



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.04.314>

Особливості функціонування фотосинтетичного апарату лісових рослин за різного світлозабезпечення

Наталія М. ТОПЧІЙ, Наталія Ф. МИХАЙЛЕНКО, Олена Б. ОНОЙКО, Олександр О. СИВАШ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
ntopchiy@ukr.net

Topchiy N.M., Mykhaylenko N.F., Onoiko O.B., Syvash O.O. 2020. **The features of forest plant photosynthetic apparatus functioning under the different light supply.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(4): 314–323.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. The functional state of the photosynthetic apparatus of shade-tolerant forest herbaceous species (*Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*) and shrub layer plants (*Padus avium*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaeus*) from various plots differing in light supply levels has been studied. Maximum quantum yield of photochemical reactions in photosystems II (F_v/F_m) of plants from different layers and plots was in the range 0.766–0.815. Higher F_v/F_m values were found in herbaceous species from the plot better provided with water and mineral elements, but more shaded. At low photon flux density (PFD) of actinic light ($80 \mu\text{mol (quantum)}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), herbaceous plants from this plot had also higher effective quantum yield of PSII (F'_v/F'_m), photochemical quenching of chlorophyll fluorescence (qP) and quantum yield of electron transport (ϕPSII). Lower levels of non-photochemical quenching (qN) of fluorescence in the antenna of herbaceous plants at low PFD indicate a lesser part of energy dissipation in the light-harvesting complex. At high PFD ($800 \mu\text{mol (quantum)}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) it was revealed the decrease in F'_v/F'_m , ϕPSII and qP (especially qP in *Asarum europaeum* and *Convallaria majalis*) and the increase in qN in all herbaceous plant species from different plots. The values of qP and ϕPSII parameters at both low and high PFD of actinic light were higher in *Padus avium* and *Euonymus europaeus* from a less illuminated plot. Higher ϕPSII and lower qN levels in shrub layer plants from a more shaded plot show their more efficient solar energy utilization in photosynthetic processes. Higher absolute values of qP and ϕPSII parameters in shrub layer plants at $800 \mu\text{mol (quantum)}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ indicate their higher resistance to high light intensity compared to herbaceous species. Investigated plants of herbaceous and shrub layers are characterized by high plasticity of the photosynthetic apparatus, that provides to their growth both under the forest canopy and in open areas.

Keywords: fluorescence, herbaceous plants, light supply, photosynthesis, shrub layer plants

Submitted 17 January 2020. Published 31 August 2020

Реферат. Досліджено функціональний стан фотосинтетичного апарату тіньовитривалих лісових трав'яних видів (*Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*) та рослин чагарникового ярусу (*Padus avium*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaeus*), які зростали на ділянках із різним рівнем світлового забезпечення. Максимальний квантовий вихід фотохімічних реакцій у фотосистемах II (F_v/F_m) рослин різних ярусів та ділянок знаходився в межах 0,766–0,815. Вище значення F_v/F_m виявлено у трав'яних видів із краще забезпеченою вологою і мінеральними елементами та більш затіненої ділянки. За низької густини потоку фотонів (ГПФ) діючого світла (80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) трав'яні рослини з такої ділянки мали вищі реальний квантовий вихід (F'_v/F'_m), фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP) та квантовий вихід електронного транспорту (фФСII). Нижчий рівень нефотохімічного гасіння флуоресценції (qN) в антені трав'яних рослин на світлі з низькою ГПФ вказує на меншу частку розсіювання енергії у світлозбиральному комплексі. За високої ГПФ (800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) відмічалось зниження F'_v/F'_m , фФСII і qP (особливо qP в *Asarum europaeum* та *Convallaria majalis*) та зростання qN у всіх видів трав'яних рослин з різних ділянок. Значення параметрів qP та фФСII як за низької, так і високої ГПФ діючого світла були вищими у *Padus avium* та *Euonymus europaeus*, що зростали на менш освітленій ділянці. Вищий фФСII та нижчий рівень qN у рослин чагарникового ярусу з більш затіненої ділянки вказують на ефективніше використання сонячної енергії у фотосинтетичних процесах. Вищі абсолютні значення параметрів qP і фФСII у рослин чагарникового ярусу при 800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ свідчать про їхню вищу резистентність до дії світла високої інтенсивності, порівняно із трав'яними видами. Досліджувані рослини трав'яного і чагарникового ярусів характеризуються високою пластичністю фотосинтетичного апарату, що забезпечує можливість зростання як під наметом лісу, так і на відкритих ділянках.

Ключові слова: рослини трав'яного ярусу, рослини чагарникового ярусу, світлозабезпеченість, флуоресценція, фотосинтез

Вступ

Світло є основним лімітуючим фактором для лісових екосистем. Динамічні світлові умови у наметі лісу та піднаметовому просторі визначаються архітектонікою крон деревних видів; орієнтацією, розмірами, оптичними характеристиками листків; денними і сезонними змінами кута падіння сонячних променів; а також залежать від погоди та сили вітру. Важливе значення у формуванні фотоклімату мають просвіти, світлові "вікна", у кронах і між кронами (Tselnyker, 1969; Muscolo et al., 2014). До основних особливостей світлового режиму всередині лісових фітоценозів належать: 1) зниження густини потоку фотонів (ГПФ) фотосинтетично активної радіації (ФАР) і зміна її спектрального складу; 2) скорочення тривалості світлового дня; 3) зміна співвідношення прямої та розсіяної радіації; 4) неоднорідність освітлення в просторі та часі, пов'язана із закономірним переміщенням світлових "вікон" унаслідок руху сонця та за дії вітру (Alekseev, 1975; Lieffers, 1999). Листки поглинають до 85–90% падаючого на них випромінювання (Tselnyker, 1969). Через один шар зімкнутих, горизонтально розміщених листків може пройти не більш 10–15% радіації. Пропускання наступного шару складає 10–15% цієї кількості, тобто 1–2% сонячного освітлення на відкритому місці (Tselnyker, 1969; Lieffers, 1999).

