

Оригинальная статья / Original article

УДК 581.1:661.163

DOI: <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-4-657-665>



Особенности ростингибирующего эффекта фунгицида азоксистробина и его способность тормозить расход сахаров в проростках озимой пшеницы

© Е.В. Бережная*, А.В. Корсукова*, О.А. Федотова*, Н.В. Дорофеев*,
О.И. Грабельных***

*Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
г. Иркутск, Российская Федерация

**Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Российская Федерация

Резюме: Цель работы – оценить перспективы использования фунгицида азоксистробина, являющегося одним из представителей класса стробилуринов, для повышения устойчивости озимой пшеницы к низким температурам. Было изучено влияние азоксистробина на ростовые процессы, жизнеспособность клеток и содержание водорастворимых углеводов у озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Иркутская. Азоксистробин чаще, чем другие синтетические стробилурины, используется в составе многокомпонентных фунгицидных препаратов. Это фунгицид широкого спектра действия, вызывающий ингибирование комплекса III электрон-транспортной цепи митохондрий. Исследования проводились в лабораторных условиях на 3-суточных этиолированных проростках озимой пшеницы. Проростки выращивали в темноте при температуре +24 °С на растворе азоксистробина, растворенного в 0,36%-м водном растворе диметилсульфоксида; дистиллированной воде и 0,36%-м растворе диметилсульфоксида. Было оценено влияние ряда концентраций азоксистробина (2,5, 5, 10, 20 мкМ) на рост побегов и корней и жизнеспособность клеток побегов и корней проростков пшеницы. Азоксистробин оказывал концентрационно зависимое ростингибирующее действие на побеги и корни. Степень ингибирования варьировалась: для побегов – от 2,8% при концентрации 2,5 мкМ до 41,7% при концентрации 20 мкМ, для корней – от 34,6 до 63,1% при этих же концентрациях соответственно. Рост-ингибирующее действие не сопровождалось снижением жизнеспособности клеток побегов и корней, оценка которой проводилась с помощью прижизненного окрашивания флуоресцеин диацетатом. Также оценивали влияние азоксистробина в концентрации 10 мкМ на содержание сахаров в побегах проростков. При изученной концентрации азоксистробина содержание сахаров было выше на 3,6% по сравнению с проростками, выращенными на растворе диметилсульфоксида. Поскольку ингибирование роста и накопление сахаров являются важными факторами адаптации растений к низким температурам, представляются необходимыми дальнейшие исследования азоксистробина на физиолого-биохимические параметры растений, связанные с развитием низкотемпературной устойчивости.

Ключевые слова: фунгициды, стробилурины, азоксистробин, сахара, озимая пшеница, ингибирование роста, жизнеспособность

Благодарности: Работа выполнена с использованием коллекций ЦКП «Биоресурсный центр» и оборудования ЦКП «Биоаналитика» Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск).

Для цитирования: Бережная Е.В., Корсукова А.В., Федотова О.А., Дорофеев Н.В., Грабельных О.И. Особенности ростингибирующего эффекта фунгицида азоксистробина и его способность тормозить расход сахаров в проростках озимой пшеницы. *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2020. Т. 10. N 4. С. 657–665. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-4-657-665>

Growth-inhibiting effect of azoxystrobin and its ability to inhibit sugar consumption in winter wheat sprouts and roots

Ekaterina V. Berezhnaya*, Anna V. Korsukova*, Olga A. Fedotova*,
Nikolay V. Dorofeev*, Olga I. Grabelnykh***

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS,
Irkutsk, Russian Federation

**Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

Abstract: This study aimed to assess the prospects for the use of azoxystrobin, a fungicide of the strobilurin class, for increasing the resistance of winter wheat to low temperatures. The effect of azoxystrobin on growth processes, cell viability and the content of water-soluble carbohydrates in winter wheat (*Triticum aestivum* L.), the *Ikutskaya* variety, was studied. In comparison with other synthetic strobilurins, azoxystrobin is more frequently used in multicomponent fungicidal preparations. Azoxystrobin is a broad-spectrum fungicide that inhibits complex III of the mitochondrial electron transport chain. Experiments were carried out in laboratory conditions using 3-day-old etiolated winter wheat sprouts. The sprouts were grown in a dark place at a temperature of +24 °C on azoxystrobin solutions dissolved in a 0.36% aqueous solution of dimethyl sulfoxide, distilled water and a 0.36% dimethyl sulfoxide solution. The effect of various azoxystrobin concentrations (2.5, 5, 10 and 20 µM) on the growth of sprouts and roots was assessed, along with the viability of sprout and root cells. Azoxystrobin had a concentration-dependent growth-inhibiting effect on sprouts and roots. At concentrations of 2.5 µM and 20 µM, the inhibition degree for sprouts varied from 2.8% to 41.7%, respectively. For roots, these values comprised 34.6 and 63.1%, respectively. The growth-inhibiting effect was not accompanied by a decrease in the cell viability of sprouts and roots, which was assessed using *in vivo* staining with fluorescein diacetate (FDA). The effect of azoxystrobin at a concentration of 10 µM on the sugar content in germinated sprouts was also evaluated. At this concentration of azoxystrobin, the sugar content was higher by 3.6% in sprouts germinated on a dimethyl sulfoxide solution. Since growth inhibition and sugar accumulation are important factors in plant adaptation to low temperatures, further research into effects of azoxystrobin on the physiological and biochemical parameters of plants associated with the development of low-temperature resistance seems justified.

