

ISSN 0558-1125
УДК 634:8[581.132+631.541.11]

А.В. ШТИРБУ

Государственный аграрный университет Молдовы

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ЛИСТЬЕВ У РАСТЕНИЙ ВИНОГРАДА (*VITIS VINIFERA* L.) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ

A.V. SHTIRBU

State Agrarian University of Moldova

PECULIARTIES OF THE GRAPE (*VITIS VINIFERA* L.) PLANT LEAF FUNCTIONAL ACTIVITY DEPENDING ON THE ENLIGHTENMENT CONDIONS

Исследованы особенности функциональной активности листьев у растений винограда в зависимости от условий освещения. Показано, что эти растения в течение филогенеза, произрастая в лесных сообществах, приобрели высокую пластичность и адаптивность к различным условиям освещения. При его недостаточности у листьев усиливается биосинтез пластидных пигментов, особенно входящих в состав светособирающего комплекса, что способствует улавливанию квантов рассеянного света, тем самым повышению интенсивности работы фотосинтетического аппарата. В то же время в теневых листьях, наряду с повышением квантового выхода ФС-2 (F_v/F_p) и усилением тушения флуоресценции (F_p-F_t)/ F_t при смене условий освещения происходит возрастание доли акцепторов Q_b невосстанавливающих комплексов ФС-2, участвующих в их репарации. По-видимому, это связано с механизмами адаптации листьев к условиям освещения, чередующегося с длительным затемнением.

*The author has researched the peculiarities of the grape plants (*Vitis vinifera* L.) leaves functional activity depending on the lighting conditions.. He has shown, that the grape plants during phylogeny, growing in forest communities, have attained high adaptability to different lighting conditions. In low light biosynthesis of plastid pigments is intensified, especially of thoes included in the light-harvesting complex that promotes the capture of photons scattered light and intensity of the photosynthetic apparatus. At the same time, in the low-light leaves, with an increase in the quantum yield of PS 2 (F_v / F_p) and the fluorescence quenching (F_p-F_t) / F_t , whep changing the lighting conditions are the proportion of acceptors Q_b , nonreducing PS-2, is increasing participating in their repair. Possibly this connected with to the mechanisms of adaptation to the conditions of leaves illumination, alternating with long-term shading.*

*Досліджено особливості функціональної активності листя рослин винограду (*Vitis vinifera* L.) залежно від умов освітлення. Показано, що ці рослини протягом філогенезу, зростаючи у лісових угрупованнях, набули високої пластичності та адаптивності до різних умов освітлення. При недостатньому освітленні листків у них посилюється біосинтез пластидних пігментів, особливо, тих які входять до складу світлозбирального комплексу, що сприяє вловлюванню квантів розсіяного світла, тим самим підвищенню інтенсивності роботи Садівництва. 2012. Вип. 66*

фотосинтетичного апарату. Воно час, у затінених листках, поряд з підвищенням квантового виходу фотосистеми II (Fv/Fp) та посиленням згасання флуоресценції (Fp-Ft)/Ft, при зміні умов освітлювання зростає частка акцепторів Q_в невідновлюючих комплексів фотосистеми II, які беруть участь в репарації. Напевно, це пов'язано з механізмами адаптації листя до умов освітлення, що чергується з тривалим затемненням.

Растения винограда в ходе эволюционного развития адаптировались к условиям произрастания в лесных сообществах. Основной биологической особенностью этой культуры является ярко выраженная продольная полярность, проявляющаяся в ускоренном росте побегов в длину, их прикреплением на опорах с помощью усиков и развитием ассимиляционного аппарата преимущественно в верхних частях стеблей.

Для регулирования продольной полярности в практике выращивания культурных сортов винограда применяют различные методы обрезки кустов, а также создают условия для роста и развития надземных органов на специальных опорах. В условиях Северной зоны промышленного виноградарства основным видом опор для растений служит вертикальная одноплоскостная шпалера.

Если листовая поверхность кустов находится на вертикальной одноплоскостной шпалере условия освещения листьев становятся неоднородными, что связано с суточным вращением Земли вокруг своей оси. Проведенные нами расчеты азимута и высоты солнца над горизонтом (<http://planetcalc.com>) показывают, что в условиях Центральной зоны Молдовы при размещении шпалерных рядов с востока на запад продолжительность дневного освещения северной и южной сторон листовой поверхности различается например в период вегетации она составляет соответственно около 3 часов (с 6³⁰ до 8³⁰ и с 18³⁰ до 19³⁰), и 9 часов (с 9⁰⁰ до 18⁰⁰) (рис. 1).

