

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 577.355:582.663:58.032.3

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-183-193>

Поступила в редакцию 25.02.2026

Received 25.02.2026

Т. Н. Викс, Л. Ф. Кабашникова*Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь***ВЛИЯНИЕ ПАТОГЕННОГО ГРИБА *BIPOLARIS SOROKINIANA* (SACC.) SHOEM. НА ДЕГРАДАЦИЮ ХЛОРОФИЛЛА В ЛИСТЬЯХ ПРОРОСТКОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ (*HORDEUM VULGARE* L.)**

Аннотация. Изучение механизмов защитных реакций растений при патогенезе тесно связано с выяснением роли хлоропластов как внутриклеточных сенсоров, тонко реагирующих на внешние раздражители. Важным критерием оценки степени развития патологического процесса в растениях является количество хлорофилла, которое определяется балансом между процессами биосинтеза и распада молекул пигмента в растительной клетке. Объектом исследования являлись первые листья зеленых проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) пленчатого сорта белорусской селекции Рейдер. Проростки разного возраста (3-, 7- и 10-дневные) заражали спорами гриба *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. – возбудителя гельминтоспориоза и через 48 ч после инокуляции проводили анализ начальных стадий деградации хлорофилла по активности основного гидролитического фермента – хлорофиллазы и содержанию хлорофиллида и феофитина в первых листьях ячменя. Обнаружены онтогенетические различия процесса деградации фитолсодержащих хлорофилловых пигментов, а также возрастание активности хлорофиллазы и степени феофитинизации пигментов под влиянием патогенного гриба *B. sorokiniana*. Пигментные показатели, такие как содержание фитольных и бесфитольных форм хлорофилла и содержание феофитина, могут быть использованы в качестве критериев для ранней диагностики поражения растений ячменя грибным патогеном и для оценки степени инфекционного заражения.

Ключевые слова: хлорофилл, хлорофиллаза, феофитин, яровой ячмень, *Hordeum vulgare* L., гельминтоспориоз, *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem.

Для цитирования: Викс, Т. Н. Влияние патогенного гриба *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. на деградацию хлорофилла в листьях проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) / Т. Н. Викс, Л. Ф. Кабашникова // Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 183–193. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-183-193>

Tatsiana N. Viks, Liudmila F. Kabashnikova*Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus***THE EFFECT OF THE PATHOGENIC FUNGUS *BIPOLARIS SOROKINIANA* (SACC.) SHOEM ON CHLOROPHYLL DEGRADATION IN THE SEEDLINGS OF SPRING BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.)**

Abstract. The study of the mechanisms of plant defense reactions during pathogenesis is closely related to the elucidation of the role of chloroplasts as intracellular sensors that sensitively respond to external stimuli. An important criterion for assessing the severity of development of the pathological process in plants is the amount of chlorophyll, which is determined by the balance between the processes of biosynthesis and breakdown of pigment molecule in the plant cell. The objects of the study were the seedlings of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) chaffy variety Raider of Belarusian selection. Seedlings of different ages (3-, 7-, and 10-day-old) were infected with spores of the fungus *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem., the causative agent of helminthosporiosis. Forty-eight hours after inoculation, an analysis of the initial stages of chlorophyll degradation was carried out based on the activity of the main hydrolytic enzyme, chlorophyllase, and the content of chlorophyllide and pheophytin in the primary barley leaves. Ontogenetic differences in the degradation process of phytol-containing chlorophyll pigments, as well as an increase in chlorophyllase activity and the degree of pheophytinization of pigments under the influence of the pathogenic fungus *B. sorokiniana* were discovered. Pigment indicators such as the content of phytolic and non-phytolic forms of chlorophyll and the content of pheophytin can be used as criteria for the early diagnosis of barley plant damage by a fungal pathogen and for assessing the degree of degree of infection.

Keywords: chlorophyll, chlorophyllase, pheophytin, spring barley, *Hordeum vulgare* L., helminthosporiasis, *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem.

For citation: Viks T. N., Kabashnikova L. F. The effect of the pathogenic fungus *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. on chlorophyll degradation in the seedlings of spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 183–193 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-183-193>

Введение. Ячмень – одна из ключевых зерновых культур в Республике Беларусь [1]. Хорошая приспособляемость к различным агроклиматическим условиям способствовала распространению ячменя в климатических зонах с большими вариациями температурного режима в течение вегетационного периода. Сегодня по объемам производства ячмень входит в четверку ведущих зерновых культур в мире [2], и его посевные площади в Республике Беларусь, по данным на июль 2024 г., составляют 438,6 тыс. га. В последние годы на территории республики происходит постоянное увеличение посевных площадей озимого ячменя: в 2019 г. – 12 тыс. га, а в 2024 г. – 240 тыс. га [3].

Благодаря своему уникальному химическому составу и полезным свойствам ячмень приобретает все большую востребованность в пищевой промышленности и кулинарии. Зерно ячменя содержит белки и углеводы, включая β -глюкан, липиды, витамины и минералы, его используют для приготовления круп, кофе, муки, а также в производстве солода для пивоваренной, кондитерской и фармацевтической промышленности [4, 5].

Благодаря своим биологическим особенностям ячмень является ценной культурой в севообороте. Он хорошо адаптируется к изменяющимся климатическим условиям, устойчив к засухе, способен произрастать в холодных регионах, имеет короткий вегетационный период, что позволяет быстро получать урожай зерна [6].

Фитосанитарное состояние посевов – важнейший фактор, определяющий агроэкологические аспекты формирования урожая зерна ячменя высокого качества. Посевы ячменя поражаются грибами *Bipolaris sorokiniana*, видами родов *Fusarium*, *Pyrenophora teres*, *Cochliobolus sativus*, *Blumeria graminis* и др. [7–9]. В Беларуси на зерновых культурах доминирует фузариозно-гельминтоспориозная корневая гниль [10], возбудителем которой является гемибиотрофный гриб *B. sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, синоним – *Helminthosporium sativum*, который встречается в тканях и на поверхности растений, а также в почве. Инфицирование растения гельминтоспориозной корневой гнилью проходит в две фазы роста гриба: биотрофную, в ходе которой гифы гриба проникают в кутикулу и клеточную стенку живой растительной клетки, а также некротрофную, где гифы гриба попадают в мезофилл и приводят к гибели растения. При заражении растений ячменя грибом *B. sorokiniana* на листьях, стеблях и колосьях появляются темные или темно-серые пятна, которые, сливаясь, вызывают значительные повреждения растения и снижают фотосинтетическую активность листьев [11, 12].

На современном этапе изучение механизмов защитных реакций растений при патогенезе тесно связано с выяснением роли хлоропластов как внутриклеточных сенсоров, тонко реагирующих на внешние раздражители. Врожденный иммунитет (Pattern-Triggered Immunity, PTI) у растений обеспечивает развитие защитной реакции на атаку патогенов, что минимизирует их распространение и в ряде случаев предотвращает инфицирование растительных тканей без каких-либо видимых симптомов поражения [13].

