

ISSN 1561-8323 (print)

УДК 577.355:632.4

Поступило в редакцию 18.10.2017

Received 18.10.2017

Член-корреспондент Л. Ф. Кабашникова, Л. М. Абрамчик*Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь***ДЕЙСТВИЕ β -1,3-ГЛЮКАНА НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ МЕМБРАН ТОМАТА ПРИ ФУЗАРИОЗНОМ УВЯДАНИИ**

Аннотация. Инфицирование растений томата *Fusarium oxysporum* вызывает активизацию процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ) и существенные изменения структурно-функционального состояния фотосинтетических мембран, что выражается в снижении содержания Хл *a*, отношения Хл *a* / Хл *b*, нарушениях процессов поглощения и утилизации световой энергии в фотосистеме II фотосинтеза. Предобработка растений β -1,3-глюканом способствует стабилизации ПОЛ и нормализует протекание фотохимических процессов в хлоропластах инфицированных листьев, что свидетельствует о защитной активности препарата.

Ключевые слова: хлорофилл, фотосистема II, флуоресценция, перекисное окисление липидов, *Fusarium oxysporum*, *Lycopersicon esculentum*

Для цитирования: Кабашникова, Л. Ф. Действие β -1,3-глюкана на структурно-функциональное состояние фотосинтетических мембран томата при фузариозном увядании / Л. Ф. Кабашникова, Л. М. Абрамчик // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2017. – Т. 61, № 6. – С. 66–72.

Corresponding Member Liudmila F. Kabashnikova, Larisa M. Abramchik*Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus***EFFECT OF β -1,3-GLUCANE ON THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL STATE OF PHOTOSYNTHETIC MEMBRANES OF TOMATO UNDER FUSARIUM WILT**

Abstract. Infection of tomato plants with *Fusarium oxysporum* causes activation of lipid peroxidation processes (LPO) and significant changes in the structural and functional state of photosynthetic membranes, which is reflected in a decrease in Chl *a*, Chl *a* / Chl *b* ratio, disturbances in the absorption and utilization of light energy in PS II of photosynthesis. Pretreatment of plants with β -1,3-glucan contributes to the LPO stabilization and normalizes the course of photochemical processes in chloroplasts of infected leaves, which indicates the protective activity of the drug.

Keywords: chlorophyll, photosystem II, fluorescence, lipid peroxidation, *Fusarium oxysporum*, *Lycopersicon esculentum*

For citation: Kabashnikova L. F., Abramchik L. M. Effect of β -1,3-glucane on the structural and functional state of photosynthetic membranes of tomato under fusarium wilt. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2017, vol. 61, no. 6, pp. 66–72 (in Russian).

Введение. Актуальной задачей современной биологии является изучение механизмов формирования устойчивости культурных растений к патогенным микроорганизмам. Известно, что процесс фотосинтеза, обеспечивающий преобразование световой энергии в энергию макроэнергетических связей и синтез органических соединений, претерпевает существенные изменения при воздействии неблагоприятных факторов среды, что отражается на устойчивости и продуктивности растений [1]. Общеизвестно, что параметры РАМ-флуориметрии листа характеризуют прижизненное структурно-функциональное состояние фотосинтетических мембран и могут служить критерием оценки состояния стресса у растений [2]. Вместе с тем в литературе имеются только единичные сведения о влиянии фитопатогенов на функциональную активность фотосистемы II (ФС II) [3]. Важным аспектом решения проблемы повышения устойчивости растений к фитопатогенам является поиск биологически активных соединений, индуцирующих системный приобретенный защитный ответ (SAR, systemic acquired response) в здоровых неинфицированных тканях, что позволяет целому растению подготовиться к отражению атаки [4].