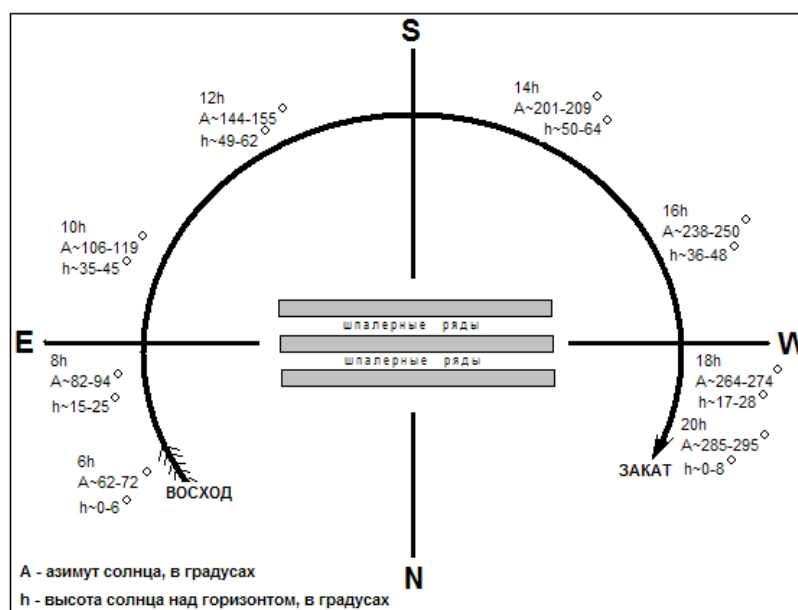


Рис. 1. Дневные изменения условий освещения растений винограда в течение вегетации при шпалерно-рядовой посадке. *Направление рядов – восток-запад.*

По данным А.Г. Жакотэ [11], у растений винограда фотосинтетический аппарат (ФСА)

характеризуется широкой нормой реакции к интенсивности солнечной радиации. Адаптация ФСА к недостатку света происходит по механизму теневыносливых видов и направлена на повышение КПД фотосинтеза в диапазоне низких интенсивностей ФАР. Основной путь перестройки ФСА в условиях пониженного поступления солнечной радиации состоит в дублировании систем, подсистем и компонентов, определяющих активность световой стадии – размера хлоропластов, количества гран и тилакоидов, содержания пигментов, величин фотосинтетических единиц.

Для изучения адаптивных изменений в пластидах листьев используются современные спектрально-оптические методы, в т.ч. индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ). О.И. Китаевым [12] установлено, что у плодовых растений при слабой освещенности листьев возрастает интенсивность флуоресценции хлорофилла, а в ряде случаев обнаруживается медленная волна флуоресценции, свидетельствующая о характерных изменениях, происходящих не только в пигментном комплексе, но и в темновой фазе фотосинтеза.

В связи с этим, целью наших исследований было изучение особенностей изменения функциональной активности листьев у растений винограда при их адаптации к различным условиям интенсивности освещения, используя как классические (накопление в листках пластидных пигментов), так и современные методы неразрушающего контроля состояния ФСА, основанные на регистрации ИФХ. Эти методы позволяют получать информацию о первичных процессах фотосинтеза, связанных с работой фотосистемы II (ФС-2).

Методика. Исследования проведены в 2010 г. на интродуцированных столовых сортах винограда Summer Muscat (cl. 01) и Italia (cl. 05), привитых на подвой 44-53М. Клоны американской селекции - FPS (Foundation plant service, University of California). Опытные насаждения заложены в 2006 году по схеме 3x1,5 м, форма кустов – веерная односторонняя. Ведение прироста кустов – на вертикальной одноплоскостной шпалере. Экспозиция склона – юго-западная. Размещение рядов – восток-запад.

Интенсивность освещения северной и южной сторон шпалерных рядов проводили с помощью люксметра (Ю-16). В фазу цветения у световых и теневых листьев определяли содержание пластидных пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов) на спектрофотометре (СФ-26). Концентрацию пигментов рассчитывали по формуле Винтерманс, Де Мотс, выражая её в мг/дм² листовой поверхности. Рассчитывали также индексы хлорофилла (хл. *a/b*) и пигментов (хл. *a+b*/карот.) [17]. Исследование параметров ИФХ листьев проводили с помощью хронофлуорометра «Флоратест». Определяли квантовый выход ФС-2 (F_v/F_p), относительное количество акцепторов Q_b невосстанавливающих ФС-2 ($F_{p1}-F_o$)/ F_v , а также показатель тушения флуоресценции $(F_p-F_t)/F_t$ [8; 16].

