



Рослинництво, кормовиробництво

УДК 581.1+582.23+582.73

© 2022

ВПЛИВ ФІТОПАТОГЕННИХ БАКТЕРІЙ НА АКТИВНІСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ СОЇ

Г.Б. Гуляєва¹, Н.В. Житкевич², Т.Т. Гнатюк³, В.П. Патика⁴

^{1,3}кандидати біологічних наук

⁴доктор біологічних наук, професор, академік НААН

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України

вул. Академіка Заболотного, 154, м. Київ, 03143, Україна

e-mail: ¹ab_k@ukr.net, ²nataliazit1@gmail.com,

³gnatuktatiana@gmail.com, ⁴patykavolodymyr@gmail.com

ORCID: ¹0000-0002-3302-5832, ²0000-0003-0123-0396,

³0000-0003-1557-3277, ⁴0000-0003-1896-7116

Надійшла 27.10.2021

Мета. Визначити відмінності впливу штучного інфікування різними за поширенням і шкодочинністю штамми збудників бактеріальних хвороб — *Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea* (кутаста плямистість) та *Xanthomonas fuscans* pv. *fuscans* (чорна дрібна плямистість) на параметри фотохімічної активності фотосинтетичного апарату сої (*Glycine max*). **Методи.** Класичні мікробіологічні, біофізичні, статистичні. Біофізичний метод індукції флуоресценції хлорофілу застосовували для оцінки стану й активності фотосинтетичного апарату рослин сої за штучного інфікування бактеріальними штамми. **Результати.** Встановлено тенденцію до зростання мінімальної флуоресценції (F_0) листків сої, заражених *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 та її зниження за ураження *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283. У листках уражених рослин виявлено пригнічення показника максимуму флуоресценції (F_m) на 16,2% за інфікування *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 та її збільшення — на 14,1% за впливу *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283. Квантова ефективність фотосистеми II (ФСII) — параметр F_v/F_m — зменшувався на 11,5% у листках, уражених *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190, тоді як за інфікування *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 — зростав на 7,1%. Показник «зниження флуоресценції хлорофілу» (величина R_{fd}), що тісно корелює з фотосинтетичною активністю за інокуляції рослин сої штамми *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 і *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283, пригнічувався майже однаково — на 6,7 і 6,1% відповідно. **Висновки.** Штучне інфікування найбільш поширеним і шкодочинним збудником *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 істотно негативно впливало на швидкі «світлові» та повільні «темнові» реакції фотосинтезу через зниження вмісту активного хлорофілу, пригнічення його ресинтезу, погіршення максимальної квантової ефективності ФСII і зниження асиміляції

вуглецю. Фотосинтетичний апарат сої виявився стійкішим до *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283. Патоген пригнічував лише «темнові» процеси фотосинтезу, що може позначитися на продуктивності рослин. Потенційна ефективність асиміляції вуглецю (величина $R_{\text{д}}$) пригнічувалася майже однаково — на 6,7 і 6,1 % за штучного інфікування рослин сої фітопатогенними штамми — *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 і *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 відповідно. Отже, здатність бактеріального збудника більш деструктивно й швидко впливати на рослинний організм дає йому переваги для поширення, масштабування та захоплення певних екологічних ніш і збільшення прояву шкодочинності.

Ключові слова: соя, *Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea*, *Xanthomonas fuscans* pv. *fuscans*, індукція флуоресценції хлорофілу, фотосинтез.

DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovnisnyk202202-04>

Одним з істотних чинників зниження продуктивності культурних рослин є бактеріальні хвороби [1]. Бактеріальні патогени, потрапляючи до організму рослини-живителя, спричинюють цілу низку негативних наслідків, поступово порушуючи рослинний метаболізм. Є повідомлення про пригнічення імунітету рослин ефекторними білками бактеріальних патогенів. Зокрема, встановлено, що бактеріальний патоген *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 пригнічує вроджений імунітет рослин за допомогою ефекторних білків, що вводяться системою секреції типу III (T3SS) [2]. Виявлено інгібуючий вплив ефекторів типу III з ізолятів оливкового патогену *P. savastanoi* pv. *savastanoi* NCPPB 3335 на ранні захисні реакції рослин, зокрема продукцію ROS, і відкладення калози та здатність пригнічувати відповіді ефекторного імунітету, індуковані безефекторним полімутантом *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (DC3000D28E) в *Nicotiana* [3]. Серед 19 білків, що регулюють *P. syringae* pv. *tomato* DC3000, були ідентифіковані білки, які беруть участь в окисно-відновній регуляції, ліпідному обміні і фотосинтезі [4]. За аналізу послідовності геному, патогенного до квасолі, *Xanthomonas fuscans* subsp. *fuscans* штам 4834-R, встановлено, що цей збудник має сильний потенціал адаптації до різноманітних середовищ, що є характерним для ксантомонад [5].

