



## ФЛУОРЕСЦЕНЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ ПРИ ИНФИЦИРОВАНИИ *BIPOLARIS SOROKINIANA*, ХЛОРИДНОМ ЗАСОЛЕНИИ И ГИПЕРТЕРМИИ СЕМЯН

✉ Гурова Т.А., Чесноченко Н.Е.

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук  
Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия

✉ e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Представлены результаты измерения и сравнение информативности параметров флуоресценции хлорофилла (ФлХ) 10-суточных проростков яровой пшеницы в лабораторных условиях при раздельном и совместном действии стрессоров. Исследования проводили в 2020, 2021 гг. Установлено, что раздельное и совместное действие хлоридного засоления (1,3%), инфицирования возбудителем корневой гнили злаков *Bipolaris sorokiniana* Shoem. (5000 конидий на зерно) подавляло световые и темновые реакции фотосинтеза. Обнаружено достоверное снижение эффективного квантового выхода  $Y(II)$ , коэффициента фотохимического тушения  $qP$  и скорости электронного транспорта  $ETR$  у обоих сортов, наибольшее – в варианте совместного действия стрессоров (до 62,7%). Максимальный фотохимический квантовый выход ФС II  $Fv / Fm$  оказался менее информативным, достоверных изменений параметра не обнаружено. Ингибирование светозависимых реакций сопровождалось достоверным увеличением значений параметров нефотохимического тушения ФлХ – коэффициента  $qN$  и квантового выхода регулируемого нефотохимического тушения ФлХ  $Y(NPQ)$  от 24,1 до 72,1% у обоих сортов, наиболее выраженным у сорта Сибирская 12. Параметр  $Y(NO)$  – квантовый выход нерегулируемого нефотохимического тушения ФлХ – изменялся недостоверно относительно контроля у обоих сортов. Выявлен положительный эффект предварительной гипертермии семян (43 °С) на функциональную активность фотосинтетического аппарата проростков – достоверное ( $p \leq 0,05$ ) увеличение значений параметров  $Y(II)$ ,  $qP$ ,  $ETR$  (на 18,0–59,0%) и снижение значений параметров  $Y(NPQ)$ ,  $Y(NO)$  и  $qN$  (на 18,8–35,1%) при последующем действии инфицирования и хлоридного засоления у обоих сортов, преимущественно у сорта Омская 18. Установлена информативность параметров ФлХ для оценки стрессоустойчивости сортов. Достоверные межсортовые различия (от 1,2–6,2 раза) выявлены практически по всем параметрам (кроме  $Fv / Fm$ ,  $Y(NO)$ ,  $Fv$ ) по всем вариантам опыта. Установлена сортоспецифичность – наименьшие изменения параметров ФлХ относительно контроля были у устойчивого сорта Омская 18 во всех вариантах опыта. Предложенный подход позволит разработать неинвазивный метод ранней диагностики стрессоустойчивости (фенотипирования) новых генотипов пшеницы к действию биотических и абиотических стрессоров.

**Ключевые слова:** пшеница, сорт, устойчивость, стрессоры, фотосинтез, параметры флуоресценции хлорофилла

## CHLOROPHYLL FLUORESCENCE OF WHEAT LEAVES WHEN INFECTED WITH *BIPOLARIS SOROKINIANA*, CHLORIDE SALINITY AND SEED HYPERTHERMIA

✉ Gurova T.A., Chesnochenko N.E.

Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences  
Krasnoobsk, Novosibirsk Region, Russia

✉ e-mail guro-tamara@yandex.ru

Results of chlorophyll fluorescence parameters (ChlF) informativity measurement and comparison of 10-d-old spring wheat seedlings under laboratory conditions under separate and combined stressors action are presented. It was found that separate and combined action of chloride salinity (1,3%), infection with cereal root rot pathogen *Bipolaris sorokiniana* Shoem. (5000 conidia per grain) suppressed light and dark reactions of photosynthesis. The effective quantum yield  $Y(II)$ , photochemical quenching  $qP$  and electron transport  $ETR$  decreased significantly in both cultivars, most significantly in the co-activated version (up to 62,7%). The maximum photochemical quantum yield of FS II  $Fv / Fm$  was less informative, no significant changes in the parameter were found. Inhibition of light-dependent reactions was accompanied by a significant increase in the values of the parameters of non-photochemical quenching ChlF - coefficient  $qN$  and quantum yield of regulated non-photochemical quenching ChlF  $Y(NPQ)$  from 24.1 to 72.1% in both varieties, most pronounced in the variety Sibirskaya 12. The parameter  $Y(NO)$ , the quantum yield of unregulated non-photochemical quenching of ChlF, changed insignificantly relative to the control in both varieties. The positive effect of seed pre-heating (43 °C) on the functional activity of photosynthetic apparatus of seedlings - the reliable ( $p \leq 0,05$ ) increase of the parameter  $Y(II)$ ,  $qP$ ,  $ETR$  (by 18,0-59,0%) and decrease of the parameter  $Y(NPQ)$ ,  $Y(NO)$  and  $qN$  (by 18,8-35,1%) at further infection and chloride salinization in both sorts, mainly in the variety Omskaya 18 was revealed. The informativeness of the parameters ChlF for assessment of varieties stress tolerance was established. Significant inter-variety differences (from 1.2-6.2 times) were revealed for almost all parameters (except for  $Fv / Fm$ ,  $Y(NO)$ ,  $Fv$ ) for all variants of experiment. The varietal specificity was established - the least changes in ChlF parameters relative to the control were in the stable variety Omskaya 18 in all variants of the experiment. The proposed approach will make it possible to develop a non-invasive method for early diagnosis of stress tolerance (phenotyping) of new wheat genotypes to biotic and abiotic stressors.

**Keywords:** wheat, variety, resistance, stressors, photosynthesis, chlorophyll fluorescence parameters

**Для цитирования:** Гурова Т.А., Чесноченко Н.Е. Флуоресценция хлорофилла листьев пшеницы при инфицировании *Bipolaris sorokiniana*, хлоридном засолении и гипертермии семян // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2022. Т. 52. № 6. С. 12–28. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2022-6-2>

**For citation:** Gurova T.A., Chesnochenko N.E. Chlorophyll fluorescence of wheat leaves when infected with *Bipolaris sorokiniana*, chloride salinity and seed hyperthermia. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2022, vol. 52, no. 6, pp. 12–28. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2022-6-2>

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Conflict of interest

The author declares no conflict of interest.

## ВВЕДЕНИЕ

Неблагоприятные условия окружающей среды, почвенное засоление, патогенные микроорганизмы приводят к стрессовым состояниям растений, что ограничивает сельскохозяйственное производство пшеницы во всем мире. По современным прогнозам, стрессовые взаимодействия между абиотическими и биотическими факторами среды станут еще более распространенными в связи с наблюдаемыми и прогнозируемыми изменениями климата [1, 2]. Одним из путей снижения отрицательного действия комплекса стрессоров и получения высоких и стабильных урожаев зерна яровой пшеницы является обоснованный выбор устойчивых к стрессорам сортов [3, 4]. В связи с этим в программах по созданию стрессоустойчивых сортов сельскохозяйственных культур важная роль отводится разработке методов отбора, позволяющих ускорить скрининг устойчивых генотипов к стрессовым воздействиям на ранних этапах развития растений. Таким требованиям соответствуют биофизические методы диагностики. При этом в качестве диагностических показателей используются интегральные показатели состояния растительного организма, такие как энергетический статус (интенсивность фотосинтеза, окислительное фосфорилирование), устойчивость клеточных мембран (проницаемость), электрические параметры (потенциал действия), спектральные характеристики и др. [5–7].

Фотосинтез – один из чувствительных к стрессу процессов растительной клетки [8, 9]. При фотосинтезе вся поглощенная молекулами хлорофилла световая энергия затрачивается на фотохимические реакции (фотохимическое тушение), тепловую диссипацию (нефотохимическое тушение) и флуоресценцию, процессы, конкурирующие в дезактивации возбужденных состояний пигментов фотосистемы II (ФС II) [10]. Изменение эффективности одного из них ведет к противоположно направленному изменению двух других. Нарушение фотосинтетической активности растений можно оценить методом регистрации флуоресценции хло-

рофилла (ФлХ), позволяющим определить общий биоэнергетический статус растительного организма, т.е. его способность к фотосинтетическому преобразованию энергии [11, 12]. ФлХ – это вторичное излучение световой энергии, поглощенной молекулой хлорофилла, мера энергии квантов света, которые не были использованы в процессе фотосинтеза. ФлХ испускается в основном молекулами хлорофилла  $\alpha$  в антенных комплексах ФС II и связана не только с процессами в пигментной матрице и реакционных центрах (РЦ) фотосистемы II (ФС II), но и с окислительно-восстановительными реакциями на донорной и акцепторной сторонах и даже во всей цепи переноса электронов. Она определяется в режиме записи темновых индукционных кривых с импульсным анализом насыщения во времени [13]. Измеряя характеристики ФлХ, можно оценить работу фотосинтетического аппарата, в том числе долю энергии, используемую в фотохимии [14].

Использование измерения ФлХ при изучении фотосинтетических характеристик и стресса у растений в настоящее время широко распространено в физиологических и экофизиологических исследованиях. Это произошло из-за развития понимания взаимосвязи между параметрами ФлХ и процессами фотосинтетического электронного транспорта в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ), определяющими изменение интенсивности флуоресценции, а также коммерческой доступности ряда флуориметров [15, 16].

Метод является неразрушающим, высокочувствительным и позволяет получить информацию об эффективности фотосинтеза и целостности фотосинтетического аппарата на самых ранних стадиях развития стресса [13, 17]. В частности, он используется для оценки устойчивости пшеницы к температурному стрессу, засухе, повышенной кислотности, засолению и гербицидам [7, 18–20], сортов и форм яблони к пестицидам [21], земляники садовой к болезням и вредителям [22, 23], а также для диагностики минерального питания [24, 25].