Keywords: fungicides, strobilurins, azoxystrobin, sugars, winter wheat, growth inhibition, viability

Acknowledgments: The work was carried out using the collections of the "Bioresource Centre" for collective use and the equipment of the "Bioanalytica" centre for collective use of the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Irkutsk).

For citation: Berezhnaya EV, Korsukova AV, Fedotova OA, Dorofeev NV, Gabelnykh OI. Growth-inhibiting effect of azoxystrobin and its ability to inhibit sugar consumption in winter wheat sprouts and roots. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2020;10(4):657–665. (In Russian) <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-4-657-665>

ВВЕДЕНИЕ

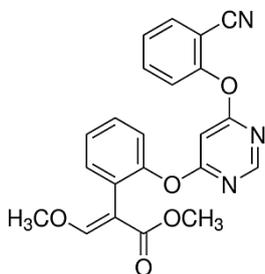
В современном сельском хозяйстве применяется множество химических препаратов для защиты растений от различных фитопатогенов. При этом известно, что действующие вещества этих препаратов влияют не только на патогенные организмы, но и на физиолого-биохимические процессы в растениях. Например, фунгициды китазин (класс фосфорорганических фунгицидов), карбендазим (производное бензамидазола) и гексаконазол (класс триазолов) оказывали различные эффекты на растения гороха, среди которых наблюдали уменьшение длины побегов и корней, снижение содержания фотосинтетических пигментов, а также азота и фосфора в корнях и побегах, увеличение содержания пролина и активности антиоксидантных ферментов [1]. Другое производное бензамидазола – беномил, на разные растения действовало неодинаково. Так, беномил снижал содержание фотосинтетических пигментов и фотосинтетическую активность у подсолнечника, но увеличивал эти показатели у хлопка [2]. Особо следует отметить исследования, выявившие способность фунгицида из группы триазолов (тебуконазола) повышать устойчивость злаков к низким температурам за счет его влияния на углеводный, белковый, жирнокислотный и дыхательный метаболизм и реализации ретардантного эффекта [3–5]. Фунгициды триазольной природы оказывают

на растения и другие физиологические эффекты [6].

Одними из широко используемых веществ в составе фунгицидных препаратов являются стробилурины – синтетические аналоги природных фунгицидов, продуцируемых *Strobilurus tenacellus*. Механизмом токсического действия стробилуринов является ингибирование электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) митохондрий на уровне Q_{out} -сайта связывания убихинола в комплексе III [7]. Обработка растений фунгицидами этой группы повышает активность антиоксидантных ферментов, уменьшает степень перекисного окисления липидов, снижает содержание активных форм кислорода, способствует накоплению хлорофилла, ингибирует синтез этилена и увеличивает синтез абсцизовой кислоты (АБК) и индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) [8–12]. Накопление хлорофилла, ингибирование синтеза этилена и увеличение содержания ИУК под действием стробилуринов способствуют замедлению старения [10]. Предполагается участие стробилуринов в механизме развития устойчивости табака к негативному биотическому воздействию (вирусу табачной мозаики) [10]. При этом роль стробилуринов при действии абиотических стрессовых факторов остается невыясненной. Так, для разных стробилуринов отмечено как их положительное влияние (например, при действии таких факторов, как засуха и засоле-

ние) [13], так и возможная негативная роль, например, при водном дефиците [14].

Среди представителей стробилуринов наиболее широкое использование в составе фунгицидных препаратов получил азоксистробин¹:



Это фунгицид широкого спектра действия, ингибирующий прорастание спор грибов [15], обладает искореняющим, защитным, трансламинарным и системным действием². Применяется для различных культур (злаки, виноград, яблоня, банан, томаты и др.) в целях контроля таких заболеваний, как ржавчина, мучнистая роса, парша яблони, пирикулярриоз риса [15].

Цель данного исследования состояла в оценке перспектив использования азоксистробина как соединения, повышающего устойчивость озимой пшеницы к действию низких температур, что является актуальной проблемой, поскольку основной причиной гибели посевов является вымерзание [16]. Можно предположить, что как ингибитор митохондриального дыхания азоксистробин оказывает влияние не только на фитопатогенные грибы, но и на растения, что будет приводить к замедлению роста растений и накоплению водорастворимых углеводов. Замедление роста, как известно, является необходимым условием для прохождения растениями низкотемпературного закаливания, а водорастворимые углеводы играют роль криопротекторов при действии низких температур [17, 18]. Таким образом, в задачи настоящего исследования входило изучение влияния азоксистробина на ростовые процессы озимой пшеницы и содержание водорастворимых углеводов. Поскольку ингибирование роста может быть связано с угнетением жизнеспособности растительных клеток, также проводилась оценка фитотоксического действия азоксистробина.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В качестве объекта исследования использовали озимую пшеницу (*Triticum aestivum* L.) сорта Иркутская. Проростки выращивали в течение

3 суток при +24 °С в темноте в термостатируемой камере на растворах азоксистробина (Sigma Aldrich, Швейцария) концентрацией 2,5, 5, 10 и 20 мкМ. Азоксистробин растворяли в 0,36%-м водном растворе диметилсульфоксида (ДМСО). Далее этот состав среды выращивания обозначен как вариант «АЗ». Контролем являлись проростки, выращенные на дистиллированной воде (вариант «Дист. вода») и на 0,36%-м растворе ДМСО (вариант «ДМСО»). Проростки росли в кюветах на полипропиленовой сетке.

