acid biosynthesis by *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri* is increased in the presence of plant leaf extracts. *Cold Spring Harb Perspect Biol*. 2006; 5:223. <https://doi.org/10.1101/j.1574-6968.1998.tb12863.x>
39. Chen ZY, Agnew JL, Cohen JD, He P, Shan LB, Sheen J, Kunkel BN. *Pseudomonas syringae* type III effector AvrRpt2 alters Arabidopsis thaliana auxin physiology. *Proc Natl Acad Sci* 104: 2007: 20131-20136.
40. Chalupowicz L, Barash I, Panijel M, Sessa G, Manulis-Sasson S 2009. Regulatory interactions between quorum-sensing, auxin, cytokinin, and the *Hrp* regulon in relation to gall formation and epiphytic fitness of *Pantoea agglomerans* pv. *gypsophilae*. 2009;22:849-856.
41. Spaepen S., Vanderleyden J. Auxin and Plant-Microbe Interactions. *Cold Spring Harb Perspect Biol*. 2011; 3(4): a001438. doi: 10.1101/cshperspect.a001438. PMID: 21084388.
42. McClerklin S.A., Lee S.G., Harper C.P., Nwumeh R., Jez J.M., et al. Indole-3-acetaldehyde dehydrogenase-dependent auxin synthesis contributes to virulence of *Pseudomonas syringae* strain DC3000. *PLoS Pathogens*. 2018;14(1):1006811. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006811>.
43. Baebler J., Witek K., Petek M. et al. Salicylic acid is an indispensable component of the Ny-1 resistance-gene-mediated response against *Potato virus Y* infection in potato. *J. Exp. Bot*. 2014; 65:1095-1109.
44. Ghosh Dasgupta M., George B.S., Bhatia A., Sidhu O.P. Characterization of *Withania somnifera* leaf transcriptome and expression analysis of pathogenesis-related genes during salicylic acid signaling. *PLoS One*. 2014; 9:94803.
45. Cernadas, Raúl Andrés, and Celso Eduardo Benedetti. "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 science* 2009;177(3):190-195.
46. Grant M.R., Kazan K., Manners J.M. Exploiting pathogens' tricks of the trade for engineering of plant disease resistance: challenges and opportunities. *Microb. Biotechnol*. 2013; 6:212-222.
47. Смирнова О.Г., Кочетов А.В. Промоторы генов растений, участвующих в защите от патогенов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(4/1):765-769.
48. Fujita, M., Fujita, Y., Noutoshi, Y., Takahashi, F., Narusaka, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr. Opin. Plant Biol*. 2006; 9: 436-442.
49. Passardi F., Penel C., Dunand C. Performing paradoxical: how plant peroxidases modify the cell wall. *Trends in Plant Science*. 2004; 9:534-540.
50. Graskova I.A., Antipina I.V., Potapenko O.Y., Voinikov V.K. Pathogen impact on the activity dynamics of potato suspension cells extra-cellular peroxidase. *J. Stress Physiol. & Biochem*. 2005;1:15-20.

X. campestris pv. *campestris* может активироваться, в результате чего стимулируется растяжение клеток при заражении. Этим, например, можно объяснить, отмечаемое в ряде случаев более быстрое прорастание и ранее появление больных всходов. Проростки, выращенные на свету, обладают более высокой способностью адаптироваться к стрессующим воздействиям, в том числе и более высоким концентрациям гормонов, выделяемых патогенами [49,50]. Нельзя также исключать влияние света непосредственно на биохимическую активность и агрессивность самих возбудителей, а также на взаимную приспособленность растения и патогена, поскольку эти взаимо-

отношения происходят в соответствии с принципом прямой и обратной связи. В связи с этим, целенаправленное изучение причин и механизмов выявленных нами эффектов на проростках и их взаимосвязей с устойчивостью растений и другими внешними факторами будет весьма интересно не только фитопатоологам и физиологам, но и селекционерам, с точки зрения поиска форм с расоспецифической и комплексной устойчивостью к сосудистому бактериозу. Продолжение работы в этом направлении планируется вести с привлечением более широкого набора генотипов капусты белокочанной.

Об авторах:

Ушаков Александр Анатольевич – кандидат с.-х. наук, с.н.с. лаб. иммунитета и защиты растений, <https://orcid.org/0000-0003-0386-4595>
Козарь Елена Георгиевна – кандидат с.-х. наук, ведущий научный сотрудник лаб. иммунитета и защиты растений, <https://orcid.org/0000-0002-1319-5631>
Енгальчева Ирина Александровна – кандидат с.-х. наук, зав. лаб. иммунитета и защиты растений, <https://orcid.org/0000-0003-4843-111X>

About the authors:

Alexander A. Ushakov – Cand. Sci. (agriculture), senior researcher of the laboratory of immunity and plant, <https://orcid.org/0000-0003-0386-4595>
Elena G. Kozar – Cand. Sci. (agriculture), leading researcher head of the laboratory of immunity and plant protection, <https://orcid.org/0000-0002-1319-5631>
Irina A. Engalycheva – Cand. Sci. (agriculture), head of the laboratory of immunity and plant protection, <https://orcid.org/0000-0003-4843-111X>

