

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА И ЕГО СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ОГУРЦА *CUCUMIS SATIVUS* ПРИ ФУЗАРИОЗНОМ ЗАРАЖЕНИИ

Л. Ф. КАБАШНИКОВА¹⁾, И. Н. ДОМАНСКАЯ¹⁾, Л. В. ПАШКЕВИЧ¹⁾,
И. А. ДРЕМУК¹⁾, А. В. МАРТЫСЮК¹⁾, О. В. МОЛЧАН²⁾

¹⁾Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси,
ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь

²⁾Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь

Изучены ответные реакции хлоропластов у растений огурца сорта Кустовой, выращенных при освещении разной интенсивности (6000 и 11 000 лк) или при LED-освещении с преобладанием красного и дальнего красного света, на заражение грибом *Fusarium oxysporum*. В хлоропластах, сформированных при пониженной освещенности, через 72 ч после инфицирования возросло количество хлорофиллов и каротиноидов, тогда как в хлоропластах, сформированных при повышенной освещенности, наблюдалось существенное усиление катаболизма пигментов. При фузариозе в условиях изученного светового диапазона не был задействован виолаксантиновый цикл, а фотохимическая активность хлоропластов мало зависела от уровня освещенности. Преобладание красного или дальнего красного света вызывало повышение содержания хлорофиллов и каротиноидов в пересчете на сухую массу листа по сравнению с таковым у растений, выращенных на белом свете. При заражении на белом и красном свете происходило увеличение, а при заражении на дальнем красном свете – уменьшение общего содержания хлорофиллов и каротиноидов относительно их уровня в здоровых растениях. Установлено, что фузариозное увядание привело к снижению фотохимической активности фотосистемы I и сопряженного с ней транспорта электронов (на 20 %) в хлоропластах, сформированных на красном и дальнем красном свете. Также отмечено снижение функциональной эффективности фотосистемы II, скорее всего, за счет необратимых изменений пигмент-белковых комплексов при обоих режимах LED-освещения. Рассмотрены различные механизмы ответной реакции хлоропластов растений огурца на инфицирование патогеном в зависимости от световых условий формирования фотосинтетических мембран.

Ключевые слова: хлорофилл; каротиноиды; фотосистема I; фотосистема II; свет разной интенсивности; красный свет; дальний красный свет; *Cucumis sativus*; *Fusarium oxysporum* sp.

Образец цитирования:

Кабашникова ЛФ, Доманская ИН, Пашкевич ЛВ, Дремук ИА, Мартысюк АВ, Молчан ОВ. Влияние интенсивности света и его спектрального состава на фотосинтетическую активность огурца *Cucumis sativus* при фузариозном заражении. *Экспериментальная биология и биотехнология*. 2022;3:39–52. <https://doi.org/10.33581/2957-5060-2022-3-39-52>

For citation:

Kabashnikova LF, Domanskaya IN, Pashkevich LV, Dremuk IA, Martysiuk HV, Molchan OV. Influence of light intensity and its spectral composition on photosynthetic activity of cucumber *Cucumis sativus* under fusarium wilt. *Experimental Biology and Biotechnology*. 2022;3:39–52. Russian. <https://doi.org/10.33581/2957-5060-2022-3-39-52>

Авторы:

Людмила Федоровна Кабашникова – член-корреспондент НАН Беларуси, доктор биологических наук, доцент; заведующий лабораторией прикладной биофизики и биохимии.

Ирина Николаевна Доманская – кандидат биологических наук; научный сотрудник лаборатории прикладной биофизики и биохимии.

Любовь Валерьевна Пашкевич – научный сотрудник лаборатории прикладной биофизики и биохимии.

Ирина Александровна Дремук – кандидат биологических наук; научный сотрудник лаборатории биофизики и биохимии растительной клетки.

Анна Викторовна Мартысюк – младший научный сотрудник лаборатории прикладной биофизики и биохимии.

Ольга Викторовна Молчан – кандидат биологических наук, доцент; заведующий лабораторией водного обмена и фотосинтеза растений.

Authors:

Luidmila F. Kabashnikova, corresponding member of the National Academy of Sciences of Belarus, doctor of science (biology), docent; head of the laboratory of applied biophysics and biochemistry.

kabashnikova@mail.ru

Irina N. Domanskaya, PhD (biology); researcher at the laboratory of applied biophysics and biochemistry.

domanin07@mail.ru

Lyubov V. Pashkevich, researcher at the laboratory of applied biophysics and biochemistry.

ljubi.k87@gmail.com

Irina A. Dremuk, PhD (biology); researcher at the laboratory of plant cell biophysics and biochemistry.

irinadremuk@yandex.by

Hanna V. Martysiuk, junior researcher at the laboratory of applied biophysics and biochemistry.

anya.mart@list.ru

Olga V. Molchan, PhD (biology), docent; head of the laboratory of water exchange and photosynthesis of plants.

olga_molchan@mail.ru

INFLUENCE OF LIGHT INTENSITY AND ITS SPECTRAL COMPOSITION ON PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF CUCUMBER *CUCUMIS SATIVUS* UNDER FUSARIUM WILT

L. F. KABASHNIKOVA^a, I. N. DOMANSKAYA^a, L. V. PASHKEVICH^a,
I. A. DREMUK^a, H. V. MARTYSIUK^a, O. V. MOLCHAN^b

^aInstitute of Biophysics and Cell Engineering, National Academy of Sciences of Belarus,
27 Akademichnaja Street, Minsk 220072, Belarus

^bV. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, National Academy of Sciences of Belarus,
27 Akademichnaja Street, Minsk 220072, Belarus

Corresponding author: L. F. Kabashnikova (kabashnikova@mail.ru)

The responses of cucumber chloroplasts of the Kustovoi variety formed under lighting of different intensity (6000 and 11 000 lx) or under LED lighting with a predominance of red light and far red light to infection with fungus *Fusarium oxysporum* were studied. The amount of chlorophylls and carotenoids in chloroplasts formed at low light increased in 72 h after infection, and at high light a significant increase in pigment catabolism was observed. Under fusarium wilt, the violaxanthin cycle was not involved in the conditions of the studied light range, and the photochemical activity of chloroplasts did not depend much on the level of illumination. The predominance of red light or far red light caused an increase in both chlorophylls and carotenoids content in terms of the dry mass of the leaf compared to their content in plants grown on white light. Infection on white light and red light caused an increase in the total content of chlorophylls and carotenoids, and a decrease in these parameters relative to healthy plants was noted on far red light. Fusarium wilt led to a decrease in photochemical activity and electron transport of photosystem I (by 20 %) in chloroplasts on red light and far red light. A decrease in the functional efficiency of photosystem II was also observed, most likely due to irreversible changes in pigment-protein complexes with two types of LED lighting. Various mechanisms of the response of cucumber chloroplasts to pathogen infection are discussed, depending on the light conditions of the formation of photosynthetic membranes.

Keywords: chlorophyll; carotenoids; photosystem I; photosystem II; light of different intensity; red light; far red light; *Cucumis sativus*; *Fusarium oxysporum* sp.

Введение

Свет является важным индуктором иммунитета растений. Он действует как центральный сигнал окружающей среды, запускающий различные адаптивные и фотоморфогенные реакции в органах растений [1]. У растений развилось несколько фоторецепторов, которые воспринимают изменения интенсивности, направления, длины волны света, а также его суточной и сезонной ритмичности. Среди них наиболее подробно охарактеризованы фитохромы – фоторецепторы, поглощающие красный свет (КС) и дальний красный свет (ДКС) [2]. В настоящее время считается, что свет тесно связан с реакцией растений на абиотические и биотические факторы за счет общих сигнальных каскадов [3]. По этой причине важной задачей представляется выяснение механизмов влияния света на адаптацию хлоропластов при патологическом процессе. Лучше всего охарактеризованы сигнальные пути, которые опосредуют реакцию растений на свет и температуру. Фоторецептор фитохром *B* действует как термодатчик в процессе термоморфогенеза растений, определенного набора событий морфогенеза и изменения структуры, происходящих при высокой температуре окружающей среды [4].

Патогены представляют собой разрушительную угрозу для выживания и размножения растений. В процессе эволюции у растений выработались универсальные защитные механизмы, позволяющие справляться с этими биотическими стрессорами [5]. У различных видов растений было идентифицировано множество генов и сигнальных молекул, индуцируемых патогенами и травоядными насекомыми. Наиболее хорошо изученными являются два стрессовых фитогормона – салициловая кислота (СК) и жасмоновая кислота (ЖК). Примечательно, что на пути индукции защитных реакций растений сильно влияют свет и температура. Координированная связь между защитой растений и световыми циклами широко изучалась в последние годы [6; 7]. Показано, что период возникновения и развития защитных реакций изменяется в зависимости от интенсивности и длины волны света, а также переходов свет – темнота [8; 9]. Световая регуляция защиты растений иллюстрируется двумя основными аспектами:

- синхронизацией атак патогенов со световыми циклами (так как поведенческие и физиологические паттерны вредителей и патогенов синхронизированы с дневными циклами света, растения способны предсказывать возникновение их атак);

• компромиссом между ростом и защитой [10] (поскольку защитные реакции требуют затрат метаболических ресурсов и энергии, растения имеют весьма ограниченные возможности для их реализации, следовательно, чрезмерное выделение метаболитов и энергии для защитных реакций может привести к замедлению роста, поэтому предполагается, что растения должны точно отслеживать информацию об окружающем освещении, чтобы оптимизировать затраты на энергообеспечение [3]).