Таким чином, до рослин нижнього ярусу потрапляє лише 1–3% ФАР повного освітлення. Спектральні параметри ФАР під наметом лісу визначаються,

головним чином, оптичними властивостями листків: переважно поглинаються сині та червоні промені, а пропускається більше жовто-зелених, далеких червоних та інфрачервоних променів. Незважаючи на досить збіднілий кількісний та якісний склад світла, багато тіньовитривалих трав'яних рослин та чагарників успішно вегетують за даних умов. Очевидно, що відповіді фотосинтетичного апарату (ФСА) на зміни інтенсивності та спектрального складу світла повинні бути одними з найбільш динамічних функцій рослинних організмів. Існування рослин під наметом лісу пов'язане з рядом анатомо-морфологічних та фізіолого-біохімічних особливостей, які сприяють ефективному світлозбору за низьких рівнів освітлення, збідненого в червоно-синьому діапазоні ФАР. Відомо, що тіньовитривалі рослини характеризуються утворенням листкової мозаїки з переважно горизонтальним розташуванням листків, мають широкі та тонкі листкові пластинки з незначним вмістом у клітинах великих за розміром хлоропластів, розташованих паралельно листковій поверхні для максимального поглинання світлової енергії. Хлоропласти "тіньових" рослин порівняно із "світловими" містять більшу кількість тилакоїдів у гранах, мають вищий вміст хлорофілів (Хл), світлозбиральних пігмент-білкових комплексів (СЗКП), нижчу кількість реакційних центрів фотосистеми II (ФСII) та нижчі співвідношення Хл *a/b*, швидкість газообміну CO₂, активність ферментів циклу Кальвіна (Murchie, Horton, 1997; Bailey, 2001; Mathur et al., 2018).

Світлова адаптація у межах виду також включає зміни морфології листків, складу тилакоїдних мембран, активності фотохімічних і темнових реакцій, функціонування ферментів та регуляторних механізмів первинних процесів фотосинтезу. Однак такі відповіді ФСА на зміни ГПФ та спектрального складу світла не є універсальними і спостерігаються не в усіх видів (Lichtenthaler, Burkart, 1999). У лісових ценозах рослини одного виду часто зростають у різних, іноді контрастних світлових умовах. ФСА рослин, що розвиваються за різної освітленості, підлягає структурній і функціональній адаптації, хоча ступінь пластичності показників є видоспецифічною. У наших попередніх роботах були досліджені морфологічні ознаки, функціональні характеристики ФСА деяких видів роду *Acer* L. (Dovbysh et al., 2006; Voloshyna et al., 2008), хлорофілазна активність, пігментний склад (Syvash et al., 2016) та вміст ксантофілів (Onoiko et al., 2018) у рослин різних ярусів лісових екосистем. Проте малодослідженим залишається питання оцінки стану ФСА тіншовитривалих рослин одного виду, які зростають за різного рівня світлового забезпечення. Вивчення даної проблеми обумовлене необхідністю з'ясування механізмів адаптації рослинних організмів до різних світлових умов. Функціональна адаптація до певного рівня освітленості може бути оцінена за допомогою методу індукції флуоресценції хлорофілу, який широко застосовується в екологічних дослідженнях (Cavender-Bares, Bazzaz, 2001). За використання цього методу в нашій роботі було досліджено функціональний стан ФСА рослин трав'яного і чагарникового ярусів широколистяного лісу, які зростали в умовах різного рівня світлового забезпечення.

Матеріали та методи

Дослідження проводили на рослинному матеріалі, зібраному в Ботанічному заказнику загальнодержавного значення "Лісники" (50°17' пн. ш. і 30°32' сх. д.) у межах кленово-ясенновільхового лісу (Didukh, Chumak, 1992; Didukh et al., 2000) влітку 2016 року. Об'єктами досліджень були листки тіншовитривалих рослин трав'яного ярусу, що зростали під наметом лісу (*Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Convallaria majalis* L., *Asarum europaeum* L.) та рослин чагарникового ярусу (*Padus avium* Mill., *Corylus avellana* L. та *Euonymus*

europaeus L.). Рослини були зібрані з двох ділянок лісу, умовно позначених як "Верхня" (найбільш підвищена ділянка рельєфу східної частини заказника) і "Нижня" (розташована в місці зниження та вирівнювання рельєфу, в районі численних рукавів річок Діверка та Ітиль) (Didukh, Chumak, 1992). Густина потоку фотонів фотосинтетично активної радіації (ГПФ ФАР) на поверхні листків визначали в природних умовах за допомогою приладу LI-250 Lightmeter ("LI-COR", США). Трав'яні рослини, викопані з ґрунтом, та пагони рослин чагарникового ярусу довжиною 30–50 см, поміщені у ємкості з водою, доставляли в лабораторію протягом 30–60 хв. Аналіз матеріалу проводили на день збору.

Вміст у ґрунті легкогідролізованого азоту визначали за методом Тюріна і Конової (Horodniy et al., 2005), рухомих форм фосфору і калію – Кірсанова (Yakist gruntu..., 2006). Вміст органічної речовини (загального гумусу) визначали за Тюріним (Yakist gruntu..., 2005), обмінну кислотність ґрунту – потенціометрично (Horodniy et al., 2005).

