

УДК 581.132.1: 581.5

ФЛУОРЕСЦЕНЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА РАСТЕНИЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СТРЕССА: ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА

¹Лысенко В.С., ¹Вардуни Т.В., ²Соьер В.Г., ³Краснов В.П.

¹ФГОУ «Южный федеральный университет», Ростов-на-Дону, e-mail: vs958@yandex.ru;

²ФГБУН «Институт аридных зон Южного научного центра РАН», Ростов-на-Дону;

³ГБОУ ВПО «Ростовский государственный медицинский университет», Ростов-на-Дону

В обзоре рассматриваются вопросы применения кинетических и стационарных параметров флуоресценции хлорофилла в целях мониторинга стрессорных воздействий окружающей среды на растение. Приведены краткие исторические сведения, относящиеся к открытию, интерпретации и использованию флуоресцентных методов изучения фотосинтеза. Обсуждаются физиологические основы использования показателей стационарной, максимальной, фоновой, переменной флуоресценции, коэффициента спада флуоресценции (индекса жизнеспособности) и стресс-индекса. Подходы к интерпретации кинетических и стационарных параметров флуоресценции рассмотрены с позиций современных представлений о механизмах световых реакций фотосинтеза. Обращено внимание на возможности визуализации распределения кинетических параметров флуоресценции хлорофилла клеток и тканей растений, наблюдаемых с помощью высокочувствительных видеокамер. В обзоре также дается сравнительная характеристика флуоресцентного и радиоуглеродного методов оценки продуктивности фитопланктона.

Ключевые слова: флуоресценция хлорофилла, переменная флуоресценция, экологический стресс, эффект Каутского, световые реакции фотосинтеза

PLANT CHLOROPHYLL FLUORESCENCE AS AN ENVIRONMENTAL STRESS CHARACTERISTIC: A THEORETICAL BASIS OF THE METHOD APPLICATION

¹Lysenko V.S., ¹Varduni T.V., ²Soier V.G., ³Krasnov V.P.

¹Southern Federal University, Rostov-on-Don, e-mail: vs958@yandex.ru;

²Southern Scientific Center of Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don;

³Rostov State Medical University, Rostov-on-Don

The problems of application of kinetic and stationary chlorophyll fluorescence parameters for environmental plant stress monitoring are observed in the review. Brief historical retrospective, related to discovery, interpretation and using of fluorescence methods, is given. The physiological basis of stationary, maximal, minimal and variable fluorescence parameters, fluorescence decrease ratio (vitality index) and stress index are discussed. Approaches to interpretation of kinetic and stationary fluorescence parameters are reviewed in consideration with modern conceptions concerning the mechanisms of photosynthetic light reactions. It has been noticed the possibility of chlorophyll fluorescence parameters visualization along plant tissues and cells, which are monitored using high sensitive video cameras. Also there is given in the review the comparative characteristic of fluorescent and radiocarbon methods of phytoplankton productivity evaluation.

Keywords: chlorophyll fluorescence, variable fluorescence, environmental stress, Kautsky effect, photosynthetic light reactions

Анализ параметров флуоресценции хлорофилла представляет собой мощный инструмент изучения воздействия самых разнообразных экологических факторов на растительные организмы. Химические факторы и климатические условия, часто являясь ингибиторами и активаторами биоэнергетических процессов, протекающих в тилакоидах растительных клеток, способны оказывать выраженное влияние на параметры кинетики и спектральные особенности флуоресценции, а также на её стационарный уровень. Исследования кинетики флуоресценции могут дать важную информацию, касающуюся характера активности фактора внешней среды по воздействию на параметры фотосинтеза – применимую в целях экологического мониторинга, а также в целях оценки устойчивости растений. Физиологически значимые

данные получают на основе анализа таких кинетических параметров, как фоновая флуоресценция (F_0), максимальная флуоресценция (F_m) и стационарная флуоресценция (F_s) [15, 43].

Первые эксперименты по изучению флуоресценции хлорофилла связаны с именем Д. Брестера, еще в 1833 г. наблюдавшего красное свечение листьев лавра под воздействием синего света. Термин «флуоресценция» был предложен в 1852 г. Стоксом, чьи исследования положили начало интенсивному изучению этого феномена [46]. По Стоксу, флуоресценция представляет собой переизлучение поглощенного веществом света со сдвигом в красную сторону спектра [49]. Разница между длинами волн поглощенного и переизлученного света получила название сдвига Стокса.

В истории изучения феномена флуоресценции хлорофилла исключительно важное значение имели наблюдения Мюллера [42], показавшего в 1874 г., что интенсивность флуоресценции хлорофилла, входящего в состав живого листа, значительно ниже по своей величине, чем флуоресценция раствора хлорофилла соответствующей концентрации. В дальнейшем эти наблюдения легли в основу понимания явления фотохимического тушения флуоресценции, когда возбужденная молекула, переходя к основному, невозбужденному состоянию, отдает часть своей энергии для осуществления фотосинтетических процессов.

Кинетика флуоресценции впервые была исследована в основополагающей работе Каутского и Хирша [31]. Авторами было показано, что освещение предварительно адаптированных к темноте растений синим актиничным светом приводит к резкому росту красной флуоресценции хлорофилла в первые секунды с момента его включения, после чего интенсивность флуоресценции постепенно снижается до некоторого стационарного уровня. Описанное явление получило название эффекта Каутского. Наблюдения флуоресценции проводились авторами невооруженным глазом, результаты были изложены на одной странице текста. Тем не менее работа вызвала большой интерес — прежде всего потому, что обнаруженная кинетика качественно совпадала с фотоиндуцированными сдвигами ассимиляции CO_2 , ранее выявленной Варбургом [57].

Характеристики начального подъема флуоресценции, исследованные в работе Каутского и Хирша, ясно свидетельствовали в пользу их взаимосвязи с первичными фотохимическими реакциями. В частности, соответствующая начальная фаза фотоиндукционной кривой не претерпевала сдвигов при изменении температуры (0–30 °C) и воздействия цианида. Величина последующего спада флуоресценции находилась в обратной зависимости от скорости ассимиляции CO_2 . Последнее обстоятельство позволяло сделать предположение: чем большая доля энергии фотонов может быть направлена на фотохимические нужды, тем ниже интенсивность флуоресценции.

