

БИОФИЗИКА

УДК 581.1

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ГРИБКОВОЙ ИНФЕКЦИИ *BIPOLARIS SOROKONIANA* НА СВЕТОВЫЕ РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕЗА ПШЕНИЦЫ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ФЛЮОРЕСЦЕНТНОГО МЕТОДА

Д.Н. Маторин^{1,*}, Н.П. Тимофеев², А.П. Глинушкин³, Л.Б. Братковская², Б.К. Заядан⁴

¹Кафедра биофизики и ²кафедра гидробиологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;

³Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии,
Россия, 43050, Московская область, р.п. Большие Вяземы, ул. Институт, 5-а;

⁴Казахский национальный университет имени аль-Фараби,
Республика Казахстан, 050040, г. Алматы, проспект аль-Фараби, 71

*e-mail: matorin@biophys.msu.ru

Обычная корневая гниль является широко распространенным заболеванием, вызываемым грибом *Bipolaris sorokoniana*, который паразитирует на злаковых растениях. Изучено влияние грибковой инфекции на световые реакции фотосинтеза пшеницы мягкой при одновременной регистрации индукционных кривых быстрой и замедленной флуоресценции, а также редокс-состояния пигмента P₇₀₀. Обнаружено уменьшение квантового выхода электронного транспорта в фотосистеме II (φE₀) и индекса производительности (PI_{ABS}), увеличение рассеивания энергии на реакционный центр (DI₀/RC) и ΔpH-зависимого нефотохимического тушения флуоресценции (qE) у зараженных растений. Показано уменьшение пика индукции замедленной флуоресценции при 10–50 мс. Реакции фотосистемы I проявляли большую устойчивость к грибковой инфекции по сравнению с реакциями фотосистемы II. Для ранней диагностики состояния растений в условиях грибковой инфекции возможно использование параметров индукции флуоресценции хлорофилла *a*.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., *Bipolaris sorokoniana* Shoemaker, фотосистемы I и II, фотосинтез, флуоресценция хлорофилла, фотосинтез, M-PEA-2

Использованные сокращения: РЦ – реакционный центр; ФСII и ФСI – фотосистемы II и I; Q_A, Q_B – первичный и вторичный хинонные акцепторы электрона; PQ – пластохинон; ЗФ – замедленная флуоресценция; P₇₀₀ – пигмент РЦ ФСI.

Обыкновенная (или гельминтоспориозная) корневая гниль является широко распространенным заболеванием, вызываемым грибом *Bipolaris sorokoniana*, который паразитирует на пшенице, ржи, ячмене, овсе и некоторых других злаковых растениях [1]. Цитологические и молекулярные механизмы взаимодействия гриба с растением-хозяином являются хорошо изученными, что позволяет использовать *Bipolaris sorokoniana* в качестве модельного объекта для изучения ответной реакции растений на заражение грибковой инфекцией [2].

Фотосинтез – это один из чувствительных к стрессу процессов растительной клетки [3, 4]. Перспективным методом изучения реакций фотосинтеза растений при заражении различными патогенами является регистрация флуоресценции хлорофилла *a* [5–9]. Этот метод позволяет быстро получить неинвазивным способом обширную информацию об эффективности фотосинтеза и целостности фотосинтетического аппарата даже на

самых ранних стадиях развития патологических состояний листьев.

Существуют исследования, посвященные изучению влияния грибковых патогенов на показатели флуоресценции листьев растений [8–12]. Полученные результаты заметно отличаются друг от друга, это можно объяснить тем, что реакция растений на грибковую инфекцию сильно зависит от состояния как самого растения, так и паразитирующего гриба, а также от условий окружающей среды во время развития заболевания. Кроме того, инфекция неоднородно распределяется по органам растения, что приводит к гетерогенности показателей флуоресценции в тканях, непосредственно зараженных грибом. Те же органы, которые не были непосредственно инфицированы, могут быть косвенно модифицированы патогеном [8, 13]. Тем не менее, измерение показателей флуоресценции позволяет уже в первые дни после заражения получить информацию о характере заболевания, о степени устойчивости или восприимчивости растения к определенному штамму гриба.