Функціональний стан ФСА оцінювали методом індукції флуоресценції хлорофілу. Флуоресценцію Хл *a* в листках вимірювали з використанням ХЕ-РАМ флуорометра ("Walz", Німеччина) за кімнатної температури. Для збудження флуоресценції Хл *a* модульований світловий потік імпульсної ксенонової лампи пропускали крізь синьо-зелений фільтр BG-39 (5 мм, Schott). Інтенсивність збуджуючого світла регулювали за допомогою діафрагм та нейтральних фільтрів. Реєстрували флуоресценцію Хл *a* при $\lambda \geq 695$ нм, використовуючи фільтри RG645/R65 (2 мм, 1 мм, Schott, Balzers) та RG9 (1 мм, Schott). Дані записували у форматі файлів Excel за допомогою мультиметра UNI-T UT60E ("Uni-trend International Ltd", Гонконг), з'єданого з комп'ютером. Листки адаптували до темряви протягом 5 хв. Мінімальний рівень флуоресценції адаптованих до темряви (F_0) та світла (F'_0) листків визначали за дії модульованого (2 Гц) світла низької інтенсивності ($\sim 0,1$ мкмоль·м⁻²·с⁻¹). Флуоресценцію Хл *a* ініціювали діючим світлом 80 або 800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, і за 5–7 хв визначали її стаціонарний рівень (F_s). Максимальний рівень флуоресценції адаптованих до темряви (F_m) та світла (F'_m) листків визначали за дії насичуючого імпульсу (1 с) галогенної лампи зі щільністю потоку фотонів 5000 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Функціональний стан ФСА оцінювали за наступними параметрами флуоресценції: потенційний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСП у темноадаптованих

Таблиця 1. Основні характеристики ґрунтів із досліджених ділянок
Table 1. Main soil characteristics from different plots

Показники	Ділянка відбору матеріалу	
	"Верхня"	"Нижня"
Обмінна кислотність, рН	4,0 ± 0,15	4,8 ± 0,15
Органічна речовина (гумус), %	1,7 ± 0,34	4,3 ± 0,165
Легкогідролізований азот, мг/кг	35,4 ± 5,31	89,1 ± 13,37
Рухомий фосфор, мг/кг	20,2 ± 3,00	63,3 ± 9,49
Обмінний калій, мг/кг	39,6 ± 5,94	81,3 ± 12,37

листочка, F_v / F_m , $(F_m - F_0) / F_m$; реальний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСII у світлоадаптованих листочка, F'_v / F'_m , $(F'_m - F'_0) / F'_m$; фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP), $(F'_m - F'_s) / (F'_m - F'_0)$; коефіцієнт нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу (qN), $(1 - (F'_m - F'_0) / (F_m - F_0))$; квантовий вихід електронного транспорту (фФСII), $(F'_m - F'_s) / F'_m$ (van Kooten, Snel, 1990). Дослідження проводили у 3–4 разовій повторності.

Для статистичної обробки використовували програми Microsoft Office Excel і Statistica. Результати наведено як середні величини зі стандартними похибками. Вірогідність різниці вибірок визначено за допомогою *t*-критерія Стьюдента за $P \leq 0,05$.

Результати та обговорення

Світлові умови на вибраних ділянках відзначалися надзвичайною динамічністю. Мінімальні значення ГПФ ФАР у найбільш затінених місцях ділянок складала 18–21 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ ("Нижня") і 30–80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ ("Верхня"). Для рослин чагарникового ярусу на ділянках "Нижня" і "Верхня" ГПФ ФАР становила відповідно 170–220 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ і 400–500 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. При повному сонячному освітленні в середині дня цей показник дорівнював 1100–1200 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Загалом ГПФ ФАР на вибраних нами ділянках була в межах 2–20% ("Нижня") і 5–50% ("Верхня") падаючого потоку сонячного світла. На ділянках під вікнами в наметі освітленість сягала ~50% відкритого місця.

Наявність незімкнутих ділянок у наметі лісу призводить до появи світлових "вікон", на динаміку яких накладається не тільки рух сонця, але й потоки повітря, що призводить до формування дуже складного і мінливого в часі та просторі "рельєфу" освітленості. Тому відмінності ділянок за світловими характеристиками були умовними, оскільки локальні

варіації могли відрізнятися досить суттєво. Слід відмітити, що в ранкові та вечірні години, коли сонце знаходиться достатньо низько над горизонтом, ГПФ ФАР у наметі лісу і особливо в піднаметовому просторі суттєво знижена порівняно з відкритими ділянками, тобто тривалість "світлового дня" під лісовим покривом менша.

Ґрунтовий покрив на ділянках збору зразків представлений дерново-підзолистими ґрунтами, що характеризуються кислою реакцією. Вони не збагачені кальцієм, бідні на гумус, загальну кількість поживних речовин (азотних, фосфорних і калійних) та мікроелементи. Специфічні фізичні властивості даних ґрунтів (безструктурність, надмірна водопроникність, аерація та теплопровідність, незначна водопідйомна сила) визначають тип рослинних угруповань (Didukh, Pliuta, 1994). "Нижня" ділянка характеризується значно багатшими, добре зволженими ґрунтами, на відміну від "Верхньої", якій притаманні досить бідні світлі ґрунти, що легко втрачають вологу.

Вміст основних компонентів ґрунтів із затіненої "Нижньої" та більш освітленої "Верхньої" ділянок представлений в табл. 1. Ґрунт на ділянці "Нижня" був значно багатшим за всіма досліджуваними показниками (органічна речовина, легкогідролізований азот, рухомий фосфор та обмінний калій). Слід відмітити також, що "Нижня" ділянка була більш вологою. Це забезпечує рослинам кращі умови для використання наявних мінеральних компонентів, особливо за умов посухи. Окрім того, за умов підвищених температур і високої інсоляції більш значний ресурс вологи може забезпечити всі транспіраційні потреби рослини і запобігти перегріву ФСА.

