

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 632.4:635.63:577.352.38

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-2-135-146>

Поступила в редакцию 23.08.2018

Received 23.08.2018

**Л. М. Абрамчик, И. Н. Доманская, В. Н. Макаров, Е. В. Сердюченко, Т. С. Бачище,
В. В. Кондратьева, С. Н. Шпилевский, Ю. Н. Довбнюк, Л. Ф. Кабашникова**

Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**ВЛИЯНИЕ ИНДУКТОРОВ ИММУНИТЕТА
НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО
АППАРАТА И ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ СТАТУС РАСТЕНИЙ ОГУРЦА
(*CUCUMIS SATIVUS L.*), ИНФИЦИРОВАННЫХ *FUSARIUM OXYSPORUM***

Аннотация. Исследовано влияние индукторов иммунного ответа β -аминомасляной кислоты (АМК), β -1,3-глюкана (ГК), салициловой кислоты (СК) и их смеси на структурно-функциональное состояние и окислительный статус растений огурца в условиях инфицирования грибным патогеном *Fusarium oxysporum*. Установлено, что дезорганизирующее влияние патогенного гриба *Fusarium oxysporum* в растениях огурца проявляется в подавлении синтеза фотосинтетических пигментов и функциональной активности фотосистемы 2 хлоропластных мембран, а также в изменении характера перераспределения поглощенной световой энергии, что приводит к снижению интенсивности фотохимической конверсии (qP) и усилению нефотохимического тушения (qN) флуоресценции хлорофилла. При этом интенсивность процессов перекисного окисления липидов усиливается. Применение иммуномодуляторов АМК, ГК и СК способствует формированию адаптивных свойств фотосинтетического аппарата, а также снижению активности окислительных процессов в инфицированных листьях огурца, что свидетельствует о защитной роли препаратов против фузариозного увядания, вызванного *Fusarium oxysporum*.

Ключевые слова: β -аминомасляная кислота, β -1,3-глюкан, салициловая кислота, *Fusarium oxysporum*, хлорофилл, каротиноиды, фотосистема 2, перекисное окисление липидов, активные формы кислорода

Для цитирования: Влияние индукторов иммунитета на структурно-функциональное состояние фотосинтетического аппарата и окислительный статус растений огурца (*Cucumis sativus L.*), инфицированных *Fusarium oxysporum* / Л. М. Абрамчик [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2019. – Т. 64, № 2. – С. 135–146. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-2-135-146>

**L. M. Abramchik, I. N. Domanskaya, V. N. Makarov, E. V. Serdiuchenko, T. S. Bachyshcha,
V. V. Kondratieva, S. N. Shpilevski, Yu. N. Daubniuk, L. F. Kabashnikova**

Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

**EFFECT OF IMMUNITY INDUCTORS ON THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL STATE
OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS AND OXIDATIVE STATUS OF CUCUMBER PLANTS
(*CUCUMIS SATIVUS L.*) INFECTED BY *FUSARIUM OXYSPORUM***

Abstract. The effect of inductors of the immune response of β -aminobutyric acid (BABA), β -1.3-glucan (GK), salicylic acid (SA) and their mixture on the structural and functional state of photosynthetic apparatus and the oxidative status of cucumber plants under infection by fungal pathogen *Fusarium oxysporum* was studied. It was found that the disorganizing effect of the pathogenic fungus *Fusarium oxysporum* in cucumber plants caused the suppression of the synthesis of photosynthetic pigments and the functional activity of the photosystem 2 in chloroplast membranes, as well as in changing the character of the redistribution of absorbed light energy, leading to a decrease in the photochemical energy conversion (qP) and enhancing non-photochemical quenching (qN) of chlorophyll. In this conditions intensification of lipid peroxidation processes was observed. The use of immunomodulators such as BABA, GK and SA promotes the improvement of the adaptive properties of the photosynthetic apparatus, and the reduction of oxidative processes activity in infected cucumber leaves, which indicates the protective role of these substances against the fusariosis wilt caused by *Fusarium oxysporum*.

Keywords: β -aminobutyric acid, β -1.3-glucan, salicylic acid, *Fusarium oxysporum*, chlorophyll, carotenoids, photosystem 2, lipid peroxidation, reactive oxygen species

For citation: Abramchik L. M., Domanskaya I. N., Makarov V. N., Serdiuchenko E. V., Bachyshcha T. S., Kondratieva V. V., Shpilevski S. N., Daubniuk Yu. N., Kabashnikova L. F. Effect of immunity inductors on the structural and functional state of photosynthetic apparatus and oxidative status of cucumber plants (*Cucumis sativus L.*) infected by *Fusarium oxysporum*. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2019, vol. 64, no. 2, pp. 135–146 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-2-135-146>

Введение. В постоянно изменяющихся условиях внешней среды растения подвергаются воздействию различных факторов биотической и абиотической природы, к негативному влиянию которых они адаптируются, формируя механизмы противодействия. К объективным причинам значительного снижения урожая важнейших продовольственных культур можно отнести заражение возбудителями грибных болезней. Огромное разнообразие грибных патогенов, их высокая вариабельность и колоссальная способность приспосабливаться к растению-хозяину представляет собой серьезную проблему в защите растений. Одним из опаснейших патогенов является грибок *Fusarium oxysporum*.

Фузариозы – болезни множества культурных и дикорастущих растений, вызываемые несовершенными грибами рода *Fusarium* и распространенные во всех климатических зонах. Широко распространено фузариозное увядание на томатах и других пасленовых культурах [1]. Ущерб, наносимый сельскому хозяйству вредоносными фитопатогенами, огромен, поэтому снижение уровня заболеваемости растений (особенно в закрытом грунте), вызываемой микроорганизмами разной природы, является важнейшим резервом увеличения продуктивности культур и повышения качества урожая. В связи с этим весьма актуальным является поиск наиболее радикальных и эффективных методов снижения потерь, наносимых различными грибными, вирусными и бактериальными патогенами [2]. В настоящее время разрабатывается и применяется на практике множество методов борьбы с грибной инфекцией на сельскохозяйственных культурах, однако наиболее перспективным направлением является поиск средств повышения общей неспецифической устойчивости растений (иммунного статуса) к неблагоприятным факторам биотической природы путем индукции природных защитных механизмов. В последнее десятилетие интенсивно проводятся работы по созданию индукторов устойчивости растений на основе метаболитов иммунного ответа. В отличие от фунгицидов, иммуномодуляторы не вызывают привыкания к возбудителям болезней, не токсичны для человека и безопасны для окружающей среды, в связи с чем они являются идеальным средством для профилактики большинства заболеваний растений.

