

Некоторые биоморфологические особенности сортов персика, определяющие их фотосинтетическую продуктивность

ЮРИЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ИВАЩЕНКО

Іващенко Ю.В., 2012: **Деякі біоморфологічні особливості сортів персика, які визначають їх фотосинтетичну продуктивність.** Чорноморськ. бот. ж., Т. 8, № 4: 370-378.

Наведено результати порівняльних досліджень формування листового апарату дерев ряда сортів персика, що належать до різних еколо-географічних груп та екотипів. Показано, що формування листової поверхні впливає на прояв фотосинтетичної активності комплексу структур, які приймають участь в первинних процесах трансформації світлової енергії. Виділено морфофізіологічні показники різних сортів персика, що найбільш об'єктивно характеризують фотосинтетичну продуктивність залежно від сортових та екологічних властивостей їх листового апарату.

Ключові слова: листовий апарат, еколо-географічні групи та екотипи, фотосинтетична активність

IVASHCHENKO Y.V., 2012: **Some biomorphological peculiarities of peach varieties which determine their photosynthesis productivity.** Chornomors'k. bot. z., Vol. 8, №4: 370-378.

The results of comparative studies of leaves` apparatus formation in some peach varieties which belong to the different ecologo-geographical groups and ecotypes have been given. It has been shown that formation of the leaf surface influences on the display of photosynthesis activity of the complex of structures which take part in the initial processes of the light energy transformation. Morphophysiological indexes of the different peach varieties that most objectively characterized photosynthesis productivity depending of variety and ecological properties of their leaves` apparatus have been shared out.

Key words: leaves` apparatus, ecologo-geographical groups and ecotypes, photosynthesis activity

Іващенко Ю.В., 2012: **Некоторые биоморфологические особенности сортов персика, определяющие их фотосинтетическую продуктивность.** Черноморск. бот. ж., Т. 8, № 4: 370-378.

Представлены результаты сравнительных исследований формирования листового аппарата деревьев ряда сортов персика, принадлежащих к различным эколого-географическим группам и экотипам. Показано, что формирование листовой поверхности влияет на проявление фотосинтетической активности комплекса структур, участвующих в первичных процессах трансформации световой энергии. Выделены морфофизиологические показатели различных сортов персика, наиболее объективно характеризующие фотосинтетическую продуктивность в зависимости от сортовых и экологических свойств их листового аппарата.

Ключевые слова: листовой аппарат, эколого-географические группы и экотипы, фотосинтетическая активность

Работоспособность фотосинтетического аппарата в определенной мере связана с количественными параметрами его структурных компонентов. Особенно отчетливо это проявлялось у ряда сортов пшеницы интенсивного и экстенсивного типа [КЕРШАНСКАЯ,

2007], гибридных и **спуровых** форм семечковых и косточковых плодовых культур [Князева и соавт., 1979; Нестеров, 1986], а также сортов персика в условиях лугового сада [Лукьянова и соавт., 1988]. Наряду с поиском оптимальных структурных параметров листовой поверхности, влияющих на формирование урожая, ведутся исследования по продуктивности фотосинтетически активных форм хлорофилла и эффективности первичных процессов фотосинтеза, в которых они участвуют. Наиболее интенсивно исследуется роль светособирающего антенного комплекса ФС II (LHC II) [ANTAL and RUBIN, 2008], первичных переносчиков электронов [КОРНЕЕВ, Кочубей, 2000; PRÁŠIL, 2008] и количественных параметров индукции флуоресценции [НЕСТЕРЕНКО и соавт., 2007] в онтогенезе растений. Целесообразность таких исследований обосновывается теорией фотосинтетической продуктивности растений [Ничипорович, 1988], одно из положений которой заключается в формировании оптимальных структурных компонентов, обеспечивающих наиболее эффективное усвоение фотосинтетически активной радиации. При выделении сортов персика по продуктивности, обладающих различными экологическими характеристиками, важно определить вклад первичных процессов фотосинтеза в формирование ее эффективности. Исходя из этого, цель данной работы заключалась в выявлении морфофизиологических особенностей сортов персика и определении возможности их применения для оценки фотосинтетической продуктивности.