В последние годы сформировался устойчивый интерес к препаратам глюкоановой природы, которые широко используются в мировой медицинской практике как эффективные иммуномодулирующие агенты. Механизм действия β -1,3/1,6-глюкана в организме животных в общем виде объясняют избирательным связыванием неразветвленного участка его молекулы со специфическим рецептором (Dectin-1, Complement 3, Lactosylceramide и др.) на поверхности макрофагов, что приводит к активации последних и реализации триггерных механизмов целого ряда процессов, направленных на иммунную защиту организма [5]. Установлено, что помимо выраженного иммуномодулирующего действия (как специфического, так и неспецифического иммунитета) β -глюканы обладают антиоксидантными свойствами.

Исследования механизмов действия β -глюканов на растительный организм начаты сравнительно недавно. Обнаружено, что эти вещества выполняют роль сигнальных молекул, обладают элиситорными свойствами и способны активировать гены устойчивости, приводящие к синтезу глюканаз и других фитоалексинов [6]. Предполагается, что β -глюканы входят в состав микробассоциированных молекулярных структур (MAMPs, microbe-associated molecular patterns), однако механизмы их рецепции и сигналинга в большинстве своем неизвестны [7]. Сведения о характере влияния веществ глюкоановой природы на флуоресцентные параметры ФС II фотосинтеза в литературе также отсутствуют.

Цель работы – анализ влияния β -1,3-глюкана на структурно-функциональное состояние фотосинтетических мембран растений томата при инфицировании грибным патогеном *Fusarium oxysporum* Schlecht., вызывающим фузариозное увядание растений.

Материалы и методы исследования. В работе использовали листья верхнего яруса 2-месячных растений томата (*Lycopersicon esculentum* L.) сорта Тамара. Растения выращивали в климатокамере на почвогрунте «Овощное изобилие» при температуре 24 °С, относительной влажности воздуха 60 %, освещенности 110 мкмоль квантов/м²с при 14-часовом фотопериоде на протяжении 2 месяцев, затем корни отмывали и растения переносили на водопроводную воду. После акклиматизации в течение 2 суток на водной среде растения опрыскивали иммуномодулирующим препаратом, содержащим прилипатель – водорастворимый полимер (ВРП-3) и β -1,3-глюкан из эвглени (Sigma-Aldrich), исходя из нормы расхода препарата (5 мл/1 растение). Контролем служили растения, обработанные дистиллированной водой. Инфицирование грибным патогеном *Fusarium oxysporum* (Schlecht.) проводили через 48 ч после обработки иммуномодулирующим препаратом путем внесения суспензионной культуры гриба, содержащей 10⁶ спор/мл, через корни в водную среду (50 мл/1 растение). Гриб *Fusarium oxysporum* предварительно выращивали на картофельно-глюкозном агаре в течение 2 недель. Анализ листьев проводили через 72 ч после инокуляции растений томата патогеном. В сообщении представлены результаты трех независимых серий опытов, проведенных в 3-кратной биологической повторности. Статистическая обработка данных выполнена с использованием программы Microsoft Excel 2007.

Содержание фотосинтетических пигментов определяли в ацетоновых экстрактах на спектрофотометре Shimadzu UV – 2401PC (Shimadzu, Япония) по формулам [8].

Для оценки фотохимической активности ФС II использовали метод импульсно-модулированной флуоресцентной спектроскопии (РАМ, pulse-amplitude modulated fluorometry), позволяющий проводить прижизненную регистрацию кинетической кривой индукции флуоресценции хлорофилла (Хл) *a*. Параметры флуоресценции Хл *a* ФС II измеряли на флуориметре Dual-РАМ 100 (Walz, Германия) по методам [9; 10]. Листья предварительно адаптировали к темноте в течение 15 мин. Модулированный с низкой частотой (32 Гц) свет (650 нм) очень низкой интенсивности (0,04 мкмоль квантов м²с) возбуждал флуоресценцию, повышая ее минимальный уровень (F_0). Повышение выхода флуоресценции до уровня F_m инициировали включением света (665 нм) высокой интенсивности (3500 мкмоль квантов/м²с). Параметры флуоресценции измеряли с использованием актиничного света (120 мкмоль квантов/м²с) и рассчитывали по формулам

$$F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m, F_v = F_m - F_0, \Phi_{\text{ФСII}} = (F'_m - F) / F'_m,$$

$$qP = (F'_m - F) / (F'_m - F'_0), qN = (F_m - F'_m) / (F_m - F_0), qL = qP(F'_0 / F),$$

