

## ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ ДЕСТРУКЦИИ ТУБУЛИНОВОГО ЦИТОСКЕЛЕТА

© 2020 г. И.Ю. Макеева, Т.И. Пузина

Орловский государственный университет имени И.С. Тургенева, 302026, Орел, ул. Комсомольская, 95

E-mail: makeevainna@inbox.ru

Поступила в редакцию 29.11.2019 г.

После доработки 28.05.2020 г.

Принята к публикации 02.06.2020 г.

Изучено влияние колхицина – деструктурирующего агента тубулинового цитоскелета – на параметры флуоресценции хлорофилла, реакцию Хилла, нециклическое фотофосфорилирование и реакцию перекисного окисления липидов у *Solanum tuberosum*, выращенных в почвенной культуре в условиях вегетационного домика. Деструкция микротрубочек увеличила содержание гидроперекисей жирных кислот липидов – первичного продукта перекисного окисления липидов, изменила параметры флуоресценции: увеличила  $F_0$ , снизила  $F_m$  и максимальную квантовую эффективность ФС II ( $F_v/F_m$ ), повысила диссипацию энергии электронного возбуждения в тепло. Одновременно выявлено уменьшение скорости реакции Хилла и интенсивности процесса нециклического фотофосфорилирования. Полученные в работе результаты обсуждаются в связи с нарушением целостности мембран хлоропластов, изменением параметров флуоресценции хлорофилла при действии колхицина, а также с ранее полученными нами данными по изменению содержания и соотношения фитогормонов в листьях картофеля в условиях деструкции микротрубочек.

*Ключевые слова:* флуоресценция хлорофилла, фотохимическая активность хлоропластов, нециклическое фотофосфорилирование, перекисное окисление липидов, тубулиновый цитоскелет, колхицин, картофель.

DOI: 10.31857/S0006302920050075

Одним из направлений современной фотобиологии является изучение состояния фотосинтетического аппарата растений в стрессовых условиях [1–4]. При этом основное внимание исследователи уделяют изменению фотохимических реакций в процессе фотосинтеза в ответ на действие неблагоприятных факторов. Однако любой ответ растения на стресс начинается с физико-химических реакций [5]. Поэтому при оценке физиологического состояния растений важно использовать биофизические методы. Одним из таких методов является индукция флуоресценции. Ее параметры все чаще применяются при мониторинге действия стрессовых условий на растительный организм [2, 6].

Для объективного анализа работы фотосинтетического аппарата растений и его реакции на стрессовое воздействие необходимо сопоставлять параметры флуоресценции с интенсивностью энергии квантов света, которые были использованы на фотохимическую работу, в частности на

процесс фотофосфорилирования. Это позволит расширить наши знания о фотосинтетических процессах в условиях стресса, изучаемых как на уровне целого листа, так и на уровне хлоропластов.

Мишенью стрессовых воздействий наряду с белками и нуклеиновыми кислотами являются клеточные мембраны. Известно, что элементы цитоскелета образуют с мембранами цитоскелет-мембранный континуум [7]. Поэтому их структурное состояние, по-видимому, является важным условием, необходимым для протекания мембранных процессов. Так, в работе [8] было показано, что деструкция микротрубочек оризалином или колхицином нарушала транспорт аквапоринсодержащих везикул, изменяла структуру аквапоринов – водных каналов, регулирующих трансмембранный поток воды, а также снижала водоудерживающую способность, являющуюся показателем термодинамического состояния воды в клетке. Было выявлено, что ингибиторы тубулинового цитоскелета препятствуют открытию устьиц на свету у *Vicia faba*, что может

Сокращения: ПОЛ – перекисное окисление липидов, ФС II – фотосистема II.

