

Актуальные проблемы развития пищевых и биотехнологий Topical issues of development of food and biological technologies

Обзорная статья
УДК 630.165.3
DOI: 10.14529/food250401

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА КАК АРХИТЕКТОРЫ РЕДОКС-ПРОЦЕССОВ В ФОРМИРОВАНИИ СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТИ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА. ЧАСТЬ 1

А.М.Я. Кади, kadia@susu.ru

Южно-Уральский государственный университет, Челябинск, Россия

Аннотация. В статье представлены современные представления о роли активных форм кислорода (ROS) в регуляции экспрессии генов, ответственных за модификации гистонов у зерновых культур в условиях действия абиотических стрессов. Показано, что ROS выполняют не только деструктивную, но и сигнальную функцию, участвуя в формировании редокс-гомеостаза и адаптивных ответов растений. Рассмотрены механизмы генерации и утилизации ROS, их участие в регуляции транскрипционных каскадов и взаимодействие с антиоксидантной и гормональной системами. Особое внимание уделено взаимосвязи между редокс-сигнализацией и эпигенетическими изменениями, включая ацетилирование и метилирование гистонов, которые обеспечивают перестройку хроматиновой структуры и формирование стрессовой памяти. Работа обобщает экспериментальные данные о редокс-эпигенетической регуляции у пшеницы и других зерновых культур, показывая, что ROS-индуцированные эпигенетические модификации лежат в основе гибкости и наследуемости адапционных реакций. Дополнительно обсуждаются механизмы участия ROS в координации сигналов между клеточными органеллами, а также их роль в формировании системных адапционных ответов растений. Подчеркивается значение ROS как ключевого звена, связывающего метаболические, транскрипционные и хроматиновые уровни регуляции. Эпигенетическая сеть, управляемая ROS, представляет собой молекулярный компас для адаптации к стрессу и создания устойчивых к климату и высокоурожайных зерновых культур. Рассмотрение ROS как центрального узла окислительно-восстановительной регуляции открывает перспективы для целенаправленного управления редокс-эпигенетическими процессами в селекционных и биотехнологических стратегиях, направленных на повышение продуктивности и стрессоустойчивости растений в условиях глобального изменения климата.

Ключевые слова: реактивные формы кислорода (ROS); редокс-сигнализация; злаковые культуры; эпигенетическая регуляция; модификации гистонов; стрессовая память; адаптация растений

Благодарности. Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (РНФ) в рамках проекта 24-16-20028.

Для цитирования: Кади А.М.Я. Активные формы кислорода как архитекторы редокс-процессов в формировании стрессоустойчивости зерновых культур в условиях глобального изменения климата. Часть 1 // Вестник ЮУрГУ. Серия «Пищевые и биотехнологии». 2025. Т. 13, № 4. С. 5–11. DOI: 10.14529/food250401

Review article
DOI: 10.14529/food250401

REACTIVE OXYGEN SPECIES AS ARCHITECTS OF REDOX DYNAMICS AND ADAPTIVE POTENTIAL IN CEREAL CROPS UNDER GLOBAL CLIMATE CHANGE. PART I

A.M.Y. Kadi, *kadia@susu.ru*

South Ural State University, Chelyabinsk, Russia

Abstract. The article presents current insights into the role of reactive oxygen species (ROS) in regulating the expression of genes responsible for histone modifications in cereal crops under abiotic stress conditions. It is shown that ROS perform not only destructive but also essential signaling functions, participating in the maintenance of redox homeostasis and the orchestration of adaptive plant responses. The mechanisms of ROS generation and scavenging are analyzed, along with their involvement in the regulation of transcriptional cascades and their interactions with antioxidant and hormonal systems. Special attention is given to the relationship between redox signaling and epigenetic modifications, including histone acetylation and methylation, which drive chromatin remodeling and the establishment of stress memory. The work summarizes experimental evidence on redox-epigenetic regulation in wheat and other cereals, demonstrating that ROS-induced epigenetic modifications underlie the flexibility and heritability of adaptive responses. Additionally, the mechanisms of ROS involvement in the coordination of inter-organellar signaling and systemic plant responses are discussed. The study emphasizes the significance of ROS as a key integrator linking metabolic, transcriptional, and chromatin-level regulation. The epigenetic network governed by ROS is proposed as a molecular compass guiding plant adaptation to stress and the development of climate-resilient, high-yielding cereal crops. Considering ROS as a central hub of redox regulation opens new perspectives for targeted manipulation of redox-epigenetic mechanisms within breeding and biotechnological strategies aimed at improving plant productivity and stress tolerance under global climate change.