где F_0 и F'_0 – минимальный уровень флуоресценции Хл a в листьях, адаптированных к темноте и свету соответственно; F_v – переменная флуоресценция Хл a ; F_m и F'_m – максимальный уровень флуоресценция Хл a в листьях, адаптированных к темноте и свету соответственно; F – выход флуоресценции на фоне действия модулированного и актиничного света; F_v / F_m – потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС II; $\Phi_{\text{ФСII}}$ – эффективный квантовый выход фотохимических реакций ФС II; qP и qN – фотохимическое и нефотохимическое тушение флуоресценции Хл a соответственно; qL – параметр, отражающий степень открытости реакционных центров ФС II.

Скорость нециклического электронного транспорта рассчитывали по формуле [11]

$$\text{ETR} = \Phi_{\text{ФСII}} \text{PAR} c 0,5,$$

где $\Phi_{\text{ФСII}}$ – эффективный квантовый выход фотохимических реакций ФС II; PAR – интенсивность света (мкмоль квантов/м²с); c – часть абсорбированного света (обычно 0,84); 0,5 – часть фотосинтетически активной радиации, приходящейся на ФС II.

Активность перекисного окисления липидов (ПОЛ) оценивали по количеству малонового диальдегида (МДА), которое определяли по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой с последующим измерением оптической плотности раствора при $\lambda = 532$ нм на спектрофотометре Shimadzu UV–2401PC (Shimadzu, Япония) [12].

Результаты и их обсуждение. Проведенный анализ содержания фотосинтетических пигментов в инфицированных растениях томата показал некоторое снижение содержания хлорофилловых пигментов и каротиноидов в пересчете на единицу сырой массы листа. Наиболее заметно грибная инфекция влияла на содержание Хл a , которое достоверно снижалось на 13,5 %, в результате чего наблюдали снижение величины соотношения Хл a / Хл b с 2,91 до 2,66. Обработка растений β -1,3-глюканом перед заражением предотвращала негативное влияние фитопатогена на пигментный состав фотосинтетических мембран.

Для оценки влияния β -1,3-глюкана на активность фотохимических процессов в ФС II фотосинтеза использованы кинетические параметры быстрой фазы индукции флуоресценции Хл a (таблица). В инфицированных листьях отмечено значительное снижение максимальной (F_m) и некоторое повышение базовой (F_0) флуоресценции Хл a , что может быть результатом деструкции реакционных центров ФС II или ингибирования переноса энергии возбуждения с антенных комплексов на реакционные центры [9]. При этом снижался параметр потенциального квантового выхода фотохимических реакций ФС II (F_v / F_m), который рассматривают как индикатор потенциальной фотосинтетической активности листа [10]. Предобработка растений томата β -1,3-глюканом перед заражением фитопатогеном способствовала частичному восстановлению параметров F_m и F_v / F_m , что отражает защитное влияние препарата на структурно-функциональное состояние ФС II в инфицированных листьях томата.

Влияние инфицирования *Fusarium oxysporum* и β -1,3-глюкана на параметры индукции флуоресценции Хл a в листьях томата

Effect of the *Fusarium oxysporum* infection and β -1,3-glucan on a parameters of fluorescence induction of Chl a in tomato leaves

Вариант Variant	Параметры флуоресценции Хл a , отн. ед. Parameters of Chl a fluorescence, rel. unit					
	F_0	F_m	F_v	F_v / F_m	ETR	qL
Контроль Control	0,855 ± 0,071	4,673 ± 0,514	3,818 ± 0,572	0,817 ± 0,098	28,7 ± 3,2	0,304 ± 0,027
<i>Fusarium oxysporum</i>	0,977 ± 0,136	3,564 ± 0,605	2,587 ± 0,439	0,725 ± 0,101	17,1 ± 2,1	0,233 ± 0,039
β -1,3- глюкан + <i>Fusarium oxysporum</i> β -1,3-glucan + <i>Fusarium oxysporum</i>	1,090 ± 0,185	4,527 ± 0,543	3,437 ± 0,543	0,759 ± 0,082	22,5 ± 4,1	0,352 ± 0,056