Методика исследований

В качестве модельных объектов использованы многолетние растения сортов персика обыкновенного (*Persica vulgaris* Mill.) различного эколого-географического происхождения, произрастающие на коллекционном участке Никитского ботанического сада – Национального научного центра (НБС-ННЦ, г. Ялта) в одинаковых климатических и почвенных условиях. Характеристика структуры листового аппарата, подсчет количества побегов на одну скелетную ветвь, расчет площади листовой поверхности осуществлены на основе методики, разработанной А.С. Овсянниковым (1972), и усовершенствованной относительно персика [Физиол. и биофиз. методы в селекции плодовых культур, метод. реком., 1991]. Анализ фотосинтетической активности листового аппарата проводился по показателям фотоиндукционной кривой флуоресценции интактных листьев, полученным на основе данных портативного прибора ИФХ – I (разработка центра микроэлектроники, института кибернетики НАНУ). Прибор позволял регистрировать значение нескольких уровней фотоиндукционной кривой F_o , F_{pl} , F_m и F_t . Для диагностических целей использовали их соотношение, а интерпретацию кинетики показателей связывали с конкретными процессами первичного фотосинтеза, которые известны по ряду работ [КАРАПЕТЯН, Бухов, 1986; ВЕСЕЛОВСКИЙ, ВЕСЕЛОВА, 1990; ГАЕВСКИЙ, МОРГУН, 1993; ANTAL and RUBIN, 2008]. Уровень флуоресценции F_m косвенно характеризует величину емкости светопоглощающих структур или «антенного» комплекса, способных улавливать и поставлять энергию на реакционные центры фотосистем листа. Также для объективности интерпретации этих процессов применяется соотношение $(F_m - F_o)/F_m$. Поскольку в нативных клетках листьев не весь флуоресцирующий хлорофилл существует в фотохимических преобразованиях, процентное отношение фонового уровня его свечения F_o к максимальному уровню F_m является более существенным и функционально более важным показателем, чем взятый отдельно показатель F_m . Для более детальных характеристик фотоактивности первичных процессов фотосинтеза используют соотношение $(F_{pl} - F_o)/\Delta F$ – как показатель функционирования цепи восстановления первичного акцептора электронов [КОРНЕЕВ, Кочубей, 2000]. Из арсенала показателей фотоактивности выделяется наиболее информативный – $(F_m - F_t)/F_m$. В данном соотношении присутствует параметр F_t , косвенно свидетельствующий о степени гашения флуоресценции после фотоиндуцированного нарастания свечения

до уровня F_m . Считается [ГАЕВСКИЙ, МОРГУН, 1993; LICHTENTHALER, BABANI, LANGSDORF and BUSCHMANN, 2000], что это соотношение в наибольшей степени характеризует фотохимический потенциал фотосинтезирующего объекта и отражает степень влияния «темновых» процессов фотосинтеза.

Результаты и обсуждение

Изменение площади листового аппарата в процессе вегетации и в период созревания урожая является для персика важной сортовой и функциональной особенностью. В результате оценки площадей листовой поверхности на различных по длине типах побегов установлено, что для большинства сортов персика к моменту созревания урожая она увеличилась на 48-52% (табл. 1).

Таблица 1

Изменение площади листовой поверхности, приходящейся на одну скелетную ветвь в период вегетации (1) и созревания урожая (2).

Table 1

Changing of area of leaf's surface on one skeleton branch in the period of vegetation (1) and fruit ripening (2), 2008 y.