Однією з найбільш поширених і шкодочинних хвороб рослин сої у більшості регіонів земної кулі є кутаста плямистість,

або бактеріальний опік, збудник — *Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea*, що уражує листовий апарат у різні фази розвитку [6, 7]. За даними досліджень в Україні, виявлено, що сою уражують такі бактеріальні патогени: *P. savastanoi* pv. *glycinea*, *Xanthomonas axonopodis* pv. *glycines*, *Pantoea agglomerans*, а також *Curtobacterium flaccumfaciens* pv. *flaccumfaciens*. Деякі види трапляються рідко, зокрема *X. fuscans* pv. *fuscans* (збудник чорної дрібної плямистості) [8].

Відомо, що зміни функціональної активності фотосинтетичного апарату позначаються безпосередньо на ефективності фотосинтетичних процесів і відповідно продуктивності культурних рослин [9]. Також відомо, що флуоресценція хлорофілу має тісний зворотний зв'язок із процесом фотосинтезу, що дає змогу за змінами відповідних параметрів флуоресценції хлорофілу швидко і неінвазивно оцінити стан і активність фотосинтетичного апарату [10]. За допомогою методу індукції флуоресценції хлорофілу досліджено особливості впливу на фотосинтетичний апарат абіотичних і біотичних чинників [10, 11]. Виявлено високу чутливість параметрів індукції флуоресценції хлорофілу до пошкоджень за ураження рослин хворобами, шкідниками, до впливу несприятливих чинників й умов довкілля, особливостей генотипу досліджених видів, дії гербіцидів та інших біологічно активних речовин [12–14]. Останнім часом метод індукції флуоресценції хлорофілу застосовують для визначення фітотоксичності [6].

Установлено, що різні бактеріальні патогени призводять до зниження параметрів флуоресценції F_v/F_m , Φ_{PSII} і F_t [15].

Отже, опираючись на літературні джерела наведені вище, слід зазначити, що недостатньо дослідженим залишається питання стосовно відмінностей впливу різних за поширеністю і шкодочинністю патогенів на метаболізм рослини-живителя. З огляду на це доцільним є порівняння особливостей впливу найбільш шкодочинного і поширеного збудника *P. savastanoi* pv. *glycinea* і менш шкодочинного збудника — *X. fuscans* pv. *fuscans* на фотосинтетичний апарат рослин сої.

Мета досліджень — визначити відмінності впливу штучного інфікування різними за поширенням і шкодочинністю штамми збудників бактеріальних хвороб — *P. savastanoi* pv. *glycinea* (кутаста плямистість) та *X. fuscans* pv. *fuscans* (чорна дрібна плямистість) на параметри фотохімічної активності фотосинтетичного апарату сої (*Glycine max*).

Матеріали та методи досліджень. Дослідні рослини сої вирощували в умовах теплиці (вегетаційний дослід). У фазі 4–6-ти листків по 4 відібрані дослідні рослини кожного варіанта штучно інфікували *P. savastanoi* pv. *glycinea* (збудник кутастої плямистості сої) й *X. fuscans* pv. *fuscans* (збудник чорної дрібної плямистості), одержані з Української колекції мікроорганізмів Інституту мікробіології і вірусології (ІМВ) ім. Д. К. Заболотного НАН України. Дослід проводили за такою схемою: 1 — контроль (інокуляція стерильною водогінною водою); 2 — штучне інфікування фітопатогенними

бактеріями *P. savastanoi* pv. *glycinea* штам ІМВ В-9190; 3 — штучне інфікування фітопатогенними бактеріями *X. fuscans* pv. *fuscans* штам ІМВ В-9283. Повторність у досліді 4-разова. Фотохімічну активність листків сої вимірювали біофізичним методом індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ) через 8 днів від початку інокуляції.