Азот є основним елементом, необхідним для живлення рослин, оскільки його нестача найбільш негативно впливає на ріст, розвиток і продуктивність. Вміст азоту в ґрунті з "Нижньої" ділянки був вищим. Відомо, що близько 70% азоту локалізується

в хлоропластах листків, причому більша його частина використовується для синтезу структур ФСА (Sage, Pearcy, 1987; Tang et al., 2019). Дефіцит азоту проявляється в різкому зменшенні кількості хлорофілу та тилакоїдних білків (Terashima, Evans, 1988). Головними депонентами азоту в хлоропластах є рибулозо-1,5-*bis*-фосфаткарбоксілаза/оксигеназа (Рубіско), домінантний розчинний, стромальний білок та світлозбиральний пігмент-білковий комплекс ФСII (СЗКII) – найпоширеніший мембранний білок (Tang et al., 2019). У листках тіньових рослин більше азоту зосереджується в СЗКII, тоді як світлові листки містять більше азоту у ферментах циклу Кальвіна та електронних переносниках для досягнення високої фотосинтетичної продуктивності за умов високої інсоляції (Tang et al., 2019).

Фосфор є другим після азоту макроелементом, що найчастіше лімітує ріст рослин. Він є ключовим компонентом нуклеїнових кислот, фосфоліпідів, АТФ. Нестача фосфору негативно впливає на розвиток рослин. Вміст фосфору в ґрунті "Нижньої" ділянки був утричі вищим (табл. 1).

На відміну від азоту та фосфору, калій в рослинах знаходиться переважно в іонній формі, тільки близько 1% – у складі білкових сполук клітини. Калій позитивно впливає на інтенсивність фотосинтезу, окисні процеси в рослинах, бере участь у обміні вуглецю та азоту. Вміст калію в ґрунті "Нижньої" ділянки вдвічі перевищував результати з "Верхньої" ділянки (табл. 1).

Значення вологи для росту рослин важко переоцінити. Вода є безпосереднім субстратом фотосинтезу, проте, як правило, ростові процеси є більш чутливими до нестачі вологи, ніж власне процес фотосинтезу. За рахунок транспірації підтримується температурний оптимум листків і подача до них мінеральних компонентів. У випадку дефіциту ґрунтової вологи через кореневу систему виділяються так звані ексудати для покращення забезпечення знаходження мінеральних речовин, і тим самим втрачається значна частина депонованих речовин, що звичайно знижує загальну ефективність процесу фотосинтезу (Lawlor, Tezara, 2009).

Функціональний стан ФСА тіньовитривалих рослин трав'яного та чагарникового ярусів, що зростали за різних умов світлового забезпечення, оцінювали методом індукції флуоресценції хлорофілу при діючому світлі, ГПФ якого була близькою до її значення в природному середовищі ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), або ж суттєво вищою ($800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$),

наближеною до середніх значень відкритих ділянок. Результати флуоресцентних досліджень представлені в табл. 2, 3.

Одним з основних параметрів комплексів ФСII, що характеризує ефективність роботи ФСII в адаптованих до темряви листках, коли хінонові акцептори Q_A є повністю окисненими, є максимальний квантовий вихід розділення зарядів у ФСII (F_v / F_m). Потенційна ефективність пулу комплексів ФСII адаптованих до темряви листків рослин трав'яного та чагарникового ярусів, зібраних з обох ділянок, становила $0,767-0,813$. Отримані дані свідчать про достатньо близьку квантову ефективність первинного розділення зарядів у ФСII у рослин різних ярусів з різних ділянок, відмінних за освітленістю та вмістом нітрогену і фосфору. Рівень азотного живлення, як показано в роботах Jin et al. (2015), впливає на величину F_v / F_m та нефотохімічне гасіння. В той же час, за даними Ciompi et al. (1996) та Shrestha et al. (2012) ефективність фотохімічних реакцій ФСII не змінювалась за умов різного азотного забезпечення. Цей параметр використовують як індикатор перебування рослин у несприятливих умовах, зниження його величини засвідчує, що рослини знаходяться під впливом певного стресового чинника. Дещо нижче значення F_v / F_m відмічалось для листків трав'яних рослин з "Верхньої" ділянки (табл. 2). Очевидно, цей факт можна пояснити розвитком певного рівня посухи, оскільки збору рослин передувало тривалий період високої температури повітря та відсутності опадів. Трав'яні рослини з "Нижньої" ділянки, краще забезпеченої вологою та мінеральними елементами, мали вище значення F_v / F_m .

Ефективний (реальний) квантовий вихід (F'_v / F'_m) використовується для оцінки ефективності фотохімічних реакцій ФСII за дії світла, коли частина хінонових акцепторів Q_A знаходиться у відновленому стані. Відомо, що величина F'_v / F'_m є світлозалежною: підвищення інтенсивності діючого світла призводить до зниження рівня F'_v / F'_m і навпаки. Значення F'_v / F'_m адаптованих до світла листків (табл. 2, 3) порівняно з F_v / F_m загалом були нижчими за рахунок теплової дисипації поглинутих квантів. У трав'яних видів *Polygonatum multiflorum* та *Asarum europaeum* з "Нижньої" ділянки F'_v / F'_m був вищим за низької ГПФ діючого світла ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) (табл. 2). Для *Convallaria majalis*, зібраних з різних ділянок, реальний квантовий вихід не відрізнявся за діючого світла $80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. За високої ГПФ ($800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) відмічалось зниження

Таблиця 2. Параметри індукції флуоресценції хлорофілу *a* рослин трав'яного ярусу, зібраних із різних ділянок
Table 2. Chlorophyll *a* fluorescence induction parameters of herbaceous layer plants from different plots