Недавние исследования показали, что световые сигналы играют важную роль в модуляции защитных реакций [7; 8]. В условиях низкого отношения КС/ДКС содержание ЖК уменьшается, и растения проявляют низкую чувствительность к обработке СК или ЖК при индукции защитных реакций [9]. Соответственно, мутанты с дефицитом фитохрома *B*, имеющие конститутивный фенотип избегания тени, проявляют гиперчувствительность к патогенам [9]. В то же время в условиях темноты биосинтез СК и чувствительность растений снижаются, а защитные реакции нарушаются [6; 8]. Двойные мутанты по фитохрому *A* и фитохрому *B* также демонстрируют значительное снижение чувствительности к СК и системной приобретенной резистентности. Это указывает на то, что опосредованная фитохромом передача световых сигналов важна для СК-ассоциированных защитных реакций. Напротив, в условиях высокого отношения КС/ДКС световая стабилизация FHY3 и FAR1 – двух гомологичных транскрипционных факторов, важных для передачи сигналов фитохрома *A*, – негативно влияет на биосинтез и передачу сигналов СК [7]. Вполне вероятно, что опосредованная фитохромом *A* световая регуляция биосинтеза и передачи сигналов СК способствует точной настройке защитных реакций, связанных с СК-регуляцией.

Более того, показано, что фитохром *B* регулирует биосинтез ЖК и чувствительность к ней растений в зависимости от соотношения КС и ДКС [11; 12]. В условиях низкого отношения КС/ДКС экспрессия гена *sulfotransferase 2A* (*ST2A*), который участвует в метаболизме ЖК, повышается зависимым от фитохрома *B* образом [12]. Индукция гена *ST2A* связана с уменьшением накопления ЖК. Между тем низкое отношение КС/ДКС и мутация фитохрома *B* вызывают быструю деградацию белков, хорошо известных как репрессоры функции ЖК [13; 14]. Очевидно, что фитохром *A* и фитохром *B* имеют решающее значение для усиления защитных реакций при патогенезе.

Влияние света на иммунитет растений при атаке разных типов патогенов (грибов, бактерий, вирусов) изучалось длительное время, но чаще в темноте [10], чем на свету. Эти исследования выполнялись в основном на мутантах арабидопсиса и очень редко на овощных культурах. В частности, проведенные на томатах исследования показали, что в условиях низкого отношения КС/ДКС мутант *phyB1phyB2*, избегающий тени, характеризуется повышенной чувствительностью к растительоядным насекомым, таким как трипсы и гусеницы *Spodoptera eridania* [15]. Кроме того, обнаружено, что у томатов снижается устойчивость к грибковому патогену *Botrytis cinerea*, когда фитохром *B* генетически или физиологически инактивирован [16]. Как и у арабидопсиса [12], этот эффект инактивации фитохрома *B*, по крайней мере, частично зависит от ЖК. Установлено, что у томатов ингибирование ответа с участием ЖК при низком отношении КС/ДКС приводит к повышению содержания растворимых сахаров в листьях, что, вероятно, способствует росту грибов и повышению их патогенности [16].

Во многих регионах мира овощные культуры, включая огурец, выращиваются в теплицах или других защищенных помещениях, при этом предпочтение обычно отдается светодиодной технологии, которая обеспечивает улучшенную энергоэффективность освещения, а также контроль над спектральным составом света. В связи с этим крайне важно подобрать оптимальное соотношение источников света разного диапазона излучения. Известно, что выращивание на КС стимулирует прибавку сухой массы, разрастание корней и стеблей и другие процессы [17], увеличивает содержание хлорофиллов (Хл), повышает эффективность функционирования фотосистемы II (ФС II) у *Arabidopsis thaliana* [18]. Установлено, что ДКС и соотношение КС и ДКС имеют важное значение для большинства фоторецепторных процессов, к числу которых принадлежит формирование фотосинтетического аппарата. Показано, что добавление синего света (СС) положительно влияет на развитие растений, а применение в светокультуре КС и СС усиливает синергетический эффект, при этом оптимальное соотношение КС, ДКС и СС для каждой культуры индивидуально [19].

Таким образом, цель данной работы – изучение влияния интенсивности и спектрального состава освещения на пигментный фонд и структурно-функциональное состояние фотосинтетических мембран растений огурца в условиях патогенного заражения *Fusarium oxysporum* sp. (*F. ox.*).

Материалы и методы исследования

Выращивание растений. В работе использовали зеленые растения огурца сорта Кустовой белорусской селекции, которые на протяжении 40 сут выращивали в климатокамере под натриевыми лампами (тип ЖКУ 28-400-001 ХХЛ1, напряжение 220 В, мощность 400 Вт, степень защиты IP23/IP53) при разной освещенности (6000 и 11 000 лк, это соответствует 180 и 330 мкмоль квантов на 1 м² за 1 с) с фотопериодом

14 ч света и 10 ч темноты при температуре 24 °С в грунте на основе торфа «Универсальный» (*Terra Vita*, Россия). Затем часть растений обрабатывали суспензией спор гриба *F. ox.* (10^{-6} спор на 1 мл) из расчета 5 мл на растение. Гриб *F. ox.* предварительно выращивали на картофельно-глюкозном агаре в течение 2 недель. Анализ проводили через 72 ч после инокуляции патогеном. Контролем служили растения, обработанные дистиллированной водой.

Другая серия опытов была посвящена изучению влияния LED-освещения разного спектрального состава на пигментный фонд и структурно-функциональное состояние фотосистемы I (ФС I) и ФС II хлоропластов огурца сорта Кустовой в условиях заражения грибом *F. ox.* Растения выращивали под белым светом (БС) люминесцентных ламп (вариант «БС») при температуре 22–23 °С и влажности 65 % в режиме 14 ч света (интенсивность 100 мкмоль квантов на 1 м² за 1 с) и 10 ч темноты до появления зачатка первого листа (10 сут). Затем растения переносили на LED-освещение (вариант «КС» получен при сочетанном освещении источниками света КС4 и КДК2, а вариант «ДКС» – при сочетанном освещении источниками света КС4 и КДК5). При этом в спектральном составе LED-освещения, включающем все диапазоны физиологически активной радиации (от 400 до 800 нм), варьировали соотношение уровней плотности потока фотонов (табл. 1).

Таблица 1

Распределение физиологически значимых
спектральных диапазонов у LED-излучателей КС и ДКС

Table 1

Distribution of physiologically significant
spectral ranges in the red light and far red light LED emitters

Диапазон, нм	Распределение, %	
	Излучатели КС	Излучатели ДКС
400–499	13,86	14,64
500–599	16,26	4,55
600–699	58,19	56,91
700–800	11,69	23,90
Всего	100,0	100,0

Вариант «КС», отличающийся повышенной долей КС, имеет индексы КС/ДКС = 5,0 и КС/СС = 4,0. Вариант «ДКС» характеризуется повышенной долей ДКС (КС/ДКС = 2,0) при сохранении на постоянном уровне фотосинтетически активной радиации (КС/СС = 4,0). В таких условиях LED-освещения растения огурца дорастивали до полного развития первого и второго листа (25 сут). Интенсивность света составляла 100 мкмоль квантов на 1 м² за 1 с для всех вариантов освещения. Обработку суспензией спор гриба *F. ox.* осуществляли по приведенной выше схеме и анализировали пробы через 72 ч после заражения.

Определение содержания Хл и каротиноидов (Кар). Качественную и количественную оценку содержания Хл и Кар в образцах проводили с помощью хроматографа высокого давления LC-20 Prominence (*Shimadzu*, Япония) с хроматографической колонкой Nucleodur C18 Gravity (размер частиц 3 мкм, длина 15 см) (*Macherey-Nagel*, Германия) [20]. Пигменты экстрагировали 100 % ацетоном. Разделение пигментов в колонке производили с использованием раствора А (90,0 % ацетонитрила, 9,9 % фильтрованной H₂O, 0,1 % триэтиламина) и раствора В (100 % этилацетат) по программе со скоростью потока 0,5 мл/мин. Для визуализации профиля хроматограммы выделяли спектр поглощения при 440 нм для каждого пигмента. Содержание пигментов определяли спектрофотометрическим методом, применяя детектор с диодной матрицей SPD-M20A Prominence (*Shimadzu*). Площади пиков хроматограммы использовали для количественного определения Хл и Кар. Одновременно проводили экстракцию фотосинтетических пигментов ацетоном по методу Шлыка [21] и рассчитывали их количество на сырую массу листа.