Для оценки работы фотосинтетического аппарата высших растений и культур водорослей в последнее время стали широко использоваться методы анализа индукционных кривых флуоресценции

с высоким временным разрешением (от 10 мкс) [3, 4, 14, 15]. На использованном нами флуориметре “М-РЕА-2” существует возможность наряду с регистрацией флуоресценции хлорофилла измерять одновременно модулированное отражение света при длине волны 820 нм, что позволяет оценить редокс-состояние пигмента P_{700} реакционного центра (РЦ) фотосистемы I (ФС I). Таким образом, прибор позволяет одновременно следить за отдельными реакциями фотосистем II и I (ФС II и ФС I) и проводить регистрацию индукционных изменений замедленной флуоресценции [3, 15]. Одновременная регистрация различных параметров флуоресценции и редокс-состояния P_{700} при грибковом заражении ранее не проводилась.

В настоящей работе изучено влияние заболевания, вызываемого грибом *Bipolaris sorokoniana*, на параметры индукции быстрой и замедленной флуоресценции, а также изменения редокс-состояния реакционного центра ФС I пшеницы мягкой. Целью исследования являлось выяснение стадий фотосинтеза, наиболее чувствительных к инфекции, и, соответственно, выявление перспективных параметров для оценки состояния зараженных растений.

Материалы и методы

Объектом исследования служили листья пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.), зараженные возбудителем корневой гнили (*Bipolaris sorokoniana* Shoemaker). Для заражения стерилизованные семена погружали в суспензию спор на 15 мин (на 100 г семян 10 г спор в 100 мл), тщательно взбалтывали, а затем сушили в марлевых мешочках в течение 24 ч при комнатной температуре. После этого зараженные и контрольные семена выращивали в чашках Петри на 25%-ном растворе Кноппа при освещении $30 \text{ мкЕ м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.

Измерение параметров флуоресценции и редокс-состояния P_{700} проводили с помощью флуориметра (Multi-function Plant Efficiency Analyser; модель “М-РЕА-2”, Hansatech Instruments, Великобритания) [3, 4, 14, 15], начиная с 6-х сут после начала прорастивания. Измерения проводили на интактных листьях с помощью специальной клипсы-прищепки, в которой световодами выведены все источники света и датчики. Перед измерением листья адаптировали к темноте в течение 15 мин. Регистрацию быстрой и замедленной флуоресценции производили при чередовании действующего красного света (625 нм , $1300 \text{ мкЕ м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) и темновых интервалов малой длительности, достаточных для регистрации замедленной флуоресценции (ЗФ). Динамика ЗФ отражала изменения интенсивности свечения на шкале 0,1–0,9 мс в интервалах между импульсами действующего света. Индукционную кинетику флуоресценции оценивали с максимальным временным разрешением 0,02 мс.

Считается, что изменение поглощения при длине волны 820 нм отражает редокс-состояние P_{700} РЦ ФС I. Интенсивность модулированного света ($820 \pm 25 \text{ нм}$) составляла $1000 \text{ мкЕ м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Полученные данные отражения нормировались на значение при $t = 0,7 \text{ мс}$ (M_{R_0}) [3]. Характеристики и протокол измерений на приборе “М-РЕА-2” были подробно описаны ранее [3, 4, 14, 15].

Для количественного анализа характеристик первичных процессов фотосинтеза на основе участков индукционной кривой был использован так называемый JIP-тест [4]. Этот тест использует следующие параметры кинетической кривой индукции флуоресценции: интенсивность при длительности освещения 20 мкс (F_0), 2 мс (F_J), 30 мс (F_I), 6 с (F_{6s}), а также F_M (максимальная интенсивность флуоресценции) и M_0 (усредненная величина в мс^{-1} начального наклона относительной переменной флуоресценции хлорофилла a).

