

## НЕФОТОХИМИЧЕСКОЕ ТУШЕНИЕ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА *a* КАК ИНДИКАТОР СОСТОЯНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ ПРИ АБИОТИЧЕСКОМ СТРЕССЕ

Н. Л. Пшибытко

УДК 633.161:58.036.1:577.355

<https://doi.org/10.47612/0514-7506-2023-90-1-67-73>

Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь;  
e-mail: pshybytko@bsu.by

(Поступила 22 сентября 2022)

Исследованы параметры флуоресценции хлорофилла *a* (Хл *a*) первых листьев семидневных проростков ячменя при воздействии повышенной температуры (40 °C, 3 ч) и водного дефицита (45 ч на 3 % растворе ПЭГ 6000). Показано, что потенциальный и эффективный квантовые выходыphotoхимических реакций фотосистемы II, коэффициенты photoхимического (*qP*) и нефотохимического (*qN*) тушения флуоресценции Хл *a* существенно не изменяются при воздействии данных стрессовых факторов. Высокая стрессочувствительность обнаружена для коэффициента энергозависимого тушения флуоресценции Хл *a* (*qE*), линейно связанного с градиентом  $H^+$  на тилакоидной мембране. Поскольку *qE* является интегральным показателем, зависящим от функционирования световой и темновой стадий фотосинтеза, данный параметр предложено использовать в качестве маркера стрессового состояния у растений на ранних стадиях.

**Ключевые слова:** флуоресценция хлорофилла *a*, нефотохимическое тушение, проростки *Hordeum vulgare*, повышенная температура, обезвоживание.

The parameters of chlorophyll *a* (Chl *a*) fluorescence of the primary leaves of 7-day-old barley seedlings under the impact of elevated temperature (40°C, 3 h) and water deficit (45 h in 3% PEG 6000) were studied. It was shown that the potential and effective quantum yields of photochemical reactions of photosystem II, the photochemical (*qP*) and non-photochemical (*qN*) quenching of Chl *a* fluorescence did not change significantly under these stress factors. High stress sensitivity was found for the coefficient of energy-dependent quenching of Chl *a* fluorescence (*qE*), related linearly with the magnitude of the  $H^+$  gradient across the thylakoid membrane. Since the *qE* value is an integral indicator dependent on the light and dark photosynthetic reaction, it is proposed to use this parameter as a marker of the stress state in the photosynthetic apparatus.

**Keywords:** chlorophyll *a* fluorescence, non-photochemical quenching, *Hordeum vulgare*, elevated temperature, dehydration.

**Введение.** Фотосинтез — важнейший процесс, лежащий в основе жизнеобеспечения как самих растений, так и гетеротрофных организмов. Он является единственным источником углерода, необходимого для роста и развития растений [1]. Поэтому поддержание высокой фотосинтетической активности — основа экологической и продовольственной безопасности. Фотосинтез относится к наиболее стрессочувствительным процессам у растений. Фотосинтетический аппарат претерпевает изменения даже при незначительных колебаниях параметров окружающей среды. Изменения фотосинтетической активности наблюдаются при воздействии таких стрессовых факторов, как повышенная освещенность [2, 3], засуха [4—6], засоление [5, 7], экстремальные температуры [8—10], дефицит

---

**NON-PHOTOCHEMICAL QUENCHING OF CHLOROPHYLL *a* FLUORESCENCE AS AN INDICATOR OF THE STATE OF A PLANT PHOTOSYNTHETIC APPARATUS UNDER ABIOTIC STRESS**

N. L. Pshybytko (Belarusian State University, Minsk, Belarus; e-mail: pshybytko@bsu.by)

питательных веществ [11], токсичные металлы [12, 13, 2], почвенная гипоксия [14, 15], UV-B-излучение [16, 17]. Исследование функционирования и адаптации фотосинтетического аппарата в стрессовых условиях важно как для формирования представлений о динамической локализации, организации и функционировании пигмент-белковых комплексов, электрон-транспортной цепи и ферментов темновой стадии фотосинтеза, так и для разработки способов диагностики стрессового состояния у растений на ранних стадиях.