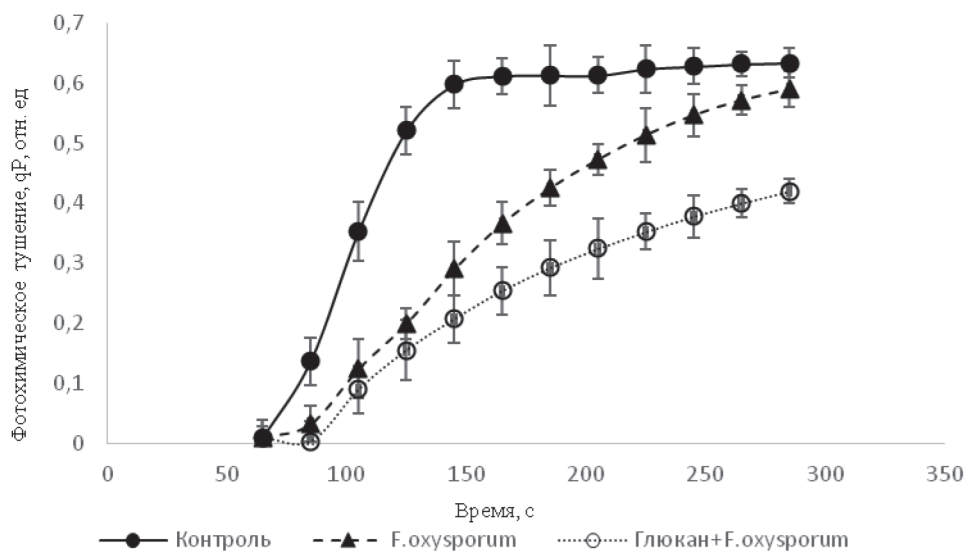


Рис. 1. Зависимость величины коэффициента фотохимического тушения флуоресценции (qP) в листьях томата от времени адаптации к свету (отн. ед.): контроль – здоровые растения; *F. oxysporum* – растения, инфицированные грибом *F. oxysporum*; глюкан + *F. oxysporum* – растения, обработанные β -1,3-глюканом и затем инфицированные грибом *F. oxysporum*

Fig. 1. Dependence of the coefficient of photochemical quenching of fluorescence (qP) in tomato leaves from the time of adaptation to light (rel. units): control – healthy plants; *F. oxysporum* – plants infected with fungus *F. oxysporum*; glucan + *F. oxysporum* – β -1,3-glucan-treated plants and then infected with fungus *F. oxysporum*

Важной характеристикой энергетического статуса хлоропластов являются коэффициенты тушения флуоресценции Хл: фотохимического (qP), характеризующего эффективность фотохимического превращения энергии и скорость электронного транспорта в ФС II, и нефотохимического (qN), который характеризует диссипацию энергии возбуждения в виде тепла [13].

По кинетическим параметрам медленной фазы индукции флуоресценции Хл a были рассчитаны коэффициенты фотохимического тушения флуоресценции (qP) в зависимости от времени релаксации (рис. 1). В инфицированных листьях томата обнаружено существенное снижение параметра qP , что указывает на уменьшение доли поглощенной энергии света, используемой в фотохимических процессах. Предобработка β -1,3-глюканом способствовала усилению фотохимической утилизации поглощенных квантов света в условиях поражения *Fusarium oxysporum* (рис. 1). Об этом также свидетельствует повышение скорости электронного транспорта (ETR) в этих условиях по сравнению с инфицированными растениями (таблица). Результирующим эффектом β -1,3-глюкана на фотохимическую активность ФС II явилось увеличение эффективного квантового выхода фотохимических реакций ФС II ($\Phi_{\text{ФСII}}$), существенно сниженного в листьях томата при заражении патогенным грибом (рис. 2).