Для анализов использовали листья, расположенные в средней части побега (8-12-й лист

от основания), в одном ярусе, как с северной, так и южной сторон шпалерных рядов (рис. 2).



Рис. 2. Расположение световых и теневых листьев в кроне у растений винограда при шпалерно-рядовой посадке. *Направление рядов восток-запад.*

В результате исследований установлено, что в условиях центральной зоны Молдовы при выращивании растений винограда на вертикальной одноплоскостной шпалере и размещении рядов в направлении восток-запад интенсивность освещения листьев с южной стороны варьирует от 40 до 75 тыс. лк., в зависимости от состояния облачности. В то же время с северной (теневой) стороны интенсивность солнечной радиации снижается до 10 раз (4-12 тыс. лк.) (рис. 3).

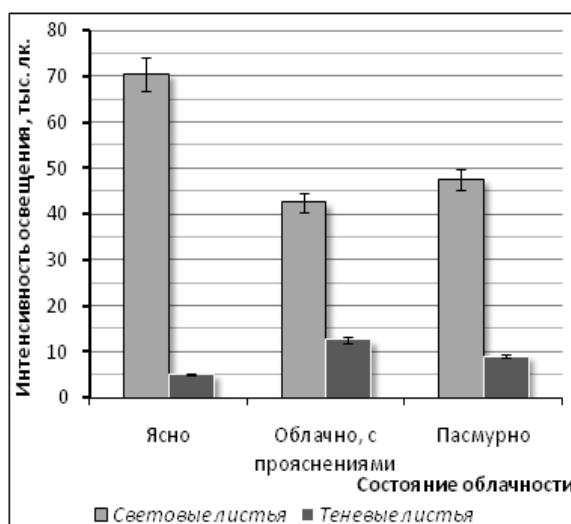


Рис. 3. Интенсивность освещения световых и теневых листьев кустов винограда, в зависимости от состояния облачности, в тыс. лк.

А.Г. Амирджанов [6] выявил, что при выращивании растений на вертикальной одноплоскостной шпалере доля затененных листьев на кустах в среднем составляет 30-50 % от общей площади. В условиях летнего периода на широте Крыма этот показатель со световой стороны куста достигает 60 тыс. лк., с затененной – значительно ниже (3-4 тыс. лк.); внутри кроны в полдень освещенность не превышает 400 лк.

Нами установлено, что у растений винограда накопление пластидных пигментов в

листьях значительно изменяется, в зависимости от продолжительности и интенсивности их солнечного освещения. Так, у сортов Summer Muscat и Italia концентрация хлорофилла *a* в световых листьях составляет соответственно 4,46 и 4,70, хлорофилла *b* – 1,01 и 1,13, сумма хлорофиллов (*a+b*) – 5,75 и 5,83 мг/дм². В то же время, при затенении листьев у исследуемых сортов содержание хлорофилла *a* увеличивается в 1,1 раза, *b* – в 1,4 раза, а их сумма (*a+b*) – в 1,1-1,2 раза (рис. 4). За счет роста уровня хлорофилла *b*, индекс хлорофиллов (хл. *a* / хл. *b*) теневых листьев по сравнению со световыми снижается в 1,3 раза (рис. 5).

В растениях исследуемых сортов уровень каротиноидов в световых листьях составляет 1,43-1,46 мг/дм². В теневых по сравнению со световыми концентрация желтых пигментов возрастает в 1,1 раза. Несмотря на рост содержания каротиноидов в теневых листьях, в световых снижается индекс пигментов (хл. *a+b* / карот.) и увеличивается в связи с этим доля желтых пигментов в сумме пластидных, что, по-видимому, связано с их фотопротекторной функцией.