Регистрация ФЛХ осуществляется с помощью чувствительных фотодиодов, используемых отдельно или в составе флуориметров. Наиболее перспективными и распространенными являются РАМ-флуориметры, измеряющие ФЛХ методом пульс-амплитудной модуляции (Pulse-Amplitude-Modulation). Путем модуляции амплитуды измеряющего светового пучка (микросекундный диапазон импульсов) и параллельного обнаружения возбуждаемой ФЛХ можно определить относительный выход фотохимии<sup>1</sup> [14]. Регистрация ФЛХ осуществляется *in vivo*, не требует пробоподготовки исследуемых объектов и происходит в присутствии света с любым спектральным составом, а также солнечного света в полевых условиях [16].

Наше исследование направлено на оценку фотосинтетической активности проростков пшеницы в условиях раздельного и совместного действия солевого стресса, инфицирования возбудителем корневой гнили злаков *Bipolaris sorokiniana* Shoem. и повышенной температуры (прогрев семян). Данные стрессоры относятся к факторам, негативно влияющим на рост и развитие пшеницы в основных зерносеющих районах мира, включая Западно-Сибирский регион<sup>2</sup> [26, 27]. Эти факторы могут нарушать нормальный метаболизм растений пшеницы, негативно влияя на ключевые физиологические процессы, в том числе на фотосинтез [6, 28].

Цель работы – исследовать влияние раздельного и совместного действия хлоридного засоления, обыкновенной корневой гнили и повышенной температуры (прогрев семян) на параметры ФЛХ проростков мягкой яровой пшеницы для выявления информативных параметров оценки стрессоустойчивости сортов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальная работа выполнена в лаборатории изучения физических процессов в агрофитоценозах Сибирского физико-технического института аграрных проблем СФНЦА РАН.

Для выявления информативных параметров ФЛХ проводили вегетационные опыты (водные культуры) в лабораторных условиях при раздельном и совместном действии хлорида натрия, возбудителя обыкновенной корневой гнили злаков и повышенной температуры (прогрев семян) на проростки районированных сортов яровой пшеницы: Сибирская 12 (относительно неустойчивый) селекции СибНИИРС – ИЦиГ СО РАН и Омская 18 (относительно устойчивый) селекции Омского АНЦ.

Варианты опытов:

- контроль (семена без прогрева) и повышенная температура (прогрев семян при 43 °С);
- семена без прогрева + инфицирование *B. sorokiniana* (5000 конидий на зерно);
- семена без прогрева + хлоридное засоление 1,3%;
- семена без прогрева + инфицирование *B. sorokiniana* (5000 конидий на зерно) + хлоридное засоление 1,3%;
- прогрев семян при 43 °С + инфицирование *B. sorokiniana* (5000 конидий на зерно);
- прогрев семян при 43 °С + хлоридное засоление 1,3%;
- прогрев семян при 43 °С + инфицирование *B. sorokiniana* (5000 конидий на зерно) + хлоридное засоление 1,3%.

Уровни стрессовых нагрузок – конидиальная суспензия *B. sorokiniana* 5000 конидий на зерно и концентрация хлорида натрия (NaCl) 1,3% – определены нами в специально проведенных вегетационных опытах как позволяющие дифференцировать сорта пшеницы сибирской селекции при оценке их устойчивости к данным стрессовым фак-

<sup>1</sup>Каталог продукции немецкой компании «Хайнц Вальц ГмбХ» («Heinz Walz GmbH»). <http://www.heinzwalz.ru/>

<sup>2</sup>Гольятин В.Я., Мишуков Н.П., Федоренко В.Ф., Голубев И.Г., Балабанов В.И., Петухов Д.А. Цифровые технологии для обследования состояния земель сельскохозяйственного назначения беспилотными летательными аппаратами: аналитический обзор. М.: Росинформгротех, 2020. 88 с.

торам по биометрическим показателям и проницаемости клеточных мембран<sup>3,4</sup> [29].

Семена пшеницы предварительно стерилизовали 96%-м этиловым спиртом в течение 2 мин с последующим трехкратным промыванием дистиллированной водой. Прогрев семян проводили в течение 20 мин в горячей воде на водяной бане по методике ВИР<sup>5</sup>. После остывания семена раскладывали в чашки Петри с увлажненной фильтровальной бумагой и проращивали в термостате при температуре 22 °С в течение трех суток. Одновременно проращивали замоченные пробы семян без прогрева. На третьи сутки культивирования проводили инфицирование семян конидиальной суспензией смеси среднепатогенных изолятов *B. sorokiniana*, приготовленной на 0,1%-м водном агаре (по одной капле на зерно).

Далее проростки выращивали в климатической камере «Биотрон-7» в рулонной культуре на водопроводной воде (варианты – контроль и инфицирование *B. sorokiniana*) и хлориде натрия при фотопериоде «день – ночь» 16 и 8 ч соответственно, освещенности 20 000 и 0 лк (день – ночь), температуре 22 и 18 °С (день – ночь), влажности 60%.

Кинетику и параметры ФлХ ФС II регистрировали с помощью флуориметра Dual-PAM-100/F (Heinz Walz GmbH, Германия) методом амплитудно-импульсной модуляции в режиме записи медленной кинетики темновых индукционных кривых с анализом импульса насыщения (Slow Kinetics). Время задержки записи индукционных кривых после определения минимальной и максимальной ФлХ  $\alpha$  равно 40 с, что достаточно для полного повторного окисления акцепторов («открытия» реакционных центров). Интервал между импульсами насыщения при записи индукционных кривых 20 с, время регистрации данных 4 мин. Возбуждение молекул хлорофилла  $\alpha$  производилось «синим» светодиодом с длиной волны 460 нм, детектирова-

ние ФлХ – «красным» фотодиодом с длиной волны 680 нм. Управление работой флуориметра осуществлялось с помощью специализированного программного обеспечения. Перед измерением ФлХ 10-дневные проростки пшеницы адаптировали к темноте в камере для образцов 30 мин для достижения полностью окисленного состояния акцепторов ФС II (все реакционные центры ФС II «открыты»). Для регистрации параметров ФлХ закрепляли лист проростка на штативе с оптическим держателем и запускали программу записи индукционных кривых ФлХ.

Получали следующие параметры флуоресценции:  $F_0$ ,  $F_m$  – минимальный и максимальный уровень ФлХ, вызванный импульсом света после адаптации листьев к темноте;  $F_0'$ ,  $F_m'$  – минимальный и максимальный уровень ФлХ, вызванный импульсом света после адаптации листьев к свету;  $F_v / F_m$  – максимальный фотохимический квантовый выход ФС II;  $Y(II)$  – эффективный фотохимический квантовый выход ФС II после адаптации листьев к свету;  $Y(NPQ)$  – квантовый выход регулируемого нефотохимического тушения ФлХ;  $Y(NO)$  – квантовый выход нерегулируемого нефотохимического тушения ФлХ;  $qP$  – коэффициент фотохимического тушения ФлХ;  $qN$  – коэффициент нефотохимического тушения ФлХ;  $ETR$  – скорость электронного транспорта. Рассчитывали переменную (вариабельную) ФлХ:  $F_v = F_m - F_0$ .

Реакцию сорта определяли по относительному изменению измеряемых параметров проростков после экспозиции растений на стрессорах. Чем меньше изменения параметров, тем выше устойчивость в исследуемой группе сортов. Повторности опытов аналитическая и биологическая – 6- и 3-кратные. Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel 2000 с использованием стандартного пакета анализа данных. Анализировали параметры

<sup>3</sup>Пат. RU 2446671 МПК А01G7/00, А01Н1/04. Способ определения относительной устойчивости сортов мягкой яровой пшеницы к хлоридному засолению / Т.А. Гурова, В.Ю. Березина, Н.С. Куцерубова. Опубл. 10.04.2012.

<sup>4</sup>Пат. RU 2625027 МПК А01С12N 1/14, А01Н 5/12. Способ определения относительной устойчивости сортов мягкой яровой пшеницы к возбудителю обыкновенной корневой гнили злаков / Т.А. Гурова, В.В. Альт, О.С. Луговская. Опубл. 11.07.2017.

<sup>5</sup>Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: метод. рекомендации / под. ред. Г.В. Удовенко. Л., 1988. 228 с.

ФлХ, зарегистрированные в течение 4 мин. Ошибка среднего не превышала 3–5%. Проведено три серии экспериментов. Для определения значимости различий средних значений использовали *t*-критерий Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Параметры ФлХ, изменение которых отражает структурные и функциональные характеристики фотосинтетического аппарата растений, оценивали у проростков двух сортов пшеницы при инфицировании возбудителем обыкновенной гнили, хлоридном засолении и предварительном прогреве семян с возможностью диагностирования стрессоустойчивости сортов. РАМ – измерения ФлХ генерируют различные параметры, которые в основном являются производными от пяти взаимно независимых уровней ФлХ: минимального (фонового)  $F_0$  и максимального выходов флуоресценции  $F_m$  в адаптированном к темноте состоянии; стационарного  $F_s$ ; минимального (фонового)  $F_0'$  и максимального выходов флуоресценции  $F_m'$  в адаптированном к свету состоянии образцов соответственно.

*Переменная (вариабельная) ФлХ после темновой адаптации листьев –  $F_v$ .* Параметр зависит от максимального квантового выхода ФС II. Снижение значения этого параметра указывает на ослабление фотосинтетической активности и рассеивание энергии в виде тепла. Значение  $F_v$  снижается при стрессах, которые вызывают повреждение тилакоидов [13]. Стрессовые факторы в условиях нашего эксперимента замедляли активность фотосинтетического аппарата проростков обоих сортов, что выражалось в достоверном ( $p \leq 0,05$ ) снижении значений параметра  $F_v$  во всех вариантах опыта (от 14,0 до 42,4%), наибольшее – в варианте совместного действия стрессоров по сравнению с контролем (см. таблицу).