Keywords: reactive oxygen species (ROS); redox signaling; cereal crops; epigenetic regulation; histone modifications; stress memory; plant adaptation

Acknowledgments. The research was carried out with the financial support of a grant from the Russian Science Foundation (RSF) within the framework of project 24-16-20028.

For citation: Kadi A.M.Y. Reactive oxygen species as architects of redox dynamics and adaptive potential in cereal crops under global climate change. Part I. *Bulletin of the South Ural State University. Ser. Food and Biotechnology*, 2025, vol. 13, no. 4, pp. 5–11. (In Russ.) DOI: 10.14529/food250401

Введение

Зерновые культуры являются краеугольным камнем обеспечения продовольственной безопасности и адаптации к глобальным изменениям климата [1]. Зерновые культуры, такие как рис (*Oryza sativa*), пшеница (*Triticum aestivum*), кукуруза (*Zea mays*), ячмень (*Hordeum vulgare*), сорго (*Sorghum bicolor*) и просо в совокупности обеспечивают более половины калорийности пищи, потребляемой человечеством [2, 3]. Помимо своей питательной роли, эти культуры являются основой экономической стабильности в мире за счет формирования рационов кормления скота и биологических материалов для промыш-

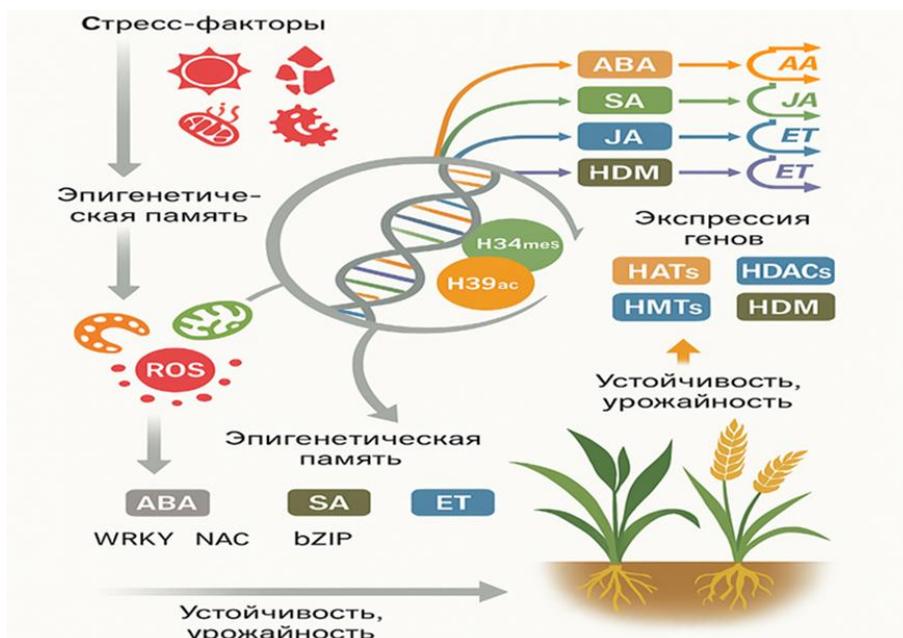
ленного сектора [4, 5]. Их продуктивность напрямую определяет устойчивость продовольственных систем в условиях роста населения, урбанизации и сокращения пахотных земель [6]. Однако поддержание и повышение урожайности зерновых в условиях быстро меняющихся климатических условий остается одним из определяющих факторов благополучия и экономической устойчивости территорий [6, 7]. Современное сельское хозяйство сталкивается с одновременным давлением абиотических стрессоров – в частности, засухи, засоления, экстремальных температур и дефицита питательных веществ – и биотических ограничений, включая патогены и вреди-

телей [8, 9]. Эти факторы нарушают клеточный окислительно-восстановительный гомеостаз и метаболический баланс, провоцируя избыточное образование реактивных форм кислорода (ROS) в хлоропластах, митохондриях и пероксисоме, которая содержит ферменты, участвующие в окислительно-восстановительных реакциях [6, 10]. В то время как низкие уровни ROS выступают в качестве ключевых сигнальных молекул, их чрезмерное накопление приводит к окислительному повреждению липидов, нуклеиновых кислот и белков и как следствие – замедлению роста и потере урожая [8, 11]. Усиление глобального изменения климата ускоряет образование ROS за счет усиленного фотодыхания растений, в то время как засуха и засоление ограничивают ассимиляцию CO₂ и транспорт электронов, усугубляя окислительный стресс [7, 9]. Таким образом, тонкое равновесие между генерацией и сжиганием ROS является центральным фактором, определяющим устойчивость к стрессу и продуктивность у злаков [9, 10].

