

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 577.355: 582.663:58.032.3

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-27-37>

Поступила в редакцию 25.08.2022

Received 25.08.2022

**Т. Н. Викс, И. Н. Доманская, А. В. Мартысюк, Л. Ф. Кабашникова***Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь***ХАРАКТЕРИСТИКА ФОНДА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ  
В ПРОРОСТКАХ РАЗНЫХ СОРТОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ  
ПРИ ПОРАЖЕНИИ ГРИБОМ *BIPOLARIS SOROKINIANA* (SACC.) SHOEM.**

**Аннотация.** Объектами исследований являлись первые листья зеленых проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сортов белорусской селекции – пленчатых (Магутны, Рейдер) и голозерного (Адамант). Проростки разного возраста (3-, 5- и 10-дневные) заражали спорами гриба *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. – возбудителя гельминтоспориоза и через 2 дня после заражения анализировали. Обнаружены сортовые и онтогенетические различия между сортами ячменя по морфологическим параметрам первого листа, содержанию фотосинтетических пигментов (хлорофиллов (Хл) и каротиноидов) и соотношению спектральных форм Хл на стадии проростков. Установлены разные амплитуды изменения фонда фотосинтетических пигментов у сортов ячменя при гельминтоспориозе на разных этапах развития первого листа.

**Ключевые слова:** проростки, хлорофилл, каротиноиды, флуоресценция хлорофилла, сорта, яровой ячмень, *Hordeum vulgare* L., гельминтоспориоз, *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem.

**Для цитирования:** Характеристика фонда фотосинтетических пигментов в проростках разных сортов ярового ячменя при поражении грибом *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. / Т. Н. Виск [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2023. – Т. 68, № 1. – С. 27–37. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-27-37>

**Tatsiana N. Viks, Irina N. Domanskaya, Hanna V. Martysiuk, Liudmila F. Kabashnikova***Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus***FEATURE OF THE PHOTOSYNTHETIC PIGMENT FUND IN SEEDLINGS OF DIFFERENT VARIETIES OF SPRING BARLEY WHEN AFFECTED BY THE FUNGUS *BIPOLARIS SOROKINIANA* (SACC.) SHOEM.**

**Abstract.** The objects of research were the first leaves of green seedlings of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) of the varieties of Belarusian breeding – filmy (Magutny, Raider) and naked (Adamant). Seedlings of different age (3, 5, and 10 days old) were infected with spores of the fungus *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. – a causative agent of helminthosporiosis, and were analyzed 2 days after infection. Varietal and ontogenetic differences between barley cultivars in morphological parameters of the first leaves, the content of photosynthetic pigments (chlorophylls (Chl) and carotenoids), and the ratio of spectral forms of Chl at the seedling stage were found. Different amplitudes of changes in the photosynthetic pigment content between the barley varieties with helminthosporiosis at different stages of development of the first leaf were established.

**Keywords:** seedling, chlorophyll, carotenoids, chlorophyll fluorescence, variety, spring barley, *Hordeum vulgare* L., helminthosporiosis, *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem.

**For citation:** Viks T. N., Domanskaya I. N., Martysiuk H. V., Kabashnikova L. F. Feature of the photosynthetic pigment fund in seedlings of different varieties of spring barley when affected by the fungus *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2023, vol. 68, no. 1, pp. 27–37 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-1-27-37>

**Введение.** Уровень урожая и его качество во многом зависят не только от системы агротехники и генетического потенциала конкретного сорта, но и от факторов, которые могут нанести вред растениям или снизить их продуктивность. К таким факторам относятся грибковые заболевания зерновых культур, которые могут вызывать снижение урожайности на 15–20 %, а иногда даже на 60 % [1].

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.), одна из старейших возделываемых культур, в настоящее время является четвертой по значимости зерновой культурой во всем мире и важнейшей зерновой культурой в Беларуси. Серьезной проблемой при выращивании ячменя является вызываемая грибом *Bipolaris sorokiniana* (Sacc. in Sorok.) Shoem. (синоним – *Helminthosporium sativum*) темно-

бурая пятнистость (гельминтоспориоз), которая вызывает снижение урожайности, а также качества зерна. Показано, что для развития этого возбудителя наиболее благоприятны высокая температура и повышенная относительная влажность. Таким образом, данное заболевание рассматривается как возрастающая угроза возделыванию ячменя в условиях изменяющегося климата [2].

Установлено, что гриб *Bipolaris sorokiniana* активнее поражает ослабленные растения, чем и объясняется более высокая вредоносность болезни в неблагоприятных климатических условиях. Патоген также может поражать листья, вызывая образование темных или темно-серых пятен, слегка вытянутых вдоль центральной жилки. Во влажную погоду, при влажности свыше 90 %, поражается колос. Гриб проникает в перикарпий и эндосперм и вызывает побурение зоны зародыша. В результате зерно остается недоразвитым и шуплым. Поскольку корневая система ячменя мочковатая, роль узловых (вторичных) корней в питании растений очень велика. В период засухи или недостатка влаги они формируются слабо или отсутствуют, что ослабляет растения. С другой стороны, при переувлажнении корни развиваются также слабо, продвижение их вглубь тормозится, они располагаются в основном в верхнем слое. Поэтому при, казалось бы, сравнительно одинаковой степени поражения растений ячменя и пшеницы болезнью вредоносность корневой гнили первой культуры всегда выше [3].

Сорт в современной земледелии является одним из основных факторов получения стабильных и высоких урожаев любой сельскохозяйственной культуры. Мировая практика и результаты научно-исследовательских работ свидетельствуют о том, что в общем повышении урожайности зерновых культур на долю сорта приходится от 25 до 50 %. За счет возделывания нового районированного сорта без дополнительных затрат получают прибавки урожая зерна на 10–15 % и более [4]. С учетом расширения ассортимента сортов ярового ячменя, а также увеличения климатических и производственных рисков оценка устойчивости к болезням и пластичности сортов ярового ячменя приобретает важнейшее значение для агропроизводства [5].

В ходе эволюции у растений выработались защитные системы против широкого круга патогенов [6] с мембранными рецепторами, распознающими определенные молекулярные мотивы патогена, называемые патоген-ассоциированными (или микроб-ассоциированными [7, 8] молекулярными паттернами (РАМР/МАМР)), которые рассматриваются как центральные элементы взаимодействия растительной клетки и патогена [9]. Это узнавание быстро инициирует последующие события, в том числе такие, как активация сигнальных путей, перепрограммирование транскрипции и защитный ответ [10]. Кроме того, важно отметить взаимодействие между сигнальными путями биотического и абиотического происхождения, суточными ритмами, фото-периодической и гормональной системами растений. В результате могут возникать перекрестные сигналы, приводящие как к синергическим, так и к антагонистическим реакциям, развитие которых сложно предсказать.

