

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 632.4:635.63:577.352.38

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-2-95-107>

Поступила в редакцию 21.11.2024

Received 21.11.2024

И. Н. Доманская¹, Я. Н. Артемчук¹, С. С. Гордиенко¹, О. В. Молчан², Л. Ф. Кабашникова¹¹Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь²Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь**АКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ МЕМБРАН В ИНФИЦИРОВАННЫХ
FUSARIUM OXYSPORUM РАСТЕНИЯХ ОГУРЦА (*CUCUMIS SATIVUS* L.)
ПРИ РАЗНОЙ ДОЛЕ СИНЕГО СВЕТОДИОДНОГО ОСВЕЩЕНИЯ**

Аннотация. Исследовано влияние LED-освещения с разной долей (20 и 60 %) синего света (СС) и разной длительности на функционирование фотосистем (ФС) в здоровых и инфицированных грибом *Fusarium oxysporum* (*Fus. oxy.*) листьях огурца. Длительный световой режим (25 дней) с высокой долей СС, 60 % и последующее заражение *Fus. oxy.* подавляло функциональную активность ФСII относительно белого света (БС), что выразилось в значительном снижении максимальной флуоресценции временно закрытых реакционных центров ФСII (F_m), эффективного квантового выхода фотохимических реакций (F_v/F_m), максимальной квантовой эффективности ФСII ($Y(II)$), а также в изменении характера перераспределения поглощенной световой энергии. Это привело к снижению интенсивности фотохимической конверсии (qP), количества открытых реакционных центров ФСII (qL) и скорости транспорта электронов через ФСII (ETR(II)). При 7-дневной экспозиции растений в разных световых условиях основные изменения параметров ФСII наблюдались только в инфицированных листьях, сформированных в режиме СС, 60 %.

Выращивание растений на БС и СС, 20 % лишь незначительно изменяло вклад потока электронов на донорной и акцепторной сторонах ФСI в инфицированных листьях огурца, не затронув уровень окисленности P700 и квантовый выход фотохимических реакций. Заражение растений, выращенных длительное время на СС, 60 %, вызывало 10-кратное снижение квантового выхода фотохимических реакций ФСI и существенное повышение нефотохимической диссипации энергии на донорной и акцепторной сторонах ФСI. Стрессовое воздействие патогена усиливало также подавляющий эффект СС, 60 % при короткой экспозиции, что нашло свое отражение в существенном уменьшении таких показателей, как квантовый выход ФСI ($Y(I)$) и эффективность переноса электронов в электрон-транспортной цепи ФСI (ETR(I)).

Полученные результаты могут быть использованы как методическая основа для создания энергосберегающих светодиодных светильников, оптимизированных для выращивания растений огурца в закрытом грунте, а также для контроля степени заражения растений на ранних стадиях фузариоза.

Ключевые слова: огурец, LED-освещение, синий свет, фотосистема I, фотосистема II, *Cucumis sativus* L., *Fusarium oxysporum*

Для цитирования: Активность фотосинтетических мембран в инфицированных *Fusarium oxysporum* растениях огурца (*Cucumis sativus* L.) при разной доле синего светодиодного освещения / И. Н. Доманская, Я. Н. Артемчук, С. С. Гордиенко [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 2. – С. 95–107. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-70-2-95-107>

Irina N. Domanskaya¹, Yana N. Artemchuk¹, Sofya S. Gordienko¹, Olga V. Molchan², Lyudmila F. Kabashnikova¹¹Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus²V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus**ACTIVITY OF PHOTOSYNTHETIC MEMBRANES IN *FUSARIUM OXYSPORUM*-INFECTED CUCUMBER (*CUCUMIS SATIVUS* L.) PLANTS UNDER DIFFERENT PROPORTIONS OF BLUE LED ILLUMINATION**

Abstract. The effect of LED illumination with different proportions of blue light (BL, 20 and 60 %) and different durations on the functionality of photosystems (PS) in healthy and infected with the fungus *Fusarium oxysporum* (*Fus. oxy.*) cucumber leaves was studied. Long-term exposure (25 days) to a light regime with a high share of BL, 60 % and subsequent infection with *Fus. oxy.*, suppressed the functional activity of PSII relative to white light (WL), which was reflected in a significant decrease in the maximum fluorescence of temporarily closed PSII reaction centers (F_m), the effective quantum yield of photochemical reactions (F_v/F_m), the maximum quantum efficiency of PSII ($Y(II)$), as well as in changes to the nature of the redistribution of absorbed light energy. This resulted in a decline in the intensity of photochemical conversion (qP), the number of open PSII reaction centers (qL) and the rate of electron transport through PSII (ETR(II)). During a 7-day exposure

of plants to different light conditions, the main changes in PSII parameters were observed only in infected leaves formed in the BL, 60 %.

Growing on WL and BL, 20 % only slightly changed the contribution of the electron flow on the donor and acceptor sides of PSI in infected cucumber leaves, without affecting the level of P700 oxidation and the quantum yield of photochemical reactions. Infection of plants grown for a long time on BL, 60 % caused a 10-fold decrease in the quantum yield of photochemical reactions of PSI and a significant increase in non-photochemical energy dissipation on the donor and acceptor sides of PSI. The stress effect of the pathogen also enhanced the suppressive effect of BL, 60 % at short exposure, which was reflected in a significant decrease of such parameters as the quantum yield of PSI (Y(I)) and the efficiency of electron transfer in the electron transport chain of PSI (ETR(I)).

The results obtained can be used as a methodological basis for the development of energy-saving LED light sources optimized for growing cucumber plants in closed soil, as well as for monitoring the degree of infection of plants in the early stages of *Fusarium* infection.

Keywords: cucumber, LED lighting, blue light, photosystem I, photosystem II, *Cucumis sativus* L., *Fusarium oxysporum*

For citation: Domanskaya I. N., Artemchuk Ya. N., Gordienko S. S., Molchan O. V., Kabashnikova L. F. Activity of photosynthetic membranes in *Fusarium oxysporum*-infected cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants under different proportions of blue LED illumination. *Vestsi Natsyyanal'nei akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk* = *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 2, pp. 95–107 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-70-2-95-107>

Введение. Свет является одним из основных факторов внешней среды, контролирующих рост и развитие растений. При этом значение имеет не только его интенсивность, но и спектральный состав. Чтобы свет определенной длины волны был воспринят растением, необходимо наличие фоторецепторов – пигмент-белковых комплексов, способных поглощать свет определенной области спектра. Существуют три известных класса фоторецепторов: фитохромы – обнаруживают свет в красном/дальнем красном (600–700 нм) диапазоне; криптохромы (CRY) – фоторецепторы синего света (~420–450 нм); фототропины – обнаруживают свет в синем и ультрафиолетовом (УФ) (320–500 нм) диапазонах [1]. Установлены три гена, которые кодируют белки CRY: CRY1, CRY2 и CRY3. Два из трех типов криптохромов являются основными: CRY1 и CRY2 [2, 3]. CRY1 – это рецептор УФ-А и синего света (СС), участвующий в реакции растений на УФ-В-радиацию [2], которая приводит к окислительному повреждению фотосинтетического аппарата [3]. Анализ экспрессии генов выявил регуляторную роль CRY2 в ответе на действие УФ-В [4, 5]. CRY2, напротив, деградирует даже при слабом освещении и участвует в фотопериодизме [3]. Криптохромы, поглощая специфическую синюю часть спектра и УФ, представляют часть фоторегуляторной системы растений, отвечающей за адаптацию фотосинтетического аппарата растений. Так, CRY1 участвует в ответной реакции *Arabidopsis thaliana* на свет высокой интенсивности [6, 7] и устойчивости ФСII к ультрафиолету [8]. Недавно была обнаружена гораздо большая разница по устойчивости к УФ-В у растений дикого типа и мутанта *Arabidopsis th.* CRY1CRY2, выращенных на СС, по сравнению с растениями, выращенными на белом свете (БС). При этом у таких растений CRY1CRY2 с СС регистрировали большее ингибирование активности ФСII и скорости фотосинтеза по сравнению с диким типом [5].

Научной основой новых биотехнологий защиты является выяснение механизмов стрессового ответа растений при инфицировании фитопатогеном. Патогены (вместе с травоядными насекомыми) представляют собой разрушительную угрозу для выживания и размножения культур. В процессе эволюции у растений выработались универсальные защитные механизмы для противостояния этим биотическими стрессорам [9]. В частности, они развили сложные защитные системы устойчивости против широкого спектра патогенов, часто именуемые в литературе иммунитетом растений [10]. Центральное место в этих системах занимает сложный обмен сигналами между хлоропластом и ядром. Предполагается, что для генерации иммуногенных сигналов растения должны отключать системы устойчивости к стрессу, в частности те, которые управляют образованием активных форм кислорода (АФК), в то время как патоген стремится повторно активировать эти системы для достижения вирулентности. Тем самым фитопатоген заставляет растение-хозяина подавлять иммуногенные сигналы хлоропластов и побуждает их к неадекватному иммунному ответу [9]. Патогены нарушают функцию хлоропластов как транскрипционно (секретируя эффекторы, которые изменяют экспрессию генов растений-хозяев, взаимодействуя с каскадами защитных киназ, транскрипционными факторами или самими промоторами), так и посттранскрипционно (доставляя эффекторы, которые проникают в хлоропласт или изменяют

локализацию растительных белков для модификации активности хлоропластов). Эти механизмы способствуют перестройке протеома хлоропластов и исходящих из них иммуногенных сигналов таким образом, что происходит беспрепятственное проникновение патогенной инфекции по растению [9].