Фотохимическая активность ФС I и ФС II. Флуоресценцию Хл *a* регистрировали на флуориметре Dual-PAM-100 (*Heinz Walz*, Германия) по методикам, изложенным в работах [22; 23]. После затемнения листьев возбуждали фоновую флуоресценцию Хл (F_0) измерительным светом низкой интенсивности (0,04 мкмоль квантов на 1 м² за 1 с, 460 нм), модулированным с частотой 20 Гц. При включении актиничного света (125 мкмоль квантов на 1 м² за 1 с, 635 нм) интенсивность флуоресценции достигала максимальной величины (F_m), затем снижалась за счет дезактивации по фотохимическому и диссипационному пути. Применение вспышки насыщающего света (10 000 мкмоль квантов на 1 м² за 1 с, 635 нм) приводило к увеличению интенсивности флуоресценции с величины F_0 до величины F'_m . После вспышки насыщающего

света выключается актиничный свет и включается источник ДКС, возбуждающий только ФС I. При этом пул переносчиков электронов быстро и полностью окисляется. Величина флуоресценции достигает значения F_0' . По полученным значениям F_0 , F_0' , F_m , F_m' и F_v ($F_v = F_m - F_0$) рассчитывали максимальный (потенциальный) квантовый выход фотохимических реакций ФС II (F_v/F_m), эффективный квантовый выход ФС II ($Y(II)$) квантовые выходы нерегулируемого ($Y(NO)$) и регулируемого ($Y(NPQ)$) нефотохимического тушения флуоресценции Хл, коэффициенты нефотохимического тушения флуоресценции Хл (qN и NPQ), коэффициент фотохимического тушения флуоресценции Хл (qP), долю открытых реакционных центров (qL), а также эффективность функционирования электронтранспортной цепи, или скорость транспорта электронов ($ETR(II)$), согласно работе [24].

Измерения фотохимической активности ФС I проводили на том же приборе с двухволновым (830 и 875 нм) модулем регистрации флуоресценции пигмента P700 по представленной в работах [24; 25] методике. Рассчитывали параметры фотохимической активности ФС I: эффективность функционирования электронтранспортной цепи, или скорость транспорта электронов ($ETR(I)$), максимальную флуоресценцию пигмента P700 (P_m), эффективный квантовый выход ФС I ($Y(I)$) и параметры квантовых выходов нефотохимического тушения флуоресценции Хл ($Y(ND)$ и $Y(NA)$), характеризующие донорные ($Y(ND)$) и акцепторные ($Y(NA)$) свойства пигмента P700.

Статистическая обработка данных. Все исследования проводили в 3–5-кратной биологической повторности. Достоверность различий средних значений определяли с использованием компьютерных программ *Statistica* (версия 10.0) (*StatSoft*) и *Excel 2010* (*Microsoft*). Статистически достоверными считались различия между показателями при $p \leq 0,05$ (в таблицах и на графиках отмечены звездочкой).

Результаты и их обсуждение

Изучено действие света разной интенсивности (6000 и 11 000 лк) на фотосинтетическую активность листьев растений огурца, инфицированных патогенным грибом *F. ox*. Установлено, что в здоровых листовых тканях, сформированных в условиях повышенной освещенности (11 000 лк), содержание фотосинтетических пигментов в пересчете на сырую массу листа было снижено по сравнению с таковым в растениях, выращенных при пониженной освещенности (6000 лк), на 20 % (для Хл *a* и Кар), 25 % (для Хл *b*) и 24 % (для Хл *a* + Хл *b*) (данные по ацетоновой экстракции пигментов). Поскольку соотношение пигментов при этом не менялось, причину различий следует искать в разном содержании хлорофиллоносных тканей. От интенсивности освещения зависело и влияние фузариоза на содержание фотосинтетических пигментов. На низкоинтенсивном свете заражение грибом стимулировало рост количества фотосинтетических пигментов на 12–15 % по сравнению с контролем при постоянном отношении Хл *a* / Хл *b*, а также (Хл *a* + Хл *b*) / Кар. Заражение на высокоинтенсивном свете приводило к снижению содержания Хл *a*, Хл *b* и Кар на 19–21 % по отношению к их уровню в контрольных растениях, выращенных при освещенности 11 000 лк.

Хроматографическое разделение ацетоновых экстрактов из листьев растений огурца позволило выявить восемь пиков, принадлежащих фотосинтетическим пигментам, с практически одинаковым временем выхода каждого из них во всех образцах. Отмечены лишь количественные различия, характеризующиеся разной высотой пиков и разными площадями, занимаемыми каждым из пиков во всех вариантах. Ксантофилловые пигменты идентифицировали по времени выхода и спектрам поглощения пиков, а затем сравнивали с литературными данными. В результате в экстрактах из листьев растений огурца было зафиксировано присутствие ксантофиллов (неоксантина, виолаксантина, антероксантина, лютеина, изомера зеаксантина), фотосинтетических пигментов Хл *a* и Хл *b*, а также β -каротина (рис. 1, *a*, *б*). Сравнительный анализ хроматограмм здоровых листьев растений, выращенных при освещенности 6000 и 11 000 лк, показал, что при более высокой интенсивности света общая площадь пиков, предположительно принадлежащих пигменту зеаксантину, в 3 раза больше, чем при низкой интенсивности света. Различия в содержании ксантофиллов воспроизводились во всех опытах, что говорит о наличии определенных тенденций изменения содержания зеаксантина при увеличении интенсивности света, ранее описанных в литературе [26]. Известно, что ксантофилловый, или виолаксантиновый, цикл является одним из наиболее важных фотозащитных механизмов у высших растений [27]. При высокоинтенсивном освещении результатом активной работы электронтранспортной цепи фотосинтеза становится активация фермента виолаксантин деэпоксидазы. Происходит восстановление эпоксидных групп виолаксантина (через образование антероксантина) до зеаксантина, который и выполняет фотопротекторную функцию [27; 28]. В проведенных экспериментах тенденция к увеличению содержания зеаксантина отмечена только для здоровых растений, выращенных на свете высокой интенсивности, а при заражении грибом виолаксантиновый цикл не был задействован в защитных реакциях в условиях использованного диапазона интенсивности БС.

Результаты экспериментов с применением метода ВЭЖХ очень четко продемонстрировали зависимость влияния фузариозного заражения на содержание фотосинтетических пигментов от интенсивности освещения. В инфицированных растениях, выращенных при освещенности 6000 лк, содержание Хл *a*, Хл *b* и их суммы возрастало. При заражении в условиях более высокой интенсивности света было заметно ингибирующее действие патогена на содержание всех фотосинтетических пигментов (см. рис. 1, *a*, *б*).

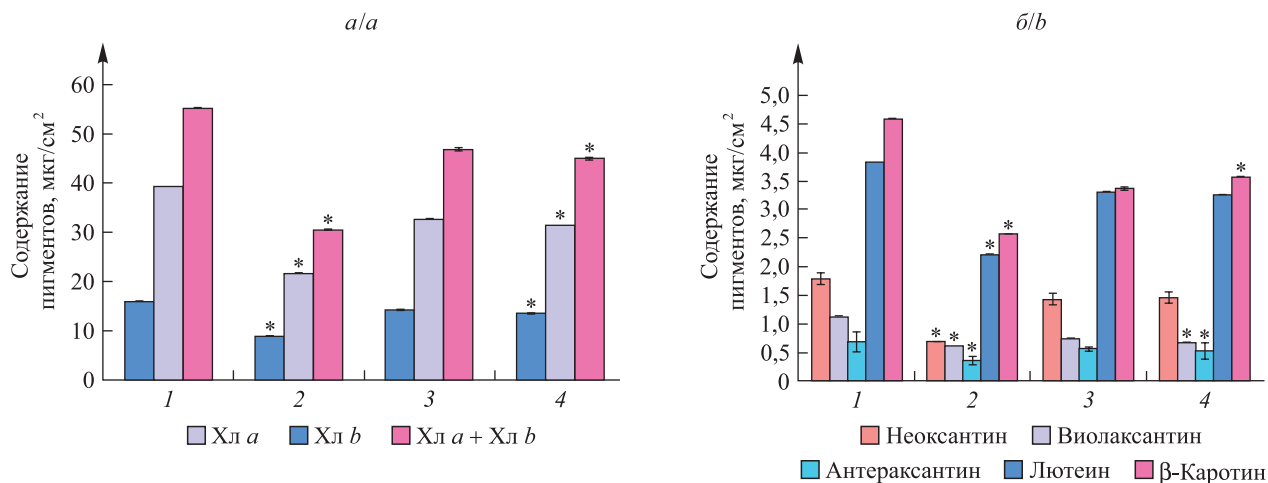


Рис. 1. Влияние интенсивности освещения и инфицирования грибом *F. ox.* на содержание Хл (*a*) и Кар (*б*) в листьях растений огурца: 1 – здоровые растения, выращенные при освещенности 11 000 лк; 2 – инфицированные растения, выращенные при освещенности 11 000 лк; 3 – здоровые растения, выращенные при освещенности 6000 лк; 4 – инфицированные растения, выращенные при освещенности 6000 лк (звездочкой отмечены достоверные различия по сравнению с соответствующим контролем ($p \leq 0,05$))

Fig. 1. Effects of light intensity and infection with fungus *Fysarium oxysporum* (*F. ox.*) on content of chlorophylls (*a*) and carotenoids (*b*) in cucumber leaves:

1 – healthy plants grown in light 11 000 lx; 2 – infected plants grown in light 11 000 lx;

3 – healthy plants grown in light 6000 lx; 4 – infected plants grown in light 6000 lx

(asterisk marked the significant differences compared with the corresponding control ($p \leq 0.05$))

Показано, что условия освещения не влияют на потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС II (F_v/F_m) и нефотохимическое тушение флуоресценции Хл (qN) в листьях растений огурца (табл. 2). Однако более низкая интенсивность света приводит к падению скорости транспорта электронов ($ETR(II)$) и стимулирует восстановление акцептора электронов Q_A , на что указывает снижение коэффициента фотохимического тушения флуоресценции Хл (qP).

