BIOMICS/БИОМИКА

ISSN 2221-6197 http://biomicsj.ru

ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

Лубянова А.Р.

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук
Россия, 450054, Уфа, Проспект Октября, д. 71, лит. 1Е, E-mail: Lubyanova555@mail.ru

Резюме

Засуха является серьёзной проблемой, приводя к снижению урожайности сельскохозяйственных культур. Исследование влияния обработки корней молодых проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Скипетр 12%-ным раствором полиэтиленгликоля 6000 (ПЭГ), модулирующим засуху, на параметры фотосинтетической активности листьев позволит понять механизмы воздействия абиотических стрессов на фотосинтез растений. С помощью импульсного флуориметра IMAGE-PAM (Heinz Waltz GmbH, Германия) было показано, что параметры минимальной флуоресценции после темновой адаптации растений (Fo), максимальной флуоресценции после темновой адаптации растений (Fm), минимальной эффективности флуоресценции (Fv/Fo), квантового выхода нерегулируемого рассеяния световой энергии (Y(NO)) и коэффициент нефотохимического гашения (qN) листьев пшеницы чувствительны к засухе. Существуют различия в параметрах оценки эффективности фотосинтеза листьями, полученные спустя 1 сутки стрессового воздействия и после обработки растений пшеницы ПЭГ в течение последующих двух суток. В первые сутки воздействия засухи происходит активная индукция процессов адаптации фотосинтетического аппарата растений пшеницы, что отражается в параметрах Fo, Fv/Fo, максимальной эффективности флуоресценции (Fv/Fm), квантового выхода фотосистемы II ($Ф_{FSII}$), qN и квантового выхода регулируемого рассеяния световой энергии (Y(NPQ)). Спустя 2 и 3 суток воздействия стрессового фактора начинаются нарушения эффективности использования солнечной энергии фотосинтетическим аппаратом пшеницы. Исключениями стали параметры Ft/Fo и эффективного квантового выхода фотосистемы II (Y(II)), которые имели иную динамику изменений. Спустя первые сутки воздействия дефицита воды на растения пшеницы соотношение Ft/Fo и параметр Y(II) указывали на снижение скорости фотосинтеза и транспирации, а также на уменьшение доли поглощённой и преобразованной световой энергии. В течение следующих двух суток влияния стрессового фактора на корни пшеницы параметры Ft/Fo и Y(II) отражали развёртывание процессов адаптации фотосинтетического аппарата растений и нормализацию поглощения света светособирающими комплексами.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., полиэтиленгликоль, ПЭГ, флуоресценция хлорофилла, коэффициенты гашения qN и NPQ, $Ф_{FSII}$, Rfd, Y(II), Y(NO).

Цитирование: Лубянова А.Р. Влияние засухи на физиологическое состояние фотосинтетического аппарата листьев растений пшеницы // *Biomics*. 2024. V.16(3). С.318-327. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2024-20

© Автор

THE EFFECT OF DROUGHT ON THE PHYSIOLOGICAL STATE OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WHEAT LEAVES

Lubyanova A.R.
Institute of Biochemistry and Genetics - Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences; Russia, 450054, Ufa, 71 Prospect Oktyabrya, E-mail: Lubyanova555@mail.ru

Resume

Drought is a serious problem worldwide, which leads to a decrease in agricultural crop yield. The study of the effect of 12% polyethyleneglycol 6000 (PEG) treatment of roots of wheat plants on the parameters of photosynthetic activity of leaves of stress-sensitive young seedlings of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) variety 'Skipetr' can provide new insights into the mechanisms regulating abiotic stress tolerance in plants. Using the IMAGE-PAM pulse fluorimeter (Heinz Waltz GmbH, Germany), it was shown that the parameters of minimum fluorescence after dark adaptation of plants (Fo), maximum fluorescence after dark adaptation of plants (Fm), minimum fluorescence efficiency (Fv/Fo), quantum yield of nonregulated energy dissipation (Y(NO)) and the coefficient of nonphotochemical quenching (qN) of wheat leaves were sensitive to drought. There were differences in the assessing of the parameters of the efficiency of photosynthesis of leaves obtained after 1 day of stress influence and after 2-3 days of PEG exposure of wheat plants. During the first day of drought, there were active induction of adaptation processes of the photosynthetic apparatus of wheat plants, which is reflected in the parameters Fo, Fv/Fo, maximum fluorescence efficiency (Fv/Fm), quantum yield of photosystem II (Φ_{FSII}), qN and quantum yield of regulated energy dissipation (Y(NPQ)). During the next two days of PEG exposure, the efficiency of the usage of solar energy by wheat photosynthesis apparatuswas impaired. The exceptions were the parameters Ft/Fo and the effective quantum yield of photosystem II (Y(II)), which had different dynamics of changes. During the first day of water deficit, Ft/Fo ratio and Y(II) parameter indicated the decrease in the rates of photosynthesis and transpiration, as well as the decrease in the proportion of absorbed and converted light energy. During the next two days of PEG exposure, the Ft/Fo and Y(II) parameters of wheat leaves reflected the development of adaptation processes of plant photosynthetic apparatus and normalization of light absorption by light-harvesting complexes.

Keywords: *Triticum aestivum* L., polyethyleneglycol, PEG, chlorophyll fluorescence, quenching coefficients qN and NPQ, Φ_{FSII}, Rfd, Y(II),Y(NO)

Citation: Lubyanova A.R. The effect of drought on the physiological state of the photosynthetic apparatus of wheat leaves. *Biomics*. 2024. V.16(3). P.318-327. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2024-20 (In Russian)

© The Author

Введение

Пшеница — важнейшая зерновая культура, необходимая для обеспечения продовольственной безопасности нашей страны. Рост и урожайность растений пшеницы значительно снижаются из-за влияния абиотических стрессов, и засуха является одной из таких угроз. Проблема увеличения устойчивости растений к широкому спектру факторов окружающей среды является приоритетной в современной экспериментальной биологии.