В ходе многочисленных последующих исследований флуоресценции хлорофилла зелёных тканей этот вывод подтвердился, послужив одним из основных элементов базовой концепции фотосинтеза — нециклического переноса электронов в электрон-транспортной цепи тилакоидов (ЭТЦТ). В современном обобщённом представлении последовательная работа фотосистем (ФС) I и II в составе ЭТЦТ обеспечивает линей-

ный (нециклический) перенос электрона от молекул H_2O к НАДФ⁺, в результате чего образуется кислород, НАДФН и создается протонный градиент ($\Delta p\text{H}$), необходимый для синтеза АТФ. В свою очередь, АТФ и НАДФН используются далее в темновой фазе фотосинтеза (СЗ путь или цикл Кальвина) для восстановительного синтеза углеводов из CO_2 [12, 26, 54].

Процесс фотосинтеза начинается с первичных фотохимических реакций, которые являются исходным звеном в цепи превращения энергии света. На слабом свете в оптимальных условиях первичные процессы протекают с высокой интенсивностью. Они включают в себя несколько стадий: поглощение энергии света пигментами, миграцию энергии к реакционным центрам фотосистем, разделение зарядов, после чего активизируется процесс переноса электронов по ЭТЦТ. Для эффективного поглощения и миграции энергии света молекулы пигментов собраны в антенны и находятся в виде пигмент-белковых комплексов. В результате взаимодействия с белками хлорофилл меняет свои оптические свойства, что позволяет получить в составе антенны набор его спектральных форм, спектры поглощения которых перекрывают друг друга. Тем самым обеспечивается эффективная миграция энергии от антенных хлорофиллов к реакционным центрам. Пигменты реакционных центров функционально тесно связаны с акцептором и донором электронов, что обеспечивает непрерывный отток электронов по ЭТЦ и восстановление пигмента реакционного центра [5]. Донором электронов в этом процессе служит вода, окисляемая до O_2 ферментативным комплексом, локализованным в мембране тилакоида сопряженно с ФС II и содержащим четыре атома Mn [47]. Путь нециклического электронного транспорта от воды к НАДФ⁺ (Z-схема) наглядно иллюстрируется схемой (рис. 1).

Конкурирующим процессом дезактивации возбужденных состояний пигментов является флуоресценция хлорофилла *a* [16]. Схема первичных процессов фотосинтеза в ФС I и II (см. рис. 1) свидетельствует, что существует обратное соотношение между уровнем флуоресценции и интенсивностью фотохимических реакций.

Энергия возбужденных состояний пигментов реакционного центра (РЦ) может быть использована в разных процессах, это зависит, в частности, от состояния РЦ. Согласно модели Краузе и Вайса [32], свой вклад вносят, помимо флуоресценции и фотохимических реакций, процессы тепловой дезактивации и перенос энергии на нефлу-

оресцирующие пигменты. В условиях темновой адаптации первичный акцептор Q_A полностью окислен. Однако если осветить растение, Q_A будет восстанавливаться, соответственно возрастёт флуоресценция. Даль-

нейшие изменения её интенсивности имеют сложную кинетику (эффект Каутского), которая отражает многие параметры функционирования как реакционного центра, так и ЭТЦ в целом [32].

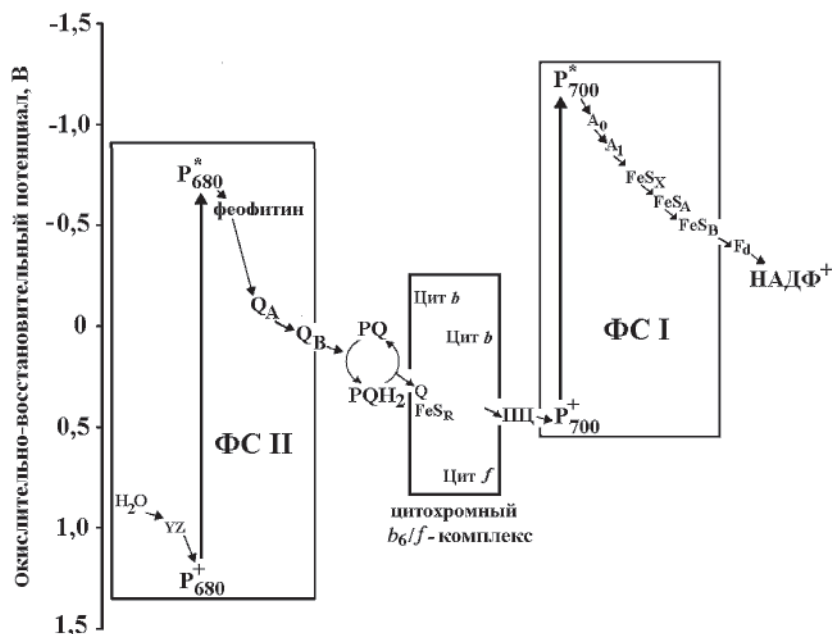


Рис. 1. Нециклический транспорт электрона в мембране тилакоидов. По оси ординат отложены значения стандартного окислительно-восстановительного потенциала относительно водородного электрода. Утилизируемая в ФС II энергия фотонов позволяет получить настолько сильный окислитель (P_{680}^+), что он может окислить воду с выделением O_2 ; P_{680} расположен вблизи внутренней поверхности мембраны тилакоида – электроны, полученные из воды, быстро переносятся через мембрану к терминальному акцептору ФС II – Q_B и далее принимают участие в работе пластохинонового челночного механизма PQ/PQH_2 , сопряженного с работой H^+ -помпы (поддержание трансмембранного ΔpH). В восстановленном состоянии свободно (латерально) диффундирующие в мембране молекулы пластохинона передают электрон ФС I через цитохромный b_6/f -комплекс и пластоцианин (ПЦ). В ФС I квантами света также запускается транспорт электронов через мембрану, которые далее последовательно поступают от одного переносчика к другому с понижением энергии и в конечном итоге обеспечивают восстановление $НАДФ^+$ (по [27]: модифицировано)

Исходный (фоновый) уровень флуоресценции (F_0) определяется флуоресценцией хлорофилла в условиях, когда все РЦ находятся в «открытом» рабочем состоянии и способны тушить флуоресценцию антенны, поскольку все молекулы первичного хинонного акцептора Q готовы принять электрон от P_{680} . Исходному уровню соответствует минимальный квантовый выход флуоресценции (Φ_{F_0}). Если все молекулы Q восстановлены (на ярком свете), РЦ «закрыт», т.к. перенос электронов от P_{680} на феофитин невозможен в силу электростатического отталкивания. В этом случае энергия электронного возбуждения реализуется преимущественно в процессе испускания флуоресценции, абсолютная величина и квантовый выход которой достигают

максимальных значений – F_m и Φ_{FM} соответственно [16, 20].