Таблица 2

Параметры РАМ-флуориметрии в листьях здоровых и инфицированных грибом *F. ox.* растений огурца, выращенных при разной интенсивности света

Table 2

Parameters of PAM fluorimetry in the leaves of healthy and infected with the fungus *F. ox.* cucumber plants grown at different light intensity

Параметры	Освещенность 6000 лк			Освещенность 11 000 лк		
	Контроль	<i>F. ox.</i>	Процент к контролю	Контроль	<i>F. ox.</i>	Процент к контролю
F_v/F_m	0,734 ± 0,011	0,747 ± 0,022	101,8	0,739 ± 0,014	0,753 ± 0,025	102,0
ETR(II)	13,900 ± 0,280	12,200 ± 0,240*	87,7	15,700 ± 0,320	14,400 ± 0,350	91,7
Y(II)	0,252 ± 0,005	0,258 ± 0,008	102,3	0,289 ± 0,004	0,262 ± 0,007	90,6
qP	0,388 ± 0,009	0,370 ± 0,013	95,4	0,444 ± 0,012	0,396 ± 0,011*	89,2
qN	0,431 ± 0,015	0,476 ± 0,007	110,4	0,423 ± 0,011	0,479 ± 0,010*	113,2
qL	0,181 ± 0,009	0,148 ± 0,008	81,8	0,221 ± 0,006	0,170 ± 0,009*	76,9

* Достоверные различия по сравнению с соответствующим контролем ($p \leq 0,05$).

Инфицирование растений огурца грибом *F. ox.* в условиях повышенной освещенности (11 000 лк) не оказывало влияния на потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС II (F_v/F_m). Но при этом наблюдалось ингибирующее действие грибного заражения на скорость транспорта электронов (ETR(II)) и коэффициент фотохимического тушения флуоресценции Хл (qP) в листьях растений огурца, выращенных при повышенной освещенности. Схожая тенденция изменения основных характеристик индукции флуоресценции ФС II в хлоропластах растений огурца при инфицировании грибом *F. ox.* отмечена и для образцов, выращенных при более низкой освещенности (6000 лк). Таким образом, в зараженных растениях огурца фотохимическая активность ФС II снижалась незначительно (независимо от уровня освещенности и содержания фотосинтетических пигментов).

Следующая серия экспериментов была проведена на растениях огурца, сформированных при LED-освещении различного спектрального состава (БС, КС и ДКС), а затем инфицированных грибом *F. ox.* Установлено, что в здоровых листьях при освещении КС и ДКС содержание Хл и Кар в пересчете на сухую массу листа было увеличено (на 15 и 60 % соответственно) по сравнению с их содержанием в растениях, выращенных на БС. Влияние грибного заражения в условиях БС выразилось в увеличении общего содержания Хл (Хл a + Хл b), фракции Хл a и отношения Хл a / Хл b на 14–16 % по сравнению с аналогичными показателями для необработанных листьев (рис. 2). На КС заражение грибом стимулировало накопление всех фракций фотосинтетических пигментов (количество Хл a выросло на 18 %, Хл b – на 12 %, Кар – на 16 %) по сравнению с контролем при постоянном отношении Хл a / Хл b и (Хл a + Хл b) / Кар. Заражение на ДКС приводило к снижению содержания хлорофилльных пигментов, их фракций и Кар на 22–25 % по отношению к уровню здоровых растений.

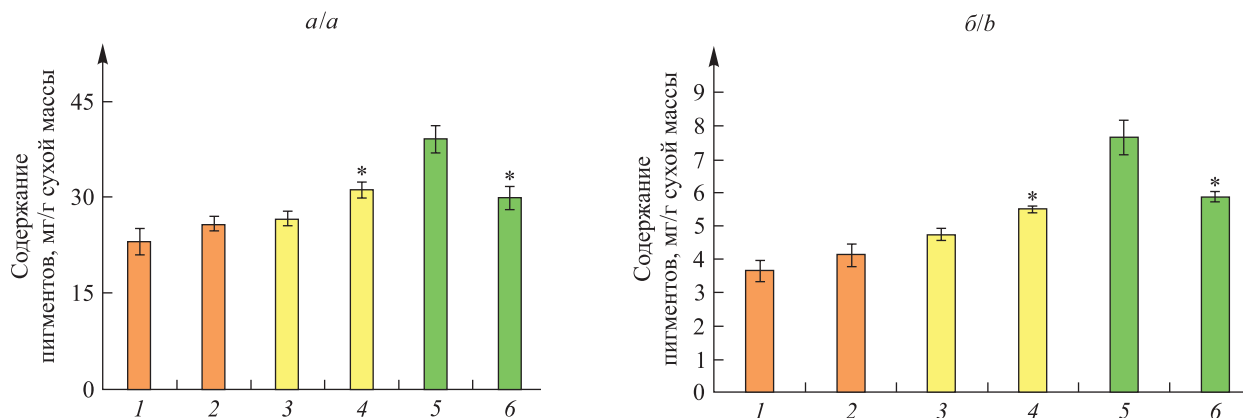


Рис. 2. Изменение общего содержания Хл (a) и Кар (b) в листьях здоровых и зараженных грибом *F. ox.* растений огурца, выращенных на свету разного спектрального состава: 1 – БС (контроль); 2 – БС + *F. ox.*; 3 – КС (контроль); 4 – КС + *F. ox.*; 5 – ДКС (контроль); 6 – ДКС + *F. ox.* (звездочкой отмечены достоверные различия по сравнению с соответствующим контролем ($p \leq 0,05$))

Fig. 2. Changes in the total content of chlorophylls (a) and carotenoids (b) in the leaves of healthy and infected with the fungus *F. ox.* cucumber plants which grown under different light spectra:

1 – white light (control); 2 – white light + *F. ox.*; 3 – red light (control); 4 – red light + *F. ox.*; 5 – far red light (control); 6 – far red light + *F. ox.*

(asterisk marked the significant differences compared with the corresponding control ($p \leq 0.05$))

Методом РАМ-флуориметрии в здоровых листьях растений огурца установлено значительное увеличение скорости транспорта электронов в ФС II (ETR(II)) при LED-освещении (на 85 % при выращивании на КС и на 45 % при выращивании на ДКС) по сравнению с ETR(II) на БС (рис. 3, a). Для ФС I этот параметр достоверно увеличивался только у растений, выращенных на КС (на 47 %) (рис. 3, b), а при выращивании на ДКС он практически не отличался от ETR(II) на БС. Зарегистрировано существенное увеличение коэффициента фотохимического тушения флуоресценции Хл (qP) ФС II (на 74 % при выращивании на КС и на 46 % при выращивании на ДКС) по сравнению с qP на БС (табл. 3), что свидетельствует об усилении активности ФС II не только за счет функционирования электронтранспортной цепи, но и за счет улучшения светосбора. Показатели потенциального квантового выхода фотохимических реакций ФС II (F_v/F_m) в контрольных растениях, выращенных на БС, КС и ДКС, существенно не отличались (см. табл. 3).