Подобно культивируемым клеткам млекопитающих, воздействие синего и ультрафиолетового света стимулирует выработку АФК в алейроновых протопластах ячменя, что приводит к гибели клеток [11]. Точно так же свет запускает наработку избытка свободных радикалов порфирина, ответственного за гибель клеток растений кукурузы, мутантных по гену, кодирующему фермент уропорфириноген декарбоксилазу [12]. У *Arabidopsis th.* конститутивная гибель клеток, вызванная ответом на грибковые токсины или вирусные инфекции, зависит от света [13–16].

В исследованиях А. J. De Lussa с соавт. [17] были изучены антимикробные свойства светодиодов СС (470 нм) против бактерий с пищевым фотосенсибилизатором эритрозином или без него. Аликвоты *Leuconostoc mesenteroides*, *Bacillus atrophaeus* или *Pseudomonas aeruginosa* подвергали воздействию источника 1 (0,2 мВт/см²) или источника 2 (80 мВт/см²) на чашках с питательным агаром, которые облучали немонахроматическим или монахроматическим СС (0–300 Дж/см²) соответственно. Инокулированные контрольные чашки инкубировали 48 ч и подсчитывали колонии. Также были определены противогрибковые свойства СС в сочетании с эритрозином в отношении конидий *Penicillium digitatum* и *Fusarium graminearum*. Авторы сделали вывод, что СС смертелен для бактерий и мицелиальных грибов, хотя эффективность его действия зависит от однородности света, уровня энергии и вида микроорганизмов.

В выяснении механизмов прямого действия СС на фитопатогенные микроорганизмы, а также роли фоторецепторов (и особенно криптохромов) в формировании устойчивости растений к патогенному заражению еще остается много вопросов. Относительно участия криптохромов в регуляции иммунного ответа растений полученные в настоящее время результаты весьма противоречивы. Показано, что мутанты *Arabidopsis th.* по криптохрому CRY1 не проявляли устойчивости к инфицированию *Pseudomonas syringae* или *Botrytis cinerea*. При этом L. Wu и H. Q. Yang [18] обнаружили более высокую устойчивость мутанта *Arabidopsis th.* CRY1 к инфицированию *Pseudomonas syringae*.

Одним из опаснейших патогенов являются грибы рода *Fusarium*, вызывающие фузариозы – болезни множества культурных растений. Ущерб, наносимый сельскому хозяйству этими грибами, огромен, поэтому снижение уровня заболеваемости растений (особенно в закрытом грунте) является важнейшим резервом увеличения продуктивности культур и повышения качества урожая. Опыты с мутантами *Arabidopsis th.*, дефицитными по CRY1, показали, что 77 генов, чувствительных к свету, регулируются с помощью CRY1 [6], при этом высокочувствительный к облучению фенотип показал фотоинактивацию ФСII, о чем свидетельствовало снижение максимального квантового выхода флуоресценции хлорофилла (Хл).

Цель данного исследования – прижизненное изучение функциональной активности фотосинтетических мембран в растениях огурца, выращенных при полноспектральном LED-освещении с разным соотношением и продолжительностью действия СС, а затем инфицированных грибным патогеном *Fus. oxu*.

Объекты и методы исследования. Эксперименты проведены с зелеными растениями огурца (*Cucumis sativus* L) сорта Кустовой, выращенными с фотопериодом 14 ч свет/10 ч темнота, при температуре 24 °С и влажности 65 % в грунте на основе торфа «Универсальный» (Terra Vita). Использовали LED-светильники, включающие все диапазоны физиологически активной радиации (от 400 до 800 нм) в различном соотношении. Растения огурца в стадии открытых семядольных листьев переносили на светодиодное освещение с разным соотношением и продолжительностью действия СС. Вариант «СС, 60 %» имел плотность потока фотонов (PPF) около 60 %, красный свет (КС) + дальний КС – 30 %, зеленый свет (ЗС) – 10 % при соотношении СС/КС = 3,7 (рис. 1, б). В варианте «СС, 20 %» доля СС составила 20 % от суммарного светового потока с добавлением источников КС + дальнего КС (70 %) и ЗС (10 %) при соотношении СС/КС = 0,32 (рис. 1, с). Контролем служили растения огурца, выращенные под белыми LED-светильниками (вариант «БС»), где доля СС (по PPF) составляла 27 % при соотношении СС/КС = 1,1 (рис. 1, а).

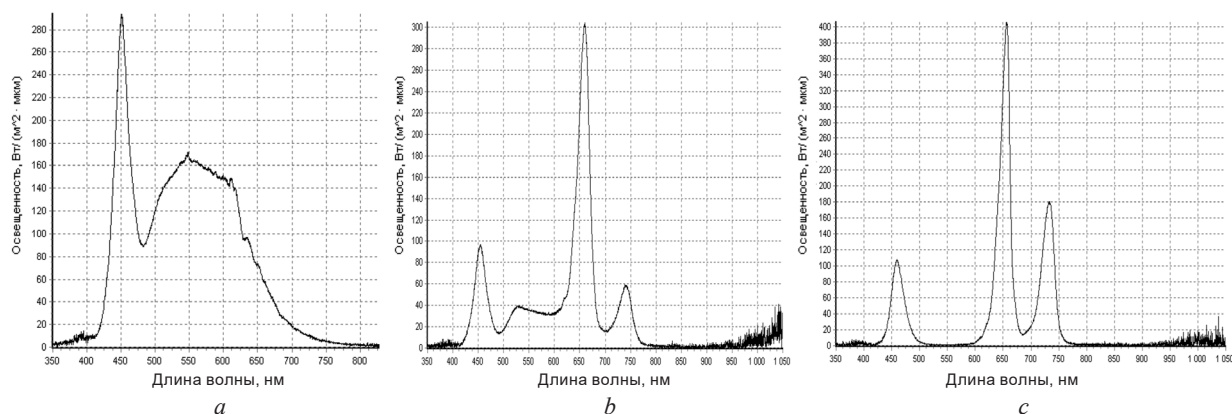


Рис. 1. Спектры излучения светодиодных светильников: *a* – вариант «БС»; *b* – «СС, 60 %»; *c* – «СС, 20 %»

Fig. 1. Emission spectra of LED lamps: *a* – option “WL”; *b* – “BL, 60 %”; *c* – “BL, 20 %”

Интенсивность света для всех трех вариантов освещения составляла примерно $100 \text{ мкмоль квантов/м}^2 \cdot \text{с}$. Патогенный гриб *Fus. oxu.* предварительно выращивали на картофельно-глюкозном агаре в течение двух недель. Искусственное инфицирование грибным патогеном *Fus. oxu.*, вызывающим фузариозное увядание огурцов, проводили путем опрыскивания растений суспензией спор (10^{-6} спор/мл) из расчета 5 мл/1 растение. Анализ листьев 1-го яруса проводили через 72 ч после заражения. Контролем служили растения трех вариантов, обработанные дистиллированной водой.

Активность ФСИ и ФСII определяли с помощью метода импульсно-модулируемой флуоресцентной спектроскопии (pulse-amplitude modulated fluorometry, PAM), позволяющей проводить прижизненную регистрацию кинетической кривой индукции флуоресценции Хл *a*. Измерения проводили на флуориметре Dual-PAM-100 (Heinz Walz, Германия) по методу [19, 20] Листья огурца предварительно адаптировали к темноте в течение 20 мин. Затем возбуждали фоновую флуоресценцию Хл (F_0) измерительным светом низкой интенсивности ($0,04 \text{ мкмоль квантов/м}^2 \cdot \text{с}$, 460 нм), модулированным с частотой 20 Гц. При включении актиничного света ($125 \text{ мкмоль квантов/м}^2 \cdot \text{с}$, 635 нм) интенсивность флуоресценции достигала максимальной величины F_m , затем снижалась за счет дезактивации по фотохимическому и диссипационному путям. Применение вспышки насыщающего света ($10\,000 \text{ мкмоль квантов/м}^2 \cdot \text{с}$, 635 нм) на фоне действия актиничного света приводило к увеличению интенсивности флуоресценции с величины F_0 до F_m' . После вспышки насыщающего света выключался актиничный свет и включался источник дальнего КС, возбуждающий только ФСII. При этом пул переносчиков электронов быстро и полностью окислялся. Величина флуоресценции достигала значения F_0' . По полученным значениям F_0 , F_0' , F_m , F_m' и F рассчитывали величину максимального (потенциального) квантового выхода фотохимических реакций ФСII – F_v/F_m ; величину эффективного квантового выхода ФСII – $Y(II)$; квантовые выходы нерегулируемого ($Y(NO)$) и регулируемого ($Y(NPQ)$) нефотохимического тушения флуоресценции Хл; коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции Хл (qN) и NPQ, коэффициент фотохимического тушения флуоресценции Хл (qP), показатель доли открытых реакционных центров (qL) [20, 21]. Рассчитывали эффективность функционирования электрон-транспортной цепи или скорости транспорта электронов (ETR) по [21].