затруднять поступление  $\text{CO}_2$  [9]. В работе [10] показано значительное снижение общего дыхания и активности цитохромного пути транспорта электронов, но увеличение цианидрезистентного пути при обработке проростков пшеницы колхицином. Другой антимиотрубочковый агент — оризалин — изменял форму и ультраструктуру митохондрий, они становились округлыми и имели меньшее количество крист. Деполимеризация микротрубочек нарушала белоксинтезирующий аппарат в клетках мезофилла листьев и в корнях пшеницы, а именно, вызывала распад полисом, что приводило к снижению содержания растворимых белков [11]. По данным работы [12], амипрофосметил — специфический деструктор микротрубочек — останавливал митоз у каллуса корней гусяной травки. Нарушение тубулинового цитоскелета динитроанилиновыми деструкторами вызывало увеличение диаметра кончиков корней пшеницы из-за появления луковичеобразных утолщений — свэллингов [13]. По мнению авторов работы [14], дезорганизация кортикальных микротрубочек приводит к «расшатыванию» рецепторной системы плазмалеммы и изменению эффективности гормонального сигнала с участием  $\text{Ca}^{2+}$ -сигнальной системы. Имеются сведения, что от структурного состояния микротрубочек зависит как транспорт белка-рецептора ауксина (ABP1), так и латеральный транспорт данных фитогормонов [15]. Информация о зависимости фотосинтетической деятельности растений от целостности элементов цитоскелета крайне ограничена. Ранее мы показали, что цитохалазин Б — деполимеризатор актинового цитоскелета — оказывает негативное воздействие на процесс фотофосфорилирования у *Solanum tuberosum* [16]. Сведений о зависимости световых реакций фотосинтеза от структурного состояния тубулинового цитоскелета в литературе не найдено. Имеются лишь указания [17, 18] о действии деструкторов микротрубочек амипрофосметила и колхицина на движение и ориентацию хлоропластов у водорослей *Dichotomosiphon tuberosus* и *Vaucheria terrestris*, что может иметь значение для регуляции процесса фотосинтеза.

Целью нашей работы было исследование некоторых параметров флуоресценции хлорофилла, реакции Хилла, интенсивности процесса фотофосфорилирования, реакции перекисного окисления липидов (ПОЛ) в условиях деструкции микротрубочек колхицином.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследований были растения картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта «Жуковский ранний» селекции ФИЦ картофеля имени А.Г. Лорха (Коренёво Московской области). Рас-

тения выращивали в почвенной культуре в условиях вегетационного домика на агробиостанции Орловского государственного университета имени И.С. Тургенева. Для почвенной культуры использовали серую лесную среднесуглинистую почву. В сосуде с 10 кг почвы выращивали одно растение, поддерживая влажность почвы на уровне 60% от полной влагоемкости. В период закладки опытов в почву вносили оптимальные количества азота, фосфора и калия в количестве соответственно 230, 70, 310 мг элемента на 1 кг почвы.

Деструкцию тубулинового цитоскелета проводили через 15 сут после появления всходов путем двукратного опрыскивания растения (с интервалом 6 ч) раствором алкалоида трополонового ряда колхицина (Fluka, Швейцария) в концентрации 1 мМ. Известно, что в этой концентрации колхицин связывается с гетеродимером тубулина и предотвращает его полимеризацию, а также вызывает быструю разборку микротрубочек [7]. Контрольные растения опрыскивали водой.

Регистрацию параметров флуоресценции листьев седьмого яруса срединной формации у интактных растений проводили по методике, описанной в работе [19], с использованием портативного прибора MINI-PAM (Walz, Германия). Перед измерением листья были адаптированы к темноте. Математическую обработку данных осуществляли с помощью приложения CXSTAT к компьютерной программе Excel.