Накопленные данные свидетельствуют о том, что ROS являются не просто побочными продуктами стресса, а выступают в качестве регуляторов эпигенетического механизма [2, 5]. Чувствительные к окислительным реакци-

ям факторы транскрипции, сигнальные киназы и гистон-модифицирующие ферменты образуют взаимосвязанные сети, которые преобразуют окислительные сигналы в изменения на уровне хроматина [4, 6]. Такое ROS-опосредованное эпигенетическое перепрограммирование (см. рисунок) определяет метаболические сдвиги, гормональные перекрестные связи и пластичность развития, в итоге формируя морфологические и биохимические фенотипы растений [12]. Среди зерновых культур пшеница представляет собой убедительную модель для изучения эпигенетической модуляции под действием ROS благодаря своему сложному геному, широкому экологическому распространению и центральной роли в мировом питании [10].

Производство пшеницы сталкивается с серьезными ограничениями, связанными с жарой, засухой и засолением, все из которых провоцируют окислительный дисбаланс [10]. Недавние транскриптомные и эпигеномные исследования показали, что пшеница отвечает на ROS-индуцирующие стрессы дифференциальной экспрессией генов, кодирующих ацетилтрансферазы гистонов (HATs), деацетилазы гистонов (HDACs), метилтрансферазы гистонов (HMTs) и деметилазы (HDMs) [12, 13]. Эти изменения совпадают с изменением экспрес-



Схематическое представление роли активных форм кислорода (ROS) в формировании эпигенетической памяти и стрессоустойчивости злаков. ROS, взаимодействуя с гормональными и эпигенетическими регуляторами (HATs, HDACs, HMTs, HDMs), модулируют экспрессию генов, обеспечивающих адаптацию и повышение урожайности

сии антиоксидантных ферментов и генов биосинтеза фитогормонов, что указывает на интегративную регуляторную систему [13, 15].

Кроме того, пшеница демонстрирует феномен стрессовой памяти, когда предшествующее воздействие окислительного стресса или засухи закладывает основу для будущих реакций [11, 16]. Это состояние «праймирования» было связано с постоянными метками гистонов, в частности H3K4me3 и H3K9ac, в локусах, реагирующих на стресс [17]. Подобные находки означают, что ROS-индуцированные сигнатуры хроматина могут лежать в основе как непосредственной толерантности, так и трансгенерационной адаптации, представляя собой эпигенетический путь для улучшения сельскохозяйственных культур за пределами традиционной селекции [18]. Учитывая совпадающую роль ROS, модификаций гистонов и фитогормональной сигнализации в определении последствий стресса для растений, крайне необходимо комплексное понимание этих сетей [2, 5]. В данном обзоре обобщены современные представления о том, как ROS регулируют экспрессию генов модификации гистонов в зерновых – с акцентом на пшеницу – и как это влияет на фитогормоны, эпигенетическое перепрограммирование и фенотипические характеристики [3]. Соединяя молекулярную сигнализацию с морфологическими и биохимическими проявлениями, эта работа направлена на определение ROS-эпигенетической-гормональной оси как центральной детерминанты устойчивости к стрессу и оптимизации урожайности у зерновых [5].

Реактивные формы кислорода (ROS) в растениях и их сигнальные роли. Общие механизмы образования ROS

Реактивные формы кислорода (ROS) – это высокореактивные производные молекулярного кислорода, играющие двойную роль: при низких концентрациях они служат сигнальными посредниками, а при избытке – цитотоксичными агентами [6–8]. В злаковых культурах (пшеница, рис, кукуруза) ROS образуются постоянно в различных компартментах – хлоропластах, митохондриях, пероксисомах и апопласте [8–10].

Основные типы – супероксидный анион (O_2^-), перекись водорода (H_2O_2), гидроксильный радикал ($\cdot OH$) и синглетный кислород (1O_2) – возникают преимущественно в фото-

синтетических и дыхательных электронно-транспортных цепях [8–11].

Редокс-гомеостаз поддерживается антиоксидантными ферментами (SOD, CAT, APX) и низкомолекулярными компонентами (аскорбат, глутатион, каротиноиды) [10–14].

