

УМІСТ ФОТОСИНТЕТИЧНИХ ПІГМЕНТІВ У ВИЩИХ ВОДНИХ РОСЛИНАХ ЗА РІЗНОГО РІВНЯ АНТРОПОГЕННОГО НАВАНТАЖЕННЯ

Суходольська І.Л.¹, Грубінко В.В.²

¹Рівненський державний гуманітарний університет
вул. Ст. Бандери, 12, 33028, м. Рівне
irchukmail@gmail.com

²Тернопільський національний педагогічний університет ім. В. Гнатюка
вул. М. Кривоноса, 2, 46027, м. Тернопіль
v.grubinko@gmail.com

У статті досліджено зміни вмісту пластидних пігментів у біомасі вищих водних рослин за різного рівня антропогенного навантаження на водні екосистеми річок Рівненщини (рекреаційна, урбанізована, аграрна, техногеннотрансформована території). За вмістом хлорофілу *a* рослини розподілили так: рослин з плаваючим листям (*Lemna minor* L.) > занурені (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. та *Elodea canadensis* Mich.) > повітряно-водні (*Sagittaria saggitifolia* L. і *Typha angustifolia* L.). За вмістом хлорофілу *b* рослини розподілили так: занурені (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. та *Elodea canadensis* Mich.) > рослини з плаваючим листям (*Lemna minor* L.) > повітряно-водні (*Sagittaria saggitifolia* L. і *Typha angustifolia* L.). Сума хлорофілів (*a+b*) в досліджених видів залежить від різних факторів і змінювалася від 7 до 41 мкг/мг сухої маси. Середнє значення суми хлорофілів (*a+b*) становило 17–22 мкг/мг сухої маси. Обґрунтовано перспективність використання пластидних пігментів вищих водних рослин як біоіндикаторів для оцінювання екологічного стану річок в умовах антропогенного навантаження. *Ключові слова:* хлорофіл, каротиноїди, фотосинтез, пігментний комплекс, макрофіти.

Содержание фотосинтетических пигментов в высших водных растениях с различным уровнем антропогенной нагрузки. Суходольская И.Л., Грубинко В.В. В статье исследованы изменения содержания пластидных пигментов в биомассе высших водных растений в зависимости от разной степени антропогенной нагрузки на водные экосистемы рек Ровенской области (рекреационная, урбанизированная, аграрная, техногеннотрансформированная территории). По содержанию хлорофилла *a* растения распределили следующим образом: растения с плавающими листьями (*Lemna minor* L.) > погруженные (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. и *Elodea canadensis* Mich.) > воздушно-водные (*Sagittaria saggitifolia* L. и *Typha angustifolia* L.). По содержанию хлорофилла *b* растения распределили следующим образом: погруженные (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. и *Elodea canadensis* Mich.) > растения с плавающими листьями (*Lemna minor* L.) > воздушно-водные (*Sagittaria saggitifolia* L. и *Typha angustifolia* L.). Сумма хлорофиллов (*a+b*) в исследованных видов зависит от разных факторов и изменялась от 7 до 41 мкг/мг сухой массы. Среднее значение суммы хлорофиллов (*a+b*) составляло 17–22 мкг/мг сухой массы. Обоснована перспективность использования пластидных пигментов высших водных растений как биоиндикаторов для оценки экологического состояния рек в условиях антропогенной нагрузки. *Ключевые слова:* хлорофилл, каротиноиды, фотосинтез, пигментный комплекс, макрофиты.

Photosynthetic pigment proportion in aquatic higher plants according to the level of anthropogenic load. Sukhodolska I., Grubinko V. It has been researched proportion changes of plastidial pigments in higher aquatic plants biomass under the different level of anthropogenic load for Rivne rivers water ecosystem (recreational, urbanized, agrarian, and technogenically transformed territories). According to chlorophyll-a proportion plants have been distributed in such way as plants with pads (*Lemna minor* L.) > submerged ones (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. and *Elodea canadensis* Mich.) > aero-aquatic ones (*Sagittaria saggitifolia* L. and *Typha angustifolia* L.). According to chlorophyll-b proportion plants have been distributed in such way as submerged ones (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. and *Elodea canadensis* Mich.) > plants with pads (*Lemna minor* L.) > aero-aquatic ones (*Sagittaria saggitifolia* L. та *Typha angustifolia* L.). In researched species chlorophylls total (*a+b*) depends on different factors and has been changed from 7 till 41 microgram per milligram of dry mass. Chlorophylls average value (*a+b*) has been presented in 17–22 microgram per milligram of dry mass. The author gives a rationale for prospects in using of higher aquatic plants plastidial pigments as the bioindicators to evaluate river ecological state under the conditions of anthropogenic load. *Key words:* chlorophyll, carotenoids, photosynthesis, pigment complex, macrophytes.