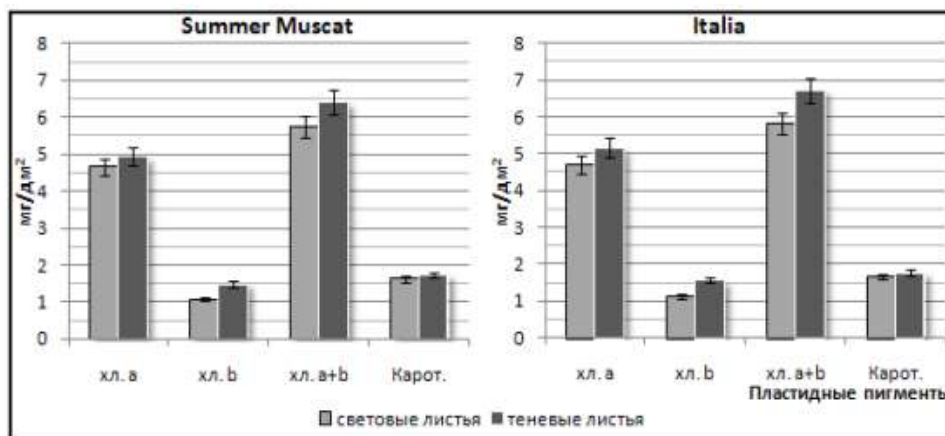


Рис. 4. Содержание пластидных пигментов в световых и теневых листьях кустов винограда, в мг/дм².

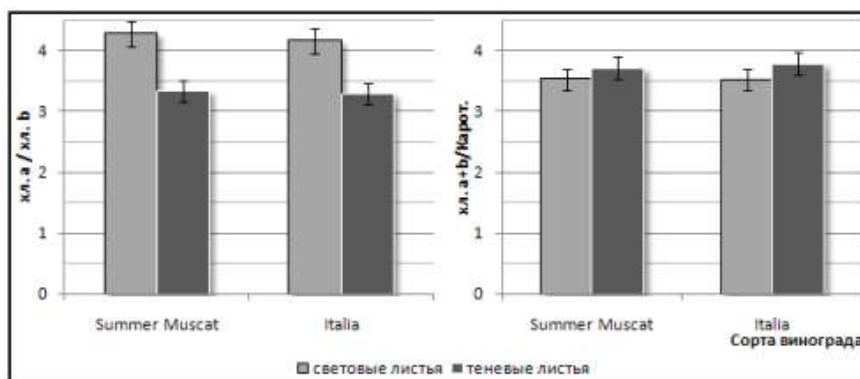


Рис.5. Индексы хлорофилла (хл. *a*/хл. *b*) и пигментов (хл. *a+b*/Карот.) световых и теневых листьев кустов винограда.

Г. Бриттон [9] отмечает, что в условиях яркого освещения (на ярком солнечном свете) происходит поглощение гораздо большего количества квантов, чем способен использовать реакционный центр. Избыток энергии возбужденного хлорофилла может устраняться различными путями. Один из них включает внутрисистемный переход с образованием более долгоживущей, но все еще высокоэнергетической формы хлорофилла в триплетном состоянии. От триплетного хлорофилла избыток энергии передается на находящийся в основном состоянии молекулярный кислород, переводя его в синглетное состояние, который может окислить любую подходящую акцепторную молекулу, в т.ч. и хлорофилл. Каротиноиды предотвращают подобные повреждения, реагируя с окисляющим синглетным кислородом принимая на себя либо энергию возбуждения триплетного хлорофилла либо синглетного кислорода.

Для изучения функциональных характеристик ФСА использовали метод индукции флуоресценции хлорофилла, кинетика которой имеет характерный вид кривой (кривая Каутского) и отображает параметры первичных процессов фотосинтеза, изменяющихся в зависимости от условий освещенности листьев. Так, у исследуемых сортов «фоновый» уровень (F_0) флуоресценции хлорофилла (ФХ) световых листьев составляет 28,6 (Summer Muscat) и 26,9 отн. ед., у теневых наблюдается рост F_0 в 1,1-1,2 раза, что, по-видимому, связано с повышенным содержанием хлорофилла в листьях (рис. 6).