Изучение механизмов защитных реакций растений при патогенезе неизбежно приводит к необходимости определения роли хлоропластов как сенсоров, тонко реагирующих на внешние раздражители. Особая роль пластид в иммунной системе связана также с их участием в биосинтезе нескольких типов ключевых защитных молекул, в том числе гормонов (салицилат, жасмонат, абсцизовая кислота) и вторичных мессенджеров, таких как кальций, активные формы кислорода [11], которые активируют митоген-активируемые протеинкиназы [12]. Исследования, посвященные роли пластид в иммунной системе, в основном сосредоточены на проблеме взаимодействия хлоропластов с про- и антиоксидантными системами растений [13].

Хорошо известно, что проростки злаков разного возраста характеризуются различной скоростью фотосинтетических реакций. Фотосинтетическая активность снижается по мере старения листа [14,15], что обусловлено разрушением электрон-транспортной цепи в хлоропластах и инактивацией ферментов цикла Кальвина. Поэтому можно предположить, что разновозрастные проростки могут обладать вариабельной устойчивостью в стрессовых условиях, в том числе при патологическом процессе. В ходе настоящей работы использовали проростки ярового ячменя *Hordeum vulgare* L., содержащие хлоропласты, обладающие разным количеством фотосинтетических пигментов и характеризующиеся разной фотосинтетической активностью. Патогенный

гриб *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. (B. S.) применялся как возбудитель, вызывающий темно-бурую пятнистость [16]; заражение осуществлялось на свету. Следует также отметить, что структурно-функциональное состояние хлоропластов разных сортов зерновых культур, отличающихся по продуктивности и устойчивости к разным стрессовым факторам внешней среды, существенно различается как на стадии проростков, так и в период вегетации [17]. В связи с этим возникает необходимость в выяснении характера устойчивости хлоропластов разных сортов ярового ячменя при патологическом процессе.

Целью данной работы являлась характеристика фонда фотосинтетических пигментов на нескольких стадиях развития проростков у разных сортов ярового ячменя при инфицировании грибным патогеном *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem.

**Объекты и методы исследования.** Объектами исследования являлись первые листья зеленых проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сортов белорусской селекции – пленчатых (Магутны, Рейдер) и голозерного (Адамант). Зеленые проростки выращивали на водопроводной воде в климатической камере на полихроматическом белом свету ( $120 \text{ мкмоль квантов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) с фотопериодом 16 ч свет/8 ч темноты при температуре 22 °С. Интактные зеленые проростки ячменя разного возраста (3-, 5- и 10-дневные) обрабатывали суспензией, содержащей споры гриба *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. ( $10^6$  спор/мл) – возбудителя гельминтоспориоза, и анализировали через 48 ч после заражения. Отрицательным контролем служили растения, обработанные дистиллированной водой.

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 [18]:

$$C_a = 9,784E_{662} - 0,99E_{644},$$

$$C_b = 21,426E_{644} - 4,65E_{662},$$

$$C_{car} = 4,695E_{440,5} - 0,268(C_a + C_b),$$

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.

Содержание каротиноидов определяли в ацетоновых экстрактах методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) с использованием хроматографа Shimadzu LC20 Prominence (Япония) и колонки Nucleodur C18 Gravity (размер частиц 3×150 мкм) (Macherey Nagel, Германия) [19]. Пигменты регистрировали спектрофотометрическим детектором с диодной матрицей SPD-M20A Prominence (Shimadzu, Япония) по спектрам поглощения в диапазоне 200–700 нм.

Спектры флуоресценции листьев ячменя регистрировали при комнатной температуре на спектрофлуориметре Solar LSF 222 (Минск, Беларусь) с использованием приставки для регистрации флуоресценции в твердых объектах. Количественную оценку формы спектров осуществляли по соотношению интенсивности двух полос в спектре испускания – при  $F_{685}$  и  $F_{735}$  нм ( $\omega = F_{735}/F_{685}$ ) в одинаковых участках первых листьев [20, 21]. Число повторностей – от 7 до 10.

Для статистической обработки данных использовали стандартные пакеты программ Excel 2016, SigmaPlot 12.0 и статистические методы, принятые в области биологических исследований [22]. 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.** Проведенный анализ параметров роста первого листа позволил установить морфологические различия и разную скорость развития проростков изученных сортов ячменя при выращивании в лабораторных условиях на свету (рис. 1). У проростков сорта Адамант наблюдали ускоренный выход первого листа из колеоптиля и появление второго листа уже в 5-дневном возрасте, в то время как размеры проростков у сортов Магутны и Рейдер были меньше. Поскольку все изученные сорта примерно одинаковы по срокам созревания, ускоренное

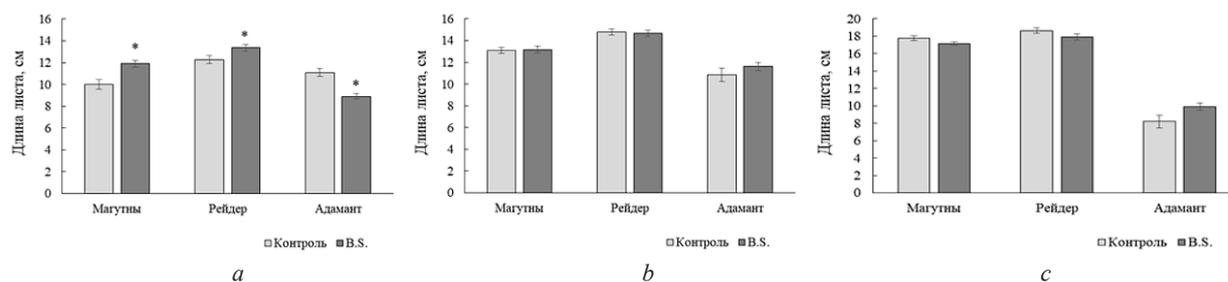


Рис. 1. Сортовые особенности изменения длины первого листа у здоровых и инфицированных *Bipolaris sorokiniana* (B. S.) проростков ячменя 5- (a), 7- (b) и 12-дневного (c) возраста

Fig. 1. Varietal features of changes in the length of the first leaf in healthy and *Bipolaris sorokiniana* (B. S.) infected barley seedlings of different 5- (a), 7- (b) and 12-day-old (c) seedlings age

развитие проростков голозерного сорта Адамант можно объяснить отсутствием пленчатости зерна, что ускоряет поступление воды в зерновку. При грибном инфицировании в 5-дневном возрасте обнаружено ускорение роста первого листа у пленчатых сортов Магутны и Рейдер, тогда как у сорта Адамант наблюдали достоверное снижение его размеров.

Пигменты пластид являются компонентами фотосинтетического аппарата, структура которого изменяется в онтогенезе растений и при воздействии внешних факторов. Поэтому при изучении механизмов повреждающего действия неблагоприятных факторов исследователи часто обращают внимание на количественное изменение пигментов. В литературе хорошо документировано снижение количества фотосинтетических пигментов в растениях разных культур при грибном поражении [23].

