

ИССЛЕДОВАНИЕ МОЛЕКУЛЯРНЫХ МЕХАНИЗМОВ ДЕЙСТВИЯ ПЕСТИЦИДОВ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ И ВОДОРΟΣЛЕЙ

Г.В. Максимов¹

gmaksimov@mail.ru

В.В. Шутова²

vshutova@yandex.ru

¹ МГУ, Москва, Российская Федерация

² МГУ им. Н.П. Огарёва, Саранск, Российская Федерация

Аннотация

В настоящее время актуальны исследования механизмов действия распространенных пестицидов тиаметоксама и его производного клотианидина на рост, морфологию и фотосинтетические процессы растений и водорослей. Детально представлен анализ результатов биофизических исследований механизма изменений электронного транспорта и морфологии хлоропластов растений и водорослей при действии пестицидов. Впервые доказано, что локальный механизм действия тиаметоксама заключается в переносе электронов с Q_A в пул хинонов Ψ_{E_0} и на функциональную активность ФСII (PI_{ABS}), а клотианидина — в переносе электронов между Q_A и Q_B , а также долю центров ФСII, которые не способны восстановить пул хинонов за счет блокирования электронного транспорта или за счет уменьшения скорости связывания пластохинона с Q_B . Установлено, что клотианидин вызывает образование свободных радикалов, меняет морфологию, рельеф поверхности и вязкость мембран хлоропластов. Изменения содержания и свойств пигментов под действием клотианидина на водоросли в течение короткого (24 ч) и длительного (21 день) инкубационных периодов различны, но сопровождаются остановкой роста численности клеток, а также снижением параметра F_v/F_m и содержания хлорофилла. Доказано, что увеличение числа циклов (циклы действие клотианидина–отмывка клотианидина) приводит к меньшему снижению значения F_v/F_m . Наличие хлорофилла в клетке является ключевым фактором, определяющим резистентность

Ключевые слова

Высшие растения, водоросль, хлоропласт, пестициды, пигменты, вязкость мембраны, электронный парамагнитный резонанс, спектроскопия комбинационного рассеяния

Поступила 15.12.2025

Принята 02.03.2026

© Автор(ы), 2026

Работа выполнена в рамках финансирования бюджетных программ МГУ имени М.В. Ломоносова

Введение. Неоникотиноидные инсектициды широко применяют в агропромышленности для борьбы с насекомыми — вредителями урожая [1]. Процесс распространения и накопления этих пестицидов в почве и водоемах исследован недостаточно, что снижает эффективность селекции и производства сельскохозяйственной продукции. Попадание пестицидов в организм человека или сельскохозяйственных животных может нарушать функционирование нервной системы и способствовать развитию заболеваний. Ткани растений и водоросли способны аккумулировать пестициды, играя роль природного хранилища этих веществ. Наиболее распространенными пестицидами являются имидаклоприд (N-нитрогуанидин), тиаметоксам (ТМХ) и клотианидин (КЛ), которые проникают в листья растений через корневую систему или непосредственно через листовую поверхность, транспортируются по ксилеме и аккумулируются преимущественно в надземных частях растения [2, 3]. Распространение неоникотиноидных инсектицидов во флоэмной ткани растения существенно ограничено, поэтому концентрация пестицидов в плодах и корнях может быть низкой. Накопление пестицидов в водорослях и нарушение активности фотосинтеза может привести к разрушению экосистемы рек и морей, а также кислородного и углеродного балансов Земли. В настоящее время молекулярные механизмы влияния неоникотиноидов на физиологию и фотосинтез растений и водорослей остаются предметом дискуссий. С одной стороны, установлено положительное влияние неоникотиноидных инсектицидов на важные характеристики растений: усиление всхожести семян; рост корней [4]; повышение устойчивости к неблагоприятным условиям среды (например, засухе или холоду) [5]; увеличение общей биомассы; усиление активации фотосинтетической активности [6]; повышение содержания белков, обеспечивающих фиксацию углекислого газа; устойчивость к заболеваниям [7]. С другой стороны, существуют доказательства и негативных последствий обработки растений неоникотиноидными инсектицидами: подавление фотосинтетических реакций; ингибирование активности некоторых ферментов [8]; замедление прорастания и развития растений [9]; нарушение морфологических признаков; усиление окислительного стресса [10].

Одно из перспективных направлений исследований первичных механизмов воздействия неоникотиноидных инсектицидов — контроль за изменением биофизических свойств пигментов и накоплением маркеров окислительного повреждения клеток, свидетельствующих о формировании активных форм кислорода (АФК). Это процесс может приводить к повреждению клеточных структур, изменению свойств клеточной мембраны

(вязкости, лизису) или запуску защитных антиоксидантных механизмов [11]. Таким образом, актуальным представляется углубленное изучение молекулярных основ воздействия неоникотиноидов на фотосинтезирующие структуры и компоненты растений и водорослей различных видов.

Цель работы — представить результаты анализа влияния ТМХ и его производного КЛ на молекулярную структуру и функциональную активность фотосинтетических пигментов двух генетически различающихся линий кукурузы (инбредной zrpl 225 и гибридной zr 341) и представителей зеленых водорослей.

Материалы и методы. Исследования выполнены на листьях кукурузы *Zea mays* (*Z. mays*), полученных из семян двух типов: 1) инбредной линии zrpl 225; 2) гибридной zr 341 (Институт кукурузы «Земун Поле», Белград, Республика Сербия). В качестве контроля использованы листья кукурузы, выращенные в аналогичных условиях без обработки (опрыскивания или полива) ТМХ [12]. Водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* (*C. reinhardtii*) штамм cc124 выращены на минеральной (HS) среде до поздней логарифмической фазы роста (концентрация клеток $(4...6) \cdot 10^6$ кл/мл) при постоянном встряхивании (120 мин^{-1}), температуре 24°C и освещенности примерно $80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Синхронное деление клеток достигалось чередованием 10-часового светового и 14-часового темного периодов [13, 14].

Для выделения хлоропластов и ВВУ-частиц ФСII из листьев гороха использованы верхние листья проростков гороха, которые три раза (в течение 10 с) гомогенизированы в буфере (50 мМ трицин (pH = 7,8), 400 мМ сахаразы, 10 мМ NaCl, 5 мМ MgCl₂). Гомогенат фильтровали и центрифугировали (300 г, 1 мин, $0...4^\circ\text{C}$), осадок содержал хлоропласты. Использованы ВВУ-частицы, способные (ФСII +Mn) и неспособные (ФСII –Mn) к фотоиндуцированному высвобождению O₂ [15].

Концентрация и структурные изменения молекул каротиноидов исследованы методом спектроскопии комбинационного рассеяния на спектрометре ДФС-24 (ЛОМО, Российская Федерация), оборудованном лазером с длиной волны 473 нм и модулем регистрации сигнала MORS 1/3648 на базе матрицы *Toshiba TCD1304DG* с фильтрующим элементом LPO2-473RS-50 [16].

Для измерения флуоресценции хлорофилла на целых листьях применен многофункциональный анализатор *M-PEA-2* (Hansatech Instruments, Великобритания), который регистрировал кинетику быстрой флуоресценции и модулированного отражения/поглощения света при 820 нм (MR) ФСI. Интенсивность возбуждающего света ($\lambda = 625 \text{ нм}$) $3000 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$,

продолжительность освещения 60 с. Перед экспериментом растение адаптировали к темноте. Для анализа кривых параметра индукции флуоресценции хлорофилла OJIP использовали следующие параметры: интенсивность на 20 мкс (F_0), 2 мс (F_I), 30 мс (F_I), F_M (максимальный уровень флуоресценции) [17].