Дослідження ІФХ листків сої виконували за допомогою портативного приладу «Floratest». Програмне забезпечення «Floratest», що йде у комплекті із приладом, приймає виміряні приладом дані через USB-порт комп'ютера та відображає їх у вигляді таблиць або графіків [12]. Отриманий масив цифрових даних обчислювали за варіантами і наводили у графічному вигляді. Розраховували відповідні критичні параметри ІФХ, що є відображенням змін у функціональних ланках фотосинтетичної системи. Критичні проаналізовані параметри: фонава флуоресценція (F_0); $F_v = F_m - F_0$ — варіабельна флуоресценція; F_m — максимальний рівень флуоресценції; F_v/F_m — квантовий вихід фотохімічного перетворення енергії; R_{fd} — коефіцієнт зменшення флуоресценції хлорофілу, що корелює з фотосинтетичною активністю — $R_{fd} = \frac{F_m - F_t}{F_t}$ [10,12,16, 17].

Результати досліджень. За штучного ураження різними за шкодочинністю штамми фітопатогенних бактерій родів *Pseudomonas* і *Xanthomonas* рослин сої було виявлено різні за кінетикою індуковані зміни флуоресценції хлорофілу а в її листках (рис. 1).

За аналізу критичних параметрів цих кривих виявлено тенденцію до зростання

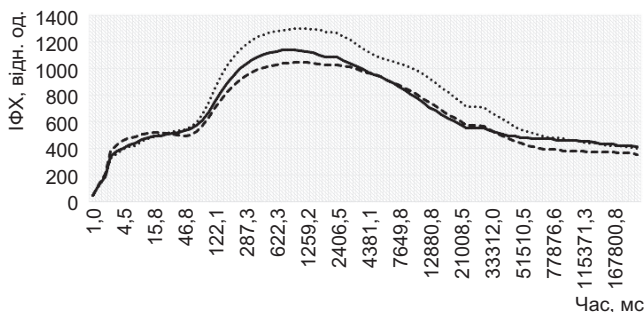


Рис. 1. Криві ІФХ за штучного інфікування рослин сої штамми різної поширеності: — — контроль (без ураження); --- — *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190; — *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283

фоновій флуоресценції (F_0) листків сої, заражених бактеріями *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190, та тенденцію до зменшення цього показника за ураження *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 (рис. 2, а).

Відомо, що показник F_0 відображає інтенсивність флуоресценції хлорофілу *a* за відкритих реакційних центрів фотосистеми II (ФСII), коли всі первинні акцептори електронів — Q_A окиснені [10]. Зміни величини цього параметра відповідають змінам у вмісті хлорофілу [10, 18]. Подібна динаміка змін F_0 у листках сої, заражених бактеріями *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190, свідчить про тенденцію до зростання функціонально неактивного хлорофілу. За інфікування *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 спостерігалася тенденція до зменшення мінімальної флуоресценції. Це може свідчити про негативний вплив на вміст хлорофілу, оскільки величина фоновій флуоресценції залежить від наявних молекул хлорофілу, що поглинають кванти світла, випромінюючи у вигляді флуоресценції лише невелику їхню частину (близько 3%). У листках рослин, уражених *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190, показник F_m (максимум флуоресценції) знижувався на 16,2%. Зниження величини максимуму флуоресценції, що відповідає

флуоресценції при закритих реакційних центрах, коли всі акцептори первинного хінонного акцептора електронів Q_A відновлені, свідчить про найістотніше зменшення довжини світлозбиральної антени за пригнічення ресинтезу хлорофілу в листках, інфікованих *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 рослин сої. За інфікування менш поширеним збудником *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 цей показник навпаки — зростав на 14,1% (рис. 2, б). Тобто ураження менш поширеним збудником не мало негативного впливу на вміст хлорофілу в листках рослин за штучного інфікування.

Показник максимальної квантової ефективності ФСII — параметр F_v/F_m часто застосовують у вигляді маркера за аналізу впливу стресових чинників і біологічно активних речовин [6, 10, 12–19]. Зокрема, в роботі С. Rousseau et al. [18] параметр F_v/F_m застосовували для передсимптомної діагностики інфекції, зумовленої *X. fuscans* subsp. *fuscans* за ураження цим збудником листків квасолі [19]. Вважається, що істотне зниження F_v/F_m може свідчити про пряме пошкодження ФСII [6].