Метод индукции флуоресценции хлорофилла (Хл) — наиболее эффективный способ тестирования состояния фотосинтетического аппарата неинвазивно. В интактных листьях высших растений флуоресценция Хл обусловлена испусканием квантов света только Хл *a*, так как пигменты-светосборщики, поглотив квант света, передают энергию электронного возбуждения на Хл *a* реакционных центров [18, 19]. При комнатной температуре большая часть флуоресценции зеленых листьев (~90 %) испускается пигментами фотосистемы 2 (ФС2) [20]. Свечение ФС1 ≤ 5 % при 720 нм и 1—2 % при 685 нм от общего выхода флуоресценции. После поглощения кванта света возбужденная молекула Хл *a* реакционного центра ФС2 может дезактивироваться различными путями: фотохимическим, излучательным и диссипационным [18]. Использование серии импульсов модулированной частоты высокой интенсивности на фоне постоянного освещения умеренной интенсивности позволяет оценить вклад “открытых” (фотосинтетически активных) и “закрытых” (фотосинтетически не активных и флуоресцирующих) реакционных центров ФС2. Метод PAM (pulse-amplitude-modulation) флуориметрии позволяет оценить поглощенную световую энергию, которая используется для осуществления фотохимических реакций и расходуется на безызлучательную тепловую диссипацию [18, 20]. Метод PAM-флуориметрии применим для измерения ряда характеристик фотосинтеза и широко используется для оценки стресс-индуцируемых нарушений электрон-транспортной цепи хлоропластов. Параметры флуоресценции Хл *a*, характеризующие непосредственно активность ФС2 (потенциальный и эффективный квантовые выходы ФС2, фотохимическое тушение флуоресценции Хл *a*), отличаются высокой чувствительностью к действию таких стрессовых факторов, как высокая освещенность [2, 3], повышенная температура [21, 22], засуха [4—6], засоленность [5, 7], дефицит питательных веществ [11].

В данной работе протестировано изменение параметров флуоресценции Хл *a* проростков ячменя при воздействии абиотических стрессовых факторов, существенно различающихся по природе воздействия — повышенной температуры и водного дефицита. Известно, что мишенью при воздействии повышенной температуры являются пигмент-белковые комплексы хлоропластов, в первую очередь ФС2 [23, 24]. Водный дефицит оказывает влияние на функционирование фотосинтетического аппарата посредством изменения микровязкости тилакоидных мембран [25]. В обоих случаях продемонстрировано, что наибольшей чувствительностью к действию стрессоров характеризуется нефотохимическое тушение флуоресценции Хл *a*, в особенности его так называемый энергозависимый компонент. Полученные закономерности обусловлены тем, что энергозависимое тушение является интегральным показателем функционирования электронных потоков в хлоропластах. В связи с этим данный показатель предложено использовать в качестве маркера стрессового состояния фотосинтетического аппарата на ранних стадиях.

**Эксперимент.** В качестве объектов исследования использовали семидневные проростки *Hordeum vulgare* L. сорта Гонар, выращенные на слое фильтровальной бумаги, увлажненной водопроводной водой при 21 °C, фотопериоде 16/8 ч (день/ночь) и освещенности 120 мкмоль · квант · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>. Тепловую обработку растений проводили в воздушном термостате ТС-80М-2 в течение 3 ч при 40 °C и постоянном освещении (120 мкмоль · квант · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>). Водный дефицит создавали в течение 45 ч при погружении корневой системы проростков в 3 %-ный раствор полиэтиленгликоля 6000 (Sigma), который позволял создать осмотический потенциал -0.28 МПа. Контролем служили растения такого же возраста, находящиеся 45 ч в условиях нормального водоснабжения. Флуоресценцию Хл *a* регистрировали на флуориметре Dual-PAM-100 (Walz, Германия) в интактных листьях растений после окончания воздействия стрессоров и темновой адаптации в течение 15 мин. Включение модулированного с низкой частотой (32 Гц) слабого света (650 нм, 0.04 мкмоль · квант · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>) индуцировало фоновую флуоресценцию ( $F_0$ ), а световой импульс ( $\lambda = 665$  нм) высокой интенсивности (3500 мкмоль · квант · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>) увеличивал квантовый выход флуоресценции до уровня  $F_m$ .