Постановка проблеми. Пігментному комплексу рослинного організму властива значна чутливість до умов середовища. Порушення фізіологічного стану рослин вже на початковому етапі викликає зміни в первинних стадіях фотосинтезу, що супро-

воджується певними змінами кількості та співвідношення пігментів [11; 21]. Особливу роль у цих процесах відіграють хлорофіли *a* та *b* й каротиноїди. Уміст і співвідношення пігментів рослин визначають не лише розвиток та активність фотосинтетичної сис-

теми, а й протікання інших процесів, які визначають продуктивність, життєздатність і стійкість рослин [22; 25].

Уміст пігментів у водних рослин залежить від рівня освітленості [14; 18], температури води [19; 23], дії токсичних сполук і наявності в середовищі речовин, що визначають енергетичні процеси й ріст рослин, особливо сполук нітрогену [15; 17]. Відомо, що за низького вмісту нітрогену в хлоропластах спостерігається слабкий розвиток ламелярної системи, невелика кількість гран, розірвані міжгранні ламели, а також периферійні оболонки. Такі хлоропласти дуже гіпертрофовані й можуть збільшуватись у 2–3 рази порівняно з хлоропластами рослин, які зростають за оптимальних умов. Така модифікація тонкої структури пластид перешкоджає необхідному обміну фотохімічними субстратами, що значно знижує їх активність [26].

Пігменти рослин можуть змінюватися залежно від стану та віку листків. Частина їх поступово руйнується, замінюючись синтезованими знову. У молодих листках біосинтез хлорофілу відбувається приблизно у 13 разів швидше, ніж у старих [20].

Уміст пігментів у рослин зменшується в міру зростання антропогенного навантаження, що зумовлено здатністю окремих екоотоксикантів акумулюватися в хлоропластах, інтенсифікувати процеси вільнорадикального окиснення ліпідів їх мембран та інгібувати синтез фотосинтетичних ферментів [2; 3]. Деструкція хлорофілів є невід'ємною ланкою стресових реакцій рослин, яка може слугувати своєрідним стресовим маркером. Тому використання таких показників, як ступінь зниження вмісту хлорофілу, різниця у змінах його форм (*a*, *b* та каротиноїдів), дає можливість здійснювати діагностику не лише стану рослин, а й окремих фітоценозів [4; 6; 8].

Мета дослідження – вивчення вмісту фотосинтетичних пігментів у біомасі вищих водних рослин за різних умов антропогенного навантаження.

Матеріали й методи досліджень. Під час дослідження рослин з різних річок у складі Рівненської області виділено 4 типи територій, що відрізняються за рівнем антропогенного навантаження: рекреаційна (51°50'06.0"N, 26°09'10.8"E), аграрна (50°27'17.3"N, 25°42'14.9"E), урбанізована (50°37'28.6"N, 26°14'27.8"E) й техногеннотрансформована (50°37'28.6"N, 26°14'27.8"E). До рекреаційної території зараховано Зарічненський район, оскільки в ньому розташований важливий об'єкт природно-заповідного фонду Рівненщини – регіональний ландшафтний парк «Прип'ять-Стохід».