Для оценки влияния азоксистробина на рост проростков пшеницы измеряли длину побега и суммарную длину корней проростков. Степень ингибирования определяли как отношение разности длин побегов (суммарных длин корней) контрольных и обработанных растений к длине побега (суммарной длине корней) контрольных проростков.

Для оценки фитотоксического действия азоксистробина определяли жизнеспособность клеток интактных побегов и корней проростков с помощью метода прижизненного окрашивания флуоресцеин диацетатом (ФДА) [19]. Навеску растительной ткани (100 мг) инфильтровали и затем инкубировали в 2 мл буфера, содержащего 0,01 М Трис-НСI (рН = 7,4) и 5 мкМ ФДА (ФДА был растворен в ДМСО). После инкубации растительную ткань удаляли, а интенсивность флуоресценции раствора измеряли на спектрофлуориметре RF-5301 PC (Shimadzu, Япония) при длине волны возбуждения 494 нм и длине волны эмиссии 514 нм, размере входной и выходной щелей 3 мм. За показатель степени жизнеспособности принимали концентрацию флуоресцеина, которую определяли как отношение интенсивности флуоресценции на грамм сырого веса. Для контроля потери жизнеспособности измеряли интенсивность флуоресценции флуоресцеина для погибших после автоклавирования побегов и корней проростков.

Для определения содержания сахаров в побегах проростков использовали метод Дише с антроновым реактивом³. Оптическую плотность окрашенного раствора определяли спектрофотометрически при длине волны 620 нм. Содержание углеводов определяли по калибровочной кривой, построенной по сахарозе, и выражали в процентах от суховоздушного веса растительной ткани.

Эксперименты проведены не менее чем в трех независимых повторах. Различия считали статистически значимыми при $p \leq 0,05$. Одинаковые буквы на графиках указывают на отсутствие значимых отличий. Нормальность распределе-

¹Справочник пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории РФ за 2019 год. М.: ООО «Издательство Листерра», 2018. 864 с.

²Зинченко В.К. Химическая защита растений: средства, технология и экологическая безопасность: учеб. пособие; 2-е изд., перераб. и доп. М.: КолосС, 2005. 232 с.

ния проверялась с помощью критерия Шапиро – Уилки. Данные по влиянию азоксистробина на рост побегов и корней и жизнеспособность клеток корней представлены как медиана с разбросом значений в виде интерквартильной широты (25%, 75%, процентыль), значимость отличий определяли по методу Данна (рост) и методу Тьюки (жизнеспособность корней). В остальных случаях результаты представлены как среднее арифметическое с разбросом значений в виде стандартного отклонения, значимость отличий определяли по методу Тьюки. Статистические расчеты осуществляли с помощью программного пакета SigmaPlot 12.5.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Следует отметить недостаточность литературных данных о влиянии представителей фунгицидов класса стробилуринов на ростовые процессы растений. В частности, имеются сведения о влиянии только двух соединений этого класса – азоксистробина и крезоксим-метила. Известно, что азоксистробин ингибирует рост числа клеток зеленой одноклеточной водоросли [20], а крезоксим-метил оказывает ингибирующий эффект на рост одноклеточной зеленой водоросли, ряски, суспензии клеток кукурузы и изолированных побегов горчицы и прорастание семян кресс-салата, степень которого различна в зависимости от исследуемого объекта [8]. Помимо ингибирующего эффекта для низких концентраций крезоксим-метила показана индукция морфогенеза и роста эксплантов стеблей табака, а также снижение ингибирующего эффекта, вызванного действием на побеги пшеницы синтетического аналога цитокинина [8].

Нами было исследовано действие азоксистробина в диапазоне концентраций 2,5–20 мкМ на рост побегов и корней этиолированных проростков озимой пшеницы (рис. 1). Выбор концентраций был обусловлен сведениями из литературы [20] и собственными предварительными опытами по влия-

нию азоксистробина на дыхание митохондрий побегов пшеницы *in vitro*. Авторы работы [20] наблюдали сходство в действии концентраций азоксистробина 2,5 и 1,25 мкМ на рост числа клеток зеленой одноклеточной водоросли и отсутствие физиологического эффекта меньших концентраций. Собственные опыты подтвердили сходный ингибирующий эффект этих концентраций при действии азоксистробина на скорость дыхания митохондрий пшеницы.

Азоксистробин вызывал ингибирование роста побегов и корней, при этом с увеличением концентрации его ингибирующий эффект усиливался. Для побегов степень ингибирования (в процентах от варианта «ДМСО») при действии азоксистробина в концентрации 20 мкМ составила 41,7%. При этом концентрация в 2,5 мкМ не оказала значимого влияния на длину побегов (степень ингибирования – 2,8%). Ингибирующий эффект действия азоксистробина на корни был более выраженным по сравнению с его действием на побеги. Степень ингибирования составила от 34,6% (для 2,5 мкМ) до 63,1% (для 20 мкМ).