Фотохимическую активность изолированных хлоропластов определяли по количеству восстановленного на свету феррицианида калия [20]. Среда выделения хлоропластов содержала 0.35 М NaCl и 0.05 М трис-НСl-буфер (рН 8.0). Гомогенат фильтровали и дважды центрифугировали при 2000 и 8000 об/мин. Хлоропласты, полученные по данной методике, по степени интактности относятся к классу С. После ресуспендирования в 0.035 М NaCl с 0.05 М трис-НСl-буфером (рН 8.0) суспензию хлоропластов с 0.002 М  $\text{K}_3[\text{Fe}(\text{CN})_6]$  помещали в бюксы. Суспензия хлоропластов была эквивалентна 0.05–0.10 мг хлорофилла. Часть бюксов выставляли на свет (белый свет, интенсивность освещения 340 мкмоль фотонов  $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ ) в специально смонтированную установку с охлаждением (18°C), другую часть бюксов держали в темноте. Экспозиция составляла 10 мин. Реакцию гасили 5%-й трихлоруксусной кислотой. Оптическую плотность измеряли на фотометре КФК-3-01 (ЗОМЗ, Россия) при длине волны 420 нм.

Интенсивность нециклического фотофосфорилирования изолированных хлоропластов определяли по убыли неорганического фосфата [20]. Среда инкубации содержала: 12.5 мкмоль трис-НСl-буфер (рН 7.8), 3.5 мкмоль  $\text{K}_3[\text{Fe}(\text{CN})_6]$ ,

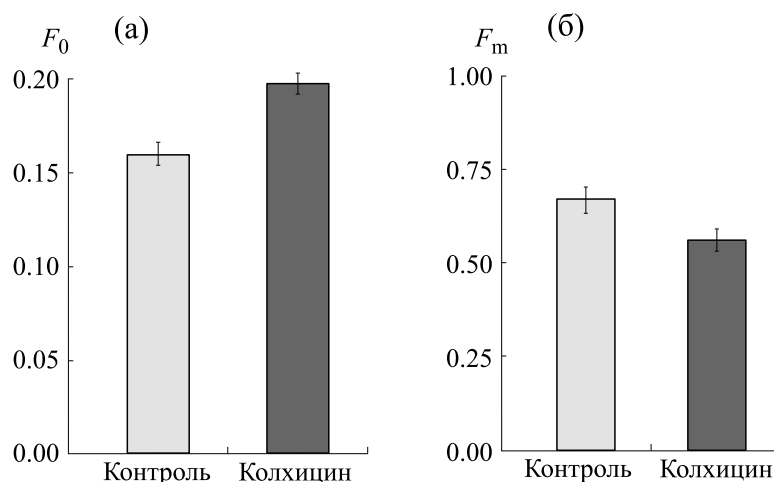


Рис. 1. Влияние колхицина на начальную (а) и максимальную (б) флуоресценцию.

3.5 мкмоль NaCl, 5 мкмоль  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ , 5 мкмоль АДФ, 2.5 мкмоль  $\text{MgCl}_2$ . Суспензия хлоропластов была эквивалентна 0.07–0.14 мг хлорофилла. Инкубацию начинали путем включения света (интенсивность освещения 340 мкмоль фотонов  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), она проходила в течение 10 мин на расстоянии 20 см от лампы, при температуре 18–20°C. Реакцию гасили 5%-й трихлоруксусной кислотой.

Содержание фосфора определяли на полуавтоматическом мультикиветном спектрофотометре Clima MC-15 (RAL, Испания) при  $\lambda = 340$  нм по реакции с молибдатом в кислой среде с образованием фосфомолибдатного комплекса. Использовали реактивы фирмы BioSistemas (Испания)

Содержание гидроперекисей жирных кислот липидов оценивали по реакции их взаимодействия с роданистым аммонием [21]. Навеску листьев растирали в 0.1 М буферном растворе трис-HCl (pH 7.6), содержащем 0.35 М NaCl, затем в течение 1 мин центрифугировали при 2000 об/мин. К осаденному белку добавляли 0.4 мл 50%-го раствора трихлоруксусной кислоты, фильтровали и доводили объем экстракта до 10 мл этанолом. Затем добавляли концентрированную HCl и 5%-й раствор соли Мора в 3%-й HCl. Пробу интенсивно встряхивали и приливали 20%-й раствор роданистого аммония. Через 10 мин определяли оптическую плотность раствора при  $\lambda = 480$  нм.