На цій території досліджували річку Простир. За аграрну територію обрано один із розорених південних районів області – Дубенський. Досліджували річку Іква. До урбанізованої території включено місто Рівне, до техногеннотрансформованої – Здолбунівський район, у якому зосереджено найбільші підприємства Рівненщини («Волинь-Цемент», філія ПРАТ «Дікергофф Цемент Україна», ТОВ «Укрцементремонт» і ВАТ «Здолбунівський меха-

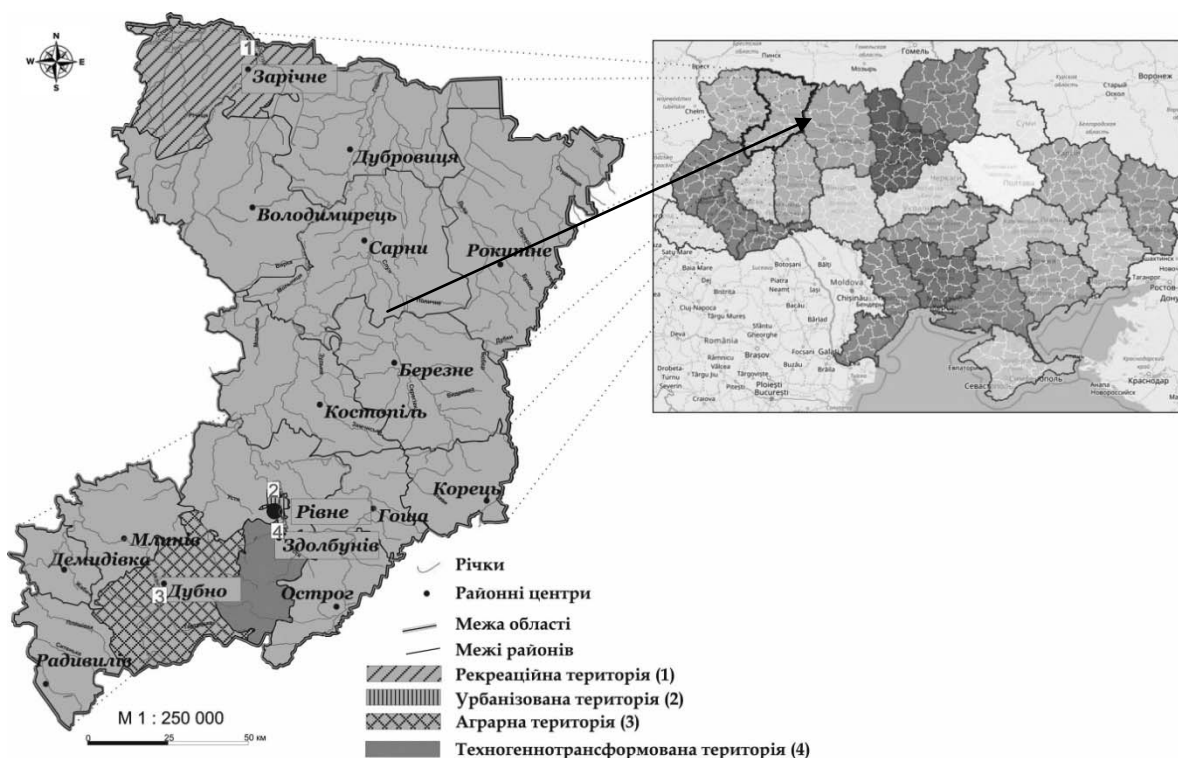


Рис. 1. Картосхема території досліджуваних річок і точки відбору проб ($M \pm m$; $n=3$):

1 – рекреаційна територія (р. Простир); 2 – урбанізована територія (р. Устя); 3 – аграрна територія (р. Іква); 4 – техногеннотрансформована (р. Устя)

нічний завод»). На цих територіях досліджували річку Устя (рис. 1).

Проаналізовано 72 проби вищих водних рослин, відібраних з річок у червні та вересні: з плаваючим листям (*Lemna minor* L.), занурені (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. та *Elodea canadensis* Mich.), повітряно-водні (*Sagittaria saggitifolia* L. і *Typha angustifolia* L.). Вищі водні рослини відбирали в нативному стані з річок і відмивали від осаджень і перифітонних організмів [7]. Уміст хлорофілів *a* та *b* і каротиноїдів визначали спектрофотометрично за довжин хвиль, що відповідають їх максимумам поглинання: 430, 480, 630, 645, 663 та 750 нм після їх екстракції 90% розчином ацетону. Визначення феопігментів здійснювали вимірюванням різниці оптичних щільностей екстракту пігментів за 665 нм до підкислення проби 0,1 N хлоридною кислотою і 5 хв. після цього [7]. Уміст амонію визначали фотометричним методом за якісною реакцією з реактивом Несслера при довжині хвилі 420 нм. Уміст нітритів визначали діазотуванням реактивом Грісса з утворенням з 1-нафтиламіном діазосполуки червоно-фіолетового кольору, яку фотометрували при довжині хвилі 520 нм. Уміст нітратів у воді річок досліджуваних територій визначали фотометрично з фенолдисульфокислотою з утворенням нітрової фенолу жовтого кольору при довжині хвилі 520 нм [9].