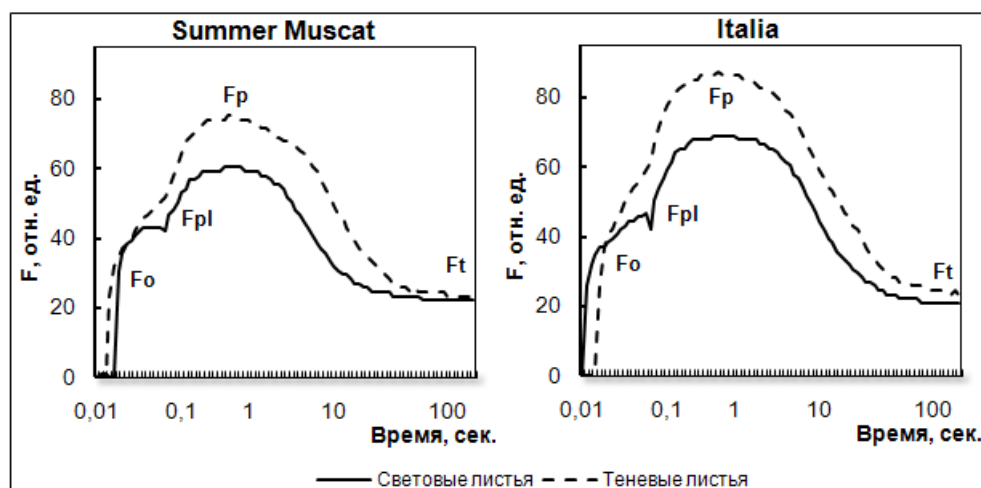


Рис. 6. Кривые ИФХ световых и теневых листьев растений винограда.
Интенсивность ФХ в отн. ед.

По данным Д.Ю. Корнеева [13], «фоновый» уровень ФХ, излучаемый комплексами ФС-2 с «открытыми» реакционными центрами, у которых Q_a находится в окисленном состоянии, зависит от потерь энергии возбуждения при ее миграции по пигментной матрице светособирающего комплекса (ССК). В листьях с повышенным содержанием хлорофилла возрастает и «фоновый» уровень ФХ. Поэтому на основе измерений F_0 производят оценку концентрации

хлорофилла в различных фотосинтезирующих организмах.

На участке кривой Fo-Fp1 происходит повышение квантового выхода ФХ, обусловленное восстановлением Q_a в комплексах ФС-2, так называемых Q_b -*невосстанавливающих* ФС-2, которые не способны осуществлять электронный транспорт между Q_a и Q_b . Эти комплексы не связаны функционально с пулом переносчиков электронов, поэтому фотоиндуцированное окисление Q_a в них происходит быстрее, чем в Q_b восстанавливающих ФС-2 и представляет собой реакцию первого порядка [13]. Установлено, что квантовый выход ФХ на участке Fo-Fp1 увеличивается в 1,4-1,5 раза (Summer Muscat) и 1,6-1,7 (Italia) и составляет в световых листьях 42,4 и 43,8 отн. ед. соответственно. Следует отметить, что в теневых листьях по сравнению со световыми, уровень «плато» Fp1 повышается в 1,2 раза независимо от биологических особенностей сортов винограда.

На участке кривой Fp1-Fp происходит сигмоидальное увеличение интенсивности ФХ, вызванное постепенным восстановлением компонентов электрон-транспортной цепи. В результате отсутствия оттока электронов к пулу подвижных переносчиков происходит окисление Q_a в Q_b восстанавливающих ФС-2, сопровождающееся повышением квантового выхода ФХ. Если Q_a всех комплексов ФС-2 восстановлены, тогда флуоресценция достигает максимального уровня [13].

В стадии Fp1-Fp квантовый выход ФХ световых и теневых листьев увеличивается у исследуемых сортов в 1,4-1,6 раза. В световых листьях максимальное значение ФХ (Fp) составляет 57,1 (Summer Muscat) и 65,3 отн. ед. (Italia), а в теневых по сравнению со световыми этот показатель возрастает в 1,2 раза.

Изменение интенсивности ФХ от максимального уровня Fp до стационарного значения Ft характерно для медленной индукции флуоресценции хлорофилла (МИФ). Кинетика медленной фазы ИФХ зависит как от окислительно-восстановительного состояния Q_a (фотохимическое тушение), так и от уровня тепловой диссипации (нефотохимическое тушение). В рамках МИФ нами проанализирован стационарный уровень флуоресценции (Ft), который характеризуется динамическим состоянием между процессами, вызывающими как увеличение ФХ, так и ее снижение. Установлено, что на участке кривой ИФХ Fp-Ft квантовый выход ФХ уменьшается у сорта Summer Muscat – в 2,9-3,2, Italia – в 3,2-3,5 раза в зависимости от условий освещения листьев. В световых листьях показатель Ft составляет 20,9 отн. ед. независимо от сортовых особенностей, в теневых возрастает в 1,1 раза.