При этом как у восприимчивых, так и у устойчивых сортов часто наблюдаются хлороз и некроз листьев, что связано с нарушением синтеза хлорофилла (Хл, международное обозначение – Chl) и/или его деградацией, а также с нарушением процессов поглощения световой энергии при фотосинтезе. Известно, что при активации иммунной защиты растений в ответ на инфицирование ингибируется биосинтез Хл как защитная реакция, обеспечивающая снижение энергетических затрат в растительной клетке [14]. Однако не всегда инфицирование растений приводит к уменьшению количества фотосинтетических пигментов. Некоторые гемибиотрофные грибы способны выделять специализированные эффекторные белки в клетки растений, создавая благоприятную среду для своего роста и развития, и только после этого начинают подавлять иммунитет растения-хозяина [15–17]. В этой связи проблема ранней диагностики заражения с учетом особенностей конкретного растительного организма и патогена приобретает высокую актуальность и значимость как в научном, так и в практическом аспектах. Важным критерием оценки степени развития патологического процесса в растениях является такой параметр состояния аппарата фотосинтеза, как количество фотосинтетических пигментов [18].

В настоящее время не до конца изучены скоростные ограничения распада Хл и регуляции катаболических ферментов при воздействии стрессовых факторов. Первичными продуктами деградации Хл являются либо водорастворимый хлорофиллид (Хлд, международное обозначение – Chlide),

который образуется путем удаления боковой цепи фитола из молекулы Хл, либо феофитин (Фео, международное обозначение – Pheo), образующийся в результате удаления иона магния из тетрапиррольного пигментного кольца [19].

Гидролитическое удаление фитольного хвоста считается ключевым этапом в различных физиологических процессах, таких как реутилизация Хл при восстановлении фотосистемы, цикл Хл при изменении размера антенн и расщепление Хл при старении листьев и созревании плодов [20]. Кроме того, фитол является компонентом токоферолов, основной формы необходимого для человека витамина Е, который образуется в результате гидролиза Хл. Однако истинный фермент, ответственный за отщепление фитола от молекулы Хл, до сих пор не найден. Хлорофиллаза (Хлаза, международное название – CLH), открытая более века назад, была первым ферментом, способным к дефитолизации *in vitro*, но ее роль в метаболизме Хл подвергается сомнению и остается предметом дискуссий. Недавно в результате генетических исследований были выявлены новые дефитилазы, а именно феофитиназа (Pheophytin Pheophorbide Hydrolase, PPH) и хлорофиллдефитилаза 1 (CLD1), что указывает на то, что дефитолизация в катаболизме Хл включает в себя различные компоненты и является более сложным процессом, чем считалось ранее. На основе гомологии последовательностей, субстратной специфичности и субклеточной локализации Хлазы, PPH и CLD1 относятся к разным типам дефитилаз, что побудило исследователей начать пересмотр существующих представлений о метаболизме Хл [20].

Хлаза – это Хл-Хлд-гидролаза (EC 3.1.1.14), фермент, который катализирует превращение Хл в Хлд. Выявлена специфическая активность Хлазы в растениях с различной окраской листьев, приспособленных к различному освещению, а также зависимость активности фермента от стадии развития растений [21, 22]. Долгое время Хлаза считалась первым ферментом, катализирующим деградиацию Хл в стареющих листьях [21, 23], поскольку ее активность коррелировала с пониженным содержанием Хл в стареющих листьях и в ответе на этилен во время созревания плодов. Однако активность Хлазы наблюдается как в зеленых, так и в зеленеющих проростках, что играет роль в обновлении Хл. Кроме того, активность Хлазы присутствует в оболочке хлоропластов [24]. Недавно было обнаружено, что Хлаза в *Arabidopsis* находится в развивающихся, а не в зрелых хлоропластах и играет роль в защите молодых листьев от долгосрочного фотоповреждения, катализируя синтез Хл в цикле восстановления фотосистемы II (ФС II) [20].

Несмотря на то что фермент Хлаза известен уже 100 лет, кодирующие его гены были найдены у *Arabidopsis* лишь в 1999 г. Геном *Arabidopsis* содержит два гена, кодирующие, как предполагается, белки Хлазы. AtCLH1 индуцируется во время атаки патогена и старении, тогда как изоформа AtCLH2 функционирует как конститутивный фермент, гидролизующий Хл [25]. Изначально Хлазу неоднократно обнаруживали во фракциях хлоропластов, а их активность связывали с фотосинтетическими мембранами. Однако AtCLH1 и AtCLH2, слитые с зеленым флуоресцентным белком (GFP), наблюдались вне хлоропластов, что подразумевает, что ни одна из изоформ AtCLH не локализуется в хлоропластах. Кроме того, было обнаружено, что субклеточная локализация CLH1-GFP у *Chlamydomonas reinhardtii* также была вне хлоропласта [26]. Более подробные исследования субклеточной локализации фермента были проведены позже, и было обнаружено, что нативные AtCLH1 и AtCLH2 находятся в эндоплазматическом ретикулуме и тонопласте [21].

Таким образом, исследование активности Хлазы дает возможность изучить некоторые механизмы адаптации пигментного аппарата к действию патогенов, так как ответная реакция растения на действие инфицирующего фактора может быть связана с изменением направленности действия ферментов, определяющих соотношение процессов синтеза и гидролиза Хл.

В функционирующем хлоропласте почти все формы Хл находятся в связанном с белками состоянии, что позволяет преобразовывать световую энергию в энергию химических соединений, поддерживающих метаболические процессы в растении. В настоящее время принято считать [27], что первичные процессы катаболизма Хл происходят в хлоропластах и начинаются с превращения Хл *b* в Хл *a*. После этого с участием низкомолекулярных хелатирующих агентов металлов ион магния (Mg^{2+}) удаляется из молекулы Хл *a* и образуется Фео *a*, который затем расщепляется с помощью фермента PPH, и образуются фитол и феофорбид *a* [28].

РРН – это локализованная в хлоропластах α/β -гидролаза с ключевым остатком серина в активном центре [29]. Отсутствие РРН у различных видов растений приводит к сохранению зеленого цвета листьев. Интересно, что мутанты РРН накапливают Фео *a in vivo*, тогда как *in vitro* было показано, что РРН специфически гидролизует Фео, не принимая Хл в качестве субстрата. Эта особенность обсуждается в литературе как способ биохимического разделения путей расщепления и биосинтеза Хл. Действительно, Хлд, продукт активности Хлазы, также является предпоследним промежуточным продуктом биосинтеза Хл. Таким образом, дехелатирование иона Mg^{2+} , предшествующее отщеплению фитола от молекулы Хл, биохимическим способом разделяет анаболический и катаболический пути метаболизма Хл. Кроме того, биотехнологическое искусственное направление CLN1 в хлоропласты *Arabidopsis* приводит к развитию апоптоза, зависящему от света, что указывает на то, что образование Хлд из Хл является высокофототоксичным [30]. Это объясняет необходимость использования РРН в качестве основного фермента гидролиза фитола во время расщепления Хл. Однако лежащий в основе молекулярный механизм, определяющий высокую субстратную специфичность РРН по отношению к Фео, остается неизвестным [29].