Прижизненные измерения фотохимической активности ФСИ проводили на флуориметре Dual-PAM-100 с двухволновым (830/875 нм) модулем регистрации флуоресценции P700 (реакционного центра ФСИ) согласно [20, 22]. Рассчитывали параметры фотохимической активности ФСИ: эффективность функционирования электрон-транспортной цепи ETR ФСИ, величину P_m , характеризующую максимальную флуоресценцию P700, эффективный квантовый выход ФСИ – $Y(I)$ и параметры квантовых выходов нефотохимического тушения ФСИ – $Y(ND)$ и $Y(NA)$, характеризующие донорные ($Y(ND)$) и акцепторные ($Y(NA)$) свойства P700 [20]. В настоящее время параметры флуоресценции Хл рассчитываются автоматически, физический смысл каждого описан в литературе [23].

Для статистической обработки данных использовали стандартные пакеты программ Excel 2016, SigmaPlot 12.0 и статистические методы, принятые в области биологических исследований [24]. Приведены средние значения из трех независимых экспериментов и их стандартные ошибки. Различия по сравнению с контролем считали достоверными при уровне значимости $p \leq 0,05$.

Результаты и их обсуждение. Эксперименты проведены на растениях огурца, которые были сформированы при LED-освещении различного спектрального состава (БС; СС, 20 % и СС, 60 %), а затем инфицированы грибом *Fus. oxu*. Использовали два варианта светодиодного освещения: длительное (25 дней) и короткое (7 дней). В первом варианте выращивали растения огурца на полихроматическом свете с разной долей квантов СС (20 и 60 %) с самого начала появления настоящих листьев до 25 дней, затем на 3 сут переносили на БС, предварительно инфицировав листья первого и второго ярусов патогенным грибом *Fus. oxu*. Во втором варианте растения огурца до 18 дней растили на БС с последующим переносом на LED-освещение с разными дозами СС (20 и 60 %) на 7 дней, после чего инфицировали патогенным грибом и помещали под БС светодиодных ламп на 3 сут. На рис. 2, а, б хорошо видно, что растения трех вариантов четко различаются по такому морфометрическому показателю, как общая длина. Известное из литературы увеличение высоты растений под влиянием СС наблюдали как при длительном, так и при коротком периоде роста под синими LED-светильниками с разными долями СС, что, вероятно, связано с отсутствием в них полноценной фитохромной системы, принимающей участие в регуляции ростовых процессов, либо опосредовано действием фототропинов, запускающих реакцию фототропизма [25]. Листья огурца в разных вариантах опыта отличались также по площади листовой пластинки и показателю удельной поверхностной плотности листа (УППЛ) [данные не приведены].

Для оценки состояния растения исследовали фотохимическую активность стрессочувствительной ФСII *in vivo* с помощью метода дифференциальной абсорбционной фотометрии (РАМ-флуориметрии) Хл а, позволяющей обнаружить нарушения первичных стадий фотосинтеза раньше визуальных последствий стресса [19–21]. Особенно важным обстоятельством является возможность непосредственного изучения параметров флуоресценции Хл в интактных листьях. В литературе описано, что одной из первичных мишеней действия биотических и абиотических факторов в цепи электронного транспорта является кислород-выделяющий комплекс ФСII [8, 26]. ФСII играет центральную роль на первых трех этапах фотосинтеза, в связи с чем показатели, отражающие эффективность работы ФСII, являются весьма существенными для

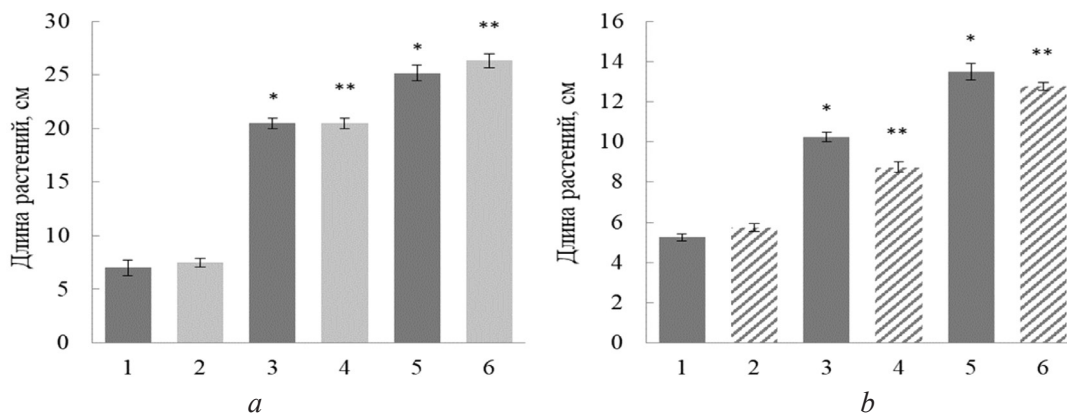


Рис. 2. Общая длина растений огурца, выращенных на БС; СС, 20 % и СС, 60 % в течение 25 (а) и 7 дней (б), а затем инфицированных *Fus. oxu*: 1 – БС – контроль (без обработки); 2 – контроль, зараженный *Fus. oxu*; 3 – СС, 20 %; 4 – СС, 20 % + *Fus. oxu*; 5 – СС, 60 %; 6 – СС, 60 % + *Fus. oxu*. * – достоверные различия между средними значениями вариантов 1, 3, 5 при $p < 0,05$; ** – достоверные различия между средними значениями вариантов 2, 4, 6 при $p < 0,05$

Fig. 2. Total length of cucumber plants grown on WL; BL, 20 % and BL, 60 % for 25 (a) and 7 days (b) and infected with *Fus. oxu*: 1 – WL – control (no treatment); 2 – control infected with *Fus. oxu*; 3 – BL, 20 %; 4 – BL, 20 % + *Fus. oxu*; 5 – BL, 60 %; 6 – BL, 60 % + *Fus. oxu*. * – significant differences between the mean values of options 1, 3, 5 at $p < 0.05$; ** – significant differences between the mean values of options 2, 4, 6 at $p < 0.05$

оценки всего аппарата фотосинтеза. В табл. 1 представлены абсолютные значения параметров переменной флуоресценции Хл, отражающие эффективность работы ФСII в листьях огурца, выращенных на БС; СС, 20 % и СС, 60 % с начала прорастания семян до 25 дней, а затем инфицированных патогеном.

Зарегистрирован приблизительно одинаковый уровень показателя F_m (вызванная насыщающим светом максимальная флуоресценция временно закрытых реакционных центров ФСII) для всех контрольных растений огурца и зараженных грибом образцов в вариантах с БС и СС, 20 %. Величина F_m , сниженная на 75 % относительно своего контроля в варианте «СС, 60 % + *Fus. oxy.*», свидетельствует о стрессовом состоянии ФСII. Показатель F_v/F_m отражает максимальную квантовую (потенциальную) эффективность ФСII, значения которой снижаются при повреждении фотосинтетической функции по разным причинам. Хорошо видно, что в здоровых листьях отсутствуют достоверные изменения потенциального квантового выхода фотохимических реакций (F_v/F_m) во всех вариантах опыта. Инфекция не изменила это соотношение в вариантах «БС + *Fus. oxy.*» и «СС, 20 % + *Fus. oxy.*», однако достоверно снизила F_v/F_m у растений, выращенных на СС, 60 %, на 36 % по сравнению с соответствующим контролем.

Одной из основных характеристик ФСII-комплексов является параметр Y(II) или эффективный квантовый выход, характеризующий соотношение числа квантов, используемых в фотохимических превращениях, к общему числу поглощенных квантов в ФСII. В литературе [27] описана линейная зависимость между показателем Y(II) и скоростью фиксации углекислого газа в процессе фотосинтеза. Как следует из табл. 1, параметр Y(II) практически не изменяется в здоровых растениях, выращенных на LED-освещении с низкой (20 %) и высокой (60 %) долей СС, а также в вариантах «БС + *Fus. oxy.*» и «СС, 20 % + *Fus. oxy.*». Y(II) уменьшается почти в 15 раз относительно своего контроля в листьях огурца, выращенных на СС, 60 % и подвергнутых фузариозному заражению, что свидетельствует о катастрофическом снижении эффективности трансформации энергии поглощенных квантов света в фотохимические реакции фотосинтеза. Закономерным является обнаруженное снижение скорости транспорта электронов через ФСII в таких образцах. Этот процесс описывается параметром ETR(II), который в варианте опыта «СС, 60 % + *Fus. oxy.*» был уменьшен на 94 % по сравнению со своим контролем, что хорошо характеризует понятие «стрессовое состояние растения». В литературе существуют многочисленные данные о снижении потока электронов через ФСII в листьях 6 генотипов картофеля в условиях засухи [28], а также в растениях ячменя *Hordeum vulgare* в таких стрессовых условиях, как азотный дефицит [29] или при засолении [30].