Кинетика индукции флуоресценции (кривые OJIP) зарегистрирована с помощью анализатора PEA (Hansatech Instruments, Великобритания). Флуоресценцию хлорофилла стимулировали светом ($\lambda = 650$ нм) интенсивностью $1500 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Кинетика затухания флуоресценции хлорофилла и замедленная флуоресценция (ЗФ) зафиксированы с использованием прибора ФКМС-2 (МГУ, Российская Федерация) [18]. Скорость выделения и поглощения O_2 определены методом амперометрии с помощью электрода Кларка на *Oxygraph Plus* (Hansatech Instruments, Великобритания) при интенсивности света $1500 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, температуре 23°C и 10 мкг/мл Хл. Активность ФСII определена в присутствии $0,125 \text{ mM}$ 2,6-дихлорбензохинона (ДХБХ). Скорость переноса электронов от H_2O или восстановленного дихлорфенол-индофенола (DCPIP- H_2) к метилвиологену найдена по скорости поглощения O_2 [19]. Скорость выделения O_2 BBY-частицами измерена в присутствии искусственного акцептора электронов DCBQ (200 мкM).

Регистрация изменений скорости фотоиндуцированного переноса электронов в BBY-частицах ФСII выполнена спектрофотометром SPECORD UV-VIS (Carl Zeiss Jena, Германия) [20].

Для исследования морфологии и рельефа поверхности хлоропластов использован метод атомно-силовой микроскопии (АСМ): хлоропласты фиксировали в 0,5%-ном глутаральдегиде (Ted Pella Inc., США) в течение 1 ч. Изображения хлоропластов получены с помощью АСМ-комплекса NTEGRA SPECTRA (NT-MDT, Российская Федерация) и программы регистрации Nova (NT-MDT, Российская Федерация). Измерения проведены в полуконтактном режиме с использованием кантилевера NSG 10-A, средний коэффициент упругости которого $11,8 \text{ Н/м}$, а радиус скругления накопечника — 10 нм . Размер сканируемого изображения $20 \times 20 \text{ мкм}$ или $5 \times 5 \text{ мкм}$ (256×256 точек); частота сканирования $0,5 \dots 1,0 \text{ Гц}$.

Вязкость мембран хлоропластов исследована с помощью спектроскопии электронного парамагнитного резонанса. В качестве спин-зонда использован 16-доксилстеариновую кислоту, аналог спин-меченой стеариновой кислоты (Sigma, St. Louis, MO, США) [21]. ЭПР-спектры зарегистри-

стрированы на спектрометре ЭПР РЭ 1308 (НИИРЭ, Российская Федерация) при температуре 23...24 °С, напряженности магнитного поля 3338 Гс, СВЧ-мощности 22 мВт и постоянной времени 0,1 с.

Значимые различия определены с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA, а средние значения проанализированы с помощью теста Тьюки HSD. Статистически значимыми полагали различия при $p < 0,05$.

Результаты и их обсуждение. *Исследование влияния пестицидов на содержание и состояние пигментов листьев кукурузы.* Результаты анализа экспериментов исследования влияния пестицидов на содержание и состояние пигментов листьев кукурузы свидетельствуют об особенностях влияния пестицида ТМХ на два разных генотипа кукурузы (zrpl 225, zr 341) при различных способах обработки (опрыскивании листьев и прикорневом поливе), так как пестициды проникают в растение через листья и корни. Установлено, что содержание хлорофилла в хлоропластах листа у инбредной линии zrpl 225 снижалось после опрыскивания ТМХ, но не менялось в листьях гибрида zr 341 [12, 13]. При прикорневом поливе (добавлении пестицида в почву) изменения минимальны у обоих генотипов. Таким образом, изменение содержания хлорофилла зависит от генотипа растения и способа введения инсектицида. Это имеет большое значение при планировании способов обработки полей инсектицидами.

Индекс F_V/F_M коррелирует с максимальным квантовым выходом первичной фотохимической реакций ФСII и свидетельствует об эффективности первичного фотохимического процесса. Доказано, что значение F_V/F_M оставалось неизменным в контрольных листьях и после обоих способов обработки двух генотипов кукурузы, при этом индекс PI_{ABS} (эффективность светового захвата) существенно менялся (рис. 1). Индекс PI_{ABS} отражает жизнеспособность растения, объединяя три независимых параметра: 1) общая доля активных реакционных центров (РЦ) (ABS/RC); 2) вероятность разделения зарядов в ФСII (F_V/F_M); 3) эффективность переноса электронов за пределы Q_A (ψ_{E0}). После опрыскивания у листьев zrpl 225 наблюдалось снижение PI_{ABS} , возможно, обусловленное уменьшением электронного транспорта на акцепторной стороне ФСII (ψ_{E0}). У листьев zr 341 эффект связан с незначительным уменьшением доли активных РЦ (увеличение ABS/RC) и фотохимии ФСII (F_V/F_M). При прикорневом введении значение PI_{ABS} незначительно увеличивалось у обоих генотипов. Вероятно, это свидетельствует о специфике действия ТМХ либо о трансформации

ТМХ в КЛ [12–15]. Представленные данные свидетельствуют о разной чувствительности генотипов кукурузы к воздействию пестицида в зависимости от способа обработки. Это подчеркивает необходимость учета генетических особенностей растений при применении пестицидов для оптимизации агротехнических мероприятий. Результаты наблюдения показали, что уровень хлорофилла в листьях инбредной линии *zprl 225* ниже, чем у гибридной *zr 341*. Однако воздействие ТМХ не оказало значительного влияния на концентрацию хлорофилла в листьях последней [13].

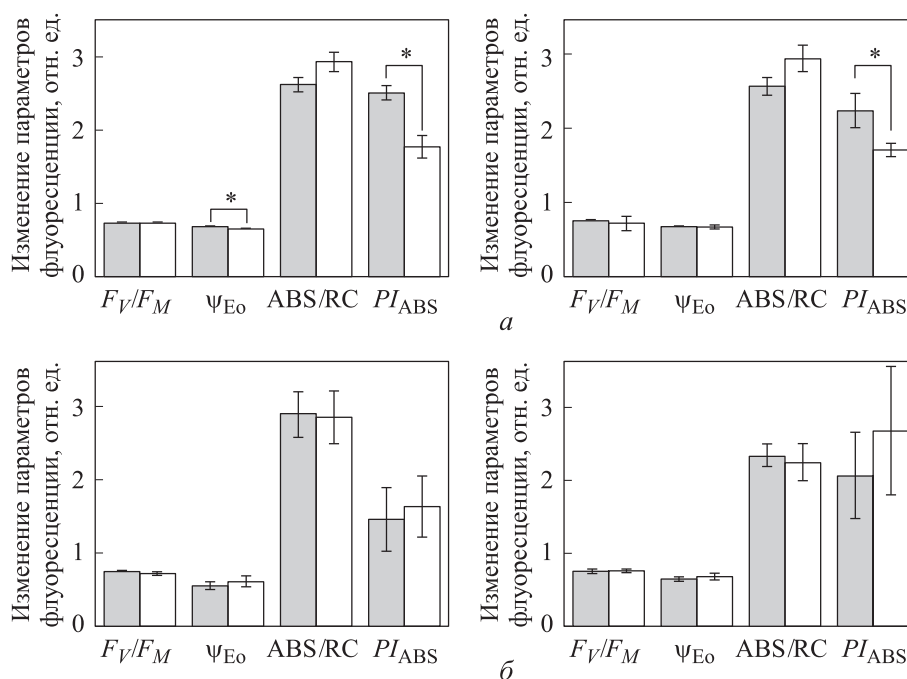


Рис. 1. Параметры JIP-теста листьев *Z. mays* инбредной *zprl 225* (■) и гибридной *zr 341* (□) линий при обработке ТМХ опрыскиванием листьев растения (а) и прикорневом поливом (б) (по оси абсцисс указаны параметры флуоресценции, по оси ординат — относительные изменения параметров флуоресценции [14])

Изучение влияния ТМХ на окислительно-восстановительные процессы РЦ молекул ФСИ (P700) проводят методом регистрации поглощения света при длине волны 820 нм (MR) (рис. 2). Динамика фотозависимого снижения интенсивности сигнала MR в первые 15–20 мс отражает процесс быстрого окисления P700. Минимальное значение сигнала достигается примерно через 20 мс (MR_{min}), что соответствует промежуточному состоянию, характеризующемуся равновесием скоростей окисления и восстановления P700. При дальнейшем увеличении времени доминирует восстановление P700

вследствие поступления электронов от ФСII. Это снижает интенсивность поглощения при $\lambda = 820$ нм и увеличивает сигнал MR (медленная фаза), который достигает пика приблизительно через 200 мс ($MR_{\max}$). Опрыскивание листьев растений ТМХ приводит к различиям в динамике реакции Р700 у разных генотипов. Так, при обработке листьев инбредной линии *zrpl 225* наблюдалось значительное изменение амплитуды сигнала MR , включая снижение сигнала в точке $MR_{\min}$ (рис. 2, а).