Анализ литературных данных показывает, что, несмотря на длительное исследование разрушения Хл, многие вопросы об активности Хлазы, роли Фео и Хлд как индикаторов стресса и потенциальных элементов защиты растений остаются без ответов.

В этой связи целью исследования являлось выяснение характера влияния патогенного гриба *B. sorokiniana* на деградацию хлорофилловых пигментов на разных этапах развития хлоропластов ячменя, что является важной научной задачей, направленной на раскрытие механизмов формирования иммунного ответа злаковых растений при гельминтоспориозе.

Объекты и методы исследования. В качестве объектов исследований использованы первые листья зеленых проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Рейдер белорусской селекции. Перед посевом зерна замачивали в растворе марганцевокислого калия в течение 10 мин. Проростки выращивали на сетках на водопроводной воде в климатической камере на полихроматическом белом свете ($120 \text{ мкмоль квантов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) с фотопериодом 16 ч свет/8 ч темнота, при температуре 22 °С. Интактные зеленые проростки ячменя разного возраста (3-, 7- и 10-дневные) обрабатывали суспензией, содержащей споры гриба *B. sorokiniana* (10^6 спор/мл) и анализировали через 48 ч после заражения (5-, 9- и 12-дневные). Контролем служили растения, обработанные дистиллированной водой.

Анализ степени инфицирования растений осуществляли визуально путем подсчета общего количества пораженных проростков в разных вариантах опыта. Для этого в каждом варианте использовали по 20 проростков, схожих в начале эксперимента по морфологическим параметрам.

Определение содержания Хл и Хлд проводили согласно модифицированному методу, изложенному в [31]. Листовые диски (0,2 г) гомогенизировали в предварительно охлажденной фарфоровой ступке фарфоровым пестиком в 6 мл 80%-го ацетона и центрифугировали в течение 6 мин на центрифуге TDL5M (Китай). Аликваты по 2 мл из каждого образца добавляли в центрифужные пробирки, содержащие 3 мл гексана и 0,5 мл 10 мМ КОН, перемешивали и центрифугировали для разделения фаз при $12\,000 \times g$ в течение 2 мин. Содержание Хл измеряли в гексановой фазе, а Хлд – в ацетоновой фазе спектрофотометрическим методом на спектрофотометре Solar UV-VIS PB 2201 (СОЛАР, Республика Беларусь) с использованием формул:

$$\text{Хл } a (\text{Хлд } a) = 12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645},$$

$$\text{Хл } b (\text{Хлд } b) [\text{мкг/мл}^{-1}] = 22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663},$$

где Хл *a* – содержание Хл *a* в мкг/мл⁻¹; Хл *b* – содержание Хл *b* в мкг/мл⁻¹; Хлд *a* – содержание Хлд *a* в мкг/мл⁻¹; Хлд *b* – содержание Хлд *b* в мкг/мл⁻¹; A_{663} – оптическая плотность при длине волны 663 нм; A_{645} – оптическая плотность при длине волны 645 нм.

Содержание фитольных и бесфитольных форм Хл выражали в пересчете на сырую массу листа.

Для определения активности Хлазы отбирали две навески, в первой из которых определяли содержание нативных фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов, как описано выше. Во второй навеске определяли содержание Хлд после действия Хлазы. Для этого листья растирали в 60%-м ацетоне в присутствии CaCO_3 и инкубировали в течение 1 ч в темноте. Реакцию останавливали добавлением 99,5%-го ацетона до конечной концентрации 80 %. Об активности Хлазы судили по количеству Хлд, образовавшегося в пробе после 1 ч инкубации в темноте, и выражали в процентах к общему содержанию зеленых пигментов в первой навеске.

Для определения содержания Фео *a* навески растительного материала по 25 мг растирали в фарфоровой ступке в 5 мл 90%-го ацетона. Определяли оптическую плотность при длинах волн 664 и 750 нм. Далее из экстрактов отбирали аликвоты по 2 мл и в них добавляли 0,1 мл 0,1 М HCl, перемешивали и измеряли оптическую плотность при длинах волн 665 и 750 нм. Содержание Хл *a* и Фео *a* определяли на спектрофлуориметре Solar CM 2206 (СОЛАР) и рассчитывали по формулам, предложенным в работе [32]:

$$C_{\text{Хл } a} = (((D_{664} - D_{750}) - (D_{665} - D_{750}))V_1) / 26,7V_2,$$

$$C_{\text{Фео } a} = ((1,7 \times (D_{665} - D_{750}) - (D_{664} - D_{750}))V_1) / 26,7V_2,$$

где $C_{\text{Хл } a}$, $C_{\text{Фео } a}$ – концентрация Хл *a* и Фео *a* (мг/мл); D_{664} , D_{665} , D_{750} – оптическая плотность при длинах волн 664, 665 и 750 нм; 26,7 – поправка на поглощение, равная произведению коэффициента поглощения для Хл *a* при 664 нм (11) и отношения, выражающего коррекцию на подкисление (2,43); V_1 и V_2 – объемы экстрактов до и после добавления HCl соответственно (мл).

Для статистической обработки данных использовали стандартные пакеты программ Excel 2021, SigmaPlot 16.0 и статистические методы, принятые в области биологических исследований [33].

Приведены средние значения из трех независимых экспериментов и их стандартные ошибки. Различия по сравнению с контролем считали достоверными при $p \leq 0,05$.

Результаты и их обсуждение. Проведен анализ изменения содержания суммарных бесфитольных форм хлорофилловых пигментов (Хлд *a* + Хлд *b*) на фоне изменения фитольных форм (Хл *a* + Хл *b*) в одних и тех же участках листа проростков ячменя сорта Рейдер разного возраста (табл. 1).

Проведенный анализ содержания фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов показал, что в здоровых проростках ячменя суммарное содержание фитольных форм (Хл *a* + Хл *b*) в листьях 5- и 9-дневного возраста практически не различалось, но увеличивалось более чем в 2 раза в 12-дневных растениях. По мере развития первого листа наблюдалось снижение содержания бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*): в 9-дневных листьях – в 2 раза, а в 12-дневных – в 6,3 раза по сравнению с молодыми 5-дневными листьями.