К величине, равной разнице между общей максимальной флуоресценцией и ее исходным (фоновым) уровнем ($F_v = F_m - F_0$), применяют термин «вариабельная флуоресценция». Соотношение F_v/F_m нашло широкое распространение в качестве показателя функционального состояния фотосинтетической системы интактных зелёных тканей растений. В 1961 г. Дьюсенсом с соавт. [19] было установлено, что причиной возрастания флуоресценции от уровня F_0 к уровню F_m является восстановление Q_A . Понижение соотношения F_v/F_m обусловлено ингибированием ФС II [18, 48, 56] и уменьшением доли реакционных центров ФС II, не способных к восстановлению Q_B [41, 44].

Чувствительность F_v/F_m к ингибированию световой фазы фотосинтеза делает этот показатель эффективным средством мониторинга стрессорных воздействий окружающей среды на растение. Величина F_v/F_m может быть легко измерена. Благодаря высокой чувствительности, скорости реакции и неинвазивности, определению параметра F_v/F_m часто отдается предпочтение при исследованиях самых разнообразных световых реакций фотосинтеза [13, 22, 25, 27, 38].

Основной вклад во флуоресценцию хлорофилла при комнатной температуре (как F_m , так и F_0) вносит фотосистема II. F_0 представляет собой компонент, генерируемый при слабом актиничном освещении или же генерируемый в качестве быстрой реакции на любое актиничное освещение, развивающейся до того, как запускаются первичные фотохимические процессы [33]. В обоих случаях первичный акцептор электрона пластохинон (Q_A) не подвергается восстановлению.

Фактически, F_0 отражает постоянную составляющую флуоресценции, независимую от фотохимических реакций [29]. Фоновая флуоресценция F_0 испускается входящими в состав антенного комплекса ФС II молекулами хлорофилла [55]. Технически она измеряется до инициации первичных фотохимических процессов, связанных с восстановлением Q_A . Сразу же после того,

как начинается восстановление Q_A , выход флуоресценции возрастает. Постольку, поскольку переменная флуоресценция F_v определяется окислительно-восстановительным статусом Q_A , ее уровень служит индикатором фотохимических окислительно-восстановительных процессов [29, 30].

В случае если транспорт электронов от Q_A к последующим компонентам ЭТЦ блокирован или интенсивность актиничного освещения превышает уровень насыщения, F_v быстро достигает максимально возможных значений. Следовательно, любые внешние воздействия, влияющие на процесс электронного транспорта в ЭТЦ тилакоидов, будут влиять и на величину F_v . Это обстоятельство позволяет использовать F_v в качестве физиологического показателя, отражающего воздействия экологических и экспериментальных факторов на растения. Классическим примером здесь может служить рост флуоресценции, вызванный обработкой растений гербицидом диуронном – ингибитором переноса электронов от Q_A к Q_B [27, 48].

Важными показателями функционального состояния ФС II являются также и параметры флуоресценции хлорофилла a в точках локальных экстремумов фотоиндукционной кривой O-J-I-D-P-S [29, 34, 52] – рис. 2. Так, появление плеча J обусловлено процессом восстановления Q_A ; плечо I – определяется гетерогенностью ФС II [17, 40].

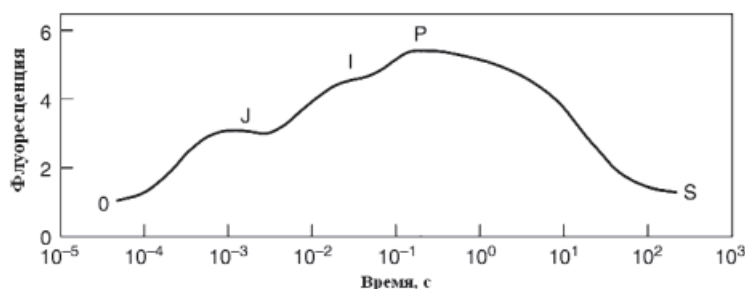


Рис. 2. Типичная кинетическая кривая флуоресценции хлорофилла, представленная в логарифмическом масштабе времени.

O-J-I-D-P-S – характеристические точки локальных экстремумов фотоиндукционной кривой

Измерение статических и кинетических параметров флуоресценции, характеризующих световую фазу фотосинтеза, существенно облегчается тем, что основной составляющей флуоресцентной эмиссии живого листа в красном и дальнем красном диапазонах является флуоресценция хлорофилла a . При комнатной температуре её спектр имеет два максимума – основной в области 680–690 нм (красный) и минорный – в области 730–740 нм (дальний красный). Оба эти максимума сдвинуты

относительно максимумов поглощения хлорофилла.

ФС II практически полностью определяет флуоресценцию в красном диапазоне и обуславливает большую часть флуоресценции дальнего красного диапазона. Лишь небольшая часть эмиссии дальнего красного диапазона (710–715 нм) может быть отнесена к ФС I [27]. Предполагается, что одной из причин столь небольшого вклада ФС I являются следующие факторы: Реакционный центр ФС I соответствует более

глубокой энергетической «яме» по сравнению с ФС II, поэтому перенос электрона с антенного комплекса на P700 практически необратим, вследствие чего релаксация энергии возбуждения светособирающих пигментов с испусканием квантов флуоресценции невозможна [25]. В качестве второго фактора можно допустить также, что непосредственный акцептор электрона РЦ ФС I практически полностью тушит флуоресценцию хлорофилла *a*, поскольку дальнейший перенос электрона по цепи не затруднён.

При низких температурах (77 К) флуоресценция в области 720–740 резко возрастает за счет эмиссии ФС I, в результате чего спектральный максимум в дальнем красном диапазоне становится доминирующим (см. обзоры [24, 28]).