На основе кинетики флуоресценции Хл *a*, измеренной при комнатной температуре с применением периодических коротких насыщающих импульсов на фоне актиничного света интенсивностью 120 мкмоль · квант · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>, рассчитаны следующие показатели [19, 20]:

$$\begin{aligned}
 F_v/F_m &= (F_m - F_0)/F_m, \\
 \Phi_{\text{FC}2} &= (F_m' - F_t)/F_m', \\
 qP &= (F_m' - F_t)/(F_m' - F_0'), \\
 qN &= (F_m' - F_0)/F_m', \\
 \text{NPQ} &= (F_m - F_m')/F_m',
 \end{aligned}$$

где  $F_v/F_m$  — потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС2;  $F_v = F_m - F_0$  — переменная флуоресценция Хл *a*;  $F_0$  — минимальный квантовый выход флуоресценции Хл *a* адаптированного к темноте образца после включения света низкой интенсивности;  $F_m$  — максимальный квантовый выход флуоресценции Хл *a* образца, предварительно инкубированного в темноте, после вспышки насыщающего света;  $\Phi_{\text{FC}2}$  — эффективный квантовый выход фотохимических реакций ФС2;  $F_m'$  — максимальный квантовый выход флуоресценции Хл *a*, регистрируемый после применения вспышки насыщающего света на фоне действия актиничного света;  $F_t$  — квантовый выход флуоресценции Хл *a*, регистрируемый после включения актиничного света в течение времени  $t$ ;  $F_0'$  — квантовый выход флуоресценции Хл *a*, измеряемый на фоне действия света низкой интенсивности после вспышки насыщающего света;  $qP$  и  $qN$  — коэффициенты фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции Хл *a*; NPQ — коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции Хл *a* Штерна—Фольмера.

Статистическую обработку данных выполняли согласно [26] с помощью пакета статистического анализа программы Microsoft Excel 2019. Исследования проводили в 3—4 биологических и трехкратных аналитических повторяемостях. Результаты представлены в виде ( $M \pm SD$ ), где  $M$  — среднее арифметическое;  $SD$  — стандартное отклонение. Оценка достоверности различий измеряемых значений осуществлялась на основе парного  $t$ -критерия Стьюдента при уровне статистической значимости  $p < 0.01$ . Для дисперсионного анализа ANOVA применялся программный пакет SigmaPlot10.0.

**Результаты и их обсуждение.** На рис. 1 представлены параметры индукции флуоресценции Хл *a*, зарегистрированные в первых листьях семидневных проростков ячменя после темновой адаптации. Высокотемпературная обработка (40 °C, 3 ч) не влияет на максимальный уровень квантового выхода флуоресценции Хл *a*  $F_m$ , переменную флуоресценцию  $F_v$ , потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС2 ( $F_v/F_m$ ), эффективный квантовый выход фотохимических реакций ФС2 ( $\Phi_{\text{FC}2}$ ), коэффициенты  $qP$  и  $qN$  тушения флуоресценции Хл *a* (рис. 1, *a*). Изменений в данных параметрах не зарегистрировано и в случае водного дефицита проростков ячменя (45 ч на 3 %-ном

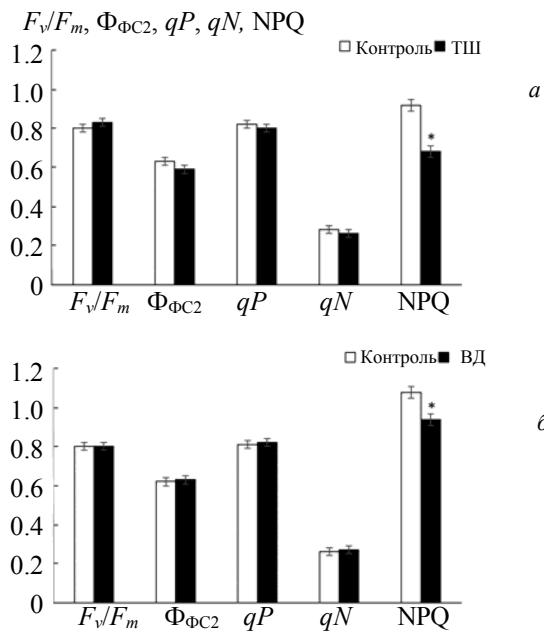


Рис. 1. Параметры индукции флуоресценции Хл *a* в контрольных и подвергшихся воздействию повышенной температуры (ТШ, 40 °C, 3 ч) (*a*) и обезвоживанию (ВД, 45 ч на 3 % растворе ПЭГ 6000) (*б*) проростках ячменя; для расчета достоверности отличий между группами проводился анализ на основе ANOVA-теста,  $p < 0.01$ ;  $n = 9$