Нами установлено, что предварительный прогрев семян повышал устойчивость проростков (по типу кросс-адаптации) к последующему действию патогена и засолению [30]. Кросс-адаптация – процесс повышения устойчивости организма к кон-

кретному стрессовому фактору в результате адаптации к фактору иной природы. Можно предположить, что в нашем эксперименте предварительный прогрев семян активизирует защитные механизмы растений и поддерживает их длительное время в активном состоянии. Последующее действие патогена и засоления повышает уровень сигнальных молекул и уже активизированные защитные системы пытаются предотвратить развитие стресса.

Протекторный эффект гипертермии отмечен в варианте инфицирования у сорта Сибирская 12 – достоверное ( $p \leq 0,05$ ) снижение ингибирования  $F_v$  на 13,3%, а также в вариантах совместного действия стрессоров у сорта Сибирская 12 на 34,6% и у сорта Омская 18 на 41,7%. В варианте засоления после прогрева семян наблюдали повышение ингибирующего действия стрессора – снижение параметра  $F_v$  в 2 раза, наиболее выраженное у сорта Сибирская 12.

Параметр переменной ФлХ можно рассматривать как информативный при исследовании влияния стрессовых факторов (инфицировании возбудителем обыкновенной гнили, хлоридном засолении и предварительном прогреве семян) на фотосинтетическую активность проростков пшеницы. Однако достоверных межсортовых различий в условиях нашего эксперимента по данному параметру не выявлено.

*Максимальный фотохимический квантовый выход ФС II –  $F_v / F_m$ .* Этот параметр является одной из основных характеристик работы фотосистем. Он оценивает максимальную фотохимическую активность ФС II и определяется как соотношение количества квантов света, используемых в разделении зарядов ФС II, к общему числу квантов, поглощенных антенным комплексом этой фотосистемы [16]. Регистрируется параметр сразу после темновой адаптации растительных тканей. Достоверного влияния стрессовых факторов и связанного с ними в условиях нашего эксперимента замедления активности фотосинтетического аппарата проростков обоих сортов, выраженного изменениями параметра  $F_v / F_m$  во

Изменение значений параметров флуоресценции хлорофилла проростков пшеницы при раздельном и совместном действии стрессоров (отн. ед.)  
 Changing values of chlorophyll fluorescence parameters of wheat seedlings under separate and combined stressors (relative units)

Сорт	Вариант	Показатель									
		У(П)	Y(NPQ)	Y(NO)	qP	qN	ETR	Fo	Fm	Fv	Fv/Fm
<i>Без нагрева семян</i>											
Сибирская 12	Контроль	4,1 ± 0,2	2,9 ± 0,1	3,0 ± 0,1	6,3 ± 0,3	5,3 ± 0,2	204,7 ± 9,1	7,6 ± 0,4	22,9 ± 1,4	15,3 ± 0,2	0,67 ± 0,02
	<i>B. sorokiniana</i>	3,3 ± 0,1*	3,6 ± 0,2*	3,1 ± 0,1	5,1 ± 0,2*	5,9 ± 0,2	159,9 ± 7,3*	6,8 ± 0,3	20,0 ± 1,3*	13,2 ± 0,2*	0,66 ± 0,02
	NaCl	2,8 ± 0,1*	3,8 ± 0,1*	3,4 ± 0,2	4,3 ± 0,1*	5,8 ± 0,1	133,5 ± 4,0*	6,2 ± 0,2*	19,4 ± 0,3*	13,2 ± 0,2*	0,68 ± 0,02
Омская 18	<i>B. sorokiniana</i> + NaCl	1,8 ± 0,1*	4,8 ± 0,2*	3,4 ± 0,1	3,0 ± 0,1*	6,7 ± 0,3*	77,5 ± 1,7*	6,1 ± 0,2*	16,2 ± 0,2*	10,1 ± 0,1*	0,63 ± 0,03
	Контроль	3,3 ± 0,1	3,2 ± 0,1	3,5 ± 0,2	4,9 ± 0,2	5,4 ± 0,1	161,0 ± 7,8	6,3 ± 0,2	20,7 ± 0,5	14,4 ± 0,3	0,70 ± 0,03
	<i>B. sorokiniana</i>	3,0 ± 0,1	4,1 ± 0,2	2,9 ± 0,1	4,7 ± 0,1	6,5 ± 0,3*	155,4 ± 5,1	7,5 ± 0,3*	22,6 ± 0,6	15,1 ± 0,3	0,67 ± 0,02
	NaCl	2,0 ± 0,1*	4,7 ± 0,2	3,3 ± 0,1	3,2 ± 0,1*	6,5 ± 0,3*	87,6 ± 1,9*	6,2 ± 0,2	18,1 ± 0,3	11,9 ± 0,2*	0,66 ± 0,02
	<i>B. sorokiniana</i> + NaCl	1,8 ± 0,1*	5,1 ± 0,3	3,1 ± 0,1	3,1 ± 0,1*	7,0 ± 0,3*	80,9 ± 1,6*	4,9 ± 0,1*	13,2 ± 0,2*	8,3 ± 0,1*	0,63 ± 0,01
	<i>Нагрев семян 43°C</i>										
Сибирская 12	Контроль	4,3 ± 0,2	2,2 ± 0,1	3,5 ± 0,2	6,2 ± 0,3	4,3 ± 0,2	214,5 ± 10,5	7,9 ± 0,4	26,4 ± 0,9	18,5 ± 0,5	0,70 ± 0,06
	<i>B. sorokiniana</i>	3,5 ± 0,1*	2,9 ± 0,1*	3,3 ± 0,1	5,2 ± 0,2*	5,0 ± 0,2*	171,3 ± 8,1*	7,6 ± 0,4	23,9 ± 0,5	16,3 ± 0,3	0,68 ± 0,05
	NaCl	2,7 ± 0,1*	3,8 ± 0,2*	3,5 ± 0,2	4,2 ± 0,2*	5,8 ± 0,2*	127,9 ± 3,2*	6,6 ± 0,3*	19,9 ± 0,4*	13,3 ± 0,2*	0,67 ± 0,04
Омская 18	<i>B. sorokiniana</i> + NaCl	2,3 ± 0,1*	3,6 ± 0,2*	4,1 ± 0,2*	3,7 ± 0,1*	5,4 ± 0,2*	107,9 ± 2,1*	6,7 ± 0,2*	21,1 ± 0,6*	14,4 ± 0,2*	0,68 ± 0,02
	Контроль	3,5 ± 0,2	2,9 ± 0,1	3,6 ± 0,1	4,4 ± 0,2	4,7 ± 0,1	173,3 ± 5,4	7,3 ± 0,4	23,9 ± 0,7	16,6 ± 0,3	0,69 ± 0,03
	<i>B. sorokiniana</i>	2,8 ± 0,1*	4,1 ± 0,2*	3,1 ± 0,1*	4,6 ± 0,2	6,4 ± 0,3*	147,2 ± 2,9*	6,5 ± 0,3	19,4 ± 0,5*	12,9 ± 0,2*	0,67 ± 0,03
	NaCl	2,3 ± 0,1*	3,8 ± 0,1*	3,9 ± 0,2	3,6 ± 0,1*	6,0 ± 0,3*	106,6 ± 1,9*	5,9 ± 0,2*	18,4 ± 0,5*	12,5 ± 0,1*	0,68 ± 0,04
	<i>B. sorokiniana</i> + NaCl	1,9 ± 0,1*	4,0 ± 0,2*	4,1 ± 0,2*	3,0 ± 0,1*	5,7 ± 0,2*	85,2 ± 1,4*	6,9 ± 0,3	19,4 ± 0,6*	12,5 ± 0,2*	0,65 ± 0,02

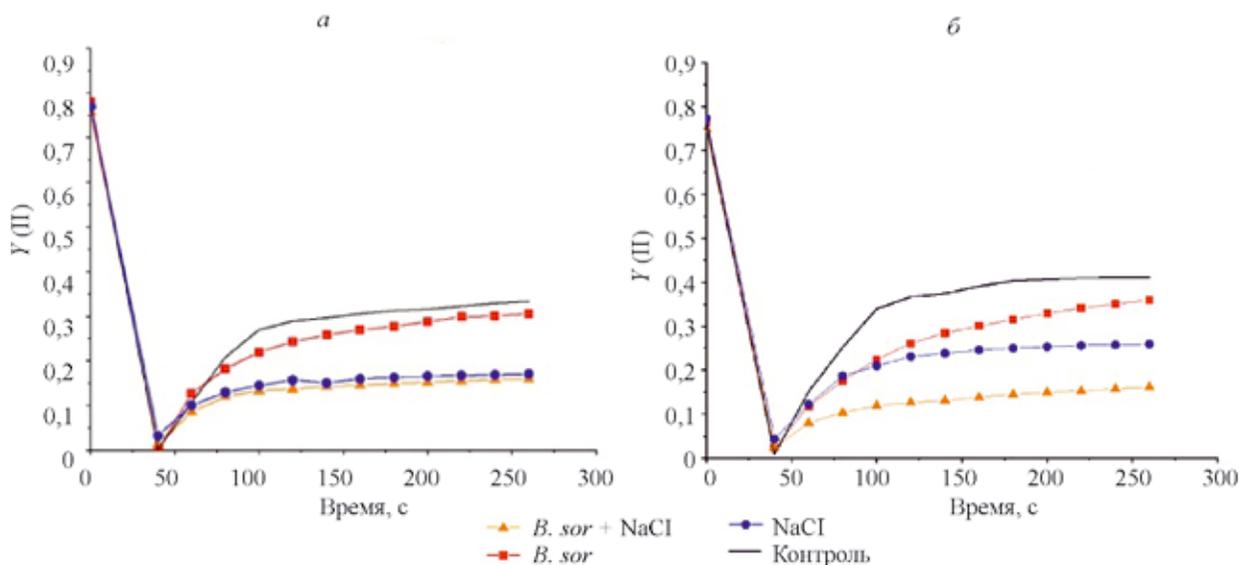
\*Различия с контролем достоверны на уровне значимости  $p \leq 0,05$ .