Наблюдаемая тенденция увеличения параметров ИФХ в теневых листьях, по сравнению со световыми, по-видимому, связана с возрастанием концентрации хл. *a*. Так, по данным О.И. Китаева [12], в условиях, характеризующихся малым приходом солнечной радиации, биосинтез зеленых пигментов в листьях плодовых растений усиливается. Одновременно в этих

же листьях наблюдался повышенный уровень ФХ, который нельзя объяснить только изменением содержания пластидных пигментов. Автор полагает, что недостаток освещенности приводит к изменению плотности реакционных центров на единицу площади листа и возрастанию доли светособирающих и антенных форм хлорофилла. Следствием этого и является увеличение интенсивности ФХ при насыщающей интенсивности возбуждающего света.

Наряду с отмеченными на рисунке 6 изменениями интенсивности ФХ и соотношений отдельных фаз индукционных кривых, изменение условий освещенности оказывает значительное влияние и на временные параметры индукционных переходов ФХ. Так, с уменьшением освещенности происходит закономерное возрастание времени спада интенсивности флуоресценции.

По данным Д.Ю. Корнеева [13], ФС-2 играет центральную роль в генерировании и регуляции электронного транспорта в хлоропластах. Поэтому показатели, отражающие эффективность её работы, могут служить для мониторинга активности ФСА и выявления адаптивной реакции растений на условия окружающей среды.

Одним из наиболее часто используемых параметров ИФХ, характеризующих квантовый выход ФС-2, является соотношение F_v/F_p , которое отражает средневзвешенную величину для всех комплексов ФС-2 экспериментального объекта. Установлено, что в световых листьях квантовый выход ФС-2 изменяется в зависимости от сортовых особенностей. Так, показатель F_v/F_p у сорта Summer Muscat составляет 0,50, у Italia возрастает до 0,59. В теневых по сравнению со световыми квантовый выход ФС-2 возрастает в 1,1-1,2 раза, независимо от биологических особенностей сортов винограда (рис. 7).

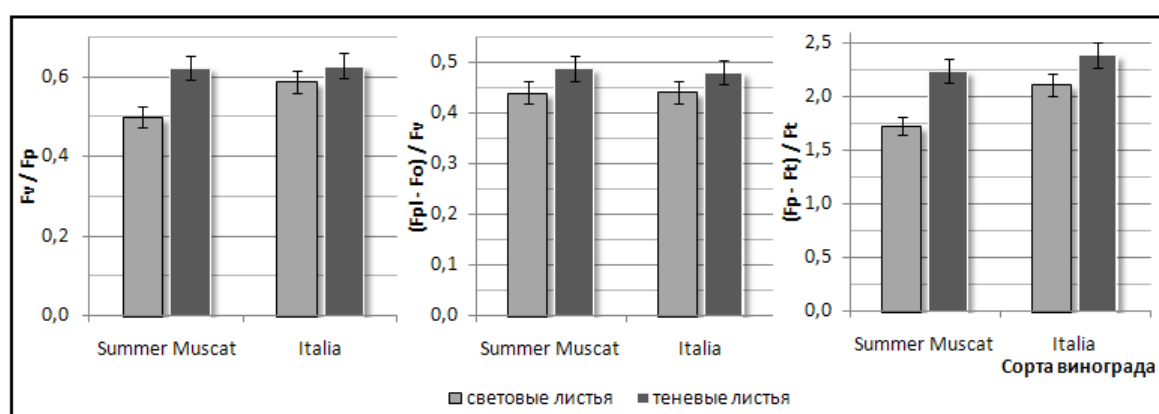


Рис. 7. Показатели ИФХ световых и теневых листьев у кустов винограда.

F_v/F_p - квантовый выход ФС-2; $(F_{pl}-F_o)/F_v$ - относительное количество акцепторов Q_b , не восстанавливающих ФС-2; $(F_p-F_t)/F_t$ - показатель тушения флуоресценции

Уменьшение F_v/F_p обычно связывают с инактивацией комплексов ФС-2 в результате стресса. Наблюдаемое снижение уровня F_v/F_p в световых листьях по сравнению с теневыми,

по-видимому, происходит при воздействии на них избыточного освещения, при котором наблюдается активация регуляторных механизмов, предотвращающих поступление энергии возбуждения к реакционным центрам за счет увеличения тепловой диссипации в ССК [14]. Одним из таких механизмов, наблюдаемых в наших исследованиях, является снижение в световых листьях индекса пигментов (хл. $a+b$ / карот.) и возрастание в связи с этим доли фотопротекторных пигментов (каротиноидов). Наблюдаемое повышение уровня желтых пигментов в листьях на ярком освещении, вероятно, связано с подавлением при их участии накопления возбужденного синглетного кислорода, препятствуя, таким образом, окислительному стрессу.