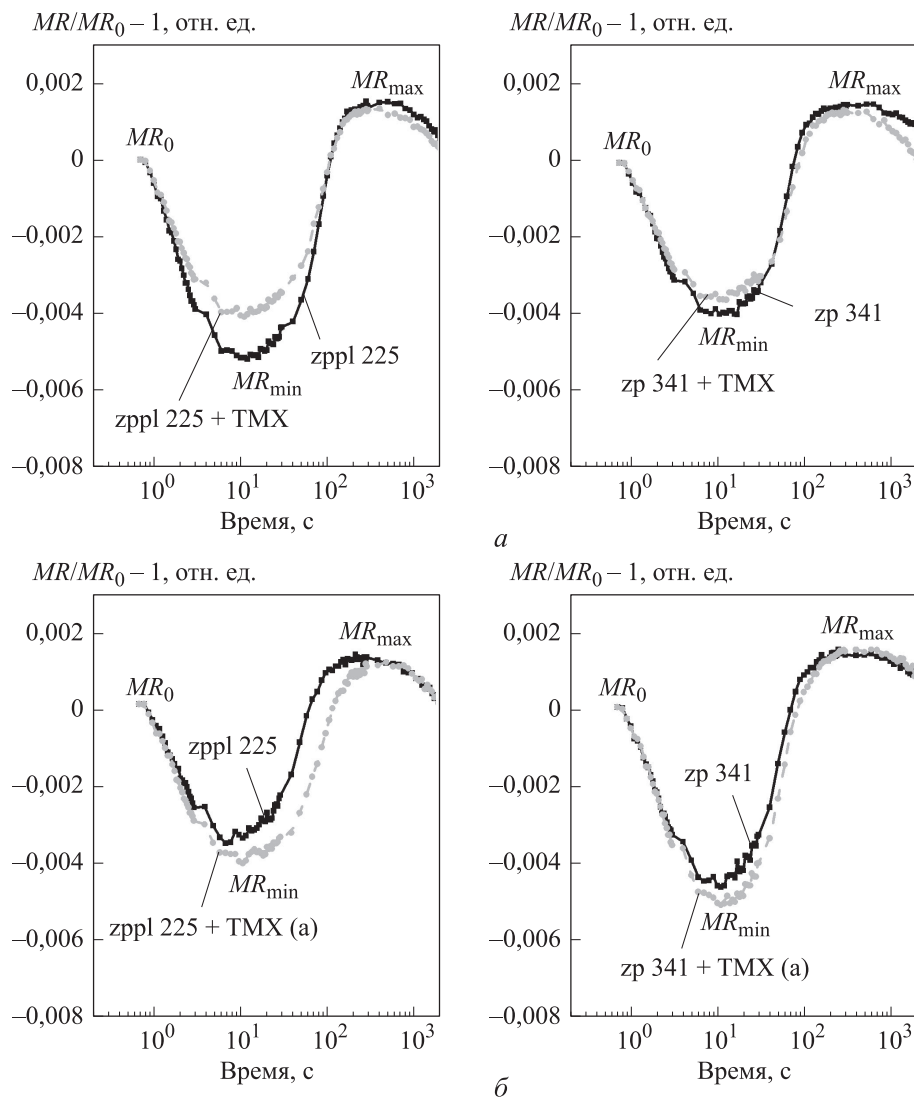


Рис. 2. Светоиндуцированная кинетика модуляционного отражения при $\lambda = 820$ нм (MR) для листьев кукурузы (*Z. mays*) инбредной *zrpl 225* и гибридной *zr 341* линий и при обработке опрыскиванием листьев ТМХ (а) и прикорневом поливе (б) [14]

При аналогичной обработке гибрида зр 341 существенных изменений динамики сигнала *MR* не обнаружено, что свидетельствует о большей устойчивости реакций P700 в листьях гибрида к воздействию ТМХ. Вероятно, этот эффект обусловлен более низкой концентрацией хлорофилла в листьях инбредной линии zrpl 225 по сравнению с концентрацией в листьях гибрида зр 341, в связи с чем обработка ТМХ не привела к изменению уровня хлорофилла в последних [13]. Таким образом, влияние ТМХ на фотосинтетический аппарат зависит от генетической структуры организма: у растений двух разных генотипов наблюдаются различные степени чувствительности к этому веществу. При внесении ТМХ через корневую систему обнаружена общая тенденция к окислению P700, однако скорость последующего восстановления P700 отличалась: в листьях инбредной линии zrpl 225 восстановление происходило медленнее, чем в листьях гибрида зр 341 (рис. 2, б).

Пигменты (каротиноиды) — важные компоненты хлоропластов, влияющие на работу комплекса ФСII у растений и водорослей. Спектры комбинационного рассеяния листьев кукурузы демонстрируют характерные максимумы, обусловленные электронно-валентными колебаниями в молекуле каротиноидов. Опрыскивание листьев ТМХ вызывает изменение соотношения полос I_{1520}/I_{1160} в КР-спектре каротиноидов: у zrpl 225 отношение уменьшается, а у зр 341 — увеличивается. Это позволяет предположить различия конформационных структур молекул каротиноидов у разных генетических линий кукурузы. Следует отметить, что аналогичного эффекта изменения конформации при корневом поливе ТМХ не наблюдается [13–15]. Таким образом, обработка листьев ТМХ приводит к снижению уровня хлорофиллов и пула акцепторов на акцепторной стороне ФСII у инбредной линии zrpl 225 по сравнению с гибридной зр 341. Конформация молекул каротиноидов изменяется: у zrpl 225 расширяется, а у зр 341 сжимается [22–24].

Изучение влияния пестицидов на содержание и функциональное состояние пигментов водорослей. При исследовании воздействия пестицидов на водоросли важно контролировать концентрацию пестицида, численность популяции клеток и длительность инкубации клеток с агентом. Концентрация пестицидов в водоеме зависит от периода опрыскивания растений в полях, длительности проникания агента в водоем и фазы роста водоросли. Рассмотрим результаты исследования действия КЛ в течение 24 ч (короткий инкубационный период) и 21 дня (длительный инкубационный период). Для первого случая (число клеток водоросли $5 \cdot 10^6$ клеток/мл, рис. 3)

при 0,1 и 0,2 мг/л КЛ эффекта в изменении числа клеток не обнаружено, хотя содержание каротиноидов (при 0,2 мг/л КЛ) возросло. Инкубация водоросли в среде с 0,4 мг/л КЛ полностью блокировала рост численности популяции клеток и снижала на 20 % F_V/F_M и на 40 % содержание хлорофилла, а с 0,8 мг/л КЛ вызывала окончательную гибель клеток. При численности клеток $10 \cdot 10^6$ кл/мл влияние КЛ на скорость роста и соотношение F_V/F_M не выявлено, однако обнаружено снижение содержания хлорофилла (на 54 %) и увеличение содержания каротиноидов (на 62 %) только при действии 0,8 мг/л КЛ (см. рис. 3) [25, 26].