всех вариантах опыта не установлено (см. таблицу). При этом значения фоновой  $F_0$  и максимальной  $F_m$  ФЛХ в условиях нашего эксперимента достоверно снижались у обоих сортов практически во всех вариантах. Стрессовые факторы оказывали влияние на антенный комплекс, т.е. происходили потери энергии при ее миграции и флуоресценция возбуждалась. При этом установлены недостоверные изменения  $F_0$  у сорта Сибирская 12 в варианте инфицирования с нагревом семян и у сорта Омская 18 в вариантах совместного стресса и засоления с нагревом и без нагрева семян. Показатель  $F_m$  недостоверно изменялся у обоих сортов в вариантах инфицирования без нагрева и с нагревом семян. Максимальный фотохимический квантовый выход является достаточно часто применяемым параметром при оценке влияния экологических стрессоров на фотосинтетический аппарат растений, однако в исследованиях по оценке фитотоксических состояний ряски также отмечается недостаточная чувствительность и неинформативность данного параметра [31].

*Эффективный фотохимический квантовый выход ФС II на свету* –  $Y(II)$ .  $Y(II) = (F_m' - F_s) / F_m'$ . Параметр отражает ту часть световой энергии, которая потенциально может быть использована в фотохимических реакциях. Измеряется после адаптации растительных тканей к свету при «закрытых» РЦ ФС II, когда первичные акцепторы пластохиноны находятся в восстановленном состоянии. Нами установлено, что инфицирование проростков пшеницы *B. sorokiniana*, хлоридное засоление и их совместное действие оказывают негативное влияние на эффективность фотохимического тушения ФЛХ, что приводит к снижению интенсивности фотосинтеза. Действие стрессоров связано с нарушением акцептирования электронов РЦ ФС II [14]. В условиях наших экспериментов  $Y(II)$  достоверно ( $p \leq 0,05$ ) снижался от 18,6 до 56,6% у проростков обоих сортов во всех вариантах опыта по сравнению с контролем, в наибольшей степени – в варианте совместного действия стрессоров (см. таблицу).

Предварительный прогрев семян с последующим наложением инфицирования и хлоридного засоления влиял в разной степени на параметр  $Y(II)$ . Достоверное ( $p \leq 0,05$ ) повышение параметра наблюдали у сорта Омская 18 в варианте засоления на 28,0%, у сорта Сибирская 12 – в вариантах совместного действия стрессоров и инфицирования на 18,0 и 59,6% соответственно, т.е. выявлен положительный эффект предварительной гипертермии семян на функциональную активность ФС II. Аналогичные результаты о защитной роли температурного фактора в поддержании стабильности фотосинтетических мембран получены при гипертермии и инфицировании *B. sorokiniana* проростков ячменя [32]. В наименьшей степени относительно контроля параметр  $Y(II)$  изменялся у проростков сорта Омская 18. Межсортовые различия по всем вариантам опытов составляли 1,2–2,0 раза с достоверностью различий на уровне  $p \leq 0,05$ . Наибольшие различия в варианте инфицирования с прогревом и без прогрева семян –1,7–2,0 раза. На рис. 1 представлены изменения параметра  $Y(II)$  при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления без предварительного прогрева семян.

*Квантовый выход регулируемого нефотохимического тушения ФЛХ* –  $Y(NPQ)$ .  $Y(NPQ) = 1 - Y(II) - 1 / (NPQ + 1 + qL (F_m / F_0 - 1))$ . Параметр отражает энергозависимую тепловую диссипацию энергии возбужденного хлорофилла ФС II [13]. Регулируемое нефотохимическое тушение ФЛХ действует как защитный механизм против избыточной энергии возбуждения, т.е. рассеивает ее в безопасное тепло. Это позволяет избежать повреждения РЦ ФС II светом, интенсивность которого превышает возможности электронного транспорта [33]. Регулируемое рассеяние тепла стимулируется циклом ксантофилла [14, 34]. Нами установлено, что при действии *B. sorokiniana*, хлоридного засоления и гипертермии семян происходит активизация процессов диссипации части энергии возбуждения хлорофилла ФС II в тепло. Параметр  $Y(NPQ)$  достоверно ( $p \leq 0,05$ ) увеличивался у обоих



**Рис. 1.** Усредненные значения эффективного квантового выхода фотохимического превращения световой энергии  $Y(II)$  проростков яровой пшеницы при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления:

*a* – сорт Омская 18; *б* – сорт Сибирская 12

**Fig. 1.** Average values of effective quantum yield of photochemical conversion of light energy  $Y(II)$  of spring wheat seedlings under the action of *B. sorokiniana* and chloride salinity:

*a* - variety Omskaya 18; *б* - variety Sibirskaya 12

сорт во всех вариантах опыта от 24,1 до 72,7%, в большей степени у сорта Сибирская 12, особенно в вариантах засоления и совместного действия стрессоров с предварительным прогревом семян – 72,7 и 63,6% соответственно (см. таблицу).

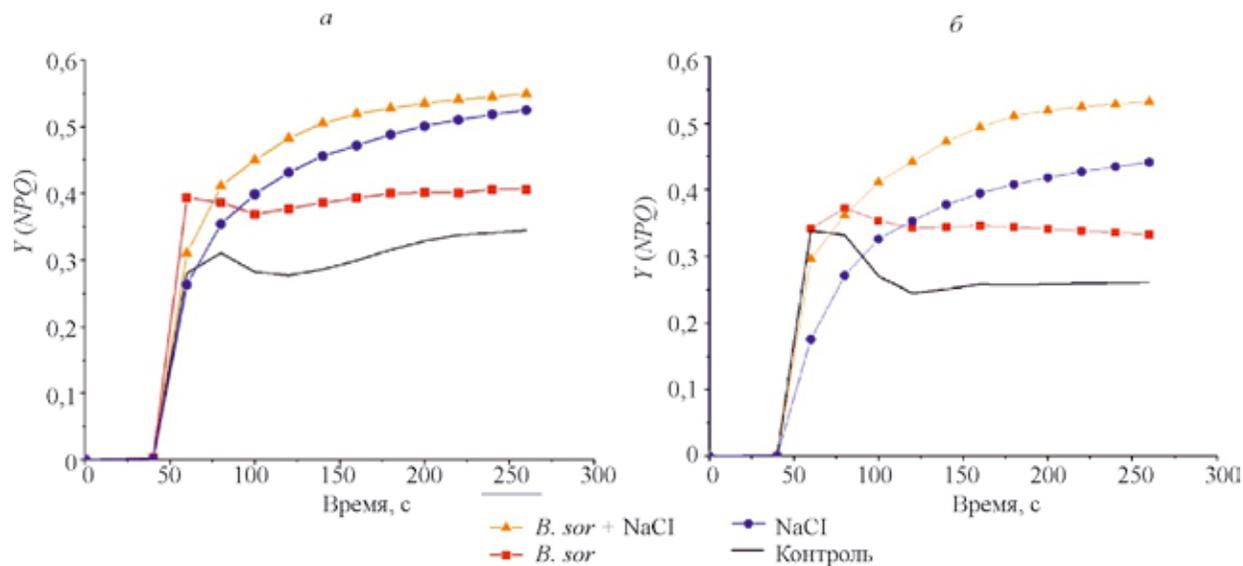
Протекторный эффект гипертермии отмечен только у сорта Омской 18 при совместном действии стрессоров и хлоридном засолении – достоверное ( $p \leq 0,05$ ) снижение параметра на 35,1 и 18,8%. У сорта Сибирская 12 наблюдали снижение параметра на 24,1% в контрольном варианте по сравнению с контролем без прогрева семян.

Межсортные различия по всем вариантам опытов составляли 1,2–1,7 раза с достоверностью различий на уровне  $p \leq 0,05$ . Наибольшие различия в варианте засоления без прогрева и с прогревом семян – 1,5–1,7 раза.

На рис. 2 представлены изменения параметра  $Y(NPQ)$  при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления без предварительного прогрева семян.

*Квантовый выход нерегулируемого нефотохимического тушения ФЛХ –  $Y(NO)$ .  $Y(NO) = 1 / (NPQ + 1 + qL (Fm/Fo - 1))$ . Па-*

раметр связан с тепловыми потерями, возникающими в результате «закрытия» РЦ ФС II в результате блокирования переноса электронов по электрон-транспортной цепи [14]. Побочные реакции при этом связаны с формированием активных кислородных радикалов. Увеличение показателя означает, что фотохимическое превращение энергии и защитные регулирующие механизмы неэффективны. Очень высокое значение показателя указывает не только на блокировку РЦ ФС II, но также и на нарушение протонного градиента тилакоидных мембран [35]. В условиях наших экспериментов установлены недостоверные изменения показателя у сорта Сибирская 12 во всех вариантах опыта (см. таблицу). У сорта Омская 18 в варианте инфицирования *B. sorokiniana* отмечено стимулирующие действие гипертермии семян – снижение показателя на 13,9% относительно контроля при недостоверных его изменениях во всех вариантах опыта, кроме варианта совместного действия стрессоров с прогревом семян – увеличение  $Y(NO)$  на 13,8%. Полученные результаты свидетельствуют об эффективности защитных регу-



**Рис. 2.** Усредненные значения квантового выхода регулируемого нефотохимического тушения ФлХ –  $Y(NPQ)$  проростков яровой пшеницы при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления: а – сорт Омская 18; б – сорт Сибирская 12

**Fig. 2.** Average values of quantum yield of regulated non-photochemical quenching ChlF -  $Y(NPQ)$  of spring wheat seedlings under the action of *B. sorokiniana* and chloride salinity: а – variety Omskaya 18; б – variety Sibirskaya 12

лирующих механизмов фотосинтетических реакций у проростков данных сортов с преимуществом сорта Омская 18. На рис. 3 представлены изменения параметра  $Y(NQ)$  при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления без предварительного прогрева семян.