растворе ПЭГ 6000) (рис. 1, б). Величина  $F_v/F_m$  отражает эффективность разделения зарядов между первичными донором и акцептором электронов  $P680^+$ Феофетин $^-$  в реакционном центре ФС2 [18]. Эффективный квантовый выход фотохимических реакций ФС2 характеризует состояние первичных донора и акцепторов электрона  $P680^+$ , Феофетин $^-$ ,  $Q_A^-$ , включая рекомбинацию зарядов в закрытых реакционных центрах ФС2 [27]. Фотохимическое тушение флуоресценции Хл  $a$  ( $qP$ ) возникает из-за окисления  $Q_A^-$  с участием ФС1 либо посредством альтернативных электронных потоков [28]. Полученные данные показывают, что воздействие повышенной температуры и обезвоживание проростков ячменя не влияют на протекание реакций разделения зарядов в реакционном центре ФС2, перенос электрона на участке первичного и вторичного хиноновых акцепторов ФС2.

Нефотохимическое тушение флуоресценции Хл  $a$  Штерна—Фольмера (NPQ) снижалось как после воздействия повышенной температуры, так и в результате обезвоживания в семидневных проростках ячменя (на  $26.1 \pm 2.2$  и  $13.0 \pm 0.4\%$ ;  $n = 9, \pm SD$ ) (рис. 1). В то же время величина  $qN$  в данных растениях не изменялась (рис. 1, б). Коэффициент  $qN$  описывает вклад нефотохимических процессов в тушение флуоресценции Хл  $a$  на основе концепции “открытых” и “закрытых” реакционных центров ФС2 [29, 30]. NPQ отражает отношение константы нефотохимического тушения к сумме констант всех путей диссипации энергии в мембране, включая флуоресценцию, фотохимию и тепловую диссипацию [20, 30], и характеризует концентрацию центров тушения флуоресценции Хл  $a$  в фотосинтетической антенне [30]. Поэтому изменение параметра NPQ при тепловом стрессе и обезвоживании растений может отражать нарушение процессов диссипации энергии электронного возбуждения хлорофилловых молекул в антенне ФС2 или светособирающем комплексе ФС2 (ССК2).

Причинами нефотохимического тушения флуоресценции Хл  $a$  являются изменение транстилакоидного градиента протонов, разобщение светособирающего комплекса (ССК) и ФС2, инактивация реакционных центров ФС2 вследствие фотоингибиции, образование зеоксантина, связывание субъединицы ФС2 PsbS и др. [20, 29—32]. Среди множества механизмов нефотохимического тушения метод РАМ-флуориметрии позволяет экспериментально выделить три компонента: “энергозависимое” тушение ( $qE$ ), вызванное внутритилакоидной ацидификацией во время светоиндцированного перемещения протонов вдоль мембранны; тушение, связанное с переходом фотосинтетических мембран из состояния 1 в состояние 2 ( $qT$ ) и регулируемое фосфорилированием ССК; тушение, обусловленное фотоингибицированием ( $qI$ ) [33—36].

На рис. 2 представлены результаты линейной экстраполяции линейных участков кинетических кривых темновой релаксации NPQ контрольных и подвергшихся стрессовым обработкам растений ячменя в полулогарифмических координатах Штерна—Фольмера. Компоненты нефотохимического тушения вычислены путем последовательной аппроксимации линейных участков и вычитанием их амплитуд из величины NPQ. Экстраполяция линейных участков проведена с достоверностью аппроксимации  $R^2 \geq 0.97$ ;  $NPQ = qE + qT + qI$ . Время полуспада быстро релаксирующего компонента  $qE$  в семидневных и девятидневных проростках  $8.5 \pm 0.7$  и  $6.0 \pm 0.5$  с (рис. 2, а и в). Следует учитывать, что в случае теплового шока анализировались растения семидневного возраста (рис. 2, а и б), в случае обезвоживания растения ячменя переносились на 3 % раствор ПЭГ 6000 в возрасте семи дней, а анализ проводился через 45 ч, т. е. в девятидневном возрасте (рис. 2, в и г). Стressовые обработки (повышенная температура и обезвоживание) сокращали время развития данного типа тушения флуоресценции Хл  $a$  на  $45.0 \pm 5.9$  и  $32.3 \pm 4.2\%$  (рис. 2). Время полуспада среднего компонента  $qT$  в первых листьях семидневных проростков ячменя  $87.2 \pm 3.1$  с, девятидневных  $36.9 \pm 3.3$  с. Стressовые обработки (повышенная температура и обезвоживание) несущественно влияли на время релаксации  $qT$ . Медленный компонент темновой релаксации NPQ  $qI$  характеризовался временем полуспада  $26.3 \pm 2.5$  мин, которое статистически достоверно не различалось для семи- и девятидневных проростков ячменя и в результате воздействия исследуемых стрессовых факторов (рис. 2).