Таблица 1. Изменение содержания фитолсодержащих форм хлорофиллов (Хл *a* + Хл *b*) и бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*) в листьях проростков ярового ячменя сорта Рейдер при инфицировании *B. sorokiniana*

Table 1. Changes in the content of phytol-containing forms of chlorophyll (Chl *a* + Chl *b*) and phytol-free forms (Chlide *a* + Chlide *b*) in the leaves of spring barley seedlings of the Raider variety infected with *B. sorokiniana*

Возраст листа, дни	Вариант	(Хл <i>a</i> + Хл <i>b</i>), мг/г	(Хлд <i>a</i> + Хлд <i>b</i>), мг/г
5	Контроль	1,57 ± 0,02	0,38 ± 0,01
	<i>B. sorokiniana</i>	1,62 ± 0,01	0,27 ± 0,05
9	Контроль	1,58 ± 0,05	0,19 ± 0,01
	<i>B. sorokiniana</i>	1,43 ± 0,02*	0,25 ± 0,01*
12	Контроль	3,51 ± 0,11	0,03 ± 0,01
	<i>B. sorokiniana</i>	2,78 ± 0,05*	0,07 ± 0,02*

Примечание. Здесь и в табл. 2: * – различия достоверны между контролем и вариантом *B. sorokiniana* при $p \leq 0,05$.

Инфицирование проростков *B. sorokiniana* вызывало снижение фитолсодержащих форм пигментов на 10 % в зрелых 9-дневных листьях ячменя, а в стареющих 12-дневных – на 21 % по сравнению с соответствующим незараженным контролем. В то время как в 5-дневных молодых листьях количество фитолсодержащих форм (Хл *a* + Хл *b*) в пересчете на единицу сырой массы заметно не изменялось при инфицировании. Как известно, наибольшее количество фитола высвобождается в результате деградации Хл в условиях стресса, а также в процессе старения листьев [34]. Кроме того, установлено, что в ответ на инфицирование промежуточные продукты распада Хл генерируют накопление активных форм кислорода и реакцию гиперчувствительности в растительных тканях, что обеспечивает прямую защиту растительных клеток от инвазии фитопатогенов [17].

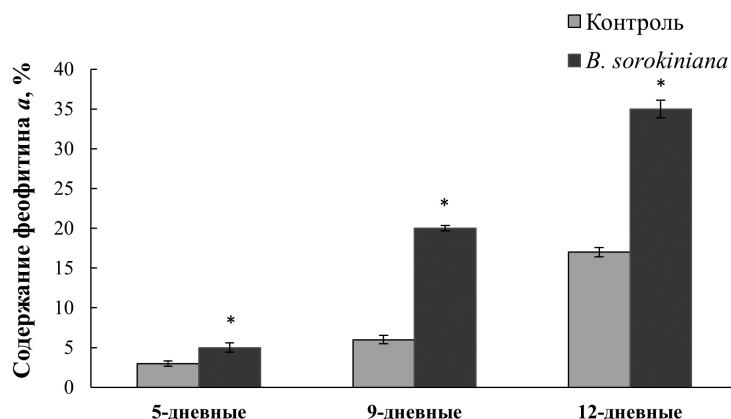
В зараженных 5-дневных листьях ячменя суммарное содержание бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*) также статистически значимо не отличалось от контрольных значений, что может быть связано с высокой метаболической активностью молодых растительных клеток. В инфицированных 9-дневных листьях наблюдалось увеличение содержания бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*) в 1,3 раза по сравнению со здоровыми растениями, а в 12-дневных листьях их содержание увеличивалось в 2,3 раза относительно контроля.

Одной из причин снижения содержания фитольных форм Хл в инфицированных листьях ячменя может быть повышение гидролитической активности фермента Хлазы, которая в зрелых 9-дневных проростках превышала контрольные значения в 1,8 раза, а в 5- и 12-дневных листьях – в 1,3 и 1,4 раза соответственно (табл. 2). При этом следует отметить существенное изменение активности фермента на поздних этапах развития здоровых проростков ячменя. Так, в молодых (5-дневных) и зрелых (9-дневных) листьях ячменя активность Хлазы различалась незначительно и составила 10,6 и 12,0 % соответственно, тогда как в 12-дневных проростках отмечено более чем двукратное снижение активности фермента, связанное, по-видимому, с процессом старения. Аналогичные результаты получены в работе [35], где показано снижение активности Хлазы с 10 % в 4-дневных проростках ячменя до 2 % – в 13-дневных. Предполагается, что активность Хлазы регулируется на уровне экспрессии генов, при этом этилен является наиболее эффективным индуктором биосинтеза этого фермента *de novo* как на уровне мРНК, так и на уровне синтеза белка [19]. Кажущееся противоречие наших данных с литературными в части индукции биосинтеза фермента при старении растений может быть связано с изменением локализации фермента в процессе развития растений, который был обнаружен в разных компартментах растительной клетки: эндоплазматическом ретикулуме, тилакоидах хлоропластов или вакуоли [21]. Кроме того, экспериментально было доказано [31], что сверхэкспрессия Хлазы, лишенной 21-й N-концевой аминокислоты (Ser147), которая присуща зрелому белку, приводит к значительному разрушению Хл и хлорозу листьев. Это дает основание предположить, что незрелая Хлаза проникает в хлоропласты по неканоническому механизму и лишена регуляторных ограничений полноразмерного белка. В мембранах хлоропластов происходит процессинг 21-й N-концевой аминокислоты посредством посттрансляционной регуляции, что ограничивает скорость катаболизма Хл.

Таблица 2. Активность Хлазы (% от контроля) в листьях ячменя сорта Рейдер при грибном заражении *B. sorokiniana*

Table 2. CHL activity (% of control) in the leaves of barley variety Raider under fungal infection with *B. sorokiniana*

Возраст, дни	Вариант	(Хл <i>a</i> + Хл <i>b</i>), мг/г	(Хлд <i>a</i> + Хлд <i>b</i>) после инкубации в темноте	Активность Хлазы, %
5	Контроль	1,57 ± 0,02	0,17 ± 0,01	10,6 ± 0,1
	<i>B. sorokiniana</i>	1,62 ± 0,01	0,22 ± 0,01*	13,8 ± 0,3*
9	Контроль	1,58 ± 0,05	0,19 ± 0,02	12,0 ± 1,1
	<i>B. sorokiniana</i>	1,43 ± 0,02*	0,30 ± 0,03*	21,04 ± 0,1*
12	Контроль	3,51 ± 0,11	0,15 ± 0,03	4,2 ± 0,3
	<i>B. sorokiniana</i>	2,78 ± 0,05*	0,16 ± 0,02	5,7 ± 0,1*



Влияние патогенного гриба *B. sorokiniana* на содержание Фео *a* в проростках ярового ячменя разного возраста (* – различия достоверны между контролем и вариантом *B. sorokiniana* при $p \leq 0,05$)

The effect of the pathogenic fungus *B. sorokiniana* on the content of Pheo *a* in the spring barley seedlings of different ages (* – differences are significant between the control and variant *B. sorokiniana* at $p \leq 0.05$)

На рисунке показаны результаты изменения степени феофитинизации Хл в проростках ячменя разного возраста в физиологических условиях и под влиянием патогена *B. sorokiniana*. Фео *a* является производным Хл *a* и накапливается в растении под действием стрессовых факторов разной природы. В литературе имеются данные о том, что умеренный стресс может усиливать деградацию Хл и в то же время запускать в растениях защитные механизмы, которые позволяют фотосинтетическому аппарату адаптироваться к изменяющимся условиям, не допуская деградации и распада пигментов до образования Фео [36].