Нарушение этого баланса вызывает окислительный стресс, повреждение мембран, ДНК и белков [6, 8, 13].

Тем не менее растения, включая злаки, используют временные всплески ROS в качестве сигнальных импульсов, активирующих адаптивные генетические сети [5, 10, 15].

ROS как интеграторы восприятия стресса у злаков

ROS действуют как ранние мессенджеры, соединяя сигналы окружающей среды с транскрипционными и гормональными ответами [6, 7, 8]. Во время засухи и теплового стресса хлоропласты генерируют H_2O_2 через фотодыхательную активность гликолат-оксидазы, а митохондрии усиливают поток электронов, повышая уровень ROS [8, 16].

У риса NADPH-оксидаза OsRbohB опосредует апопластический окислительный взрыв, активируя ABA-респонсивные факторы ABF и AREB [9, 17]. Аналогично, у пшеницы засуха вызывает накопление H_2O_2 и усиливает экспрессию TaCAT1 и TaSOD2, поддерживая фотосистему и формирование зерна [18, 19]. При солевом стрессе ROS функционируют как вторичные мессенджеры в Ca^{2+} -зависимой сигнализации: у кукурузы ZmRbohD активирует Ca^{2+} -каналы и MAPK-каскады, регулируя гены антиоксидантов и ионного гомеостаза [20–22]. Кроме того, контролируемое образование ROS улучшает баланс Na^+/K^+ и осмотическую адаптацию у устойчивых генотипов [21, 23]. В биотических взаимодействиях (например, при инфекции *Blumeria graminis* у ячменя или *Magnaporthe oryzae* у риса) окислительный взрыв в апопласте запускает лигнификацию, отложение каллозы и гибель клеток в зоне контакта с патогеном, ограничивая его распространение [24, 25]. Таким образом, ROS интегрируют абиотические и биотические сигналы, служа универсальным регулятором роста, иммунитета и адаптации.

Сенсинг ROS и нисходящая сигнализация

Механизм, с помощью которого растения воспринимают ROS, включает как прямое окисление сенсорных белков, так и опосредо-

ванные окислительно-восстановительными процессами посттрансляционные модификации [6, 9]. У злаков окисление цистеина факторов транскрипции, таких как семейства WRKY, NAC и ZAT, действует как молекулярный переключатель, контролирующий активацию стрессовых генов [16, 18].

Например, в рисе H_2O_2 -индуцированное окисление OsWRKY30 усиливает его ДНК-связывающую активность с промоторами, реагирующими на стресс [17]. H_2O_2 также диффундирует через мембраны посредством аквапоринов (PIPs), обеспечивая распространение окислительных сигналов от клетки к клетке [7, 19]. Эта волна ROS, впервые описанная в Arabidopsis, была продемонстрирована в кукурузе, где системное перемещение H_2O_2 координирует акклиматизацию дистальных тканей при тепловом стрессе [7]. Взаимодействие между ROS и потоками Ca^{2+} является еще одной консервативной особенностью: окислительная активация каналов Ca^{2+} запускает быстрое фосфорилирование MAPK, что приводит к транскрипционной активации защитных и антиоксидантных генов [22].

Перекрестное взаимодействие между ROS и фитогормональными сетями

Сигнализация ROS в злаках тесно интегрирована с фитогормонами, включая абсцизовую кислоту (ABA), жасмоновую кислоту (JA), салициловую кислоту (SA) и этилен (ET) [10, 21]. Во время засухи закрытие stom, вызванное АБА, облегчается за счет ROS, генерируемой сторожевыми клетками через гомологи RbohF в пшенице и рисе [10, 24]. Обратная связь ROS-ABA обеспечивает точную регуляцию stomатита и эффективность водопотребления [10, 17].

Напротив, во время атаки патогенов SA и JA координируют с ROS экспрессию защитных генов, в то время как этилен модулирует сжигание ROS для предотвращения чрезмерного повреждения [19]. Примечательно, что гормон-ROS также взаимодействует с эпигенетической регуляцией. У кукурузы ROS-опосредованная индукция гистон-ацетилтрансферазы *ZmHAC1* при солевом стрессе изменяет доступность хроматина в промоторах, реагирующих на АВА и JA [14]. Такая взаимозависимость подчеркивает, что окислительно-восстановительный статус связывает восприятие окружающей среды и экспрессию генов на эпигенетическом уровне [18].