В процессе фотосинтеза листья растений поглощают энергию падающего света, запасают энергию в форме АТФ и НАДФ×Н для дальнейшего успешного синтеза органических веществ из молекул углекислого газа и воды, выделяют кислород. После поглощения солнечного света, избыток световой энергии может рассеиваться в виде тепла или повторно излучаться в виде света [Maxwell, Johnson, 2000]. Доля флуоресценции хлорофиллов a и b составляет 2-5% от общего количества света, поглощённого растениями [Maxwell, Johnson, 2000; Goltsev et al., 2014]. Излучение света (флуоресценция) является одним из важных параметров для косвенной оценки содержания хлорофилла в листьях и эффективности фотохимии фотосистемы II (ФСII) в растениях [Qiu et al., 2020; Muhammad et al., 2021; Javadipour et al., 2022]. Доля флуоресценции указывает на степень стресс-индуцированного повреждения фотосинтетического аппарата и устойчивость растений к повреждающим

воздействиям абиотических стрессов [Maxwell, Johnson, 2000; Pompelli et al., 2022]. Сдвиги параметров флуоресценции изменчивы при влиянии различных условий внешней среды [Gururani et al., 2015]. Засуха уменьшает размер устьичной щели и препятствует потере воды растительным организмом. Такое прямое воздействие дефицита воды снижает доступность CO_2 и потребление энергии циклом Кальвина-Бенсона с последующим значительным сокращением эффективности работы фотосинтетической цепи переноса электронов (ЭТЦ) из-за поглощения избытка световой энергии и накопления активных форм кислорода (АФК) в листьях [Muhammad et al., 2021; Ghosh et al., 2023]. Дефицит воды снижает биосинтез хлорофилла, ухудшает структуру и нарушает функционирование хлоропластов растений, влияя как на фотохимические, так и на темновые реакции фотосинтеза [Li et al., 2006; Muhammad et al., 2021]. Как правило, это происходит за счёт снижения энергообеспечения растений из-за ингибирования активности восприимчивой к стрессам ФСII [Gururani et al., 2015].

Целью данного исследования является изучение влияния засухи, модулируемой 12% ПЭГ, на эффективность работы фотосинтетического аппарата листьев растений пшеницы.

Методы и методы

Обработка семян и условия выращивания растений

Семена озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Скипетр были предоставлены сотрудниками Чишминской селекционной станции УФИЦ РАН (Чишмы, Россия). Семена поверхностно стерилизовали 96% этанолом, промывали водопроводной водой и выращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге при добавлении 10%-ного питательного раствора Хогланда-Арнона. Раствор меняли на свежий каждый день. Трёхсуточные проростки пересаживали в стеклянные стаканы на раствор Хогланда-Арнона, где они продолжали расти в течение следующих трёх суток при освещённости 180 ммоль·м$^{-2}$с$^{-1}$, фотопериоде 16/8 ч и температуре 22–23°С. Затем часть 6-суточных растений подвергали воздействию 12% полиэтиленгликоля 6000 (ПЭГ, PanReac AppliChem, Барселона, Испания), растворённого в 10%-ной питательной среде Хогланда-Арнона. Высокая концентрация ПЭГ в растворе имитируют засуху из-за затруднения усвоения воды растениями. Степень засухоустойчивости сильно зависит от стадии развития большинства видов растений, поэтому в данном исследовании использовали растения пшеницы на чувствительной к засухе стадии первого листа. Вторая часть растений являлась контролем и продолжала расти на 10%-ном растворе Хогланда-Арнона. Для анализа физиологического состояния фотосинтетического аппарата были использованы листья 7-9-суточных проростков пшеницы.

Оценка физиологического состояния фотосинтетического аппарата листьев растений пшеницы

Анализ эффективности использования солнечной энергии проводился с использованием импульсного флуориметра IMAGE-PAM (Heinz Waltz GmbH, Германия) согласно Goltsev et al. [2014]. Перед измерением растения адаптировали к темноте минимум 0.5-1 час для того, чтобы все реакционные центры ФСII открылись. Для проведения измерений были взяты случайным образом десять проростков пшеницы. Поскольку в различных частях листа наблюдается некоторая изменчивость в показателях, для измерения была выбрана середина листовой пластины. Измерение инициировалось включением измерительного света (ML). Пока PAR (фотосинтетически активное излучение) равнялось нулю, лист освещался двумя вспышками ML при комнатной температуре, и определялись минимальная флуоресценция (Fo), эффективный квантовый выход ФСII (Y(II)), коэффициенты фотохимического гашения (qP) и (qL). Для того чтобы различить фотохимический и нефотохимический вклад в гашение флуоресценции, фотохимическое гашение временно снижалось до нуля при освещении с высокой интенсивностью коротким насыщающим импульсом света и измерялась максимальная флуоресценция (Fm) при открытых центрах ФСII [Maxwell, Johnson, 2000]. Далее лист освещался фотосинтетически активным светом (AL), при этом PAR равнялся 701. После освещения листа AL в течение 380сек были измерены параметры Ft, Y(NPQ), Y(NO), NPQ, qN. Максимальная флуоресценция (F`m) при закрытых центрах ФСII определялась после освещения листа насыщающим импульсом AL. Далее были рассчитаны параметры Φ_{FSII}, Fv, Fv/Fm и Fv/Fo. Максимальная переменная флуоресценция Fv рассчитывалась как Fm-Fo [Fatma et al., 2021]. Эффективность фотохимических реакций ФСII Φ_{FSII} рассчитывалась как (F`m-Ft)/F`m. Коэффициент витальности Rfd рассчитывался как (Fm-Ft)/Ft [Goltsev et al., 2014]. Максимальная эффективность флуоресценции рассчитывалась как Fv/Fm [Gao et al., 2014]. Минимальная эффективности флуоресценции рассчитывалась как Fv/Fo.

Статистический анализ

Эксперименты были выполнены трижды с десятью биологическими повторами каждый. Каждый параметр анализировался независимо. Представленные в работе данные являются средними значениями со стандартными ошибками (±SE). Статистическая обработка данных проводилась с

использованием пакета статистического анализа в Microsoft Office Excel 2010. Средние значения сравнивались с использованием дисперсионного анализа (ANOVA) при $p \leq 0.05$.