Нами виявлено зниження максимальної квантової ефективності ФСII (F_v/F_m) на 11,5% у листках сої, уражених *P. savas-*

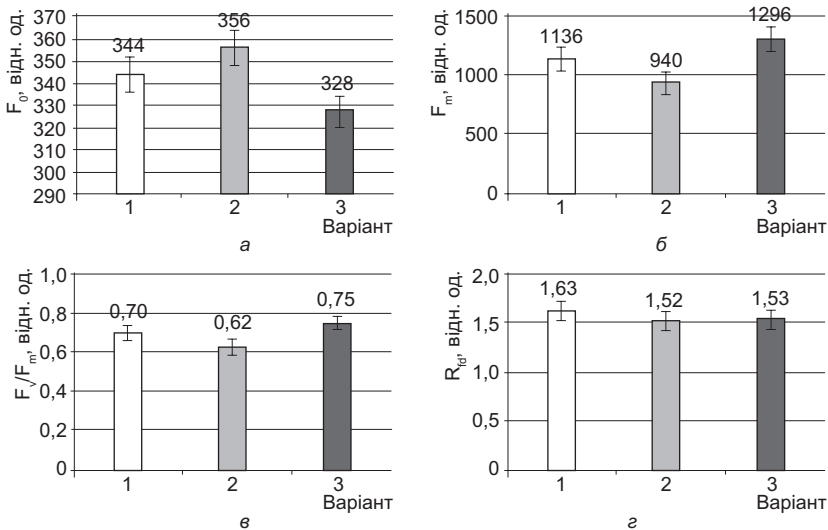


Рис. 2. Вплив штучного зараження штамами фітопатогенних бактерій роду *Pseudomonas* і *Xanthomonas* на флуоресцентні параметри листків сої (а — F_0 , б — F_m , в — F_v/F_m , г — R_{tr}): 1 — контроль (вода); 2 — рослини сої, інфіковані *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190; 3 — рослини сої, інфіковані *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283

tanoi pv. *glycinea* B-9190 (див. рис. 2, в). Порівняно з дією бактеріального інфікування *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190, у листках сої, уражених менш поширеним бактеріальним штамом *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283, попри тенденцію до зниження величини F_0 , виявлено зростання максимальної квантової ефективності ФСII на 7,1% (див. рис. 2, в). За різницею впливу зараження різними за поширеністю бактеріальними штамми на величину максимальної квантової ефективності ФСII фотосинтетичний апарат сої виявився більш адаптований до *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283. Отже, агресивність збудників щодо ураження рослин свідчить про зміни максимальної квантової ефективності ФСII.

Водночас показник «зниження флуоресценції» (величина R_{fd}), що тісно корелює з фотосинтетичною активністю [17, 18], за

інокуляції рослин сої штамми *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 і *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 пригнічувався майже однаково — на 6,7 і 6,1% відповідно (див. рис. 2, в).

Отже, дослідний найбільш поширений і шкочинний штам бактерій *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 найбільше пригнічував активність фотосинтетичного апарату заражених рослин сої. Водночас до дії штаму бактерій *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 рослини виявилися стійкішими, що пояснює його незначне поширення і відсутність істотної шкочинності. Більш поширені і шкочинні бактерії *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 деструктивно впливали на фотосинтетичний апарат заражених рослин сої, тоді як до дії менш поширених бактерій *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 її рослини виявилися стійкішими, ймовірно, завдяки біохімічним змінам метаболізму рослин.

Висновки

Штучне інфікування рослин сої найбільш поширеним і шкочинним збудником *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 мало істотніший негативний вплив на швидкі «світлові» і повільні «темнові» реакції фотосинтезу через зниження вмісту активного хлорофілу, пригнічення його ресинтезу, погіршення максимальної квантової ефективності ФСII й зниження асиміляції вуглецю. Фотосинтетичний апарат сої виявився стійкішим до штаму фітопатогенних бактерій *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283, спричинюючи неістотне пригнічення «темнових» процесів фотосинтезу, що також може позначатися на продуктивності рослин.

Експериментально доведено, що потенційна ефективність асиміляції вуглецю (величина R_{fd}) пригнічувалася майже

однаково за штучного інфікування рослин сої фітопатогенними штамми — *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 і *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283 — на 6,1 і 6,7%.

Найістотнішу різницю в дії дослідних збудників виявлено за впливом на максимальну квантову ефективність ФСII. Пригнічення її величини за впливу більш шкочинного збудника — *P. savastanoi* pv. *glycinea* B-9190 і деяке збільшення її величини за дії менш шкочинного збудника, який трапляється рідко — *X. fuscans* pv. *fuscans* B-9283. Здатність бактеріального збудника деструктивно і швидко впливати на рослинний організм дає йому переваги для поширення, масштабування, захоплення певних екологічних ніш і збільшення прояву шкочинності.