Поскольку азоксистробин оказывал ингибирующее действие на рост этиолированных проростков пшеницы (побегов и корней), необходимо было выяснить, сопровождается ли это воздействие токсическим эффектом и снижением жизнеспособности клеток. Под фитотоксичностью понимается токсическое действие химических веществ на растения, которое зависит от ряда факторов (структура, промышленная форма, расход действующего вещества, биологические особенности растения, абиотические факторы) и имеет различные проявления: ожоги и хлороз листьев, снижение всхожести, ретардантные эффекты, потеря жизнеспособности пыльцы и др.² Для оценки жизнеспособности клеток использовали флуоресцентный зонд FDA, который проникает в живые клетки и под действием эндогенных эстераз превращается во флуоресцирующий флуоресцеин.

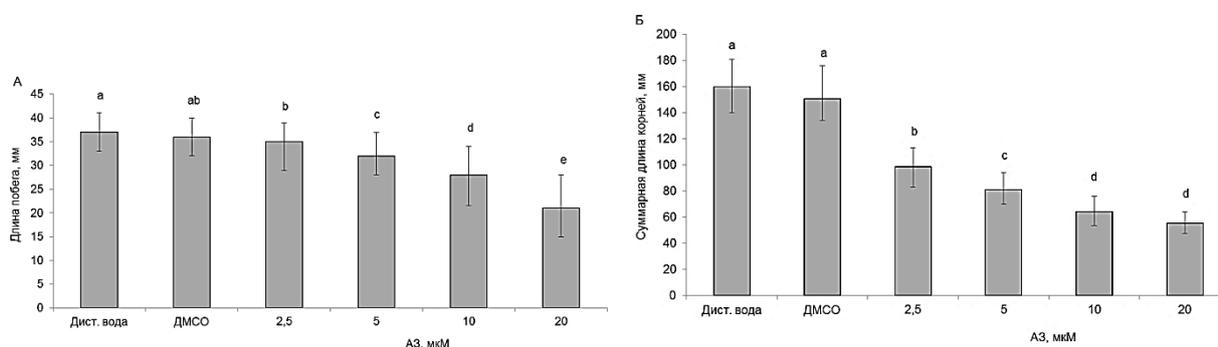


Рис. 1. Зависимость роста побегов (А) и корней (Б) озимой пшеницы от концентрации азоксистробина в среде выращивания. Дист. вода – дистиллированная вода, ДМСО – раствор ДМСО, АЗ – азоксистробин

Fig. 1. Dependence of the shoots (A) and roots (B) growth of winter wheat on azoxystrobin concentration in the growing medium. Дист. вода – distilled water, ДМСО – DMSO solution, АЗ – azoxystrobin

³Дише З. Общие цветные реакции. В кн.: Методы химии углеводов: пер. с англ.; под ред. Н.К. Кочеткова. М.: Мир, 1967. С. 21–24.

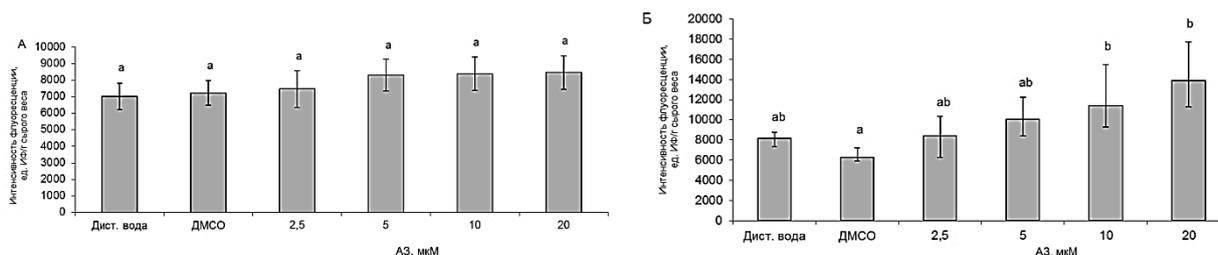


Рис. 2. Зависимость интенсивности флуоресценции флуоресцеина в побегах (А) и корнях (Б) от концентрации азоксистробина в среде выращивания. Обозначения те же, что и на рис. 1

Fig. 2. Dependence of the fluorescence intensity of fluorescein in shoots (A) and roots (B) on azoxystrobin concentration in the growing medium. The designations are the same as in Fig. 1

На рис. 2 представлена диаграмма интенсивности флуоресценции флуоресцеина (ИФ) в побегах и корнях проростков пшеницы в зависимости от состава среды выращивания (варианты «АЗ», «Дист. вода» и «ДМСО»).

Как видно из данных, представленных на рис. 2, азоксистробин не оказывает ингибирующего эффекта на активность эстераз и не снижает жизнеспособности клеток.