В наших экспериментах установлено, что в инфицированных листьях ячменя происходило накопление Фео *a* на всех этапах развития проростков. Так, в молодых 5-дневных листьях содержание Фео *a* увеличилось в 1,7 раза по сравнению со здоровыми растениями. В зрелых 9-дневных и стареющих 12-дневных проростках степень феофитинизации возрастала в 3,3 раза (до 20 %) и в 2,1 раза (до 35 %) соответственно по сравнению с контролем. Степень феофитинизации, по-видимому, отражает также процесс старения проростков ячменя, поскольку в 12-дневных здоровых растениях содержание Фео *a* составило 17 %, что превышало в 2,8 и 5,7 раза этот уровень у 9-дневных и 5-дневных проростков соответственно. В целом, результаты анализа деградации Хл указывают на более высокую активность феофитинизации в зрелых и стареющих листьях как в здоровых, так и в инфицированных проростках ячменя.

Известно, что одним из показателей развития окислительного стресса в растительной клетке служит избыточное накопление Фео, который в нормальных условиях содержится в клетке в крайне низких концентрациях и выполняет функцию первичного акцептора электронов в ФС II [37]. Повышенное количество Фео является не просто показателем развития окислительного стресса, при котором происходит модификация молекул Хл с образованием безметалльных порфиринов, это также потенциально опасное состояние с точки зрения усиления развития окислительного стресса, поскольку Фео – мощный фотосенсибилизатор, способный на свету генерировать синглетный молекулярный кислород [38]. Обнаружение факта накопления Фео в листьях ячменя сорта Рейдер в условиях инфицирования фитопатогеном может указывать на активацию окислительных процессов в растительных клетках.

Заключение. Изучено влияние патогенного гриба *B. sorokiniana* на содержание фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов на разных этапах развития проростков ячменя. Установлено, что инфицирование патогеном не оказывало существенного влияния на содержание фитольных и бесфитольных форм пигментов в молодых 5-дневных листьях ячменя, тогда как в проростках 9- и 12-дневного возраста обнаружено снижение содержания фитолсодержащих форм (Хл *a* + Хл *b*) на фоне увеличения суммарного содержания бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*), что особенно сильно было выражено в стареющих 12-дневных листьях ячменя. Установлено,

что инфицирование приводит к увеличению активности Хлазы на всех изученных этапах развития проростков, однако наиболее высокая активность фермента была характерна для зрелых 9-дневных листьев ячменя.

Усиление накопления Фео *a* обнаружено в 9- и 12-дневных листьях ячменя по сравнению с 5-дневными проростками, что может быть связано с более поздними этапами развития первого листа. При этом заражение *B. sorokiniana* вызывало накопление Фео *a* в листьях независимо от возраста проростков. Проведенный анализ указывает на более высокую степень феофитинизации Хл с увеличением возраста проростков ячменя, которая еще больше усиливается в результате инфицирования грибным патогеном.

В целом полученные результаты выявили возрастные изменения начальных стадий деградации Хл в первых листьях ячменя и при инфицировании грибным патогеном *B. sorokiniana*. Обнаруженные особенности динамики фонда хлорофилловых пигментов в процессе развития первого листа создают научно-методические предпосылки для дальнейшего изучения механизмов формирования устойчивости ярового ячменя к гельминтоспориозу. Такие пигментные показатели, как содержание фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов и содержание Фео, могут быть использованы в качестве критериев для ранней диагностики поражения растений грибным патогеном и для оценки степени инфекционного заражения.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке БРФФИ (проект № B24M-010).

Авторы выражают благодарность сотрудникам Научно-практического центра НАН Беларуси по земледелию: А. А. Зубковичу, канд. с.-х. наук, руководителю отдела ячменя, за научную консультацию и предоставленный семенной материал сорта ярового ячменя Рейдер, а также Ю. А. Сущевичу, канд. с.-х. наук, заведующему лабораторией иммунитета, за предоставленную культуру гриба *B. sorokiniana* и консультации по его выращиванию и процедуре инокуляции растений.

Acknowledgements. The work was carried out with the financial support of the BRFFR (project No. B24M-010).

The authors express their gratitude to the staff of the Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Agriculture: Zubkovich A. A., Ph. D. (Agr.), the Head of the Barley Department, for scientific advice and provided seed material of the spring barley variety Raider, as well as Yu. A. Sushchevich, Ph. D. (Agr.), the Head of the Laboratory of Immunity for provided a culture of the fungus *B. sorokiniana* and advice on its cultivation and plant inoculation procedure.

Список использованных источников

1. Унифицированный классификатор ячменя *Hordeum* L. spp. / Ф. И. Привалов, И. С. Матыс, А. А. Зубкович [и др.]; НАН Беларуси, Науч.-практ. центр по земледелию. – Мн.: [б. и.], 2012. – 44 с.
2. Cold Conditioned: Discovery of Novel Alleles for Low-Temperature Tolerance in the Vavilov Barley Collection / A. H. Sallam, K. P. Smith, G. Hu [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2021. – Vol. 12. – Art. 800284. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.800284>
3. Сельское хозяйство Республики Беларусь, [2019–2023]: стат. буклет / редкол.: И. В. Медведева (пред.), Е. И. Кухаревич, Ж. Н. Василевская [и др.]. – Мн.: Нац. стат. ком. Респ. Беларусь, 2024. – 36 с.
4. Kumari, S. G. Barley / S. G. Kumari, K. M. Makkouk, A. Najar // *Viral Diseases of Field and Horticultural Crops* / ed. L. P. Awasthi. – London [et al.], 2023. – Ch. 6. – P. 55–61. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90899-3.00076-8>
5. Barley phytochemicals and health promoting benefits: A comprehensive review / R. Raj, R. Shams, V. K. Pandey [et al.] // *Journal of Agriculture and Food Research*. – 2023. – Vol. 14. – Art. 100677. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100677>
6. Root rots of spring barley, their harmfulness and the basic effective protection measures / L. V. Zhukova, S. V. Stankevych, V. P. Turenko [et al.] // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2019. – Vol. 9, N 2. – P. 232–238.
7. Изменение видового состава возбудителей листовых болезней ячменя в России и Беларуси / О. С. Афанасенко, Н. В. Мироненко, А. В. Анисимова [и др.] // *Современная микология в России: материалы III Междуна. микол. форума, Москва, 14–15 апр. 2015 г.* / Нац. акад. микологии; гл. ред. Ю. Т. Дьяков. – М., 2015. – Т. 5. – С. 5–7.
8. Видовой состав возбудителей болезней озимого ячменя / Л. Г. Коготко, А. В. Какшинцев, О. Ю. Баранов, Л. В. Можаровская // *Земледелие и растениеводство*. – 2019. – № 4. – С. 12–18.
9. Różewicz, M. The Most Important Fungal Diseases of Cereals – Problems and Possible Solutions / M. Różewicz, M. Wyzińska, J. Grabiński // *Agronomy*. – 2021. – Vol. 11, N 4. – Art. 714. <https://doi.org/10.3390/agronomy11040714>
10. Корневая гниль зерновых культур и роль инфицированности семян в ее развитии / А. Г. Жуковский, Н. А. Крупенько, С. Ф. Буга [и др.] // *Защита растений: сб. науч. тр. / редкол.: Л. И. Трепашко (гл. ред.), С. В. Сорока, С. Ф. Буга [и др.].* – Мн., 2018. – Вып. 42. – С. 84–95.
11. Wiewióra, B. The Infection of Barley at Different Growth Stages by *Bipolaris sorokiniana* and Its Effect on Plant Yield and Sowing Value / B. Wiewióra, G. Żurek // *Agronomy*. – 2024. – Vol. 14, N 6. – Art. 1322. <https://doi.org/10.3390/agronomy14061322>