Таблица 1. Абсолютные значения параметров РАМ-флуориметрии ФСII в листьях огурца, выращенных на БС; СС, 20 % и СС, 60 % в течение 25 дней, до и после инфицирования *Fus. oxy.*

Table 1. Absolute values of the parameters of PC II fluorimetry in cucumber leaves grown on WL; BL, 20 % and BL, 60 % for 25 days, before and after infection with *Fus. oxy.*

Параметр	Вариант					
	БС, контроль	БС + <i>Fus. oxy.</i>	СС, 20 %, контроль	СС, 20 % + <i>Fus. oxy.</i>	СС, 60 %, контроль	СС, 60 % + <i>Fus. oxy.</i>
F	1,33 ± 0,05	1,28 ± 0,03	1,17 ± 0,02	1,31 ± 0,05	1,20 ± 0,04	1,03 ± 0,13
F_m, F_m'	4,57 ± 0,02	4,80 ± 0,05	3,98 ± 0,13	4,84 ± 0,03	4,66 ± 0,04	1,14 ± 0,12*
F_v/F_m	0,81 ± 0,01	0,82 ± 0,01	0,79 ± 0,01	0,80 ± 0,01	0,82 ± 0,01	0,52 ± 0,01*
Y(II)	0,66 ± 0,01	0,70 ± 0,01	0,66 ± 0,02	0,69 ± 0,01	0,69 ± 0,03	0,04 ± 0,02*
Y(NO)	0,28 ± 0,02	0,26 ± 0,01	0,25 ± 0,03	0,27 ± 0,02	0,25 ± 0,01	0,88 ± 0,03*
Y(NPQ)	0,049 ± 0,003	0,037 ± 0,002	0,081 ± 0,004	0,041 ± 0,003	0,051 ± 0,002	0,079 ± 0,003
NPQ	0,186 ± 0,006	0,149 ± 0,003	0,312 ± 0,004	0,162 ± 0,003	0,378 ± 0,004	0,092 ± 0,001*
qP	0,84 ± 0,01	0,88 ± 0,04	0,85 ± 0,02	0,88 ± 0,06	0,88 ± 0,05	0,09 ± 0,002*
ETR(II)	36,5 ± 0,4	38,6 ± 0,3	36,5 ± 0,2	38,1 ± 0,5	38,1 ± 0,9	2,45 ± 0,90*
qN	0,17 ± 0,03	0,14 ± 0,05	0,26 ± 0,04	0,15 ± 0,06	0,19 ± 0,03	0,12 ± 0,02*
qL	0,52 ± 0,05	0,59 ± 0,01	0,56 ± 0,02	0,62 ± 0,03	0,60 ± 0,02	0,05 ± 0,02*

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 * обозначены достоверные различия между средними значениями при $p < 0,05$.

Еще одно существенное различие между листьями, выращенными на СС, 60 % и инфицированными *Fus. oxu.*, и всеми остальными вариантами связано с коэффициентами qP (показатель фотохимического тушения возбуждения Хл в антенных комплексах ФСII) и qL (количество открытых реакционных центров ФСII), которые также были значительно снижены в результате сочетанного длительного действия СС, 60 % и фузариозной инвазии. Физический смысл параметров qP и qL идентичен, но в их основу положены разные модели организации пигментной антенны ФСII в гранах хлоропластов [25]. Значительное снижение этих двух коэффициентов в варианте «СС, 60 % + *Fus. oxu.*» указывает на ингибирование процессов, поддерживающих электронный транспорт, что и подтверждается уменьшением параметра ETR(II).

Таким образом, длительное выращивание растений огурца на СС, 60 % практически с начала прорастания с последующим грибным инфицированием привело к подавлению фотосинтетической активности листьев, что выразилось в значительном снижении основных параметров функционирования ФСII: максимальной флуоресценции временно закрытых реакционных центров ФСII (F_m), эффективного квантового выхода фотохимических реакций (F_v/F_m), максимальной квантовой эффективности ФСII ($Y(II)$), скорости транспорта электронов через ФСII (ETR(II)), коэффициента фотохимического тушения возбуждения Хл в антенных комплексах ФСII (qP) и количества открытых реакционных центров ФСII (qL).

Следующая серия экспериментов была выполнена на растениях огурца, формирование которых происходило 18 дней при БС, затем в течение 7 сут при СС (20 или 60 %), после чего они были заражены грибом *Fus. oxu.* Особенности работы ФСII в условиях короткого светодиодного освещения также изучались по данным индукции флуоресценции Хл. Сравнительные данные о структурно-функциональном состоянии ФСII в условиях патогенного заражения относительно здоровых листьев приведены в табл. 2. Как и при длительном LED-освещении, основные изменения функциональной активности ФСII в этом эксперименте наблюдались в инфицированных листьях, сформированных в режиме СС, 60 %. Хорошо видно, что параметры фоновой флуоресценции ФСII адаптированных к темноте листьев (F_0) во всех вариантах контроля практически не различаются. Снижение максимального уровня флуоресценции (F_m) ФСII относительно контроля зарегистрировано в инфицированных листьях, выросших на БС и СС, 60 % (на 18 и 31 % соответственно) (табл. 2). Эффективный квантовый выход фотохимии ФСII и эффективность переноса электронов (ETR(II)) достоверно снижались (на 33 и 34 % соответственно) в листьях огурца, выросших на СС, 60 % (рис. 3, а, б). Уменьшение эффективного квантового выхода фотохимии ФСII, а также и ETR(II) в ФСII в литературе связывают с увеличением Q_b -невосстанавливающих реакционных центров этой фотосистемы [31].

Возможной причиной снижения эффективности переноса электронов ETR(II) в ФСII и, соответственно, $Y(II)$ под действием гриба *Fus. oxu.* на 30 % в варианте «СС, 60 % + *Fus. oxu.*» могут

Таблица 2. Абсолютные значения параметров РАМ-флуориметрии ФСII в листьях огурца, выращенных на СС, 20 % и СС, 60 % в течение 7 дней, до и после инфицирования *Fus. oxu.*

Table 2. Absolute values of PAM fluorimetry parameters of PSII in cucumber leaves grown on BL, 20 % and BL, 60 % for 7 days, before and after infection with *Fus. oxu.*

Параметр	Вариант					
	БС, контроль	БС + <i>Fus. oxu.</i>	СС, 20 %, контроль	СС, 20 % + <i>Fus. oxu.</i>	СС, 60 %, контроль	СС, 60 % + <i>Fus. oxu.</i>
F_0	1,64 ± 0,03	1,50 ± 0,1	1,55 ± 0,1	1,65 ± 0,06	1,46 ± 0,06	1,68 ± 0,13
F_m, F_m'	5,02 ± 0,02	4,08 ± 0,05	4,84 ± 0,13	5,25 ± 0,03	5,08 ± 0,03	3,49 ± 0,3*
F_v/F_m	0,82 ± 0,01	0,77 ± 0,02	0,82 ± 0,01	0,81 ± 0,003	0,83 ± 0,001	0,78 ± 0,02
$Y(II)$	0,61 ± 0,1	0,53 ± 0,11	0,62 ± 0,03	0,60 ± 0,02	0,63 ± 0,03	0,42 ± 0,08*
$Y(NO)$	0,32 ± 0,01	0,46 ± 0,08	0,32 ± 0,03	0,32 ± 0,02	0,29 ± 0,01	0,49 ± 0,08*
$Y(NPQ)$	0,05 ± 0,003	0,12 ± 0,03	0,05 ± 0,004	0,09 ± 0,01	0,11 ± 0,02	0,09 ± 0,004*
NPQ	0,17 ± 0,01	0,23 ± 0,03	0,17 ± 0,01	0,29 ± 0,05	0,23 ± 0,01	0,19 ± 0,02
qP	0,77 ± 0,01	0,70 ± 0,03	0,74 ± 0,03	0,77 ± 0,01	0,79 ± 0,03	0,53 ± 0,05*
ETR(II)	33,8 ± 0,3	28,6 ± 1,2	34,1 ± 1,7	32,8 ± 0,1	34,4 ± 1,8	22,9 ± 4,5*
qN	0,17 ± 0,01	0,23 ± 0,02	0,17 ± 0,01	0,26 ± 0,40	0,26 ± 0,04	0,19 ± 0,01*
qL	0,40 ± 0,2	0,42 ± 0,10	0,42 ± 0,05	0,44 ± 0,01	0,43 ± 0,03	0,22 ± 0,04*