В ряде работ установлено токсическое действие стробилуринов на одноклеточные зеленые водоросли: ингибирование активности комплекса III ЭТЦ, снижение содержания транскриптов генов, кодирующих необходимые для фотосинтеза белки, снижение способности к фотосинтезу, нарушение клеточной структуры, разрушение ДНК, ингибирование роста [21–23]. В работе [14] показано, что два представителя класса стробилуринов (пираклостробин и пикоксистробин) снижают скорость устойчивой проводимости, скорость транспирации, скорость нетто-фотосинтеза, межклеточную концентрацию диоксида углерода, а также коэффициент F_v/F_m (квантовый выход фотосистемы II). Такие воздействия на фотосинтез могут негативно сказаться на накоплении биомассы растений и урожайности [24]. Установлено также повреждающее действие стробилуринов на клетки: выход электролитов из высечек листьев, обработанных стробилуринами и инкубированных на свету и в темноте, был больше, чем у высечек из необработанных листьев [10]. В нашей работе показано отсутствие фитотоксичного эффекта азоксистробина в концентрациях 2,5–20 мкМ на клетки побегов и корней озимой пшеницы.

Поскольку азоксистробин ингибировал рост проростков озимой пшеницы и при этом не имел токсического эффекта, то предстояло выяснить, на какие физиологические параметры он влияет. Снижение ростовых процессов под действием азоксистробина может приводить к сокращению расхода сахаров, поэтому был проанализирован данный параметр. Действительно, было выявлено, что содержание сахаров в тканях побегов проростков пшеницы, выращенных на растворе азоксистробина с концентрацией 10 мкМ (при

которой рост побегов ингибируется на 22,2%), составляет 24,1% от сухого веса, что на 3,6% больше относительного содержания сахаров в проростках, выращенных на растворе ДМСО (рис. 3).

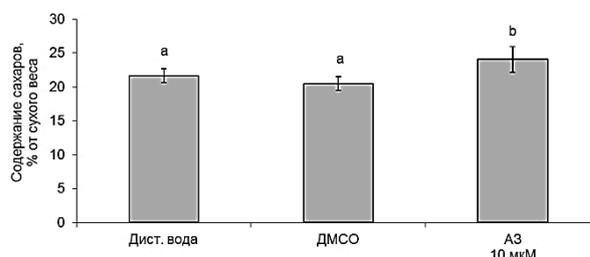


Рис. 3. Содержание сахаров в побегах проростков пшеницы, выращенных на растворе азоксистробина. Обозначения те же, что и на рис. 1

Fig. 3. Sugar content in shoots of wheat seedlings grown in azoxystrobin solution. The designations are the same as in Fig. 1

В некоторых работах также была отмечена способность стробилуринов влиять на содержание сахаров, которые, как известно, являются основными субстратами дыхания. Ингибирование ЭТЦ митохондрий при действии стробилуринов, возможно, будет способствовать более медленному расходованию сахаров. Помимо этого стробилурины повышают содержание АБК [8, 10], которая активирует экспрессию генов транспортеров сахаров и генов амилазы и тем самым способствует накоплению сахаров [25]. Так, пираклостробин увеличивал содержание сахаров в стеблях, листьях и плодах томата [26]. Крезоксим-метил увеличивал в листьях люцерны содержание рамнозы при нормальных условиях выращивания, но не оказывал влияния на ее содержание в условиях засухи [13]. И наоборот, данный препарат не оказывал влияния на содержание фруктозы и глюкозы при нормальных условиях, но увеличивал его при засухе так же, как и содержание мальтозы. Однако было отмечено, что при другом виде стресса – засолении, крезоксим-метил не влиял на содержание саха-

ров [13]. Можно предположить, что наблюдаемое нами более высокое содержание сахаров в побегах этиолированных проростков пшеницы, выращенных на растворе азоксистробина, наряду с его рост-ингибирующим действием будет оказывать благоприятное действие на формирование механизмов устойчивости к низкой температуре. Механизм снижения расхода сахаров или их накопления в растительных тканях под действием азоксистробина еще предстоит выяснить.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Было определено влияние азоксистробина на рост побегов и корней, жизнеспособность клеток побегов и корней и относительное содержание сахаров в побегах этиолированных проростков озимой пшеницы. Фунгицид оказывал концентрационнозависимое ингибирующее действие на рост побегов и корней, которое не со-