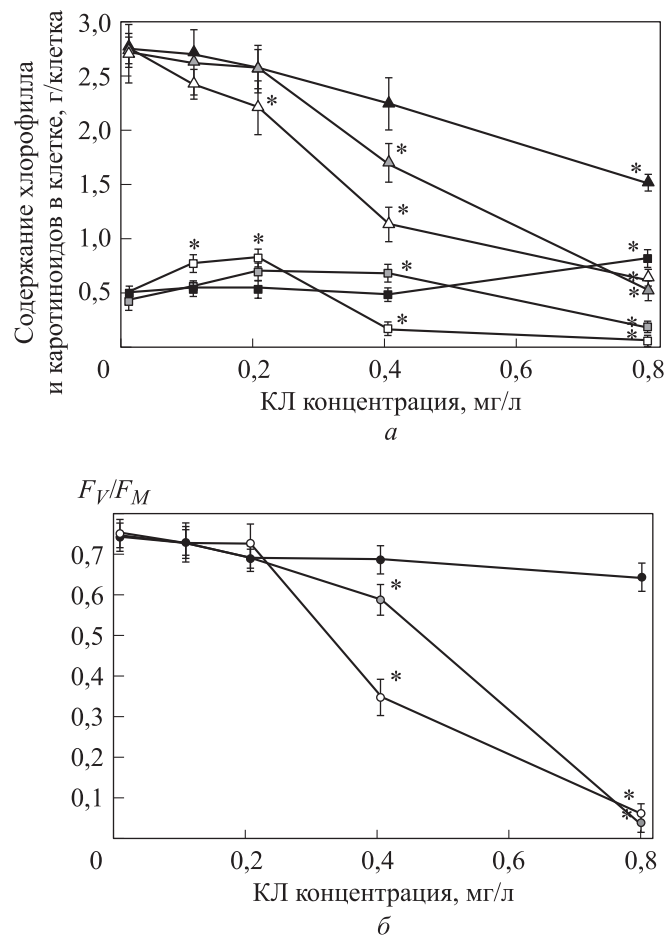


Рис. 3. Действие КЛ на содержание хлорофилла (а + б) в клетке и каротиноидов (а, ▲) в клетке (■) и соотношение F_V/F_M (б) в клетках *C. reinhardtii* после 24-часового инкубационного периода (статистически значимые различия по сравнению с контрольным значением (0 КЛ) обозначены звездочкой, $p < 0,05$) [25, 26] при числе клеток $2,5 \cdot 10^6$ (○), $5 \cdot 10^6$ (●) и $10 \cdot 10^6$ клеток/мл (▲)

Для выявления толерантности (устойчивости) клеток *C. reinhardtii* к воздействию КЛ использованы более высокие концентрации КЛ (1,1 и 2,2 мг/л). Установлено, что при инкубации клеток с КЛ в течение 24 ч отношение F_V/F_M обратимо снижается практически до нуля. Инкубация клеток водоросли при концентрациях более 1,1 мг/л КЛ вызывало увеличение скорости возвращения F_V/F_M к контролю (в сравнении с концентрацией 2,2 мг/л КЛ: значение F_V/F_M увеличивалось до 0,3 в течение 48 ч инкубационного периода и достигало контроля за 21 день, а при концентрации 2,2 мг/л КЛ увеличение F_V/F_M происходило медленнее в 2 раза и к 21-му дню составило 0,59).

Отметим, что инкубация клеток с КЛ в течение 10 дней на 50 % снижало содержание КЛ в среде, что, вероятно, свидетельствует о способности клеток водоросли аккумулировать пестицид, т. е. накопление пестицида и изменение фотосинтеза водоросли происходит практически одновременно. Водоросли накапливают пестицид, но теряют способность выделять кислород.

С помощью анализа кривых ОЖР пигментов водоросли обнаружено, что в отличие от контроля (увеличение амплитуды фазы ОЖ с 25 % на 3-й день до 40 % на 21-й) при действии КЛ наблюдается увеличение на 80...90 % амплитуды фазы ОЖ на 3-й и 11-й дни, которое снижается на 21-й день. Этот эффект обусловлен тем, что в контроле в течение трех недель число закрытых реакционных центров (M_0) увеличивалось до 0,87, а при действии 1,1 мг/л КЛ оно снижалось до 0,25. Дополнительно доказано с помощью анализа кривых индукции ЗФ, что в отличие от контроля при действии КЛ амплитуда сигнала ЗФ существенно уменьшается, особенно на 3-й и 11-й день.

Устойчивость водоросли к действию пестицида. У обработанных КЛ клеток существует способность возобновлять рост в среде без пестицида: после инкубационного периода 16 дней с 2,2 мг/л КЛ клетки инкубировали в среде без пестицида. В этих условиях число клеток снизилось на 78 % за первые два дня (по сравнению с контролем), со 2-го по 5-й увеличилось в 2 раза и более: с 0,43 (5-й день) до 1,8 (8-й день) и $3,6 \cdot 10^6$ клеток/мл (10-й день). Во время фазы медленного роста (3-й день) число живых клеток составляло менее 40 % общего числа клеток, на 6-й день их число возросло до 67 %, на 8-й день — до 98 %. В таких же условиях содержание хлорофилла в клетке увеличивалось с 25 % от контрольных клеток на 3-й день до 70 % на 6-й день, достигая контрольных значений на 10-й день восстановления [25, 26]. При действии КЛ на водоросли

(число клеток водорослей $2,5 \cdot 10^6$ клеток/мл) параметр F_V/F_M снижался с 0,75 (не обработанные КЛ клетки) до 0,35 после инкубации в течение 24 ч при повторном действии КЛ. Однако значение F_V/F_M уменьшалось всего на 13 %, в то время как третье воздействие КЛ вообще не вызывало существенного изменения F_V/F_M . В эксперименте при числе клеток водорослей $5 \cdot 10^6$ клеток/мл первое воздействие КЛ полностью снижало значение F_V/F_M , второе уменьшало на 63 %, третье — на 47 %.

У фотосинтетического аппарата водоросли существует механизм восстановления после инкубации в среде без пестицидов. В связи с этим исследовано влияние числа циклов действия–отмывки КЛ на содержание хлорофилла в клетке, что важно для сохранения фотосинтетической активности водоросли после действия пестицида. Для этого культуры клеток, обработанные КЛ, отмывали от инсектицидов и выращивали на среде без инсектицида в течение 8 дней. За этот период число живых клеток достигло 98 %, а содержание хлорофилла было на 30 % ниже, чем в контрольном образце. Установлено, что отношение F_V/F_M , как правило, снижалось в зависимости от числа циклов действия–отмывка КЛ, даже после третьего цикла обработки КЛ. Вероятно, что функция хлорофилла (F_V/F_M) определяет устойчивость водоросли к действию КЛ [25, 26].

Изучение изменений фотосинтетических систем и структуры хлоропластов под воздействием пестицидов. При опрыскивании листьев высших растений пестицидом за 20 мин молекула ТМХ преобразуется в КЛ. Исследования влияния КЛ на электрон-транспортную цепь (ЭТЦ) изолированных хлоропластов гороха проведены в условиях темноты, чтобы минимизировать риск возникновения окислительных процессов и активации фотозащитных реакций. Для оценки эффективности работы ЭТЦ измерена скорость выделения и поглощения кислорода (табл. 1, 2) [15]. Доказано, что низкие концентрации КЛ практически не влияют на выделение кислорода, однако повышение концентрации до 110 мкг/л снижает скорость поглощения кислорода на 28 % относительно контрольных значений. При анализе участка ЭТЦ хлоропластов, подверженного изменениям при воздействии КЛ (при наличии акцептора электронов DCBQ), выявлено уменьшение на 24 % (см. табл. 1, 2) выделяемого кислорода, связанного с ФСII. Отсутствие активности ФСI (в присутствии донора электронов DCPIP-H₂ и КЛ) позволяет предположить нарушение транспорта электронов именно в ФСII. Поскольку эффективность ФСII определяется состоянием донорных и акцепторных участков,

изучено влияние КЛ на их активность в выделенных мембранных комплексах из хлоропластов, включающих в себя функционально активный марганец (ФСII + Mn), и в комплексах без выделяемого кислорода, где роль доноров играли Mn + H₂O₂. Действие 0,11 мг/л КЛ совместно с DCBQ уменьшало скорость выделения кислорода в препаратах (ФСII + Mn) на 20 %, что соответствует результатам исследований целых хлоропластов. Поскольку изменение скорости фотохимического восстановления акцептора DCPIP в мембранах обоих типов комплексов происходило одинаково, можно заключить, что КЛ прямо не влияет на функциональность комплекса ФСII [14].