Эти величины использовали для расчета следующих параметров:

F_V/F_M – максимальный квантовый выход первичной фотохимической реакции в открытых реакционных центрах ФС II; $F_V/F_M = (F_M - F_0)/F_M$;

V_J – относительная амплитуда фазы O-J (после 2 мс освещения). Отражает количество закрытых РЦ по отношению к общему числу РЦ, которые могут быть закрыты; $V_J = (F_J - F_0)/(F_M - F_0)$;

V_I – относительная амплитуда фазы O-I (после 30 мс освещения). Отражает способность ФС I и ее акцепторов окислять пул пластохинонов; $V_I = (F_I - F_0)/(F_M - F_0)$;

ϕE_0 – квантовый выход электронного транспорта за пределы Q_A (при $t = 0$); $\phi E_0 = (1 - V_J)/(F_V/F_M)$;

ABS/RC – поток энергии, поглощаемый одним активным РЦ. Отражает соотношение между количеством молекул хлорофилла a в антенных комплексах, излучающих флуоресценцию и количеством активных РЦ; $ABS/RC = (M_0/V_J)/[(F_M - F_0)/F_M]$;

DI_0/RC – общее количество энергии, рассеиваемой одним РЦ в виде тепла; $DI_0/RC = (ABS/RC) - M_0(1/V_J)$;

PI_{ABS} – индекс производительности – показатель функциональной активности ФС II, отнесенный к поглощаемой энергии; $PI_{ABS} = [1 - (F_0/F_M)] / (M_0/V_J) [(F_M - F_0)/F_0] [(1 - V_J)/V_J]$;

qE – способность к рН-индуцированному нефотохимическому тушению флуоресценции; $qE = (F_M - F_{6s})/(F_M - F_0)$;

Для анализа и обработки полученных данных использовали пакет программ Microsoft Excel 2013 (Microsoft Corporation, США) и Statistica v.6 (StatSoft, Inc., США). Проверку статистических гипотез осуществляли с помощью двухвыборочного t-критерия Стьюдента для независимых выборок, уровень значимости принимали равным 0,05. Объем выборки для контрольных и опытных образцов составлял не менее 10 повторностей.

Результаты и обсуждение

У зараженных растений до 12 сут от начала проращивания не наблюдалось видимых изменений в окраске листьев. Небольшое выцветание пигментов начинало происходить только после 14 сут.

Измерение соотношения интенсивности флуоресценции хлорофилла при насыщающем фотосинтезе (F_M) и в условиях, не вызывающих изменений состояния фотосинтетического аппарата (F_O) (низкая интенсивность света), позволяет определить максимальную эффективность процессов ФСII, которая равна F_V/F_M [3, 4]. Параметр F_V/F_M представляет собой безразмерную энергетическую характеристику фотосинтеза, аналогичную коэффициенту полезного действия. Мы показали, что максимальный квантовый выход первичной фотохимии F_V/F_M у контрольных растений находится на высоком уровне (0,8). У зараженных растений на 7-е сут от начала проращивания наблюдалось небольшое снижение параметра F_V/F_M (рис. 1). Уменьшение F_V/F_M на 10–14-е сут в основном происходило за счет увеличения минимального уровня флуоресценции F_O (таблица). Подобное увеличение уровня флуоресценции F_O отмечалось ранее и другими исследователями [12].

Таблица

Значения некоторых параметров JIP-теста, максимального квантового выхода (F_V/F_M), минимальной (F_O) и максимальной флуоресценции (F_M), а также относительной высоты пиков I₁ и I₄ кривой индукции замедленной флуоресценции здорового растения и растения, зараженного корневой гнилью, на 6-е и 14-е сут от начала проращивания (% – различие от контроля в процентах). Звездочкой указаны статистически значимые различия от контроля (p<0,05)

	Контроль	6-е сут заражения	14-е сут заражения
F _V /F _M	0,8 (100%)	0,8 (100%)	0,74 (92%)*
F _O	100%	97%	138%*
F _M	100%	97%	104%
V _J	0,39 (100%)	0,41 (106%)*	0,44 (113%)*
V _I	0,79 (100%)	0,79 (100%)	0,82 (104%)
ABS/RC	3,16 (100%)	3,23 (102%)	3,94 (125%)*
DI ₀ /RC	0,62 (100%)	0,65 (102%)	1,09 (175%)*
φE ₀	0,49 (100%)	0,48 (96%)*	0,42 (86%)*
PI _{ABS}	2,11 (100%)	1,91 (91%)*	1,52 (72%)*
qE	0,24 (100%)	0,25 (104%)	0,3 (125%)*
I ₁	100%	88%*	77%*