Одним из веществ, которые в последние годы привлекают пристальное внимание исследователей в связи с их способностью индуцировать системную приобретенную устойчивость (СПУ) растений к разнообразным возбудителям болезней является салициловая кислота (СК) [3]. Согласно современным представлениям, СК – гормоноподобное соединение фенольной природы, являющееся эндогенным регулятором роста и обладающее функциями сигнального интермедиата при инфицировании растений фитопатогенами [4]. В последние годы появилось достаточно большое количество сообщений о том, что β -аминоасляная кислота (АМК), а также ряд других карбоновых кислот индуцируют устойчивость растений ко многим стрессам, в том числе к тепловому шоку, засухе, засолению, биотрофным и некротрофным грибам [5]. Показано, что способность АМК повышать устойчивость растений к болезням не связана с прямым фунгицидным или бактерицидным действием, но обусловлена возможностью АМК вызывать развитие СПУ. При этом данный процесс сопровождается повышением активности протеинкиназ, усилением генерации активных форм кислорода (АФК), отложением каллозы, лигнина, накоплением защитных PR-белков и усилением биосинтеза вторичных метаболитов, а также индукцией синтеза ферментов, катализирующих эти защитные реакции [6].

К препаратам нового поколения, которые используются при разработке индукторов болезнестойкости растений, можно отнести и глюконы, которые выполняют роль сигнальных молекул, обладают элиситорными свойствами и способны активировать гены, что приводит к синтезу глюконаз и других фитоалексинов, повышая устойчивость и продуктивность многих сельскохозяйственных культур [7–9].

Несмотря на интенсивные работы по изучению роли указанных соединений в качестве модуляторов иммунитета растений, остается еще много белых пятен в определении характера их воздействия на растительные клетки, особенно на клеточном уровне реализации защитных механизмов.

Цель данного исследования – изучение эффективности действия новых иммуномодулирующих агентов на структурно-функциональное состояние фотосинтетического аппарата и окислительный статус растений огурца сорта Кураж при фузариозном увядании, вызванном грибным патогеном *Fusarium oxysporum*.

Объекты и методы исследования. Объектом исследования служили растения огурца сорта Кураж, выращенные в почвенной культуре до 40-дневного возраста и затем перенесенные для испытаний на водопроводную воду. На протяжении всего эксперимента их выращивали в климаточкамере при температуре 24 °С и освещенности 100 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ с фотопериодом 14 ч. Растения огурца обрабатывали иммуномодулирующими препаратами, содержащими водорастворимый полимер (ВРП) (0,4 %-ный водный раствор) и один из иммуномодуляторов (СК, $\times 10^{-4}$ М; АМК, $\times 10^{-4}$ М; β -1,3-глюкан (ГК), 0,01 %) или их смесь. Растения обрабатывали методом опрыскивания, исходя из нормы расхода препарата (5 мл/раст.). В качестве контроля анализировали растения, обработанные дистиллированной водой. Искусственное инфицирование грибным патогеном *Fusarium oxysporum*, вызывающим фузариозное увядание растений, проводили через 48 ч после обработки иммуномодулирующим препаратом путем внесения суспензионной культуры гриба, содержащей 10^6 спор/мл, через корни в водную среду (50 мл/раст.). Гриб *Fusarium oxysporum* предварительно выращивали на картофельно-глюкозном агаре в течение 2 недель. Анализ проводили через 72 ч после инокуляции патогеном.

Для экстракции пигментов использовали высечки из мезофилла листа. Экстракцию хлорофиллов (Хл) и каротиноидов производили 99,5 %-ным ацетоном в трехкратной биологической повторности. Количество пигментов в экстрактах определяли по спектрам поглощения на спектрофотометре Shimadzu UV-2401PC (Shimadzu, Япония). Содержание пигментов рассчитывали по формулам, предложенным в работе [10]:

$$\begin{aligned} C_a &= 9,784E_{662} - 0,99E_{644}, \\ C_b &= 21,426E_{644} - 4,65E_{662}, \\ C_{car} &= 4,695E_{440,5} - 0,268(C_a + C_b), \end{aligned}$$

где C_a – концентрация Хл *a*, мкг/мл; C_b – концентрация Хл *b*, мкг/мл; C_{car} – концентрация каротиноидов, мкг/мл; E – экстинкция при соответствующей длине волны.

Содержание фотосинтетических пигментов рассчитывали на 1 г сырой массы листа.

Для определения содержания фенольных соединений 0,5 г растительной ткани растирали в фарфоровой ступке с 2 мл 1 %-ного раствора HCl и проводили серию центрифугирований по 10 мин при 7000 об/мин до полного обесцвечивания осадка. Полученные экстракты объединяли, добавляли 95 %-ный раствор этанола до общего объема 20 мл и выдерживали 12–15 ч при температуре 4 °С, затем вновь центрифугировали. Для спектрофотометрического определения фенольных соединений к 250 мкл супернатанта приливали 1,5 мл воды и 125 мкл реактива Фолина. Через 3 мин приливали 250 мкл насыщенного раствора Na_2CO_3 и 375 мкл воды. После 1 ч инкубации измеряли оптическую плотность при 765 нм на спектрофотометре Shimadzu UV-2401PC [11].

Для оценки фотохимической активности фотосистемы 2 (ФС 2) использовали метод импульсно-модулированной флуоресцентной спектроскопии (РАМ, pulse-amplitude modulated fluorometry), позволяющий проводить прижизненно регистрацию кинетической кривой индукции флуоресценции Хл *a*. Параметры флуоресценции Хл *a* ФС 2 измеряли на флуориметре Dual-РАМ 100 (Walz, Германия) по методам, предложенным в работе [12]. Листья предварительно адаптировали к темноте в течение 15 мин. Модулированный с низкой частотой (32 Гц) свет ($\lambda = 650$ нм) очень низкой интенсивности (0,04 мкмоль квантов/ $\text{m}^2\cdot\text{с}$) возбуждал флуоресценцию, повышая ее минимальный уровень (F_0). Повышение выхода флуоресценции до уровня F_m инициировали включением света ($\lambda = 665$ нм) высокой интенсивности (3500 мкмоль квантов/ $\text{m}^2\cdot\text{с}$). Параметры флуоресценции измеряли с использованием актиничного света (120 мкмоль квантов/ $\text{m}^2\cdot\text{с}$) и рассчитывали по формулам

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m,$$

$$F_v = F_m - F_0,$$

$$qP = (F'_m - F)/(F'_m - F'_0),$$

$$qN = (F_m - F'_m)/(F_m - F_0),$$

где F_0 и F'_0 – минимальный уровень флуоресценции Хл *a* в листьях, адаптированных к темноте и свету соответственно; F_v – переменная флуоресценция Хл *a*; F_m и F'_m – максимальный уровень флуоресценции Хл *a* в листьях, адаптированных к темноте и свету соответственно; F_v/F_m – потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС 2; qP и qN – фотохимическое и нефотохимическое тушение флуоресценции Хл *a* соответственно.