Для анализов отбирали листья растений средней формации через 7 сут после обработки колхицином. На рисунках представлены средние арифметические из пяти-десяти биологических повторностей и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность пятикратная. Достоверность результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента, считая достоверными различия

при уровне доверительной вероятности выше 0.95.

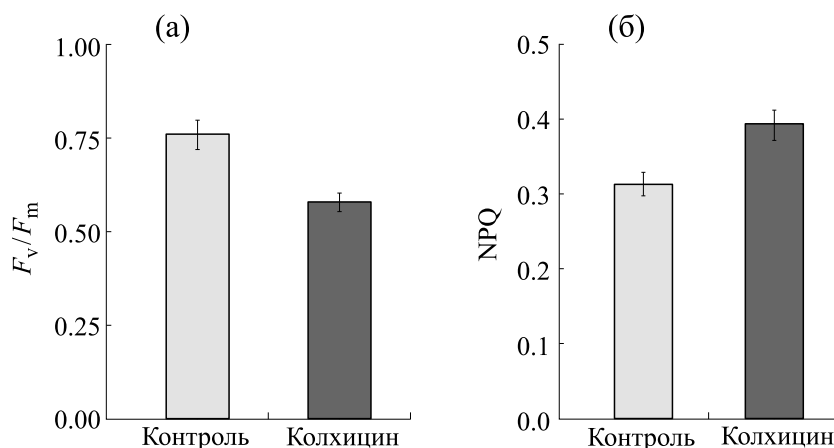
## РЕЗУЛЬТАТЫ

Обработка растений картофеля 1 мМ раствором колхицина на 20% повысила начальную флуоресценцию  $F_0$  (рис. 1), которая характеризует уровень флуоресценции хлорофилла в условиях, когда все реакционные центры фотосистемы II находятся в «открытом» рабочем состоянии, и является индикатором энергетических потерь при переходе энергии возбуждения в антенне и от антенны к реакционному центру фотосистемы II (ФС II) [3, 22]. Максимальная флуоресценция хлорофилла  $F_m$  несколько снизилась (на 16%). Это означает, что не все акцепторы электронов ФС II полностью восстановлены, и растение находится в состоянии стресса [3].

Расчет максимальной квантовой эффективности ФС II ( $F_v/F_m$ ) показал уменьшение данного параметра флуоресценции на 23% в варианте с колхицином (рис. 2). Одновременно отмечено увеличение на 25% нефотохимического тушения флуоресценции, связанного с тепловыми потерями в фотосинтезе.

Фотосинтетическую активность растений оценивают не только по параметрам флуоресценции хлорофилла на уровне целого листа, но и по интенсивности фотохимических реакций, в частности реакции Хилла. Так, полученные результаты (рис. 3) свидетельствуют о существенном снижении (в 1.8 раза) под влиянием колхицина скорости восстановления акцептора электронов феррицианида калия.

Процесс переноса электронов по электрон-транспортной цепи хлоропластов обычно сопряжен с синтезом АТФ. Определение интенсивно-



**Рис. 2.** Влияние колхицина на максимальную квантовую эффективность ФС II (а) и нефотохимическое тушение флуоресценции (б).

сти процесса фотофосфорилирования в нециклическом потоке электронов выявило уменьшение в 1.7 раза утилизации неорганического фосфата при деструкции микротрубочек колхицином (рис. 3). Это сопровождалось повышением содержания фосфора в листьях на 28%.