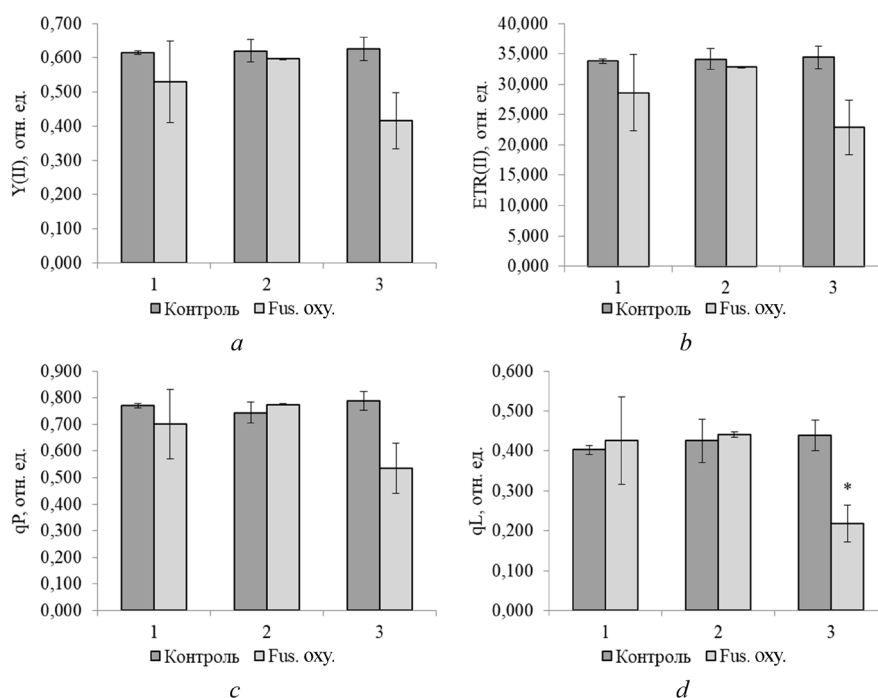


Рис. 3. Параметры функциональной активности ФСII (*a* – квантовый выход ($Y(II)$); *b* – эффективность функционирования электрон-транспортной цепи ($ETR(II)$); *c* – коэффициент фотохимического тушения флуоресценции Хл в антенных комплексах (qP); *d* – количество открытых реакционных центров (qL)) в листьях огурца, выращенных на БС (1), СС, 20 % (2) и СС, 60 % (3) в течение 7 дней, до и после инфицирования грибом *Fus. oxy.*

Fig. 3. Parameters of the functional activity of PSII (*a* – quantum yield ($Y(II)$); *b* – efficiency of the electron transport chain ($ETR(II)$); *c* – coefficient of photochemical quenching of Chl fluorescence in antenna complexes (qP); *d* – number of open reaction centers (qL)) in cucumber leaves grown on WL (1), BL, 20 % (2) and BL, 60 % (3) for 7 days, before and after infection with the *Fus. oxy.*

быть изменения, происходящие в белковых комплексах реакционного центра ФСII, так как параметры $ETR(II)$ и $Y(II)$ не связаны с активацией дополнительных диссипационных механизмов. Еще одно различие между вариантом «СС, 60 % + *Fus. oxy.*» и всеми остальными вариантами обнаруживается в коэффициенте qP , сниженном на 32 %, и коэффициенте qL , сниженном на 50 %, что свидетельствует об уменьшении доли открытых реакционных центров ФСII или дезактивации процессов, поддерживающих электронный транспорт, и хорошо согласуется с описанным выше снижением $ETR(II)$ на 34 % (рис. 3, *b–d*).

Влияние воздействия абиотических и биотических факторов на работу и структуру фотосинтетического аппарата исследуется давно, но большая часть работ посвящена изучению ФСII. Относительно ФСI существовало мнение, что она меньше реагирует на стрессовые факторы. В литературе описано, что при тепловом воздействии активируется циклический перенос электронов через ФСI [32, 33], а также возможны повреждения пигмент-белкового комплекса ФСI в результате фотоингибирования на акцепторной стороне ФСI и образования АФК [34].

Недавно была проведена оценка редокс-состояния P700 растений томата при сопряженном воздействии повышенной температуры и поражении *Fus. oxy.* методом дифференциальной абсорбционной фотометрии, которая показала нарушение в функционировании ФСI как под влиянием тепловой обработки, так и при заражении растений патогенным грибом *Fus. oxy.* при их сочетанном действии [35]. В нашей работе использованы параметры переменной флуоресценции при измерении поглощения пигмента P700 с помощью метода импульсно-модулируемой флуоресцентной спектроскопии, которые несут сходную информацию о ФСI (состояние донорной и акцепторной сторон, квантовые выходы и т. д.). Данные, зарегистрированные в зеленых листьях огурца, выросших на БС; СС, 20 % и СС, 60 % в течение 25 дней без обработки и после 3-суточной грибной инвазии, представлены в табл. 3. Длительное выращивание здоро-

вых растений на СС, 60 % привело к снижению максимального уровня флуоресценции (P_m), характеризующего максимальную флуоресценцию P700, на 35 % по сравнению с контрольными листьями на БС. Стрессовые условия 3-суточной атаки *Fus. oxu.* вызвали почти 10-кратное уменьшение уровня сигнала P700 (параметр P_m) по отношению к соответствующему здоровому контролю. Анализ параметров, характеризующих фотохимическую активность ФЦИ в варианте «СС, 60 % + *Fus. oxu.*» (квантовый выход ФЦИ ($Y(I)$) и эффективность переноса электронов в электрон-транспортной цепи ФЦИ (ETR(I))), показал их значительную редукцию (8,7 и 12,2 % соответственно) по сравнению с контролем. В таких листьях практически полностью нарушено функционирование донорной ($Y(ND)$) и акцепторной ($Y(NA)$) сторон ФЦИ. При длительном (25 дней) выращивании растений огурца в режиме СС, 20 % не обнаружено таких значительных изменений параметров функционирования ФЦИ ни в здоровых растениях, ни в фузариозных образцах (табл. 3).

Таблица 3. Абсолютные значения параметров ПАМ-флуориметрии ФЦИ в листьях огурца, выращенных на БС; СС, 20 % и СС, 60 % в течение 25 дней, а затем инфицированных патогенным грибом *Fus. oxu.*

Table 3. Absolute values of PAM fluorimetry parameters of PSI in cucumber leaves grown on WL; BL, 20 % and BL, 60 % for 25 days, and then infected with the pathogenic fungus *Fus. oxu.*

Параметр	Вариант					
	БС, контроль	БС + <i>Fus. oxu.</i>	СС, 20 %, контроль	СС, 20 % + <i>Fus. oxu.</i>	СС, 60 %, контроль	СС, 60 % + <i>Fus. oxu.</i>
P_m	$1,90 \pm 0,01$	$1,49 \pm 0,03$	$1,34 \pm 0,04$	$1,41 \pm 0,05$	$1,08 \pm 0,06$	$0,12 \pm 0,03^*$
$Y(I)$	$0,78 \pm 0,01$	$0,79 \pm 0,02$	$0,72 \pm 0,01$	$0,75 \pm 0,04$	$0,83 \pm 0,06$	$0,07 \pm 0,01^*$
ETR(I)	$43,2 \pm 0,02$	$43,7 \pm 0,02$	$39,9 \pm 0,04$	$41,6 \pm 0,01$	$45,6 \pm 0,04$	$5,55 \pm 0,03^*$
$Y(ND)$	$0,09 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,08 \pm 0,01$	$0,09 \pm 0,01$	$0,02 \pm 0,01$	$0,33 \pm 0,07^*$
$Y(NA)$	$0,12 \pm 0,03$	$0,09 \pm 0,01$	$0,19 \pm 0,01$	$0,14 \pm 0,01$	$0,14 \pm 0,03$	$0,56 \pm 0,01^*$