Для анализа активности перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли количество ТБК-активных продуктов по методу, приведенному в работе [13]. Растительный материал гомогенизировали в 5 мМ фосфатном буфере (рН 7,2). К гомогенату добавляли равный объем 0,5 % тиобарбитуровой кислоты (ТБК) в 20 %-ной трихлоруксусной кислоте. Полученные образцы нагревали на кипящей бане в течение 20 мин, охлаждали и центрифугировали при 3000 об/мин. Супернатант измеряли фотометрически при 532 нм. Количество малонового диальдегида (МДА) рассчитывали с учетом миллимолярного коэффициента экстинкции комплекса МДА-ТБК, который с поправкой на неспецифическое поглощение при $\lambda = 600$ нм ($1,5 \text{ M}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$) составил $155 \cdot 10^5 \text{ M}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ [14].

Общий уровень АФК оценивали с помощью флуоресцентного теста, в основе которого лежит образование дихлорфлуоресцеина (ДХФ) из нефлуоресцирующего дихлорфлуоресцеин-диацетата (ДХФДА) в экстрактах листьев. Навески листьев по 0,25 г гомогенизовали в 2 мл 0,2 н HClO_4 . Гомогенат центрифугировали в течение 10 мин при 13 000 г. Для нейтрализации кислотности к 500 мкл суспензии добавляли 37–38 мкл 4 М КОН (конечное значение рН – 7,5–8,0) и центрифугировали 5 мин при 13 000 г. Для определения АФК к 950 мкл 0,15 М Трис-НСl буфера (рН 7,5) последовательно добавляли 25 мкл нейтрализованного супернатанта и 25 мкл 0,15 мМ раствора ДХФДА. Контролем служит проба, состоящая из 975 мкл 0,15 М Трис-НСl буфера и 25 мкл 0,15 мМ ДХФДА. Все пробы инкубировали в течение 20 мин в термостате при 37 °С в темноте. Уровень АФК определяли, регистрируя флуоресценцию ДХФ ($\lambda_{\text{воз}} = 496$, $\lambda_{\text{рег}} = 524$) с помощью спектрофлуориметра «СОЛАР СМ 2203» («СОЛАР», Беларусь) [15].

Содержание пероксида водорода в экстрактах листьев определяли с помощью флуоресцентного метода, в основе которого лежит реакция окисления скополетина в присутствии H_2O_2 , катализируемая пероксидазой хрена [16]. Навески листьев по 0,3 г растирали в фарфоровой ступке в жидком азоте до порошка. Затем приливали 1 мл 0,2 н HClO_4 , растирали до гомогената и переносили в центрифужные пробирки, смывая ступку еще 1 мл 0,2 н HClO_4 . Гомогенат центрифугировали в течение 5 мин при 13 000 г. Для нейтрализации кислотности к 500 мкл супернатанта добавляли 37–38 мкл 4 М КОН (конечное значение рН – 7,5–8,0) и центрифугировали 5 мин при 13 000 г. Для определения содержания пероксида водорода к 930 мкл 0,1 М Трис-НСl буфера (рН 7,0) последовательно добавляли 10 мкл раствора пероксидазы хрена (200 ед/мл) и 10 мкл 0,1 мМ раствора скополетина. Реакцию запускали путем добавления 50 мкл супернатанта. Контролем служила проба, состоящая из 950 мкл 0,1 М Трис-НСl буфера и 50 мкл супернатанта. Вторым контролем служила проба, состоящая из 980 мкл 0,1 М Трис-НСl буфера, 10 мкл раствора пероксидазы хрена (2500 ед/мл) и 10 мкл 0,1 мМ раствора скополетина. Содержание H_2O_2 определяли, регистрируя флуоресценцию скополетина ($\lambda_{\text{воз}} = 370$ нм, $\lambda_{\text{рег}} = 464$ нм) на спектрофлуориметре «СОЛАР СМ 2203» («СОЛАР», Беларусь) [16].

Все исследования проводили в 3–6-кратной биологической повторности. Статистическую обработку данных осуществляли при помощи методов параметрической и непараметрической статистики. Достоверность различий средних значений определяли по *t*-критерию Стьюдента и критерию Манна–Уитни с использованием компьютерных программ Statistica 10.0 (StatSoft) и Excel 2010.

Результаты и их обсуждение. Проведено исследование влияния иммуномодулирующих агентов АМК, ГК, СК и их смеси на содержание фотосинтетических пигментов в инфицированных *Fusarium oxysporum* листьях огурца. Этот показатель, как правило, рассматривается в качестве интегрального для оценки эффективности поглощения солнечной энергии поверхностью листа и является индикатором физиологического состояния растения. Установлено, что инфицирование растений огурца патогеном путем внесения суспензии спор гриба через корни оказывает негативное действие на метаболизм фотосинтетических пигментов, что приводит к снижению суммарного содержания Хл и каротиноидов в листьях огурца на 22 и 17 % соответственно (табл. 1). При этом величины соотношения Хл *a*/Хл *b*, характеризующие размеры светособирающих антенн, связанных с фотосистемами, в зараженных растениях были сопоставимы с контролем (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Влияние индукторов иммунитета АМК, ГК, СК и их смеси на содержание фотосинтетических пигментов и полифенольных соединений (мг/г сырого веса) в листьях огурца, инфицированных *Fusarium oxysporum*

Table 1. Influence of immunity inductors BABA, GK, SA and their mixture on the photosynthetic pigments and phenols content (mg/g of wet weight) in cucumber leaves infected by *Fusarium oxysporum*

Вариант опыта	Хл <i>a</i> , мг/г сырой массы	Хл <i>b</i> , мг/г сырой массы	Хл (<i>a</i> + <i>b</i>), мг/г сырой массы	Каротиноиды, мг/г сырой массы	Хл <i>a</i> /Хл <i>b</i>	Фенолы, мг/г сырой массы
Контроль	1,053 ± 0,044	0,358 ± 0,017	1,366 ± 0,004	0,335 ± 0,004	2,96 ± 0,05	2,02 ± 0,02
<i>F. oxysporum</i>	0,835 ± 0,080	0,274 ± 0,022	1,033 ± 0,047*	0,259 ± 0,012*	3,01 ± 0,05	2,06 ± 0,02*
ВРП + АМК + <i>F. oxysporum</i>	1,211 ± 0,108	0,405 ± 0,034	1,509 ± 0,069*	0,376 ± 0,024	3,01 ± 0,01	2,91 ± 0,37*
ВРП + ГК + <i>F. oxysporum</i>	1,344 ± 0,079	0,429 ± 0,023	1,85 ± 0,006*	0,440 ± 0,006*	3,15 ± 0,02*	1,83 ± 0,11*
ВРП + СК + <i>F. oxysporum</i>	1,456 ± 0,111	0,477 ± 0,038	1,821 ± 0,034*	0,429 ± 0,008*	3,02 ± 0,02	2,93 ± 0,07*
ВРП + (АМК + СК + ГК) + <i>F. oxysporum</i>	1,229 ± 0,058	0,429 ± 0,024	1,721 ± 0,064*	0,423 ± 0,014*	2,91 ± 0,01	3,27 ± 0,06*

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2, а также на рис. 1–4 звездочка указывает на достоверные различия между средними значениями при $p < 0,05$.