Показатель $(Fp1-Fo)/Fv$, соответствующий относительному количеству акцепторов Q_b невосстанавливающих ФС-2, которые не принимают участия в линейном транспорте электронов, в световых листьях составляет 0,48 (Summer Muscat) и 0,44 (Italia) и увеличивается в теневых до 0,48-0,49 независимо от сортовых особенностей.

Д.Ю. Корнеев [13] отмечает, что в нормальных условиях хлоропласты содержат определенное количество комплексов (15-30%), которые не передают электроны на пул пластохинонов. Они определяется балансом (динамическим равновесием) между повреждением и репарацией комплексов ФС-2, который может быть нарушен под воздействием неблагоприятных факторов окружающей среды. В результате этого доля Q_b невосстанавливающих комплексов ФС-2 возрастает. Этот эффект был обнаружен при засухе [5, 18], повышенной [2] и пониженной температуре [3], вирусной инфекции [19], в условиях химического загрязнения ртутью [4] и др. и может быть использован при определении степени чувствительности генотипов к условиям стресса.

Величина тушения флуоресценции $(Fp-Ft)/Ft$ изменяется в зависимости от влияния как фотохимических, так и не фотохимических процессов (тепловая диссипация энергии возбужденного состояния молекул хлорофилла) [1]. Установлено, что этот показатель возрастает у сорта Italia (2,1) и снижается у Summer Muscat (1,7). В теневых листьях по сравнению со световыми $(Fp-Ft)/Ft$ увеличивается в 1,2 раза независимо от сортовых особенностей.

Н.В. Байрак и др. [7] также утверждают что световые листья характеризуются более низкой эффективностью работы ФС-2, фотолиза и электрон-транспортной цепи (ЭТЦ), а также более высокой долей Q_b невосстанавливающих ФС-2. Авторы полагают, что в световых листьях происходит снижение чувствительности к свету за счет интенсификации светозащитных механизмов, а также возможного включения альтернативных путей потребления электронов и снижения интенсивности их потока через ЭТЦ на прямом свете. Это достигается перераспределением соотношения между Q_b не восстанавливающими и Q_b

восстанавливающими ФС-2.

В то же время, в проведенных нами исследованиях, в теневых листьях, наряду с повышением квантового выхода ФС-2 (Fv/Fp) и тушения флуоресценции (Fp-Ft)/Ft, при смене условий освещения возрастает доля акцепторов Q_b не восстанавливающих ФС-2, участвующих в их репарации. По-видимому, это связано с механизмами адаптации листового аппарата к условиям освещения, чередующимися с длительным затенением, при шпалерно-рядовой посадке растений винограда, в направлении рядов восток-запад.

Исследования показали, что функциональная активность листьев у столовых сортов *Vitis vinifera* L. при их выращивании на вертикальной одноплоскостной шпалере, изменяется в зависимости от условий освещенности, варьирующих в течение дня. Вероятно растения винограда в течение филогенеза, произрастая в лесных сообществах, приобрели высокую пластичность и адаптивность к различной интенсивности солнечной энергии, падающей на листки. При неодинаковых условиях освещения кустов, связанных с суточным вращением Земли вокруг своей оси, в листьях происходят адаптивные изменения в структуре фотосинтетического аппарата и функциональные его перестройки, проявляющиеся в относительном изменении количества пластидных пигментов и плотности реакционных центров на единицу площади.

В исследованиях, опубликованных ранее, мы показали, что функциональная активность листков изменяется не только от сортовых особенностей, но и формы подвоя, на котором растения произрастают [10, 20, 21, 22].

* * *

Выражаем глубокую признательность и благодарность за помощь, рекомендации и поддержку в выполнении представленной работы научному руководителю – зав. кафедрой ботаники и физиологии растений ГАУМ профессору А.И. Дерендовской, а также ведущему научному сотруднику лаборатории физиологии растений и микробиологии ИС НААН, канд. биол. наук О.И. Китаеву.

Список использованной литературы

1. Baker N.R., Rosenqvist E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. In: Journal of Experimental Botany.– 2004, Vol. 55, Nr. 403, p. 1607–1621.
2. Klinovsky T., Nous J. Sensitivity of the relative Fpl level of chlorophyll fluorescence induction in leaves to the heat stress. In: Photosynthesis Research. 1994, Vol. 39.– Nr. 2, p. 201-204.
3. Kornueyev D.Y. The antenna size of Q_b -reducing photosystem 2 complexes in different fraction of subchloroplast particles. In: Photosynthetica.– 1998, Vol. 35.– Nr. 2.– P. 269-272.
4. Lu C.M., Chan C.W., Zhang J.H. Acute toxicity of excess mercury on the photosynthetic performance of cyanobacterium *S. platensis* – assessment by chlorophyll fluorescence analysis. In: Chemosphere.– 2000, Vol. 41.– Nr. 1-2.– P. 191-196.