Анализ изменений коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции (qN) показал, что ответной реакцией листьев томата на атаку патогеном является повышение доли поглощенной энергии света, которая рассеивается в виде тепла, а не используется в фотохимических процессах фотосинтеза (рис. 3).

Рассчитанный по параметрам РАМ-флуориметрии коэффициент qL , отражающий долю открытых реакционных центров ФС II, оказался более низким у инфицированных листьев томата (таблица), что и объясняет их более высокие нефотохимические коэффициенты. Одним из основных факторов, регулирующих тепловую диссипацию в комплексах ФС II, является рН внутритилакоидного пространства [14]. Из литературы известно, что выделяемые патогеном токсины вызывают резкое увеличение проницаемости клеточных мембран, что приводит к нарушению ионного гомеостаза клеток и разрушению хлоропластов растения-хозяина [15]. Предобработка растений β -1,3-глюканом вызывала значительное снижение величины нефотохимического туше-

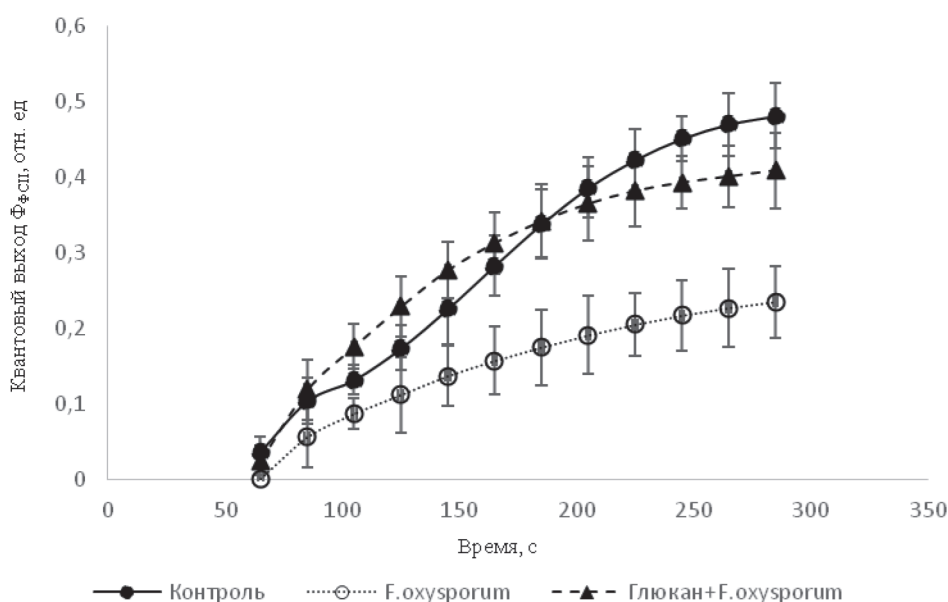


Рис. 2. Зависимость величины квантового выхода фотохимических реакций ФС II ($\Phi_{\text{ФСII}}$) в листьях томата от времени адаптации к свету (отн. ед.): контроль – здоровые растения; *F. oxysporum* – растения, инфицированные грибом *F. oxysporum*; глюкан + *F. oxysporum* – растения, обработанные β -1,3-глюканом и затем инфицированные грибом *F. oxysporum*

Fig. 2. Dependence of the quantum yield of photochemical energy conversion in PS II (Φ_{PSII}) in tomato leaves from the time of adaptation to light (rel. units): control – healthy plants; *F. oxysporum* – plants infected with fungus *F. oxysporum*; glucan + *F. oxysporum* – β -1,3-glucan-treated plants and then infected with fungus *F. oxysporum*