При предварительной обработке растений огурца перед инфицированием составами, содержащими АМК, ГК, СК и их смесь, отмечалось повышение уровня Хл и каротиноидов, сниженных под действием патогена (табл. 1). Причем наиболее существенный стимулирующий эффект оказал состав, включающий ГК, после обработки которым количество хлорофилловых пигментов увеличилось на 79 % по отношению к инфицированному контролю. Установлено стимулирующее действие препаратов, содержащих иммуномодуляторы АМК, СК, а также смеси (АМК + ГК + СК) на количество фенольных соединений в инфицированных растениях огурца. В то же время ГК не проявлял такого эффекта (табл. 1).

Изучено влияние иммуномодуляторов на эффективность протекания фотохимических реакций в реакционных центрах ФС 2, отражающих структурно-функциональное состояние фотосинтетической электрон-транспортной цепи и реагирующих на различные стрессовые воздействия [17, 18]. Показано, что заражение растений огурца *Fusarium oxysporum* приводит к некоторому снижению (на 14 %) максимального уровня флуоресценции Хл *a* (с 3,11 отн. ед. у здоровых до 2,65 отн. ед. у инфицированных растений), что свидетельствует о нарушении процесса переноса электронов в электрон-транспортной цепи хлоропластов огурца. Опрыскивание растений составами, содержащими иммуномодуляторы АМК, ГК, СК и их смесь, приводило к повышению уровня F_m по сравнению с контрольным вариантом, причем наиболее активная стимуляция происходила под действием АМК и ГК (рис. 1).

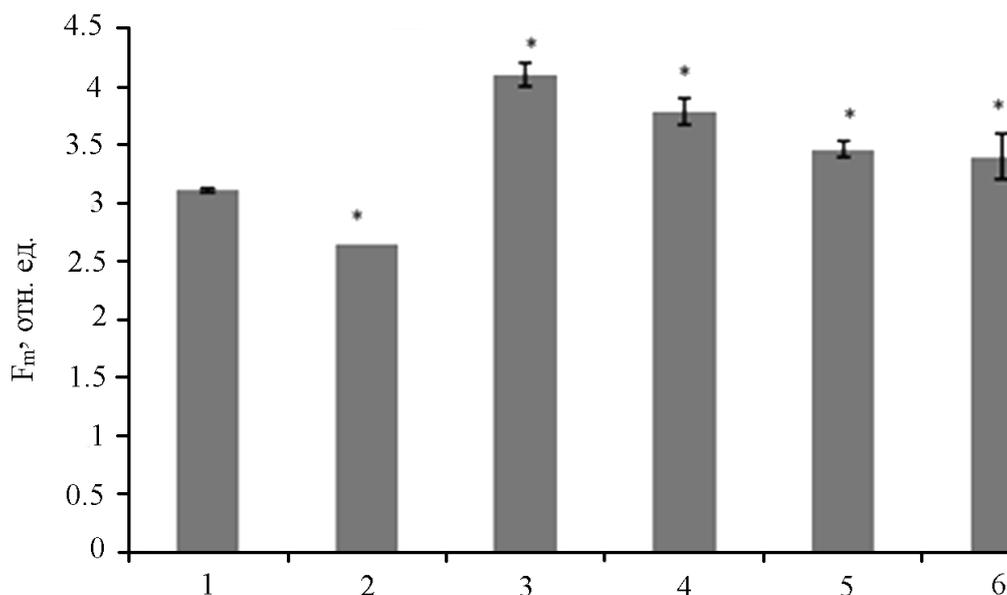


Рис. 1. Влияние иммуномодуляторов на уровень максимальной флуоресценции Хл *a* в листьях огурца, инфицированных патогенным грибом *F. oxysporum*: 1 – контроль (без обработки); 2 – контроль, зараженный *F. oxysporum*; 3 – ВПИ + АМК + *F. oxysporum*; 4 – ВПИ + ГК + *F. oxysporum*; 5 – ВПИ + СК + *F. oxysporum*; 6 – ВПИ + (АМК + ГК + СК) + *F. oxysporum*

Fig. 1. Effect of immune modulators on the level of maximum chlorophyll fluorescence in cucumber leaves infected with pathogenic fungus *F. oxysporum*: 1 – control (without treatment); 2 – control infected with *F. oxysporum*; 3 – WSP + BABA + *F. oxysporum*; 4 – WSP + GK + *F. oxysporum*; 5 – WSP + SA + *F. oxysporum*; 6 – WSP + (BABA + GK + SA) + *F. oxysporum*

Потенциальный квантовый выход фотохимических реакций в реакционных центрах ФС 2, тестируемый по параметру F_v/F_m , существенно возрастал у растений, предварительно обработанных иммуномодулирующими составами, содержащими АМК, ГК и СК (рис. 2).

Согласно представленным на рис. 3 результатам исследования фотоиндуцированных изменений фотохимического тушения флуоресценции Хл *a* (qP) в листьях огурца, в условиях патогенного заражения его величина значительно снижалась по сравнению с контрольным вариантом. Следовательно, воздействие патогена на растения огурца приводит к снижению способности хлоропластных мембран к фотохимическому преобразованию поглощенных квантов света, что связано с увеличением восстановленности первичного акцептора электронов Q_A , обусловленным, как предполагается, денатурацией белковых компонентов реакционного центра ФС 2 хлоропластных мембран [19].

Кроме того, есть сведения о том, что действие грибной и вирусной инфекции является причиной не только разрушения Хл в листьях, но и подавления активности ферментов хлоропластов, связанных с транспортом электронов и фиксацией CO_2 [20], в результате чего происходит нарушение световых и темновых стадий фотосинтеза, приводящее к снижению qP – доли энергии, используемой в фотохимических процессах. Иммуномодуляторы АМК, ГК, СК оказывали защитный эффект, который проявлялся в повышении уровня фотохимической конверсии поглощенных квантов света в инфицированных листьях огурца (рис. 3).