Результаты

Воздействие ПЭГ на растения в течение 1 суток уменьшило параметр минимальной флуоресценции после темновой адаптации Fo на 57% по сравнению с контролем (рис. 1). Обработка растений 12% ПЭГ в течение 2 и 3 суток увеличила параметр Fo листьев пшеницы на 21% и 39%, соответственно, по сравнению с контрольными растениями. В течение первых суток исследования обработка растений ПЭГ снижала значение Ft на 20% по сравнению с контролем (рис. 1). Спустя двое суток воздействия ПЭГ значение Ft было близко к контрольному уровню, тогда как после трёх суток стрессового воздействия параметр Ft снижался на 18% по сравнению с контролем. Обработка растений ПЭГ в течение 1-3 суток снизило показатели максимальной флуоресценции после темновой адаптации растений Fm на 24%, 5% и 16%, соответственно, по сравнению с контролем (рис. 1). Воздействие ПЭГ на корни растений в течение 1-3 суток снизило параметр переменной флуоресценции Fv на 17%, 15% и 34%, соответственно, по сравнению с контролем (рис. 1).

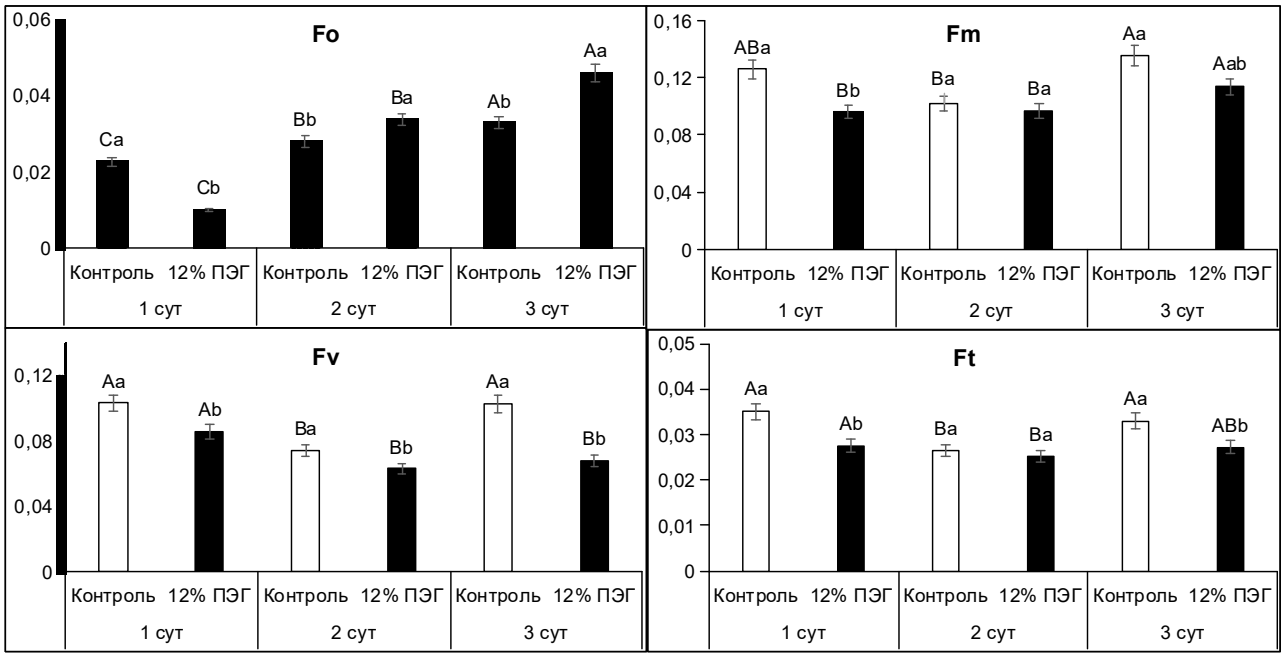

Рис. 1. Эффект обработки корней пшеницы 12% ПЭГ в течение 1-3 суток на характеристики флуоресценции хлорофилла листьев 7-9-дневных растений.
ПЭГ – полиэтиленгликоль 6000; Fo – минимальная флуоресценция после темновой адаптации растений; Fm – максимальная флуоресценция после темновой адаптации растений; Ft – стационарная флуоресценция после 380 сек освещения AL; Fv – переменная флуоресценция. Показаны средние значения трёх экспериментов, каждый из которых содержал десять измерений каждого параметра ±SE. Средние значения считаются разными при $p \leq 0.05$ и обозначаются разными буквами в пределах одного параметра.
Fig.1. Effect of12% PEG influence on wheat roots for 1-3 days on characteristics of chlorophyll fluorescence of leaves of 7-9-days-old plants.
PEG – polyethyleneglycol 6000; Fo – minimum fluorescence after dark adaptation of plants; Fm – maximum fluorescence after dark adaptation of plants;Ft – steady-state fluorescence after 380 sec of AL illumination; Fv – variable fluorescence.Values are the means of 3 experiments, each of the experiment contained replicates of one and the same parameter ±SE. Means are considered different at $p \leq 0.05$ when they are followed by different letters within the same parameter.