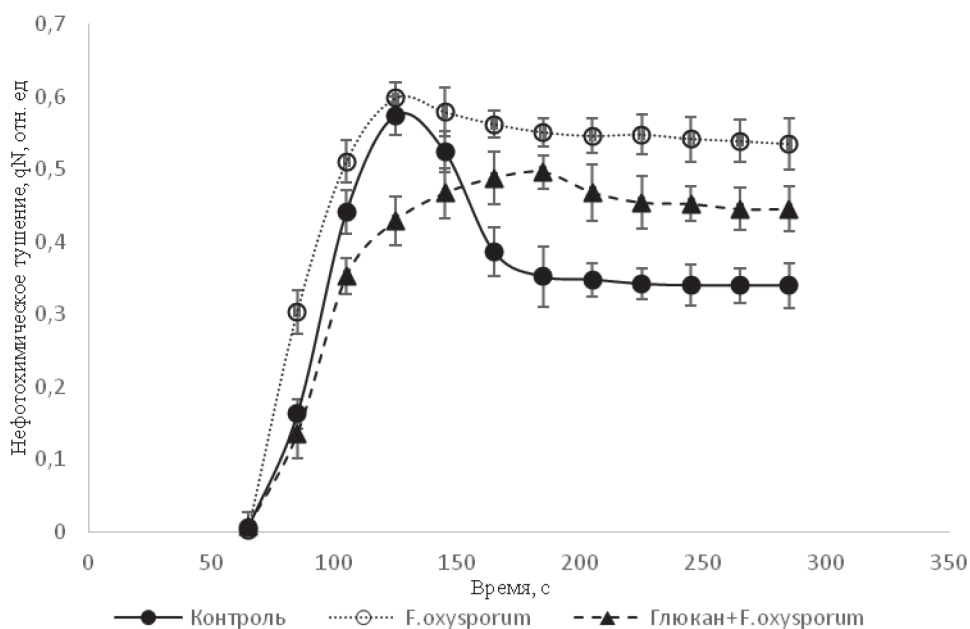


Рис. 3. Зависимость величины коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции (qN) в листьях томата от времени адаптации к свету (отн. ед.): контроль – здоровые растения; *F. oxysporum* – растения, инфицированные грибом *F. oxysporum*; глюкан + *F. oxysporum* – растения, обработанные β -1,3-глюканом и затем инфицированные грибом *F. oxysporum*

Fig. 3. Dependence of the coefficient of non-photochemical quenching of fluorescence (qN) in tomato leaves from the time of adaptation to light (rel. units): control – healthy plants; *F. oxysporum* – plants infected with fungus *F. oxysporum*; glucan + *F. oxysporum* – β -1,3-glucan-treated plants and then infected with fungus *F. oxysporum*

ния флуоресценции (qN) и повышение коэффициента qL в инфицированных листьях томата, что свидетельствует о нормализации использования поглощенной световой энергии в фотохимических процессах ФС II (рис. 3).

Принято считать, что наиболее ранней ответной реакцией растений на атаку патогена является генерация активных форм кислорода, что вызывает запуск защитных реакций в растительном организме, а при высоких напряжениях стрессового воздействия – активацию деструктивных процессов [16]. Для характеристики окислительного статуса растений томата в условиях действия фитопатогена *Fusarium oxysporum* и β -1,3-глюкана была определена активность ПОЛ по содержанию ТБК-активного продукта – МДА, количество которого является одним из важнейших показателей стрессоустойчивости растений. Обнаружено, что в здоровых листьях томата содержание МДА составило 2,4 нмоль/мг сырой массы, а в инфицированных – повышалось в 1,8 раза, что отражает усиление деструктивных процессов в липидном бислое клеточных мембран. Предобработка растений β -1,3-глюканом снижала содержание МДА в инфицированных листьях практически до контрольного уровня (2,5 нмоль/мг сырой массы), что свидетельствует о защитной активности препарата.