Проведенный анализ содержания фотосинтетических пигментов (Хл и каротиноидов) в ацетоновых экстрактах из первых листьев ячменя выявил сортовые различия как по абсолютным величинам, так и по характеру их изменения в процессе развития здоровых проростков. Обнаружено, что наиболее высокими пигментными показателями отличается сорт Рейдер, у которого содержание Хл и каротиноидов в первом листе по сравнению с их содержанием у сортов Магутны и Адамант оказалось максимальным уже в 5-дневном возрасте и практически не изменялось до 12-дневного возраста. Минимальное количество пигментов отмечено в 5-дневных проростках сорта Магутны, хотя в процессе развития их количество довольно быстро возрастало и к 12-дневному возрасту этот показатель уже был сопоставим с таковым у других сортов. У голозерного сорта Адамант максимальное количество пигментов накапливалось в 7-дневных проростках и оставалось относительно постоянным до 12-дневного возраста.

При этом устойчивость пигментного фонда к грибной инфекции также существенно различалась у разных сортов ячменя и зависела от возраста проростков. Так, у сорта Адамант содержание Хл (a + b) и каротиноидов в 5-дневных инфицированных листьях снижалось наиболее значительно – на 36,1 и 46,5 % соответственно, тогда как у сорта Рейдер снижение количества Хл и каротиноидов составило только 18–23 %, а у сорта Магутны содержание Хл практически не изменялось на фоне увеличения содержания каротиноидов на 54,6 % (рис. 2). С увеличением возраста первого листа устойчивость пигментного аппарата к грибному патогену у сортов Рейдер и Адамант увеличивалась, достигая максимума к 7-дневному возрасту, и практически не изменялась к 12-дневному возрасту. Ранее в наших работах [24] было показано, что наиболее устойчивыми к стрессовым воздействиям, таким как повышенная температура и обезвоживание, являются проростки ячменя 7-дневного возраста с хорошо сформированными хлоропластами, тогда как молодые и стареющие проростки наиболее чувствительны к неблагоприятным воздействиям внешней среды. Полученные нами результаты позволяют считать, что такие же тенденции наблюдаются и в условиях биотического стресса, вызванного грибной инфекцией, поскольку молодые проростки ячменя с незрелыми хлоропластами оказались более чувствительны к инфицированию возбудителем гельминтоспориоза, чем более зрелые.

Основным механизмом подавления биосинтеза Хл и каротиноидов при грибном заражении, по данным [25], является ингибирование ключевых ферментов их биосинтеза – Mg-хеталазы H

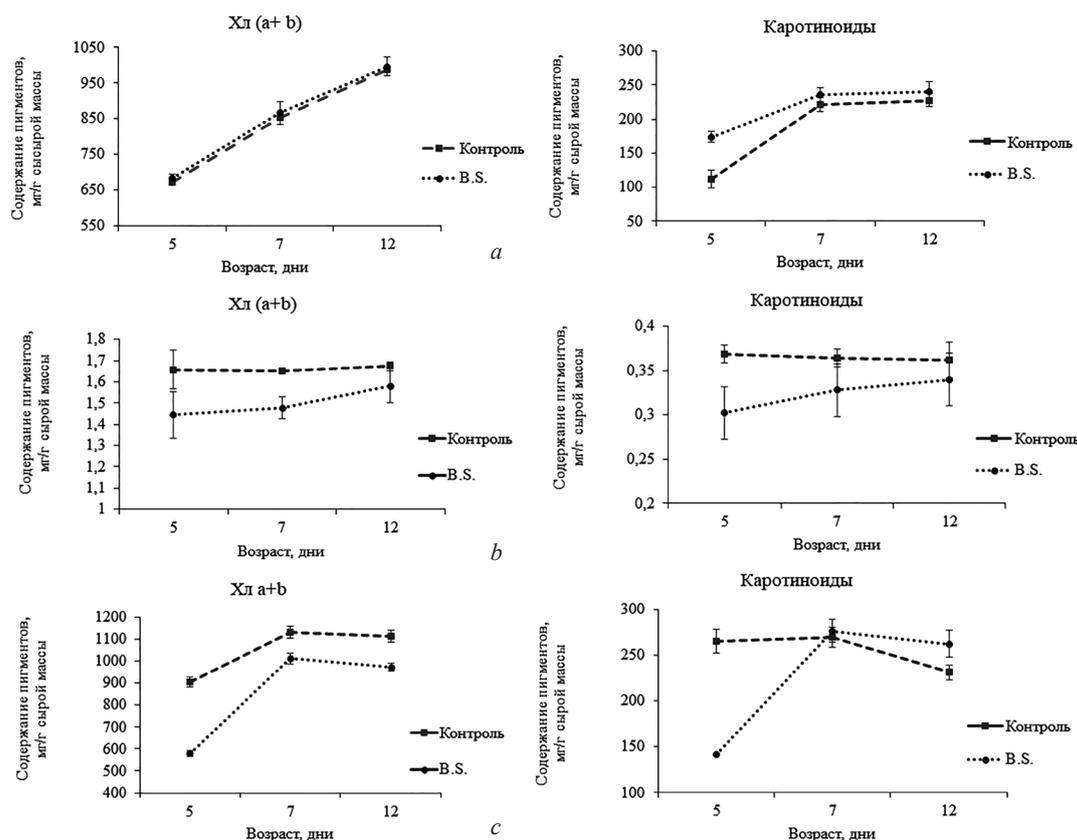


Рис. 2. Сортвые особенности изменения содержания Хл (a + b) и каротиноидов в здоровых и инфицированных *Bipolaris sorokiniana* (B. S.) проростках ячменя сортов Магутны (a), Рейдер (b) и Адамант (c) разного возраста  
 Fig. 2. Varietal features of changes in the content of Chl (a + b) and carotenoids in healthy and *Bipolaris sorokiniana* (B. S.) infected barley seedlings Mahutny (a), Raider (b) and Adamant (c) of different age

и фитоендесатуразы соответственно, что ведет к более быстрому появлению симптомов гиперчувствительной реакции при заражении пшеницы гембиотрофным грибом *Zyoseptoria tritici*. Кроме того, в работе [26] в ткани листа риса через 3 дня после заражения грибным возбудителем *Rhizoctonia solani* выявлена структурная дезинтеграция мембраны хлоропластов (организация гран, тилакоидов и стромы), что также может приводить к снижению содержания фотосинтетических пигментов.

Желтые пигменты, каротины и ксантофиллы, синтезируются в оболочке пластид [27]. Каротиноиды входят в состав светособирающих комплексов фотосинтетических мембран хлоропластов и передают энергию электронного возбуждения на молекулы Хл. Эти пигменты выполняют также фотопротекторную функцию как тушители триплетного состояния Хл и синглетного кислорода [28]. При повышенной освещенности и температуре наблюдается накопление молекул зеаксантина в результате деэпоксидации виолаксантина при функционировании ксантофиллового цикла, что способствует большей стабильности тилакоидных мембран, препятствует резкому увеличению их проницаемости, защищает фотосистемы. В работе [29] было показано, что уровень деэпоксидации виолаксантина коррелирует с устойчивостью аппарата фотосинтеза.