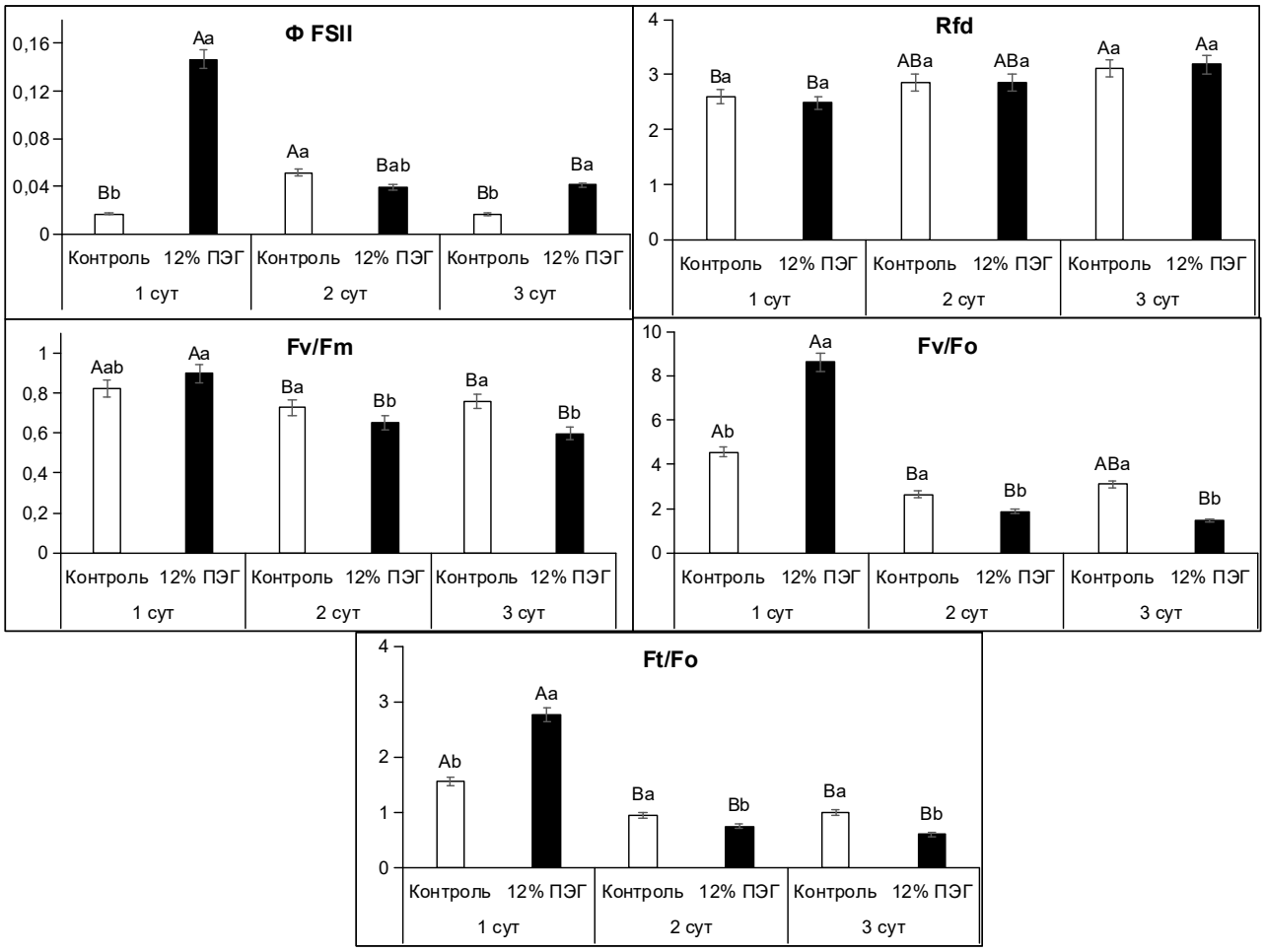

Рис. 2. Эффект воздействия 12% ПЭГ на корни пшеницы в течение 1-3 суток на параметры зависимой от света фазы фотосинтеза, рассчитанные на основе флуоресценции хлорофилла листьев 7-9-дневных растений. $Ф_{FSII}$ – квантовый выход фотосистемы II; Rfd –коэффициент витальности. Показаны средние значения трёх экспериментов, каждый из которых содержал десять измерений каждого параметра ±SE. Средние значения считаются разными при $p \leq 0.05$ и обозначаются разными буквами в пределах одного параметра.
Fig. 2. Effect of 12% PEG influence on wheat roots for 1-3 days on the parameters of the light-dependent phase of photosynthesis calculated on basis chlorophyll fluorescence of leaves of 7-9-days-old plants.
$Ф_{FSII}$ – quantum yield of FSII;Rfd –relative fluorescence decrease. Values are the means of 3 experiments, each of the experiment contained replicates of one and the same parameter ±SE. Means are considered different at $p \leq 0.05$ when they are followed by different letters within the same parameter.

Обработка корней растений пшеницы 12% ПЭГ в течение 1 суток увеличила значение соотношения Fv/Fm на 9% по сравнению с контролем (рис. 2). Спустя вторые и третьи сутки воздействия стрессового фактора параметр Fv/Fm снизился на 10% и 21%, соответственно, по сравнению с контрольным уровнем.

Спустя первые сутки воздействия засухи листья пшеницы увеличили показатель Fv/Fo на 89% по сравнению с контролем (рис. 2). При обработке корней растений ПЭГ в течение 2 и 3 суток параметр Fv/Fo листьев пшеницы снизился на 29% и 52%, соответственно, по сравнению с контрольными растениями.

Значение параметра квантового выхода фотосистемы II $Ф_{FSII}$ листьев растений пшеницы при воздействии 12% ПЭГ значительно колебалось относительно контроля (рис. 2). Влияние стрессового фактора на корни пшеницы в течение 1 и 3 суток вызывало 8.6-кратное и 2.4-кратное увеличение параметра $Ф_{FSII}$ по сравнению с контрольными проростками. При воздействии ПЭГ на растения в течение 2 суток параметр $Ф_{FSII}$ снижался на 24% по сравнению с контролем.

Обработка растений 12% ПЭГ в течение 1 суток увеличила параметр Ft/Fo листьев проростков пшеницы на 78% по сравнению с растениями в нормальных условиях произрастания (рис. 2). Воздействие засухи в течение 2 и 3 суток снизило соотношение Ft/Fo на 21% и 41%, соответственно, по сравнению с контролем.

При воздействии ПЭГ на корни пшеницы в течение 1-3 суток коэффициент витальности Rfd листьев растений был близок к контрольному уровню (рис. 2). Коэффициенты фотохимического гашения qP и qL листьев пшеницы при воздействии засухи и в контрольных условиях были равны единице (данные не показаны).