Заключение. Таким образом, показано, что инфицирование растений томата *Fusarium oxysporum* вызывает активизацию процессов ПОЛ и существенные изменения структурно-функционального состояния фотосинтетических мембран, что выражается в снижении содержания Хл *a*, отношения Хл *a* / Хл *b* и нарушениях процессов поглощения и утилизации световой энергии в ФС II фотосинтеза. Предобработка растений β -1,3-глюканом способствует стабилизации ПОЛ и нормализует протекание фотохимических процессов в хлоропластах инфицированных листьев, что свидетельствует о защитной активности препарата.

Список использованных источников

1. Кабашникова, Л. Ф. Фотосинтетический аппарат и стресс у растений / Л. Ф. Кабашникова. – Минск: Беларуская навука, 2014. – 267 с.
2. Кабашникова, Л. Ф. Методика оценки состояния злаковых растений в условиях засухи / Л. Ф. Кабашникова, Н. Л. Пшибытко, Л. М. Абрамчик. – Минск: Беларуская навука, 2007. – 42 с.
3. Пшибытко, Н. Л. Состояние фотосинтетического аппарата в процессе фузариозного увядания томата / Н. Л. Пшибытко, Л. А. Зеневич, Л. Ф. Кабашникова // Физиология растений. – 2006. – Т. 53, № 1. – С. 31–37.
4. Vlot, A. C. Systemic acquired resistance: the elusive signal(s) / A. C. Vlot, D. F. Klessig, S.-W. Park // Current Opinion in Plant Biology. – 2008. – Vol. 11, N 4. – P. 436–442. doi.org/10.1016/j.pbi.2008.05.003
5. Brown, G. D. Immune recognition. A new receptor for beta-glucans / G. D. Brown, S. Gordon // Nature. – 2001. – Vol. 413(6851). – P. 36–37. doi.org/10.1038/35092620
6. Distinct expression patterns of β -1,3-glucanases and chitinases during the germination of Solanaceous seeds / L. Petruzzelli [et al.] // Seed Science Research. – 2003. – Vol. 13, N 2. – P. 139–153. doi.org/10.1079/ssr2003132
7. Fesel, Ph. H. β -glucan: Crucial component of the fungal cell wall and elusive MAMP in plants / Ph. H. Fesel, A. Zucaro // Fungal Genetics and Biology. – 2016. – Vol. 90. – P. 53–60.
8. Шлык, А. А. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев / А. А. Шлык // Биохимические методы в физиологии растений / под ред. О. А. Павлиной. – М.: Наука, 1971. – С. 154–170.
9. Krause, G. N. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics / G. N. Krause, E. Weis // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1991. – Vol. 42, N 1. – P. 313–349. doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525
10. Roháček, K. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some application / K. Roháček, M. Barták // Photosynthetica. – 1999. – Vol. 37. – P. 339–363. doi.org/10.1023/a:1007172424619
11. Корнеев, Д. Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции / Д. Ю. Корнеев. – Киев: Альтерпрес, 2002. – 188 с.
12. Продукты перекисного окисления липидов как возможные посредники между воздействием повышенной температуры и развитием стресс-реакции у растений / Л. Н. Курганова [и др.] // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 218–222.
13. Genty, B. Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport / B. Genty, J. Harbinson // Photosynthesis and the Environment / ed. N. R. Baker. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers, 1996. – P. 67–99. doi.org/10.1007/0-306-48135-9_3
14. Maxwell, K. Chlorophyll fluorescence – a practical guide / K. Maxwell, G. N. Johnson // J. Exp. Bot. – 2000. – Vol. 51, N 345. – P. 659–668. doi.org/10.1093/jxb/51.345.659
15. Placinta, C. M. A review of world-wide contamination of cereal and animal feed with *Fusarium mycotoxins* / C. M. Placinta, J. P. F. D’Mello, A. M. C. Macdonald // Animal feed science and technology. – 1999. – Vol. 78, N 1–2. – P. 21–37. doi.org/10.1016/s0377-8401(98)00278-8
16. Колупаев, Ю. Е. Активные формы кислорода и стрессовый сигналинг у растений / Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец // Украинский биохимический журн. – 2014. – Т. 86, N 4. – С. 18–35.