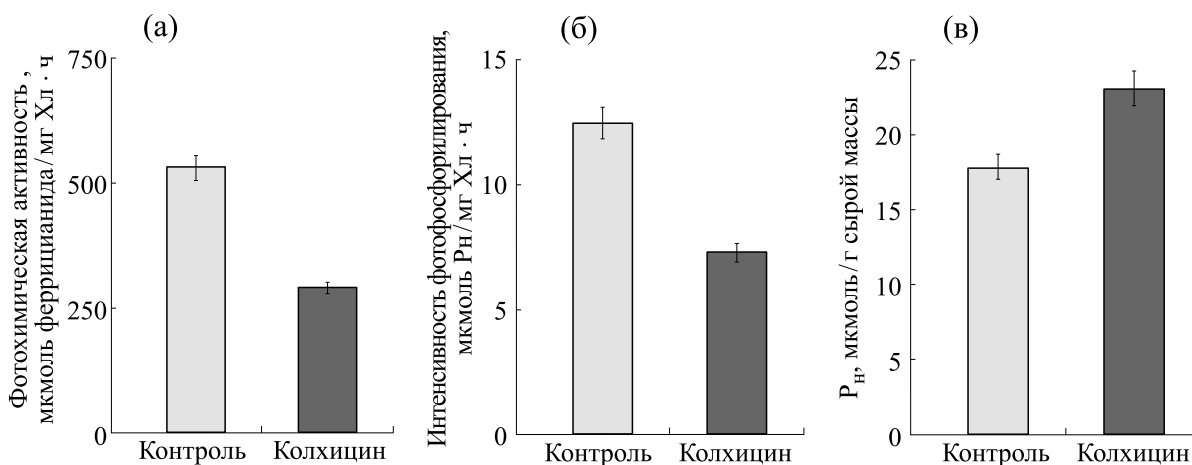
Определение целостности мембран по первичным продуктам ПОЛ свидетельствует о накоплении гидроперекисей жирных кислот липидов под влиянием колхицина. Их содержание в листьях увеличилось на 27% (рис. 4).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенное исследование показало, что действие колхицина на тубулиновый цитоскелет является фармакологическим стрессом, о чем свидетельствует накопление гидроперекисей жирных кислот липидов — первичных продуктов

ПОЛ. Как известно, активизация реакций ПОЛ связана с нарушением в работе антиоксидантной системы. Вместе с тем практически отсутствуют экспериментальные доказательства взаимосвязи активности антиоксидантной системы и состояния цитоскелета. Ранее нами выяснено, что деструкция микротрубочек снижает активность пероксидазы на фоне резкого падения уровня фитогормонов ауксинов и соотношения индолилуксусной и абсцизовой кислот в листьях картофеля [23]. Отметим, что в литературе имеются сведения, касающиеся действия отдельных групп экзогенных фитогормонов на экспрессию генов антиоксидантных ферментов [24].

Следует заметить, что фитогормоны влияют не только на работу антиоксидантной системы и реакции ПОЛ, но и на процесс фотосинтеза. В литературе накоплен большой экспериментальный материал, касающийся стимулирующего влияния



**Рис. 3.** Влияние колхицина на фотохимическую активность хлоропластов (а), нециклическое фотофосфорилирование (б) и содержание фосфора в листьях растений картофеля (в).

цитокининов на содержание основного фотосинтетического пигмента — хлорофилла [25]. Сведения о влиянии ауксинов на содержание хлорофилла противоречивы и весьма малочисленны [26]. При определении потенциальных возможностей фотосинтетического аппарата все чаще прибегают к характеристике функциональной активности хлоропластов на уровне световых реакций и их регуляции [5]. Имеются данные, показывающие влияние экзогенных фитогормонов на реакцию Хилла. При этом отмечается неоднозначное действие цитокининов, стимулирование под влиянием ауксинов и отсутствие эффекта при обработке абсцизовой кислотой [27, 28]. Наши предыдущие исследования свидетельствуют о зависимости нециклического фотофосфорилирования от эндогенного содержания ауксинов в листьях картофеля [29]. Ингибирование синтеза АТФ в хлоропластах отмечено при действии абсцизовой кислоты [27].

Интегральным показателем фотосинтетической деятельности растений является интенсивность ассимиляции  $\text{CO}_2$ . В большинстве работ отмечается стимулирующее действие ауксинов, гиббереллинов, цитокининов и ингибирующее — абсцизовой кислоты на усвоение растениями  $\text{CO}_2$  [25, 30]. В наших ранних исследованиях [31] выявлено, что максимальная ассимиляция  $^{14}\text{CO}_2$  в фазе бутонизации растений картофеля соответствовала наибольшему содержанию индолилуксусной кислоты. Ряд авторов связывает действие фитогормонов на усвоение  $\text{CO}_2$  с регуляцией работы устьичного аппарата, а также с активностью ключевого фермента цикла Кальвина — рибулозобисфосфаткарбоксилазы [25, 30, 32].