Вид, ділянка	Густина потоку фотонів, мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹	F_v / F_m	F'_v / F'_m	qP	qN	φФСII
<i>Polygonatum multiflorum</i>						
"Верхня"	80	0,786±0,016	0,692±0,007	0,864±0,011	0,351±0,027	0,598±0,026
"Нижня"	80	0,813±0,005	0,770±0,009	0,899±0,009	0,199±0,014	0,692±0,031
"Верхня"	800	0,783±0,007	0,671±0,029	0,648±0,011	0,641±0,030	0,435±0,023
"Нижня"	800	0,801±0,004	0,549±0,014	0,627±0,013	0,823±0,019	0,344±0,020
<i>Convallaria majalis</i>						
"Верхня"	80	0,791±0,014	0,763±0,007	0,911±0,019	0,179±0,007	0,695±0,012
"Нижня"	80	0,803±0,014	0,756±0,017	0,984±0,009	0,153±0,010	0,744±0,018
"Верхня"	800	0,798±0,014	0,513±0,037	0,473±0,046	0,883±0,009	0,242±0,037
"Нижня"	800	0,806±0,007	0,689±0,022	0,348±0,031	0,803±0,045	0,240±0,062
<i>Asarum europaeum</i>						
"Верхня"	80	0,801±0,011	0,764±0,005	0,852±0,006	0,217±0,008	0,651±0,011
"Нижня"	80	0,808±0,011	0,778±0,003	0,883±0,013	0,207±0,012	0,687±0,011
"Верхня"	800	0,767±0,006	0,419±0,022	0,423±0,004	0,793±0,010	0,178±0,012
"Нижня"	800	0,783±0,018	0,447±0,038	0,425±0,035	0,802±0,026	0,190±0,028

Таблиця 3. Параметри індукції флуоресценції хлорофілу *a* рослин чагарникового ярусу, зібраних із різних ділянок
Table 3. Chlorophyll *a* fluorescence induction parameters of shrub layer plants from different plots

Вид, ділянка	Густина потоку фотонів, мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹	F_v / F_m	F'_v / F'_m	qP	qN	φФСII
<i>Padus avium</i>						
"Верхня"	80	0,809±0,003	0,754±0,006	0,779±0,014	0,289±0,031	0,586±0,018
"Нижня"	80	0,807±0,001	0,764±0,004	0,822±0,006	0,185±0,025	0,628±0,006
"Верхня"	800	0,801±0,007	0,748±0,009	0,738±0,014	0,316±0,013	0,552±0,016
"Нижня"	800	0,800±0,006	0,752±0,012	0,778±0,008	0,239±0,033	0,585±0,005
<i>Corylus avellana</i>						
"Верхня"	80	0,790±0,004	0,729±0,011	0,781±0,011	0,291±0,015	0,569±0,010
"Нижня"	80	0,809±0,002	0,708±0,016	0,832±0,008	0,242±0,008	0,589±0,009
верхня	800	0,792±0,009	0,748±0,016	0,793±0,028	0,294±0,016	0,593±0,006
нижня	800	0,807±0,003	0,709±0,010	0,848±0,013	0,276±0,012	0,601±0,009
<i>Euonymus europaeus</i>						
"Верхня"	80	0,792±0,026	0,739±0,010	0,778±0,022	0,272±0,033	0,575±0,016
"Нижня"	80	0,782±0,004	0,721±0,019	0,900±0,036	0,269±0,011	0,649±0,030
"Верхня"	800	0,792±0,023	0,723±0,017	0,771±0,019	0,272±0,043	0,558±0,017
"Нижня"	800	0,789±0,009	0,716±0,009	0,846±0,012	0,176±0,020	0,605±0,013

(особливо в *Asarum europaeum* більше ніж на 40%) F'_v / F'_m в усіх видів трав'яних рослин з різних ділянок (табл. 2). Рослини *Convallaria majalis*, що зростали на "Нижній" ділянці, мали вищий F'_v / F'_m .

Для рослин чагарникового ярусу з різних ділянок величина F'_v / F'_m практично не змінювалася при активації фотохімічних реакцій світлом як низької (80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹), так і високої (800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) ГПФ (табл. 3). Отримані дані свідчать про вищу резистентність рослин чагарникового ярусу до дії високої інтенсивності актинічного світла порівняно із трав'яними.

Фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP) відображає ступінь окисненості первинних хінонових акцепторів Q_A , частку "відкритих" реакційних центрів ФСII за певних умов освітленості. Величина qP залежить як від швидкості надходження електронів до хінонових акцепторів Q_A , так і від їхнього перенесення на пул пластохінонів. За низької ГПФ діючого світла (80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) величина qP була вищою у листках всіх видів трав'яних рослин, зібраних з "Нижньої" ділянки (табл. 2). Підвищення інтенсивності діючого світла призводить до зростання частки відновлених хінонових акцепторів Q_A за

рахунок більш інтенсивного надходження до них електронів і неспроможності швидко окиснюватися пулом пластохінонів; при цьому величина qP знижується (Genty, Harbinson, 1996).

За даними табл. 2 видно, що при активації фотохімічних реакцій світлом високої ГПФ ($800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) значення параметру qP суттєво знижувалися (до 50%) і становили в середньому 0,64 (*Polygonatum multiflorum*), 0,41 (*Convallaria majalis*) і 0,42 (*Asarum europaeum*), проте рівень qP при даній інтенсивності світла був близьким у *Polygonatum multiflorum* і *Asarum europaeum* з "Верхньої" і "Нижньої" ділянок. Величина qP використовується для оцінки фотоінгібування ФСА, тобто зниження активності фотосинтетичних процесів під впливом надлишкового світла. Фотоінгібування пов'язане з повільним відновним пошкодженням реакційних центрів ФСII активними формами кисню, які можуть взаємодіяти з пігментами, білками та ліпідами (Ago et al., 1993; Goh et al., 2012). Однією із характеристик фотоінгібування ФСА рослин є зниження величини qP нижче, ніж до 0,6 (Horton et al., 1996). Так, менш резистентними до світла видами виявилися *Convallaria majalis* і *Asarum europaeum*. Оскільки в природі ГПФ на рівні листків нижнього ярусу не перевищувала $100 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, такий феномен, очевидно, був обумовлений меншою резистентністю листків до фотоінгібування.