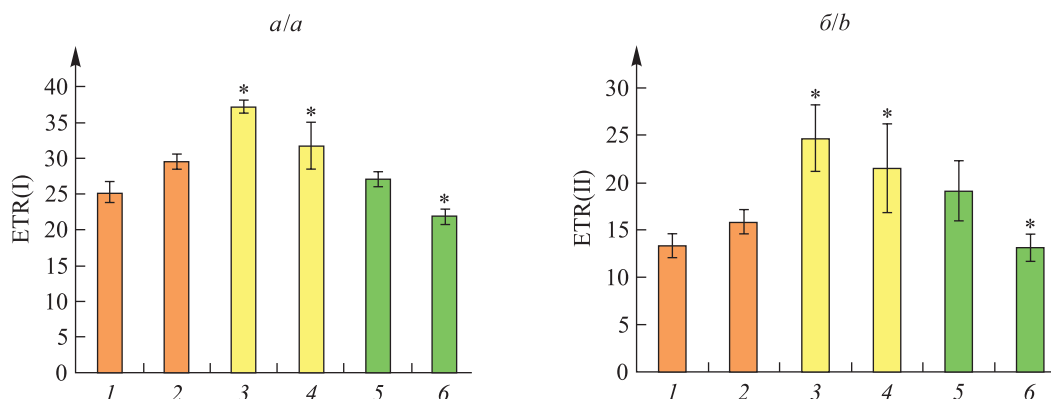


Рис. 3. Эффективность функционирования электронтранспортной цепи ФС I (а) и ФС II (б) в листьях растений огурца, выращенных на свету разного спектрального состава, до и после инфицирования грибом *F. ox.*

Fig. 3. The efficiency of functioning of the electron transport chain of photosystem I (a) and photosystem II (b) in cucumber leaves which grown under different light spectra, before and after infection with fungus *F. ox.*

Таблица 3

Абсолютные и относительные значения параметров ПАМ-флуориметрии ФС II в листьях растений огурца, выращенных на БС, КС и ДКС, до и после инфицирования грибом *F. ox.*

Table 3

Absolute and relative values of PAM fluorimetry parameters of photosystem II in cucumber leaves grown on white light, red light and far red light before and after infection with fungus *F. ox.*

Параметры	Вариант эксперимента					
	БС (контроль)	БС + <i>F. ox.</i>	КС (контроль)	КС + <i>F. ox.</i>	ДКС (контроль)	ДКС + <i>F. ox.</i>
F_m	$4,687 \pm 0,031$ 100,0**	$4,098 \pm 0,001^*$ 87,4**	$5,436 \pm 0,241$ 100,0**	$5,277 \pm 0,249$ 97,1**	$5,127 \pm 0,323$ 100,0**	$5,346 \pm 0,100$ 104,3**
F_v/F_m	$0,775 \pm 0,009$ 100,0**	$0,783 \pm 0,003$ 101,0**	$0,802 \pm 0,006$ 100,0**	$0,797 \pm 0,005$ 99,3**	$0,793 \pm 0,007$ 100,0**	$0,788 \pm 0,001$ 99,4**
ETR(II)	$13,300 \pm 1,270$ 100,0**	$15,870 \pm 1,287$ 119,3**	$24,720 \pm 3,530$ 100,0**	$21,520 \pm 4,670^*$ 87,1**	$19,120 \pm 3,140$ 100,0**	$13,150 \pm 1,410^*$ 68,8**
$Y(II)$	$0,242 \pm 0,023$ 100,0**	$0,288 \pm 0,023$ 119,0**	$0,450 \pm 0,064$ 100,0**	$0,392 \pm 0,085^*$ 87,1**	$0,348 \pm 0,057$ 100,0**	$0,239 \pm 0,026^*$ 68,6**
$Y(NO)$	$0,530 \pm 0,003$ 100,0**	$0,484 \pm 0,011$ 91,3**	$0,415 \pm 0,040$ 100,0**	$0,405 \pm 0,054$ 97,6**	$0,383 \pm 0,042$ 100,0**	$0,442 \pm 0,020$ 115,4**
$Y(NPQ)$	$0,228 \pm 0,020$ 100,0**	$0,228 \pm 0,012$ 100,0**	$0,136 \pm 0,024$ 100,0**	$0,204 \pm 0,030$ 150,0**	$0,269 \pm 0,020$ 100,0**	$0,319 \pm 0,006$ 118,6**
NPQ	$0,431 \pm 0,036$ 100,0**	$0,470 \pm 0,014$ 109,0**	$0,320 \pm 0,028$ 100,0**	$0,500 \pm 0,008$ 156,2**	$0,701 \pm 0,045$ 100,0**	$0,734 \pm 0,016$ 104,7**
qP	$0,341 \pm 0,025$ 100,0**	$0,406 \pm 0,030$ 119,6**	$0,593 \pm 0,076$ 100,0**	$0,538 \pm 0,112$ 90,7**	$0,499 \pm 0,078$ 100,0**	$0,350 \pm 0,039^*$ 70,1**
qN	$0,361 \pm 0,023$ 100,0**	$0,383 \pm 0,008$ 106,1**	$0,287 \pm 0,020$ 100,0**	$0,395 \pm 0,005$ 137,6**	$0,487 \pm 0,020$ 100,0**	$0,499 \pm 0,006$ 102,5**
qL	$0,131 \pm 0,007$ 100,0**	$0,166 \pm 0,014$ 126,7**	$0,280 \pm 0,055$ 100,0**	$0,274 \pm 0,083$ 97,9**	$0,243 \pm 0,052$ 100,0**	$0,152 \pm 0,021^*$ 62,6**

* Достоверные различия по сравнению с соответствующим контролем ($p \leq 0,05$).

** Относительные значения параметров в процентах.

Заражение грибом *F. ox.* приводит к снижению как эффективного квантового выхода фотохимических реакций ФС II ($Y(II)$), так и скорости транспорта электронов (ETR(II)) в листьях растений, выращенных на КС и ДКС, на 13 и 30 % соответственно по отношению к показателям у здоровых растений (см. табл. 3). В литературе уменьшение эффективного квантового выхода фотохимических реакций ФС II, а также скорости транспорта электронов в ФС II связывают с увеличением Q_B -невосстанавливающих реакционных центров ФС II [29]. Особенно четко снижение эффективности функционирования ФС II видно при анализе световых кривых, демонстрирующих зависимость ETR(II) от интенсивности актиничного света (фотосинтетически активного излучения (PAR)) (рис. 4). Так, при низкой интенсивности актиничного света уменьшение ETR(II) для листьев, выросших на КС, после грибного заражения составляет 7–9 %, а при высокой интенсивности достигает 15 %. При выращивании растений огурца на ДКС описанные различия становятся еще больше: в случае фотосинтетически активного излучения 11 мкмоль квантов на 1 м² за 1 с снижение скорости транспорта электронов в ФС II при фузариозе составляет 5–6 %, а в случае фотосинтетически активного излучения 221 мкмоль квантов на 1 м² за 1 с достигает 27 % (см. рис. 4). Возможной причиной снижения скорости транспорта электронов и эффективного квантового выхода фотохимических реакций ФС II под действием гриба *F. ox.* на КС и ДКС могут быть изменения, происходящие в белковых комплексах реакционного центра ФС II, так как параметры ETR(II) и $Y(II)$ не связаны с активацией дополнительных диссипационных механизмов. Косвенным доказательством высказанного предположения является то обстоятельство, что в данных опытах показатели тушения флуоресценции qP и qN и квантовые выходы нерегулируемой ($Y(NO)$) диссипации энергии в ФС II изменялись незначительно.

Фотосинтетический аппарат растений, воспринимая изменения интенсивности и спектрального состава света через свои пигменты (Хл и Кар), может выступать в качестве сайта, где запускается такой сигнальный механизм, как фотосинтетическая адаптация к условиям освещения [30], включающая нефотохимическое тушение флуоресценции Хл. Механизм нефотохимического тушения флуоресценции Хл является наиболее быстрым ответом, позволяющим минимизировать генерацию активных форм кислорода при избытке световой энергии.

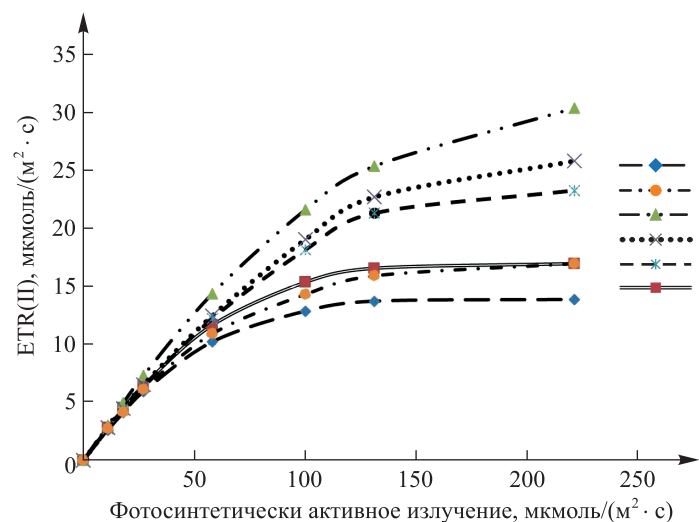


Рис. 4. Зависимость эффективности переноса электронов в ФС II от интенсивности актиничного света в листьях растений огурца, выращенных на БС, КС и ДКС, до и после инфицирования грибом *F. ox.*: 1 – БС (контроль); 2 – БС + *F. ox.*; 3 – КС (контроль); 4 – КС + *F. ox.*; 5 – ДКС (контроль); 6 – ДКС + *F. ox.*

Fig. 4. The dependence of the electron transfer efficiency in photosystem II on the intensity of actinic light for cucumber leaves grown on white light, red light and far red light before and after infection with fungus *F. ox.*: 1 – white light (control); 2 – white light + *F. ox.*; 3 – red light (control); 4 – red light + *F. ox.*; 5 – far red light (control); 6 – far red light + *F. ox.*

С нефотохимическим тушением флуоресценции Хл связаны четыре параметра индукции флуоресценции Хл – qN , NPQ, $Y(NPQ)$ и $Y(NO)$. Для того чтобы определить вклады в утилизацию световой энергии регулируемого нефотохимического тушения флуоресценции Хл, характеризующего адаптацию фотосинтетического аппарата к избыточному количеству энергии, и нерегулируемого нефотохимического тушения флуоресценции Хл, связанного с неадаптационной диссипацией световой энергии, были рассчитаны соответствующие квантовые выходы $Y(NPQ)$ и $Y(NO)$. Обращает на себя внимание

значительный рост (на 40–56 %) трех из четырех параметров нефотохимического тушения флуоресценции Хл (qN , NPQ, $Y(NPQ)$) относительно контрольных значений в листьях растений огурца, выращенных на КС, после заражения грибом *F. ox.* (см. табл. 3).