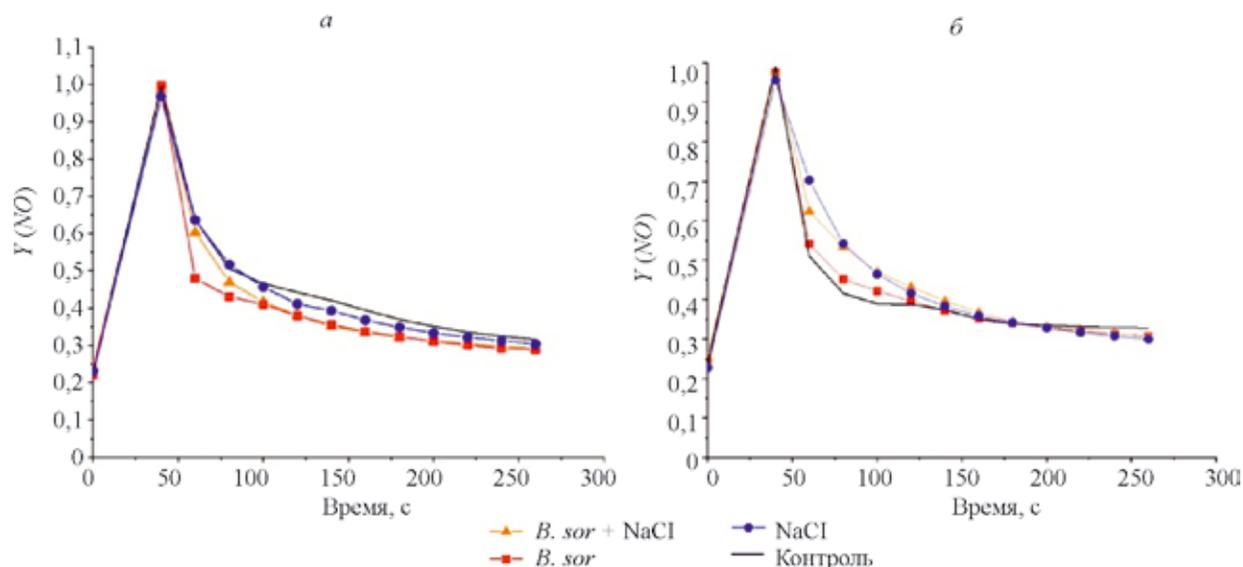
*Коэффициент фотохимического тушения ФлХ –  $qP$ .*  $qP = (Fm' - Fs) / (Fm' - Fo')$ . Параметр оценивает долю комплексов ФС II с окисленным первичным акцептором  $Q_A$  в момент до применения вспышки насыщающего света. Показывает долю световой энергии, потребляемой «открытыми» РЦ ФС II. Нами установлено достоверное ( $p \leq 0,05$ ) снижение параметра  $qP$  во всех вариантах опыта у обоих сортов в диапазоне от 16,1 до 52,4%, в большей степени у сорта Сибирская 12 (см. таблицу). У сорта Омская 18 в варианте инфицирования достоверных изменений параметра не установлено. Все стрессовые факторы уменьшали количество комплексов ФС II с окисленным первичным акцептором  $Q_A$ , что привело к нарушению фотохимического тушения ФлХ.

Протекторный эффект гипертермии установлен в варианте совместного действия стрессоров у сорта Сибирская 12 и в вари-

антах засоления и совместного действия стрессоров у сорта Омская 18 – достоверное ( $p \leq 0,05$ ) повышение параметра  $qP$  на 23,1; 47,6 и 13,6% соответственно. Анализ данных эксперимента показывает совпадение динамики коэффициента фотохимического тушения  $qP$  с динамикой эффективного фотохимического квантового выхода ФС II на свету  $Y(II)$ . Межсортные различия по всем вариантам опытов составляли 1,3–4,7 раза с достоверностью различий на уровнях  $p \leq 0,05$  и  $p \leq 0,01$ . Наибольшие различия в вариантах инфицирования с прогревом и без прогрева семян – 3,4–4,7 раза.

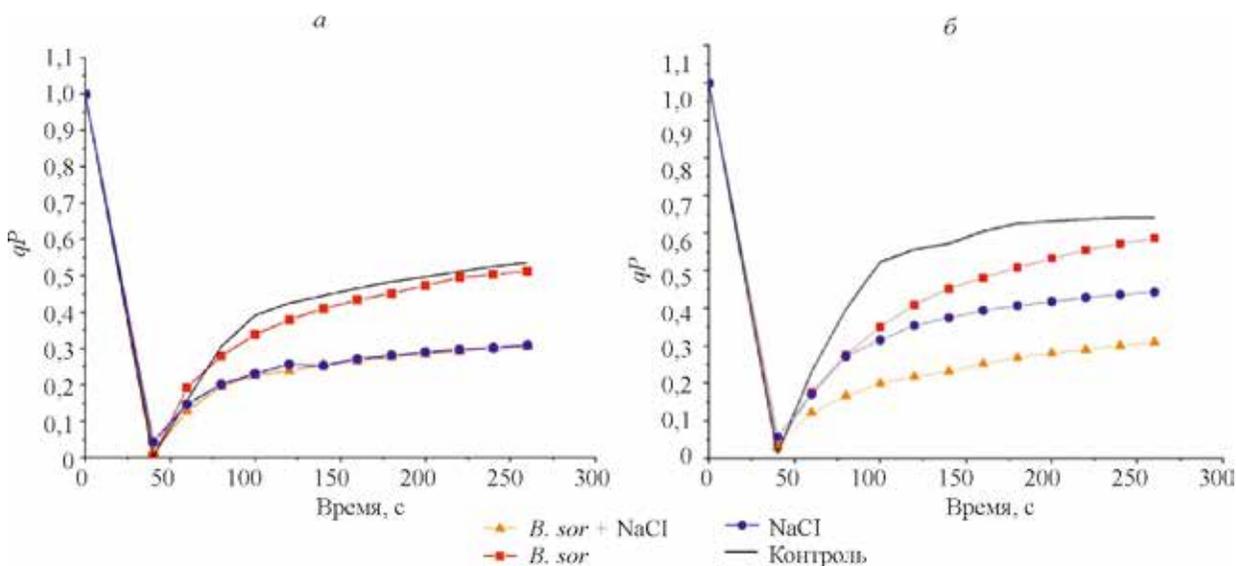
На рис. 4 представлены изменения параметра  $qP$  при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления без предварительного прогрева семян.

*Коэффициент нефотохимического тушения ФлХ –  $qN$ .*  $qN = (Fm - Fm') / (Fm - Fo')$ . Параметр связан с процессами преобразования в тепло части энергии, поглощенной в световой фазе фотосинтеза. Увеличивается в растениях, подверженных стрессу [11, 12]. В наших условиях  $qN$  повышался достоверно ( $p \leq 0,05$ ) во всех вариантах опыта у обоих сортов от 16,3 до 36,2%, в меньшей степени



**Рис. 3.** Усредненные значения квантового выхода нерегулируемого нефотохимического тушения ФЛХ –  $Y(NO)$  проростков яровой пшеницы при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления: а – сорт Омская 18; б – сорт Сибирская 12

**Fig. 3.** Average values of quantum yield of unregulated non-photochemical quenching ChlF -  $Y(NO)$  of spring wheat seedlings under the action of *B. sorokiniana* and chloride salinity: а - variety Omskaya 18; б - variety Sibirskaya 12



**Рис. 4.** Усредненные значения коэффициента фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла –  $qP$  проростков яровой пшеницы при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления: а – сорт Омская 18; б – сорт Сибирская 12

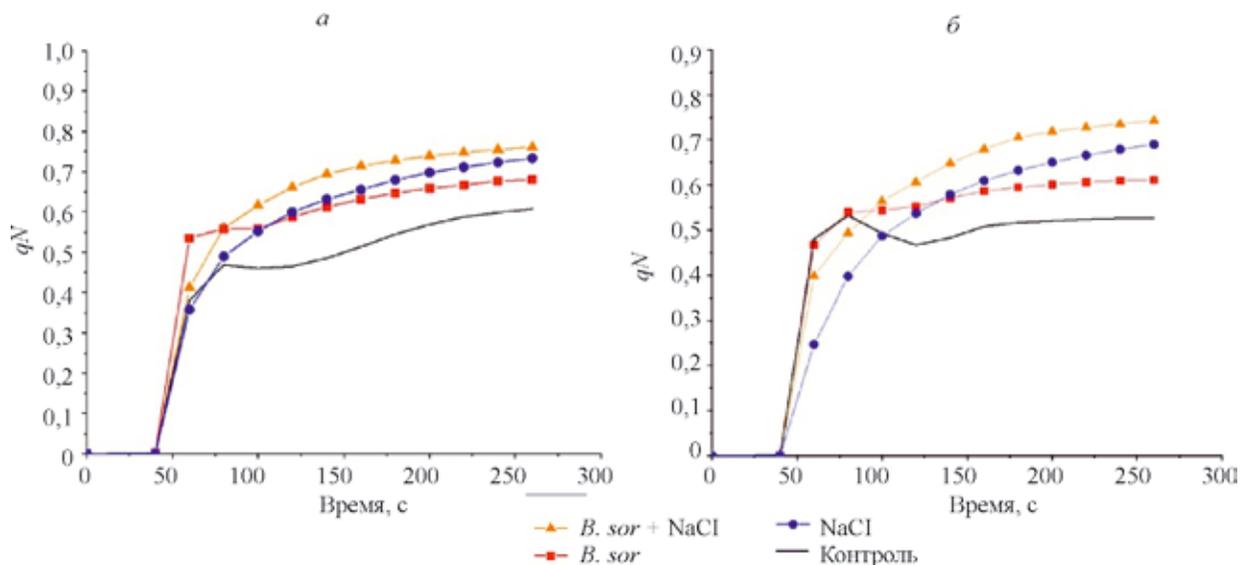
**Fig. 4.** Average values of photochemical quenching coefficient of chlorophyll fluorescence -  $qP$  of spring wheat seedlings under the action of *B. sorokiniana* and chloride salinity: а - variety Omskaya 18; б - variety Sibirskaya 12