Таблица 1

**Изменение скорости выделения и поглощения O₂
в хлоропластах в присутствии КЛ [14]**

Обработка	Скорость, мкмоль O ₂ (мг Хл) ⁻¹ · ч ⁻¹		
	выделения (DCBQ)	поглощения (H ₂ O → MV)	поглощения (DCPIP-H ₂ → MV)
Контроль	224 ± 17	206 ± 19	668 ± 27
22 мкг/л КЛ	217 ± 21	175 ± 23	669 ± 20
110 мкг/л КЛ	170 ± 20*	149 ± 19*	655 ± 15
* Статистически значимый результат, $p < 0,05$.			

Таблица 2

Параметры JIP-теста, рассчитанные по результатам OJIP [14]

Параметр	Контрольное значение	Концентрация КЛ, мкг/л	
		22	110
V_J	0,246 ± 0,02	0,342 ± 0,03*	0,410 ± 0,01*
M_0	0,062 ± 0,03	0,343 ± 0,02*	0,358 ± 0,08*
P_{et}	3,06 ± 0,15	1,93 ± 0,23*	1,44 ± 0,06*
F_V/F_O	1,48 ± 0,13	1,50 ± 0,18	1,40 ± 0,04
F_V/F_M	0,69 ± 0,02	0,67 ± 0,03	0,65 ± 0,04
* Статистически значимый результат, $p < 0,05$.			

Анализ влияния КЛ на работу ЭТЦ в хлоропластах проводился путем исследования их OJIP-зависимостей. Обнаружено, что при концентрации КЛ 22 и 110 мкг/л наблюдается увеличение амплитуды фазы OJ (V_J) на 39 и 67 % соответственно. Одновременно возрастает скорость накопления

закрытых РЦ (M_0), что свидетельствует о повышении скорости восстановления Q_A более чем в 5 раз. Несмотря на это, эффективность транспорта электронов (P_{et} , отражающая вероятность перехода электронов от Q_A к пулу PQ) снижается на 37 и 53 %. Следует отметить, что максимальная эффективность преобразования энергии в ФСII, выраженная отношением F_V/F_M , остается неизменной. Эти результаты аналогичны данным, полученным в условиях присутствия DCMU, ингибитора электронного транспорта от Q_A к Q_B , который не влияет на F_V/F_M по сравнению с контрольным образцом [26]. В присутствии КЛ значение F_V/F_M в хлоропластах также не меняется, что подтверждают предыдущие наблюдения на мембранах ФСII.

Как отмечено выше, механизм миграции электронов на акцепторной стороне ФСII изучен с использованием регистрации кинетики ЗФ, которая отражает скорость реокисления Q_A и включает в себя три экспоненциальные компоненты [15]. В контрольных образцах большинство РЦ (64 %, A1) демонстрирует эффективный перенос электронов от Q_A^- к Q_B за 0,647 мс ($\tau_{1/2}$, 1). У меньшей части РЦ (23 %, A2) процесс реокисления Q_A^- занимает около 19,5 мс ($\tau_{1/2}$, 2), у оставшихся 13 % РЦ реокисление Q_A^- происходит значительно дольше — примерно за 1709 мс ($\tau_{1/2}$, 3), что указывает на отсутствие прямого пути переноса электронов у этих РЦ.

Исследование влияния КЛ на фотосинтетический аппарат растений выявило несколько изменений на уровне функционирования ФСII. Для электрохимических процессов прямой перенос электронов от Q_A к Q_B замедлился примерно в 2 раза (уменьшение на 51 %, $\tau_{1/2}$, A1). Доля РЦ ФСII, поддерживающих этот процесс, сократилась на 1/5 (20 %), причем число РЦ с Q_B увеличилось почти на 1/4 (26 %, $\tau_{1/2}$, 2). Скорость восстановления оксида Q_A значительно снизилась (на 64 %) предположительно вследствие снижения активности захвата пластохинона Q_B . Число центров, участвующих в процессах рекомбинации с донорским участком ФСII, выросло на 39 % ($\tau_{1/2}$, 3).

По кинетике флуоресценции в контрольных образцах максимальные пики I_1 и I_2 быстрой фазы ЗФ, которая показывает вклад процессов энергизации и формирования ΔpH на тилакоидной мембране хлоропластов [28], наблюдаются спустя 3,6 и 13,6 мс. В стандартных условиях медленные фазы ЗФ возникают спустя секунду, однако в экспериментах с высоким уровнем возбуждения световым потоком ($4000 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) эта фаза исчезала, возможно, ввиду быстрого обратного восстановления

ЭТЦ и последующего снижения ЗФ. Для исследования вклада процессов энергизации и формирования ΔpH на тилакоидной мембране хлоропластов регистрировали кинетику ЗФ [28]. В контрольном образце у быстрой фазы ЗФ длительность (время появления пиков при регистрации) максимумов I_1 и I_2 определена при 3,6 и 13,6 см. В связи с этим в рассматриваемых экспериментах с КЛ ЗФ измерена в присутствии DCBQ. Введение 110 мкг/л КЛ к хлоропластам уменьшило амплитуды быстрых и медленных фаз задержки флуоресценции на 30 и 26 %.

Несмотря на отсутствие заметного влияния препарата при инкубации хлоропластов на общую эффективность трансформации энергии в ФСII (F_v/F_m), ослабление энергетического потенциала мембраны и уменьшение градиента pH связаны, скорее, с повреждением структурной целостности мембранных бислоев хлоропластов.

Продукция активных форм кислорода. Нарушения транспорта электронов в хлоропластах сопровождаются генерацией АФК [21]. Результаты анализа показали увеличение концентрации МДА на 46 % относительно контрольных значений в обработанных КЛ хлоропластах после освещения в течение 5 мин ($100 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), что свидетельствует о повышенном образовании АФК. В связи с накоплением АФК исследованы и морфологические изменения хлоропластов. По данным АСМ, нормальная форма хлоропластов представляет собой диски с отчетливым рельефом мембраны [22]. Однако обработка КЛ привела к изменению формы структур: около половины (57 %) приобрели сферическую структуру, а рельеф поверхности стал неразличимым, что косвенно подтверждает разрушение участков тилакоидных мембран. При введении КЛ наряду с нарушением морфологии хлоропластов и накоплением АФК также наблюдается изменение вязкости мембран. ЭПР-спектроскопия показала уменьшение τ (12 %) спин-меток 16-ДС в мембране хлоропласта. Это доказывает снижение вязкости мембраны (упорядоченность расположения «хвостов» жирных кислот фосфолипидов) (табл. 3).

Таблица 3

**Исследование действия КЛ на параметры ЭПР-спектров
спин-меток 16-DS(τ) и содержание МДА**

Обработка	τ , 10^9 , с	MDA, $\mu\text{моль} \cdot \text{г}^{-1}$ сухого веса
Контроль	$1,78 \pm 0,03$	$1,3 \pm 0,02$
110 мкг/л КЛ	$1,57 \pm 0,01^*$	$1,9 \pm 0,06^*$
*Статистически значимый результат, $p < 0,05$.		

Заключение. Представлены результаты анализа исследований действия пестицидов ТМХ и КЛ на листья различных генотипов кукурузы (инбредной линии zprl 225 и гибридной зр 341) и водорослей [22–25]. Тиаметоксам уменьшает эффективность передачи электронов от реакционного центра Q_A^- к пулу хинонов, замедляя общий электронный транспорт в ФСII. Под воздействием ТМХ изменяется активность ФСIII, включая снижение индекса PI_{ABS} (эффективность светового захвата). Производное ТМХ КЛ вызывает уменьшение числа функционирующих РЦ ФСII, способствующих передаче электронов от Q_A к Q_B , а также доли РЦ ФСII, которые не могут восстановить пул хинонов, либо за счет блока электронного транспорта, либо снижения скорости связывания пластохинона с Q_B . Этот эффект проявляется как в условиях обработки препаратом хлоропластов, так и в экспериментах с изолированными мембранами ФСII, выделенными из хлоропластов. Отметим, что при действии пестицидов меняется форма хлоропластов (из дисковидной в сферическую), уменьшается вязкость мембран, увеличивается содержание АФК. Обнаружен участок воздействия пестицида на клетки растений и водоросли, так как действие КЛ на выделенные мембранные частицы ФСII (способные и не способные к фотозависимому выделению O_2) снижает скорость выделения O_2 и восстановления акцептора электронов (как и в целых хлоропластах), что свидетельствует об отсутствии прямого действия пестицида на ФСII.