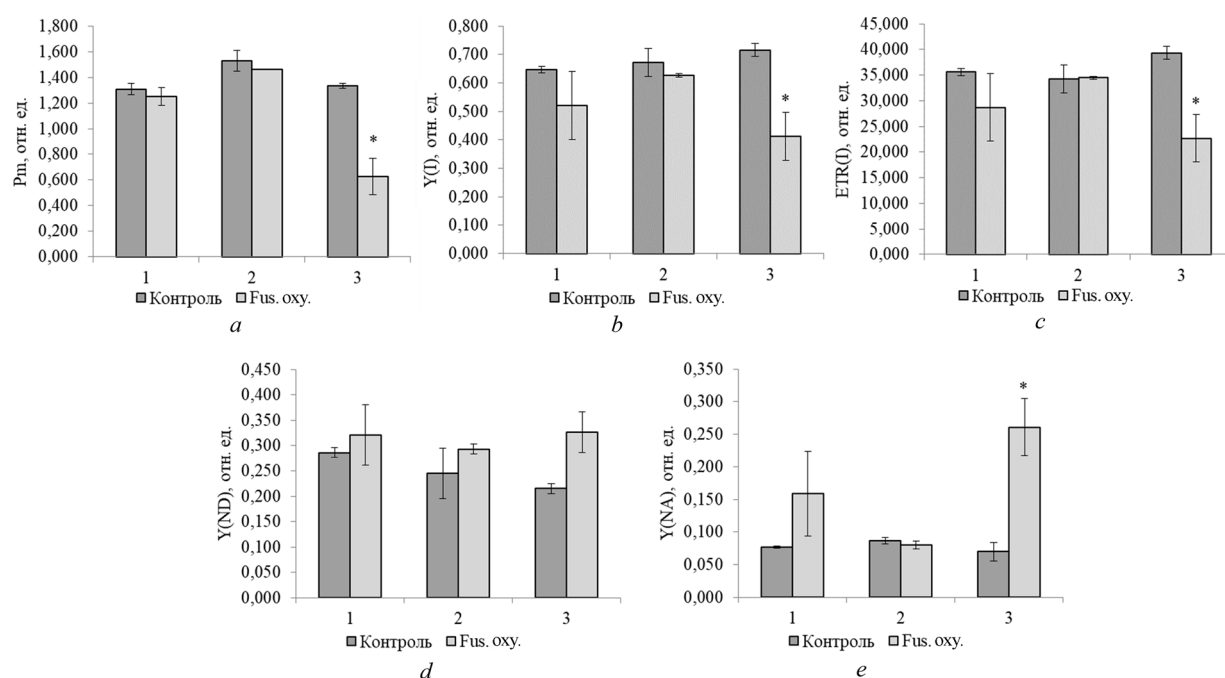


Рис. 4. Параметры функциональной активности ФЦИ (a – максимальная флуоресценция временно закрытых реакционных центров P700 (P_m); b – квантовый выход ($Y(I)$); c – эффективность функционирования электрон-транспортной цепи (ETR(I)); d – функционирование донорной стороны ($Y(ND)$); e – функционирование акцепторной стороны ($Y(NA)$) в листьях огурца, выращенных на БС (1), СС, 20 % (2) и СС, 60 % (3) в течение 7 дней, до и после инфицирования грибом *Fus. oxu.*

Fig. 4. Parameters of functional activity of PSI (a – maximum fluorescence of temporarily closed reaction centers P700 (P_m); b – quantum yield ($Y(I)$); c – efficiency of functioning of the electron transport chain (ETR(I)); d – functioning of the donor side ($Y(ND)$); e – functioning of the acceptor side ($Y(NA)$) in cucumber leaves grown at WL (1), BL, 20 % (2) and BL, 60 % (3) for 7 days, before and after infection with the fungus *Fus. oxu.*

Как и при рассмотрении функционирования ФСII, основные изменения в активности ФСI происходили при длительном LED-освещении инфицированных листьев, выращенных на СС, 60 %. Однако и в варианте с 7-дневной экспозицией на СС, 20 % зарегистрировано достоверное уменьшение эффективности функционирования электрон-транспортной цепи ФСI и квантового выхода ФСI (на 42 % по каждому параметру) в листьях огурца после 3-суточной инвазии патогенного гриба (рис. 4). Также в инфицированных листьях огурца наблюдали значительное изменение в функционировании как донорной (Y(ND)), так и акцепторной (Y(NA)) сторон ФСI, особенно выраженное при выращивании на СС, 60 % (рис. 4). Увеличение Y(NA) в таких листьях может быть следствием нарушения работы цикла Кальвина вплоть до полной остановки функционирования [21]. Таким образом, показано, что при выращивании растений огурца в течение 7 дней в режиме СС, 60 % достоверные изменения коснулись степени окисленности P700, квантового выхода ФСI Y(I), эффективности функционирования электрон-транспортной цепи ФСI и нефотохимической диссипации энергии на донорной стороне ФСI. Отметим, что наиболее выраженные изменения функциональной активности ФСI (как и для ФСII) зарегистрированы в инфицированных листьях огурца, сформированных в режиме длительного действия СС, 60 %.

Заключение. В результате исследования и анализа показателей, отражающих эффективность работы ФСI и ФСII, были выявлены особенности функционирования фотосинтетических мембран огурца в условиях полихроматического LED-освещения с различным соотношением синего и красного диапазонов, а также рассмотрена продолжительность выращивания растений в таких условиях. Существенным стрессовым фактором для листьев огурца стало их 3-суточное инфицирование патогенным грибом *Fus. oxu*. Установлено, что разрушающее влияние фитопатогена в растениях огурца, выращенных длительное время (25 дней) на СС, 60 %, проявляется в подавлении функциональной активности ФСII хлоропластных мембран, что выразилось в значительном снижении максимальной флуоресценции временно закрытых реакционных центров ФСII (F_m), эффективного квантового выхода фотохимических реакций (F_v/F_m), максимальной квантовой эффективности ФСII (Y(II)), а также в изменении характера перераспределения поглощенной световой энергии, что привело к снижению интенсивности фотохимической конверсии (qP), количества открытых реакционных центров ФСII (qL) и скорости транспорта электронов через ФСII (ETR(II)). При 7-дневной экспозиции растений в разных световых условиях основные изменения параметров ФСII наблюдались только в инфицированных листьях, сформированных в режиме СС, 60 %.

Анализ кинетики окисления/восстановления P700 показал, что в листьях огурца, сформированных на БС и СС, 20 %, после инфицирования фитопатогеном лишь незначительно изменился вклад потока электронов на донорной и акцепторной сторонах ФСI, не затронув уровень окисленности P700 и квантовый выход фотохимических реакций. Существенные изменения зарегистрированы для растений огурца, выращенных в режиме СС, 60 % и зараженных *Fus. oxu*. При инокуляции фитопатогеном растений, длительное время выращенных на СС, 60 %, обнаружено 10-кратное снижение квантового выхода фотохимических реакций ФСI и существенное увеличение нефотохимической диссипации энергии на донорной и акцепторной сторонах ФСI. Стрессовое воздействие патогена усиливало подавляющий эффект выращивания растений огурца на СС, 60 % в течение 7 дней, что вызывало существенное снижение таких показателей, как квантовый выход ФСI (Y(I)) и эффективность переноса в электрон-транспортной цепи ФСI (ETR(I)).

В результате проведенного исследования выявлены механизмы модификации функциональной активности фотосинтетических мембран под действием LED-освещения с повышенной долей СС, а также определены оптимальные параметры соотношения синего и красного диапазонов света в полноспектральных композициях светодиодного освещения для выращивания растений огурца. Полученные результаты могут быть использованы в качестве методической основы для создания энергосберегающих светодиодных светильников, оптимизированных для выращивания растений огурца в закрытом грунте, а также для контроля степени заражения растений на ранних стадиях фузариоза, когда внешние признаки увядания еще отсутствуют.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена в рамках ГПНИ «Биотехнологии-2» на 2021–2025 гг. подпрограммы 1 «Молекулярные и клеточные биотехнологии-2» «Изучить влияние синего LED-освещения на молекулярно-мембранные механизмы взаимодействия грибных патогенов рода *Fusarium* с растительными клетками».

Acknowledgments. The work was carried out within the framework of the State Program of Scientific Research “Biotechnology-2” for 2021–2025, Subprogram 1 “Molecular and Cellular Biotechnology-2” “To study the effect of blue LED illumination on the molecular membrane mechanisms of interaction of fungal pathogens of the genus *Fusarium* with plant cells”.