В то же время в ряде экспериментальных исследований было показано, что даже при комнатной температуре вклад ФС I во флуоресценцию дальней красной области может быть очень существенным и достигать 30–50% от F_0 [10, 23, 45], 36% от F_s и 8–9% от F_m [10]. Из этого следует ожидать, что в случае колебаний активности ФС II отношение интенсивностей флуоресценции в красной и дальней красной области (FR) тоже будет претерпевать изменения [10]. Таким образом, вполне очевидна возможность использования FR как физиологического показателя, отражающего стрессорные воздействия на растения [38]. Ранее показано, в частности, что на величину FR влияют внешние факторы – интенсивность освещения и температура [9, 19]. Однако, оценивая результаты измерений FR, необходимо учитывать реабсорбцию красной (680–690 нм) флуоресценции фотосистемами I и II с последующим переизлучением её в дальнем красном (730–740 нм) диапазоне. Чем больше концентрация хлорофилла в листе и чем толще лист, тем выше FR (F_{740}/F_{690}). Такая закономерность позволяет использовать измерения величины F_{740}/F_{690} в качестве неинвазивного экспресс-метода определения содержания хлорофилла в листьях [14]. Очевидно, что упомянутые выше попытки интерпретировать сдвиги FR как свидетельство влияния внешних стресс-факторов должны интерпретироваться с учетом возможных сдвигов концентрации хлорофилла.

Дифференциальные измерения параметров флуоресценции хлорофилла гораздо меньше зависят от реабсорбции красного света, если учитывается кинетика флуоресценции. Наряду с рассмотренной выше величиной F_v/F_m широкое распространение получила практика оценки коэффициента спада флуоресценции, характеризующего квантовую эффективность фотосинтеза

$Rfd = (F_m - F_s)/F_s$, где F_m и F_s – соответственно максимальный и стационарный уровни флуоресценции, получаемые из фотоиндукционных кривых. Величина Rfd получила также название индекса жизнеспособности [35, 37]. Строгая количественная оценка локальных значений Rfd , F_m и F_s осуществляется как путём регистрации кинетики флуоресценции листа или его участка в целом (с применением фотоумножителей), так и с помощью методов анализа изображений, полученных с применением CCD-видеокамер [2, 3, 39]. Так, распределение величины Rfd по площади листа оказалось неодинаковым для световых и теневых листьев платана, вяза и липы [36]. Выявлено снижение Rfd хлорофилл-дефицитных участков листьев растений, несущих мутантные признаки повреждения фотосинтетической системы, а также растений, потеря хлорофилла у которых вызвана осенним пожелтением или воздействием внешних неблагоприятных факторов [35].

Дополнительную информацию о структурно-функциональных особенностях ЭТЦ тилакоидов можно получить, используя кинетические параметры флуоресценции в разных спектральных диапазонах. Показано [11], что в зависимости от спектральных характеристик актиничного света возможно создание доминирующего возбуждения ССК II или ССК I, причем если преобладает возбуждение ССК II (синий свет), то часть избыточной энергии перераспределяется от ФС II к ФС I – за счет экситонного механизма передачи энергии между пигментами двух светособирающих комплексов (состояние 2). И наоборот, если внешнее освещение создаёт условия (высокая доля дальнего красного света) для преобладающего возбуждения ССК I, то часть энергии будет мигрировать на ФС II (состояние 1). При изменении условий освещения и других внешних факторов возможны переходы от состояния 1 к состоянию 2 (ST 1 → ST 2)¹ или наоборот (ST 2 → ST 1). Поскольку доли (вклад) флуоресценции диапазонов 680–690 и 710–740 нм в величины F_0 , F_s и F_m зависят от уровней относительного возбуждения ФС I и II, можно ожидать, что отношения величин, характеризующих флуоресценцию красного и дальнего красного диапазонов, будут чувствительны к внешним условиям [3].

Альтернативное объяснение такой чувствительности может заключаться в следующем: адаптируясь к изменению внешних условий, возрастающим требованиям к продукции АТФ (увеличению соотношения

¹ Аббревиатура ST дана от англ. State Transitions.

АТФ/НАДФН), функция фотосинтетического аппарата сдвигается в сторону циклического электронного транспорта вокруг фотосистемы I (СЕТ I)², обеспечивающего фосфорилирование АДФ без сопряжения с переносом электрона по ЭТЦ на НАДФ⁺. Очевидно, что увеличение доли СЕТ I способно повышать долю дальнего красного диапазона в суммарной флуоресценции (см. выше).

Результаты проведенных экспериментальных исследований позволили предложить индексы адаптации к стрессу, основанные на измерении спектральных характеристик кинетических параметров флуоресценции [50, 51]:

$$Am_s = 1 - \frac{Fm_{715} / Fm_{685}}{Fs_{715} / Fs_{685}};$$

$$Am_0 = 1 - \frac{Fm_{715} / Fm_{685}}{F0_{715} / F0_{685}},$$

где Am_s и Am_0 – индексы адаптации, использующие сигналы флуоресценции уровней F_m и F_0 . Цифры соответствуют длинам волн, нм, для которых измерялись показатели.

Использование этих показателей эффективно осуществляется в целях ранней диагностики стресса растений [53].

Аналогичный индекс адаптации к стрессу может быть определен на основе значений Rfd, измеренных для флуоресценции 690 и 735 нм:

$$Ar = 1 - (1 + Rfd_{735}) / (1 + Rfd_{690}).$$

Так, например, Сариевой С.С. [7] исследовалась адаптивность признака «свернутый лист» в условиях воздействия засухи на растения пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Сорт Отан с более сильным проявлением этого признака был более устойчив к действию температурного стресса и обнаруживал более высокие значения Ar. На основании измерений Ar и других показателей флуоресценции хлорофилла выявлено, что сорт Отан является наиболее устойчивым к термозависимому ингибированию фотохимической активности ФС II и ФС I.

Важным направлением изучения фотосинтетической активности растений в условиях экологического стресса является не только исследование отдельных наземных растительных видов, наземных фитосоценозов, но также и исследование фитопланктона. Это направление потенциально имеет два аспекта:

1) применение существующих методов оценки стрессорных воздействий на фотосинтетическую систему по условным эмпирическим показателям кинетики флуоресценции, аналогичным Ar;

2) оценка стрессорных воздействий по показателям первичной продукции.

Если в первом случае соответствующих исследований, к сожалению, практически никем не проводилось, то изучению первичной продукции микрофитопланктона, находящегося в разнообразных экологических условиях, посвящено большое количество работ (см. обзор [21]) в том числе с использованием некинетических измерений стационарной флуоресценции хлорофилла. Кроме того, сама по себе величина первичной продукции микрофитопланктона исключительно важна для количественного моделирования пищевых цепей и общего экологического прогнозирования водоемов.