Доказано, что при действии пестицида на растение большое значение имеет механизм проникания вещества, его трансформация, накопление в клетках растения и генотип растения. При исследовании влияния ТМХ и КЛ на фотосинтез листьев кукурузы установлено, что при обработке растений методом опрыскивания или прикорневом поливом ТМХ вызывает снижение скорости передачи электронов в ФСII инбредной линии кукурузы zprl 225. Это сопровождается уменьшением активности ФСII и изменением структуры молекул каротиноидов. Эти эффекты различны между инбредной и гибридной линиями кукурузы.

Действие КЛ изучено отдельно на изолированных хлоропластах и активных мембранных компонентах ФСII. Установлено, что число функционирующих центров ФСII, обеспечивающих перенос электронов, уменьшается. В результате снижается выделение кислорода и замедляется восстановление электронного акцептора DCPIP в мембранах ФСII. Этот эффект наблюдается даже в отсутствие кислород-выделяющих комплексов и в присутствии искусственно введенных электронных доноров (смесь Mn^{2+} с H_2O_2), что подтверждает не прямое воздействие КЛ на ФСII.

Таким образом, оба пестицида оказывают воздействие на фотосинтез, проявляющееся в снижении эффективности функционирования ФСII, изменении структуры хлоропластов и нарушении процессов передачи электронов. Эти эффекты зависят от способа внесения препарата и особенностей генотипа исследуемых линий кукурузы.

Изменения содержания и свойств пигментов под действием КЛ на водоросли в течение короткого (24 ч) и длительного (21 день) инкубационного периодов различны, но сопровождаются остановкой роста численности клеток, а также снижением параметра F_v/F_m и содержания хлорофилла [26, 27]. В процессе анализа устойчивости клеток *C. reinhardtii* к КЛ (циклы действие–отмывка) показано, что увеличение числа циклов приводит к меньшему снижению значения F_v/F_m . После действия КЛ, последующей отмывки от инсектицида и культивирования на среде без инсектицидов в течение 8 дней число живых клеток составило 98 %, а содержание хлорофилла в клетке стало на 30 % ниже контрольного значения. Вероятно, наличие хлорофилла в клетке является ключевым фактором, определяющим резистентность.

Неоникотиноиды широко применяют в агропромышленности для защиты растений от вредителей [1], в связи с этим исследования молекулярных механизмов влияния этих инсектицидов (например, ТМХ и его производного КЛ) на фотосинтезирующие пигменты разных сортов кукурузы позволяют эффективно диагностировать состояние растений под воздействием указанных веществ. Для оценки изменений структуры и функций молекул используют методы спектроскопии комбинационного рассеяния и ИК-излучения, АСМ, ЭПР и измерение флуоресцентных характеристик хлорофилла (JIP-тест) [15, 24, 28, 29]. Эти методики способствуют созданию новых подходов в селекции устойчивых культур и повышению эффективности контроля качества посевов.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Gupta R. The oxygen-evolving complex: a super catalyst for life on earth, in response to abiotic stresses. *Plant Signal Behav.*, 2020, vol. 15, no. 12, art. 1824721. DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1824721>
- [2] Jeschke P., Nauen R., Schindler M., et al. Overview of the status and global strategy for neonicotinoids. *J. Agric. Food Chem.*, 2011, vol. 59, no. 7, pp. 2897–2908. DOI: <https://doi.org/10.1021/jf101303g>
- [3] Radolinski J., Wu J., Xia K., et al. Plants mediate precipitation-driven transport of a neonicotinoid pesticide. *Chemosphere*, 2019, vol. 222, pp. 445–452. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.01.150>

- [4] Macedo W.R., Araújo D.K., de Camargo e Castro P.R. Unravelling the physiologic and metabolic action of thiamethoxam on rice plants. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2013, vol. 107, no. 2, pp. 244–249. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2013.08.001>
- [5] Larsen R.J., Falk D.E. Effects of a seed treatment with a neonicotinoid insecticide on germination and freezing tolerance of spring wheat seedlings. *Can. J. Plant Sci.*, 2013, vol. 93, no. 3, pp. 535–540. DOI: <https://doi.org/10.4141/CJPS2012-127>
- [6] Cataneo A.C., Ferreira L.C., Carvalho J.C., et al. Improved germination of soybean seed treated with thiamethoxam under drought conditions. *Seed Sci. Technol.*, 2010, vol. 38, no. 1, pp. 248–251. DOI: <https://doi.org/10.15258/sst.2010.38.1.27>
- [7] Preetha G., Stanley J. Influence of neonicotinoid insecticides on the plant growth attributes of cotton and okra. *J. Plant Nutr.*, 2012, vol. 35, no. 8, pp. 1234–1245. DOI: <https://doi.org/10.1080/01904167.2012.676134>
- [8] Xia X.J., Huang Y.Y., Wang L., et al. Pesticides-induced depression of photosynthesis was alleviated by 24-epibrassinolide pretreatment in *Cucumis sativus* L. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2006, vol. 86, no. 1, pp. 42–48. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2006.01.005>
- [9] Aksoy Ö., Deveci A., Sibel K., et al. Phytotoxic effect of Quizalofop-P-Ethyl on Soybean (*Glycine max* L.). *J. Biol. Environ. Sci.*, 2013, vol. 7, no. 19, pp. 49–55.
- [10] Shakir S. K., Irfan S., Akhtar B., et al. Pesticide-induced oxidative stress and antioxidant responses in tomato (*Solanum Lycopersicon*) seedlings. *Ecotoxicology*, 2018, vol. 27, no. 7, pp. 919–935. DOI: <https://doi.org/10.1007/S10646-018-1916-6>
- [11] Touzout N., Mehallah H., Moralent R., et al. Phytotoxic evaluation of neonicotinoid imidacloprid and cadmium alone and in combination on tomato (*Solanum Lycopersicon* L.). *Ecotoxicology*, 2021, vol. 30, no. 6, pp. 1126–1137. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10646-021-02421-6>
- [12] Тодоренко Д.А., Слатинская О.В., Hao J. и др. Photosynthetic pigments and phytochemical activity of photosynthetic apparatus of maize (*Zea mays* L.) leaves under the effect of thiamethoxam. *Сельскохозяйственная биология*, 2020, т. 55, № 1, с. 66–76. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.1.66rus>
- [13] Todorenko D.A., Hao J., Slatinskaya O.V., et al. Effect of thiamethoxam on photosynthetic pigments and primary photosynthetic reactions in two maize genotypes (*Zea mays*). *Funct. Plant Biol.*, 2021, vol. 48, no. 10, pp. 994–1004. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP21134>
- [14] Хао Ц. Исследование молекулярных механизмов действия пестицидов на фотосинтетический аппарат высших растений. Дис. ... канд. биол. наук. Москва, МГУ, 2025.
- [15] Volgusheva A.A., Hao J., He Y., et al. Effect of the insecticide clothianidin on the photosynthetic electron transport chain in pea. *Photochem Photobiol.*, 2024, vol. 101, no. 3, pp. 580–591. DOI: <https://doi.org/10.1111/php.14018>