В литературе имеются некоторые сведения о влиянии экзогенных фитогормонов на параметры флуоресценции хлорофилла. В частности, показано, что обработка проростков ячменя абсцизовой кислотой в условиях гипертермии увеличивала  $F_0$  [33], но снижала  $F_v/F_m$  у *Ceratotherca triloba* в условиях засухи [34]. Вместе с тем в условиях засухи абсцизовая кислота повышала  $F_v/F_m$  в листьях батата [35]. Увеличение  $F_v/F_m$  выявлено при обогащении проростков томатов гиббереллином в условиях дефицита света [36]. Экзогенное применение 24-эпибрассинолида увеличивало скорость потока электронов у сои в условиях водного дефицита [37].

Полученные в настоящей работе результаты по параметрам флуоресценции хлорофилла в варианте с разрушенным тубулиновым цитоскелетом, в частности, снижение  $F_m$  и  $F_v/F_m$ , а также увеличение нефотохимического тушения флуоресценции (рис. 1 и 2) свидетельствуют об изменении функциональной активности фотосинтетического аппарата. Уменьшение  $F_v/F_m$

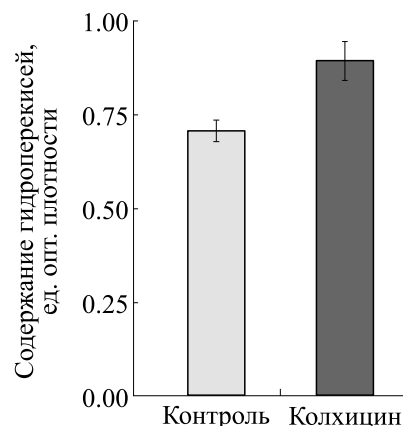


Рис. 4. Влияние колхицина на содержание гидроперекисей жирных кислот липидов в листьях растений картофеля.

означает, что перед измерением растение было подвергнуто влиянию стресса [3]. В исследованиях, проведенных на растениях картофеля в условиях засухи [38], также отмечено снижение данного параметра. На других видах растений в условиях действия абиотических и биотических стрессоров выявлены аналогичные изменения в максимальной квантовой эффективности ФС II [39, 40].

Изменения показателей флуоресценции хлорофилла происходили в условиях нарушения целостности мембран хлоропластов, о чем свидетельствует накопление первичных продуктов ПОЛ (рис. 4). Как уже отмечалось, разрушающие агенты микротрубочек существенно изменяют процессы, происходящие на мембранах, в том числе и связанные с транспортом электронов. Нарушение целостности тубулинового цитоскелета негативно сказалось на фотохимической активности изолированных хлоропластов и на процессе нециклического фотофосфорилирования (рис. 3). Это может быть следствием деградации мембран хлоропластов, изменения флуориметрических показателей хлорофилла, а также нарушений в фитогормональной системе. Известно, что фитогормоны, как эндогенные регуляторы роста и развития растений, во многом определяют интенсивность реакций световой фазы фотосинтеза [27–29].

Вопрос участия элементов цитоскелета в формировании гормонального статуса растений остается до сих пор открытым. Имеющиеся в литературе сведения не позволяют объяснить механизм действия элементов цитоскелета на содержание фитогормонов. Можно лишь отметить, что снижение уровня ауксинов в листьях, возможно, связано с нарушением транспорта данного фитогормона и его рецепторов [15]. Показано также, что разборка тубулинового цитоскелета влияет на

экспрессию генов биосинтеза гиббереллина и абсцизовой кислоты [41]. Ранее опубликованные данные наших исследований [23] показывают существенное изменение содержания и соотношения фитогормонов в листьях картофеля при деструкции микротрубочек колхицином, а именно снижение количества индолилуксусной кислоты и зеатина, увеличение содержания абсцизовой кислоты и неизменный уровень гибберелловой кислоты.