у сорта Сибирская 12 в вариантах инфицирования и хлоридного засоления без прогрева семян (см. таблицу). Однако предварительный прогрев семян привел к повышению теплового рассеивания у обоих сортов, наиболее выраженного у сорта Сибирская 12 (до 3,5 раза

в варианте засоления). При этом наблюдали и протекторный эффект гипертермии. Так, у сорта Омская 18 установлено снижение значений параметра  $qN$  в варианте совместного действия стрессоров и контроля на 28,1 и 27,7% соответственно. У сорта Сибирская 12

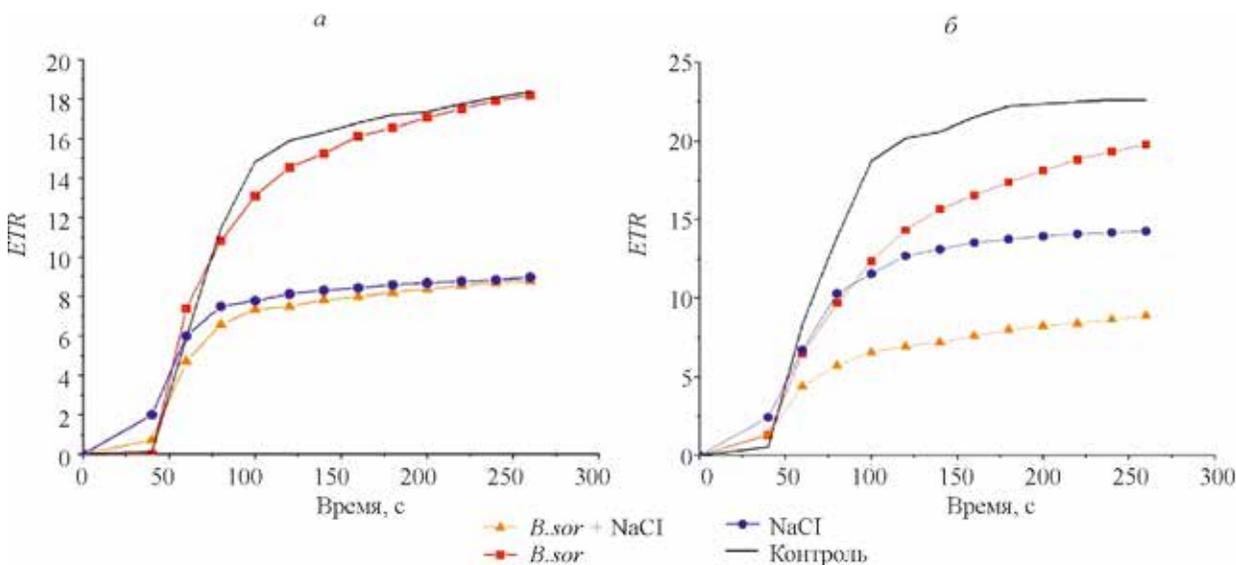
параметр  $qN$  снижался только в контрольном варианте на 23,3%. Поскольку фотохимическое и нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла являются конкурентоспособными, то чем выше  $qP$ , тем ниже  $qN$ . Анализ полученных данных подтвердил этот факт

(см. рис. 5, 6). Межсортовые различия по всем вариантам опытов составляли 1,2–2,3 раза с достоверностью различий на уровне  $p \leq 0,05$  и  $p \leq 0,01$ . Наибольшие различия в варианте засоления без прогрева и инфицирования с прогревом семян – 2,2–2,3 раза.



**Рис. 5.** Усредненные значения коэффициента нефотохимического тушения ФлХ –  $qN$  проростков яровой пшеницы при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления: а – сорт Омская 18; б – сорт Сибирская 12

**Fig. 5.** Averaged values of non-photochemical quenching coefficient ChlF -  $qN$  of spring wheat seedlings under the action of *B. sorokiniana* and chloride salinity: а – variety Omskaya 18; б – variety Sibirskaya 12



**Рис. 6.** Усредненные значения скорости электронного транспорта через фотосистемы –  $ETR$  проростков яровой пшеницы при действии *B. sorokiniana* и хлоридного засоления: а – сорт Омская 18; б – сорт Сибирская 12

**Fig. 6.** Average values of electron transport rate through photosystems -  $ETR$  of spring wheat seedlings under the action of *B. sorokiniana* and chloride salinity: а - variety Omskaya 18; б - variety Sibirskaya 12

Скорость электронного транспорта через фотосистемы –  $ETR$ .  $ETR = Y(II) \times 0,84 \times 0,50 \times PPFD$ . Параметр показывает скорости разделения зарядов в РЦ ФС II. При стрессах скорость электронного транспорта уменьшается [12, 13]. Нами установлено, что стрессовые факторы *B. sorokiniana*, хлоридное засоление и гипертермия семян достоверно ( $p \leq 0,05$ ) снижали скорость электронного транспорта у проростков пшеницы обоих сортов во всех вариантах опыта в диапазоне от 15,2 до 62,7%, особенно у сорта Сибирская 12 (см. таблицу). Наибольшее снижение значений параметра  $ETR$  по сравнению с контролем наблюдали в варианте совместного действия стрессоров – 62,1% (Сибирская 12) и 49,8% (Омская 18). Патоген в меньшей степени влиял на скорость электронного транспорта. У сорта Сибирская 12 параметр  $ETR$  снижался на 21,9%, у сорта Омская 18 – недостоверные изменения по сравнению с контролем (см. рис. 6).

Протекторный эффект гипертермии семян наблюдали у сорта Сибирская 21 – достоверное ( $p \leq 0,05$ ) увеличение  $ETR$  на 20,7% в варианте совместного действия стрессоров и у сорта Омская 18 в варианте засоления на 36,7%. Межсортовые различия по всем вариантам опытов составили 1,2–6,2 раза с достоверностью различий на уровнях  $p \leq 0,05$  и  $p \leq 0,01$ . Наибольшие различия в варианте инфицирования без прогрева семян – 6,2 раза.

Таким образом, установлена сортоспецифичность и информативность всех применяемых параметров ФЛХ при исследовании влияния совместного действия возбудителя обыкновенной корневой гнили, хлоридного засоления и гипертермии семян на проростки сортов яровой пшеницы.

## ВЫВОДЫ

1. Раздельное и совместное действие хлоридного засоления (1,3%), инфицирования возбудителем корневой гнили злаков *B. sorokiniana* (5000 конидий на зерно) подавляло световые и темновые реакции фотосинтеза. Обнаружено достоверное ( $p \leq 0,05$ ) снижение эффективного квантового выхода  $Y(II)$ , коэффициента фотохимического тушения  $qP$  и скорости электронного транспорта

$ETR$  у обоих сортов, наибольшее – в варианте совместного действия стрессоров (до 62,7%). Максимальный фотохимический квантовый выход ФС II  $Fv / Fm$  оказался менее информативным, достоверных изменений параметра не обнаружено.

2. Ингибирование светозависимых реакций сопровождалось достоверным ( $p \leq 0,05$ ) увеличением значений параметров нефотохимического тушения ФЛХ – коэффициента  $qN$  и квантового выхода регулируемого нефотохимического тушения ФЛХ  $Y(NPQ)$  от 24,1 до 72,1% у обоих сортов, наиболее выраженного у сорта Сибирская 12, особенно в вариантах засоления и совместного действия стрессоров. Параметр  $Y(NO)$  – квантовый выход нерегулируемого нефотохимического тушения ФЛХ изменялся недостоверно относительно контроля у обоих сортов.

3. Выявлен положительный эффект предварительной гипертермии семян на функциональную активность фотосинтетического аппарата проростков – достоверное ( $p \leq 0,05$ ) увеличение значений параметров  $Y(II)$ ,  $qP$ ,  $ETR$  (на 18,0–59, 0%) и снижение значений параметров  $Y(NPQ)$ ,  $Y(NO)$  и  $qN$  (на 18,8–35,1%) при последующем действии инфицирования и хлоридного засоления у обоих сортов, преимущественно у сорта Омская 18.

4. Установлена информативность параметров ФЛХ для оценки стрессоустойчивости сортов. Достоверные межсортовые различия (от 1,2–6,2 раза) выявлены практически по всем параметрам (кроме  $Fv / Fm$ ,  $Y(NO)$ ,  $Fv$ ) по всем вариантам опыта. Установлена сортоспецифичность – наименьшие изменения параметров относительно контроля были у устойчивого сорта Омская 18 во всех вариантах опыта.