Установлено, что ответной реакцией растений огурца на инфицирование является повышение количества поглощенной энергии возбуждения, рассеиваемой в виде тепла, что приводит к росту уровня нефотохимического тушения флуоресценции Хл *a* (qN) (рис. 4).

Известно, что одним из факторов, обуславливающих нефотохимическое тушение, является перераспределение энергии возбуждения между фотосистемами в пользу ФС 1 (spillover) при фосфорилировании белков светособирающего комплекса, что вызывает уменьшение количества квантов света, поглощаемых антенной ФС 2, и приводит к повышению qN . Однако, если бы это

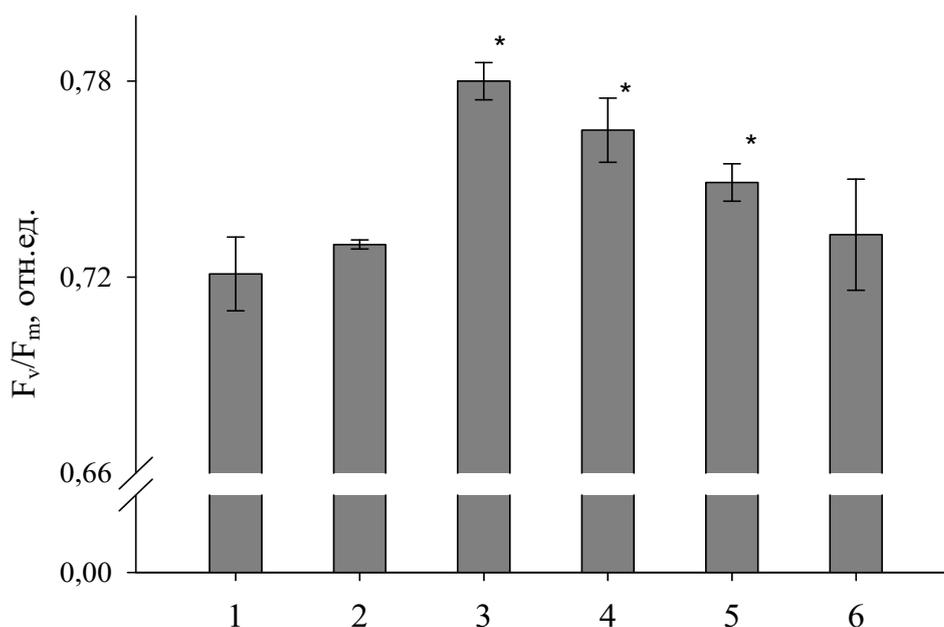


Рис. 2. Влияние иммуномодуляторов на уровень потенциального квантового выхода фотохимических реакций ФС 2 в листьях огурца, инфицированных патогенным грибом *F. oxysporum*: 1, 2 – контроль (1 – без обработки, 2 – *F. oxysporum*); 3 – ВПИ + АМК + *F. oxysporum*; 4 – ВПИ + ГК + *F. oxysporum*; 5 – ВПИ + СК + *F. oxysporum*; 6 – ВПИ + (АМК + ГК + СК) + *F. oxysporum*

Fig. 2. Influence of immune modulators on the level of a potential quantum yield of PhS 2 photochemical reactions in the cucumber leaves infected with a pathogenic fungus of *F. oxysporum*: 1, 2 – control (1 – without treatment, 2 – infected with *F. oxysporum*); 3 – WSP + BABA + *F. oxysporum*; 4 – WSP + GK + *F. oxysporum*; 5 – WSP + SA + *F. oxysporum*; 6 – WSP + (BABA + GK + SA) + *F. oxysporum*

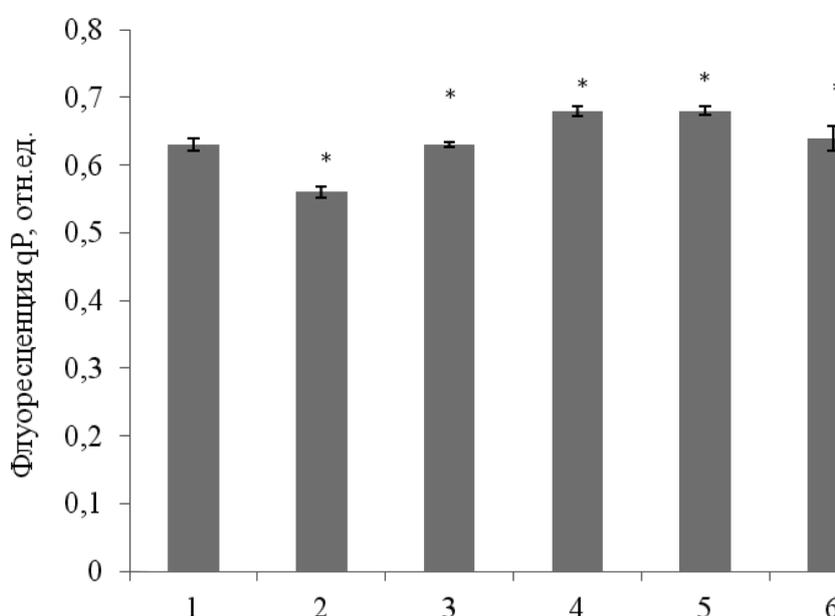


Рис. 3. Влияние иммуномодуляторов на фотохимическое тушение флуоресценции (*qP*) в листьях огурца, инфицированных патогенным грибом *F. oxysporum*: 1 – контроль; 2 – *F. oxysporum*; 3 – ВПИ + АМК + *F. oxysporum*; 4 – ВПИ + ГК + *F. oxysporum*; 5 – ВПИ + СК + *F. oxysporum*; 6 – ВПИ + (АМК + ГК + СК) + *F. oxysporum*

Fig. 3. Influence of immune modulators on photochemical quenching of fluorescence in cucumber leaves infected with pathogenic fungus *F. oxysporum*: 1 – control (without treatment); 2 – control infected with *F. oxysporum*; 3 – WSP + BABA + *F. oxysporum*; 4 – WSP + GK + *F. oxysporum*; 5 – WSP + SA + *F. oxysporum*; 6 – WSP + (BABA + GK + SA) + *F. oxysporum*

имело место при поражении растений огурца *Fusarium oxysporum*, следовало бы ожидать увеличения базовой флуоресценции Хл *a* (F_0) из антенных комплексов, чего в данном эксперименте не обнаружено. Поэтому можно предположить, что уменьшение доли энергии, используемой в фотохимических реакциях, связано, скорее, со снижением активности транспорта электронов через ФС 2, чем с тушением энергии возбуждения Хл в антенных комплексах. Естественно, нельзя исключить и регуляторную роль ΔpH в этом процессе. Возможно, что фактором, способствующим увеличению параметра qN , является также вызванное действием патогенного токсина резкое увеличение проницаемости клеточных мембран, приводящее к изменению pH внутритилакоидного пространства [21]. В инфицированных растениях, предварительно обработанных иммуномодуляторами ГК и СК, наблюдалось статистически достоверное ослабление нефотохимического тушения флуоресценции Хл *a* (рис. 4). Вместе с тем не выявлено статистически достоверных различий по уровню qN между инфицированными растениями и растениями, обработанными АМК и смесью иммуномодуляторов. Данный результат указывает на защитную роль ГК и СК в поддержании стабильности фотосинтетических мембран, что обеспечивает нормальное протекание фотохимических реакций ФС 2 в инфицированных листьях огурца.