Сорт и его характеристики	Площадь листовой поверхности, см ²						Всего по дереву, см ²	
	Длина побега, см							
	0-2	2-5	5-10	10-20	20-30	>30		
Северокитайская эколого-географическая группа (э-г), европейский экотип (э-п)								
Нарядный Никитский (1)	6840	2964	6878	8740	28842	-	54264	
(2)	1564	3864	2562	10043	17680	14094	49807	
Северокитайская э-г группа, закавказский э-п								
Земпуш (1)	10800	7005	5779	16513	17248	1408	58753	
(2)	1523	3964	1949	6762	12077	48260	74535	
Иранская э-г группа, американский э-п								
Baby Gold - 7(1)	292	361	689	752	771	257	3122	
(2)	271	1152	1785	4186	8781	5216	21391	
Иранская э-г группа, европейский э-п								
Советский (1)	746	5742	8856	9778	520	-	25642	
(2)	2646	12320	17718	9184	6266	4979	53113	
Северокитайская э-г группа, европейский э-п								
Гринсборо (1)	11410	6944	9089	6375	3637	-	37 455	
(2)	5707	8518	10584	17184	22165	7551	71709	
Иранская э-г группа, европейский э-п								
Золотой Юбилей (1)	1573	4586	3067	5434	3110	792	18562	
(2)	632	2926	2772	4549	8512	3041	22405	
Иранская э-г группа, закавказский э-п								
Бекетовский (1)	2173	5060	2246	2484	1452	-	13415	
(2)	289	10216	5722	7380	9240	6010	38857	
Северокитайская э-г группа, американский э-п								
Сен-Жермен (1)	294	9185	8153	7313	3217	3938	32100	
(2)	680	15675	16128	13435	12896	6003	64817	
Северокитайская э-г группа, среднеазиатский э-п								
Ак-Шефталю (1)	6169	6728	11688	21715	17531	3960	67791	
(2)	5006	8730	15800	23530	20451	9074	82591	

Наибольший прирост листовой поверхности (до 85%) зафиксирован у сортов Бекетовский и Baby Gold-7, относящихся к американскому и закавказскому экотипам. У сортов персика европейского экотипа Нарядный Никитский, Золотой Юбилей, а также Ак-Шефталю, принадлежащего к среднеазиатскому экотипу, листовая поверхность существенно не изменяется или незначительно увеличивается в пределах

17-18%. Существенным, но всё же сдержаным ростом характеризуются некоторые сорта европейского (Гринсборо, Советский) и американского (Сен-Жермен) экотипов.

Анализ площади листьев в среднем по дереву показал, что у сортов северокитайской эколого-географической группы интенсивность нарастания листовой поверхности в 1,5 раза меньше, чем у сортов иранской эколого-географической группы. Например, наименьший прирост листовой поверхности зафиксирован у сортов Ак-Шефталю, Земпуш и Нарядный Никитский, относящихся к северокитайской эколого-географической группе. Среди представителей иранской эколого-географической группы увеличение листовой поверхности к периоду созревания урожая более чем на 50% наблюдали у сортов Baby Gold-7, Бекетовский и Советский. Относительно тенденции в ранжировании сортов, принадлежащих к различным экотипам, то в среднем менее существенный прирост характерен для представителей европейского и закавказского экотипа. В 1,5-2 раза по величине превалирует листовая поверхность у сортов американского экотипа. Этот факт, а также ранжирование сортов по эколого-географическим группам подтверждают общепринятые положения о тесной корреляции между фотосинтетической продуктивностью и показателями экологической пластиичности сорта [РУБИН и соавт., 1988; КЕРШАНСКАЯ, 2007]. В связи с этим важно выделить биоморфологические особенности, характеризующие способность сортов формировать листовую поверхность в течение периодов вегетации и созревания урожая. У группы сортов, обладающих нарастанием листовой поверхности к моменту созревания урожая более чем на 50%, интенсивность ростовых процессов поддерживается равномерно по всем типам побегов, с незначительным перераспределением нагрузки на побеги длиной 20 - 30 см. Принадлежащий к этой группе сорт Советский формирует баланс листовой поверхности в двух диапазонах: за счёт укороченных побегов (2-10 см) и листьев, функционирующих на более сильных побегах (20-30 см). Характеризующиеся сдержанным нарастанием листовой поверхности (до 50%) сорта Гринсборо и Сен-Жермен отличаются по вкладу в увеличение листовой поверхности различных побегов. У сорта Гринсборо увеличение площади листовой поверхности получено за счет побегов длиной более 10 см, а у сорта Сен-Жермен зафиксирована равномерная листовая нагрузка на все типы побегов. У сортов с незначительным нарастанием листового аппарата Земпуш и Золотой Юбилей прирост получен за счет побегов, длина которых превышает 20-30 см. У сортов Нарядный Никитский и Ак-Шефталю, относящихся к этой же группе по интенсивности роста, увеличение поверхности осуществлялось незначительно, но равномерно по всем типам побегов.

Следует отметить, что ранжирование сортов персика по интенсивности ростовых процессов указывает на существование естественных морфотипов, регулирующих эти процессы соотносительно с запросами растения по осуществлению ряда функций, в том числе и фотосинтеза.