Для детальной оценки изменений фотосинтетического аппарата после заражения были измерены

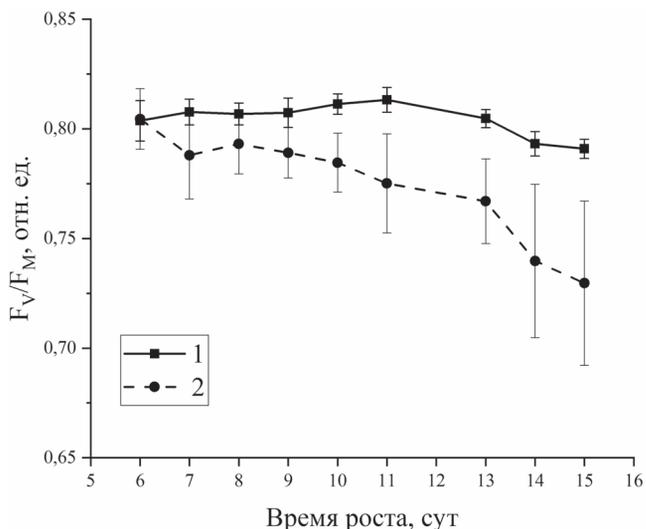


Рис. 1. Изменение максимального квантового выхода (F_V/F_M) здоровых (1) и зараженных (2) растений с 6-е по 15-е сут проращивания. На графике указаны средние значения по 10 повторностям. Планками обозначены границы доверительных интервалов математического ожидания при уровне значимости 0,05

ны индукционные параметры быстрой и замедленной флуоресценции, а также редокс-состояния P₇₀₀ на приборе “М-РЕА-2”. На рис. 2 представлены кривые индукции флуоресценции листьев пшеницы на 6-е и 14-е сут от начала проращивания. У контрольных растений кривая флуоресценции соответствовала кривой, описанной в литературе [14, 16]. В кинетике индукции быстрой флуоресценции при действии света наблюдается несколько стадий, известных как переходы O-J-I-P [14]. Начальный уровень O соответствует интенсивности флуоресценции хлорофилла при “открытых” РЦ ФСII (F_O), когда все акцепторы Q_A окислены. Фаза O-J обусловлена светоиндуцированным восстановлением Q_A, тогда как следующие фазы отражают, главным образом, постепенное восстановление акцепторов электронов после Q_A.

Индукционные кривые флуоресценции зараженных растений на 6-е сут мало отличались от контроля. Значимое снижение переменной флуоресценции наблюдалось в последующие дни. В таблице представлены параметры фотосинтеза, рассчитанные на основе индукционной кривой флуоресценции.

У зараженных растений, наряду с уменьшением F_V/F_M, наблюдалось увеличение O-J-фазы и, соответственно, возрастание параметра V_J, что указывает на увеличение доли Q_B-невосстанавливающих РЦ ФСII [14, 16]. Квантовый выход электронного транспорта ФСII (φE₀) у зараженных растений также был снижен. Фаза O-I (3–30 мс) соответствует восстановлению пула пластохинонов (PQ), а параметр V_I является хорошим индикатором редокс-состояния пула PQ в темноте [16]. Выяснилось, что при заражении растений не наблюдается изменений этого параметра. Это указывает