Список использованных источников

1. Casal, J. J. Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interactions in plants / J. J. Casal // Photochemistry and Photobiology. – 2007. – Vol. 71, N 1. – P. 1–11. [https://doi.org/10.1562/0031-8655\(2000\)0710001pcppii2.0.co2](https://doi.org/10.1562/0031-8655(2000)0710001pcppii2.0.co2)
2. Voitsekhovskaja, O. V. Phytochromes and other (Photo)Receptors of information in plants / O. V. Voitsekhovskaja // Russian Journal of Plant Physiology. – 2019. – Vol. 66. – P. 351–364. <https://doi.org/10.1134/s1021443719030154>
3. D'Amico-Damiao, V. Cryptochrome-related abiotic stress responses in plants / V. D'Amico-Damiao, R. F. Carvalho // Frontiers in Plant Science. – 2018. – Vol. 9. – Art. 1897. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01897>
4. Banerjee, R. Plant blue-light receptors / R. Banerjee, A. Batschauer // Planta. – 2005. – Vol. 220. – P. 498–502. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1418-z>
5. Влияние дефицита криптохромов 1 и 2 на фотосинтетическую активность и про-антиоксидантный баланс в листьях растений *Arabidopsis thaliana* при действии УФ-В / А. Ю. Худякова, В. Д. Креславский, А. Н. Шмарев [и др.] // Физиология растений. – 2022. – Т. 69, № 2. – С. 207–215.
6. Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for cryptochrome1 in the response of Arabidopsis to high irradiance / T. Kleine, P. Kindgren, C. Benedict [et al.] // Plant Physiology. – 2007. – Vol. 144, N 3. – P. 1391–1406. <https://doi.org/10.1104/pp.107.098293>
7. Lin, C. The cryptochromes / C. Lin, T. Todo // Genome biology. – 2005. – Vol. 6, N 5. – Art. 220. <https://doi.org/10.1186/gb-2005-6-5-220>
8. Impact of UV-B radiation on the photosystem II activity, pro-/antioxidant balance and expression of light-activated genes in Arabidopsis thaliana hy4 mutants grown under light of different spectral composition / A. Yu. Khudyakova, V. D. Kreslavski, A. N. Shmarev [et al.] // Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. – 2019. – Vol. 194. – P. 14–20. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2019.02.003>
9. Sowden, R. G. The role of chloroplasts in plant pathology / R. G. Sowden, S. J. Watson, P. Jarvis // Essays in Biochemistry. – 2018. – Vol. 62, N 1. – P. 21–39. <https://doi.org/10.1042/ebc20170020>
10. Jones, J. D. G. The plant immune system / J. D. G. Jones, J. L. Dangl // Nature – 2006. – Vol. 444. – P. 323–332. <https://doi.org/10.1038/nature05286>
11. Bethke, P. C. Cell death of barley aleurone protoplasts is mediated by reactive oxygen species / P. C. Bethke, R. L. Jones // The Plant Journal. – 2001. – Vol. 25, N 1. – P. 19–29. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.00930.x>
12. A porphyrin pathway impairment is responsible for the phenotype of a dominant disease lesion mimic mutant of maize / G. Hu, N. Yalpani, S. P. Briggs, G. S. Johal // The Plant Cell. – 1998. – Vol. 10, N 7. – P. 1095–1105. <https://doi.org/10.2307/3870714>
13. Knockout of Arabidopsis accelerated-cell-death1 encoding a sphingosine transfer protein causes activation of programmed cell death and defense / P. Brodersen, M. Petersen, H. M. Pike [et al.] // Genes and development. – 2002. – Vol. 16, N 4. – P. 490–502. <https://doi.org/10.1101/gad.218202>
14. Vascular associated death1, a novel GRAM domain-containing protein, is a regulator of cell death and defense responses in vascular tissues / S. Lorrain, B. Lin, M. C. Auricac [et al.] // The Plant Cell. – 2004. – Vol. 16, N 8. – P. 2217–2232. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.022038>
15. Fumonisin B1-induced cell death in Arabidopsis protoplasts requires jasmonate-, ethylene-, and salicylate-dependent signaling pathways / T. Asai, J. M. Stone, J. E. Heard [et al.] // The Plant Cell. – 2000. – Vol. 12, N 10. – P. 1823–1835. <https://doi.org/10.2307/3871195>
16. Chloroplast-generated reactive oxygen species are involved in hypersensitive response-like cell death mediated by a mitogen-activated protein kinase cascade / Y. Liu, D. Ren, Sh. Pike [et al.] // The Plant Journal. – 2007. – Vol. 51, N 6. – P. 941–954. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2007.03191.x>
17. Blue light (470 nm) effectively inhibits bacterial and fungal growth / A. J. De Lucca, C. Carter-Wientjes, K. A. Williams, D. Bhatnagar // Letters in applied microbiology – 2012. – Vol. 55, N 6. – P. 460–466. <https://doi.org/10.1111/lam.12002>
18. Wu, L. Cryptochrome 1 is implicated in promoting R protein-mediated plant resistance to *Pseudomonas syringae* in Arabidopsis / L. Wu, H. Q. Yang // Molecular plant. – 2010. – Vol. 3, N 3. – P. 539–548. <https://doi.org/10.1093/mp/ssp107>
19. Krause, G. H. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics / G. H. Krause, E. Weis // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. – 1991. – Vol. 42, N 1. – P. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>
20. New flux parameters for the determination of Q_A redox state and excitation fluxes / D. M. Kramer, G. Johnson, O. Kiirats, G. E. Edwards // Photosynthesis Research. – 2004. – Vol. 79. – P. 209–218. <https://doi.org/10.1023/b:pres.0000015391.99477.0d>
21. A state of PSI and PSII photochemistry of sunflower yellow-green plastome mutant / M. S. Makarenko, N. V. Kozel, A. V. Usatov [et al.] // OnLine Journal of Biological Sciences. – 2016. – Vol. 16, N 4. – P. 193–198. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2016.193.198>
22. Креславский, В. Д. Последствие теплового шока на индукцию флуоресценции и низкотемпературные спектры флуоресценции листьев пшеницы / В. Д. Креславский, М. С. Христин // Биофизика. – 2003. – Т. 48, № 5. – С. 865–872.
23. Dual-PAM-100. Measuring System for Simultaneous Assessment of P700 and Chlorophyll Fluorescence: Instrument Description and Instructions for Users. – 2nd ed. – 2009. – URL: <https://www.htsperu.com.pe/download/Manual-de-Dual-PAM-100.7WDGupiZObTOUCgT71xZ97gSK4ZzWfXY.pdf> (date of access: 09.02.2025).
24. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Минск: Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.
25. Briggs, W. R. Phototropins 1 and 2 versatile plant blue-light receptors / W. R. Briggs, J. M. Christie // Trends in Plant Science – 2002 – Vol. 7, N 5. – P. 204–210. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02245-8](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02245-8)

26. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений / В. Н. Гольцев, Х. М. Каладжи, М. Паунов [и др.] // Физиология растений. – 2016. – Т. 63, № 3. – С. 881–907.
27. Baker, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo* / N. R. Baker // Annual Review of Plant Biology. – 2008 – Vol. 59. – P. 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
28. Potato Response to Drought Stress: Physiological and Growth Basis / T. Gervais, A. Creelman, X.-Q. Li [et al.] // Frontiers in Plant Science. – 2021 – Vol. 12. – Art. 698060. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.698060>
29. Nitrogen deficiency in barley (*Hordeum vulgare*) seedlings induces molecular and metabolic adjustments that trigger aphid resistance / G. Comadira, B. Rasool, B. Karpinska [et al.] // Journal of Experimental Botany. – 2015 – Vol. 66, N 12 – P. 3639–3655. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv276>
30. Influence of salinity stress on PSII in barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes, probed by chlorophyll-a fluorescence / M. S. Akhter, Noreen S., Mahmood S. [et al.] // Journal of King Saud University – Science. – 2021. – Vol. 33, N 1 – Art. 101239. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2020.101239>
31. Huang, W. Stimulation of cyclic electron flow during recovery after chilling-induced photoinhibition of PSII / W. Huang, S. B. Zhang, K. F. Cao // Plant Cell Physiology. – 2010. – Vol. 51. – N 11. – P. 1922–1928. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq144>
32. Zhang, R. Photosynthetic electron transport and proton flux under moderate heat stress / R. Zhang, T. D. Sharkey // Photosynthesis research. – 2009. – Vol. 100. – P. 29–43. <https://doi.org/10.1007/s11120-009-9420-8>
33. OCO-2 advances photosynthesis observation from space via solar-induced chlorophyll fluorescence / Y. Sun, C. Frankenberg, J. D. Wood [et al.] // Science. – 2017. – Vol. 358, N 6360. – Art. eaam5747. <https://doi.org/10.1126/science.aam5747>
34. Responses of the photosynthetic electron transport reactions stimulate the oxidation of the reaction center chlorophyll of photosystem I, P700, under drought and high temperatures in rice / S. Wada, Takagi D., Miyake Ch. [et al.] // International Journal of Molecular Sciences. – 2019. – Vol. 20, N 9. – P. 2068. <https://doi.org/10.3390/ijms20092068>
35. Пшибытко, Н. Л. Оценка редокс-состояния P700 растений томата при сопряженном воздействии повышенной температуры и поражении *Fusarium oxysporum* методом дифференциальной абсорбционной фотометрии с использованием технологии насыщающих импульсов света / Н. Л. Пшибытко // Журнал прикладной спектроскопии. – 2024. – Т. 91, № 1. – С. 56–64.