проводилось снижением жизнеспособности клеток. При этом было установлено увеличение относительного содержания сахаров в тканях побегов при концентрации азоксистробина 10 мкМ. Замедление процессов роста и накопление водорастворимых углеводов в клетках являются важными факторами для формирования устойчивости растений к действию низких температур. Необходимы дальнейшие исследования по выявлению физиологических и биохимических эффектов действия азоксистробина и его роли в формировании холодо- и морозоустойчивости злаков. Знание об особенностях влияния стробилуринов на растения позволит использовать препараты на их основе не только как средства защиты от грибковых заболеваний, но и как вещества, оказывающие комплексное воздействие на рост и развитие растений, повышение их устойчивости.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Shahid M., Ahmed B., Zaidi A., Khan M.S. Toxicity of fungicides to *Pisum sativum*: a study of oxidative damage, growth suppression, cellular death and morpho-anatomical changes // RSC Advances. 2018. Vol. 8. P. 38483–38498. <https://doi.org/10.1039/c8ra03923b>
2. Ahmed A.M., Heikal M.D., Hindawy O.S. Side effects of benomyl (fungicide) treatments on sunflower, cotton and cowpea plants // Phyton. 1983. Vol. 23. Issue 2. P. 185–195.
3. Корсукова А.В., Боровик О.А., Грабельных О.И., Дорофеев Н.В., Побежимова Т.П., Войников В.К. Повышение холодостойкости проростков яровой пшеницы при обработке семян тебуконазолом // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2015. N 4. С. 30–36.
4. Korsukova A.V., Borovik O.A., Grabelnych O.I., Voinikov V.K. The tebuconazole-based protectant of seeds "Bunker" induces the synthesis of dehydrins during cold hardening and increases the frost resistance of wheat seedlings // Journal Stress Physiology & Biochemistry. 2015. Vol. 11. Issue 4. P. 118–127.
5. Korsukova A.V., Gornostai T.G., Grabelnych O.I., Dorofeev N.V., Pobezhimova T.P., Sokolova N.A., et al. Tebuconazole regulates fatty acid composition of etiolated winter wheat seedlings // Journal Stress Physiology & Biochemistry. 2016. Vol. 12. Issue 2. P. 72–79.
6. Побежимова Т.П., Корсукова А.В., Дорофеев Н.В., Грабельных О.И. Физиологические эффекты действия на растения фунгицидов триазольной природы // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2019. Т. 9. N 3. С. 461–476. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2019-9-3-461-476>
7. Bartlett D.W., Clough J.M., Godwin J.R., Hall A.A., Hamer M., Parr-Dobrzanski B. The strobilurin fungicides // Pest Management Science. 2002. Vol. 58. Issue 7. P. 649–662. <https://doi.org/10.1002/ps.520>
8. Grossmann K., Retzlaff G. Bioregulatory effects of the fungicidal strobilurin kresoxim-methyl in wheat (*Triticum aestivum*) // Pest Management Science. 1997. Vol. 50. Issue 1. P. 11–20. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9063\(199705\)50:1%3C11::AID-PS556%3E3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9063(199705)50:1%3C11::AID-PS556%3E3.0.CO;2-8)
9. Glaab J., Kaiser W.M. Increased nitrate reductase activity in leaf tissue after application of the fungicide kresoxim-methyl // Planta. 1999. Vol. 207. Issue 3. P. 442–448. <https://doi.org/10.1007/s004250050503>
10. Köhle H., Grossmann K., Jabs T., Gerhard M., Kaiser W., Glaab J., et al. Physiological effects of the strobilurin fungicide F 500 on plants // Modern fungicides and antifungal compounds III: 13th International Reinhardtsbrunn Symposium (Friedrichroda, May 14th–18th 2001). Bonn: Agroconcept, 2002. P. 61–74.
11. Zhang Y.-J., Zhang X., Chen C.-J., Zhou M.-G., Wang H.-C. Effects of fungicides JS399-19, azoxystrobin, tebuconazole and carbendazim on the physiological and biochemical indices and grain yield of winter wheat // Pesticide Biochemistry and Physiology. 2010. Vol. 98. Issue 2. P. 151–157. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2010.04.007>
12. Liang S., Xu X., Lu Z. Effect of azoxystrobin fungicide on the physiological and biochemical indices and ginsenoside contents of ginseng leaves // Journal of Ginseng Research. 2018. Vol. 42. Issue 2. P. 175–182. <https://doi.org/10.1016/j.jgr.2017.02.004>
13. Filippou P., Antoniou C., Obata T., Van Der Kelen K., Harokopos V., Kanetis L., et al. Kresoxim-methyl primes *Medicago truncatula* plants against abiotic stress factors via altered reactive oxygen and nitrogen species signalling leading to downstream transcriptional and metabolic readjustment // Journal of Experimental Botany. 2016. Vol. 67. Issue 5. P. 1259–1274. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv516>

14. Nason M.A., Farrar J., Bartlett D. Strobilurin fungicides induce changes in photosynthetic gas exchange that do not improve water use efficiency of plants grown under conditions of water stress // *Pest Management Science*. 2007. Vol. 63. Issue 12. P. 1191–1200. <https://doi.org/10.1002/ps.1443>

15. Pohanish R.P. *Sittig's handbook of pesticides and agricultural chemicals*. 2 ed. Norwich: William Andrew Publishing, Elsevier, 2015. 1006 p.

16. Куперман Ф.М., Моисейчик В.А. Выпревание озимых культур. Л.: Гидрометеоздат, 1977. 168 с.

17. Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 352 с.

18. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. Тимирязевские чтения. Сер. 64. М.: Наука, 2003. 54 с.

19. Yamori W., Kogami H., Masuzawa T. Freezing tolerance in alpine plants as assessed by the FDA-staining method // *Polar Bioscience*. 2005. Vol. 18. P. 73–81.

20. Lu T., Zhu Y., Xu J., Ke M., Zhang M., Tan C., et al. Evaluation of the toxic response induced by azoxystrobin in the non-target green alga *Chlorella pyrenoidosa* // *Environmental Pollution*. 2018. Vol. 234. P. 379–388. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.11.081>

21. Shen Y.-F., Liu L., Gong Y.-X., Zhu B., Liu G.-L., Wang G.-X. Potential toxic effect of trifloxystrobin on cellular microstructure, mRNA expression and antioxidant enzymes in *Chlorella vul-*

garis // *Environmental Toxicology and Pharmacology*. 2014. Vol. 37. Issue 3. P. 1040–1047. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2014.04.006>

22. Liu X., Wang Y., Chen H., Zhang J., Wang C., Li X., et al. Acute toxicity and associated mechanisms of four strobilurins in algae // *Environmental Toxicology and Pharmacology*. 2018. Vol. 60. P. 12–16. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2018.03.021>