У рослин чагарникового ярусу, зібраних з "Нижньої", більш зволоженої ділянки, порівняно з "Верхньою", величини qP при активації фотохімічних реакцій світлом як низької ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), так і високої ($800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) ГПФ були вищими. Крім того, абсолютні значення qP у видів середнього ярусу при $800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, порівняно з трав'яним, були вищими і становили 0,74–0,85 (табл. 3). Отримані дані вказують на кращу пристосованість рослин чагарникового ярусу до високих рівнів освітлення.

Вищий рівень qP у досліджуваних видів рослин чагарникового ярусу при високій інтенсивності діючого світла вказує на більшу частку ФСII з Q_A в окисненому стані, тобто "відкритих" реакційних центрів. Вище значення величини qP у даних рослин можна пояснити швидшим окисненням пластохінону комплексом цитохромів *b6/f* внаслідок зростання швидкості відтоку електронів до ФСI.

Оцінку квантового виходу електронного транспорту, фФСII, здійснюють з використанням величини квантового виходу фотохімічних реакцій у ФСII в адаптованому до світла стані (F'_v / F'_m) та

частки "відкритих" реакційних центрів ФСII (qP). Значення даного параметра залежить від ГПФ діючого світла, підвищення якої призводить до зниження фФСII. Отримані результати свідчать, що за низької ГПФ ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) спостерігалось вище значення фФСII у листках усіх досліджених видів рослин, зібраних з "Нижньої" ділянки, краще забезпеченої вологою і мінеральними елементами (табл. 2, 3). Це узгоджується з літературними даними, за якими максимальна ефективність фотосинтезу відбувається в умовах низької інтенсивності світла (Berry, 1975; Bilger, Björkman, 1990). Вищий фФСII при $800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ відмічався для *Polygonatum multiflorum*, зібраних з "Верхньої" ділянки. Усі види рослин чагарникового ярусу з більш зволоженої "Нижньої" ділянки мали вищий квантовий вихід електронного транспорту при високій ГПФ.

Надлишкове світло, енергія якого не може бути безпечно реалізованою у фотосинтетичних реакціях, вважається одним із основних факторів інактивації комплексів ФСII. Основним механізмом захисту ФСА від фотоінгібування є теплова дисипація надлишкової світлової енергії, яку через її моніторинг методом індукції флуоресценції хлорофілу називають нефотохімічним гасінням (qN). За низької ГПФ ($80 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) значення параметра qN у листках *Polygonatum multiflorum* і *Convallaria majalis*, що зростали на більш затіненій "Нижній" ділянці, були нижчими. Натомість, у *Asarum europaeum* з різних ділянок величини qN при даній освітленості були близькими (табл. 2). Нижчий рівень нефотохімічного гасіння в антені рослин трав'яного ярусу, що зростали в "Нижній" ділянці, вказує на меншу частку розсіювання енергії в СЗКП і, відповідно, на зростання її утилізації, що підтверджується вищими значеннями параметра qP і фФСII.

Рівень теплової дисипації в антені зростає при підвищенні ГПФ діючого світла. Для всіх досліджених видів трав'яного ярусу відмічалось зростання qN за діючого світла $800 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, в середньому від 0,2 до 0,8.

При високій освітленості відбувається перевідновлення компонентів електронного транспорту ланцюга та суттєво зростає імовірність пошкодження реакційних центрів. Розвивається процес фотоінгібування, який призводить до інактивації ФСА. Основним механізмом захисту від фотоінгібування є часткова дисипація енергії поглинутих квантів світла в тепло, що проявляється в зниженні (гасінні) флуоресценції хлорофілу як конкурентного процесу

та відображається на величині нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу.

Рослини чагарникового ярусу, зібрані з "Нижньої" ділянки, порівняно з більш освітленою "Верхньою" мали нижчі значення qN як при 80, так і при 800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, що вказує на вищу ефективність утилізації сонячної енергії у фотосинтетичних процесах. Слід відмітити, що рівень теплової дисипації (qN) у рослин чагарникового ярусу при високій ГПФ був майже вчетверо нижчий (0,2–0,3) порівняно з трав'яними (до 0,9). Для рослин чагарникового ярусу, які генетично адаптовані до вищих рівнів освітлення, діюче світло 800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ не є інгібуючим, на що вказує низькій рівень qN і досить високий qP (0,75–0,85). Отже, у листках трав'яних рослин включення механізмів нефотохімічного гасіння відбувається за нижчої ГПФ порівняно з листками рослин чагарникового ярусу.

Таким чином, види рослин трав'яного ярусу низинної ділянки, краще забезпеченої вологою і мінеральними елементами, характеризуються ефективнішим функціонуванням ФСА за умов низької ГПФ ФАР (80 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$). Це підтверджується вищими показниками фотохімічного гасіння, електронного транспорту та нижчим нефотохімічним гасінням. В умовах світлового насичення (при активації фотохімічних реакцій світлом високої ГПФ – 800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) види рослин трав'яного ярусу з низинної та більш освітленої "Верхньої" ділянки характеризувалися приблизно однаковою ефективністю роботи ФСА. Флуоресцентні параметри, які відображують фотохімічні процеси, видів рослин чагарникового ярусу з "Нижньої" ділянки в умовах як низької, так і високої інтенсивності діючого світла були вищими (порівняно з видами, що зростали на "Верхній" ділянці). Отримані дані свідчать про вищу резистентність рослин чагарникового ярусу до дії високої інтенсивності діючого світла, порівняно із трав'яним ярусом.