Баланс гомеостаза ROS для устойчивости к стрессу у злаков

Для оптимальной адаптации злаки должны поддерживать динамический баланс между генерацией и утилизацией ROS [8]. Чрезмерная детоксикация может подавлять сигнализацию, в то время как неконтролируемая ROS приводит к необратимому окислительному повреждению [6, 8]. У пшеницы сверхэкспрессия *TaNAC69* повышает устойчивость к засухе за счет тонкой настройки гомеостаза ROS и антиоксидантной активности [25]. Аналогичным образом, линии риса с повышенной экспрессией *OsAPX1* демонстрируют улучшенное восстановление после теплового стресса благодаря контролируемому потоку ROS [18]. Интеграция молекулярных, биохимических и фенотипических данных показывает, что умеренное накопление ROS в условиях стресса действует как сигнал «прайминга», который готовит злаковые растения к будущим испытаниям [10, 15]. Это явление, называемое окислительным праймингом, часто приводит к устойчивым меткам ацетилирования гистонов в генах, связанных со стрессом, связывая сигнализацию ROS непосредственно с динамикой хроматина [19]. Такие выводы подчеркивают двойственную природу ROS – как опасную, так и перспективную – и показывают, как злаки используют окислительно-восстановительные сигналы для баланса роста, защиты и продуктивности [23].

Совокупность результатов показывает, что ROS не только сигнальные медиаторы, но и регуляторы эпигенетического ландшафта злаков. Модулируя экспрессию гистон-модифицирующих ферментов и состояние хроматина, они обеспечивают гибкость транскрипционных сетей и формируют долговременную стресс-память. Редокс-эпигенетический интерфейс становится ключевым механизмом адаптации зерновых к изменяющемуся климату и создаёт фундамент для новых биотехнологических подходов в селекции устойчивых и высокопродуктивных культур.

Заключение

Реактивные формы кислорода (ROS) играют фундаментальную роль в регуляции роста, метаболизма и адаптации злаков. Их двойственная природа – от сигнальных медиаторов до потенциальных агентов повреждения – определяет сложный баланс между защитой и продуктивностью растений. В ус-

ловиях абиотического и биотического стресса ROS интегрируют восприятие сигналов с транскрипционными и гормональными ответами, формируя сеть редокс-зависимых реакций.

Ключевым результатом является осознание того, что редокс-состояние напрямую связано с эпигенетической регуляцией: ROS контролируют активность гистон-модифицирующих ферментов, изменяют доступность хроматина и обеспечивают формирование стресс-

совой памяти. Этот механизм превращает ROS из простых побочных продуктов метаболизма в универсальные сигналы адаптации.

Эпигенетическая сеть, управляемая ROS, представляет собой молекулярный компас для адаптации к стрессу и создания устойчивых к климату и высокоурожайных зерновых культур. Понимание этих механизмов открывает перспективы для направленной селекции и редактирования генома, направленных на усиление природных адаптивных стратегий растений.