Виклад основного матеріалу. Уміст пігментів відображає реакцію рослинного організму на умови зростання [5; 8; 13]. Тому вміст пігментів можна розглядати як показник стану клітин вищих водних рослин [8].

Уміст фотосинтетичних пігментів у біомасі вищих водних рослин залежно від рівня антропогенного навантаження територій водних об'єктів наведено на рис. 2.

У червні вміст хлорофілу *a* в біомасі вищих водних рослин водойми рекреаційної території становив 22,85 мкг/мг сухої маси (*Potamogeton pectinatus* L.), 24,50 мкг/мг сухої маси (*Potamogeton perfoliatus* L.) і 14,50 мкг/мг сухої маси (*Typha angustifolia* L.). Уміст хлорофілу *a* у вересні зменшився відносно червня в 1,3–2,4 раза. Дещо подібні зміни простежувались і за вмістом хлорофілу *b*. Уміст хлорофілу *b* в червні становив 8,93 мкг/мг сухої маси (*Potamogeton perfoliatus* L.), 8,22 мкг/мг сухої маси (*Potamogeton pectinatus* L.) і 5,16 мкг/мг сухої маси (*Typha angustifolia* L.). Разом із тим уміст хлорофілу *b* у вересні зменшився відносно червня в 1,3–2,5 раза. Уміст феопігментів у червні був низьким, а у вересні зі зменшенням хлорофілу збільшився у 3,0–3,8 раза.

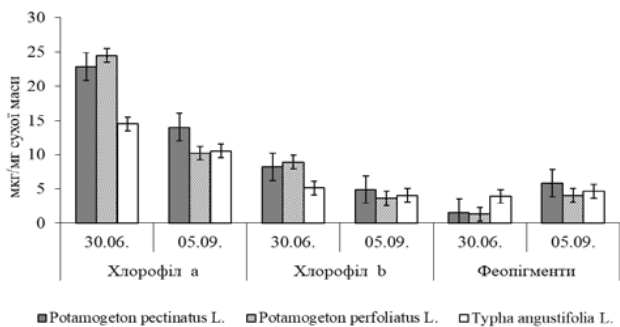
Уміст хлорофілу *a* в біомасі вищих водних рослин водойми урбанізованої території в червні становив 26,73 мкг/мг сухої маси (*Ceratophyllum demersum* L.), 14,45 мкг/мг сухої маси (*Sagittaria saggitifolia* L.) і 10,41 мкг/мг сухої маси (*Typha angustifolia* L.), що

в 1,3–2,4 раза більше, ніж у вересні. Низький уміст хлорофілу *b* спостерігали в *Typha angustifolia* L. у червні (1,80 мкг/мг сухої маси), який збільшився у вересні до 2,61 мкг/мг сухої маси. Уміст хлорофілу *b* протягом червня становив 10,57 мкг/мг сухої маси в *Ceratophyllum demersum* L., 4,87 мкг/мг сухої маси в *Sagittaria saggitifolia* L., який зменшився у вересні і становив 9,85 та 3,57 мкг/мг сухої маси. Уміст феопігментів у *Sagittaria saggitifolia* L., *Ceratophyllum demersum* L. і *Typha angustifolia* L. збільшився відносно червня у вересні в 1,9–2,2 раза.