Методом ВЭЖХ был определен количественный и качественный состав каротиноидов в проростках ячменя разных сортов (табл. 1). В 5-дневных здоровых проростках пленчатых сортов Магутны и Рейдер содержание всех изученных форм каротиноидов, за исключением  $\beta$ -каротина, оказалось ниже, чем у голозерного сорта Адамант. Однако к 7-дневному возрасту эти показатели у сортов Рейдер и Адамант были сопоставимы в абсолютных величинах, хотя и существенно снизились по сравнению с таковыми у более молодых проростков. В 7-дневных проростках сорта Магутны наблюдалось некоторое увеличение по сравнению с более молодыми проростками

Т а б л и ц а 1. Изменение содержания каротиноидов (мкг/г сырой массы), измеренное методом ВЭЖХ, в здоровых и инфицированных *Bipolaris sorokiniana* (B. S.) листьях проростков ячменя разных сортов в процессе развития

Table 1. Change in the content of carotenoids (µg/g fresh weight) measured by HPLC, in healthy and *Bipolaris sorokiniana* (B. S.) infected leaves of barley seedlings of different varieties during development

Сорт	Неоксантин	Виолаксантин	Антераксантин	Лютеин	β-каротин
<b>5-дневные проростки</b>					
Адамант (контроль)	76,3 ± 0,7 (100 %)	37,6 ± 0,3 (100 %)	31,3 ± 0,9 (100 %)	101,2 ± 0,2 (100 %)	106,0 ± 0,4 (100 %)
Адамант + B. S.	42,7 ± 0,5* (56,0 %)	27,1 ± 0,4* (72,0 %)	20,7 ± 0,5* (66,1 %)	89,3 ± 0,2* (88,2 %)	94,6 ± 0,6* (89,2 %)
Рейдер (контроль)	34,1 ± 0,5 (100 %)	22,6 ± 0,1 (100 %)	14,4 ± 0,4 (100 %)	73,1 ± 0,8 (100 %)	73,7 ± 0,8 (100 %)
Рейдер + B. S.	52,2 ± 0,4* (153,0 %)	35,0 ± 0,4* (154,0 %)	19,6 ± 0,2* (136,1 %)	111,3 ± 0,3* (152,2 %)	121,6 ± 0,4* (165,0 %)
Магутны (контроль)	41,5 ± 10,2 (100 %)	46,6 ± 5,3 (100 %)	16,5 ± 4,9 (100 %)	81,8 ± 2,8 (100 %)	103,6 ± 6,9 (100 %)
Магутны + B. S.	36,1 ± 10,9 (87,0 %)	41,0 ± 2,8 (88,0 %)	16,2 ± 2,5 (98,2 %)	82,2 ± 4,9 (100,5 %)	89,8 ± 2,4 (86,7 %)
<b>7-дневные проростки</b>					
Адамант (контроль)	28,2 ± 1,1 (100 %)	20,7 ± 0,8 (100 %)	13,1 ± 0,3 (100 %)	71,9 ± 1,1 (100 %)	77,3 ± 3,6 (100 %)
Адамант + B. S.	52,3 ± 0,6* (185,5 %)	33,5 ± 0,8* (161,8 %)	26,1 ± 0,1* (199,3 %)	108,6 ± 1,8* (151,0 %)	133,0 ± 1,1* (172,0 %)
Рейдер (контроль)	26,5 ± 1,1 (100 %)	22,4 ± 0,4 (100 %)	13,8 ± 0,2 (100 %)	68,4 ± 1,2 (100 %)	76,2 ± 1,4 (100 %)
Рейдер + B. S.	46,9 ± 0,7* (177,0 %)	37,2 ± 0,9* (166,0 %)	20,1 ± 0,3* (145,6 %)	99,4 ± 0,7* (145,3 %)	111,1 ± 1,8* (145,8 %)
Магутны (контроль)	75,5 ± 11,5 (100 %)	48,7 ± 0,7 (100 %)	17,5 ± 1,3 (100 %)	100,1 ± 2,1 (100 %)	126,8 ± 0,2 (100 %)
Магутны + B. S.	69,1 ± 8,3 (91,5 %)	56,3 ± 1,8 (115,6 %)	14,3 ± 0,2 (81,7 %)	120,3 ± 4,8 (120,2 %)	150,8 ± 8,6* (118,9 %)
<b>12-дневные проростки</b>					
Адамант (контроль)	36,5 ± 1,3 (100 %)	26,2 ± 0,4 (100 %)	20,9 ± 1,0 (100 %)	92,1 ± 1,5 (100 %)	73,5 ± 1,6 (100 %)
Адамант + B. S.	50,1 ± 0,9* (137,2 %)	39,7 ± 0,6* (151,5 %)	24,1 ± 1,1 (115,3 %)	101,1 ± 1,1 (109,8 %)	113,3 ± 1,2* (154,1 %)
Рейдер (контроль)	49,4 ± 1,2 (100 %)	34,2 ± 0,9 (100 %)	23,0 ± 0,8 (100 %)	108,8 ± 1,3 (100 %)	114,8 ± 1,3 (100 %)
Рейдер + B. S.	28,1 ± 1,4* (56,9 %)	24,0 ± 0,2* (70,2 %)	13,5 ± 0,1* (58,7 %)	80,4 ± 0,9* (73,9 %)	79,3 ± 1,3* (69,1 %)
Магутны (контроль)	44,7 ± 16,3 (100 %)	52,6 ± 5,0 (100 %)	87,6 ± 12,3 (100 %)	137,9 ± 9,6 (100 %)	163,1 ± 13,2 (100 %)
Магутны + B. S.	5,4 ± 1,7* (16,4 %)	45,9 ± 7,1* (69,3 %)	76,0 ± 4,2 (117,8 %)	109,9 ± 11,3* (71,9 %)	136,8 ± 11,3* (84,5 %)

Примечание. \* – различия достоверны между контролем и вариантом B. S.

содержания неоксантина, лютеина и β-каротина, а кроме того, у этого сорта содержание всех форм каротиноидов в этом возрасте было выше, чем у сортов Рейдер и Адамант. К 12-дневному возрасту количество каротиноидов снова возрастало у всех изученных сортов ячменя, причем более заметно у сорта Магутны. В молодых инфицированных проростках относительное содержание каротиноидов у сорта Адамант снижалось, у сорта Магутны оставалось без изменений, а у сорта Рейдер возрастало в среднем в 1,5 раза. В зрелых инфицированных проростках наблюдали повышение (по сравнению с контролем) относительного содержания всех форм каротиноидов у сортов Адамант и Рейдер, особенно выраженное у сорта Адамант по содержанию антераксантина и β-каротина, а у сорта Магутны – по содержанию неоксантина, лютеина и β-каротина. В стареющих инфицированных проростках сорта Адамант также отмечено повышение содержания каротиноидов, особенно виолаксантина и β-каротина, тогда как у сортов Рейдер и Магутны происходило в основном снижение количества каротиноидов относительно контроля. Следует отметить, что в наших исследованиях, несмотря на изменение содержания антераксантина и виолаксантина, не обнаружено зеаксантина, что не позволяет судить об активации ксантофиллового цикла в изученных условиях. Таким образом, несмотря на выявленные онтогенетические и сортовые особенности качественного и количественного состава каротиноидов в проростках ячменя, можно сделать заключение, что у 5-дневных проростков голозерного сорта Адамант содержание всех форм каротиноидов снижалось относительно контроля, тогда как пленчатые сорта демонстрировали более высокую болезнеустойчивость по данным показателям. Исходя из полученных данных, при гелиминтоспориозе ячменя на стадии проростков наиболее сильно изменяется содержание антераксантина, виолаксантина, лютеина и β-каротина в сравнении с физиологическими условиями. Следует также отметить, что изменение содержания желтых пигментов у изученных сортов ячменя хорошо согласуется с изменением содержания Хл при инфицировании грибным патогеном, что демонстрирует тесное взаимодействие систем биосинтеза фотосинтетических пигментов в хлоропластах.