Традиционно первичную продукцию определяют радиоуглеродным методом по включению в микроводоросли радиоактивной метки из ¹⁴CO₂ [1]. Метод достаточно трудоемок в случае необходимости анализа большого количества образцов и не позволяет произвести измерения непосредственно на заданной глубине, требуя извлечения пробы на поверхность. Кроме того, выделение CO₂ при темновом дыхании и фотодыхании существенно затрудняет интерпретацию результатов применения радиоуглеродного метода и других прямых фотосинтетических показателей, так как они тоже основаны на количественной оценке углекислотного газообмена [4]. В связи с этим использование величин Rfd и F_v/F_m в качестве показателей первичной продукции и индикаторов влияния экологического стресса на фотосинтез представляет особый интерес постольку, поскольку они отражают истинную фотосинтетическую продуктивность, не искаженную параллельно протекающими процессами дыхания.

Импульсный флуоресцентный метод измерения F_v/F_m был реализован в конструкции погружного зонда, разработанного на кафедре биофизики биологического факультета МГУ. Принцип его действия заключается в следующем: при освещении первой слабой вспышкой света порции фитопланктона в зонде измеряется величина фоновой флуоресценции F_0 . Затем при действии второй мощной насыщающей вспышки измеряется F_m и далее рассчитывается F_v/F_m . Поскольку величина F_0 зависит от количества хлорофилла в клетках, то это можно использовать для определения его концентрации. По величине F_0 можно также определять и количество биомассы фитопланктона, которое пропорционально содержанию хлорофилла в клетках. Определение величин F_0 и F_v/F_m позволяет выявить ситуации, когда в водоемах имеется много фитопланктона (F_0 велико), однако, его активность и продукция

² Аббревиатура СЕТ дана от англ. cyclic electron transport.

невелики из-за неблагоприятных условий. На основании этих данных можно получить сравнительную информацию о распределении как самого фитопланктона (F_0), так и его фотосинтетической активности (F_v/F_m) по глубине и горизонтальным разрезам в водоемах с последующим расчетом первичной продукции. Очень часто наибольшая активность клеток наблюдается на глубине 50 м. В поверхностных слоях с высокими F_0 и концентрацией хлорофилла (КХ) фотосинтез угнетается из-за слишком большой интенсивности солнечного света (фотоингибирование) [5, 6].

Определение КХ по F_0 имеет самостоятельное значение. Можно считать, что этот показатель пропорционален потенциальной фотосинтетической продуктивности, тогда как F_v/F_m отражает скорее актуальную продуктивность – т.е. сниженную с максимальной под действием внешних факторов (фотоингибирование, температура, содержание углекислоты и т.п.). Измерения КХ в акватории Таганрогского залива Азовского моря успешно осуществлялись сотрудниками Южного научного центра РАН с использованием флуориметра «Квант-7» – серийного прибора, разработанного Барнаульским ОКБА НПО «Химвавтоматика». Двухканальная конструкция прибора позволила определять КХ с поправкой на флуоресценцию растворенного органического вещества [8].

Перечисленные выше примеры показывают, что метод флуоресценции хлорофилла является одним из наиболее эффективных способов неинвазивной оценки фотосинтетической продуктивности и воздействия экологических факторов как на наземные, так и на водные растения.

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках выполнения государственного задания (НИР 5.5676.2011) на 2012 г.

Список литературы

1. Бульон В.В. Радиоуглеродный метод определения первичной продукции фитопланктона, его возможности и ограничения в сравнении с кислородным методом // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов: сб. науч. труд. – СПб.: Гидрометиздат, 1993. – С. 14–21.
2. Лысенко В.С., Соьер В.Г., Зимаков Д.В. Функциональные особенности фотосинтетической системы нормальных и хлорофилл-дефицитных секторов пестролистных растений *F. benjamina* L // Вестник ЮНЦ РАН. – 2010. – Т.6, № 2. – С. 38–44.
3. Матишов Г.Г., Лысенко В.С., Соьер В.Г. Циклический транспорт электронов вокруг фотосистем I и II в тилакоидах светло-зеленых секторов листьев пестролистных растений *Ficus benjamina* L // Доклады АН. – 2010. – Т. 435, № 3. – С. 424–426.
4. Рахманкулова З.Ф. Взаимосвязь дыхания и фотосинтеза в норме и при стрессе у разных видов растений // Вестник Башкирского университета. – 2001. – Т. 6, № 2(1). – С. 68–70.
5. Рубин А.Б., Кренделева Т.Е. Регуляция первичных процессов фотосинтеза // Успехи биологической химии. – 2003. – Т. 43 – С. 225–266.
6. Рубин Л.Б. Биофизические методы в экологическом мониторинге // Соросовский образовательный журнал. – 2000. – № 2. – С. 7–13.
7. Сариева Г.Е., Кенжебаева С.С., Лихтенгалер К.Х. Адаптационный потенциал фотосинтеза у сортов пшеницы с признаком «свернутый лист» при действии высокой температуры // Физиология растений. – 2010. – Т.57, № 1. – С. 32–41.
8. Непрерывные измерения океанологических параметров в приповерхностном слое Таганрогского залива. 1. Определение хлорофилла *a* флуориметрическим методом / Л.Л. Шавыкин, С.В. Бердников, В.В. Сапрыгин, Р.Е. Вербицкий // Вестник ЮНЦ РАН. – 2010. – Т. 6, № 3. – С. 37–46.
9. Agati G. Response of the in vivo chlorophyll fluorescence spectrum to environmental factors and laser excitation wavelength // Pure App. Opt. – 1998. – Vol. 7. – P. 797–807.
10. Agati G., Cerovic Z.G., Moya I. The Effect of Decreasing Temperature up to Chilling Values on the in vivo F685/F735 Chlorophyll Fluorescence Ratio in *Phaseolus vulgaris* and *Pisum sativum*: The Role of the Photosystem I Contribution to the 735 nm Fluorescence Band // Photochemistry and Photobiology. – 2000. – Vol. 72. – P. 75–84.
11. Allen J.F. Probing the Mechanism of State Transitions in Oxygenic Photosynthesis by Chlorophyll Fluorescence Spectroscopy, Kinetics and Imaging. – In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis / ed. by Papageorgiou GC, Govindjee. – Springer. – The Netherlands, Dordrecht., 2004. – P. 467–461.
12. Baker N.R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo // Annu. Rev. Plant Biol. – 2008. – Vol. 59. – P. 89–113.
13. Bolhar-Nordenkamp H.R., Long S., Baker N.R., Oquist G., Schreiber U., Lechner E.G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: A review of current instrumentation // Funct. Ecol. – 1989. Vol. 3. – P. 497–514.
14. Buschmann C. Variability and application of the chlorophyll fluorescence emission ratio red/far-red of leaves // Photosynth. Res. – 2007. – Vol.92. – P. 261–271.
15. Butler W.L. Chlorophyll fluorescence: a probe for electron transfer and energy transfer. – In: Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 5. / ed. by Trebst A., Avron M. – Springer. – Berlin, 1977. – P. 149–167.
16. Butler W.L. Energy distribution in the photochemical apparatus of Photosynthesis // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1978. – Vol. 29. – P. 345–378.
17. Cao J., Govindjee. Chlorophyll *a* fluorescence transient as an indicator of active and inactive Photosystem II in thylakoid membranes // Biochim. Biophys. Acta. – 1989. – Vol. 1015. – P. 180–188.
18. De Prado R., Dominguez C., Rodriguez I., Tena M. Photosynthetic activity and chloroplast structural characteristics in triazine-resistant biotypes of three weed species // Physiol. Plant. – 1992. – Vol. 84. – P. 477–185.
19. Duysens L.N.M. Cytochrome oxidation by a second photochemical system in the red alga *Porphyridium cruentum*. – In: Progress in Photobiology / ed. by Christensen B.C., Buchmann B. – Elsevier. – Amsterdam, 1961. – P. 135–142.
20. Duysens L.N.M., Sweerts E.H. Mechanism of the two photochemical reactions in algae as studied by means of fluorescence Studies on Microalgae and Photosynthetic Bacteria – In: Jpn. Soc. Plant Physiol. – Univ. Tokyo Press. – Tokyo, 1963. – P. 353–72.
21. Falkowski G., Koblizek M., Gorbunov M., Kolber Z. Development and Application of Variable Chlorophyll Fluorescence Techniques in Marine Ecosystems. – In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis / ed. by Papageorgiou GC, Govindjee. – Springer. – The Netherlands, Dordrecht, 2004. – P. 757–778.
22. Foyer C., Furbank R., Harbinson J., Horton P. The mechanisms contributing to photosynthetic control of electron transport by carbon assimilation in leaves // Photosynth. Res. 1990. – Vol. 25. – P. 83–100.
23. Genty B., Wonders J., Baker N.R. Non-photochemical quenching of F_0 in leaves is emission wavelength dependent: consequences for quenching analysis and its interpretation // Photosynth. Res. – 1990. – Vol. 26. – P. 133–139.