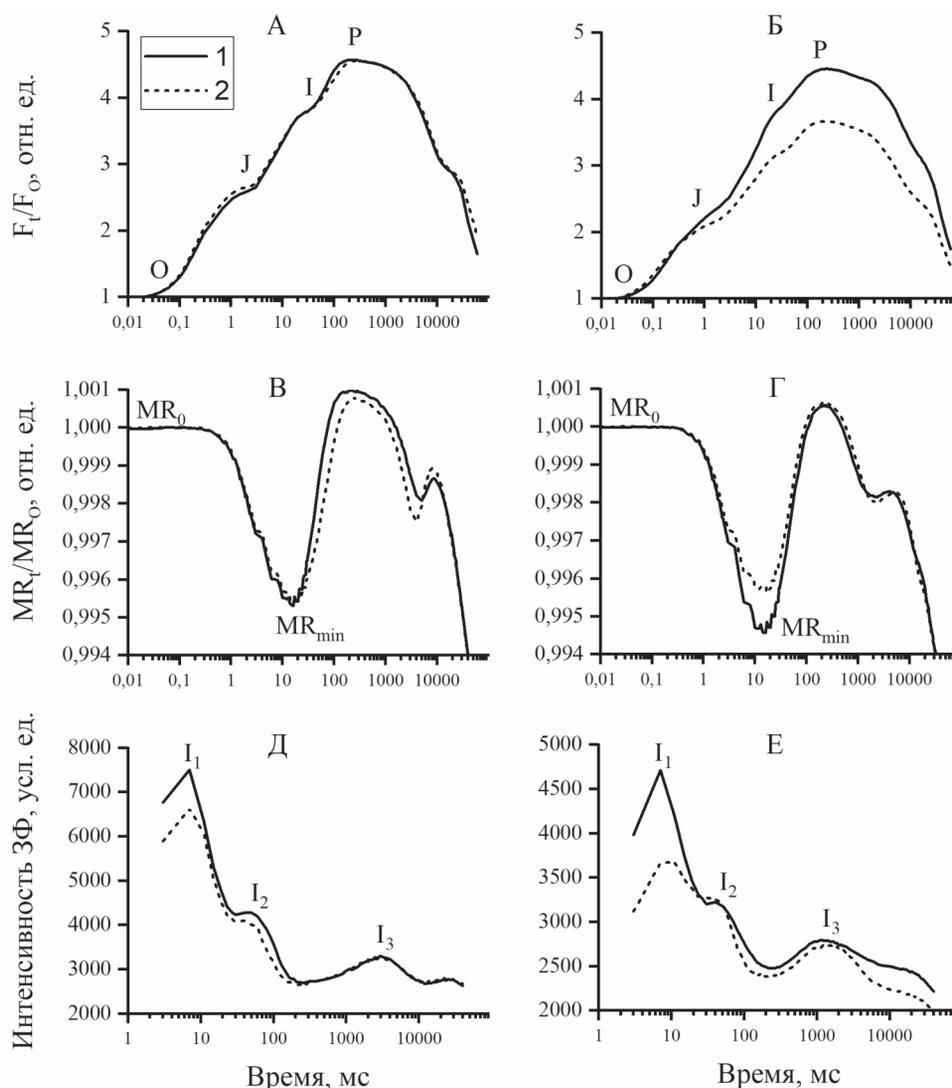


Рис. 2. Кривые индукции быстрой (А, Б) и замедленной (Д, Е) флуоресценции, а также редокс-состояния P_{700} (В, Г) здоровых (1) и зараженных (2) растений. Графики слева (А, В, Д) и справа (Б, Г, Е) отражают состояние проростков на 6-е и 14-е сут соответственно. О, J, I, P – условные обозначения характерных точек кривой индукции быстрой флуоресценции, используемых для ЛР-теста. MR_v , MR_0 , MR_{min} – текущее, начальное и минимальное значения модулированного отражения образцов при 820 нм. I_1 , I_2 , I_3 – условные обозначения характерных пиков на кривой индукции замедленной флуоресценции

на отсутствие влияния заражения на электронный транспорт на уровне пула пластохинонов.

Параметр ABS/RC (отношение светособирающего комплекса на один РЦ) у зараженных растений увеличивался относительно контроля, что связано со снижением у них доли активных РЦ.

Параметр PI_{ABS} является обобщенным показателем функциональной активности ФСII, отнесенным к количеству поглощаемой энергии (ABS) [3]. Этот параметр имел низкие показатели у зараженных растений. Это указывает на низкую функциональную активность ФСII в основном из-за снижения доли активных РЦ и активации процессов нефотохимического тушения возбужденных состояний в пигментной антенне. Уменьшение эффективности передачи энергии возбуждения со светособирающего комплекса на РЦ должно сопровождаться увеличением рассеивания неиспользуемой световой энергии. Действительно, эф-

фективность рассеивания энергии (DI_0/RC) у зараженных растений повышается относительно контроля. Это соотносится с увеличением у них рН-зависимого нефотохимического тушения qE , которое рассчитывается по спаду флуоресценции после достижения максимума ($qE = (F_m - F_{6s})/F_v$). Возможно, это вызвано действием выделяемого грибом токсина гелиминтоспора, который ингибирует работу H^+ -АТФазы [17].