В целом результаты анализа содержания фотосинтетических пигментов указывают на существенные различия в структуре фотосинтетических мембран у изученных сортов ячменя как в процессе развития, так и при инфицировании грибным патогеном.

В связи с этим были изучены особенности структурного состояния фотосинтетических мембран по спектрам флуоресценции здоровых и зараженных грибом *Bipolaris sorokiniana* Sacc. (Shoem.) в разном возрасте проростков трех сортов ячменя – Магутны, Рейдер (пленчатые) и Адамант (голозерный). Спектры флуоресценции клеток, тканей и гомогенатов растений при комнатной температуре обычно имеют два широких максимума в красной области. Один пик флуоресценции находится в интервале длин волн 682–686 нм ( $F_{685}$ ), а другой – в интервале 730–742 нм ( $F_{740}$ ) [20, 30]. Существует несколько точек зрения на механизм возникновения люминесценции в области 685 и 740 нм. Предполагается, что флуоресценция на длине волны около 685 нм обусловлена Хл фотосистемы 2 (ФС2), а на длине волны 740 нм – ФС1 [31]. Считается также, что соотношение максимумов в спектре флуоресценции определяется степенью агрегированности форм Хл и реабсорбцией излучения [32]. Для количественной характеристики формы спектра был введен параметр  $\omega$ , равный отношению максимальных значений интенсивности флуоресценции в области 730–750 и 685 нм ( $\omega = F_{740}/F_{685}$ ) [20]. Было показано, что жизненный цикл фотосинтезирующего листа связан с возрастанием и последующим спадом длинноволновой флуоресценции. Как у молодых, так и у отмирающих тканей (независимо от причин гибели) интенсивность флуоресценции в области 730–750 нм была низкой, а значение параметра  $\omega$  – минимальным [33].

В табл. 2 представлены усредненные значения спектров флуоресценции Хл в листьях ячменя при комнатной температуре. Видно, что амплитуда изменения исследованного показателя  $\omega = F_{733}/F_{685}$  на заражение у голозерного сорта Адамант оказалась меньше, чем у двух пленчатых сортов Магутны и Рейдер.

Считают, что повышение параметра  $\omega$  при увеличении содержания Хл указывает на высокие адаптационные возможности хлоропластов [20, 21]. В работе [34] было показано, что с увеличением количества Хл величина длинноволнового пика флуоресценции меняется незначительно, в то время как коротковолновая флуоресценция в красной области спектра существенно возрастает, а затем уменьшается из-за реабсорбции испускаемой флуоресценции в полосе поглощения Хл. Причиной реабсорбции является перекрытие коротковолновой области спектра флуоресценции Хл с длинноволновой областью его спектра поглощения. Есть данные о высокой положительной корреляции между отношением длинноволнового пика к коротковолновому и содержанием Хл в пересчете на площадь [35] и биомассу [36].

Следовательно, полученные по флуоресценции данные необходимо сопоставить с изменением содержания Хл. На основании проведенных экспериментов выявлены по крайней мере две

Т а б л и ц а 2. Изменение соотношения интенсивностей флуоресценции Хл двух полос ( $F_{733}/F_{685}$ ) в спектрах флуоресценции при комнатной температуре в контрольных и инфицированных *Bipolaris sorokiniana* (В. S.) проростках разных сортов ячменя

Table 2. Change in the ratio of Chl fluorescence intensities of two bands ( $F_{733}/F_{685}$ ) in fluorescence spectra at room temperature in control and *Bipolaris sorokiniana* (В. S.) infected seedlings of different barley varieties

Сорт	$\omega (F_{733}/F_{685})$		2:1, %
	1 (контроль)	2 (инфицирование В. S.)	
<b>5-дневные проростки</b>			
Магутны	0,968 ± 0,039	0,860 ± 0,035	112,6
Рейдер	1,033 ± 0,041	0,884 ± 0,039	116,9
Адам	0,917 ± 0,031	0,893 ± 0,028	102,7
<b>7-дневные проростки</b>			
Магутны	1,104 ± 0,041	0,942 ± 0,039	117,2
Рейдер	1,270 ± 0,017	0,959 ± 0,029	132,4
Адам	1,149 ± 0,021	1,092 ± 0,028	105,2

закономерности изменения величины  $\omega$ . Во-первых, в 7-дневных здоровых листьях у всех изученных сортов ячменя происходит повышение параметра  $\omega$  относительно 5-дневного возраста, что, вероятно, связано с увеличением реадсорбции испускаемой флуоресценции в полосе поглощения Хл в связи с существенным возрастанием количества хлорофилловых пигментов. Во-вторых, величина соотношения интенсивности двух полос испускания ( $F_{735}/F_{685}$ ) в зарегистрированных при комнатной температуре спектрах флуоресценции одинаковых участков первых листьев проростков ячменя 5- и 7-дневного возраста снижалась в большей степени при заражении грибом *Bipolaris sorokiniana* Sacc. (Shoem.) более устойчивых пленчатых сортов Магутны и Рейдер по сравнению с менее устойчивым голозерным сортом Адамант. Это можно объяснить структурными изменениями фотосинтетических мембран, приводящими к уменьшению реадсорбции формы  $F_{735}$  и возрастанию флуоресценции, испускаемой коротковолновой формой  $F_{685}$ .

**Заключение.** В результате проведенных исследований обнаружены существенные различия по морфологии и скорости формирования первого листа у проростков разных сортов ячменя. Голозерный сорт Адамант отличался от пленчатых сортов Магутны и Рейдер меньшими размерами первого листа, более быстрым его выходом из coleoptilya и появлением второго листа уже у 5-дневных проростков. В результате инфицирования обнаружено ускорение роста первого листа у пленчатых сортов Магутны и Рейдер в 5-дневном возрасте, тогда как у голозерного сорта Адамант наблюдали достоверное снижение его размеров. Поскольку изученные сорта ячменя слабо различаются по срокам созревания и среднеустойчивы к корневым гнилям, выявленные особенности развития проростков, вероятно, обусловлены более быстрым поступлением воды в зерновку у голозерного сорта и генотипическими детерминантами развития.