References

- Fedulov Yu.P., Kotlyarov VV, Dotsenko K.A. Plant resistance to adverse environmental factors. Textbook. allowance. Krasnodar: GAU Cube. 2015 (In Russ).
- Kefeli V.I. The effect of light on the growth and morphogenesis of higher plants. Photoregulation of metabolism and morphogenesis of plants. 1975:209-227 (In Russ).
- Shatilov V.I., Bocharnikova N.I., Musicians V.P., Balashova H.H. Pathosystem: "tomato chlorophyll mutants -VTM" as a model for studying the mechanisms of tolerance to viruses. Agricultural biology. 1997; 3:116-124. (In Russ).
- Pennazio S. & Roggero P. Endogenous changes in cytokinin activity in systemically virus-infected plants. Microbiologica. 1998;21:419-426.
- Jameson P.E. Cytokinins and auxins in plant-pathogen interactions. An overview. Plant Growth Regulation. 2002; 32:369-380.
- Berger S., Papadopoulos M., Schreiber U., Kaiser W. & Roitsch T. Complex regulation of gene expression, photosynthesis and sugar levels by pathogen infection in tomato. Physiologia Plantarum. 2004; 122:19-428.
- Guo, A., Reimers, P. J. and Leach J. E. Effect of light on incompatible interactions between *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and rice. Physiol. Mol. Plant Pathol. 1993; 42: 413-425.
- Karnachuk P.A., Golovatskaya I.F. Hormonal status, growth, and photosynthesis of plants grown in the light of different spectral compositions. Phys. Plant. 1998; 45(6):925-934 (In Russ).
- Jenkins G.I., Christie J.M., Fuglevand G., Long J.C., Jackson J.A. Plant responses to UV and blue light: biochemical and genetic approaches. Plant Science. 1995;112:117-138.
- Ahmad M. Seeing the world in red and blue: insight into plant vision and photoreceptors. Current Opinion in Plant Biology. 1999; 3(2):230-235.
- Evans M.L. The action of auxin on plant cell elongation. Crit. Rev. Plant Sci. 1985; 2:213-265.
- Su W.P., Howell S.H. The effects of cytokinin and light on hypocotyl elongation in arabidopsis seedlings are independent and additive. Plant Physiol. 1995;108:1423-1430.
- Kuznetsova E.N. The role of light in the resistance of tomato plants to the tobacco mosaic virus. Dis. Cand. Biol. sci. Tomsk; 2004. Available at: <https://search.rsl.ru/record/01002660607> (In Russ).
- Ryabushkina N.A. Biotests for screening the allelopathic potential of wild and cultivated plant species. Biotechnology. Theory and practice. 2005; 5:5-15 (In Russ).
- Yu L., Zhang C., Shang H., Wang X., Wei M., Yang F., Shi Q. Exogenous hydrogen sulfide enhanced antioxidant capacity, amylase activities and salt tolerance of cucumber hypocotyls and radicles. J. Integr. Agric. 2013;12:445-456.
- Chen J., Shang Y.T., Wang W.H. Chen X.Y., He E.M., Zheng H.L., Shangguan Z. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings. Front. Plant Sci. 2016; 7:1173. doi 10.3389/fpls.2016.01173.
- Janicka M., Reda M., Czyżewska K., Kabała K. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. Funct. Plant Biol. 2018; 45:428-439.
- Shevlyagina O.F., Korobkov VV. Features of the growth of etiolated seedlings in the aspect of the implementation of donor-acceptor relations. Bulletin of the Saratov University 2019;19(2):170-176. doi: 10.18500/1816-9775-2019-19-2-170-176 (In Russ).
- Kefeli V.I. Photomorphogenesis, photosynthesis and growth as the basis of plant productivity. Pushchino. 1991 (In Russ).
- Demina O.S. Role of root secretions in the allelopathic activity of sunflower (*Helianthus annuus*), rye (*Secale cereale*) and lupine (*Lupinus Spp.*). Dis. candidate of biological science. 2017:49-50. Available at <https://search.rsl.ru/record/01008707273> (In Russ).
- Udovenko. G.V. Diagnostics of plant resistance to stressful effects. 1988;10-25. (In Russ).
- Ignatov A.N. The distribution of pathogens of dangerous plant bacteria in the Russian Federation. Protection of potatoes. 2014;2:53-57 (In Russ).
- Jalilov F.S., Vo Thi Ngok Ha. Protection of cabbage from diseases during the growing season. Potato and vegetables. 2014;1:20-23 (In Russ).
- Lazarev A.M. The area and zone of severity of vascular bacteriosis of cabbage. Bulletin of plant protection. 2017;1(91):52-55 (In Russ).
- Dospekhov B.A. Methodology of experimental work. M. 1985 (In Russ).