24. Govindjee. Chlorophyll a Fluorescence: A Bit of Basics and History. – In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis / ed. by Papageorgiou G.C., Govindjee. – Springer. – The Netherlands, Dordrecht, 2004. – P. 1–42.
25. Govindjee. Sixty-three years since Kautsky: Chlorophyll a fluorescence // *Aust. J. Plant. Physiol.* – 1995. – Vol. 22. – P. 131–160.
26. Handbook of Photosynthesis, 2nd edition / ed. by Pesarakli M. – CRC Press. – Boca Raton, 2005.
27. Henriques F.S. Leaf Chlorophyll Fluorescence: Background and Fundamentals for Plant Biologists // *Bot. Rev.* – 2009. – Vol. 75. – P. 249–270.
28. Itoh S., Sugiura K. Fluorescence of Photosystem I. – In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis / ed. by Papageorgiou G.C., Govindjee. – Springer. – The Netherlands, Dordrecht, 2004. – P. 231–250.
29. Joshi M., Mohanty P. Chlorophyll a Fluorescence as a Probe of Heavy Metal Ion Toxicity in Plants – In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis / ed. by Papageorgiou G.C., Govindjee. – Springer. – The Netherlands, Dordrecht, 2004. – P. 447–461.
30. Joshi M., Mohanty P. Probing photosynthetic performance by chlorophyll a fluorescence: Analysis and interpretation of fluorescence parameters // *J. Sci. Ind. Res.* – 1995. – Vol. 54. – P. 155–174.
31. Kautsky H., Hirsch A. Neue Versuche zur Kohlensäureassimilation // *Naturwiss.* – 1931. – Vol. 119. – P. 964–964.
32. Krause G.H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The Basics // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1991. – Vol. 42. – P. 313–49.
33. Lavorel J. Induction of fluorescence in quinone-poisoned *Chlorella* cells. // *Plant. Physiol.* – 1959. – Vol. 34. – P. 204–209.
34. Lazar D. The O-K-J-I-P Chlorophyll a Fluorescence Transient: Theory and Experiments. – Habilitation Thesis. – Olomouc, 2004.
35. Lichtenthaler H.K., Babani K. Light Adaptation and Senescence of the Photosynthetic Apparatus. Changes in Pigment Composition, Chlorophyll Fluorescence Parameters and Photosynthetic Activity. – In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis / ed. by Papageorgiou G.C., Govindjee. – Springer. – The Netherlands, Dordrecht, 2004. – P. 713–736.
36. Lichtenthaler H.K., Babani K., Langsdorf G. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees // *Photosynth. Res.* – 2007. – Vol. 93. – P. 235–244.
37. Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Knapp M. How to Correctly Determine the Different Chlorophyll Fluorescence Parameters and the Chlorophyll Fluorescence Decrease ratio Rfd of Leaves with the PAM Fluorometer // *Photosynthetica.* – 2005. – Vol. 43. – P. 379–393.
38. Lichtenthaler H.K., Rinderle U. The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants // *CRC Crit Revol. Anal. Chem.* – 1988. – Vol. 19 (Supplement). – P. 29–85.
39. Lysenko V. Fluorescence kinetic parameters and cyclic electron transport in guard cell chloroplasts of chlorophyll-deficient leaf tissues from variegated weeping fig (*Ficus benjamina* L.) // *Planta.* – 2012. – Vol. 235. – P. 1023–1033.
40. Melis A. Functional properties of photosystem-II- β in spinach-chloroplasts // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1985. – Vol. 808. – P. 334–342.
41. Morales F, Abadia A., Abadia J. Chlorophyll fluorescence and photon yield of oxygen evolution in iron-deficient sugar beet (*Beta vulgaris* L.) leaves // *Plant. Physiol.* – 1991. – Vol. 97. – P. 886–893.
42. Muller N.J.C. Beziehungen zwischen Assimilation, Absorption und Fluoreszenz im Chlorophyll des lebenden Blattes // *Jahrbucher Wissenschaftliche Botanik.* – 1874. – Vol. 9. – P. 42–49.
43. Nobel P.S. Physicochemical and Environmental Plant Physiology (Fourth Edition). – Academic Press. – New York, 2009.
44. Ouzounidou G. Changes in variable chlorophyll fluorescence as a result of Cu-treatment dose response relations in *Silene* and *Thlaspi* // *Photosynthetica.* – 1993. – Vol. 29. – P. 455–462.
45. Pfundel E. Estimating the contribution of photosystem I to total leaf chlorophyll fluorescence // *Photosynth. Res.* – 1998. – Vol. 56. – P. 185–195.
46. Rabinowitch E., Govindjee. Photosynthesis. – John Wiley & Sons Inc. – New York, 1969.
47. Renger G. Apparatus and mechanism of photosynthetic oxygen evolution: a personal perspective. – In: Discoveries in photosynthesis (Advances in Photosynthesis and Respiration, vol 20) / ed. by Govindjee, Beatty J.T., Gest H., Allen J.F. – Springer. – Dordrecht, 2006. – P. 351–370.
48. Schreiber U., Bilger W., Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. – In: Ecophysiology of photosynthesis. (Ecological Studies, vol 100) / ed. by Schulze E.D., Caldwell, M.M. – Springer. – Berlin, Heidelberg, New York, 1994. – P. 49–70.
49. Stokes G.G. On the Change of Refrangibility of Light // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* – 1852. – Vol. 142. – P. 463–562.
50. Strasser R.I., Schwarz B., Bucher J. Simultane Messung der Chlorophyll-Fluoreszenz-Kinetik bei verschiedenen Wellenlängen als rasches Verfahren zur Frühdiagnose von Immisionsbelastungen an Waldbaumen. Ozonwirkung auf Buchen und Pappeln // *Eur. J. For. Pathol.* – 1987. – Vol. 17. – P. 149–157.
51. Strasser R.J., Schwarz B., Eggenberg P. Fluorescence routine tests to describe the behaviour of a plant in its environment. In: Applications of Chlorophyll Fluorescence. / ed. by Lichtenthaler. – Kluwer Academic Publishers. – Dordrecht, 1988. – P. 181–187.
52. Strasser R.J., Srivastava A., Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. – In: Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation. / ed. by Mohanty P., Yunus M., Pathre U. – Taylor and Francis. – London, 2000. – P. 443–480.
53. Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the Chlorophyll a Fluorescence Transient. – In: Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis / ed. by Papageorgiou G.C., Govindjee. – Springer. – The Netherlands, Dordrecht, 2004. – P. 322–362.
54. Taiz L., Zeiger E. Plant Physiology, Fifth Edition. – Sinauer Associates. – Sunderland, MA, 2010.
55. Telfer A., Allen J.F., Barber J., Bennet J. Thylakoid protein-phosphorylation during state-I-state-2 transition in osmotically shocked pea chloroplasts // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1983. – Vol. 722. – P. 176–181.
56. Van Rensburg L., Kruger G.H.J. Differential inhibition of photosynthesis (in vivo and in vitro) and changes in chlorophyll a fluorescence induction kinetics of four tobacco cultivars under drought stress // *J. Plant. Physiol.* 1993. – Vol. 141. – P. 357–365.
57. Warburg O. Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. II. // *Biochem. Zeitschr.* – 1920. – Vol. 103. – P. 188–366.