Пересечение экстраполированных линейных участков с осью ординат позволяет определить вклад каждого индивидуального компонента в суммарное нефотохимическое тушение. Амплитуда высокоэнергетического тушения  $qE$  в результате тепловой обработки снижалась на  $41.0 \pm 3.9\%$  ( $n = 9, \pm SD$ ),  $qT$  — на  $25.0 \pm 1.8\%$  ( $n = 9, \pm SD$ ), вклад  $qI$  статистически достоверно не изменялся (рис. 3, а). Данные указывают на то, что после нагревания способность хлоропластов семидневных проростков ячменя формировать транстилакоидный протонный градиент снижается. Ранее было показано [37], что термоиндуцированное подавление линейного потока электронов в семидневных проростках ячменя происходит на акцепторной стороне ФС2 в результате снижения размера фотохимически активного пула пластохинонов. Снижение амплитуды  $qT$  указывает на перераспределение поглощен-

ной энергии света между фотосистемами. Поскольку  $qT$  обусловлено фосфорилированием ССК2 и его миграцией от ФС2 к слабо флуоресцирующей ФС1, снижение данного компонента может быть связано с термоиндуцированным разрушением ССК2 или ингибированием фосфатазы, дефосфорилирующей ССК2. В то же время тепловое воздействие не вызывало деградации фотосинтетических мембран в результате фотоингибиции, так как величина  $qI$  не изменялась.

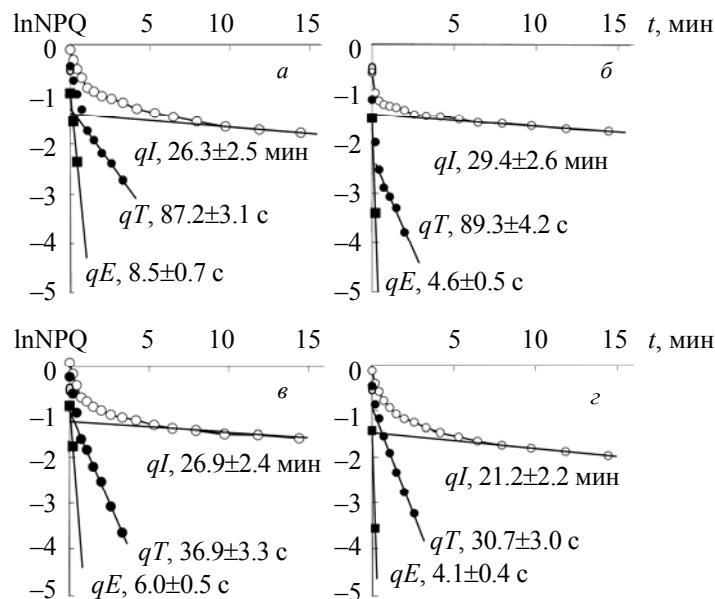


Рис. 2. Кинетика темновой релаксации нефотохимического тушения флуоресценции Хл *a* после освещения в течение 15 мин контрольных (*а*, *в*) и подвергшихся нагреванию (*б*) и обезвоживанию (*г*) проростков ячменя светом с интенсивностью 120 мкмоль · квант · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup> в полулогарифмических координатах ( $\ln\text{NPQ}$  (○));  $\ln(\text{NPQ} - qI)$  (●) и  $\ln(\text{NPQ} - qI - qT)$  (■), линии — линейная аппроксимация линейных участков; возле каждого компонента — его время полуспада ( $\tau_{1/2}$ ),  $M \pm SD$ ,  $n = 9$