Huliaeva H.¹, Zhytkevych N.², Hnatiuk T.³, Paty-
ka V.⁴

D.K. Zabolotnyi Institute of Microbiology and Virology of NAS of Ukraine, 154 Acad. Zabolotny Str., Kyiv, 03143, Ukraine; e-mail: ¹ab_k@ukr.net, ²nataliazit1@gmail.com, ³gnatuktatiana@gmail.com, ⁴patykavolodymyr@gmail.com; ORCID:

¹0000-0002-3302-5832, ²0000-0003-0123-0396,
³0000-0003-1557-3277, ⁴0000-0003-1896-7116

Influence of phytopathogenic bacteria on the activity of soy photosynthetic apparatus

Goal. To determine the differences in the impact of artificial infection with different in spread and harmfulness strains of bacterial

pathogens — *Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea* (angular spot) and *Hanthomonas fuscans* pv. *fuscans* (small black spot) on the parameters of photochemical activity of the photosynthetic apparatus of soybean (*Glycine max*). **Methods.** Classical microbiological, biophysical, statistical. The biophysical method of induction of chlorophyll fluorescence was used to assess the condition and activity of the photosynthetic apparatus of soybean plants under artificial infection with bacterial strains. **Results.** The tendency was fixed to increase the minimum fluorescence (F_0) of soybean leaves infected with *P. savastanoi* pv. *glycinea* B9190, as well as its reduction by lesions of *X. fuscans* pv. *fuscans* B9283. In the leaves of the affected plants, the suppression of the fluorescence maximum (F_m) by 16.2% was detected at infection with *P. savastanoi* pv. *glycinea* B9190 and its increase by 14.1% under the influence of *X. fuscans* pv. *fuscans* B9283. Quantum efficiency of photosystem II (FSII) — F_v/F_m parameter — decreased by 11.5% in leaves affected by *P. savastanoi* pv. *glycinea* B9190, while infection with *X. fuscans* pv. *fuscans* B9283 - increased that parameter by 7.1%. Indicator “decrease in chlorophyll fluorescence” (R_{fd} value), which is closely correlated with photosynthetic activity by inoculation of soybean plants with strains of *P. savastanoi* pv. *glycinea* B9190 and *X. fuscans* pv. *fuscans* B9283,

was suppressed almost equally — by 6.7 and 6.1%, respectively. **Conclusions.** Artificial infection with the most common and harmful pathogen *P. savastanoi* pv. *glycinea* B9190 significantly adversely affected the fast “light” and slow “dark” reactions of photosynthesis by reducing the content of active chlorophyll, inhibiting its resynthesis, deteriorating the maximum quantum efficiency of FSII, and reducing carbon assimilation. The photosynthetic apparatus of soybeans proved to be more resistant to *X. fuscans* pv. *fuscans* B9283. The pathogen suppressed only the “dark” processes of photosynthesis, which can affect plant productivity. The potential efficiency of carbon assimilation (R_{fd} value) was suppressed almost equally — by 6.7 and 6.1% in the case of artificial infection of soybean plants with phytopathogenic strains — *P. savastanoi* pv. *glycinea* B9190 and *X. fuscans* pv. *fuscans* B9283, respectively. Thus, the ability of the bacterial pathogen to have a more destructive and rapid effect on the plant organism gives it advantages to spread, scale and capture certain ecological niches and increase the manifestation of harmfulness.

Key words: soybean, *Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea*, *Hanthomonas fuscans* pv. *fuscans*, induction of chlorophyll fluorescence, photosynthesis.

DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202202-04>

Бібліографія

1. Гвоздяк Р.І., Пасічник Л.А., Яковлева Л.М. та ін. Фітопатогенні бактерії, бактеріальні хвороби рослин: монографія; за ред. В.П. Патики, 2011. Київ: ТОВ. Інтерсервіс. 44 с.
2. Rodríguez-Herva J.J., González-Meléndi P., Cuartas-Lanza R. et al. A bacterial cysteine protease effector protein interferes with photosynthesis to suppress plant innate immune responses. *Cell Microbiol.* 2012. № 14(5). P. 669–681. doi: 10.1111/j.1462-5822.2012.01749.x
3. Castañeda-Ojeda M.P., Moreno-Pérez A., Ramos C., López-Solanilla E. Suppression of Plant Immune Responses by the *Pseudomonas savastanoi* pv. *savastanoi* NCPPB 3335 Type III Effector Tyrosine Phosphatases HopAO1 and HopAO2. *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. 680 p. doi: 10.3389/fpls.2017.00680
4. Hurlley B., Subramaniam R., Guttman D.S., Desveaux D. Proteomics of effector-triggered immunity (ETI) in plants. *Virulence.* 2014. V. 5. Is. 7. P. 752–760. doi: 10.4161/viru.36329
5. Darrasse A., Carrère S., Barbe V. et al. Genome sequence of *Xanthomonas fuscans* subsp. *Fuscans* strain 4834-R reveals that flagellar motility is not a general feature of xanthomonads. *BMC Genomics.* 2013. V. 14. 761 p. doi: 10.1186/1471-2164-14-761
6. Sánchez-Moreiras Adela M., Graña Elisa, Reigosa Manuel J., Araniti Fabrizio. Imaging of Chlorophyll a Fluorescence in Natural Compound-Induced Stress Detection. *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. P. 1991. doi: 10.3389/fpls.2020.583590
7. Shepherd L.M., Block C.C. Detection of Plant-Pathogenic Bacteria in Seed and Other Planting Material, Second Edition. Ch. 13: Detection of *Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea* in Soybean Seeds. 2019. P. 85–88. doi: 10.1094/9780890545416.013
8. Патики В.П., Гнатюк Т.Т., Житкевич Н.В. Збудники бактеріальних хвороб сої та їх моніторинг. *Вісник аграрної науки.* 2015. № 6. С. 15–19. doi: 10.31073/agrovisnyk201506-03
9. Шадчина Т.М., Гуляев Б.І., Кірізій Д.А. та ін. Регуляція фотосинтезу і продуктивності рослин: фізіологічні та екологічні аспекти. Київ: Фітосоціоцентр, 2006. 384 с.
10. Misra A.N., Misra M., Singh R. Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology. *Biophysics.* (Misra A.N. (ed.). 2012. Ch. 7. Publisher: Intech. P. 171–192. doi: 10.5772/35111
11. Малиновська І.М., Борко Ю.П. Вплив агротехнічних заходів на ефективність хлорофілу

рослин сої. *Вісник аграрної науки*. 2021. № 2. С. 19–25. doi: 10.31073/agrovisnyk202102-03

12. Гуляєва Г.Б., Токовенко І.П., Богдан М.М. та ін. Метод індукції флуоресценції хлорофілу у фітопатологічних дослідженнях: метод. рекомендації; за ред. Г.Б. Гуляєвої. Київ: ФОРМ Ямчинський О.В., 2020. 33 с.

13. Guidi L., Lo Piccolo E., Landi M. Chlorophyll Fluorescence, Photoinhibition and Abiotic Stress: Does it Make Any Difference the Fact to Be a C3 or C4 Species? *Front. Plant Sci.* 2019. V. 10. P. 174. doi: 10.3389/fpls.2019.00174

14. Шепелюк М.О., Ковалевський С.Б., Кутаєв О.І. Флуоресценція хлорофілу та її індукційні зміни в листках деревних рослин в умовах урбанізованого середовища міста Луцька. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2017. Вип. 27 (1). С. 101–105.

15. Pérez-Bueno M.L., Pineda M., Barón M. Phenotyping Plant Responses to Biotic Stress by Chlorophyll Fluorescence Imaging. *Front. Plant Sci.* 2019. V. 10. P. 1135. doi: 10.3389/fpls.2019.01135

16. Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Knapp M. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica*. 2005. V. 43(3). P. 379–393. doi: 10.1007/s11099-005-0062-6

17. Lichtenthaler H.K., Ac A., Marek M.V. et al. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiol Biochem*. 2007. V. 45(8). P. 577–588. doi: 10.1016/j.plaphy.2007.04.006

18. Rousseau C., Belin E., Bove E. et al. High throughput quantitative phenotyping of plant resistance using chlorophyll fluorescence image analysis. *Plant Methods*. 2013. V. 9. P. 17. doi: 10.1186/1746-4811-9-17

19. Buschmann C., Lenk S., Lichtenthaler H. Reflectance spectra and images of green leaves with different tissue structure and chlorophyll content. *Israel Journal Plant Sci.* 2012. № 60. P. 49–64. doi: 10.1560/IJPS.60.1-2.49