5. Исследованные параметры фотохимического и нефотохимического тушения ФЛХ могут применяться как информативные для диагностики фотосинтетической активности и оценки устойчивости сортов пшеницы при действии хлоридного засоления, инфицирования и гипертермии семян. Предложенный подход позволит разработать неинвазивный метод ранней диагностики стрессоустойчивости (фенотипирования) новых генотипов к действию биотических и абиотических стрессоров.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kissoudis C., Chowdhury R., Van Heusden S., Van de Wiel C., Finkers R., Visser R.G., Bai Y., Van der Linden G. Combined biotic and abiotic stress resistance in tomato // *Euphytica*. 2015. Vol. 202. N 2. P. 317–332. DOI: 10.1007/s10681-015-1363-x.
2. Atkinson N.J., Lilley C.J., Urwin P.E. Identification of genes involved in the response of *Arabidopsis* to simultaneous biotic and abiotic stresses // *Plant Physiology*. 2013. Vol. 162. P. 2028–2041. DOI: 10.1104/pp.113.222372.
3. Власенко Н.Г. Основные методологические принципы формирования современных систем защиты растений // *Достижения науки и техники АПК*. 2016. Т. 30. № 4. С. 25–29.
4. Кононенко Н.В., Диловарова Т.А., Канавский Р.В., Лебедев С.В., Баранова Е.Н., Федореева Л.И. Оценка морфологических и биохимических параметров устойчивости различных генотипов пшеницы к хлоридному засолению // *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агронимия и животноводство*. 2019. Т. 14. № 1. С. 18–39. DOI: 10.22363/2312-797X-2019-14-1-18-39.
5. Гурова Т.А., Осипова Г.М. Инструментальные методы и программно-аппаратные средства при решении проблемы стрессоустойчивости в растениеводстве // *Вычислительные технологии*. 2016. Т. 21. Спец. вып. 1. С. 65–74.
6. Hatsugai N., Katagiri F. Quantification of Plant Cell Death by Electrolyte Leakage Assay // *Bio-protocol*. 2018. Vol. 8 (5). DOI: 10.21769/BioProtoc.2758.
7. Ступко В.Ю., Зобова Н.В., Сидоров А.В., Гавевский Н.А. Перспективные способы оценки яровой мягкой пшеницы на чувствительность к эдафическим стрессам // *Достижения науки и техники АПК*. 2019. Т. 33. № 10. С. 45–50.
8. Jian-Kang Zhu I. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants // *Cell*. 2016. Vol. 167 (2). P. 313–324. DOI: 10.1016/j.cell.2016.08.029.
9. Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Сойер В.Г., Краснов В.П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода // *Фундаментальные исследования*. 2013. № 4. С. 112–121.
10. Pérez-Bueno M.L., Pineda M., Barón M. Phenotyping Plant Responses to Biotic Stress by Chlorophyll Fluorescence Imaging // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. P. 1135. DOI: 10.3389/fpls.2019.01135.
11. Kalaji H.M., Schansker G., Brestic M. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel // *Photosynthesis Research*. 2017. Vol. 132. Is. 1. P. 13–66.
12. Qian Xia, Jinglu Tan, Shengyang Cheng, Yongnian Jiang, Ya Guo. Sensing Plant Physiology and Environmental Stress by Automatically Tracking Fj and Fi Features in PSII Chlorophyll Fluorescence Induction // *Photochemistry and Photobiology*. 2019. Vol. 95. Iss. 6. P. 1495–1503.
13. Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я., Коцел Х., Аллахвердиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // *Физиология растений*. 2016. Т. 63. № 6. С. 881–907.
14. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла: монография. Киев: Альтерпрес, 2002. 188 с.
15. Baker N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo // *Annual review of plant biology*. 2008. Vol. 59. P. 89–113. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759.
16. Смоликова Г.Н., Лебедев В.Н., Лопатов В.Е., Тимощук В.А., Медведев С.С. Динамика фотохимической активности фотосистемы II при формировании семян *Brassica L.* // *Вестник Санкт-Петербургского университета*. 2015. Серия 3. Вып. 3. С. 53–65.
17. Нестеренко Т.В., Шухов В.Н., Тихомиров А.А. Флуоресцентный метод определения реактивности фотосинтетического аппарата листьев растений // *Журнал общей биологии*. 2019. Т. 80. № 3. С. 187–199.
18. Sherstneva O., Khlopkov A., Gromova E., Yudin L., Vetrova Y., Pecherina A., Kuznetsova D., Krutova E., Sukhov V., Vodeneev V. Analysis of chlorophyll fluorescence parameters as predictors of biomass accumulation and tolerance to heat and drought stress of wheat (*Triticum aestivum*) plants // *Functional Plant Biology*. 2021. Vol. 49 (2). P. 155–169. DOI: 10.1071/FP21209.
19. Saddiq M.S., Iqbal S., Hafeez M.B., Ibrahim A.M.H., Raza A., Fatima E.M., Baloch H., Jahanzaib, Woodrow P., Ciarmiello L.F. Effect of Salinity Stress on Physiological Changes in Winter and Spring Wheat // *Agronomy*. 2021. Vol. 11. P. 1193. DOI: 10.3390/agronomy11061193.
20. Todorova D., Aleksandrov V., Anev S., Sergiev I. Photosynthesis Alterations in Wheat Plants In-

- duced by Herbicide, Soil Drought or Flooding // *Agronomy* 2022. Vol. 12. P. 390. DOI: 10.3390/agronomy12020390.
21. Пимкин М.Ю. Оценка токсического действия пестицидов на сорта и формы яблони методом индуцированной флуоресценции хлорофилла // *Плодоводство и ягодоводство*. 2013. Т. 36. № 2. С. 78–84.
  22. Алейников А.Ф., Минеев В.В. Изменение флуоресценции хлорофилла земляники садовой при воздействии гриба *Ramularia tulasnei* Sacc // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2019. Т. 49. № 2. С. 94–102.
  23. Попов С.Я., Пономаренко Е.К., Гинс М.С., Байков А.А. Анализ различных параметров флуоресценции хлорофилла в листьях земляники садовой при повреждении атлантическим паутиным клещом *Tetranychus atlanticus* McGregor // *Плодоводство и ягодоводство России*. 2016. Т. 46. С. 323–329.
  24. Магомедова М.Х., Алиева М.Ю. Флуоресцентная реакция растений на различия в минеральном питании // *Известия Дагестанского государственного педагогического университета*. 2010. № 3 (12). С. 60–64.
  25. Ерошенко Ф.В., Сторчак И.Г., Чернова И.В. Оценка состояния растений методами экспресс-диагностики // *Аграрный вестник Урала*. 2019. № 7 (186). С. 19–25.
  26. Васильева Н.В., Синецких В.Е. Причины усиления распространения корневых гнилей всходов яровой пшеницы в лесостепи Приобья // *Вестник НГАУ*. 2016. № 4 (41). С. 13–18.
  27. Rios J.A., Aucique-Pérez C.E., Debona D., Cruz Neto L.B.M., Rios V.S., Rodrigues F.A. Changes in leaf gas exchange, chlorophyll a fluorescence and antioxidant metabolism within wheat leaves infected by *Bipolaris sorokiniana*. // *Annals of Applied Biology*. 2017. Vol. 170. Iss. 2. P. 189–203. DOI: 10.1111/aab.12328.
  28. Маторин Д.Н., Тимофеев Н.П., Глинушкин А.П., Братковская Л.Б., Заядан Б.К. Исследование влияния грибковой инфекции *Bipolaris sorokiniana* на световые реакции фотосинтеза пшеницы с использованием флуоресцентного метода // *Вестник Московского университета*. Серия 16. Биология. 2018. Т. 73. № 4. С. 247–253.
  29. Гурова Т.А., Луговская О.С., Свежинцева Е.А. Адаптивные реакции проростков пшеницы, дифференцирующие сорта при гипертермии // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2019. Т. 49. № 3. С. 31–40. DOI: 10.26898/0370-8799-2019-3-4.
  30. Гурова Т.А., Свежинцева Е.А., Чесноченко Н.Е. Адаптация сортов пшеницы при гипертермии, хлоридном засолении и инфицировании *Bipolaris sorokiniana* Shoem // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2020. № 6. С. 12–25. DOI: 10.26898/0370-8799-2020-6-2.
  31. Oláh V., Hepp A., Irfan M., Mészáros I. Chlorophyll Fluorescence Imaging-Based Duckweed Phenotyping to Assess Acute Phytotoxic Effects // *Plants*. 2021. Vol. 10. P. 2763. DOI: 10.3390/plants10122763.
  32. Абрамчик Л.М., Сердюченко Е.В., Паукевич Л.В., Макаров В.Н., Зеневич Л.А., Кабашикова Л.Ф. Стрессовые реакции зеленых проростков ячменя в условиях инфицирования патогенным грибом *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem и повышенной температуры // *Вестні нацыянальнай акадэміі навук Беларусі*. 2015. № 2. С. 38–43.
  33. Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Knapp M. How to Correctly Determine the Different Chlorophyll Fluorescence Parameters and the Chlorophyll Fluorescence Decrease Ratio RfD of Leaves with the PAM Fluorometer // *Photosynthetica*. 2005. Vol. 43. P. 379–393.
  34. Roháček K., Soukupová J., Barták M. Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. // *Plant Cell Compartments. Selected Topics* / ed. Schoefs B. Kerala: Research Signpost. 2008. P. 41–104.
  35. Kramer D.M., Johnson G., Kiirats O., Edwards G.E. New flux parameters for the determination of Q<sub>A</sub> redox state and excitation fluxes // *Photosynthesis Research*. 2004. Vol. 79. P. 209–218.

## REFERENCES

1. Kissoudis C., Chowdhury R., Van Heusden S., Van de Wiel C., Finkers R., Visser R.G., Bai Y., Van der Linden G. Combined biotic and abiotic stress resistance in tomato. *Euphytica*, 2015, vol. 202, no. 2, pp. 317–332. DOI: 10.1007/s10681-015-1363-x.
2. Atkinson N.J., Lilley C.J., Urwin P.E. Identification of genes involved in the response of Arabidopsis to simultaneous biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology*, 2013, vol. 162, pp. 2028–2041. DOI: 10.1104/pp.113.222372.
3. Vlasenko N.G. Main methodological principles of formation of modern principles of plant protection. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*, 2016, vol. 30, no. 4, pp. 25–29. (In Russian).