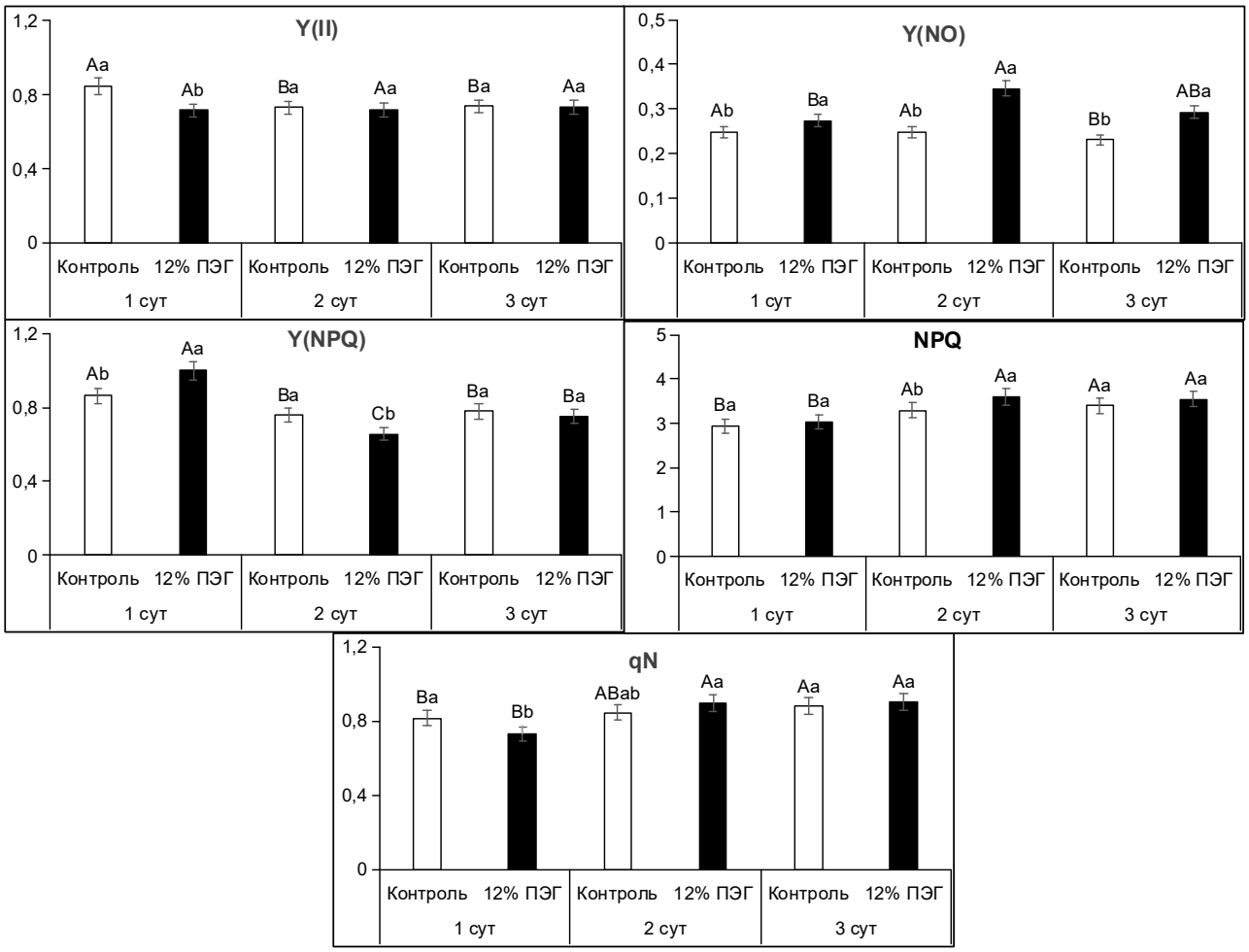

Рис. 3. Эффект обработки корней пшеницы 12% ПЭГ в течение 1-3 суток на параметры Y(II), Y(NPQ), NPQ, Y(NO) и qN листьев 7-9-дневных растений.
Y(II) – эффективный квантовый выход ФСII; Y(NPQ) – квантовый выход регулируемого рассеяния световой энергии; NPQ и qN – коэффициенты нефотохимического гашения; Y(NO) – квантовый выход нерегулируемого рассеяния световой энергии. Показаны средние значения трёх экспериментов, каждый из которых содержал десять измерений каждого параметра ±SE. Средние значения считаются разными при $p \leq 0.05$ и обозначаются разными буквами в пределах одного параметра.
Fig. 3. Effect of 12% PEG influence on wheat roots for 1-3 days on Y(II), Y(NPQ), NPQ, Y(NO), and qN parameters of leaves of 7-9-days-old plants.
Y(II) – effective quantum yield of PSII; Y(NPQ) – quantum yield of regulated energy dissipation; NPQ and qN– coefficients of nonphotochemical quenching; Y(NO) –quantum yield of nonregulated energy dissipation. Values are the means of 3 experiments, each of the experiment contained replicates of one and the same parameter ±SE. Means are considered different at $p \leq 0.05$ when they are followed by different letters within the same parameter.

Коэффициенты нефотохимического гашения qN и NPQ описывают одно и то же явление, но рассчитываются по разным формулам. При воздействии 12% ПЭГ в течение 1 суток значение qN снизилось на 11% по сравнению с контролем (рис. 3). При воздействии засухи в течение 2 и 3 суток параметр qN листьев растений пшеницы увеличился на 6% и 2%, соответственно, по сравнению с контролем. Спустя 1-3 суток воздействия стрессового фактора значения NPQ увеличились на 3.4%, 9% и 4.4%, соответственно, по сравнению с контролем (рис. 3).

После воздействия на корни пшеницы 12% ПЭГ в течение 1 суток значение эффективного квантового выхода ФСII Y(II) снизилось на 16% по сравнению с контрольными растениями (рис. 3). При воздействии стрессового фактора в течение 2 и 3 суток показатели Y(II) листьев проростков пшеницы были близки к контрольному уровню.

При воздействии засухи в течение 1 суток показатель квантового выхода регулируемого рассеяния световой энергии Y(NPQ) листьев растений пшеницы увеличился на 16% по сравнению с контролем (рис. 3). При воздействии ПЭГ в течение 2 и 3 суток параметр Y(NPQ) снизился на 13% и 3.9%, соответственно, по сравнению с контрольными проростками.