12. Al-Sadi, A. M. *Bipolaris sorokiniana* – Induced Black Point, Common Root Rot, and Spot Blotch Diseases of Wheat: A Review / A. M. Al-Sadi // *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*. – 2021. – Vol. 11. – Art. 584899. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.584899>
13. Кабашникова, Л. Ф. Молекулярные механизмы взаимодействия растений и фитопатогенов: врожденный иммунитет / Л. Ф. Кабашникова // *Журнал Белорусского государственного университета. Экология*. – 2018. – № 2. – С. 26–37.
14. Cheaib, A. Responses to the Infection with Plant Pathogens / A. Cheaib, N. Killiny // *Molecular Plant-Microbe Interaction*. – 2025. – Vol. 38, N 1. – P. 9–29. <https://doi.org/10.1094/mpmi-05-24-0052-cr>
15. Challenges and progress towards understanding the role of effectors in plant-fungal interactions / M. Rafiqi, J. G. Ellis, V. A. Ludowici [et al.] // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2012. – Vol. 15, N 4. – P. 477–482. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.05.003>
16. Chloroplasts play a central role in plant defence and are targeted by pathogen effectors/ M. de Torres Zabala, G. Littlejohn, S. Jayaraman [et al.] // *Nature plants*. – 2015. – Vol. 1, N 6. – Art. 15074. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.74>
17. A fungal pathogen suppresses host leaf senescence to increase infection / Y. Li, X. Qu, W. Yang [et al.] // *Nature Communications*. – 2025. – Vol. 16, N 1. – Art. 2864. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-58277-5>
18. Кабашникова, Л. Ф. Прайминг защитных реакций в растениях при патогенезе: приобретенный иммунитет / Л. Ф. Кабашникова // *Журнал Белорусского государственного университета. Экология*. – 2020. – № 4. – С. 19–29.
19. Syvash, O. O. Regulation of chlorophyll degradation in plant tissues / O. O. Syvash, O. K. Zolotareva // *Biotechnologia Acta*. – 2017. – Vol. 10, N 3. – P. 20–30. <https://doi.org/10.15407/biotech.10.03.020>
20. Lin, Y.-P. Chlorophyll dephytylation in chlorophyll metabolism: a simple reaction catalyzed by various enzymes / Y.-P. Lin, Y.-Y. Charnng // *Plant Science*. – 2021. – Vol. 302, N 1. – Art. 110682. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110682>
21. Chlorophyllase, a Common Plant Hydrolase Enzyme with a Long History, Is Still a Puzzle / X. Hu, I. Khan, Q. Jiao [et al.] // *Genes*. – 2021. – Vol. 12, N 12. – Art. 1871. <https://doi.org/10.3390/genes12121871>
22. Тюлькова, Е. Г. Деградация хлорофилла в листьях овсяницы тростниковой (*Festuca arundinacea*) при действии летучих органических соединений и бенз(а)пирена / Е. Г. Тюлькова, Г. Е. Савченко, Л. Ф. Кабашникова // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. – 2022. – № 4. – С. 363–373.
23. Tanaka, A. Chlorophyll metabolism / A. Tanaka, R. Tanaka // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2006. – Vol. 9, N 3. – P. 248–255. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.03.011>
24. Chlorophyllase activity in green and non-green tissues of variegated plants / M. C.-M. Chen, P.-Y. Chao, M.-Y. Huang [et al.] // *South African Journal of Botany*. – 2012. – Vol. 81. – С. 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2012.04.004>
25. Сиваш, А. А. Катаболизм хлорофилла в растении / А. А. Сиваш, Е. К. Золотарёва // *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія*. – 2013. – Вип. 3, № 30. – С. 6–17.
26. A Novel Recombinant Chlorophyllase1 from *Chlamydomonas reinhardtii* for the Production of Chlorophyllide Derivatives / Y.-L. Chou, Ch.-Y. Ko, Ch.-Ch. Yen [et al.] // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2015. – Vol. 63. – P. 9496–9503. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b02787>
27. Смоликова, Г. Н. Фотосинтез в семенах хлороэмбриофитов / Г. Н. Смоликова, С. С. Медведев // *Физиология растений*. – 2016. – Т. 63, № 1. – С. 3–16.
28. Chlorophyll Degradation: The Tocopherol Biosynthesis-Related Phytol Hydrolase in Arabidopsis Seeds Is Still Missing / W. Zhang, T. Liu, G. Ren [et al.] // *Plant Physiology*. – 2014. – Vol. 166, N 1. – P. 70–79. <https://doi.org/10.1104/pp.114.243709>
29. Catalytic and structural properties of pheophytinase, the phytol esterase involved in chlorophyll breakdown / L. Guyer, K. Salinger, U. Krügel, S. Hörtensteiner // *Journal of Experimental Botany*. – 2018. – Vol. 69, N 4. – P. 879–889. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx326>
30. Reexamination of Chlorophyllase Function Implies Its Involvement in Defense against Chewing Herbivores / X. Hu, S. Makita, S. Schelbert [et al.] // *Plant Physiology*. – 2015. – Vol. 167, N 3. – P. 660–670. <https://doi.org/10.1104/pp.114.252023>
31. Chlorophyllase Is a Rate-Limiting Enzyme in Chlorophyll Catabolism and Is Posttranslationally Regulated / S. Harpaz-Saad, T. Azoulay, T. Arazi [et al.] // *The Plant Cell*. – 2007. – Vol. 19, N 3. – P. 1007–1022. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.050633>
32. Radojevic, M. Practical Environmental Analysis / M. Radojevic, V. N. Bashkin. – Cambridge: Royal Society of Chemistry, 2006. – 480 с.
33. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Мн.: Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.
34. Phytol derived from chlorophyll hydrolysis in plants is metabolized via phytenal / P. Gutbrod, W. Yang, G. V. Grujicic [et al.] // *Journal of Biological Chemistry*. – 2021. – Vol. 296. – Art. 100530. <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2021.100530>
35. Состояние фонда хлорофилловых пигментов в проростках ячменя разного возраста в условиях теплового шока и водного дефицита / Н. Л. Пшибытко, Л. Н. Калитуха, Н. Б. Жаворонкова, Л. Ф. Кабашникова // *Физиология растений*. – 2004. – Т. 51, № 1. – С. 15–20.
36. Agathokleous, E. Testing phaeophytinization as an index of ozone stress in trees / E. Agathokleous, M. Kitao, T. Koike // *Journal of Forestry Research*. – 2023. – Vol. 34, N 4. – P. 1167–1174. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01556-4>
37. Аверина, Н. Г. Изучение феофитинизации хлорофилла под действием хелаторов металлов пиридинового ряда / Н. Г. Аверина, Н. В. Шалыго, Н. Н. Линник // *Физиология растений*. – 1991. – Т. 38, № 6. – С. 1059–1065.
38. Krasnovsky, A. A. Singlet oxygen and primary mechanisms of photodynamic therapy and photodynamic diseases / A. A. Krasnovsky // *Photodynamic therapy at the cellular level* / ed. A. B. Uzdensky. – Trivandrum, 2007. – P. 17–62.