References

1. Bulon V.V. *Radiouglerodny metod opredelenia pervichnoi produktii fitoplanktona, ego vozmozhnosti i ogranicheniya v sravnenii s kislorodnym metodom* [Radiocarbon method of phytoplankton primary productivity determination]. – In: *Metodicheskie voprosy izucheniya pervichnoi produktii planktona vnutrennikh vodoemov* [Methodological problems of phytoplankton primary productivity determination in inside basins]. St.Petersburg, Gidrometeoizdat, 1993, pp. 14–21.
2. Lysenko V.S., Soier V.G., Zimakov D.V. *Vestnik SSC RAS*, 2010, Vol. 6, no. 2, pp. 38–44.
3. Matishev G.G., Lysenko V.S., Soier V.G. *Doklady Biological Sciences RAS*, 2019, Vol. 435, no. 1, pp. 425–427.
4. Rakhmankulova Z.F. *Vestnik Bashkir. Univer.*, 2001, Vol. 6, no. 2(1), pp. 69–70.
5. Rubin A.B., Krendeleva T.E. *Uspekhi biol. khim.*, 2003, Vol. 43, pp. 225–266.
6. Rubin A.B. *Sorosovskiy obrazovatelnyy zhurnal*, 2000, Vol. 2, pp. 7–13.
7. Sarieva G.E., Kenzhebaeva S.S., Likhtentaller K.H. *Fiziologiya rasteniy*, 2010, Vol. 57, no 1, pp. 32–41.