5. Yordanov I. et al. Gas exchange and chlorophyll fluorescence during water and high temperature stresses and recovery. Probable protective effect of carbamide cytokinin 4-PU30. In: *Photosynthetica*.– 1997, Vol. 33.– Nr. 3-4.– P. 423-431.
6. Амирджанов А.Г. Солнечная радиация и продуктивность винограда.– Ленинград: Гидрометеиздат, 1980.– 207 с.
7. Байрак Н.В., Зуза В.А., Погромская Я.А. Применение метода индукции флуоресценции хлорофилла для изучения неоднородности системы фотосинтеза растений // *Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія*. 2008.– Вип. 7.– №814.– С. 181-186.
8. Брайон О.В., Корнеев Д.Ю., Снегур О.О., Китаев О.І. Інструментальне вивчення фотосинтетичного апарату за допомогою індукції флуоресценції хлорофілу. Методичні вказівки для студентів біологічного факультету.– Київ: Видавничо-поліграфічний центр Київського університету, 2000.– 15 с.
9. Бриттон Г. Биохимия природных пигментов.– Москва: Мир, 1986.– 422 с.
10. Дерендовская А.И., Китаев О.И., Штирбу А.В. Параметры фотосинтетической деятельности листьев интродуцированных столовых сортов винограда при прививке на различные подвои / Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования, т. I.– Москва, 2011.– С. 17-21.
11. Жакотэ А.Г. Адаптация фотосинтетического аппарата винограда к световому фактору/ Физиолого-биохимические механизмы регуляции адаптивных реакций растений и агрофитоценозов.– Кишинев: Штиинца, 1984.– С. 132-133.
12. Китаев О.И. Флуоресцентные микроспектральные исследования физиологических особенностей плодовых и ягодных растений в связи с их зимостойкостью: дисс.... на соиск. уч. степ. канд. биол. наук.– Киев, 1985.– 155 с.
13. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла.– Киев: Альтерпрес, 2002.– 188 с.
14. Медведев С.С. Физиология растений.– Санкт Петербург: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004.– 336с.
15. Мерзляк М.Н. Пигменты, оптика листа и состояние растений. // *Соровский образовательном журнал*.– 1998, т. 4.– №4.– С. 19-24.
16. Романов В.А., Галелюка И.Б., Сарахан Е.В. Портативный флуорометр Флоратест и особенности его применения/*Sensor Electronics and Microsystem Technologies*.– 2010, Vol. 1(7).– P. 39-44.
17. Степанов К.И., Недранко Л.В. Физиология и биохимия растений: методические указания по определению элементов фотосинтетической продуктивности растений.– Кишинев, 1988. –36с.
18. Тігаренко Т.С., Кірізій Д.А., Китаєв О.І. Вплив затоплення ґрунту на СО₂-газообмін, транспірацію, вміст пластидних пігментів, флуоресценцію хлорофілу у плодкових рослин // *Физиология и биохимия культурных растений*. – 2001, т. 33.– № 3.– С. 268-274.
19. Чернюк С.О. та ін. Вплив вірусу смугастої мозаїки пшениці на параметри індукованої флуоресценції рослин *Triticum aestivum*// *Биополимеры и клетка*.– 1999, т. 15.– № 5.– С. 445-448.
20. Штирбу А. Влияние подвоев на рост и развитие ассимиляционной поверхности и накопление пластидных пигментов в листьях у растений винограда/ *Lucrări științifice, UASM, vol. 24 (2)*.– Chișinău, 2010.– P. 26-34.
21. Штирбу А.В. Функциональные характеристики листьев столовых сортов винограда, привитых на различные подвои, в зависимости от условий освещенности// *Виноградарство и виноделие: сб. научн. тр. НИВиВ «Магарач», том XLI, ч. 2*.– Ялта, 2011.– С. 10-13.
22. Штирбу А. Шадура Н. Особливості онтогенетичних змін активності фотосинтетичного апарату листків у рослин винограду (*Vitis vinifera* L.) при щепленні на різні підщепи. // *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*.– Вип. 59 (в печаті).

Одержано редколегією 29.03.12