References

1. Privalov F. I., Matys I. S., Zubkovich A. A., Poznyak E. I., Shashko Yu. K., Sushchevich Yu. A., Kadyrov M. A. *Unified classifier of barley *Hordeum L. spp.** Minsk, s. n., 2012. 44 p. (in Russian).
2. Sallam A. H., Smith K. P., Hu G., Sherman J., Baenziger P. S., Wiersma J. [et al.]. Cold Conditioned: Discovery of Novel Alleles for Low-Temperature Tolerance in the Vavilov Barley Collection. *Frontiers in Plant Science*, 2021, vol. 12, art. 800284. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.800284>
3. Medvedeva I. V., Kukharevich E. I., Vasilevskaya Zh. N., Tarasyuk N. V., Zhigarev T. P., Letko O. V., Kondratenko E. G., Palkovskaya E. M., Zharikova A. V. (eds.). *Agriculture of the Republic of Belarus, [2019–2023]: statistical booklet*. Minsk, National Statistical Committee of the Republic of Belarus, 2024. 36 p. (in Russian).
4. Kumari S. G., Makkouk K. M., Najar A. Chapter 6- Barley: Section III Viral Diseases of Field Crops. *Viral Diseases of Field and Horticultural Crops*. London, 2023, ch. 6, pp. 55–61. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90899-3.00076-8>
5. Raj R., Shams R., Pandey V. K., Dash K. K., Singh P., Bashir O. Barley phytochemicals and health promoting benefits: A comprehensive review. *Journal of Agriculture and Food Research*, 2023, vol. 14, art. 100677. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100677>
6. Zhukova L. V., Stankevych S. V., Turenko V. P., Bezpal'ko V. V., Zabrodina I. V., Bondarenko S. V., Poedinceva A. A., Golovan L. V., Klymenko I. V., Melenti V. O. Root rots of spring barley, their harmfulness and the basic effective protection measures. *Ukrainian Journal of Ecology*, 2019, vol. 9, no. 2, pp. 232–238.
7. Afanasenko O. S., Mironenko N. V., Anisimova A. V., Baranova O. A., Zubkovich A. A., Marchuk O. V., Batakova O. B., Murugova G. A. Changes in the species composition of pathogens of leaf diseases of barley in Russia and Belarus *Sovremennaya mikologiya v Rossii: materialy III Mezhdunarodnogo mikologicheskogo foruma, Moskva, 14–15 aprelya 2015 goda. Tom 5* [Modern mycology in Russia: Proceedings of the III International Mycological Forum, Moscow, April 14–15, 2015. Vol. 5]. Moscow, 2015, pp. 5–7 (in Russian).
8. Kogot'ko L. G., Kakshintsev A. V., Baranov O. Yu., Mozharovskaya L. V. Species composition of pathogens of winter barley diseases. *Zemledelie i rastenievodstvo = Crop farming and plant growing*, 2019, no. 4, pp. 12–18 (in Russian).
9. Rózewicz M., Wyzńska M., Grabiński J. The Most Important Fungal Diseases of Cereals – Problems and Possible Solutions. *Agronomy*, 2021, vol. 11, no. 4, art. 714. <https://doi.org/10.3390/agronomy1104071>
10. Zhukovskii A. G., Krupen'ko N. A., Buga S. F., Poplavskaya N. G., Zhukovskaya A. A., Radivon V. A., Khalaev A. N., Zhuk E. I., Radyna A. A., Leshkevich V. G., Burnos N. A., Kryzhanovskaya I. N. Root rot of grain crops and seed affection role in its severity. *Zashchita rastenii: sbornik nauchnykh trudov* [Plant Protection: A Collection of Scientific Papers]. Minsk, 2018, iss. 42, pp. 84–95 (in Russian).
11. Wiewióra B., Żurek G. The Infection of Barley at Different Growth Stages by *Bipolaris sorokiniana* and Its Effect on Plant Yield and Sowing Value. *Agronomy*, 2024, vol. 14, no. 6, art. 1322. <https://doi.org/10.3390/agronomy14061322>
12. Al-Sadi A. M. *Bipolaris sorokiniana* – Induced Black Point, Common Root Rot, and Spot Blotch Diseases of Wheat: A Review. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2021, vol. 11, art. 584899. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.584899>
13. Kabashnikova L. F. Molecular mechanisms of plants and phytopathogens interaction: innate immunity. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya = Journal of the Belarusian State University. Ecology*, 2018, no. 2, pp. 26–37 (in Russian).
14. Cheaib A., Killiny N. Responses to the Infection with Plant Pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interaction*, 2025, vol. 38, no. 1, pp. 9–29. <https://doi.org/10.1094/mpmi-05-24-0052-cr>
15. Rafiqi M., Ellis J. G., Ludowici V. A., Hardham A. R., Dodds P. N. Challenges and progress towards understanding the role of effectors in plant-fungal interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, vol. 15, no. 4, pp. 477–482. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.05.003>
16. de Torres Zabala M., Littlejohn G., Jayaraman S., Studholme D., Bailey T., Lawson T., Tillich M., Licht D., Bölter B., Delfino L., Truman W., Mansfield J., Smirnov N., Grant M. Chloroplasts play a central role in plant defence and are targeted by pathogen effectors. *Nature plants*, 2015, vol. 1, no. 6, art. 15074. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.74>
17. Li Y., Qu X., Yang W., Wu Q., Wang X., Jiang Q., Ma J., Zhang Y., Qi P., Chen G., Zheng Y., Wang X., Wei Y., Xu Q. A fungal pathogen suppresses host leaf senescence to increase infection. *Nature Communications*, 2025, vol. 16, no. 1, art. 2864. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-58277-5>
18. Kabashnikova L. F. Priming of defense responses in plants under pathogenesis: induced immunity. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya = Journal of the Belarusian State University. Ecology*, 2020, no. 4, pp. 19–29 (in Russian).
19. Syvash O. O., Zolotareva O. K. Regulation of chlorophyll degradation in plant tissues. *Biotechnologia Acta*, 2017, vol. 10, no. 3, pp. 20–30. <https://doi.org/10.15407/biotech10.03.020>
20. Lin Y.-P., Charng Y.-Y. Chlorophyll dephytylation in chlorophyll metabolism: a simple reaction catalyzed by various enzymes. *Plant Science*, 2021, vol. 302, no. 1, art. 110682. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110682>
21. Hu X., Khan I., Jiao Q., Zada A., Jia T. Chlorophyllase, a Common Plant Hydrolase Enzyme with a Long History, Is Still a Puzzle. *Genes*, 2021, vol. 12, no. 12, art. 1871. <https://doi.org/10.3390/genes12121871>
22. Tyul'kova E. G., Savchenko G. E., Kabashnikova L. F. Degradation of Chlorophyll in the Leaves of Reed Fescue (*Festuca arundinacea*) under the Action of Volatile Organic Compounds and Benz(a)pyrene. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaya = Biology Bulletin*, 2022, no. 4, pp. 363–373 (in Russian).
23. Tanaka A., Tanaka R. Chlorophyll metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, vol. 9, no. 3, pp. 248–255. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.03.011>