К объективным характеристикам фотосинтетической активности листового аппарата высших растений относят изменение степени трансформации световой энергии, идентифицируемых на основе показателей фотоиндукционной кривой флуоресценции хлорофилла [КАРАПЕТЯН, Бухов, 1986; ИВАЩЕНКО, ГОРИНА, 2007; ANTAL and RUBIN, 2008]. Для исследуемых сортов персика эти показатели зафиксированы одновременно с измерением площади листовой поверхности (табл.2). Показатель фотоиндукционной кривой F_m , косвенно свидетельствует о величине емкости светоулавливающих структур или «антенных» комплексов фотосинтетического аппарата, способных поставлять энергию на реакционные центры фотосистем листа.

Изначально, в период вегетации, максимальное значение одного из параметров фотоиндукционной кривой (F_m), зафиксировано у сорта Ак-Шефталю, и повышенные его показатели относительно других растений – у сортов Гринсборо и Бекетовский. В

целом же, содержание пула светоулавливающих элементов, или «антенного» комплекса, показателем которого является F_m , у этих сортов превышает в 1,4-1,8 раза по уровню другие сорта персика. Минимальные размеры «антенного» комплекса в этот период выявлены у сортов Золотой Юбилей и Советский. У остальных сортов этот показатель поддерживался на среднем уровне. Доминирующая доля «антенных» комплексов в структуре фотосинтетического аппарата наблюдалась в основном у сортов северокитайской эколого-географической группы, а уменьшенный их уровень – у сортов иранской эколого-географической группы. Что же касается экотипов, то более высокими значениями уровня F_m выделялись сорта среднеазиатского и закавказского экотипов, и наоборот, относительно сниженным значением отличались сорта европейского и американского экотипов.

Таблица 2
Изменение показателей фотоактивности листового аппарата сортов персика в период вегетации (1) и созревания урожая (2)

Table 2
Changing of photoactivity indexes for leaf's system of peach varieties in vegetation (1) and ripening periods (2)

Сорт и его характеристики	Показатели фотоактивности листового аппарата, отн.ед.			
	F_m	$F_m - F_o$	$F_m - F_t$	$F_{pl} - F_o$
		F_m	F_m	ΔF
Нарядный Никитский (1)	76±15	63±7	54±8	0,14±0,04
(2)	68±12	58±5	50±4	0,15±0,04
Земпуш (1)	80±15	55±12	55±5	0,07±0,02
(2)	93±3	63±3	56±3	0,15±0,04
Baby Gold - 7(1)	69±2	59±6	55±5	0,13±0,03
(2)	62±7	55±9	43±4	0,22±0,05
Гринсборо (1)	93±14	65±4	53±9	0,16±0,05
(2)	101±8	63±5	49±10	0,19±0,05
Советский (1)	67±12	60±6	51±8	0,16±0,06
(2)	70±14	62±8	51±7	0,18±0,06
Золотой Юбилей (1)	63±8	56±7	52±4	0,18±0,01
(2)	82±8	63±5	57±4	0,14±0,04
Бекетовский (1)	91±18	61±4	58±5	0,10±0,03
(2)	68±10	53±8	52±3	0,14±0,05
Сен-Жермен (1)	66±13	62±7	45±6	0,17±0,03
(2)	61±14	60±6	41±9	0,18±0,05
Ак-Шефталю (1)	113±21	66±4	62±5	0,10±0,02
(2)	102±12	61±6	57±3	0,11±0,02

В целом же, у каждой группы сортов проявляются морфотипы, различающиеся по степени подготовленности фотосинтетического аппарата к поглощению и дальнейшей поставке световой энергии на фотохимические процессы. Для сортов северокитайской эколого-географической группы получена более тесная зависимость между площадью листового аппарата и размером «антенного» комплекса. Его параметры по объему превышали сорта иранской эколого-географической группы в 1,2 раза, а по площади листовой поверхности – в 3,3 раза. Большая листовая поверхность морфотипов северокитайской эколого-географической группы обеспечивалась относительным преобладанием количества элементов светоулавливающего «антенного» комплекса.