Для характеристики развития окислительных процессов в растениях огурца в условиях биотического стресса определяли содержание МДА, количество которого характеризует интенсивность ПОЛ и является одним из важнейших показателей устойчивости растений. Вместе с тем продукты ПОЛ могут являться как индикаторами, так и первичными медиаторами стресса как особого состояния клетки, которое может привести к увеличению ее резистентности. Показано, что в условиях инфицирования *Fusarium oxysporum* интенсивность ПОЛ в растениях огурца повышалась на 35 % по сравнению с контрольным уровнем (табл. 2). Предобработка листьев огурца препаратами, содержащими модуляторы иммунного ответа АМК, ГК и смесь (СК + АМК + ГК) перед заражением *Fusarium oxysporum*, способствовала снижению уровня ПОЛ по отношению к инфицированному контролю, однако активность протекания процессов перекисления липидов оставалась на высоком уровне, превышающем контрольные значения

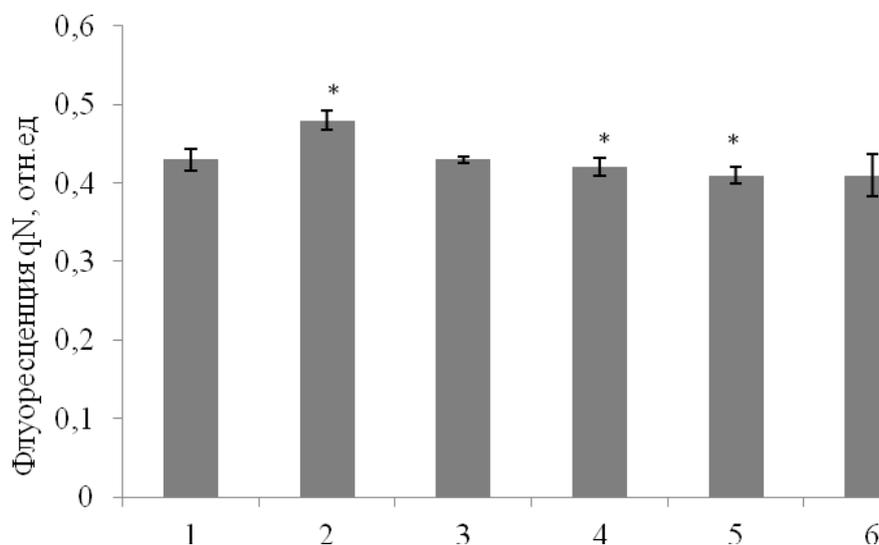


Рис. 4. Влияние иммуномодуляторов на нефотохимическое тушение флуоресценции (qN) в листьях огурца, инфицированных патогенным грибом *F. oxysporum*: 1 – контроль; 2 – *F. oxysporum*; 3 – ВПИ + АМК + *F. oxysporum*; 4 – ВПИ + ГК + *F. oxysporum*; 5 – ВПИ + СК + *F. oxysporum*; 6 – ВПИ + (АМК + ГК + СК) + *F. oxysporum*

Fig. 4. Influence of immune modulators on non-photochemical quenching of fluorescence in cucumber leaves infected with pathogenic fungus *F. oxysporum*: 1 – control (without treatment); 2 – control infected with *F. oxysporum*; 3 – WSP + BABA + *F. oxysporum*; 4 – WSP + GK + *F. oxysporum*; 5 – WSP + SA + *F. oxysporum*; 6 – WSP + (BABA + GK + SA) + *F. oxysporum*

(табл. 2). В случае предобработки растений огурца СК происходило увеличение количества конечных продуктов ПОЛ в инфицированных растениях огурца (табл. 2).

Известно, что важную роль в регуляции взаимоотношений в системе растение – патоген играют АФК, которые рассматриваются одновременно и как маркеры стрессового состояния, и как сигнальные посредники, необходимые для развития адаптивного ответа [22]. Определение общего уровня АФК в листьях огурца в условиях биотического стресса проводили флуоресцентным методом с помощью ДХФ, который дает представление о суммарном содержании АФК без идентификации их отдельных форм. Из табл. 2 видно, что в условиях инфицирования происходит повышение содержания АФК в листьях на 12 %. Все иммуномодуляторы способствовали усилению генерации АФК в инфицированных растениях огурца (табл. 2).

Таблица 2. Влияние индукторов иммунитета АМК, ГК, СК и их смеси на показатели окислительного стресса в листьях огурца, инфицированных *Fusarium oxysporum*

Table 2. Influence of immunity inductors BABA, GK, SA and their mixture on oxidative stress parameters in cucumber leaves infected with *Fusarium oxysporum*

Вариант опыта	Содержание МДА, нмоль/мг сырой массы	Флуоресценция ДХФ, отн. ед/г сырой массы	Содержание H ₂ O ₂ , отн. ед.
Контроль	3,49 ± 0,3	435,18 ± 27,02	2,60 ± 0,05
<i>F. oxysporum</i>	5,52 ± 0,37*	487,68 ± 24,28	3,03 ± 0,01*
АМК + <i>F. oxysporum</i>	4,95 ± 0,06*	695,74 ± 15,46*	2,26 ± 0,09*
ГК + <i>F. oxysporum</i>	4,89 ± 0,08*	745,96 ± 6,915*	2,26 ± 0,09*
СК + <i>F. oxysporum</i>	5,95 ± 0,15*	915,46 ± 168,31*	2,30 ± 0,09*
(АМК + ГК + СК) + <i>F. oxysporum</i>	4,99 ± 0,05*	927,7 ± 98,05*	–

По всей видимости, повышение содержания АФК под действием иммуномодуляторов в инфицированных растениях огурца является одним из звеньев в цепи событий, приводящих к возрастанию устойчивости растений к фузариозной инфекции, так как известно, что кроме деструктивной роли АФК могут выполнять сигнальную функцию, необходимую для формирования системной устойчивости, а также оказывать прямое подавляющее действие на развитие патогенных микроорганизмов [22, 23]. Известно, что развитие или подавление защитных реакций в растительном организме зависит в первую очередь от концентрации H₂O₂ в зоне контакта двух противоборствующих организмов. Уровень пероксида водорода повышался в листьях, зараженных патогенным грибом *Fusarium oxysporum* растений огурца (табл. 2). В результате предобработки растений огурца иммуномодуляторами наблюдали снижение содержания H₂O₂ до контрольного уровня (табл. 2). Таким образом, защитный эффект иммуномодуляторов проявлялся также по показателям, характеризующим интенсивность окислительного стресса в инфицированных листьях огурца.