23. Du B., Zhang Z., Liu W., Ye Y., Lu T., Zhou Z., et al. Acute toxicity of the fungicide azoxystrobin on the diatom *Phaeodactylum tricornutum* // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2019. Vol. 168. P. 72–79. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.10.074>

24. Dias M.C. Phytotoxicity: an overview of the physiological responses of plants exposed to fungicides // *Journal of Botany*. 2012. Vol. 2012. Article ID 135479, 4 p. <https://doi.org/10.1155/2012/135479>

25. Ma Q.-J., Sun M.-H., Lu J., Liu Y.-J., Hu D.-G., Hao Y.-J. Transcription factor AREB₂ is involved in soluble sugar accumulation by activating sugar transporter and amylase genes // *Plant Physiology*. 2017. Vol. 174. Issue 4. P. 2348–2362. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00502>

26. Marek J., de Azevedo D., Ono E.O., Rodrigues J.D., Faria C.M.D.R. Photosynthetic and productive increase in tomato plants treated with strobilurins and carboxamides for the control of *Alternaria solani* // *Scientia Horticulturae*. 2018. Vol. 242. Issue 12. P. 76–89. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.07.028>

REFERENCES

1. Shahid M, Ahmed B, Zaidi A, Khan MS. Toxicity of fungicides to *Pisum sativum*: a study of oxidative damage, growth suppression, cellular death and morpho-anatomical changes. *RSC Advances*. 2018;8:38483–38498. <https://doi.org/10.1039/c8ra03923b>

2. Ahmed AM, Heikal MD, Hindawy OS. Side effects of benomyl (fungicide) treatments on sunflower, cotton and cowpea plants. *Phyton*. 1983;23(2):185–195.

3. Korsukova AV, Borovik OA, Grabelnych OI, Dorofeev NV. Increase of cold resistance of spring wheat seedlings by the tebuconazole treatment of the seeds. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2015;4:30–36. (In Russian)

4. Korsukova AV, Borovik OA, Grabelnych OI, Voinikov VK. The tebuconazole-based protectant of seeds “Bunker” induces the synthesis of dehydrins during cold hardening and increases the frost resistance of wheat seedlings. *Journal Stress Physiology & Biochemistry*. 2015;11(4):118–127.

5. Korsukova AV, Gornostai TG, Grabelnych OI, Dorofeev NV, Pobezhimova TP, Sokolova NA, et al. Tebuconazole regulates fatty acid composition of etiolated winter wheat seedlings. *Journal Stress*

Physiology & Biochemistry. 2016;12(2):72–79.

6. Pobezhimova TP, Korsukova AV, Dorofeev NV, Grabelnych OI. Physiological effects of triazole fungicides in plants. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2019; 9(3):461–476. (In Russian) <https://doi.org/10.2128/5/2227-2925-2019-9-3-461-476>

7. Bartlett DW, Clough JM, Godwin JR, Hall AA, Hamer M, Parr-Dobrzanski B. The strobilurin fungicides. *Pest Management Science*. 2002;58(7):649–662. <https://doi.org/10.1002/ps.520>

8. Grossmann K, Retzlaff G. Bioregulatory effects of the fungicidal strobilurin kresoxim-methyl in wheat (*Triticum aestivum*). *Pest Management Science*. 1997;50(1):11–20. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9063\(199705\)50:1%3C11::AID-PS556%3E3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9063(199705)50:1%3C11::AID-PS556%3E3.0.CO;2-8)

9. Glaab J, Kaiser WM. Increased nitrate reductase activity in leaf tissue after application of the fungicide kresoxim-methyl. *Planta*. 1999;207(3):442–448. <https://doi.org/10.1007/s004250050503>

10. Köhle H, Grossmann K, Jabs T, Gerhard M, Kaiser W, Glaab J, et al. Physiological effects of the strobilurin fungicide F 500 on plants. In: *Modern fungicides and antifungal compounds III: 13th International Reinhardtsbrunn Symposium*, Friedrichroda, May

14–18 2001, Bonn: Agroconcept; 2002. p. 61–74.

11. Zhang Y-J, Zhang X, Chen C-J, Zhou M-G, Wang H-C. Effects of fungicides JS399-19, azoxystrobin, tebuconazole and carbendazim on the physiological and biochemical indices and grain yield of winter wheat. *Pesticide Biochemistry and Physiology*. 2010;98(2):151–157. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2010.04.007>

12. Liang S, Xu X, Lu Z. Effect of azoxystrobin fungicide on the physiological and biochemical indices and ginsenoside contents of ginseng leaves. *Journal of Ginseng Research*. 2018;42(2):175–182. <https://doi.org/10.1016/j.jgr.2017.02.004>

13. Filippou P, Antoniou C, Obata T, Van Der Kelen K, Harokopos V, Kanetis L, et al. Kresoxim-methyl primes *Medicago truncatula* plants against abiotic stress factors via altered reactive oxygen and nitrogen species signalling leading to downstream transcriptional and metabolic readjustment. *Journal of Experimental Botany*. 2016;67(5):1259–1274. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv516>

14. Nason MA, Farrar J, Bartlett D. Strobilurin fungicides induce changes in photosynthetic gas exchange that do not improve water use efficiency of plants grown under conditions of water stress. *Pest Management Science*. 2007;63(12):1191–1200. <https://doi.org/10.1002/ps.1443>

15. Pohanish RP. *Sittig's handbook of pesticides and agricultural chemicals*. 2nd ed. Norwich: William Andrew Publishing, Elsevier; 2015. 1006 p.