К периоду созревания урожая у большей половины сортов персика зафиксировано уменьшение показателя F_m в среднем на 15%. Примерно в таком же размере получено увеличение показателя F_m для другой части сортов персика. Однако существенным можно считать изменение размеров «антенного» комплекса, идентифицируемых по показателю F_m , только для сорта Золотой Юбилей. Анализ

изменения площади листовой поверхности у данного сорта показывает, что слабое её увеличение к периоду созревания урожая коррелирует с одновременным компенсирующим нарастанием пула «антенного» комплекса на 23%. Таким образом, можно констатировать, что среди сортов персика выделяются морфотипы, у которых недостаточная облиственность побегов компенсируется повышенной фотосинтетической активностью в виде увеличения размера «антенного» комплекса, и наоборот. Но этот факт не подтверждается для части исследуемых сортов и не зависит от их принадлежности к эколого-географическим группам и экотипам. Вероятно, эта одна из сортовых особенностей не является превалирующей в поддержании стабильной фотоактивности к моменту созревания урожая, но всё же при других равных условиях может служить преимуществом для функционирования растения. В комплексе показателей фотоактивности листового аппарата выделяют показатель $(F_m - F_0)/F_m$, который позволяет оценить степень функциональности молекул хлорофилла, принимающих участие в процессах фотосинтеза. Его величина, как было отмечено раньше (методика исследований), зависит как от количества форм хлорофилла, активно участвующих в процессах поглощения и дальнейшей передаче энергии к реакционным центрам (F_m), так и форм, не связанных с продуктивными функциями фотосинтеза (F_0). Следует отметить, что в течение вегетации и к периоду созревания урожая у сортов персика это соотношение в большинстве измерений превышало 50%, а иногда достигало и 70%. Большая часть форм хлорофилла была активно задействована в процессах фотосинтеза, но к фазе созревания урожая уменьшилась в среднем на 17%. Но в целом показатель $(F_m - F_0)/F_m$, как и F_m , не позволяет статистически достоверно выявить различия между сортами в пределах эколого-географических групп и экотипов. Более информативен из этого соотношения показатель F_0 (рис. 1).

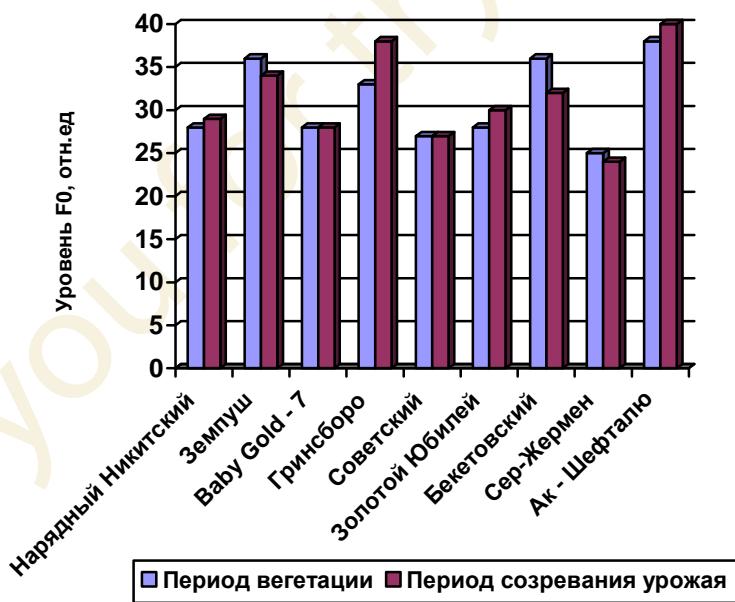


Рис. 1. Изменение показателя F_0 в период вегетации и созревания урожая.

Fig. 1. Changing of F_0 index in the period of vegetation and fruit ripening.

Изначально в период вегетации по этому показателю выделялись сорта среднеазиатского и закавказского экотипов – Ак-Шефталю, Земпуш и Бекетовский. Относительный объём их фотосинтетически непродуктивных (не участвующих в фотосинтезе) форм (F_0) был в среднем на 27% больше, чем у сортов европейского и

американского экотипов. Понятно, что чем больше по объему таких форм, тем слабее по эффективности происходит усвоение и трансформация световой энергии.