Тіньовитривалість рослин залежить від багатьох факторів, у т. ч. від локальних ґрунтових умов, достатньої кількості води та інших абіотичних факторів. Серед екологічних факторів, що суттєво впливають на потенційні можливості поглинання і трансформації енергії сонячного світла в екосистемі, є температура, елементи мінерального живлення, забезпеченість вологою і, звичайно, світлові умови. Кожне конкретне місцезростання рослин характеризується певним світловим режимом, що створює різні екологічні умови для видів. Оскільки

світловий фактор є лімітуючим ресурсом для лісових екосистем, ефективність перетворення енергії за умов затінення можна розглядати з точки зору максимального захоплення світлової енергії світлозбиральними пігмент-білковими комплексами і використання її у фотосинтезі. У діапазоні ФАР найбільшим відбиттям і найменшим поглинанням характеризується "зелена" ділянка спектру. Тому спектральний склад світла під покривом широколистяного лісу на фоні суттєвого зниження інтенсивності сонячного світла дуже збагачений зеленими та жовтими променями. Лімітуючі світлові умови під наметом лісу, як відмічалось, займають більший проміжок доби, оскільки "світанок" настає пізніше, а "сутінки" раніше, що збільшує тривалість використання продуктів фотосинтезу. Саме вплив екологічних факторів значно обмежує ефективність фототрансформації сонячної енергії в лісових ценозах.

Висновки

Фотохімічні процеси як ключовий етап трансформації енергії сонячного світла в енергію хімічних сполук є визначальними в адаптації вищих рослин до умов освітлення.

Встановлена різна ефективність фотохімічних процесів за низької (80 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) та високої (800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) ГПФ діючого світла у рослин трав'яного та чагарникового ярусів, зібраних з різних ділянок широколистяного лісу, що відрізнялися за інтенсивністю освітлення. Види трав'яних рослин з низинної ділянки характеризувалися ефективнішим функціонуванням фотосинтетичного апарату за низької ГПФ. Натомість, ступінь окисненості первинних хінонових акцепторів qP та квантовий вихід електронного транспорту фФСII видів рослин чагарникового ярусу з більш затіненої ділянки були вищими за умов як низької, так і високої ГПФ. Рослини чагарникового ярусу були більш резистентними до дії світла високої інтенсивності, ніж трав'яні рослини, які зростали на тій самій ділянці лісу. Досліджувані рослини різних ярусів характеризувалися високою пластичністю фотосинтетичного апарату, що забезпечує можливість їхнього зростання як під наметом лісу, так і на відкритих ділянках.

Список посилань

- Alekseev V.A. 1975. *Svetovoy rezhim lesa*. Ed. Kh.H. Tooming. Leningrad: Nauka, 225 pp. [Алексеев В.А. 1975. *Световой режим леса*. Отв. ред. Х.Г. Тооминг. Ленинград: Наука, 225 с.].
- Aro E.M., Virgin I., Andersson B. 1993. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1143(2): 113–134. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(93\)90134-2](https://doi.org/10.1016/0005-2728(93)90134-2)
- Bailey S., Walters R.G., Jansson S., Horton P. 2001. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta*, 213: 794–801. <https://doi.org/10.1007/s004250100556>
- Berry J.A. 1975. Adaptation of photosynthetic processes to stress. *Science*, 188(4188): 644–650. <https://doi.org/10.1126/science.188.4188.644>
- Bilger W., Björkman O. 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 25(3): 173–185. <https://doi.org/10.1007/BF00033159>
- Cavender-Bares J., Bazzaz F.A. 2004. From leaves to ecosystems: using chlorophyll fluorescence to assess photosynthesis and plant function in ecological studies. In: *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Eds G. Govindjee, G. C. Papageorgiou. The Netherlands, Springer, pp. 737–755. http://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_29
- Ciampi S., Gentili E., Guidi L., Soldatini G.F. 1996. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower. *Plant Science*, 118(2): 177–184. [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(96\)04442-1](https://doi.org/10.1016/0168-9452(96)04442-1)
- Goh Chang-Hyo, Ko Suk-Min, Koh Seokchan, Kim Young-Joo, Bae Hyeun-Jong. 2012. Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. *Journal of Plant Biology*, 55: 93–101. <http://doi.org/10.1007/s12374-011-9195-2>
- Didukh Ya.P., Chumak K.V. 1992. *Ukrainian Botanical Journal*, 48(6): 22–27. [Дідух Я.П., Чумак К.В. 1992. Геоботанична характеристика заказника "Лісники". *Український ботанічний журнал*, 48(6): 22–27].
- Didukh Ya.P., Plyuta P.H. 1994. *Fitoindykatsiya ekolohichnykh faktoriv*. Ed. K.M. Sytnyk. Kyiv: Naukova Dumka, 280 pp. [Дідух Я.П., Плюта П.Г. 1994. *Фітоіндикація екологічних факторів*. Відп. ред. К.М. Ситник. Київ: Наукова думка, 280 с.].
- Didukh Ya.P., Yermolenko V.M., Kryzhanivska O.T., Porovych S.Yu., Serebryakov V.V., Tkachenko V.S., Helyuta V.P., Parchuk H.V., Rodina V.V., Fitsaylo T.V. 2000. *Ekolohichna stezhka (metodyka, organizatsiya, kharakterystyka modelnoi stezhky "Lisnyky")*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Fitosotsiosentr, 88 pp. [Дідух Я.П., Єрмоленко В.М., Крижанівська О.Т., Попович С.Ю., Серебряков В.В., Ткаченко В.С., Гелюга В.П., Парчук Г.В., Родина В.В., Фіцайло Т.В. 2000. *Екологічна стежка (методика, організація, характеристика модельної стежки "Лісники")*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 88 с.].
- Dovbysh K.P., Vasylichenko S.M., Syvash O.O., Topchiy N.M. 2006. *Ukrainian Botanical Journal*, 63(3): 411–421. [Довбиш К.П., Васильченко С.М., Сиваш О.О., Топчий Н.М. 2006. Фотосинтетичні характеристики *Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *A. tataricum* L. у природних умовах за різних світлових режимів. *Український ботанічний журнал*, 63(3): 411–421].
- Genty B., Harbinson J. 1996. Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport. In: *Photosynthesis and the Environment*. Ed. N.R. Baker. Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers, pp. 67–99. https://doi.org/10.1007/0-306-48135-9_3
- Horodnyy M.M., Lisoval A.P., Bykin A.V., Serdyuk A.H., Kalenskyi V.P., Balabayko V.F., Makarenko V.M., Marchuk I.U., Mazurkevych L.I., Rozstalnyi V.Ye., Yaruhina N.Ya., Kulyk V.D., Samokhval Ye.H., Henhalo O.M., Zykina O.M., Honchar O.M. 2005. *Ahrokhimichnyi analiz*. Ed. M.M. Horodnyy. Kyiv: Aristei, 468 pp. [Городній М. М., Лісвал А.П., Бикін А.В., Сердюк А.Г., Каленський В.П., Балабайко В.Ф., Макаренко В.М., Марчук І.У., Мазуркевич Л.І., Розстальний В.Є., Яругіна Н.Я., Кулик В.Д., Самохвал Є.Г., Генгалю О.М., Зикіна О.М., Гончар О.М. 2005. *Агрохімічний аналіз*. Ред. М.М. Городній. Київ: Арістей, 468 с.].
- Horton P., Ruban A.V., Walters R.G. 1996. Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47: 655–684. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.655>
- Jin X., Yang G., Tan C., Zhao C. 2015. Effects of nitrogen stress on the photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence, and sugar-nitrogen ratio in corn. *Scientific Reports*, 5: 9311. <http://doi.org/10.1038/srep09311>
- Lawlor D.W., Tezara W. 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, 103: 561–579. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn244>
- Lichtenthaler H.K., Burkart S. 1999. Photosynthesis and high light stress. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 25(3–4): 3–16.
- Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6): 796–811. <https://doi.org/10.1139/x98-165>
- Mathur S., Jain L., Jajoo A. 2018. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica*, 56(1): 354–365. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0767-y>
- Murchie E.H., Horton P. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant Cell and Environment*, 20(4): 438–448. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-95.x>
- Muscolo A., Bagnato S., Sidari, M., Mercurio R. 2014. A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal*