Измерение модулированного отражения при 820 нм показало, что у адаптированного к темноте объекта имеет место фотоиндуцированное окисление P_{700} (РЦ ФСI). Максимум накопления окисленных реакционных центров P_{700}^+ (MR_{min}) наблюдался при $t \approx 30$ мс. Это накопление потом сменяется постепенным восстановлением P_{700} (рис. 2, В и Г). При этом величины сигналов флуоресценции, отражающие восстановление Q_A , и процессы восстановления P_{700} выходят на плато при-

мерно синхронно. Параллельное накопление восстановленных форм P_{700} и Q_A отражает восстановление переносчиков на всем участке электрон-транспортной цепи между фотосистемами в связи с отсутствием оттока электронов из акцепторной части ФСІ в условиях, когда ферредоксин-НАДФ-редуктаза инактивирована инкубацией в темноте. При длительном освещении (~1–10 с) наблюдали вторую волну окисления P_{700} , которую можно объяснить оттоком электронов от ФСІ при активации ферредоксин-НАДФ-редуктазы и ферментов цикла Кальвина.

Измерения редокс-состояния P_{700} показали большую устойчивость ФСІ растений к грибковым инфекциям. У пораженных листьев, в первую очередь на 6-е сут, отмечалось только снижение скорости восстановления РЦ ФСІ от ФСІІ вследствие подавления нециклического потока электронов. На длительных сроках заболевания (14 сут) наблюдалось снижение скорости окисления P_{700} .

Миллисекундная ЗФ возникает в результате вторичной реакции рекомбинации и зависит от величины электрохимического градиента протонов на тилакоидной мембране, энергия которого снижает энергию активации реакции рекомбинации [3]. Максимум на кривой ЗФ в миллисекундном диапазоне (I_1) совпадает с фазой возрастания J-I на индукционной кривой быстрой флуоресценции (рис. 2, Д и Е). Образование пиков I_1 и I_2 обусловлено накоплением определенных редокс-состояний ФСІІ, отвечающих за обратную рекомбинацию зарядов и испускание квантов ЗФ, а также усилением ЗФ за счет образующегося электрического потенциала на мембране ($\Delta\psi$) [3, 14]. Третий пик ЗФ, I_3 – в секундном диапазоне – связывают с фотоиндуцированным образованием трансмембранного градиента протонов (ΔpH), который тоже увеличивает константу скорости излучательных переходов в РЦ ФСІІ.

У листьев зараженных растений значительно снижена интенсивность ЗФ на индукционной

кривой при 10–50 мс (пик ЗФ I_1), что, вероятно, связано со значительным уменьшением электрического потенциала на мембране тилакоидов. Важно отметить, что изменения в интенсивности ЗФ проявляются уже на ранних стадиях заражения. Это, возможно, связано с высокой чувствительностью мембранных процессов синтеза АТФ к токсинам гриба.

Изменения ЗФ листьев на ранних стадиях заболевания растения (инкубационный период) при отсутствии видимых признаков описаны для хлопчатника при заражении вертициллезным вилтом [18]. Авторам на основании измерения параметров замедленной флуоресценции (ЗФ) в этот период заболевания удалось выделить три фазы. Первые 2–7 сут наблюдаются обратимые изменения в ЗФ листьев, свидетельствующие о падении интенсивности фотосинтеза. Вероятно, этот этап является первичной ответной реакцией фотосинтетического аппарата растения на внедрение и распространение инфекционного агента в организме. Затем следует период мнимого благополучия и, наконец, одновременно с появлением внешних признаков заболевания возникают такие глубокие изменения ЗФ, которые, по-видимому, означают полное разрушение фотосинтетического аппарата [18]. Анализ индукционных кривых листьев здорового и зараженного растения хлопчатника показал, уже через 3–5 сут после заражения происходит частичное разобщение фотофосфорилирования [18]. Нами ранее также отмечалось изменение ЗФ под влиянием добавленного тентоксина, выделяемого грибом, который нарушает работу H^+ -АТФазы [19].