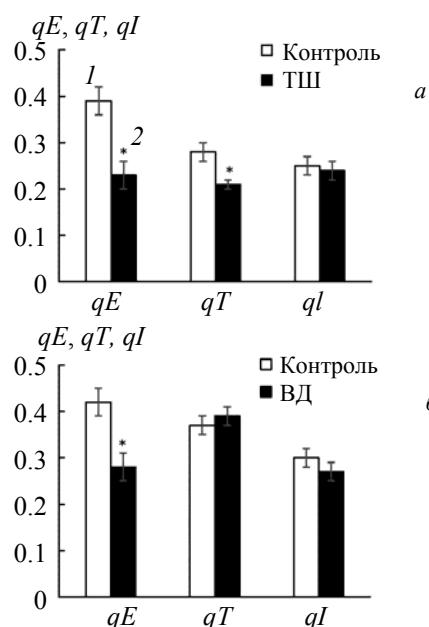


Рис. 3. Амплитуды компонентов нефотохимического тушения флуоресценции Хл *a* в контрольных и подвергшихся воздействию повышенной температуры (ТШ, 40 °С, 3 ч) (*а*) и обезвоживанию (ВД, 45 ч на 3 % растворе ПЭГ 6000) (*б*) проростках ячменя;  $p < 0.01$ ;  $n = 9$

Развитие водного дефицита снижало амплитуду быстрого компонента на  $33.30 \pm 2.8\%$  ( $n = 9$ ;  $\pm SD$ ) и не влияло на вклад  $qT$  и  $qI$  (рис. 3, б). Уменьшение  $qE$  указывает на снижение способности формировать  $\Delta pH$  на тилакоидной мембране при дегидратации, что, вероятно, связано с подавлением межсистемного электронного транспорта. Ранее было показано [38, 39], что при развитии водного дефицита в проростках ячменя происходит повышение микровязкости липидного бислоя тилакоидных мембран и подавление электронного транспорта на акцепторной стороне ФС2.

Таким образом, при воздействии стрессовых факторов различной природы — повышенной температуры и обезвоживания — наибольшей чувствительностью к стрессу отличалась величина энергозависимого тушения флуоресценции Хл *a* — быстро формирующегося компонента нефотохимического тушения флуоресценции Хл *a*. Это может быть обусловлено протекторной ролью энергозависимого тушения. Если хлорофилловые пигменты поглощают больше энергии, чем необходимо для синтеза АТФ и НАДФН, то происходит повышение концентрации  $H^+$  в люмене, и при снижении  $pH < 5.5$  включаются механизмы защиты ФС2 от фотоингибирования [31]. Энергозависимое тушение может происходить на уровне реакционного центра и в антенне [31, 40]. В первом случае увеличение концентрации протонов в люмене вызывает высвобождение ионов кальция из  $Mn_4\text{-Ca}$  кластера кислород-выделяющего комплекса и нарушение S-цикла [31]. При этом вторичный донор ФС2 Z теряет способность восстанавливать  $P680^+$ , происходит рекомбинация зарядов  $P680^+$  с  $Q_A^-$ , феофитином $^-$ , приводя к образованию синглетного ( $^1P680^*$ ) или триплетного ( $^3P680^*$ ) состояния первичного донора электронов [41]. Энергия возбуждения  $^1P680^*$  может испускаться в виде флуоресценции или передаваться обратно в антенну [31, 42]. Энергия возбуждения  $^3P680^*$  либо тушится  $\beta$ -каротином, либо передается в антенну [42];  $\beta$ -каротин может тушить  $^3P680^*$  непосредственно ( $^3P680^* + \beta\text{-каротин} \rightarrow P680 + ^3\beta\text{-каротин}^*$ ,  $^3\beta\text{-каротин}^* \rightarrow \beta\text{-каротин} + \text{тепло}$ ) либо через синглетный кислород ( $^3P680^* + ^3O_2 \rightarrow P680 + ^1O_2^*$ ,  $^1O_2^* + \beta\text{-каротин} \rightarrow ^3O_2 + ^3\beta\text{-каротин}^*$ ,  $^3\beta\text{-каротин}^* \rightarrow \beta\text{-каротин} + \text{тепло}$ ) [31]. При развитии высокоэнергетического тушения в антенне увеличивается концентрация ионов водорода в люмене, что может приводить к образованию димеров Хл *a*-Хл *a* [43] и активации ксантофиллового цикла, в ходе которого зеаксантин образуется из виолаксантина [44]. Тушение флуоресценции Хл *a* зеаксантином происходит по схеме  $^1\text{Хл } a^* + \text{зеаксантин} \rightarrow \text{Хл } a + ^1\text{зеаксантин}^*$ ,  $^1\text{зеаксантин}^* \rightarrow \text{зеаксантин} + \text{тепло}$  [44]. Таким образом, развитие энергозависимого тушения флуоресценции Хл *a* отражает активацию протекторных механизмов, направленных на предотвращение свободно-радикальных процессов в тилакоидных мембранах.