- [16] Radenovich C.N., Максимов Г.В., Шутова В.В. и др. Использование инфракрасной спектроскопии и спектроскопии комбинационного рассеяния для анализа состояния биомолекул у линий кукурузы *Zea mays* L. *Сельскохозяйственная биология*, 2021, т. 56, № 5, с. 948–957.
DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.5.948rus>
- [17] Strasser R. J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). *Chlorophyll a Fluorescence. Advances in Photosynthesis and Respiration*, vol. 19. Dordrecht, Springer, 2004, pp. 321–362. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_12
- [18] Volgusheva A.A., Petrova E.V., Kukarskikh G.P., et al. Influence of fermentation reactions on continuous hydrogen photoproduction by microalga *Chlamydomonas reinhardtii* under sulfur deficiency. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.*, 2022, vol. 77, no. 1, pp. 25–31. DOI: <https://doi.org/10.3103/S0096392522010060/FIGURES/2>
- [19] Curtis V.A., Brand J.J., Togasaki R.K. Partial reactions of photosynthesis in briefly sonicated *Chlamydomonas*: I. Cell breakage and electron transport activities. *Plant Physiol.*, 1975, vol. 55, no. 2, pp. 183–196. DOI: <https://doi.org/10.1104/PP.55.2.183>
- [20] Lovyagina E.R., Davletshina L.N., Semin B.K. Peculiarities of Mn(II) cation oxidation in the photosystem II without an oxygen-evolving complex: evolutionary aspect. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.*, 2022, vol. 77, no. 2, pp. 92–97.
DOI: <https://doi.org/10.3103/S0096392522020055>
- [21] Schreier-Muccillo S., Marsh D., Smith I.C.P. Monitoring the permeability profile of lipid membranes with spin probes. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1976, vol. 172, no. 1, pp. 1–11. DOI: [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(76\)90041-2](https://doi.org/10.1016/0003-9861(76)90041-2)
- [22] Radenovic Č.N., Максимов Г.В., Курамшина Г.М. и др. Использование метода спектроскопии поверхностного внутреннего отражения для диагностики зерна кукурузы (*Zea mays* L.). *Сельскохозяйственная биология*, 2022, т. 57, № 5, с. 933–944. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.5.933rus>
- [23] Liu W., Shutova V.V., Maksimov G.V., et al. Use of nanostructured silver substrates (coatings) to study the content and conformation of β -carotene. *Herald of the Bauman Moscow State Technical University, Series Natural Sciences*, 2022, no. 2 (101), pp. 112–124. DOI: <https://doi.org/10.18698/1812-3368-2022-2-112-124>
- [24] Паршина Е.Ю., Самойленко А.А., Максимов Г.В. и др. Комплексный подход для исследования морфологии и распределения пигментов в клетке водоросли. *Вестник МГТУ им. Н.Э. Баумана. Сер. Естественные науки*, 2024, № 2 (113), с. 129–148. EDN: NBOFMH
- [25] Volgusheva A.A., He Y., Maksimov G.V., et al. The resistance of *Chlamydomonas reinhardtii* cells to the neonicotinoid clothianidin. *Ecotoxicology*, 2025, vol. 34, no. 6, pp. 1105–1115. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10646-025-02899-4>
- [26] Henrysson T., Sundby C. Characterization of photosystem II in stroma thylakoid membranes. *Photosynth. Res.*, 1990, vol. 25, no. 2, pp. 107–117.
DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00035459/METRICS>

- [27] Kalaji H.M., Jajoo A., Oukarroum A., et al. The use of chlorophyll fluorescence kinetics analysis to study the performance of photosynthetic machinery in plants. In: *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance*, vol. 2. Academic Press, 2014, pp. 347–384. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800875-1.00015-6>
- [28] Pinnola A., Bassi R. Molecular mechanisms involved in plant photoprotection. *Biochem. Soc. Trans.*, 2018, vol. 46, no. 2, pp. 467–482. DOI: <https://doi.org/10.1042/BST20170307>
- [29] Chuartzman S.G., Nevo R., Shimoni E., et al. Thylakoid membrane remodeling during state transitions in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 2008, vol. 20, no. 4, pp. 1029–1039. DOI: <https://doi.org/10.1105/TPC.107.055830>

Максимов Георгий Владимирович — д-р биол. наук, профессор, профессор кафедры биофизики Биологического факультета МГУ (Российская Федерация, 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1).

Шутова Виталина Викторовна — канд. биол. наук, доцент, доцент кафедры биотехнологии, биохимии и биоинженерии факультета биотехнологии и биологии МГУ им. Н.П. Огарёва (Российская Федерация, 430005, Саранск, ул. Большевистская, д. 68).

Просьба ссылаться на эту статью следующим образом:

Максимов Г.В., Шутова В.В. Исследование молекулярных механизмов действия пестицидов на фотосинтетический аппарат высших растений и водорослей. *Вестник МГТУ им. Н.Э. Баумана. Сер. Естественные науки*, 2026, № 4 (127), с. 74–96. EDN: RJFLWU

**INVESTIGATION OF THE MOLECULAR MECHANISMS
OF PESTICIDE ACTION ON THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS
OF HIGHER PLANTS AND ALGAE**

G.V. Maksimov¹

gmaksimov@mail.ru

V.V. Shutova²

vshutova@yandex.ru

¹ MSU, Moscow, Russian Federation

² MRSU, Saransk, Russian Federation

Abstract

This article presents an analysis of the mechanisms of action of the common pesticides thiamethoxam and its derivative clothianidin on the growth, morphology, and photosynthetic processes of plants and algae. A detailed analysis of the results of biophysical studies

Keywords

Higher plants, algae, chloroplast, pesticides, pigments, membrane viscosity, electronic paramagnetic resonance, Raman spectroscopy

of the mechanism of changes in electron transport, transport, and morphology of chloroplasts in plants and algae under the influence of pesticides is presented. It is demonstrated for the first time that the local mechanism of action of thiamethoxam modifies the transfer of electrons from Q_A^- to the quinone pool (Ψ_{Eo}) and the functional activity of PSII (PI_{ABS}), while clothianidin modifies the rate of electron transfer between Q_A and Q_B , as well as the proportion of PSII centers that are unable to restore the quinone pool either by blocking electron transport or by reducing the rate of plastoquinone binding to Q_B . It has been established that clothianidin induces the formation of free radicals and alters the morphology, surface topography, and viscosity of chloroplast membranes. Changes in pigment content and properties under the influence of clothianidin on algae during a short incubation period (24 h) and a long (21 days) incubation period are different, but are accompanied by a cessation of cell growth, as well as a decrease in the F_V/F_M parameter and chlorophyll content. It has been shown that an increase in the number of cycles (the CL action–CL wash cycles) leads to a smaller decrease in the F_V/F_M value. According to the authors, the presence of chlorophyll in the cell is a key factor determining resistance

Received 15.12.2025

Accepted 02.03.2026

© Author(s), 2026

The work was carried out as part of the funding for Lomonosov MSU budget programs

REFERENCES

- [1] Gupta R. The oxygen-evolving complex: a super catalyst for life on earth, in response to abiotic stresses. *Plant Signal Behav.*, 2020, vol. 15, no. 12, art. 1824721. DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1824721>
- [2] Jeschke P., Nauen R., Schindler M., et al. Overview of the status and global strategy for neonicotinoids. *J. Agric. Food Chem.*, 2011, vol. 59, no. 7, pp. 2897–2908. DOI: <https://doi.org/10.1021/jf101303g>
- [3] Radolinski J., Wu J., Xia K., et al. Plants mediate precipitation-driven transport of a neonicotinoid pesticide. *Chemosphere*, 2019, vol. 222, pp. 445–452. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.01.150>
- [4] Macedo W.R., Araújo D.K., de Camargo e Castro P.R. Unravelling the physiologic and metabolic action of thiamethoxam on rice plants. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2013, vol. 107, no. 2, pp. 244–249. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2013.08.001>