Описанное выше снижение активности ФС II (параметров ETR(II) и $Y(II)$) после фузариозной инвазии, учитывая большие значения показателя нефотохимического тушения флуоресценции Хл в условиях LED-освещения с преобладанием КС, может быть связано со стрессовым воздействием. Значения квантовых выходов регулируемого и нерегулируемого нефотохимического тушения флуоресценции Хл позволяют утверждать, что избыточная световая энергия эффективно утилизируется адаптационным механизмом нефотохимического тушения флуоресценции Хл в варианте «КС + *F. ox.*», в то время как в вариантах «БС + *F. ox.*» и «ДКС + *F. ox.*» данный механизм оказывается недостаточно эффективным.

Измерение поглощения пигмента Р700 с помощью метода импульсно-модулированной флуоресцентной спектроскопии дает сходную информацию о ФС I (состояние донорной и акцепторной сторон, квантовые выходы и т. д.). Изменения по сравнению с контролем зарегистрированы для параметра P_m , характеризующего максимальную флуоресценцию пигмента Р700: в листьях растений огурца, выращенных на БС, после заражения патогеном он снизился на 20 % (табл. 4). Для растений огурца, выращенных на КС и ДКС, уровни максимальной флуоресценции пигмента Р700 в здоровых и инфицированных листьях не различались. Полученные результаты свидетельствуют о большей редукции комплексов ФС I по сравнению с редукцией комплексов ФС II под действием гриба *F. ox.* только в растениях, выращенных на БС [31].

Также выявлены различия в квантовых выходах нефотохимического тушения флуоресценции Хл ФС I в листьях растений огурца, выращенных на свету разного спектрального состава. Как известно, параметр $Y(ND)$ является мерой диссипации энергии на донорной, а параметр $Y(NA)$ – на акцепторной стороне ФС I [25]. Изучение квантовых выходов фотохимических реакций ФС I в инфицированных листьях показало уменьшение параметра $Y(NA)$ на акцепторной стороне ФС I растений, выращенных на ДКС (на 13 %) и соответствующее увеличение параметра $Y(ND)$, указывающего на более высокое редокс-состояние ФС I на донорной стороне (см. рис. 3, б). При выращивании на КС грибное заражение стимулировало фотохимические реакции ФС I как на донорной, так и на акцепторной стороне данной фотосистемы. При этом значения эффективного квантового выхода ($Y(I)$) и скорости транспорта электронов (ETR(I)) были снижены на 20 % как на КС, так и на ДКС. Увеличение параметра $Y(ND)$ свидетельствует о повреждении на участке ФС II для растений, выращенных на ДКС, а уменьшение параметра $Y(NA)$ может быть следствием активации цикла Кальвина в таких листьях растений огурца [24].

Таблица 4

Абсолютные и относительные значения параметров индукции флуоресценции Хл ФС I в листьях растений огурца, выращенных на БС, КС и ДКС, до и после инфицирования грибом *F. ox.*

Table 4

Absolute and relative values of parameters of fluorescence induction of chlorophyll of photosystem I in cucumber leaves grown on white light, red light and far red light before and after infection with fungus *F. ox.*

Параметры	Вариант эксперимента					
	БС (контроль)	БС + <i>F. ox.</i>	КС (контроль)	КС + <i>F. ox.</i>	ДКС (контроль)	ДКС + <i>F. ox.</i>
P_m	2,050 ± 0,080 100,0**	1,640 ± 0,010* 79,8**	1,790 ± 0,050 100,0**	1,870 ± 0,140 104,1**	1,500 ± 0,070 100,0**	1,500 ± 0,070 99,7**
ETR(I)	25,250 ± 1,450 100,0**	29,520 ± 1,050 116,9**	37,170 ± 0,920 100,0**	31,720 ± 3,260* 85,4**	27,000 ± 1,060 100,0**	21,800 ± 1,060* 80,7**
$Y(I)$	0,459 ± 0,026 100,0**	0,537 ± 0,019 116,9**	0,676 ± 0,017 100,0**	0,577 ± 0,060* 85,3**	0,491 ± 0,019 100,0**	0,397 ± 0,019* 80,8**
$Y(ND)$	0,358 ± 0,021 100,0**	0,285 ± 0,002* 79,6**	0,208 ± 0,017 100,0**	0,261 ± 0,011 125,5**	0,321 ± 0,022 100,0**	0,441 ± 0,053* 137,3**
$Y(NA)$	0,183 ± 0,006 100,0**	0,178 ± 0,018 97,2**	0,117 ± 0,002 100,0**	0,162 ± 0,050* 138,4**	0,188 ± 0,041 100,0**	0,163 ± 0,053 86,7**

* Достоверные различия по сравнению с соответствующим контролем ($p \leq 0,05$).

** Относительные значения параметров в процентах.

Таким образом, установлено, что инфицирование грибом *F. ox.* растений огурца, выращенных на БС, в течение 3 сут не вызывает значимых изменений параметров функционирования ФС II. При этом отмечена небольшая редукция комплексов ФС I. Значения параметров $Y(I)$ и $ETR(I)$ у таких растений были на 15 % выше, чем у здоровых растений.

Для растений, выращенных на КС и ДКС, грибное заражение приводило к снижению большинства параметров функционирования ФС I и ФС II. Интересно отметить уменьшение эффективного квантового выхода фотохимических реакций ФС II, скорости транспорта электронов в ФС II, а также доли открытых реакционных центров (qL), особенно в варианте «ДКС + *F. ox.*». Значения коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции Хл (qN) и квантового выхода регулируемой диссипации ($Y(NPQ)$) были увеличены почти в 1,5 раза.

Заключение

Проведенные исследования показали, что количество Хл и Кар в хлоропластах, сформированных при пониженной освещенности, возрастало через 72 ч после инфицирования грибом *F. ox.*, тогда как при повышенной освещенности наблюдалось существенное усиление катаболизма пигментов. При фузариозе в условиях изученного светового диапазона не был задействован виолаксантиновый цикл, а фотохимическая активность хлоропластов мало зависела от уровня освещенности. У здоровых растений, выращенных при LED-освещении с различным соотношением физиологически значимых диапазонов спектрального состава (КС и ДКС), отмечено повышение содержания Хл и Кар в пересчете на сухую массу листа по сравнению с таковым в растениях, выращенных на БС. Заражение на БС и КС вызывало увеличение общего содержания пигментов относительно их уровня в здоровых растениях, а заражение на ДКС приводило к сокращению пигментного фонда.

Анализ структурно-функционального состояния ФС I и ФС II у здоровых листьев растений огурца, выращенных при LED-освещении, показал повышение активности ФС I и ФС II по сравнению с их активностью у растений, выращенных на БС, особенно четко проявившееся на световых кривых. На КС более эффективно функционируют ФС I и ФС II, о чем свидетельствуют усиление транспорта электронов и улучшение эффективности светосбора. При выращивании на ДКС это характерно только для ФС II. Таким образом, на листьях растений огурца экспериментально подтверждено имеющееся в литературе мнение о том, что монохроматический свет (красный) усиливает защитные функции растений, возможно, через активацию путей передачи сигналов фитогормонов [32].