На основе полученных данных можно рекомендовать использование параметра индукции флуоресценции PI_{ABS} и параметра индукции ЗФ при 10–50 мс для ранней диагностики состояния растений. Методы их оценки являются неинвазивным и легкими в использовании для изучения изменений в фотосинтетическом аппарате растений в условиях грибковой инфекции ростков пшеницы еще до появления видимых симптомов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bakonyi J., Apony I., Fisch G. Diseases caused by *Bipolaris sorokiniana* and *Drechslera tritici-repentis* in Hungary // Helminthosporium blights of wheat: spot blotch and tan spot / Eds. E. Duveiller, H.J. Dubin, and J. Reeves. Mexico City: CIMMYT, 1997. P. 80–85.
2. Kumar J., Schäfer P., Hückelhoven R., Langen G., Baltruscha H., Stein E., Kogel K.H. *Bipolaris sorokiniana*, a cereal pathogen of global concern: Cytological and molecular approaches towards better control // Mol. Plant Pathol. 2002. Vol. 3. N 4. P. 185–195.
3. Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла *a* – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений // М.–Ижевск: ИКИ-РХД, 2014. 220 с.
4. Маторин Д.Н., Рубин А.Б. Флуоресценция хлорофилла высших растений и водорослей // М.–Ижевск: ИКИ-РХД, 2012. 256 с.
5. Christova I., Stefanov D., Velinova T., Goltsev V., Georgiev K., Abracheva P., Genovab Y., Christov N. The symptomless leaf infection with grapevine leafroll associated virus 3 in grown in vitro plants as a simple model system for investigation of viral effects on photosynthesis // J. Plant Physiol. 2007. Vol. 164. N 9. P. 1124–1133.
6. Granum E., Pérez-Bueno M., Calderón C.E., Ramos C., Vicente A., Cazorla F. M., Barón M. Metabolic responses of avocado plants to stress induced by *Rosellinia necatrix* analysed by fluorescence and thermal imaging // Eur. J. Plant Pathol. 2015. Vol. 142. N 3. P. 625–632.
7. Rai M.K., Shende S., Strasser R.J. JIP test for fast fluorescence transients as a rapid and sensitive technique in assessing the effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi in *Zea mays*: Analysis of chlorophyll *a* fluorescence // Plant Biosyst. 2008. Vol. 142. N 2. P. 191–198.
8. Scholes J.D., Rolfe S.A. Photosynthesis in localised regions of oat leaves infected with crown rust (*Puccinia coronata*) // J. Plant Physiol. 1998. Vol. 152. N 2. P. 105–112.

nata): quantitative imaging of chlorophyll fluorescence // *Planta*. 1996. Vol. 199. N 4. P. 573–582.

9. Yan K., Han G., Ren C., Zhao S., Wu X., Bian T. *Fusarium solani* infection depressed photosystem performance by inducing foliage wilting in apple seedlings // *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9:479.

10. Scholes J.D., Farrar J.F. Increased rates of photosynthesis in localized regions of a barley leaf infected with brown rust // *New Phytol.* 1986. Vol. 104. N 4. P. 601–612.

11. Bassanezi R.B., Amorim L., Filho A.B., Berger R.D. Gas exchange and emission of chlorophyll fluorescence during the monocycle of rust, angular leaf spot and anthracnose on bean leaves as a function of their trophic characteristics // *J. Phytopathol.* 2002. Vol. 150. N 1. P. 37–47.

12. Kuckenbergh J., Tartachnyk I., Noga G. Temporal and spatial changes of chlorophyll fluorescence as a basis for early and precise detection of leaf rust and powdery mildew infections in wheat leaves // *Precis. Agric.* 2009. Vol. 10. N 1. P. 34–44.

13. Tartachnyk I.I., Rademacher I., K hbauch W. Distinguishing nitrogen deficiency and fungal infection of winter wheat by laser-induced fluorescence // *Precis. Agric.* 2006. Vol. 7. N 4. P. 281–293.

14. Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Qiang S., Goltsev V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodo-*

pensis // *BBA-Bioenergetics*. 2010. Vol. 1797. N 6–7. P. 1313–1326.