Наиболее высокий уровень пигментов выявлен у проростков сорта Рейдер, у которого содержание Хл ( $a + b$ ) и каротиноидов в первом листе оказалось максимальным уже в 5-дневном возрасте по сравнению с таковым у сортов Магутны и Адамант и практически не изменялось с увеличением возраста листа. В молодых листьях при инфицировании наиболее сильное снижение содержания Хл ( $a + b$ ) и каротиноидов было характерно для сорта Адамант (36,1–46,5 %), тогда как у сорта Рейдер оно составило только 18–23 %, а у сорта Магутны – практически не изменялось на фоне увеличения содержания каротиноидов на 54,6 %. В процессе развития проростков устойчивость пигментного фонда к грибному патогену у сортов Рейдер и Адамант увеличивалась, достигая максимума к 7-дневному возрасту, и практически не изменялась к 12-дневному возрасту. Анализ качественного и количественного состава каротиноидов методом ВЭЖХ показал, что у 5-дневных проростков голозерного сорта Адамант содержание всех форм каротиноидов снижается при инфицировании грибным патогеном, тогда как пленчатые сорта Магутны и Рейдер отличаются более высокой устойчивостью состава каротиноидов. Впервые установлено, что инфицирование грибом *Bipolaris sorokiniana* оказывает наиболее сильное действие на содержание антраксантина, виолаксантина, лютеина и  $\beta$ -каротина в проростках ячменя, чем физиологические условия.

Проведенный анализ спектров флуоресценции Хл при комнатной температуре показал, что в 7-дневных здоровых листьях у всех изученных сортов ячменя происходит повышение величины соотношения интенсивности двух полос испускания ( $F_{735}/F_{685}$ , параметр  $\omega$ ) относительно 5-дневного возраста, что, вероятно, связано с существенным возрастанием количества хлорофилловых пигментов. При заражении грибом *Bipolaris sorokiniana* Sacc. (Shoem.) параметр  $\omega$  в проростках пленчатых сортов Магутны и Рейдер снижался в большей степени, чем у голозерного сорта Адамант, что связано со структурными изменениями фотосинтетических мембран, приводящими к возрастанию флуоресценции Хл в коротковолновой области ( $F_{685}$ ).

Таким образом, установленные особенности изменения фонда фотосинтетических пигментов у сортов ячменя при гелиминтоспориозе на разных этапах развития первого листа создают научные и методические предпосылки для дальнейшего изучения механизмов формирования устойчивости генотипов ярового ячменя к этому заболеванию.

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность ведущему лабораторией ячменя, канд. с/х наук А. А. Зубковичу РУП «НПЦ НАН Беларуси по земледелию» за научную консультацию и предоставленный семенной материал сортов ярового ячменя.

**Acknowledgements.** The authors are grateful to the head of the laboratory of barley, Ph. D. A. A. Zubkovich RUP “SPC NAS of Belarus for agriculture” for scientific advice and provided seed material of spring barley varieties.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. 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>
2. Variation for infection response to *Bipolaris sorokiniana* and identification of trait specific sources in barley (*Hordeum vulgare* L.) germplasm / S. Tejveer [et al.] // *Aust. J. Crop Sci.* – 2014. – Vol. 8, N 6. – P. 909–915. <https://doi.org/10.3316/informit.479808826504515>
3. Биологическое обоснование выбора протравителей для обработки семян яровых зерновых культур [Электронный ресурс] / А. Жуковский [и др.] // Министерство сельского хозяйства и продовольствия Республики Беларусь. – 2019. – Режим доступа: <https://mshp.gov.by/information/materials/zem/plant-protection/cee6770945a612a0.html>. – Дата доступа: 27.07.2022.
4. Постовалов, А. А. Характеристика устойчивости к корневой гнили и экологическая пластичность сортов ярового ячменя в Курганской области / А. А. Постовалов, М. Н. Ткаченко // *Вестн. Курган. гос. с.-х. акад.* – 2018. – № 3. – С. 57–59.
5. Экологическая пластичность сортов ярового ячменя в условиях Республики Татарстан / Р. И. Сафин [и др.] // *Вестн. Казан. гос. аграр. ун-та.* – 2015. – Т. 10, № 2. – С. 161–163.
6. Jones, J. D. The plant immune system / J. D. Jones, J. L. Dangl // *Nature*. – 2006. – Vol. 444. – P. 323–332. <https://doi.org/10.1038/nature05286>
7. Ausubel, F. M. Are innate immune signaling pathways in plants and animals conserved? / F. M. Ausubel // *Nat. Immunol.* – 2005. – Vol. 6. – P. 973–979. <https://doi.org/10.1038/ni1253>
8. Microbial factor-mediated development in a host-bacterial mutualism / T. A. Koropatnick [et al.] // *Science*. – 2004. – Vol. 306, N 5699. – P. 1186–1188. <https://doi.org/10.1126/science.1102218>
9. Monaghan, J. Plant pattern recognition receptor complexes at the plasma membrane / J. Monaghan, C. Zipfel // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2012. – Vol. 15, N 4. – P. 349–357. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.05.006>
10. Light-dependent expression of flg22-induced defense genes in *Arabidopsis* / S. Sano [et al.] // *Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – Art. 531. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00531>
11. Serrano, I. Chloroplasts at work during plant innate immunity / I. Serrano, C. Audran, S. Rivas // *Exp. Botany*. – 2016. – Vol. 67, N 13. – P. 3845–3854. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw088>
12. Muthamilarasan, M. Plant innate immunity: an updated insight into defense mechanism / M. Muthamilarasan, M. Prasad // *J. Biosci.* – 2013. – Vol. 38, N 2. – P. 433–449. <https://doi.org/10.1007/s12038-013-9302-2>
13. Yurina, N. P. Signal transduction pathways of plant mitochondria retrograde regulation / N. P. Yurina, M. S. Odintsova // *Rus. J. Plant Physiol.* – 2010. – Vol. 57. – P. 7–19. <https://doi.org/10.1134/S1021443710010024>
14. Tobias, D. J. Leaf senescence patterns and photosynthesis in four leaf flushes of two deciduous oak (*quercus*) species / D. J. Tobias, A. Ikemoto, T. Nishimura // *Photosynthetica*. – 1995. – Vol. 31, N 2. – P. 231–239.
15. Pshybytko, N. L. The various mechanisms of photosynthesis limitation in heated barley seedlings of different ages / N. L. Pshybytko, L. N. Kalituh, L. F. Kabashnikova // *Bulg. J. Plant Physiol. Spec. iss.* – 2003. – P. 304–313.
16. *Bipolaris sorokiniana*, a cereal pathogen of global concern: cytological and molecular approaches towards better control / J. Kumar [et al.] // *Mol. Plant Pathol.* – 2002. – Vol. 3, N 4. – P. 185–195. <https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2002.00120.x>
17. Кабашникова, Л. Ф. Фотосинтетический аппарат и потенциал продуктивности хлебных злаков / Л. Ф. Кабашникова. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 327 с.
18. 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.
19. Rodrigues-Amaya, D. B. Handbook for Carotenoid Analysis / D. B. Rodrigues-Amaya, M. Kimura. – Washington : Harvest Plus, 2004. – 58 p.
20. Krause, G. H. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics / G. H. Krause, E. Weis // *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* – 1991. – Vol. 42. – P. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>
21. Четвериков, А. Г. Принципы исследования реальных спектров флуоресценции фотосинтезирующих объектов / А. Г. Четвериков // *Биофизика*. – 1989. – Т. 24, № 1. – С. 82–90.
22. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Изд. 3-е, испр. – Минск : Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.
23. Chloroplasts and plant immunity: where are the fungal effectors? / M. Kretschmer [et al.] // *Pathogens*. – 2019. – Vol. 9, N 1. – Art. 19. <https://doi.org/10.3390/pathogens9010019>
24. Влияние теплового шока и водного дефицита на состояние фотосинтетических мембран хлоропластов в листьях *Hordeum vulgare* L. разного возраста / Н. Л. Пшибытко [и др.] // *Биол. мембраны*. – 2002. – Т. 20, № 2. – С. 121–127.
25. Deregulation of plant cell death through disruption of chloroplast functionality affects asexual sporulation of *Zymoseptoria tritici* on wheat / W.-S. Lee [et al.] // *Mol. Plant-Microbe Interactions*. – 2014. – Vol. 28, N 5. – P. 590–604. <https://doi.org/10.1094/MPMI-10-14-0346-R>
26. Ghosh, S. Alterations in rice chloroplast integrity, photosynthesis and metabolome associated with pathogenesis of *Rhizoctonia solani* / S. Ghosh, P. Kanwar, G. Jha // *Sci. Reports*. – 2017. – Vol. 7. – Art. 41610. <https://doi.org/10.1038/srep41610>
27. Joyard, J. Molecular aspects of plastid envelope biochemistry / J. Joyard, M. A. Block, R. Douce // *J. Biochem.* – 1991. – Vol. 199, N 3. – P. 489–509. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1991.tb16148.x>