При воздействии ПЭГ в течение 1-3 суток параметр квантового выхода нерегулируемого рассеяния световой энергии Y(NO) увеличился на 11%, 39% и 27%, соответственно, по сравнению с контрольным уровнем (рис. 3).

Обсуждение

Fo является индикатором потерь энергии при передаче энергии возбуждения от светособирающей антенны к реакционному центру ФСII [Goltsev et al., 2014]. При воздействии 12% ПЭГ в течение 1 суток, параметр Fo заметно снижался по сравнению с контролем, что может отражать увеличение адаптационных процессов в фотосинтетическом аппарате листьев пшеницы. В данной работе высокие значения Fo наблюдались на вторые и третьи сутки воздействия стрессового фактора (рис. 1), что свидетельствует о менее эффективной передаче энергии возбуждения между молекулами пигментов в светособирающих антеннах ФСII или диссоциации светособирающих комплексов из ФСII.

Измерение параметра Fm должно происходить тогда, когда qN равен нулю, все реакционные центры ФСII временно закрыты и не могут принимать дополнительные электроны [Goltsev et al., 2014]. ПЭГ-индуцированное уменьшение параметра Fm листьев пшеницы по сравнению с контролем указывает на то, что растения находились под воздействием стресса (рис. 1).

При воздействии 12% ПЭГ на растения пшеницы параметр переменной флуоресценции Fv листьев уменьшался по сравнению с контролем (рис. 1), что указывает на снижение фотосинтетической активности листьев и стимуляцию потери поглощённой энергии в виде тепла из-за повреждения тилакоидов [Goltsev et al., 2014]. Уменьшение уровня Fv также может свидетельствовать об увеличении содержания первичного акцептора электронов ФСII - хинона [Gururani et al., 2015].

Соотношение Fv/Fm описывает максимальную фотохимическую активность ФСII. Известно, что оптимальное значение Fv/Fm фотосинтезирующих растений составляет 0.83. Максимальная эффективность ФСII снижается во время сильной или продолжительной засухи [Pompelli et al., 2022; Javadipour et al., 2022; Sommer et al., 2023] из-за изменения эффективности нефотохимического гашения и активизации процесса фотоингибирования [Bednarczyk et al., 2020; Wang et al., 2021]. Результаты экспериментов показали, что в течение первых суток воздействия засухи параметр Fv/Fm немного увеличился по сравнению с контролем (рис. 2), что отражает усиление адаптационных процессов в фотосинтетическом аппарате листьев пшеницы. В течение последующих двух суток стрессового воздействия происходило снижение фотохимической активности фотосинтетического аппарата или увеличение фотоингибирования в листьях исследуемых растений.

Параметр Fv/Fo более чувствителен к изменениям эффективности фотосинтеза и отражает активность комплекса расщепления воды, происходящего на донорной стороне ФСII [Fatma et al., 2021]. Только в течение первых суток исследования листья растений пшеницы были абсолютно здоровыми, так как значения Fv/Fo составляли приблизительно 4–5 и выше [Goltsev et al., 2014]. Растения в течение следующих двух суток немного снизили эффективность фотосинтеза, вероятно, из-за условий выращивания в гидропонных лабораторных экспериментах (рис. 2). Воздействие стрессового фактора в течение 1 суток увеличило соотношение Fv/Fo по сравнению с контролем, что свидетельствует об активизации адаптационных процессов в ФСII. Засуха в течение 2 и 3 суток уменьшила параметры Fv/Fo листьев пшеницы до 2 и 1.5 соответственно (рис. 2), что может свидетельствовать о начале процессов разрушения ФСII и фотолизе воды в листьях растений [Li et al., 2006].

Параметр Φ_{FSII} описывает долю света, поглощённого хлорофиллами в комплексах ФСII,

поэтому он позволяет оценить скорость линейного транспорта электронов и общий фотосинтез [Maxwell, Johnson, 2000]. В проведённых экспериментах обработка растений 12% ПЭГ в течение 1 сут значительно увеличила параметр $Ф_{FSII}$, а значит и долю поглощенного света. В дальнейшем показатель $Ф_{FSII}$ колебался относительно контроля, что вероятно отражает протекание адаптационных процессов в листьях пшеницы в начальный период воздействия засухи.

Результаты экспериментов показали, что стресс не препятствовал достижению устойчивых значений Ft и не нарушил протекание фотосинтетических реакций листьев пшеницы (рис. 1). Параметр Ft требуется для вычисления соотношения Ft/Fo, отражающего водный статус растений [Goltsev et al., 2014]. Параметр Ft/Fo имеет отрицательную корреляцию со скоростью переноса электронов, усвоением углекислого газа и устьичной проводимостью. Тот факт, что воздействие ПЭГ на корни пшеница в течение 1 суток значительно увеличило соотношение Ft/Fo по сравнению с контролем (рис. 2) отражает процессы снижения скорости фотосинтеза и транспирации из-за стресс-индуцированного закрытия просвета устьичной щели. Влияние стрессового фактора на пшеницу в течение следующих двух суток несколько снижало параметры Ft/Fo по сравнению с контрольными растениями, что может быть связано с развёртыванием процессов адаптации фотосинтетического аппарата растений.

Коэффициент витальности (Rfd) указывает на взаимодействие зависимых от света и темновых реакций фотосинтеза [Goltsev et al., 2014]. Все изученные обработки не вызывали уменьшение значения Rfd ниже 2.5, из чего можно заключить, что листья пшеницы имели высокую фотосинтетическую активность (рис. 2). В начальный период стрессового воздействия засуха не разобщала зависимые от светового освещения и темновые реакции фотосинтеза.