References

1. Kabashnikova L. F. *Photosynthetic apparatus and stress in plants*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2014. 267 p. (in Russian).
2. Kabashnikova L. F., Pshybytko N. L., Abramchik L. M. *Technique for estimation of cereal plants state under drought*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2007. 42 p. (in Russian).
3. Pshybytko N. L., Zenevich L. A., Kabashnikova L. F. Changes in the photosynthetic apparatus during fusarium wilt of tomato. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2006, vol. 53, no. 1, pp. 25–31. doi.org/10.1134/s1021443706010031
4. Vlot A. C., Klessig D. F., Park S.-W. Systemic acquired resistance: the elusive signal(s). *Current Opinion in Plant Biology*, 2008, vol. 11, no. 4, pp. 436–442. doi.org/10.1016/j.pbi.2008.05.003
5. Brown G. D., Gordon S. Immune recognition. A new receptor for beta-glucans. *Nature*, 2001, vol. 413(6851), pp. 36–37. doi.org/10.1038/35092620
6. Petruzzelli L., Müller K., Hermann K., Leubner-Metzger G. Distinct expression patterns of β -1,3-glucanases and chitinases during the germination of Solanaceous seeds. *Seed Science Research*, 2003, vol. 13, no. 2, pp. 139–153. doi.org/10.1079/ssr2003132
7. Fesel Ph. H., Zuccaro A. β -glucan: Crucial component of the fungal cell wall and elusive MAMP in plants. *Fungal Genetics and Biology*, 2016, vol. 90, pp. 53–60. doi.org/10.1016/j.fgb.2015.12.004
8. Shlyk A. A. Determination of chlorophyll and carotenoid content in green leaves extracts. Pavlinova O. A. (ed.). *Biochemical methods in plant physiology*. Moscow, Nauka Publ., 1971, pp. 154–170 (in Russian).
9. Krause G. N., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, vol. 42, no. 1, pp. 313–349. doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525
10. Roháček K., Barták M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some application. *Photosynthetica*, 1999, vol. 37, pp. 339–363. doi.org/10.1023/a:1007172424619
11. Korneev D. Ju. *Information capabilities of the fluorescence induction method*. Kiev, Albatros Publ., 2002. 188 p. (in Russian).
12. Kurganova L. N., Veselov A. P., Sinicina Iu. V., Elikova E. A. Products of lipid peroxidation as possible intermediaries between exposure to elevated temperature and the development of stress response in plants. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*, 1999, vol. 46, no. 2, pp. 218–222 (in Russian).
13. Genty B., Harbison J. Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport. Baker N. R. (ed.). *Photosynthesis and the Environment*. Dordrecht, Kluwer Acad. Publishers, 1996, pp. 67–99. doi.org/10.1007/0-306-48135-9_3
14. Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, vol. 51, no. 345, pp. 659–668. doi.org/10.1093/jxb/51.345.659
15. Placinta C. M., D’Mello J. P. F., Macdonald A. M. C. A review of world-wide contamination of cereal and animal feed with *Fusarium* mycotoxins. *Animal feed science and technology*, 1999, vol. 78, no. 1–2, pp. 21–37. doi.org/10.1016/s0377-8401(98)00278-8
16. Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V. Reactive oxygen species and stress signaling in plants. *The Ukrainian Biochemical Journal*, 2014, vol. 86, no. 4, pp. 18–35 (in Russian). doi.org/10.15407/ubj86.04.018

Информация об авторах

Кабашникова Людмила Федоровна – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: kabashnikova@ibp.org.by.

Абрамчик Лариса Михайловна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: lmabramchik@mail.ru.

Information about the authors

Kabashnikova Liudmila Fedorovna – Corresponding Member, D. Sc. (Biology), Associated professor, Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kabashnikova@ibp.org.by.

Abramchik Larisa Michajlovna – Ph. D. (Biology), Senior researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lmabramchik@mail.ru.