Полученные в работе результаты позволяют заключить, что деструкция тубулинового цитоскелета колхицином способствует накоплению гидроперекисей жирных кислот липидов – первичных продуктов ПОЛ, изменяет параметры флуоресценции хлорофилла – уменьшает  $F_v/F_m$  и увеличивает нефотохимическое тушение флуоресценции, что указывает на нарушение функционирования электрон-транспортной цепи хлоропластов. Полученные нами ранее экспериментальные данные по изменению гормонального статуса листьев растений картофеля в условиях деструктурированных микротрубочек [23] позволяют полагать, что снижение интенсивности фотохимической активности хлоропластов и процесса нециклического фотофосфорилирования в варианте с колхицином может быть связано не только с нарушением целостности мембран и изменением параметров флуоресценции хлорофилла, но и с изменением содержания и соотношения фитогормонов.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. N. R. Baker, *Annu. Rev. Plant Biol.* **59**, 89 (2008).
2. В. С. Лысенко, Т. В. Вардуни, В. Г. Соьер и В. П. Краснов, *Фундаментальные исследования* **4**, 112 (2013).
3. В. Н. Гольцев, Х. М. Каладжи, М. Паунова и др., *Физиология растений* **63** (6), 881 (2016).
4. В. Н. Попов, О. В. Антипина, А. А. Селиванов и др., *Физиология растений* **66** (1), 73 (2019).
5. А. Б. Рубин, *Принципы организации и регуляции первичных процессов фотосинтеза. LV Тимирязевские чтения* (ОНТИ ПНЦ РАН, Пущино, 1995).
6. J. Flexas, J. M. Escalona, S. Evain, et al., *Physiol. Plantarum* **114** (2), 231 (2002).
7. А. Фултон, *Цитоскелет. Архитектура и хореография клетки* (Мир, М., 1987).
8. Л. П. Хохлова, Э. Палих и О. В. Олиневич, *Цитология* **39** (4–5), 294 (1997).
9. M. Fukuda, S. Hasezawa, N. Asai, et al., *Plant Cell Physiol.* **39**, 80 (1998).
10. Й. Р. Абдрахимова, Ф. А. Абдрахимов, А. Ф. Абдрахманова и др., *Физиология растений* **50** (5), 653 (2003).
11. О. А. Тимофеева, Л. Д. Гараева, Ю. Ю. Чулкова и др., *Физиология растений* **55** (3), 368 (2008).
12. А. Ю. Ныпорко, А. И. Емец, Л. А. Климкина и др., *Физиология растений* **49** (3), 459 (2002).
13. Л. П. Хохлова и М. В. Макарова, *Ученые записки Казанского государственного университета. Естественные науки* **148** (3), 65 (2004).
14. Л. П. Хохлова и Ю. Ю. Невмержицкая, *Ученые записки Казанского государственного университета. Естественные науки* **153** (2), 147 (2011).
15. R. Godbole, W. Michalke, P. Nick, et al., *Plant Biol.* **2**, 176 (2000).
16. Т. И. Пузина, В. Л. Ланцев и Н. С. Власова, *Ученые записки Орловского государственного университета. Серия: Естественные, технические и медицинские науки* **5**, 228 (2011).
17. T. Maekawa, I. Tsutsui, and R. Nagai, *Plant Cell Physiol.* **27** (5), 837 (1986).
18. F. Takahashi, T. Hishinuma, and H. Kataoka, *Plant Cell Physiol.* **42** (3), 274 (2001).
19. W. Bilger, U. Schreiber, M. Bock, *Oecologia* **102**, 425 (1995).
20. В. Ф. Гавриленко и Т. В. Жигалова, *Большой практикум по фотосинтезу* (Академия, М., 2003).
21. Л. А. Романова и И. Д. Стальная, *Современные методы в биохимии* (Медицина, М., 1977).
22. N. R. Baker and E. Rosenquist, *J. Exp. Bot.* **55**, 1607 (2004).
23. Т. И. Пузина, Н. С. Власова, И. Ю. Макеева и др., *Цитология* **58** (7), 555 (2016).
24. L. M. Guan and J. G. Scandalios, *Physiol. Plantarum* **114**, 288 (2002).
25. И. И. Чернядьев, *Прикладная биохимия и микробиология* **29** (5), 644 (1993).
26. Л. П. Жданова и Т. Б. Корягина, *Физиология растений* **44** (2), 242 (1997).
27. Т. Е. Кренделева, А. В. Макеев и А. Т. Мокроносов, *Физиология растений* **34** (5), 988 (1987).
28. J. Catsky, J. Pospisilova, I. Machackova, et al., *Biol. Plantarum* **35**, 393 (1993).
29. Т. И. Пузина, И. Г. Кириллова и Н. И. Якушкина, *Докл. РАСХН* **6**, 29 (1998).
30. Р. А. Борзенкова и М. В. Зорина, *Физиология растений* **37** (3), 546 (1990).
31. Т. И. Пузина, И. Г. Кириллова и Н. И. Якушкина, *Изв. РАН. Сер. биол.* **2**, 170 (2000).
32. T. Taybi, R. Sotta, H. Gehrig, et al., *Bot. Acta* **108** (3), 240 (1995).
33. A. G. Ivanov, M. I. Kitcheva, A. M. Christov, et al., *Plant Physiol.* **98**, 1228 (1992).
34. N. A. Masondo, A. D. Aremu, M. G. Kulkarni, et al., *J. Plant Growth Regulation* **38** (2), 385 (2019).