References

1. Casal J. J. Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interactions in plants. *Photochemistry and Photobiology*, 2007, vol. 71, no. 1, pp. 1–11. [https://doi.org/10.1562/0031-8655\(2000\)0710001pcppii2.0.co2](https://doi.org/10.1562/0031-8655(2000)0710001pcppii2.0.co2)
2. Voitsekhovskaja O. V. Phytochromes and other (Photo)Receptors of information in plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2019, vol. 66, pp. 351–364. <https://doi.org/10.1134/s1021443719030154>
3. D'Amico-Damiao V., Carvalho R. F. Cryptochrome-related abiotic stress responses in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2018, vol. 9, art. 1897. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01897>
4. Banerjee R., Batschauer A. Plant blue-light receptors. *Planta*, 2005, vol. 220, pp. 498–502. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1418-z>
5. Khudyakova A. Yu., Kreslavskii V. D., Shmarev A. N., Shirshikova G. N., Lyubimov V. Yu., Kosobryukhov A. A. The effect of cryptochrome 1 and 2 deficiency on photosynthetic activity and pro-antioxidant balance in leaves of *Arabidopsis thaliana* plants under the action of UV-B1. *Fiziologiya rastenii* [Plant Physiology], 2022, vol. 69, no. 2, pp. 207–215 (in Russian).
6. Kleine T., Kindgren P., Benedict C., Hendrickson L., Strand A. Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for cryptochrome1 in the response of *Arabidopsis* to high irradiance. *Plant Physiology*, 2007, vol. 144, no. 3, pp. 1391–1406.
7. Lin C., Todo T. The cryptochromes. *Genome biology*, 2005, vol. 6, no. 5, art. 220. <https://doi.org/10.1186/gb-2005-6-5-220>
8. Khudyakova A. Yu., Kreslavski V. D., Shmarev A. N., Lyubimov V. Yu., Shirshikova G. N., Pashkovskiy P. P., Kuznetsov V. V., Suleyman I. Allakhverdiev Impact of UV-B radiation on the photosystem II activity, pro-/antioxidant balance and expression of light-activated genes in *Arabidopsis thaliana* hy4 mutants grown under light of different spectral composition. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2019, vol. 194, pp. 14–20.
9. Sowden R. G., Watson S. J., Jarvis P. The role of chloroplasts in plant pathology. *Essays in Biochemistry*, 2018, vol. 62, no. 1, pp. 21–39. <https://doi.org/10.1042/ebc20170020>
10. Jones J. D. G., Dangl J. L. The plant immune system. *Nature*, 2006, vol. 444, pp. 323–332. <https://doi.org/10.1038/nature05286>
11. Bethke P. C., Jones R. L. Cell death of barley aleurone protoplasts is mediated by reactive oxygen species. *The Plant Journal*, 2001, vol. 25, no. 1, pp. 19–29. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.00930.x>
12. Hu G., Yalpani H., Briggs S. P., Johal G. S. A porphyrin pathway impairment is responsible for the phenotype of a dominant disease lesion mimic mutant of maize. *The Plant Cell*, 1998, vol. 10, no. 7, pp. 1095–1105. <https://doi.org/10.2307/3870714>
13. Brodersen P., Petersen M., Pike H. M., Olszak B., Skov S., Ødum N., Jørgensen L. B., Brown R. E., Mundy J. Knockout of *Arabidopsis* accelerated-cell-death1 encoding a sphingosine transfer protein causes activation of programmed cell death and defense. *Genes and development*, 2002, vol. 16, no. 4, pp. 490–502. <https://doi.org/10.1101/gad.218202>
14. Lorrain S., Lin B., Auriac M. C., Kroj T., Saindrenan P., Nicole M., Balagué C., Roby D. Vascular associated death1, a novel GRAM domain-containing protein, is a regulator of cell death and defense responses in vascular tissues. *The Plant Cell*, 2004, vol. 16, no. 8, pp. 2217–2232. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.022038>
15. Asai T., Stone J. M., Heard J. E., Kovtun Y., Yorgey P., Sheen J., Ausubel F. M. Fumonisin B1-induced cell death in *Arabidopsis* protoplasts requires jasmonate-, ethylene-, and salicylate-dependent signaling pathways. *The Plant Cell*, 2000, vol. 12, no. 10, pp. 1823–1835. <https://doi.org/10.2307/3871195>
16. Liu Y., Ren D., Pike S., Pallardy S., Gassmann W., Zhang S. Chloroplast-generated reactive oxygen species are involved in hypersensitive response-like cell death mediated by a mitogen-activated protein kinase cascade. *The Plant Journal*, 2007, vol. 51, no. 6, pp. 941–954. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2007.03191.x>
17. De Lucca A. J., Carter-Wientjes C., Williams K. A., Bhatnagar D. Blue light (470 nm) effectively inhibits bacterial and fungal growth. *Letters in applied microbiology*, 2012, vol. 55, no. 6, pp. 460–466. <https://doi.org/10.1111/lam.12002>
18. Wu L., Yang H. Q. Cryptochrome 1 is implicated in promoting R protein-mediated plant resistance to *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis*. *Molecular plant*, 2010, vol. 3, no. 3, pp. 539–548. <https://doi.org/10.1093/mp/ssp107>

19. 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>
20. Kramer D. M., Johnson G., Kiirats O., Edwards G. E. New flux parameters for the determination of Q_A redox state and excitation fluxes. *Photosynthesis Research*, 2004, vol. 79, pp. 209–218. <https://doi.org/10.1023/b:pres.0000015391.99477.0d>
21. Makarenko M. S., Kozel N. V., Usatov A. V., Gorbachenko O. F., Averina N. G. A state of PSI and PSII photochemistry of sunflower yellow-green plastome mutant. *OnLine Journal of Biological Sciences*, 2016, vol. 16, no. 4, pp. 193–198. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2016.193.198>
22. Kreslavskii V. D., Khristin M. S. Aftereffect of heat shock on fluorescence induction and low-temperature fluorescence spectra of wheat leaves. *Biofizika* [Biophysics], 2003, vol. 48, no. 5, pp. 865–872 (in Russian).
23. *Dual-PAM-100. Measuring System for Simultaneous Assessment of P700 and Chlorophyll Fluorescence: Instrument Description and Instructions for Users. 2nd ed.* 2009. Available at: <https://www.htsperu.com.pe/download/Manual-de-Dual-PAM-100.7WDGupiZObTOUCgT71xZ97gSK4ZzWFXy.pdf> (accessed 09.02.2025).
24. Rokitskii P. F. *Biological statistics*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
25. Briggs W. R., Christie J. M. Phototropins 1 and 2 versatile plant blue-light receptors. *Trends in Plant Science*, 2002, vol. 7, no. 5, pp. 204–210. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02245-8](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02245-8)
26. Goltsev V. N., Kalaji H. M., Paunov M., Bába W., Horacek T., Mojski J., Kociel H., Allakhverdiev S. I. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2016, vol. 63, no. 6, pp. 869–893. <https://doi.org/10.1134/S1021443716050058>
27. Baker N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, vol. 59, pp. 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
28. Gervais T., Creelman A., Li X.-Q., Bizimungu B., De Koeyer D., Dahal K. Potato Response to Drought Stress: Physiological and Growth Basis. *Frontiers in Plant Science*, 2021, vol. 12, art. 698060. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.698060>
29. Comadira G., Rasool B., Karpinska B., Morris J., Verrall S. V., Hedley P. E., Foyer C. H., Hancock R. D. Nitrogen deficiency in barley (*Hordeum vulgare*) seedlings induces molecular and metabolic adjustments that trigger aphid resistance. *Journal of Experimental Botany*, 2015, vol. 66, no. 12, pp. 3639–3655. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv276>
30. Akhter M. S., Noreen S., Mahmood S., Athar H. R., Ashraf M., Alsahli A. A., Ahmad P. Influence of salinity stress on PSII in barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes, probed by chlorophyll-a fluorescence. *Journal of King Saud University – Science*, 2021, vol. 33, no. 1, art. 101239. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2020.101239>
31. Huang W., Zhang S. B., Cao K. F. Stimulation of cyclic electron flow during recovery after chilling-induced photoinhibition of PSII. *Plant Cell Physiology*, 2010, vol. 51, no. 11, pp. 1922–1928. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq144>
32. Zhang R., Sharkey T. D. Photosynthetic electron transport and proton flux under moderate heat stress. *Photosynthesis research*, 2009, vol. 100, pp. 29–43. <https://doi.org/10.1007/s11120-009-9420-8>
33. Sun Y., Frankenberg C., Wood J. D., Schimel D. S., Jung M., Guanter L., Drewry D. T., Verma M., Porcar-Castell A., Griffis T. J., Gu L., Magney T. S., Köhler P., Evans B., Yuen K. OCO-2 advances photosynthesis observation from space via solar-induced chlorophyll fluorescence. *Science*, 2017, vol. 358, no. 6360, art. eaam5747. <https://doi.org/10.1126/science.aam5747>
34. Wada S., Takagi D., Miyake Ch., Makino A., Suzuki Yu. Responses of the photosynthetic electron transport reactions stimulate the oxidation of the reaction center chlorophyll of photosystem I, P700, under drought and high temperatures in rice. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019, vol. 20, no. 9, p. 2068. <https://doi.org/10.3390/ijms20092068>
35. Pshibytko N. L. Assessment of P700 Redox State of Tomato Plants Under Conjugated Influence of Elevated Temperature and *Fusarium Oxysporum* Infection by the Method of Differential Absorption Photometry Using Technology of Saturating Light Pulse. *Zhurnal prikladnoi spektroskopii* [Journal of Applied Spectroscopy], 2024, vol. 91, no. 1, pp. 56–64 (in Russian).

Информация об авторах

Доманская Ирина Николаевна – канд. биол. наук, доцент, ст. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: domanin07@mail.ru

Артемчук Яна Николаевна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: yanaart222@gmail.com

Гордиенко Софья Сергеевна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: gordienko.sonya@inbox.ru

Молчан Ольга Викторовна – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: olga_molchan@mail.ru

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

Information about the authors

Irina N. Domanskaya – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, 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: domanin07@mail.ru

Yana N. Artemchuk – 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: yanaart222@gmail.com

Sofya S. Gordienko – 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: gordienko.sonya@inbox.ru

Olga V. Molchan – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Institute of Experimental Botany named after V. F. Kuprevich of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: olga_molchan@mail.ru

Lyudmila 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