**Заключение.** Показано, что повышенная температура ( $40^\circ\text{C}$ , 3 ч) и обезвоживание (45 ч на 3 % растворе ПЭГ 6000) не влияют на потенциальный и эффективный квантовый выход фотохимических реакций фотосистемы 2, коэффициенты фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a* в семидневных проростках ячменя. Чувствительность к воздействию данных стрессовых факторов выявлена для коэффициента энергозависимого тушения флуоресценции хлорофилла *a*, линейно связанного с величиной градиента  $H^+$  на тилакоидной мембране. Поскольку формирование  $\Delta pH$  на тилакоидной мембране определяется функционированием всей электронно-транспортной цепи, включая обе фотосистемы, кислород-выделяющий комплекс и подвижные переносчики, а также системы синтеза и потребления АТФ и НАДФН, величина  $qE$  является интегральным показателем, зависящим от функционирования световой и темновой стадий фотосинтеза. Данный показатель может быть использован в качестве маркера состояния фотосинтетического аппарата на ранних стадиях развития стресса у высших растений.

- [1] B. Nowicka, J. Ciura, R. Szymanska, J. Kruk. *J. Plant. Physiol.*, **231** (2018) 415—433
- [2] F. Yang, S. Huang, R. Gao, W. Liu, T. Yong, X. Wang. *Field. Crop. Res.*, **155** (2014) 245—253
- [3] L. Feng, M. A. Raza, Z. Li, Y. Chen, M. H. B. Khalid, J. Du, W. Liu, X. Wu, C. Song, L. Yu, Z. Zhang, S. Yuan, W. Yang, F. Yang. *Front. Plant. Sci.*, **9** (2019) 1952
- [4] H. Griffiths, M. A. J. Parry. *Annu. Bot.*, **89** (2002) 801—802
- [5] M. M. Chaves, J. Flexas, C. Pinheiro. *Annu. Bot.*, **103** (2009) 551—560
- [6] M. C. Dias, W. Brüggemann. *Photosynthetica*, **48** (2011) 96—102
- [7] Z. Yang, J. L. Li, L. N. Liu, Q. Xie, N. Sui. *Front. Plant. Sci.*, **10** (2020) 1722
- [8] Y. Yamane, Y. Kashino, H. Koike, K. Satoh. *Photosynth. Res.*, **57** (1998) 51—59
- [9] B. Barnabás, K. Jäger, A. Fehér. *Plant. Cell. Environ.*, **31** (2008) 11—38
- [10] C.E. Bita, T. Gerats. *Front. Plant. Sci.*, **4** (2013) 273