- [5] Larsen R.J., Falk D.E. Effects of a seed treatment with a neonicotinoid insecticide on germination and freezing tolerance of spring wheat seedlings. *Can. J. Plant Sci.*, 2013, vol. 93, no. 3, pp. 535–540. DOI: <https://doi.org/10.4141/CJPS2012-127>
- [6] Cataneo A.C., Ferreira L.C., Carvalho J.C., et al. Improved germination of soybean seed treated with thiamethoxam under drought conditions. *Seed Sci. Technol.*, 2010, vol. 38, no. 1, pp. 248–251. DOI: <https://doi.org/10.15258/sst.2010.38.1.27>
- [7] Preetha G., Stanley J. Influence of neonicotinoid insecticides on the plant growth attributes of cotton and okra. *J. Plant Nutr.*, 2012, vol. 35, no. 8, pp. 1234–1245. DOI: <https://doi.org/10.1080/01904167.2012.676134>
- [8] Xia X.J., Huang Y.Y., Wang L., et al. Pesticides-induced depression of photosynthesis was alleviated by 24-epibrassinolide pretreatment in *Cucumis sativus* L. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 2006, vol. 86, no. 1, pp. 42–48. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2006.01.005>
- [9] Aksoy Ö., Deveci A., Sibel K., et al. Phytotoxic effect of Quizalofop-P-Ethyl on Soybean (*Glycine max* L.). *J. Biol. Environ. Sci.*, 2013, vol. 7, no. 19, pp. 49–55.
- [10] Shakir S. K., Irfan S., Akhtar B., et al. Pesticide-induced oxidative stress and antioxidant responses in tomato (*Solanum Lycopersicon*) seedlings. *Ecotoxicology*, 2018, vol. 27, no. 7, pp. 919–935. DOI: <https://doi.org/10.1007/S10646-018-1916-6>
- [11] Touzout N., Mehallah H., Moralent R., et al. Phytotoxic evaluation of neonicotinoid imidacloprid and cadmium alone and in combination on tomato (*Solanum Lycopersicon* L.). *Ecotoxicology*, 2021, vol. 30, no. 6, pp. 1126–1137. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10646-021-02421-6>
- [12] Todorenko D.A., Slatinskaya O.V., Hao J., et al. Photosynthetic pigments and phytochemical activity of photosynthetic apparatus of maize (*Zea mays* L.) leaves under the effect of thiamethoxam. *Selskokhozyaystvennaya biologiya* [Agricultural Biology], 2020, vol. 55, no. 1, pp. 66–76 (in Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.1.66rus>
- [13] Todorenko D.A., Hao J., Slatinskaya O.V., et al. Effect of thiamethoxam on photosynthetic pigments and primary photosynthetic reactions in two maize genotypes (*Zea mays*). *Funct. Plant Biol.*, 2021, vol. 48, no. 10, pp. 994–1004. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP21134>
- [14] Hao J. Issledovanie molekulyarnykh mekhanizmov deystviya pestitsidov na fotosinteticheskiy apparat vysshikh rasteniy. Dis. kand. biol. nauk [Study of the molecular mechanisms of pesticide action on the photosynthetic apparatus of higher plants. Cand. Sc. (Biol.) Diss.]. Moscow, MSU, 2025 (in Russ.).
- [15] Volgusheva A.A., Hao J., He Y., et al. Effect of the insecticide clothianidin on the photosynthetic electron transport chain in pea. *Photochem Photobiol.*, 2024, vol. 101, no. 3, pp. 580–591. DOI: <https://doi.org/10.1111/php.14018>
- [16] Radenovich C.N., Maksimov G.V., Shutova V.V., et al. Using infrared spectroscopy and raman spectroscopy to evaluate the conformation of biomolecules in maize (*Zea*

- mays* L.) lines. *Selskokhozyaystvennaya biologiya* [Agricultural Biology], 2021, vol. 56, no. 5, pp. 948–957 (in Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.5.948rus>
- [17] Strasser R. J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). *Chlorophyll a Fluorescence. Advances in Photosynthesis and Respiration*, vol. 19. Dordrecht, Springer, 2004, pp. 321–362. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_12
- [18] Volgusheva A.A., Petrova E.V., Kukarskikh G.P., et al. Influence of fermentation reactions on continuous hydrogen photoproduction by microalga *Chlamydomonas reinhardtii* under sulfur deficiency. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.*, 2022, vol. 77, no. 1, pp. 25–31. DOI: <https://doi.org/10.3103/S0096392522010060/FIGURES/2>
- [19] Curtis V.A., Brand J.J., Togasaki R.K. Partial reactions of photosynthesis in briefly sonicated *Chlamydomonas*: I. Cell breakage and electron transport activities. *Plant Physiol.*, 1975, vol. 55, no. 2, pp. 183–196. DOI: <https://doi.org/10.1104/PP.55.2.183>
- [20] Lovyagina E.R., Davletshina L.N., Semin B.K. Peculiarities of Mn(II) cation oxidation in the photosystem II without an oxygen-evolving complex: evolutionary aspect. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.*, 2022, vol. 77, no. 2, pp. 92–97. DOI: <https://doi.org/10.3103/S0096392522020055>
- [21] Schreier-Muccillo S., Marsh D., Smith I.C.P. Monitoring the permeability profile of lipid membranes with spin probes. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1976, vol. 172, no. 1, pp. 1–11. DOI: [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(76\)90041-2](https://doi.org/10.1016/0003-9861(76)90041-2)
- [22] Radenovic Č.N., Maksimov G.V., Kuramshina G.M., et al. Use of internal reflection spectroscopy for maize (*Zea mays* L.) Grain diagnosis. *Selskokhozyaystvennaya biologiya* [Agricultural Biology], 2022, vol. 57, no. 5, pp. 933–944 (in Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.5.933rus>
- [23] Liu W., Shutova V.V., Maksimov G.V., et al. Use of nanostructured silver substrates (coatings) to study the content and conformation of β -carotene. *Herald of the Bauman Moscow State Technical University, Series Natural Sciences*, 2022, no. 2 (101), pp. 112–124. DOI: <https://doi.org/10.18698/1812-3368-2022-2-112-124>
- [24] Parshina E.Yu., Samoylenko A.A., Maksimov G.V., et al. Integrated approach to studying pigment morphology and distribution in the algae cell. *Herald of the Bauman Moscow State Technical University, Series Natural Sciences*, 2024, no. 2 (113), pp. 129–148 (in Russ.). EDN: NBOFMH
- [25] Volgusheva A.A., He Y., Maksimov G.V., et al. The resistance of *Chlamydomonas reinhardtii* cells to the neonicotinoid clothianidin. *Ecotoxicology*, 2025, vol. 34, no. 6, pp. 1105–1115. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10646-025-02899-4>
- [26] Henrysson T., Sundby C. Characterization of photosystem II in stroma thylakoid membranes. *Photosynth. Res.*, 1990, vol. 25, no. 2, pp. 107–117. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00035459/METRICS>
- [27] Kalaji H.M., Jajoo A., Oukarroum A., et al. The use of chlorophyll fluorescence kinetics analysis to study the performance of photosynthetic machinery in plants.

In: *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance*, vol. 2. Academic Press, 2014, pp. 347–384. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800875-1.00015-6>

[28] Pinnola A., Bassi R. Molecular mechanisms involved in plant photoprotection. *Biochem. Soc. Trans.*, 2018, vol. 46, no. 2, pp. 467–482.

DOI: <https://doi.org/10.1042/BST20170307>

[29] Chuartzman S.G., Nevo R., Shimoni E., et al. Thylakoid membrane remodeling during state transitions in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 2008, vol. 20, no. 4, pp. 1029–1039. DOI: <https://doi.org/10.1105/TPC.107.055830>

Maksimov G.V. — Dr. Sc. (Biol.), Professor, Department of Biophysics, Faculty of Biology, MSU (Leninskie Gory 1, Moscow, 119991 Russian Federation).

Shutova V.V. — Cand. Sc. (Biol.), Assoc. Professor, Departments of Biotechnology, Biochemistry, and Bioengineering, Faculty of Biotechnology and Biology, MRSU (Bolshevistskaya ul. 68, Saransk, 430005 Russian Federation).

Please cite this article in English as:

Maksimov G.V., Shutova V.V. Investigation of the molecular mechanisms of pesticide action on the photosynthetic apparatus of higher plants and algae. *Herald of the Bauman Moscow State Technical University, Series Natural Sciences*, 2026, no. 4 (127), pp. 74–96 (in Russ.). EDN: RJFLWU