28. Demmig-Adams, B. Carotenoids 3: *in vivo* function of carotenoids in higher plants / B. Demmig-Adams, A. M. Gilmore, W. W. Adams // *FASEB J.* – 1996. – Vol. 10, N 4. – P. 403–412. <https://doi.org/10.1096/fasebj.10.4.8647339>
29. Bjorkman, O. Some viewpoints on photosynthetic response and adaptation to environmental stress / O. Bjorkman // *Photosynthesis (Plant biology) : proceedings of the C. S. french symposium, July 17–23, 1988, Stanford, California* / ed. W. R. Briggs. – N. Y., 1989. – P. 45–58.
30. A CCD-OMA device for the measurement of complete chlorophyll fluorescence emission spectra of leaves during the fluorescence induction kinetics / K. Szabó [et al.] // *Radiat. Environ. Biophys.* – 1992. – Vol. 31, N 2. – P. 153–160. <https://doi.org/10.1007/BF01211213>
31. Кочубей, С. М. Организация пигментов фотосинтетических мембран как основа энергообеспечения фотосинтеза / С. М. Кочубей. – Киев : Наук. думка, 1986. – 188 с.
32. Литвин, Ф. Ф. Биохимия и биофизика фотосинтеза / Ф. Ф. Литвин. – М. : Наука, 1963. – 96 с.
33. Метод определения функционального состояния растений по спектрам флуоресценции хлорофилла (техника биомониторинга) / К. Б. Асланиди [и др.]. – Пушкино : Науч. центр биол. исслед., 1988. – 42 с.
34. Buschmann, C. Variability and application of the chlorophyll fluorescence emission ratio red/far-red of leaves / C. Buschmann // *Photosynth. Res.* – 2007. – Vol. 92, N 2. – P. 261–271. <https://doi.org/10.1007/s11120-007-9187-8>
35. Application of chlorophyll fluorescence in ecophysiology / H. K. Lichtenthaler [et al.] // *Radiat. Environ. Biophys.* – 1986. – Vol. 25, N 4. – P. 297–308. <https://doi.org/10.1007/BF01214643>
36. Флуоресценция листьев бобов, выращенных при пониженной освещенности / О. А. Калмацкая [и др.] // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 3. Физика. Астрономия.* – 2013. – № 6. – С. 31–34.

## References

1. 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>
2. Tejveer S., Vinod K., Mishra L. C., Prasad R. C. Variation for infection response to *Bipolaris sorokiniana* and identification of trait specific sources in barley (*Hordeum vulgare* L.) germplasm. *Australian Journal of Crop Science*, 2014, vol. 8, no. 6, pp. 909–915. <https://doi.org/10.3316/informit.479808826504515>
3. Zhukovskii A., Buga S., Radyna A., Zherdetskaya T., Zhuk E. Biological substantiation of the choice of disinfectants for the treatment of seeds of spring crops. *Ministry of Agriculture and Food of the Republic of Belarus*, 2019. Available at: <https://mshp.gov.by/information/materials/zem/plant-protection/cee6770945a612a0.html> (accessed 27.07.2022) (in Russian).
4. Postovalov A. A., Tkachenko M. N. Characteristics of resistance to root rot and environmental plasticity of spring barley varieties in the Kurgan region. *Vestnik Kurganskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii* [Bulletin of the Kurgan State Agricultural Academy], 2018, no. 3, pp. 57–59 (in Russian).
5. Safin R. I., Karimova L. Z., Turnin S. L., Nizhegorodtseva L. S. Ecological plasticity of spring barley varieties in the conditions of the Republic of Tatarstan. *Vestnik Kazanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of Kazan State Agrarian University], 2015, vol. 2, no. 36, pp. 161–163 (in Russian).
6. Jones J. D., Dangl J. L. The plant immune system. *Nature*, 2006, vol. 444, pp. 323–332. <https://doi.org/10.1038/nature05286>
7. Ausubel F. M. Are innate immune signaling pathways in plants and animals conserved? *Nature Immunology*, 2005, vol. 6, pp. 973–979. <https://doi.org/10.1038/ni1253>
8. Koropatnick T. A., Jacquelyn E. T., Apicella M. A., Stabb E. V., Goldman W. E., McFall-Ngai M. J. Microbial factor-mediated development in a host-bacterial mutualism. *Science*, 2004, vol. 306, no. 5699, pp. 1186–1188. <https://doi.org/10.1126/science.1102218>
9. Monaghan J., Zipfel C. Plant pattern recognition receptor complexes at the plasma membrane. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, vol. 15, no. 4, pp. 349–357. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.05.006>
10. Sano S., Aoyama M., Nakai K., Shimotani K., Yamasaki K., Sato M. H., Tojo D., Suwastika I. N., Nomura H., Shiina T. Light-dependent expression of flg22-induced defense genes in *Arabidopsis*. *Plant Science*, 2014, vol. 5, art. 531. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00531>
11. Serrano I., Audran C., Rivas S. Chloroplasts at work during plant innate immunity. *Experimental Botany*, 2016, vol. 67, no. 13, pp. 3845–3854. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw088>
12. Muthamilarasan M., Prasad M. Plant innate immunity: an updated insight into defense mechanism. *Journal of Biosciences*, 2013, vol. 38, no. 2, pp. 433–449. <https://doi.org/10.1007/s12038-013-9302-2>
13. Yurina N. P., Odintsova M. S. Signal transduction pathways of plant mitochondria retrograde regulation. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, vol. 57, pp. 7–19. <https://doi.org/10.1134/S1021443710010024>
14. Tobias D. J., Ikemoto A., Nishimura T. Leaf senescence patterns and photosynthesis in four leaf flushes of two deciduous oak (*quercus*) species. *Photosynthetica*, 1995, vol. 31, pp. 231–239.
15. Pshybytko N. L., Kalituh L. N., Kabashnikova L. F. The various mechanisms of photosynthesis limitation in heated barley seedlings of different ages. *Bulgarian Journal of Plant Physiology. Special issue*, 2003, pp. 304–313.
16. Kumar J., Schäfer P., Hüchelhoven R., Langen G., Baltruschat H., Stein E., Nagarajan S., Kogel K. H. *Bipolaris sorokiniana*, a cereal pathogen of global concern: cytological and molecular approaches towards better control. *Molecular Plant Pathology*, 2002, vol. 3, no. 4, pp. 185–195. <https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2002.00120.x>
17. Kabashnikova L. F. *Photosynthetic apparatus and potential productivity of bread wheat*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2011. 327 p. (in Russian).
18. Shlyk A. A. Determination of chlorophyll and carotenoids in green leaf extracts. *Biochemical methods in plant physiology: collection of articles*. Moscow, 1971, pp. 154–170 (in Russian).