- Sorokin O.D., Applied statistics on a computer. Krasnoobsk, GUP RPO SO RAAS. N.2009 (In Russ).
- Libbert E. Plant Physiology. M., 1976 (In Russ).
- Kefeli V.I. Plant growth and photomorphogenesis. Phys. Plant. 1987;34(4):685-697 (In Russ).
- 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 doi:10.1038/s41467-019-12369.
- Jalilov F.S. Diagnosis of infection of cabbage seeds with vascular bacteriosis. Teaching aid. M. 1995;45. (In Russ).
- Ignatov A.N. Genetic diversity of phytopathogenic bacteria *Xanthomonas campestris* and resistance to them of plants of the *Brassicaceae* family. Doctoral dissertation, M., 2006: 80-87. Available at: <http://diss.rsl.ru/diss/07/0286/070286014.pdf> (In Russ).
- Yakushin N.I. Plant Physiology. Textbook. allowance. M. 1980 (In Russ).
- Chesnokov Yu.V. The resistance of plants to pathogens. Agricultural biology. 2007;1:6-35 (In Russ).
- Ebel J., Cosio E.G. Elicitors of plant defence responses. Int. Rev. Cytol. 1994;148:1-36.
- Murphy A.M., Holcombe L.J., Carr J.P. Characteristics of salicylic acid -induced delay in disease caused by a necrotrophic fungal pathogen in tobacco. Physiol. and Molec. Plant Pathol. 2000; 57(2):47-54.
- Jameson P.E. Cytokinins and auxins in plant-pathogen interactions -An overview. Plant Growth Reg. 2000;32:369-380.
- William F. Felt, Stanley F. Osman, and Michael F. Dunn. "Auxin production by plant-pathogenic pseudomonads and xanthomonads." Appl. Environ. Microbiol. 1987; 53(8):1839-1845.
- Costacurta A., Mazzafera P., Rosato Y.B. Indole-3-acetic acid biosynthesis by *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri* is increased in the presence of plant leaf extracts. Cold Spring Harb Perspect Biol. 2006; 5:223. <https://doi.org/10.1101/j.1574-6968.1998.tb12863.x>.
- Chen ZY, Agnew JL, Cohen JD, He P, Shan LB, Sheen J, Kunkel BN. *Pseudomonas syringae* type III effector AvrRpt2 alters Arabidopsis thaliana auxin physiology. Proc Natl Acad Sci. 2007;104. 20131-20136.
- Chalupowicz L, Barash I, Panijel M, Sessa G, Manulis-Sasson S. Regulatory interactions between quorum-sensing, auxin, cytokinin, and the Hrp regulon in relation to gall formation and epiphytic fitness of *Pantoea agglomerans* pv. *gypsophillae*. Mol Plant-Microbe Interact. 2009;22:849-856.
- Spaepen S, Vanderleyden J. Auxin and Plant-Microbe Interactions. Cold Spring Harb Perspect Biol. 2011;3(4): a001438. doi: 10.1101/cshperspect.a001438. PMID: 21084388.
- McClerkin S.A., Lee S.G., Harper C.P., Nwumeh R., Jez J.M., et al. Indole-3-acetaldehyde dehydrogenase-dependent auxin synthesis contributes to virulence of *Pseudomonas syringae* strain DC3000. PLoS Pathogens. 2018;14(1):e1006811. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006811>.
- Baebler S., Witek K., Petek M. et al. Salicylic acid is an indispensable component of the Ny-1 resistance-gene-mediated response against *Potato virus Y* infection in potato. J. Exp. Bot. 2014; 65:1095-1109.
- Ghosh Dasgupta M., George B.S., Bhatia A., Sidhu O.P. Characterization of *Withania somnifera* leaf transcriptome and expression analysis of pathogenesis-related genes during salicylic acid signaling. PLoS One. 2014;9:94803.
- Cernadas, Raúl Andrés, and Celso Eduardo Benedetti. "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 science. 2009;177(3):190-195.
- Grant M.R., Kazan K., Manners J.M. Exploiting pathogens' tricks of the trade for engineering of plant disease resistance: challenges and opportunities. Microb. Biotechnol. 2013; 6:212-222.
- Smirnova O. G., Kochetov A.V. Promoters of plant genes involved in protection against pathogens. Vavilov journal of genetics and breeding. 2014; 18(4/1):765-769 (In Russ).
- Fujita, M., Fujita, Y., Noutoshi, Y., Takahashi, F., Narusaka, Y., YamaguchiShinozaki, K., Shinozaki, K. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. Curr. Opin. Plant Biol. 2006; 9: 436-442.
- Passardi F., Penel C., Dunand C. Performing paradoxical: how plant peroxidases modify the cell wall. Trends in Plant Science. 2004; 9:534-540.
- Graskova I.A., Antipina I.V., Potapenko O.Y., Voinikov V.K. Pathogen impact on the activity dynamics of potato suspension cells extra-cellular peroxidase. J. Stress Physiol. & Biochem. 2005; 1:15-20.