8. Shavykin L.L., Berdnikov S.V., Saprygin V.V., Verbitskiy R.E. *Vestnik SSC RAS*, 2010, Vol. 6, no. 3, pp. 37–46.
9. Agati G. *Pure App. Opt.*, 1998, Vol. 7, pp. 797–807.
10. Agati G., Cerovic Z.G., Moya I. *Photochemistry and Photobiology*, 2000, Vol. 72, pp. 75–84.
11. Allen J.F. Probing the Mechanism of State Transitions in Oxygenic Photosynthesis by Chlorophyll Fluorescence Spectroscopy, Kinetics and Imaging. In: *Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, The Netherlands, Dordrecht, 2004, pp. 467–461.
12. Baker N.R. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, Vol. 59, pp. 89–113.
13. Bolhar-Nordenkamp H.R., Long S., Baker N.R., Oquist G., Schreiber U., Lechner E.G. *Funct. Ecol.*, 1989, Vol. 3, pp. 497–514.
14. Buschmann C. *Photosynth. Res.*, 2007, Vol. 92, pp. 261–271.
15. Butler W.L. Chlorophyll fluorescence: a probe for electron transfer and energy transfer. In: *Trebst A., Avron M. (eds) Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 5, Springer–Berlin, 1977, pp. 149–167.
16. Butler W.L. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1978, Vol. 29, pp. 345–378.
17. Cao J., Govindjee. *Biochim. Biophys. Acta*, 1989, Vol. 1015, pp. 180–188.
18. De Prado R., Dominguez C., Rodriguez I., Tena M. *Physiol. Plant.*, 1992, Vol. 84, pp. 477–185.
19. Duysens L.N.M. Cytochrome oxidation by a second photochemical system in the red alga *Porphyridium cruentum*. In: *Christensen B.C., Buchmann B. (eds) Progress in Photobiology*, Elsevier, Amsterdam, 1961, pp. 135–142.
20. Duysens L.N.M., Sweers E.H. Mechanism of the two photo-chemical reactions in algae as studied by means of fluorescence Studies on Microalgae and Photosynthetic Bacteria. In: *Jpn. Soc. Plant Physiol.*, Univ. Tokyo Press, Tokyo, 1963, pp. 353–72.
21. Falkowski G., Koblizek M., Gorbunov M., Kolber Z. Development and Application of Variable Chlorophyll Fluorescence Techniques in Marine Ecosystems. In: *Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, The Netherlands, Dordrecht, 2004, pp. 757–778.
22. Foyer C., Furbank R., Harbinson J., Horton P. *Photosynth. Res.*, 1990, Vol. 25, pp. 83–100.
23. Genty B., Wonders J., Baker N.R. *Photosynth. Res.*, 1990, Vol. 26, pp. 133–139.
24. Govindjee. Chlorophyll a Fluorescence: A Bit of Basics and History. In: *Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, The Netherlands, Dordrecht, 2004, pp. 1–42.
25. Govindjee. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 1995, Vol. 22, pp. 131–160.
26. Handbook of Pphotosynthesis, 2nd edition. Ed. by Pesarakli M., CRC Press, Boca Raton, 2005.
27. Henriques F.S. *Bot. Rev.*, 2009, Vol. 75, pp. 249–270.
28. Itoh S., Sugiura K. Fluorescence of Photosystem I. In: *Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, The Netherlands, Dordrecht, 2004, pp. 231–250.
29. Joshi M., Mohanty P. Chlorophyll a Fluorescence as a Probe of Heavy Metal Ion Toxicity in Plants In: *Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, The Netherlands, Dordrecht, 2004, pp. 447–461.
30. Joshi M., Mohanty P. *J. Sci. Ind. Res.*, 1995, Vol. 54, pp. 155–174.
31. Kautsky H., Hirsch A. *Naturwiss.*, 1931, Vol. 119, pp. 964–964.
32. Krause G.H., Weis E. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1991, Vol. 42, pp. 313–49.
33. Lavorel J. *Plant. Physiol.*, 1959, Vol. 34, pp. 204–209.
34. Lazar D. *Habilitation Thesis*, Olomouc, 2004.
35. Lichtenthaler H.K., Babani K. Light Adaptation and Senescence of the Photosynthetic Apparatus. Changes in Pigment Composition, Chlorophyll Fluorescence Parameters and Photosynthetic Activity. In: *Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, The Netherlands, Dordrecht, 2004, pp. 713–736.
36. Lichtenthaler H.K., Babani K., Langsdorf G. *Photosynth. Res.*, 2007, Vol. 93, pp. 235–244.
37. Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Knapp M. *Photosynthetica*, 2005, Vol. 43, pp. 379–393.
38. Lichtenthaler H.K., Rinderle U. *CRC Crit Rev. Anal. Chem.*, 1988, Vol. 19 (Supplement), pp. 29–85.
39. Lysenko V. *Planta*, 2012, Vol. 235, pp. 1023–1033.
40. Melis A. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1985, Vol. 808, pp. 334–342.
41. Morales F., Abadia A., Abadia J. *Plant. Physiol.*, 1991, Vol. 97, pp. 886–893.
42. Muller N.J.C. *Jahrbucher Wissenschaftliche Botanik*, 1874, Vol. 9, pp. 42–49.
43. Nobel P.S. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* (Fourth Edition). – Academic Press, New York, 2009.
44. Ouzounidou G. *Photosynthetica*, 1993, Vol. 29, pp. 455–462.
45. Pfündel E. *Photosynth. Res.*, 1998, Vol. 56, pp. 185–195.
46. Rabinowitch E., Govindjee. *Photosynthesis*. John Wiley & Sons Inc., New York, 1969.
47. Renger G. Apparatus and mechanism of photosynthetic oxygen eVolution: a personal perspective. In: *Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, The Netherlands, Dordrecht, 2004, pp. 351–370.
48. Schreiber U., Bilger W., Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: *Schulze E.D., Caldwell, M.M. (eds) Ecophysiology of photosynthesis (Ecological Studies, Vol 100)*, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1994, pp. 49–70.
49. Stokes G.G. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1852, Vol. 142, pp. 463–562.
50. Strasser R.J., Schwarz B., Bucher J. *Eur. J. For. Pathol.*, 1987, Vol. 17, pp. 149–157.
51. Strasser R.J., Schwarz B., Eggenberg P. Fluorescence routine tests to describe the behaviour of a plant in its environment. In: *Lichtenthaler H.K. (ed). Applications of Chlorophyll Fluorescence*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1988, pp. 181–187.
52. Strasser R.J., Srivastava A., Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. – In: *Mohanty P., Yunus M., Pathre U. (eds) Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis, London, 2000, pp. 443–480.
53. Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the Chlorophyll a Fluorescence Transient. In: *Papageorgiou G.C., Govindjee (eds). Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, The Netherlands, Dordrecht, 2004, pp. 322–362.
54. Taiz L., Zeiger E. *Plant Physiology*, Fifth Edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2010.
55. Telfer A., Allen J.F., Barber J., Bennet J. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1983, Vol. 722, pp. 176–181.
56. Van Rensburg L., Kruger G.H.J. *J. Plant. Physiol.*, 1993, Vol. 141, pp. 357–365.
57. Warburg O. *Biochem. Zeitschr.*, 1920, Vol. 103, pp. 188–366.

Рецензенты:

Морковник А.С., д.х.н., ведущий научный сотрудник НИИ физической и органической химии ФГОУ «Южный федеральный университет», ученый секретарь диссертационного совета 212.208.14, г. Ростов-на-Дону;

Чистяков В.А., д.б.н., руководитель ЦНИЛ ГБОУ ВПО «Ростовский государственный медицинский университет» г. Ростов-на-Дону.

Работа поступила в редакцию 21.01.2013.