35. J. Q. Wang, H. Li, Q. Liu, et al., *J. Appl. Ecol.* **31** (1), 189 (2020).
36. L. Tao, Y. Hongjun, L. Qiang, C. Lin, et al., *Frontiers in Plant* **10**, 490 (2019).
37. Y. C. Pereira, W. S. Rodrigues, E. J. A. Lima, et al., *Photosynthetica* **57** (1), 11(2019).
38. P. S. Basu, A. Sharma, and N. P. Sukumaran, *Photosynthetica* **35**, 13 (1998).
39. O. H. Sayed, *Photosynthetica* **41** (3), 321 (2003).
40. О. В. Яковлева, Е. В. Талипова, Г. П. Кукарских и др., *Биофизика* **50** (6), 1112 (2005).
41. M. Komorisono, M. Ueguchi-Tanaka, I. Aichi, et al., *Plant Physiol.* **138** (4), 1982 (2005).

## The Functional State of the Photosynthetic Apparatus of Potato Plants upon Destruction of the Tubulin Cytoskeleton

I.Yu. Makeeva and T.I. Puzina

*Turgenev Orel State University, Komsomolskaya ul. 95, Orel, 302026 Russia*

In our research we have investigated the effect of colchicine, a disrupting agent of the tubulin cytoskeleton, on chlorophyll fluorescence parameters, Hill reaction, non-cyclic photophosphorylation and lipid peroxidation reaction in *Solanum tuberosum* grown in soil in a greenhouse environment. The destruction of microtubules caused an increase in the content of lipid fatty acid hydroperoxides, the primary product of lipid peroxidation, led to changes in fluorescence parameters:  $F_0$  increased,  $F_m$  and the maximum quantum efficiency of PSII ( $F_v/F_m$ ) decreased, the dissipation of electronic excitation energy as heat enhanced. Simultaneously, it was found that the Hill reaction rate and the intensity of the process of non-cyclic photophosphorylation decreased. The results obtained in this work are discussed in view of destruction of chloroplast membrane integrity, changes in chlorophyll fluorescence parameters due to colchicine application as well as in light of our previously obtained data on the change in the content of phytohormones and their concentration ratios in potato leaves when microtubules are destroyed.

*Keywords: chlorophyll fluorescence, chloroplast photochemical activity, non-cyclic photophosphorylation, lipid peroxidation, tubulin cytoskeleton, colchicine, potato*