Установлено, что инфицирование грибом *F. ox.* растений огурца, выращенных на БС, не приводит к значимым изменениям параметров функционирования ФС II и вызывает лишь небольшую редукцию комплексов ФС I. Снижение активности ФС II (параметров $ETR(II)$ и $Y(II)$) после фузариозной инвазии может быть связано со стрессовым воздействием, которое проявляется в увеличении коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции Хл в условиях LED-освещения с преобладанием КС. При выращивании на КС гриб стимулировал фотохимические реакции ФС I как на донорной, так и на акцепторной стороне этой фотосистемы, а при выращивании на ДКС – только на донорной стороне. Абсолютные показатели транспорта электронов в ФС I и ФС II в вариантах «КС (контроль)» и «КС + *F. ox.*» достоверно выше, чем в вариантах «БС (контроль)» и «БС + *F. ox.*». Значения квантовых выходов регулируемого и нерегулируемого нефотохимического тушения флуоресценции Хл позволяют утверждать, что избыточная световая энергия эффективно утилизируется адаптационным механизмом нефотохимического тушения флуоресценции Хл в варианте «КС + *F. ox.*», в то время как в вариантах «БС + *F. ox.*» и «ДКС + *F. ox.*» данный механизм оказывается недостаточно эффективным. Фузариозное увядание приводит к снижению фотохимической активности ФС I и сопряженного с ней транспорта электронов (на 20 %) в хлоропластах растений, выращенных на КС и ДКС. Также отмечено снижение функциональной эффективности ФС II, скорее всего, за счет необратимых изменений пигмент-белковых комплексов при обоих видах LED-освещения. Таким образом, выявленные изменения фотохимической активности ФС I и ФС II наиболее ярко проявляются в инфицированных листьях растений огурца, выращенных на КС.

В целом полученные результаты свидетельствуют о различных механизмах формирования фотосинтетических мембран растений огурца, выращенных при разной интенсивности БС, а также при LED-освещении с разным соотношением физиологически значимых диапазонов спектрального состава (КС и ДКС). Используемое в работе LED-освещение с повышенной долей КС (КС/СС = 4,0, КС/ДКС = 5,0) положительно отразилось на функционировании обеих фотосистем и пигментном аппарате растений огурца. Последующее инфицирование грибным патогеном *F. ox.* приводит в основном к нарушению процессов формирования фотосинтетических мембран хлоропластов. Полученные результаты могут быть использованы для разработки методики повышения иммунитета растений огурца на основе световой регуляции защитных реакций в фотосинтезирующих тканях.

Библиографические ссылки

1. Arsovski AA, Galstyan A, Guseman JM, Nemhauser JL. Photomorphogenesis. *The Arabidopsis Book*. 2012;10:e0147. DOI: 10.1199/tab.0147.
2. Pham Vinh Ngoc, Xu Xiaosa, Huq Enamul. Molecular bases for the constitutive photomorphogenic phenotypes in *Arabidopsis*. *Development*. 2018;145(23):dev169870. DOI: 10.1242/dev.169870.
3. Huot B, Yao J, Montgomery BL, He SY. Growth-defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness. *Molecular Plant*. 2014;7(8):1267–1287. DOI: 10.1093/mp/ssu049.
4. Casal JJ, Balasubramanian S. Thermomorphogenesis. *Annual Review of Plant Biology*. 2019;70:321–346. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-095919.
5. Sowden RG, Watson SJ, Jarvis P. The role of chloroplasts in plant pathology. *Essays in Biochemistry*. 2018;62(1):21–39. DOI: 10.1042/EBC20170020.
6. Genoud T, Buchala AJ, Chua N-H, Métraux J-P. Phytochrome signalling modulates the SA-perceptive pathway in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 2002;31(1):87–95. DOI: 10.1046/j.1365-313x.2002.01338.x.
7. Wang Hai, Wu Guangxia, Zhao Binbin, Wang Baobao, Lang Zhihong, Zhang Chunyi, et al. Regulatory modules controlling early shade avoidance response in maize seedlings. *BMC Genomics*. 2016;17:269. DOI: 10.1186/s12864-016-2593-6.
8. Griebel T, Zeier J. Light regulation and daytime dependency of inducible plant defenses in *Arabidopsis*: phytochrome signaling controls systemic acquired resistance rather than local defense. *Plant Physiology*. 2008;147(2):790–801. DOI: 10.1104/pp.108.119503.
9. de Wit M, Spoel SH, Sanchez-Perez GF, Gommers CMM, Pieterse CMJ, Voesenek LACJ, et al. Perception of low red : far-red ratio compromises both salicylic acid- and jasmonic acid-dependent pathogen defences in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 2013;75(1):90–103. DOI: 10.1111/tpj.12203.
10. Ballaré CL. Light regulation of plant defense. *Annual Review of Plant Biology*. 2014;65:335–363. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050213-040145.
11. Cerrudo I, Caliri-Ortiz ME, Keller MM, Degano ME, Demkura PV, Ballaré CL. Exploring growth-defence trade-offs in *Arabidopsis*: phytochrome B inactivation requires JAZ10 to suppress plant immunity but not to trigger shade-avoidance responses. *Plant, Cell & Environment*. 2017;40(5):635–644. DOI: 10.1111/pce.12877.
12. Fernández-Milmanda GL, Crocco CD, Reichelt M, Mazza CA, Köllner TG, Zhang T, et al. A light-dependent molecular link between competition cues and defence responses in plants. *Nature Plants*. 2020;6(3):223–230. DOI: 10.1038/s41477-020-0604-8.
13. Roden LC, Ingle RA. Lights, rhythms, infection: the role of light and the circadian clock in determining the outcome of plant – pathogen interactions. *The Plant Cell*. 2009;21(9):2546–2552. DOI: 10.1105/tpc.109.069922.
14. Hou Xingliang, Lee Li Yen Candy, Xia Kuaifei, Yan Yuanyuan, Yu Hao. DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Developmental Cell*. 2010;19(6):884–894. DOI: 10.1016/j.devcel.2010.10.024.
15. Pierik R, Ballaré CL. Control of plant growth and defense by photoreceptors: from mechanisms to opportunities in agriculture. *Molecular Plant*. 2021;14(1):61–76. DOI: 10.1016/j.molp.2020.11.021.
16. Courbier S, Grevink S, Sluijs E, Bonhomme P-O, Kajala K, Van Wees SCM, et al. Far-red light promotes *Botrytis cinerea* disease development in tomato leaves via jasmonate-dependent modulation of soluble sugars. *Plant, Cell & Environment*. 2020;43(11):2769–2781. DOI: 10.1111/pce.13870.
17. Закурин АО, Щенникова АВ, Камионская АМ. Светокультура растениеводства защищенного грунта: фотосинтез, фотоморфогенез и перспективы применения светодиодов. *Физиология растений*. 2020;67(3):246–258. DOI: 10.31857/S0015330320030227.
18. Куделина ТН, Кривобок АС, Бибикина ТН, Молчан ОВ. Особенности фотоморфогенеза *Arabidopsis thaliana* в условиях LED-освещения различного спектрального состава. *Весті Національної академії наук України. Серія біологічних наук*. 2021;66(1):42–52. DOI: 10.29235/1029-8940-2021-66-1-42-52.
19. Naznin MT, Lefsrud M, Gravel V, Azad MOK. Blue light added with red LEDs enhance growth characteristics, pigments content, and antioxidant capacity in lettuce, spinach, kale, basil, and sweet pepper in a controlled environment. *Plants*. 2019;8(4):93. DOI: 10.3390/plants8040093.
20. Rodriguez-Amaya DB, Kimura M. *HarvestPlus handbook for carotenoid analysis*. Washington: HarvestPlus; 2004. 58 p. (HarvestPlus technical monograph; 2).
21. Шлык АА. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. В: Павлинова ОА, редактор. *Биохимические методы в физиологии растений*. Москва: Наука; 1971. с. 154–170.
22. Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1991;42:313–349. DOI: 10.1146/annurev.pp.42.060191.001525.
23. Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, Edwards GE. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*. 2004;79(2):209–218. DOI: 10.1023/B:PRES.0000015391.99477.0d.
24. Makarenko MS, Kozel NV, Usatov AV, Gorbachenko OF, Averina NG. A state of PSI and PSII photochemistry of sunflower yellow-green plastome mutant. *Online Journal of Biological Sciences*. 2016;16(4):193–198. DOI: 10.3844/ojbsci.2016.193.198.
25. Klughammer C, Schreiber U. An improved method, using saturating light pulses, for the determination of photosystem I quantum yield via P700+–absorbance changes at 830 nm. *Planta*. 1994;192(2):261–268. DOI: 10.1007/BF01089043.
26. Маслова ТГ, Марковская ЕФ. Современные представления о функционировании виолаксантинового цикла (развитие идей Д. И. Сапожниковой). *Физиология растений*. 2012;59(3):472–480.
27. Gilmore AM, Yamamoto HY. Resolution of lutein and zeaxanthin using a non-encapped, lightly carbon-loaded C_{18} high-performance liquid chromatographic column. *Journal of Chromatography A*. 1991;543:137–145. DOI: 10.1016/S0021-9673(01)95762-0.
28. Гольцев ВН, Каладжи ХМ, Паунов М, Баба В, Хорачек Т, Мойски Я и др. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений. *Физиология растений*. 2016;63(6):881–907. DOI: 10.7868/S0015330316050055.
29. Petsas A, Grammatikopoulos G. Drought resistance and recovery of photosystem II activity in a Mediterranean semi-deciduous shrub at the seedling stage. *Photosynthetica*. 2009;47(2):284–292. DOI: 10.1007/s11099-009-0044-1.
30. Dietzel L, Bräutigam K, Pfannschmidt T. Photosynthetic acclimation: state transitions and adjustment of photosystem stoichiometry – functional relationships between short-term and long-term light quality acclimation in plants. *The FEBS Journal*. 2008;275(6):1080–1088. DOI: 10.1111/j.1742-4658.2008.06264.x.