По мере созревания урожая уровень F_0 уменьшался на 8 - 11% у сортов закавказского экотипа Земпуш и Бекетовский, и незначительно, на 3 - 4% – у сорта американского экотипа Сен-Жермен. Примерно такой же, но обратной по амплитуде тенденцией к нарастанию F_0 в этот период характеризовались сорта европейского (Золотой Юбилей, Нарядный Никитский), американского (Гринсборо) и среднеазиатского экотипов (Ак-Шефталю). Известно, что изменение F_0 коррелирует с терморезистентностью структур фотосинтеза [LICHTENTHALER et al., 2000; НЕСТЕРЕНКО и соавт., 2008], и поэтому наблюдаемая разнонаправленность в динамике F_0 , может являться перспективным признаком для использования его в выделении сортов с потенциально активным фотосинтетическим аппаратом, сочетающих в себе черты экологической адаптации.

Один из показателей фотоактивности листового аппарата $(F_{pl} - F_0)/\Delta F$ также характеризует адаптационные свойства в отношении засухоустойчивости растений [КОРНЕЕВ, Кочубей, 2000]. Указанный показатель оценивает эффективность прохождения первичных процессов передачи энергии между формами антенного комплекса (ΔF) и реакционными центрами ФС II и ФС I. Функционирование этой цепи регулируется степенью восстановленности первичного акцептора электронов, о чем свидетельствует изменение величины F_{pl} . Чем меньше значение этого показателя, тем эффективнее проходит передача энергии к реакционным центрам. Из особенностей динамики показателя $(F_{pl} - F_0)/\Delta F$ следует выделить ухудшение свойств передачи энергии к периоду созревания урожая у большинства сортов персика всех экологогеографических групп и экотипов. И хотя у сорта Золотой Юбилей в этот период в общем произошли улучшения в эффективности поступления энергии, а у сортов Земпуш и Гринсборо этот процесс замедлился почти в два раза, все же оценить различия статистически значимо невозможно.

Для сравнения эффективности трансформации солнечной энергии, которая расходуется в «темновых» реакциях фотосинтеза, более предпочтителен показатель $(F_m - F_t)/F_m$. Считается [Рубин и соав., 1988; ANTAL and RUBAN, 2008], что этот показатель в наибольшей степени характеризует фотохимический потенциал фотосинтетических процессов и является индикатором эффективности их протекания в темноте. В данном соотношении присутствует параметр F_t , косвенно свидетельствующий о степени гашения флуоресценции после фотоиндуцированного нарастания свечения до уровня F_m . Вовлечение части пигмент – белковых комплексов и структур в передачу и усвоение световой энергии индуцирует уменьшение интенсивности свечения до уровня F_t , что приводит, соответственно, к увеличению соотношения $(F_m - F_t)/F_m$. При сохранении высокого уровня свечения происходит ухудшение передачи энергии на «темновые» процессы фотосинтеза и нарастание непродуктивных потерь световой энергии в структуре фотосинтетического аппарата. В этом случае уровень F_t будет высоким, а соотношение $(F_m - F_t)/F_m$ будет стремиться к уменьшению. Та, у части представителей американского (Baby Gold-7) и европейского (Золотой Юбилей) экотипа (рис. 2) уровень F_t повышен в 1,2 раза по отношению к сортам других экотипов, а степень непродуктивного расхода энергии по сравнению с периодом до созревания урожая в среднем возросла на 16%.

Увеличение непродуктивных расходов световой энергии у большинства сортов персика происходит на фоне повышения фотоактивности листового аппарата и слабо связано с их принадлежностью к экологогеографическим группам и экотипам. У сортов Baby Gold-7 и Земпуш непродуктивное рассеивание поступающей энергии происходит при незначительном нарастании размеров «антенного» комплекса (показатель F_m , табл. 2).