Заключение. В результате проведенных исследований установлено, что дезорганизирующее влияние патогенного гриба *Fusarium oxysporum* в растениях огурца проявляется в снижении содержания фотосинтетических пигментов и функциональной активности ФС 2 в мембранах хлоропластов, а также в изменении характера распределения поглощенной световой энергии, что приводит к снижению интенсивности фотохимической конверсии и усилению нефотохимического тушения флуоресценции Хл. При этом интенсивность процессов ПОЛ усиливается. Применение иммуномодуляторов АМК, ГК и СК способствует усилению адаптивных свойств фотосинтетического аппарата, а также снижению активности окислительных процессов в инфицированных листьях огурца, что свидетельствует о защитной роли этих препаратов и создает научную основу для их использования с целью повышения иммунного статуса растений огурца при инфицировании грибом *Fusarium oxysporum*.

Список использованных источников

1. Пересыпкин, В. Ф. Сельскохозяйственная фитопатология / В. Ф. Пересыпкин. – М. : Агропромиздат, 1989. – 480 с.
2. Препараты нового поколения для защиты растений / Л. Ф. Горовой [и др.]. – М. : Наука, 2010. – 45 с.
3. Поликсенова, В. Д. Индуцированная устойчивость растений к патогенам и абиотическим стрессовым факторам (на примере томата) / В. Д. Поликсенова // Вестн. БГУ. Сер. 2, Химия. Биология. География. – 2009. – № 1. – С. 48–60.
4. Молодченкова, О. О. Предполагаемые функции салициловой кислоты в растениях / О. О. Молодченкова // Физиология и биохимия культурных растений. – 2001. – Т. 33, № 6. – С. 463–473.
5. Тютюрев, С. Л. Экологически безопасные индукторы устойчивости растений к болезням и физиологическим стрессам / С. Л. Тютюрев // Вестн. защиты растений. – 2015. – № 1. – С. 3–13.
6. Cohen, Y. Local and systemic control of *Phytophthora infestans* in tomato plants by dl-3-amino-n-butanolic acids / Y. Cohen // Phytopathology. – 1994. – Vol. 84, N 1. – P. 55–59. <https://doi.org/10.1094/phyto-84-55>
7. A cell wall glucan elicitor induces resistance in taro against phytophthora leaf blight / S. Sriram [et al.] // J. Plant Dis. Protect. – 2003. – Vol. 110, N 1. – P. 17–26.
8. Linear beta-1,3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco / O. Klarzynski [et al.] // Plant Physiol. – 2000. – Vol. 124, N 3. – P. 1027–1038. <https://doi.org/10.1104/pp.124.3.1027>
9. Дьяков, Ю. Т. Фундаментальная фитопатология / Ю. Т. Дьяков. – М. : Красанд, 2012. – 512 с.
10. Шлык, А. А. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев / А. А. Шлык // Биохимические методы в физиологии растений : сб. ст. / отв. ред. О. А. Павлинова. – М., 1971. – С. 154–170.
11. Кабашникова, Л. Активация синтеза фенольных соединений в каллусной культуре красной фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) с помощью экзогенной салициловой кислоты / Л. Кабашникова, В. Н. Макаров, Г. Е. Савченко // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 85-летию Центр. ботан. сада НАН Беларуси (Минск, 6–8 июня 2017 г.) / Центр. ботан. сад НАН Беларуси ; ред. : В. В. Титок [и др.]. – Минск, 2017. – С. 218–221.
12. Krause, G. N. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics / G. N. Krause, E. Weis // Annu. Rev. Plant. Physiol. Mol. Biol. – 1991. – Vol. 42, N 1. – P. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>
13. Мерзляк, М. Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки / М. Н. Мерзляк. – М. : ВИНТИ, 1989. – 168 с. – (Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений ; Т. 6).
14. Heath, R. L. Photoperoxidation in isolated chloroplast. 1. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation / R. L. Heath, L. Packer // Arch. Biochem. Biophys. – 1968. – Vol. 125, N 1. – P. 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)
15. LeBel, C. P. Evaluation of the probe 2',7'-dichlorofluorescein as an indicator of reactive oxygen species formation and oxidative stress / C. P. LeBel, H. Ischiropoulos, S. C. Bondy // Chem. Res. Toxicol. – 1992. – Vol. 5, N 2. – P. 227–231. <https://doi.org/10.1021/tx00026a012>
16. A highly sensitive fluorescent micro-assay of H₂O₂ release from activated human leukocytes using a dehydroxyphenoxazine derivative / J. G. Mohanty [et al.] // J. Immunol. Meth. – 1997. – Vol. 202, N 2. – P. 133–141. [https://doi.org/10.1016/s0022-1759\(96\)00244-x](https://doi.org/10.1016/s0022-1759(96)00244-x)
17. Карапетян, Н. В. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений / Н. В. Карапетян, Н. Г. Бухов // Физиология растений. – 1986. – Т. 33, № 5. – С. 1013–1026.
18. Кабашникова, Л. Ф. Фотосинтетический аппарата и стресс у растений / Л. Ф. Кабашникова. – Минск : Беларус. навука, 2014. – 267 с.
19. Maxwell, K. Chlorophyll fluorescence – a practical guide / K. Maxwell, G. N. Johnson // J. Exp. Bot. – 2000. – Vol. 51, N 345. – P. 659–668. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.345.659>
20. Тукеева, М. И. Фотохимические реакции хлоропластов табака при вирусной инфекции / М. И. Тукеева, И. А. Перова, К. Чомор // Физиология и химия здорового и больного растения / Моск. гос. ун-т. – М., 1970. – С. 331–349.
21. Тарчевский, И. А. Сигнальные системы клеток растений / И. А. Тарчевский. – М. : Наука, 2002. – 294 с.
22. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений / В. Д. Креславский [и др.] // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 2. – С. 163–178.
23. Тютюрев, С. Л. Научные основы индуцированной болезнеустойчивости растений / С. Л. Тютюрев. – СПб. : б. и., 2002. – 328 с.