15. Bulychev A.A., Osipov V.A., Matorin D.N., Vredenberg W.J. Effects of far-red light on fluorescence induction in infiltrated pea leaves under diminished ΔpH and $\Delta \phi$ components of the proton motive force // *J. Bioenerg. Biomembr.* 2013. Vol. 45. N 1–2. P. 37–45.

16. Lazár D., Schansker G. Models of chlorophyll *a* fluorescence transients // *Photosynthesis in silico* / Eds. A. Laisk, L. Nedbal, and Govindjee. Dordrecht: Springer, 2009. P. 85–123.

17. Briquet M., Vilre D., Goblet P., Mesa M., Elo M.C. Plant cell membranes as biochemical targets of the phyto-toxin helminthosporol // *J. Bioenerg. Biomembr.* 1998. Vol. 30. N 3. P. 285–295.

18. Веселовский В.А., Веселова Т.В. Люминесценция растений. Теоретические и практические аспекты // М.: Наука, 1990. 220 с.

19. Чаморовский С.К., Маторин Д.Н. Влияние антагонистов кальмодулина на замедленную флуоресценцию хлоропластов и водорослей // *Биохимия*. 1984. Т. 49. № 13. С. 2029–2034.

Поступила в редакцию
08.07.18

Принята к печати
15.09.18

BIOPHYSICS

APPLICATION OF THE FLUORESCENCE METHOD FOR INVESTIGATING THE INFLUENCE OF ROOT ROT PATHOGEN *BIPOLARIS SOROKNIANA* ON PHOTOSYNTHETIC LIGHT REACTIONS IN WHEAT PLANTS

D.N. Matorin^{1*}, N.P. Timofeev², A.P. Glinushkin³, L.B. Bratkovskaja², B.K. Zayadan⁴

¹Department of Biophysics and ²Department of Hydrobiology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1–12, Moscow, 119234, Russia;

³All-Russian Scientific Research Institute of Phytopathology, Str. Institute 5-a, Big Vyazemy, Moscow region, 43050, Russia;

⁴Al-Farabi Kazakh State University, Prospect al-Farabi, 71, Almaty, 050040, Republic of Kazakhstan

*e-mail: matorin@biophys.msu.ru

Common root rot is a widespread disease caused by the fungus *Bipolaris sorokiniana* that parasitizes on cereals. The influence of the fungal infection on light reactions of wheat photosynthesis was studied by means of simultaneous recording of the induction curves of fast and delayed chlorophyll fluorescence, as well as the redox state of P_{700} . A decrease in the quantum yield of electron transport in photosystem II (ϕE_0) and in the performance index (PI_{ABS}), an increase in the energy dissipation per reaction center (DI_0/RC) and ΔpH -dependent non-photochemical fluorescence quenching (qE) in infected plants has been revealed. A decrease in the induction peak of delayed chlorophyll fluorescence at 10–50 ms is shown. The reactions of photosystem I exhibited greater resistance to fungal infection compared with photosystem II. The parameters of chlorophyll *a* fluorescence induction are convenient for early diagnostics of the physiological condition of plants impacted by fungal infection.

Keywords: *Triticum aestivum* L., *Bipolaris sorokiniana* Shoemaker, photosystem I and II, chlorophyll fluorescence, photosynthesis, M-PEA-2

Сведения об авторах

Маторин Дмитрий Николаевич — докт. биол. наук, проф., вед. науч. сотр. кафедры биофизики биологического факультета МГУ. Тел.: 8-499-267-45-01; e-mail: matorin@biophys.msu.ru

Тимофеев Нюргун Петрович – аспирант кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-68; e-mail: iamqoqao@gmail.com

Глинушкин Алексей Петрович – докт. с.-х. наук, проф., директор Всероссийского научно-исследовательского института фитопатологии. Тел.: 8-498-694-11-24; e-mail: glinale@mail.ru

Братковская Любовь Борисовна – канд. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-25-18; e-mail: profkom-bio@mail.ru

Заядан Болатхан Казыханович – докт. биол. наук, декан биологического факультета, Казахского национального университета имени Аль-Фараби. Тел.: 8-727-249-62-04; e-mail: zbolatkhan@mail.ru