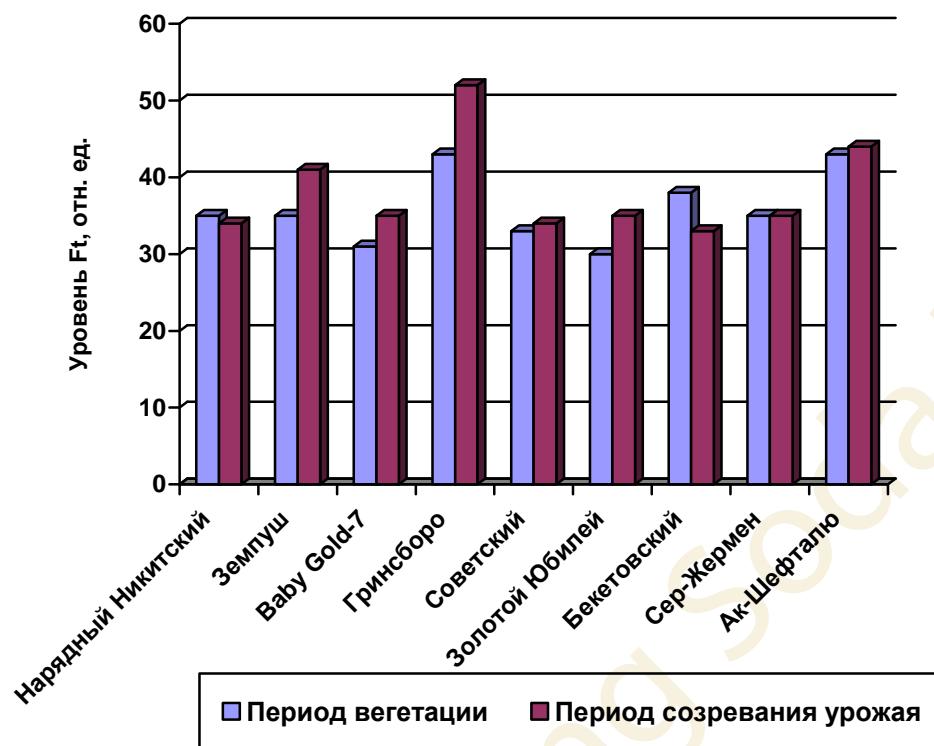


Рис. 2. Изменение показателя Ft в период вегетации и созревания урожая.

Fig. 2. Changing of index Ft in the period of vegetation and fruit ripening.

Увеличение потерь на уровне 17% при созревании урожая зафиксировано у сорта Гринсборо. При этом поступления энергии от «антенного» комплекса у этого сорта в среднем на 29% выше, чем у других сортов. Наиболее непродуктивно расходуется энергия от существенно увеличившегося (в среднем на 23%) «антенного» комплекса у сорта Золотой Юбилей. Напротив, у сортов Бекетовский и Нарядный Никитский отмечается снижение непродуктивного расхода энергии к периоду созревания урожая на 3-8%, даже при незначительном снижении размеров «антенного» комплекса. Таким образом, можно считать, что по большинству биометрических показателей листового аппарата и свойствам его фотоактивности сорта персика с различной эффективностью подготовлены к расходованию световой энергии. Особенно контрастно эти различия проявляются к периоду созревания урожая, и вероятно, свидетельствуют о состоянии метаболических процессов и степени их устойчивости в сложившихся условиях среды. В такой ситуации возможно выделение сортов с различной фотосинтетической активностью на основе показателей, характеризующих эффективность прохождения первичных этапов фотосинтеза.

Выводы

Фотосинтетическая активность структур листового аппарата персика изменяется в течение вегетации и максимально нарастает у большинства сортов к периоду созревания урожая. Повышенная фотосинтетическая активность формируется на основе комплекса морфофизиологических факторов и в зависимости от экологической принадлежности сортов персика. Условное разделение сортов на морфотипы позволяет выделить сорта с интенсивным и экстенсивным типом формирования фотосинтетической активности. Сорта интенсивного типа, к которым можно отнести Земпуш и Бекетовский, используют для поддержания высокой функциональности

листового аппарата незадействованные в фотосинтезе формы хлорофилла. Сорта экстенсивного типа Гринсборо, Советский, Сен-Жермен отличаются превалированием количественных параметров листового аппарата над показателями, характеризующими способность фотосинтетического аппарата к трансформации энергии света.