24. Chen M. C.-M., Chao P.-Y., Huang M.-Y., Yang J.-H., Yang Z.-W., Lin K.-H., Yang C.-H. Chlorophyllase activity in green and non-green tissues of variegated plants. *South African Journal of Botany*, 2012, vol. 81, pp. 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2012.04.004>
25. Sivash A. A., Zolotareva Ye. K. Chlorophyll catabolism in plants. *Visnik Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya biologiya = Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology*, 2013, vol. 3, no. 30, pp. 6–17 (in Russian).
26. Chou Y.-L., Ko Ch.-Y., Yen Ch.-Ch., Chen L. F., Shaw J. F. A Novel Recombinant Chlorophyllase1 from *Chlamydomonas reinhardtii* for the Production of Chlorophyllide Derivatives. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2015, no. 63, pp. 9496–9503. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b02787>
27. Smolkova G. N., Medvedev S. S. Photosynthesis in the seeds of chloroembryophytes. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*, 2016, vol. 63, no. 1, pp. 3–16 (in Russian).
28. Zhang W., Liu T., Ren G., Hörtensteiner S., Zhou Y., Cahoon E. B., Zhang C. Chlorophyll Degradation: The Tocopherol Biosynthesis-Related Phytol Hydrolase in Arabidopsis Seeds Is Still Missing. *Plant Physiology*, 2014, vol. 166, no. 1, pp. 70–79. <https://doi.org/10.1104/pp.114.243709>
29. Guyer L., Salinger K., Krügel U., Hörtensteiner S. Catalytic and structural properties of pheophytinase, the phytol esterase involved in chlorophyll breakdown. *Journal of Experimental Botany*, 2018, vol. 69, no. 4, pp. 879–889. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx326>
30. Hu X., Makita S., Schelbert S., Sano S., Ochiai M., Tsuchiya T., Hasegawa S. F., Hörtensteiner S., Tanaka A., Tanaka R. Reexamination of Chlorophyllase Function Implies Its Involvement in Defense against Chewing Herbivores. *Plant Physiology*, 2015, vol. 167, no. 3, pp. 660–670. <https://doi.org/10.1104/pp.114.252023>
31. Harpaz-Saad S., Azoulay T., Arazi T., Ben-Yaakov E., Mett A., Shibolet Y. M., Hörtensteiner S., Gidoni D., Gal-On A., Goldschmidt E. E., Eyal Y. Chlorophyllase Is a Rate-Limiting Enzyme in Chlorophyll Catabolism and Is Posttranslationally Regulated. *The Plant Cell*, 2007, vol. 19, no. 3, pp. 1007–1022. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.050633>
32. Radojevic M., Bashkin V. N. *Practical Environmental Analysis*. Cambridge, Royal Society of Chemistry, 2006. 480 p.
33. Rokitskii, P. F. *Biological statistics*. 3rd ed. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
34. Gutbrod P., Yang W., Grujicic G. V., Peisker H., Gutbrod K., Du L. F., Dörmann P. Phytol derived from chlorophyll hydrolysis in plants is metabolized via phytenal. *Journal of Biological Chemistry*, 2021, vol. 296, art. 100530. <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2021.100530>
35. Pshibytko N. L., Kalitukho L. N., Zhavoronkova N. B., Kabashnikova L. F. The pool of chlorophyllous pigments in barley seedlings of different ages under heat shock and water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, vol. 51, no. 1, pp. 15–20. <https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000011298.49731.f5>
36. Agathokleous E., Kitao M., Koike T. Testing phaeophytinization as an index of ozone stress in trees. *Journal of Forestry Research*, 2023, vol. 34, no. 4, pp. 1167–1174. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01556-4>
37. Averina N. G., Shalygo N. V., Linnik N. N. Study of chlorophyll pheophytinization under the action of metal chelators of the pyridine series. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*, 1991, vol. 38, no. 6, pp. 1059–1065 (in Russian).
38. Krasnovsky A. A. Singlet oxygen and primary mechanisms of photodynamic therapy and photodynamic diseases. *Photodynamic therapy at the cellular level*. Trivandrum, 2007, pp. 17–62.

Інфармацыя аб аўтарах

Вікс Тат'яна Ніколаевна – науч. супрацоўнік. Інстытут біофізікі і клеточнай інжэнерыі НАН Беларусі (ул. Акадэміцкая, 27, 220072, г. Мінск, Рэспубліка Беларусь). E-mail: vikstatiana@ibce.by

Кабашнікова Людміла Федоровна – член-карэспандэнт, д-р біол. навук, прафесар, галоўны лабараторый. Інстытут біофізікі і клеточнай інжэнерыі НАН Беларусі (ул. Акадэміцкая, 27, 220072, г. Мінск, Рэспубліка Беларусь). E-mail: kabashnikova@ibce.by

Information about the authors

Tatsiana N. Viks – Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vikstatiana@ibce.by

Liudmila F. Kabashnikova – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kabashnikova@ibce.by