4. Kononenko N.V., Dilovarova T.A., Kanavskii R.V., Lebedev S.V., Baranova E.N., Fedoreeva L.I. Evaluation of morphological and biochemical resistance parameters to chloride salination in different wheat genotypes. *Vestnik Rossiiskogo universiteta družby narodov. Seriya: Agronomiya i zhivotnovodstvo = RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*, 2019, vol. 14, no. 1, pp. 18–39. (In Russian). DOI: 10.22363/2312-797Kh-2019-14-1-18-39.
5. Gurova T.A., Osipova G.M. Instrumental methods, hardware and software tools to solve the problems related to the resistance to stress in plant growing. *Vychislitel'nye tekhnologii = Computational Technologies*, 2016, vol. 21, release 1, pp. 65–74. (In Russian).
6. Hatsugai N., Katagiri F. Quantification of Plant Cell Death by Electrolyte Leakage Assay. *Bio-protocol*, 2018, vol. 8 (5). DOI: 10.21769/Bio-Protoc.2758.
7. Stupko V.Yu., Zobova N.V., Sidorov A.V., Gaevskii N.A. Promising methods for assessing spring common wheat for sensitivity to edaphic stress. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*, 2019, vol. 33, no. 10, pp. 45–50. (In Russian).
8. Jian-Kang Zhu. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell*, 2016, vol. 167 (2), pp. 313–324. DOI: 10.1016/j.cell.2016.08.029.
9. Lysenko V.S., Varduni T.V., Soier V.G., Krasnov V.P. Plant chlorophyll fluorescence as an environmental stress characteristic: a theoretical basis of the method application. *Fundamental'nye issledovaniya = Fundamental research*, 2013, no. 4, pp. 112–121. (In Russian).
10. Pérez-Bueno M.L., Pineda M., Barón M. Phenotyping Plant Responses to Biotic Stress by Chlorophyll Fluorescence Imaging. *Frontiers in Plant Science*, 2019, vol. 10, pp. 1135. DOI: 10.3389/fpls.2019.01135.
11. Kalaji H.M., Schansker G., Brestic M. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynthesis Research*, 2017, vol. 132, is. 1, pp. 13–66.
12. Qian Xia, Jinglu Tan, Shengyang Cheng, Yongnian Jiang, Ya Guo. Sensing Plant Physiology and Environmental Stress by Automatically Tracking Fj and Fi Features in PSII Chlorophyll Fluorescence Induction. *Photochemistry and Photobiology*, 2019, vol. 95, is. 6, pp. 1495–1503.
13. Gol'tsev V.N., Kaladzi Kh.M., Paunov M., Baba V., Khorachek T., Moiski Ya., Kotsel Kh., Alakhverdiev S.I. Using variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*, 2016, vol. 63, no. 6, pp. 881–907.
14. Korneev D.Yu. *Information capabilities of the chlorophyll fluorescence induction method*. Kiev, Al'terpres Publ., 2002, 188 p. (In Ukraine).
15. Baker N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual review of plant biology*, 2008, vol. 59, pp. 89–113. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759.
16. Smolikova G.N., Lebedev V.N., Lopatov V.E., Timoshchuk V.A., Medvedev S.S. Dynamics of the photosystem II photochemical activity in the developing *Brassica Nigra* L. seeds. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta = Vestnik of Saint-Petersburg University*, 2015, seriya 3, is. 3, pp. 53–65. (In Russian).
17. Nesterenko T.V., Shikhov V.N., Tihomirov A.A. The fluorescence method for determining of photosynthetic apparatus reactivity in plant leaves. *Zhurnal obshchei biologii = Biology Bulletin Reviews*, 2019, vol.80, no. 3. pp. 187–199. (In Russian).
18. Sherstneva O., Khlopkov A., Gromova E., Yudin L., Vetrova Y/, Pecherina A., Kuznetsova D., Krutova E., Sukhov V., Vodeneev V. Analysis of chlorophyll fluorescence parameters as predictors of biomass accumulation and tolerance to heat and drought stress of wheat (*Triticum aestivum*) plants. *Functional Plant Biology*, 2021, vol. 49 (2), pp. 155–169. DOI: 10.1071/FP21209.
19. Saddiq M.S., Iqbal S., Hafeez M.B., Ibrahim A.M.H., Raza A., Fatima E.M., Baloch H., Jahanzaib, Woodrow P., Ciarmiello L.F. Effect of Salinity Stress on Physiological Changes in Winter and Spring Wheat. *Agronomy*, 2021, vol. 11, pp. 1193. DOI: 10.3390/agronomy11061193.
20. Todorova D., Aleksandrov V., Anev S., Sergiev I. Photosynthesis Alterations in Wheat Plants Induced by Herbicide, Soil Drought or Flooding. *Agronomy*, 2022, vol. 12, pp. 390. DOI: 10.3390/agronomy12020390.
21. Pimkin M.Yu. Assessment of pesticide toxic effects on apple varieties and forms by induced chlorophyll fluorescence. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii = Pomiculture and small fruits culture in Russia*, 2013, vol. 36, no. 2, pp. 78–84. (In Russian).
22. Aleinikov A.F., Mineev V.V. Effect of the fungus of *Ramularia tulasnei* Sacc on chlorophyll fluorescence in garden strawberry. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2019, vol. 49, no. 2, pp. 94–102. (In Russian).

23. Popov S.Ya, Ponomarenko E.K., Gins M.S., Baikov A.A. Analysis of various parameters of chlorophyll fluorescence in strawberry leaves damaged by Atlantic spider mite *Tetranychus atlanticus* McGregor. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii = Pomiculture and small fruits culture in Russia*, 2016, vol. 46, pp. 323–329. (In Russian).
24. Magomedova M.Kh., Alieva M.Yu. Fluorescence response of plants to differences in mineral nutrition. *Izvestiya Dagestanskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo yuniversiteta = Dagestan State Pedagogical University Journal. Natural and Exact Sciences*, 2010, no. 3 (12), pp. 60–64. (In Russian).
25. Eroshenko F.V., Storchak I.G., Chernova I.V. Assessment of plant condition by express-diagnostic methods. *Agrarnyi vestnik Urala = Agrarian Bulletin of the Urals*, 2019, no. 7 (186), pp. 19–25. (In Russian).
26. Vasil'eva N.V., Sineshchekov V.E. The reasons of widespread spring wheat root rot in Western Siberia. *Vestnik NGAU) = Bulletin of NSAU*, 2016, no. 4 (41), pp. 13–18. (In Russian).
27. Rios J.A., Aucique-Pérez C.E., Debona D., Cruz Neto L.B.M., Rios V.S., Rodrigues F.A. Changes in leaf gas exchange, chlorophyll a fluorescence and antioxidant metabolism within wheat leaves infected by *Bipolaris sorokiniana*. *Annals of Applied Biology*, 2017, vol. 170, is. 2, pp. 189–203. DOI: 10.1111/aab.12328.
28. Matorin D.N., Timofeev N.P., Glinushkin A.P., Bratkovskaya L.B., Zayadan B.K. Effect of fungal infection with *Bipolaris sorokiniana* on photosynthetic light reactions in wheat analyzed by fluorescence spectroscopy. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya = Herald of Moscow University. Series 16. Biology*, 2018, vol. 73, no. 4, pp. 247–253. (In Russian).
29. Gurova T.A., Lugovskaya O.S., Svezhintseva E.A. Adaptive reactions of wheat seedlings differentiating varieties under hyperthermia. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2019, vol. 49, no. 3, pp. 31–40. (In Russian). DOI: 10.26898/0370-8799-2019-3-4.
30. Gurova T.A., Svezhintseva E.A., Chesnochenko N.E. Adaptation of wheat varieties to hyperthermia, chloride salinity and *Bipolaris sorokiniana* Shoem. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2020, no. 6, pp. 12–25. (In Russian). DOI: 10.26898/0370-8799-2020-6-2.
31. Oláh V., Hepp A., Irfan M., Mészáros I. Chlorophyll Fluorescence Imaging-Based Duckweed Phenotyping to Assess Acute Phytotoxic Effects. *Plants*, 2021, vol. 10, pp. 2763. DOI: 10.3390/plants10122763.
32. Abramchik L.M., Serdyuchenko E.V., Pashkevich L.V., Makarov V.N., Zenevich L.A., Kabashnikova L.F. Stress reactions of barley green seedlings under the conditions of infecting by *Bipolaris sorokiniana* Shoem and increased temperature. *Vesti natsyynal'naiakademii navuk Belarusi = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2015, no. 2, pp. 38–43. (In Russian).
33. Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Knapp M. How to Correctly Determine the Different Chlorophyll Fluorescence Parameters and the Chlorophyll Fluorescence Decrease Ratio RFd of Leaves with the PAM Fluorometer. *Photosynthetica*, 2005, vol. 43, pp. 379–393.
34. Roháček K., Soukupová J., Barták M. Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. *Plant Cell Compartments. Selected Topics* / ed. Schoefs B. Kerala: Research Signpost, 2008, pp. 41–104.
35. Kramer D.M., Johnson G., Kiirats, O., Edwards G.E. New flux parameters for the determination of QA redox state and excitation fluxes. *Photosynthesis Research*, 2004, vol. 79, pp. 209–218.

## ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

✉ Гурова Т.А., кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник; адрес для переписки: Россия, 630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, а/я 463; e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Чесноченко Н.Е., научный сотрудник

## AUTHOR INFORMATION

✉ Tamara A. Gurova, Candidate of Science in Agriculture, Lead Researcher; address: PO Box 463, Krasnoobsk, Novosibirsk Region, 630501, Russia; e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Nikolai E. Chesnochenko, Researcher

Дата поступления статьи / Received by the editors 14.09.2022  
Дата принятия к публикации / Accepted for publication 25.10.2022  
Дата публикации / Published 17.12.2022