19. Rodrigues-Amaya D. B., Kimura M. *Handbook for Carotenoid Analysis*. Washington, Harvest Plus, 2004. 58 p.
20. Krause G. H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, vol. 42, pp. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>
21. Chetverikov A. G. Principles of studying the real fluorescence spectra of photosynthetic objects. *Biofizika* [Biophysics], 1989, vol. 24, no. 1, pp. 82–90 (in Russian).
22. Rokitskii P. F. *Biological statistics. 3rd ed.* Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
23. Kretschmer M., Damoo D., Djamei A., Kronstad J. Chloroplasts and plant immunity: where are the fungal effectors? *Pathogens*, 2019, vol. 9, no. 1, art. 19. <https://doi.org/10.3390/pathogens9010019>
24. Pshibytko N. L., Kalitukho L. N., Zhavoronkova N. B., Kabashnikova L. F. Effect of heat shock and water deficit on the state of photosynthetic chloroplast membranes in *Hordeum vulgare* L. leaves of different ages. *Biologicheskie membrany* [Biological membranes], 2002, vol. 20, no. 2, pp. 121–127 (in Russian).
25. Lee W.-S., Devonshire B. J., Hammond-Kosack K. E., Rudd J. J., Kanyuka K. Deregulation of plant cell death through disruption of chloroplast functionality affects asexual sporulation of *Zymoseptoria tritici* on wheat. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2014, vol. 28, no. 5, pp. 590–604. <https://doi.org/10.1094/MPMI-10-14-0346-R>
26. Ghosh S., Kanwar P., Jha G. Alterations in rice chloroplast integrity, photosynthesis and metabolome associated with pathogenesis of *Rhizoctonia solani*. *Scientific Reports*, 2017, vol. 7, art. 41610. <https://doi.org/10.1038/srep41610>
27. Joyard J., Block M. A., Douce R. Molecular aspects of plastid envelope biochemistry. *Journal of Biochemistry*, 1991, vol. 199, no. 3, pp. 489–509. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1991.tb16148.x>
28. Demmig-Adams B., Gilmore A. M., Adams W. W. Carotenoids 3: *in vivo* function of carotenoids in higher plants. *FASEB Journal*, 1996, vol. 10, no. 4, pp. 403–412. <https://doi.org/10.1096/fasebj.10.4.8647339>
29. Bjorkman O. Some viewpoints on photosynthetic response and adaptation to environmental stress. *Photosynthesis (Plant biology) : proceedings of the C. S. french symposium, July 17–23, 1988, Stanford, California*. New York, 1989, pp. 45–58.
30. Szabó K., Lichtenthaler H. K., Kocsányi Z., Richter P. A CCD-OMA device for the measurement of complete chlorophyll fluorescence emission spectra of leaves during the fluorescence induction kinetics. *Radiation and Environmental Biophysics*, 1992, vol. 31, no. 2, pp. 153–160. <https://doi.org/10.1007/BF01211213>
31. Kochubei S. M. *Organization of pigments of photosynthetic membranes as a basis for energy supply of photosynthesis*. Kyiv, Naukova dumka Publ., 1986. 188 p. (in Russian).
32. Litvin F. F. *Biochemistry and biophysics of photosynthesis*. Moscow, Nauka Publ., 1963. 96 p. (in Russian).
33. Aslanidi K. B., Shalapenok A. A., Karnaukhov V. N., Berestovskaya N. G., Shavkin V. I. *Method for determining the functional state of plants by chlorophyll fluorescence spectra (biomonitoring technique)*. Pushchino, Scientific Center for Biological Research, 1988. 42 p. (in Russian).
34. Buschmann C. Variability and application of the chlorophyll fluorescence emission ratio red/far-red of leaves. *Photosynthesis Research*, 2007, vol. 92, no. 2, pp. 261–271. <https://doi.org/10.1007/s1120-007-9187-8>
35. Lichtenthaler H. K., Buschmann C., Rinderle U., Schmuck G. Application of chlorophyll fluorescence in ecophysiology. *Radiation and Environmental Biophysics*, 1986, vol. 25, no. 4, pp. 297–308. <https://doi.org/10.1007/BF01214643>
36. Kalmatskaya O. A., Levykina I. P., Patsaeva S. V., Karavaev V. A., Yuzhakov V. I. Fluorescence of leaves of beans grown in low light. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 3: Fizika. Astronomiya* [Bulletin of the Moscow University. Series 3. Physics. Astronomy], 2013, no. 6, pp. 31–34 (in Russian).

### Информация об авторах

*Викс Татьяна Николаевна* – аспирант, мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: [tania\\_gavrilenko@mail.ru](mailto:tania_gavrilenko@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: [domanin07@mail.ru](mailto:domanin07@mail.ru)

*Мартысюк Анна Викторовна* – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: [anya.mart@list.ru](mailto:anya.mart@list.ru)

*Кабашишникова 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@lab.ibp.org.by](mailto:kabashnikova@lab.ibp.org.by)

### Information about the authors

*Tatsiana N. Viks* – Postgraduate student, 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: [tania\\_gavrilenko@mail.ru](mailto:tania_gavrilenko@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: [domanin07@mail.ru](mailto:domanin07@mail.ru)

*Hanna V. Martysiuk* – 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: [anya.mart@list.ru](mailto:anya.mart@list.ru)

*Liudmila F. Kabashnikova* – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Associate 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@lab.ibp.org.by](mailto:kabashnikova@lab.ibp.org.by)