- [11] **B. C. Posch, B. C. Kariyawasam, H. Bramley, O. Coast, R. A. Richards, M. P. Reynolds, O. K. Atkin.** *J. Exp. Bot.*, **70**, N 19 (2019) 5051—5069
- [12] **A. Baryla, P. Carrier, F. Franck, C. Coulomb, C. Sahut, M. Havaux.** *Planta*, **212** (2001) 696—709
- [13] **E. A. Lysenko, A. A. Klaus, N. L. Pshybytko, V. V. Kusnetsov.** *Photosynth. Res.*, **125** (2015) 291—303
- [14] **K. Yan, S. Zhao, M. Cui, G. Han, P. Wen.** *Plant. Physiol. Biochem.*, **125** (2018) 239—246
- [15] **J. Pan, R. Sharif, X. Xu, X. Chen.** *Front. Plant. Sci.*, **10** (2021) 627331
- [16] **P. Häder, M. Köfferlein, H. K. Seidlitz, F. Ghetti.** *J. Photochem. Photobiol. B: Biology*, **34**, N 1 (1996) 21—28
- [17] **S. Kataria, A. Jajoo, K. N. Guruprasad.** *J. Photochem. Photobiol. B: Biology*, **137** (2014) 55—66
- [18] **K. Rohacek, M. Bartak.** *Photosynthetica*, **37**, N 3 (1999) 339—363
- [19] **N. R. Baker.** *Annu. Rev. Plant. Biol.*, **59** (2008) 89—113
- [20] **G. H. Krause, E. Weis.** *Annu. Rev. Plant. Physiol. Mol. Biol.*, **42** (1991) 313—349
- [21] **T. Yamasaki, T. Yamakawa, Y. Yamane, H. Koike, K. Satoh, S. Katoh.** *Plant. Physiol.*, **128** (2002) 1087—1097
- [22] **Y. Marutani, Y. Yamauchi, Y. Kimura.** *Planta*, **236** (2012) 753—761
- [23] **Y. Yamamoto.** *Front. Plant. Sci.*, **7** (2016) 1136
- [24] **J. Essemene, M. Qu, H. Mi, X.-G. Zhu.** *Front. Plant. Sci.*, **7** (2016) 383
- [25] **J. A. Lauriano, F. C. Lidos, C. A. Carvalho, P. S. Campos, M. C. Matos.** *Photosynthetica*, **38**, N 1 (2000) 7—12
- [26] **П. Ф. Рокицкий.** Биологическая статистика, Минск, Вышэйшая школа (1973)
- [27] **V. V. Klimov, V. A. Klevanik, V. A. Shuvalov, A. A. Krasnovsky.** *FEBS Lett.*, **82**, N 3 (1977) 183—186
- [28] **A. Laisk, V. Oja, B. Rasulov.** *Plant. Physiol.*, **115**, N 2 (1997) 803—815
- [29] **P. H. Lambrev, Y. Miloslavina, P. Jahns, A. R. Holzwarth.** *Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Bioenergetics*, **1817**, N 5 (2012) 760—769
- [30] **A. V. Ruban.** *Plant. Physiol.*, **170**, N 4 (2016) 1903—1916
- [31] **P. Pospisil.** *Photosynthetica*, **34**, N 3 (1997) 343—355
- [32] **C. Külheim, J. Ågren, S. Jansson.** *Science*, **297** (2002) 91—93
- [33] **R. G. Walters, P. Horton.** *Photosynth. Res.*, **27**, N 2 (1991) 121—133
- [34] **P. Jahns, A. R. Holzwarth.** *Biochim. Biophys. Acta*, **1817**, N 1 (2012) 182—193
- [35] **A. V. Ruban, E. H. Murchie.** *Biochim. Biophys. Acta*, **1817**, N 7 (2012) 977—982
- [36] **J. D. Rochaix.** *Annu. Rev. Plant. Biol.*, **65** (2014) 287—309
- [37] **N. Pshybytko, J. Kruk, L. Kabashnikova, K. Strzalka.** *Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Bioenergetics*, **1777**, N 11 (2008) 1393—1399
- [38] **Н. Л. Пшибытко, Л. Н. Калитухо, Л. Ф. Кабашникова.** *Физиол. растений*, **50**, № 1 (2003) 51—58
- [39] **Н. Л. Пшибытко, Л. Н. Калитухо, Н. Б. Жаворонкова, Л. Ф. Кабашникова.** *Биол. мембранны*, **20**, N 2 (2003) 121—127
- [40] **N. G. Bukhov, U. Heber, C. Wiese, V. A. Shuvalov.** *Planta*, **212**, N 5-6 (2001) 749—758
- [41] **D. V. Yanykin, A. A. Khorobrykh, S. A. Khorobrykh, N. L. Pshybytko, V. V. Klimov.** *Photosynthesis Res.*, **117**, N 1-3 (2013) 367—374
- [42] **U. Schreiber, C. Neubauer.** *Photosynth. Res.*, **25**, N 3 (1990) 279—293
- [43] **A. V. Ruban, D. Rees, A. A. Pascal, P. Horton.** *Biochim. Biophys. Acta*, **1102**, N 1 (1992) 39—44
- [44] **P. Muller, X. P. Li, K. K. Niyogi.** *Plant. Physiol.*, **125**, N 4 (2001) 1558—1566