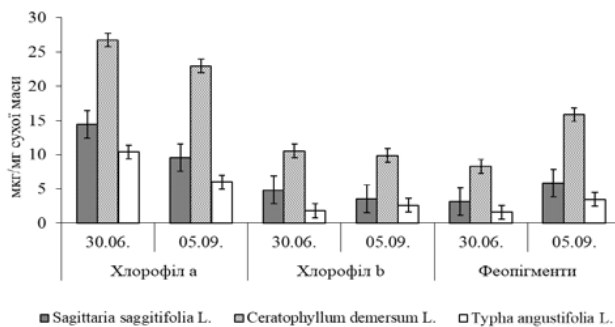
Уміст хлорофілу *a* в біомасі вищих водних рослин водойми аграрної території в червні становив 6,80 мкг/мг сухої маси в *Sagittaria saggitifolia* L., але у вересні зменшився в 1,2 раза. Уміст хлорофілу *a* в *Lemna minor* L. у червні становив 30,55 мкг/мг сухої маси та зменшився в 1,3 раза у вересні. У *Typha angustifolia* L. уміст хлорофілу *a* в червні становив 12,10 мкг/мг сухої маси та зменшився в 1,4 раза у вересні. Уміст хлорофілу *b* в червні змінювався від 2,49 мкг/мг сухої маси (*Sagittaria saggitifolia* L.) до 4,39 мкг/мг сухої маси (*Typha angustifolia* L.) і 10,05 мкг/мг сухої маси (*Lemna minor* L.), а у вересні зменшився в 1,6 (*Sagittaria saggitifolia* L.), 1,2 (*Lemna minor* L.) у 1,4 (*Typha angustifolia* L.) разів. Уміст феопігментів у *Sagittaria saggitifolia* L. у червні становив 3,38, а у вересні зменшився до 3,10 мкг/мг сухої маси, у *Lemna minor* L., навпаки, кількість феопігментів з 12,27 мкг/мг сухої маси в червні зросла до 17,75 мкг/мг сухої маси у вересні. У *Typha angustifolia* L. уміст феопігментів змінювався від 3,10 мкг/мг сухої маси в червні до 4,66 мкг/мг сухої маси у вересні.

У червні вміст хлорофілу *a* в біомасі вищих водних рослин водойми техногеннотрансформованої території становив 14,35 мкг/мг сухої маси (*Typha angustifolia* L.), 17,00 мкг/мг сухої маси (*Elodea canadensis* Mich.) і 10,05 мкг/мг сухої маси (*Sagittaria saggitifolia* L.). Уміст хлорофілу *a* зменшився у вересні в 1,5 раза в *Typha angustifolia* L. Уміст хлорофілу *b* в *Sagittaria saggitifolia* L. і *Typha angustifolia* L. зменшується у вересні, а в *Elodea canadensis* Mich., навпаки, зріс у 1,6 раза. Уміст феопігментів у червні змінювався від 1,64 мкг/мг сухої маси (*Typha angustifolia* L.) до 7,71 мкг/мг сухої маси (*Elodea canadensis* Mich.). Водночас уміст феопігментів у вересні зріс від 6,48 мкг/мг сухої маси (*Sagittaria saggitifolia* L.) до 10,58 мкг/мг сухої маси (*Elodea canadensis* Mich.). Варто також відзначити тенденцію до підвищення кількості феопігментів у вересні в *Typha angustifolia* L. у 4,0 раза відносно червня.

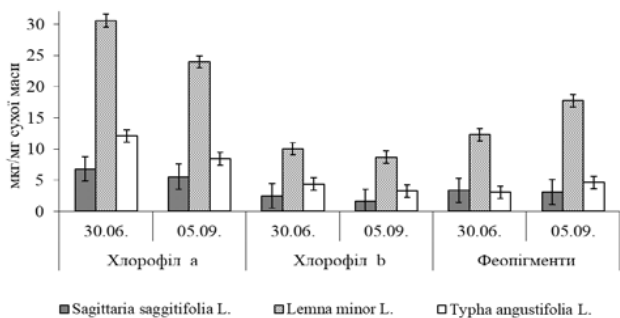
Загалом уміст хлорофілу *a* в листках досліджених видів змінювався в межах від 5,54 до 30,55 мкг/мг сухої маси, а хлорофілу *b* – від 1,61 до 10,57 мкг/мг сухої маси. Найбільший і найменший уміст хлорофілу *a* виявлено в рослин аграрної території *Lemna minor* L. (30,55 мкг/мг сухої маси в червні та 23,95 мкг/мг сухої маси у вересні) та *Sagittaria*