При освещении светом адаптированных к темноте растений уровень флуоресценции хлорофилла в листьях постепенно начинает уменьшаться [Maxwell, Johnson, 2000]. Фотохимическое гашение происходит из-за индуцированной светом активации ферментов, участвующих в метаболизме углерода, открытии устьиц, увеличении скорости, с которой электроны транспортируются от ФСII. Коэффициенты фотохимического гашения qP и qL описывают долю открытых реакционных центров ФС II. Следует отметить, что антенны отдельных реакционных центров ФС II связаны, поэтому индуцированная светом энергия возбуждения передаётся от закрытых реакционных центров к соседним открытым. При воздействии засухи на растения пшеницы в течение 1-3 суток коэффициенты фотохимического гашения qP и qL были равны единице, а значит не наблюдалось закрытия реакционных центров из-за насыщения светособирающих комплексов листьев светом. Полученные результаты согласуются с литературными данными [Pompelli et al., 2022].

Показатель нефотохимического гашения (NPQ) и коэффициент нефотохимического гашения (qN) показывают эффективность защитного механизма растений за счёт преобразования избыточной энергии возбуждения светособирающих комплексов в тепло [Maxwell, Johnson, 2000]. Следует отметить, что исследованные растения были здоровы, поскольку значения параметров NPQ были в пределах 0.5-3.5. Известно, что засуха заметно снижает поток электронов в ЭТЦ, что в свою очередь приводит к фотоокислению [Gururaniet al.,2015] и увеличению параметра NPQ [Pompelli et al., 2022]. Полученные результаты (рис. 3) подтверждают литературные данные.

Индикатором стресс-индуцированных ограничений является коэффициент нефотохимического гашения (qN), который чувствителен к изменениям энергетического статуса хлоропластов вследствие закрытия устьиц, переключения CO_2-зависимого потока электронов на O_2-зависимый и понижения скорости преобразования энергии в ФСII. Обработка корней проростков пшеницы 12% ПЭГ в течение 1 суток снизила показатель qN (рис. 3), что указывает на активную работу адаптационных систем листьев пшеницы, которые стремятся не допустить нарушений процессов световой фазы фотосинтеза. Стрессовое воздействие на растения пшеницы в последующие двое суток увеличило коэффициент qN по сравнению с контролем, что является признаком появления нарушений в энергетическом статусе хлоропластов.

Обработка проростков пшеницы ПЭГ в течение 1 суток снижала параметр эффективного квантового выхода ФСII Y(II) (рис. 3), описывающего долю поглощённой световой энергии, далее преобразованную в энергию фотохимического разделения зарядов в реакционных центрах ФСII. Воздействие засухи в течение последующих двух суток практически не влияла на параметр Y(II).

Высокое значение параметра Y(NPQ) указывает на то, что плотность потока фотонов падающего света избыточна, но листья растений в этих условиях рассеивают полученную избыточную энергию возбуждения реакционных центров в безвредное тепло. В течение первых суток воздействия ПЭГ листья растений пшеницы увеличили параметр Y(NPQ) по сравнению с контролем (рис. 3), что указывает на индукцию

рассеивания листьями тепловой энергии, предотвращающей генерацию опасного количества АФК [Pompelli et al., 2022]. Засуха в течение следующих двух суток снизила значения Y(NPQ), что отражает включение других адаптационных механизмов растений пшеницы.

Параметр Y(NO) означает избыточную световую энергию, которая не рассеивается в окружающую среду в виде света и тепла. Воздействие ПЭГ на корни растений пшеницы несколько увеличило показатель Y(NO) (рис. 3), что отражает ослабление эффективности фотохимических механизмов регуляции преобразования энергии в листьях, а также наличие стресс-индуцированных потенциальных повреждений фотосинтезирующих тканей пшеницы.

Заключение

Полученные результаты позволяют заключить, что параметры Fo, Fm, Fv/Fo, qN и Y(NO) листьев пшеницы чувствительны к засухе, модулируемой 12% ПЭГ. Существуют различия в параметрах оценки эффективности фотосинтеза, полученные спустя 1 сутки стрессового воздействия и после обработки растений пшеницы ПЭГ в течение последующих двух суток. В первые сутки влияния засухи происходит активная индукция процессов адаптации фотосинтетического аппарата растений пшеницы, что отражается в параметрах Fo, Fv/Fo, Fv/Fm, Φ_{FSII}, qN и Y(NPQ). Спустя 2 и 3 суток воздействия стрессового фактора параметры, полученные с помощью флуориметра, указывают на нарушения эффективности использования солнечной энергии фотосинтетическим аппаратом листьев пшеницы. Исключениями стали параметры Ft/Fo и Y(II), которые имели иную динамику изменений. Спустя первые сутки воздействия дефицита воды на растения пшеницы соотношение Ft/Fo и параметр Y(II) указывали на снижение скорости фотосинтеза и транспирации, а также на уменьшение доли поглощённой и преобразованной световой энергии. В течение следующих двух суток влияния стрессового фактора на корни пшеницы параметры Ft/Fo и Y(II) отражали развёртывание процессов адаптации фотосинтетического аппарата растений и нормализацию поглощения света светособирающими комплексами.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России (номер государственной регистрации 122041400162-3).

Литература

1. Bednarczyk D., Aviv-Sharon E., Savidor A., Levin Y., Charuvi D. Influence of short-term exposure to high light on photosynthesis and proteins involved in photo-protective processes in tomato leaves // Environmental and Experimental Botany. 2020. V. 179, 104198. doi: 10.1016/j.envexpbot.2020.104198

2. Fatma M., Iqbal N., Sehar Z., Alyemeni M.N., Kaushik P., Khan N.A., Ahmad P. Methyl jasmonate protects the PS II system by maintaining the stability of chloroplast D1 protein and accelerating enzymatic antioxidants in heat-stressed wheat plants // Antioxidants. 2021. V. 10. 1216. doi: 10.3390/antiox10081216

3. Ghosh D., Mohapatra S., DograV. Improving photosynthetic efficiency by modulating non-photochemical quenching // Trends Plant Sci. 2023. V. 28(3). P. 264-266. doi: 10.1016/j.tplants.2022.12.016

4. Goltsev V.N., Kalaji M.H., Kouzmanova M.A., Allakhverdiev S.I. Variable and delayed chlorophyll a fluorescence – basics and application in plant sciences. Moscow–Izshevsk: Institute of Computer Sciences. 2014. 220 pp.