Список литературы / References

1. Plšková Z., Van Breusegem F., Kerchev P. Redox regulation of chromatin remodelling in plants. *Plant Cell & Environment*, 2024, vol. 47, no. 8, pp. 2780–2792. DOI: 10.1111/pce.14843.
2. Shriti S., Bhar A., Roy A. Unveiling the role of epigenetic mechanisms and redox signaling in alleviating multiple abiotic stress in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2024. Art. 1456414. DOI: 10.3389/fpls.2024.1456414.
3. Kaya C., Adamakis I.-D.S. Redox-Epigenetic Crosstalk in Plant Stress Responses. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, vol. 26, No. 15. Art. 7167. DOI: 10.3390/ijms26157167.
4. Wu W., Fan G. The role of epigenetics in plant pathogens interactions under the changing environments; A systematic review. *Plant Stress*, 2025, p. 100753. DOI: j.stress.2025.100753
5. Yu L. et al. Regulation of a single inositol 1-phosphate synthase homeologue by HSFA6B contributes to fibre yield maintenance under drought conditions in upland cotton. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, vol. 22, no. 10, pp. 2756–2772. DOI: 10.1111/pbi.14402.
6. Mittler R. et al. ROS signaling: the new wave?. *Trends in plant science*, 2011, vol. 16, no. 6, pp. 300–309. DOI: 10.1016/ 10.1016/j.tplants.2011.03.007.
7. Huang H. et al. Mechanisms of ROS regulation of plant development and stress responses. *Frontiers in plant science*, 2019, vol. 10, p. 800. DOI: 10.3389/fpls.2019.00800
8. Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant physiology and biochemistry*, 2010, vol. 48, no. 12, pp. 909–930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016.
9. Kaur N. et al. Crosstalk of Reactive Oxygen Species and Brassinosteroids in Plant Abiotic Stress Mitigation. *Jasmonates and Brassinosteroids in Plants*. CRC Press, 2022, pp. 59–64. DOI: 10.1201/9781003110651-5.
10. Wang X. et al. Heat priming induces trans-generational tolerance to high temperature stress in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2016, vol. 7, p. 501. DOI: 10.3389/fpls.2016.00501.
11. Chang Y., Zhao L., Zhang Y. Histone acetylation marks and transcriptional memory under drought priming in wheat. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2025, vol. 205, p. 108551. DOI: 10.1016/j.plaphy.2025.108551.
12. Ramakrishnan M. et al. Redox status of the plant cell determines epigenetic modifications under abiotic stress conditions and during developmental processes. *Journal of Advanced Research*, 2022, vol. 42, p. 99–116. DOI: 10.1016/j.jare.2022.04.007.
13. Han Z., Cao H., Li J. Redox control of histone-modifying enzyme complexes in cereals under drought. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2023, vol. 41, no. 5, pp. 612–626. DOI: 10.1007/s11105-023-01490-5.
14. Turgut-Kara N., Arıkan B., Celik H. Epigenetic memory and priming in plants. *Genetica*, 2020, vol. 148, no. 2, pp. 47–54. DOI: 10.1007/s10709-020-00093-4.
15. Zheng Y. Q. et al. Research advances in histone modification-regulated plant stress memory and defense priming. *Ying Yong Sheng tai xue bao= The Journal of Applied Ecology*, 2022, vol. 33, no. 3, pp. 844–854. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202202.039.

16. Wang G. F. et al. Characterization of rice NADPH oxidase genes and their expression under various environmental conditions. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, vol. 14, no. 5, pp. 9440–9458. DOI: 10.3390/ijms14059440
17. Yang S. et al. A stress-responsive bZIP transcription factor OsbZIP62 improves drought and oxidative tolerance in rice. *BMC Plant Biology*, 2019, vol. 19, no. 1, p. 260. DOI: 10.1186/s12870-019-1872-1
18. Yamaguchi N. Removal of H3K27me3 by JMJ proteins controls plant development and environmental responses in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, 2021, vol. 12, p. 687416. DOI: 10.3389/fpls.2021.687416
19. Park J., Kim S., Lee H. OsHAC701-mediated histone acetylation enhances SA-dependent immunity in rice. *Plant Cell Reports*, 2024, vol. 43, pp. 411–426. DOI: 10.1007/s00299-024-03101-2.
20. Rashid M. M. et al. Epigenetic regulation of salinity stress responses in cereals. *Molecular Biology Reports*, 2022, vol. 49, no. 1, pp. 761–772. DOI: 10.1007/s11033-021-06922-9.
21. Hasanuzzaman M. et al. Regulation of reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under salinity. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, vol. 22, no. 17, p. 9326. DOI: 10.3390/ijms22179326.
22. Foyer C.H., Noctor G. Oxidative signaling and chromatin state transitions in plants. *Annual Plant Reviews Online*, 2023, vol. 6, pp. 143–176. DOI: 10.1002/9781119312994.apr0715.
23. Wang Y. et al. Regulation of seed germination: ROS, epigenetic, and hormonal aspects. *Journal of Advanced Research*, 2025, vol. 71, pp. 107–125. DOI: 10.1016/j.jare.2024.06.001.
24. Fichman Y., Miller G., Mittler R. Whole-plant live imaging of reactive oxygen species. *Molecular Plant*, 2019, vol. 12, no. 9, pp. 1203–1210. DOI: 10.1016/j.molp.2019.06.003.
25. Tian Y., Zhang X., Liu J. ROS and Ca²⁺ signaling interplay in stress tolerance of wheat. *Plant Physiology Reports*, 2024, vol. 29, no. 1, pp. 32–44. DOI: 10.1007/s40502-024-00792-2.

Информация об авторе

Кади Аммар Мохаммад Яхья, ассистент кафедры «Пищевые и биотехнологии», Южно-Уральский государственный университет, Челябинск, Россия; kadia@susu.ru

Information about the author

Ammar M.Y. Kadi, Assistant at the Department of Food and Biotechnologies, South Ural State University, Chelyabinsk, Russia; kadia@susu.ru

Статья поступила в редакцию 14.10.2025
The article was submitted 14.10.2025