- of *Forestry Research*, 25(4): 725–736. <https://doi.org/10.1007/s11676-014-0521-7>
- Опоіко О., Мухайленко Н., Сиваш О., Довбиш К. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(1): 84–93. [Онойко О., Михайленко Н., Сиваш О., Довбиш К. 2018. Вміст пігментів ксантофілового ряду в рослинах різних ярусів широколистяного лісу. *Український ботанічний журнал*, 75(1): 84–93]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.01.084>
- Sage R.F., Pearcy R.W. 1987. The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiology*, 84(3): 959–963. <https://doi.org/10.1104/pp.84.3.959>
- Shrestha S., Brueck H., Asch F. 2012. Chlorophyll index, photochemical reflectance index and chlorophyll fluorescence measurements of rice leaves supplied with different N levels. *Journal of Photochemistry and Photobiology. B, Biology*, 113: 7–13. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2012.04.008>
- Syvash O.O., Fomyshyna R.N., Zakharova T.O., Zolotareva E.K. 2016. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology*, 2(38): 75–83. [Сиваш А.А., Фомишина Р.Н., Захарова Т.О., Золотарёва Е.К. 2016. Хлорофиллазная активность и пигментный состав листьев растений разных ярусов широколиственного леса. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*, 2(38): 75–83].
- Tang J., Sun B., Cheng R., Shi Z., Luo D., Liu S., Centritto M. 2019. Effects of soil nitrogen (N) deficiency on photosynthetic N-use efficiency in N-fixing and non-N-fixing tree seedlings in subtropical China. *Scientific Reports*, 9: 4604. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41035-1>
- Terashima I., Evans J.R. 1988. Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant and Cell Physiology*, 29(1): 143–155. <http://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a077461>
- Tselnyker Yu.L. 1969. *Radyatsyonnyi rezhym pod polohom lesa*. Ed. A.M. Yakshyna. Moscow: Nauka, 98 pp. [Цельникер Ю.Л. 1969. *Радиационный режим под пологом леса*. Отв. ред. А.М. Якшина. Москва: Наука, 98 с.].
- van Kooten O., Snel J.F.H. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25(3): 147–150. <https://doi.org/10.1007/BF00033156>
- Voloshyna N.Yu., Topchiy N.M., Bilyavska N.O., Didukh Ya.P. 2008. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 8: 153–159. [Волошина Н.Ю., Топчій Н.М., Білявська Н.О., Дідух Я.П. 2008. Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* з різних рівнів крони. *Доповіди Національної Академії наук України*, 8: 153–159].
- Yakist gruntu. Metody vyznachennya orhanichnoi rechovyny*. DSTU 4289:2004. 2005. Kyiv: Derzhspozhyvstandart Ukrainy, 16 pp. [Якість ґрунту. Методи визначення органічної речовини. ДСТУ 4289:2004. 2005. Київ: Держспоживстандарт України, 16 с.].
- Yakist gruntu. Vyznachennya rukhomykh spoluk fosforu i kaliu za metodom Kirsanova v modyfikatsii NNC IGA*. DSTU 4405:2005. 2006. Kyiv: Derzhspozhyvstandart Ukrainy, 12 pp. [Якість ґрунту. Визначення рухомих сполук фосфору і калію за методом Кірсанова в модифікації ННЦ ІГА. ДСТУ 4405:2005. 2006. Київ: Держспоживстандарт України, 12 с.].
- Рекомендує до друку І.В. Косаківська