16. Kuperman FM, Moiseichik VA. *Damping out of winter crops*. Leningrad. Gidrometeoizdat; 1977. 168 p. (In Russian)

17. Tumanov II. *Plant physiology of hardening and frost resistance*. Moscow. Nauka; 1979. 352 p. (In Russian)

18. Trunova TI. The plant and low temperature stress. In: *Timiryazevskie chteniya. Ser. 64*. Moscow: Nauka; 2003. 54 p. (In Russian)

19. Yamori W, Kogami H, Masuzawa T. Fre-

ezing tolerance in alpine plants as assessed by the FDA-staining method. *Polar Bioscience*. 2005;18:73–81.

20. Lu T, Zhu Y, Xu J, Ke M, Zhang M, Tan C, et al. Evaluation of the toxic response induced by azoxystrobin in the non-target green alga *Chlorella pyrenoidosa*. *Environmental Pollution*. 2018;234:379–388. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.11.081>

21. Shen Y-F, Liu L, Gong Y-X, Zhu B, Liu G-L, Wang G-X. Potential toxic effect of trifloxystrobin on cellular microstructure, mRNA expression and antioxidant enzymes in *Chlorella vulgaris*. *Environmental Toxicology and Pharmacology*. 2014;37(3):1040–1047. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2014.04.006>

22. Liu X, Wang Y, Chen H, Zhang J, Wang C, Li X, et al. Acute toxicity and associated mechanisms of four strobilurins in algae. *Environmental Toxicology and Pharmacology*. 2018;60:12–16. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2018.03.021>

23. Du B, Zhang Z, Liu W, Ye Y, Lu T, Zhou Z, et al. Acute toxicity of the fungicide azoxystrobin on the diatom *Phaeodactylum tricoratum*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2019;168:72–79. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.10.074>

24. Dias MC. Phytotoxicity: an overview of the physiological responses of plants exposed to fungicides. *Journal of Botany*. 2012;2012. Article ID 135479, 4 p. <https://doi.org/10.1155/2012/135479>

25. Ma Q-J, Sun M-H, Lu J, Liu Y-J, Hu D-G, Hao Y-J. Transcription factor AREB₂ is involved in soluble sugar accumulation by activating sugar transporter and amylase genes. *Plant Physiology*. 2017;174(4):2348–2362. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00502>

26. Marek J, de Azevedo D, Ono EO, Rodrigues JD, Faria CMDR. Photosynthetic and productive increase in tomato plants treated with strobilurins and carboxamides for the control of *Alternaria solani*. *Scientia Horticulturae*. 2018;242(12):76–89. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.07.028>

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Бережная Екатерина Владиславовна, аспирант, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН; 664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132, Российская Федерация, ✉ e-mail: ekaterina809@mail.ru

Корсукова Анна Викторовна, к.б.н., младший научный сотрудник Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН; 664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132, Российская Федерация, e-mail: avkorsukova@gmail.com

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Ekaterina V. Berezhnaya, Postgraduate Student, Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, 132, Lermontov St., Irkutsk, 664033, Russian Federation, ✉ e-mail: ekaterina809@mail.ru

Anna V. Korsukova, Cand. Sci. (Biology), Junior Researcher, Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS; 132, Lermontov St., Irkutsk, 664033, Russian Federation, e-mail: avkorsukova@gmail.com

Федотова Ольга Андреевна,
к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН;
664033, и. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
e-mail: ol.borovik@mail.ru

Дорофеев Николай Владимирович,
к.б.н., заместитель директора по прикладной
и инновационной работе,
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН;
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132, Рос-
сийская Федерация,
e-mail: nikolay.v.dorofeev@gmail.com

Грабельных Ольга Ивановна,
д.б.н., доцент, главный научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация;
профессор,
Иркутский государственный университет,
664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1,
Российская Федерация,
e-mail: grolga@sifibr.irk.ru

Заявленный вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад
в подготовку публикации.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта
интересов.

*Все авторы прочитали и одобрили оконча-
тельный вариант рукописи.*

*Статья поступила в редакцию 19.05.2020;
одобрена после рецензирования 02.10.2020;
принята к публикации 30.11.2020.*

Olga A. Fedotova,
Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS;
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
e-mail: ol.borovik@mail.ru

Nikolay V. Dorofeev,
Cand. Sci. (Biology), Deputy Director
for Applied and Innovative Work,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS;
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
e-mail: nikolay.v.dorofeev@gmail.com

Olga I. Grabelnych,
Dr. Sci. (Biology), Associate Professor,
Chief Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation;
Professor, Irkutsk State University,
1, K. Marks St., Irkutsk, 664003,
Russian Federation,
e-mail: grolga@sifibr.irk.ru

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Conflict interests

The authors declare no conflict of interests re-
garding the publication of this article.

*The final manuscript has been read and approved
by all the co-authors.*

*The article was submitted 19.05.2020;
approved after reviewing 02.10.2020;
accepted for publication 30.11.2020.*