31. Huang Wei, Zhang Shi-Bao, Cao Kun-Fang. Stimulation of cyclic electron flow during recovery after chilling-induced photoinhibition of PSII. *Plant and Cell Physiology*. 2010;51(11):1922–1928. DOI: 10.1093/pcp/pcq144.
32. Wang D, Dawadi B, Qu J, Ye J. Light-engineering technology for enhancing plant disease resistance. *Frontiers in Plant Science*. 2022;12:805614. DOI: 10.3389/fpls.2021.805614.

References

1. Arsovski AA, Galstyan A, Guseman JM, Nemhauser JL. Photomorphogenesis. *The Arabidopsis Book*. 2012;10:e0147. DOI: 10.1199/tab.0147.
2. Pham Vinh Ngoc, Xu Xiaosa, Huq Enamul. Molecular bases for the constitutive photomorphogenic phenotypes in *Arabidopsis*. *Development*. 2018;145(23):dev169870. DOI: 10.1242/dev.169870.
3. Huot B, Yao J, Montgomery BL, He SY. Growth-defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness. *Molecular Plant*. 2014;7(8):1267–1287. DOI: 10.1093/mp/ssu049.
4. Casal JJ, Balasubramanian S. Thermomorphogenesis. *Annual Review of Plant Biology*. 2019;70:321–346. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-095919.
5. Sowden RG, Watson SJ, Jarvis P. The role of chloroplasts in plant pathology. *Essays in Biochemistry*. 2018;62(1):21–39. DOI: 10.1042/EBC20170020.
6. Genoud T, Buchala AJ, Chua N-H, Métraux J-P. Phytochrome signalling modulates the SA-perceptive pathway in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 2002;31(1):87–95. DOI: 10.1046/j.1365-313x.2002.01338.x.
7. Wang Hai, Wu Guangxia, Zhao Binbin, Wang Baobao, Lang Zhihong, Zhang Chunyi, et al. Regulatory modules controlling early shade avoidance response in maize seedlings. *BMC Genomics*. 2016;17:269. DOI: 10.1186/s12864-016-2593-6.
8. Griebel T, Zeier J. Light regulation and daytime dependency of inducible plant defenses in *Arabidopsis*: phytochrome signaling controls systemic acquired resistance rather than local defense. *Plant Physiology*. 2008;147(2):790–801. DOI: 10.1104/pp.108.119503.
9. de Wit M, Spoel SH, Sanchez-Perez GF, Gommers CMM, Pieterse CMJ, Voesenek LACJ, et al. Perception of low red : far-red ratio compromises both salicylic acid- and jasmonic acid-dependent pathogen defences in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 2013;75(1):90–103. DOI: 10.1111/tpj.12203.
10. Ballaré CL. Light regulation of plant defense. *Annual Review of Plant Biology*. 2014;65:335–363. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050213-040145.
11. Cerrudo I, Caliri-Ortiz ME, Keller MM, Degano ME, Demkura PV, Ballaré CL. Exploring growth-defence trade-offs in *Arabidopsis*: phytochrome B inactivation requires JAZ10 to suppress plant immunity but not to trigger shade-avoidance responses. *Plant, Cell & Environment*. 2017;40(5):635–644. DOI: 10.1111/pce.12877.
12. Fernández-Milmanda GL, Crocco CD, Reichelt M, Mazza CA, Köllner TG, Zhang T, et al. A light-dependent molecular link between competition cues and defence responses in plants. *Nature Plants*. 2020;6(3):223–230. DOI: 10.1038/s41477-020-0604-8.
13. Roden LC, Ingle RA. Lights, rhythms, infection: the role of light and the circadian clock in determining the outcome of plant – pathogen interactions. *The Plant Cell*. 2009;21(9):2546–2552. DOI: 10.1105/tpc.109.069922.
14. Hou Xingliang, Lee Li Yen Candy, Xia Kuaifei, Yan Yuanyuan, Yu Hao. DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Developmental Cell*. 2010;19(6):884–894. DOI: 10.1016/j.devcel.2010.10.024.
15. Pierik R, Ballaré CL. Control of plant growth and defense by photoreceptors: from mechanisms to opportunities in agriculture. *Molecular Plant*. 2021;14(1):61–76. DOI: 10.1016/j.molp.2020.11.021.
16. Courbier S, Grevink S, Sluijs E, Bonhomme P-O, Kajala K, Van Wees SCM, et al. Far-red light promotes *Botrytis cinerea* disease development in tomato leaves via jasmonate-dependent modulation of soluble sugars. *Plant, Cell & Environment*. 2020;43(11):2769–2781. DOI: 10.1111/pce.13870.
17. Zakurin AO, Shchennikova AV, Kamionskaya AM. [Light culture of protected soil crop production: photosynthesis, photomorphogenesis and prospects for the use of LEDs]. *Fiziologiya rastenii*. 2020;67(3):246–258. Russian. DOI: 10.31857/S0015330320030227.
18. Kudelina TN, Krivobok AS, Bibikova TN, Molchan OV. Features of *Arabidopsis thaliana* photomorphogenesis when using LED lighting with different spectral composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological Series*. 2021;66(1):42–52. Russian. DOI: 10.29235/1029-8940-2021-66-1-42-52.
19. Naznin MT, Lefsrud M, Gravel V, Azad MOK. Blue light added with red LEDs enhance growth characteristics, pigments content, and antioxidant capacity in lettuce, spinach, kale, basil, and sweet pepper in a controlled environment. *Plants*. 2019;8(4):93. DOI: 10.3390/plants8040093.
20. Rodriguez-Amaya DB, Kimura M. *HarvestPlus handbook for carotenoid analysis*. Washington: HarvestPlus; 2004. 58 p. (HarvestPlus technical monograph; 2).
21. Shlyk AA. [Determination of chlorophyll and carotenoids in extracts of green leaves]. In: Pavlinova OA, editor. *Biokhicheskie metody v fiziologii rastenii* [Biochemical methods in plant physiology]. Moscow: Nauka; 1971. p. 154–170. Russian.
22. Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1991;42:313–349. DOI: 10.1146/annurev.pp.42.060191.001525.
23. Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, Edwards GE. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*. 2004;79(2):209–218. DOI: 10.1023/B:PRES.0000015391.99477.0d.
24. Makarenko MS, Kozel NV, Usatov AV, Gorbachenko OF, Averina NG. A state of PSI and PSII photochemistry of sunflower yellow-green plastome mutant. *Online Journal of Biological Sciences*. 2016;16(4):193–198. DOI: 10.3844/ojbsci.2016.193.198.
25. Klughammer C, Schreiber U. An improved method, using saturating light pulses, for the determination of photosystem I quantum yield via P700+ absorbance changes at 830 nm. *Planta*. 1994;192(2):261–268. DOI: 10.1007/BF01089043.
26. Maslova TG, Markovskaya EF. [Modern ideas about the functioning of the violaxanthin cycle (development of D. I. Sapozhnikov's ideas)]. *Fiziologiya rastenii*. 2012;59(3):472–480. Russian.
27. Gilmore AM, Yamamoto HY. Resolution of lutein and zeaxanthin using a non-encapped, lightly carbon-loaded C₁₈ high-performance liquid chromatographic column. *Journal of Chromatography A*. 1991;543:137–145. DOI: 10.1016/S0021-9673(01)95762-0.
28. Goltsev VN, Kalaji HM, Paunov M, Baba V, Khorachek T, Moiski Ya, et al. [The use of variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants]. *Fiziologiya rastenii*. 2016;63(6):881–907. Russian. DOI: 10.7868/S0015330316050055.

29. Petsas A, Grammatikopoulos G. Drought resistance and recovery of photosystem II activity in a Mediterranean semi-deciduous shrub at the seedling stage. *Photosynthetica*. 2009;47(2):284–292. DOI: 10.1007/s11099-009-0044-1.

30. Dietzel L, Bräutigam K, Pfannschmidt T. Photosynthetic acclimation: state transitions and adjustment of photosystem stoichiometry – functional relationships between short-term and long-term light quality acclimation in plants. *The FEBS Journal*. 2008;275(6):1080–1088. DOI: 10.1111/j.1742-4658.2008.06264.x.

31. Huang Wei, Zhang Shi-Bao, Cao Kun-Fang. Stimulation of cyclic electron flow during recovery after chilling-induced photoinhibition of PSII. *Plant and Cell Physiology*. 2010;51(11):1922–1928. DOI: 10.1093/pcp/pcq144.

32. Wang D, Dawadi B, Qu J, Ye J. Light-engineering technology for enhancing plant disease resistance. *Frontiers in Plant Science*. 2022;12:805614. DOI: 10.3389/fpls.2021.805614.

Получена 06.07.2022 / исправлена 08.09.2022 / принята 12.09.2022.

Received 06.07.2022 / revised 08.09.2022 / accepted 12.09.2022.