References

1. Peresyipkin V. F. *Agricultural Phytopathology*. Moscow, Agropromizdat Publ., 1989. 480 p. (in Russian).
2. Gorovoi L. F., Koshevskii I. I., Teslyuk V. V., Red'ko V. V. *Preparations of a new generation for plant protection*. Moscow, Nauka Publ., 2010. 45 p. (in Russian).
3. Poliksenova V. D. The induced resistance of plants to pathogens and abiotic stressful factors (by sample of tomato). *Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 2, Khimiya. Biologiya. Geografiya* [Bulletin of the Belarusian State University. Series 2, Chemistry. Biology. Geography], 2009, no. 1, pp. 48–60 (in Russian).
4. Molodchenkova O. O. Assumed functions of salicylic acid in plants. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii* [Physiology and biochemistry of cultivated plants], 2001, vol. 33, no. 6, pp. 463–473 (in Russian).

5. Tyuterev S. L. *Ecologically safe inductors of plant resistance to diseases and physiological stresses*. *Vestnik zashchity rastenii* [Bulletin of plant protection], 2015, no. 1, pp. 3–13 (in Russian).
6. Cohen Y. local and systemic control of *Phytophthora infestans* in tomato plants by dl-3-amino-n-butanoic acids. *Phytopathology*, 1994, vol. 84, no. 1, pp. 55–59. <https://doi.org/10.1094/phyto-84-55>
7. Sriram S., Misra R. S., Sahu A. K., Maheswari S. K. A cell wall glucan elicitor induces resistance in taro against phytophthora leaf blight. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2003, vol. 110, no. 1, pp. 17–26.
8. Klarzynski O., Plesse B., Joubert J. M., Yvin J.-C., Kopp M., Kloareg B., Fritig B. Linear beta-1,3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco. *Plant Physiology*, 2000, vol. 124, no. 3, pp. 1027–1038. <https://doi.org/10.1104/pp.124.3.1027>
9. D'yakov Yu. T. *Fundamental phytopathology*. M., Krasand Publ., 2012. 512 p. (in Russian).
10. Shlyk A. A. Determination of chlorophylls and carotenoids in extracts of green leaves. *Biokhimicheskie metody v fiziologii rastenii: sbornik statei* [Biochemical methods in plant physiology: a collection of articles]. Moscow, Nauka Publ., 1971, pp. 154–170 (in Russian).
11. Kabashnikova L., Makarov B., Savchenko G. Activation of the synthesis of phenolic compounds in the callus culture of red beans (*Phaseolus vulgaris* L.) by means of exogenous salicylic acid. *Rol' botanicheskikh sadov i dendrariyev v sokhraneni, izucheni i ustoychivom ispol'zovanii raznoobraziya rastitel'nogo mira: materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 85-letiyu Tsentral'nogo botanicheskogo sada Natsional'noi akademii nauk Belarusi (Minsk, 6–8 iyunya 2017 g.)* [The role of botanical gardens and arboreta in the conservation, study and sustainable use of plant world diversity: proceedings of the International scientific conference dedicated to the 85th anniversary of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk, June 6–8, 2017)]. Minsk, 2017, pp. 218–221 (in Russian).
12. Krause G. H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, vol. 42, no. 1, pp. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>
13. Merzlyak M. N. *Free radical oxidation and degradation of lipids in membranes of plants*. Moscow, All-Russian Institute of Scientific and Technical Information of the Russian Academy of Sciences, 1989. 168 p. (in Russian).
14. Heath R. L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1968, vol. 125, no. 1, pp. 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)
15. LeBel C. P., Ischiropoulos H., Bondy S. C. Evaluation of the probe 2',7'-dichlorofluorescein as an indicator of reactive oxygen species formation and oxidative stress. *Chemical Research in Toxicology*, 1992, vol. 5, no. 2, pp. 227–231. <https://doi.org/10.1021/tx00026a012>
16. Mohanty J. G., Jaffe J. S., Schulman E. S., Raible D. G. A highly sensitive fluorescent micro-assay of H₂O₂ release from activated human leukocytes using a dehydroxyphenoxazine derivative. *Journal of Immunological Methods*, 1997, vol. 202, no. 2, pp. 133–141. [https://doi.org/10.1016/s0022-1759\(96\)00244-x](https://doi.org/10.1016/s0022-1759(96)00244-x)
17. Karapetyan N. V., Bukhov N. G. Variable fluorescence of a chlorophyll as indicator of a physiological condition of plants. *Fiziologiya rastenii* [Physiology of Plants], 1986, vol. 33, no. 5, pp. 1013–1026 (in Russian).
18. Kabashnikova L. F. *Photosynthetic apparatus and stress in plants*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2014. 267 p. (in Russian).
19. Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, vol. 51, no. 345, pp. 659–668. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.345.659>
20. Tukeeva M. I., Perova I. A., Chomor K. Photochemical reactions of chloroplasts of tobacco at a viral infection. *Fiziologiya i khimiya zdorovogo i bol'nogo rasteniya* [Physiology and chemistry of a healthy and sick plant]. Moscow, 1970, pp. 331–349 (in Russian).
21. Tarchevskii I. A. *The signal systems of plant cells*. Moscow, Nauka Publ., 2002. 294 p. (in Russian).
22. Kreslavski V. D., Allakhverdiev S. I., Los D. A., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2012, vol. 59, no. 2, pp. 141–154. <https://doi.org/10.1134/s1021443712020057>
23. Tyuterev S. L. *Scientific basis of induced disease resistance of plants*. St. Petersburg, s. n., 2002. 328 p. (in Russian).

Информация об авторах

Абрамчик Лариса Михайловна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lmabramchik@mail.ru

Доманская Ирина Николаевна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: domanino7@mail.ru

Макаров Владимир Николаевич – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Сердюченко Елена Викторовна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: temporo@mail.ru

Information about the authors

Larisa M. Abramchik – Ph. D. (Biol.), Senior 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: lmabramchik@mail.ru

Irina N. Domanskaya – Ph. D. (Biol.), 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: domanino7@mail.ru

Vladimir N. Makarov – Junior researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Elena V. Serdiuchenko – Junior 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: temporo@mail.ru

Бачище Татьяна Сергеевна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: tatsiana.bachyshch@gmail.com

Кондратьева Виктория Викторовна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vislika@mail.ru

Шпилевский Святослав Николаевич – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: metanova@mail.ru

Довбнюк Юлия Николаевна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: y.dovbniyk@gmail.com

Кабашникова Людмила Федоровна – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kabashnikova@ibp.org.by

Tatsiana S. Bachyshcha – Junior 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: tatsiana.bachyshch@gmail.com

Viktoria V. Kondratyeva – Junior 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: vislika@mail.ru

Sviatoslav N. Shpilevski – Junior 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: metanova@mail.ru

Yulia N. Dovbniuk – Junior 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: y.dovbniyk@gmail.com

Luidmila F. Kabashnikova – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Assistant 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@ibp.org.by