5. Gururani M.A., Venkatesh J., Tran L.S.P. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition // Molecular Plant. 2015. V. 8. P. 1304-1320. doi: 10.1016/j.molp.2015.05.005

6. Javadipour Z., Balouchi H., Movahhedi Dehnavi M., Yadavi A. Physiological responses of bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars to drought stress and exogenous methyl jasmonate // J. Plant Growth Regul. 2022. V. 41. P. 3433–3448. doi: 10.1007/s00344-021-10525-w

7. Li L.I., Pei-pol G.U.O., Baumz M., Grando S., Ceccarelli S. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley // ASC. 2006. V. 5(10). P. 751-757. doi: 10.1016/S1671-2927(06)60120-X

8. Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide // J.Exp.Bot. 2000. V. 51(345). P. 659-668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659

9. Muhammad I., Shalmani A., Ali M., Yang Q.H., Ahmad H., Li F.B. Mechanisms regulating the dynamics of photosynthesis under abiotic stresses // Front. Plant Sci. 2021. V. 11, 615942. doi: 10.3389/fpls.2020.615942

10. Pompelli M.F., Arrieta D.V., Rodríguez Y.Y.P. et al. Can chlorophyll a fluorescence and photobleaching be a stress signal under abiotic stress in *Vigna unguiculata* L.? // Sustainability. 2022. V. 14. 15503. doi: 10.3390/su142315503

11. Qiu X., Xu Y., Xiong B., Dai L., Huang S., Dong T., Sun G., Liao L., Deng Q., Wang X., Zhu J., Wang Z. Effects of exogenous methyl jasmonate on the synthesis of endogenous jasmonates and the regulation of photosynthesis in citrus // Physiol. Plantarum. 2020. V. 170. P. 398–414. doi: 10.1111/ppl.13170

12. Sommer S.G., Han E., Li X., Rosenqvist E., Liu F. The chlorophyll fluorescence parameter Fv/Fm correlates with loss of grain yield after severe drought in three wheat genotypes grown at two CO_2 concentrations // Plants. 2023. V. 12. 436. doi: 10.3390/plants12030436

13. Wang X., Li Q., Xie J., Huang M., Cai J., Zhou Q., DaiT., Jiang D. Abscisic acid and jasmonic acid are involved in drought priming-induced tolerance to drought in wheat // Crop J. 2021. V. 9(1). P. 120-132. doi: 10.1016/j.cj.2020.06.002

References

1. Bednarczyk D., Aviv-Sharon E., Savidor A., Levin Y., Charuvi D. Influence of short-term exposure to high light on photosynthesis and proteins involved in photo-protective processes in tomato leaves. *Environmental and Experimental Botany*. 2020. V. 179, 104198. doi: 10.1016/j.envexpbot.2020.104198

2. Fatma M., Iqbal N., Sehar Z., Alyemeni M.N., Kaushik P., Khan N.A., Ahmad P. Methyl jasmonate protects the PS II system by maintaining the stability of chloroplast D1 protein and accelerating enzymatic antioxidants in heat-stressed wheat plants. *Antioxidants*. 2021. V. 10. 1216. doi: 10.3390/antiox10081216

3. Ghosh D., Mohapatra S., DograV. Improving photosynthetic efficiency by modulating non-photochemical quenching. *Trends Plant Sci.* 2023. V. 28(3). P. 264-266. doi: 10.1016/j.tplants.2022.12.016

4. Goltsev V.N., Kalaji M.H., Kouzmanova M.A., Allakhverdiev S.I. Variable and delayed chlorophyll a fluorescence – basics and application in plant sciences. Moscow–Izshevsk: Institute of Computer Sciences. 2014. 220 pp.

5. Gururani M.A., Venkatesh J., Tran L.S.P. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. *Molecular Plant*. 2015. V. 8. P. 1304-1320. doi: 10.1016/j.molp.2015.05.005

6. Javadipour Z., Balouchi H., Movahhedi Dehnavi M., Yadavi A. Physiological responses of bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars to drought stress and exogenous methyl jasmonate. *J. Plant Growth Regul.* 2022. V. 41. P. 3433–3448. doi: 10.1007/s00344-021-10525-w

7. Li L.I., Pei-pol G.U.O., Baumz M., Grando S., Ceccarelli S. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *ASC*. 2006. V. 5(10). P. 751-757. doi: 10.1016/S1671-2927(06)60120-X

8. Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J.Exp.Bot*. 2000. V. 51(345). P. 659-668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659

9. Muhammad I., Shalmani A., Ali M., Yang Q.H., Ahmad H., Li F.B. Mechanisms regulating the dynamics of photosynthesis under abiotic stresses. *Front. Plant Sci*. 2021. V. 11, 615942. doi: 10.3389/fpls.2020.615942

10. Pompelli M.F., Arrieta D.V., Rodríguez Y.Y.P. et al. Can chlorophyll a fluorescence and photobleaching be a stress signal under abiotic stress in *Vigna unguiculata* L.? *Sustainability*. 2022. V. 14. 15503. doi: 10.3390/su142315503

11. Qiu X., Xu Y., Xiong B., Dai L., Huang S., Dong T., Sun G., Liao L., Deng Q., Wang X., Zhu J., Wang Z. Effects of exogenous methyl jasmonate on the synthesis of endogenous jasmonates and the regulation of photosynthesis in citrus. *Physiol. Plantarum*. 2020. V. 170. P. 398–414. doi: 10.1111/ppl.13170

12. Sommer S.G., Han E., Li X., Rosenqvist E., Liu F. The chlorophyll fluorescence parameter Fv/Fm correlates with loss of grain yield after severe drought in three wheat genotypes grown at two CO_2 concentrations. *Plants*. 2023. V. 12. 436. doi: 10.3390/plants12030436

13. Wang X., Li Q., Xie J., Huang M., Cai J., Zhou Q., DaiT., Jiang D. Abscisic acid and jasmonic acid are involved in drought priming-induced tolerance to drought in wheat. *Crop J.* 2021. V. 9(1). P. 120-132. doi: 10.1016/j.cj.2020.06.002