Список литературы

- ВЕСЕЛОВСКИЙ В.А., ВЕСЕЛОВА Т.В. Люминесценция растений. Теоретические и практические аспекты. – М.: Наука, – 1990. – 200 с.
- ГАЕВСКИЙ Н.А., МОРГУН В.Н. Использование переменной и замедленной флуоресценции хлорофилла для изучения фотосинтеза растений // Физиология растений. – 1993. – Т.40. – №1. – С.136-145.
- ИВАЩЕНКО Ю.В., ГОРИНА В.М. Особенности функционирования фотосинтетического аппарата листьев абрикоса в условиях различной продолжительности обезвоживания // Бюл. Никит. ботан. сада. – 2007. – Вып. 95. – С. 55-59.
- КАРАПЕТЯН Н.В., БУХОВ Н.Г. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений // Физиол. раст. – 1986. – Т. 33.- Вып. 5. – С. 1013-1026.
- КЕРШАНСКАЯ О.И. Фотосинтетические основы продукционного процесса у пшеницы. – Алматы, 2007. – 242 с.
- КНЯЗЕВА С.Д., МАРЧЕНКО П.В., СМЫКОВ В.К. Сорта плодовых культур типа «Спур» и их использование в промышленном садоводстве // Сельскохозяйственная биология. – 1979. – Т.XIV. – №4. – С.441-444.
- КОРНЕЕВ Д.Ю., КОЧУБЕЙ С.М. Изучение Q_B-восстанавливающих комплексов фотосистемы 2 с помощью индукции флуоресценции хлорофилла // Физиология и биохимия культурных растений. – 2000. – Т.32. – №1. – С.20-24.
- ЛУКЬЯНОВА Н.М., КОСТЕНКО Ю.А., РАСКИН В.И., ЛЕГЕНЧЕНКО Б.И. Фотосинтетическая активность листьев персика в луговом саду// Бюл. Никит. бот. сада. – 1988. – Вып. 67. – С.91-95.
- НЕСТЕРЕНКО Т.В., ТИХОМИРОВ А.А., ШИХОВ В.Н. Интродукция флуоресценции хлорофилла и оценка устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям // Журнал общей биологии. – 2007. – Т. 68. – № 6. – С. 444-458.
- НЕСТЕРОВ Я.С. Изучение коллекции семечковых культур и выявление сортов интенсивного типа // Методические указания. – Ленинград, 1986. – 163 с.
- НИЧИПОРОВИЧ А.А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // Фотосинтез и продукционный процесс. – М.: Наука, 1988. – С. 5-28.
- ОВСЯННИКОВ А.С. Методика оценки фотосинтетической активности листьев груши и сливы в период формирования урожая// Сельскохозяйственная биология. – 1972. – Том.VII. – №4. – С. 605-611.
- РУБИН А.Б., ВЕНЕДИХТОВ П.С., КРЕНДЕЛЕВА Т.Е., ПАЩЕНКО В.З. Регуляция первичных стадий фотосинтеза при изменениях физиологического состояния растений // Фотосинтез и продукционный процесс. – М.: Наука, 1988. – С. 29-39.
- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ и биофизические методы в селекции плодовых культур // Методические рекомендации. – 1991. – М. – С.54-63.
- ANTAL T. and RUBAN A. In vivo analysis of chlorophyll *a* fluorescence induction // Photosynthesis Research. – 2008. – V. 96. – N. 3. – P. 217-226.
- LICHTENTHALER H.K., BABANI F., LANGSDORF G. and BUSCHMANN C. Measurement of Differences in Red Chlorophyll Fluorescence and Photosynthetic Activity between Sun and Shade Leaves by Fluorescence Imaging // Photosynthetica. – 2000. – V 38, N 4. – P. 521-529.
- VREDENBERG W. and PRÁŠIL O. Modeling of Chlorophyll *a* Fluorescence Kinetics in Plant Cells: Derivation of a Descriptive Algorithm // Advances in Photosynthesis and Respiration. 1. – 2008. – V. 29. – Photosynthesis *in silico*, III. – P. 125-149.

Рекомендую до друку
А.П.Орлюк

Отримано 01.12.2012 р.

Адреса автора:

Ю.В. Іващенко
Нікітський ботанічний сад –
Національний науковий центр НААН;
Нікіта, м. Ялта, АР Крим, Україна,
98648
e-mail: ura-eliz@ukr.net

Author's address:

Ju. V. Ivashenko
The Nikita Botanical Gardens –
National Scientific Center NAAN,
Nikita, Yalta, Crimea, Ukraine,
98648
e-mail: ura-eliz@ukr.net