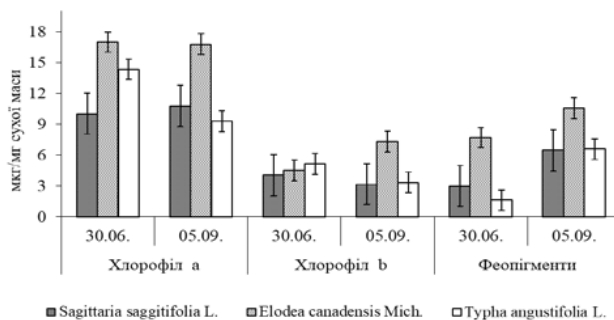
a



b

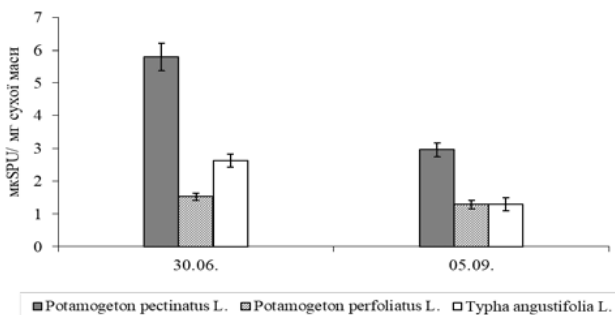


v

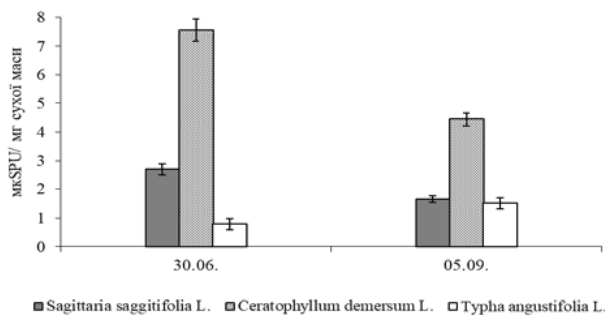


z

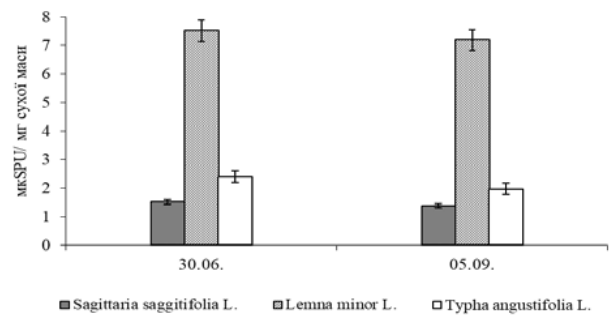
Рис. 2. Уміст хлорофілу a, b та феопігментів у біомасі вищих водних рослин річок Рівненщини ($M \pm t$; $n=5$): a – рекреаційна; б – урбанізована; в – аграрна; z – техногеннотрансформована



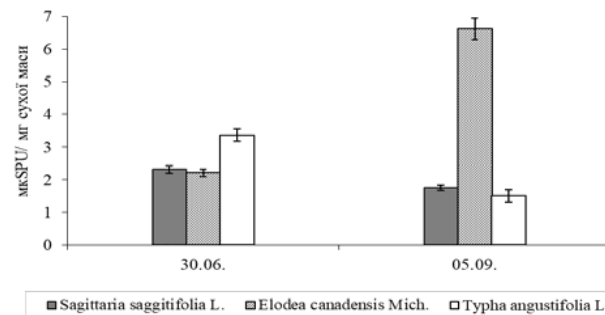
a



b



v



z

Рис. 3. Уміст каротиноїдів у біомасі вищих водних рослин річок Рівненщини ($M \pm t$; $n=5$): a – рекреаційна; б – урбанізована; в – аграрна; z – техногеннотрансформована

sagittifolia L. (6,80 мкг/мг сухої маси в червні та 5,54 мкг/мг сухої маси у вересні). Найбільший уміст хлорофілу *b* виявлено в *Ceratophyllum demersum* L. з урбанізованої території (10,57 мкг/мг сухої маси в червні та 9,85 мкг/мг сухої маси у вересні), найменший у рослини *Typha angustifolia* L. з урбанізованої території (1,80 мкг/мг сухої маси у червні) та в *Sagittaria sagittifolia* L. з аграрної території (1,61 мкг/мг сухої маси у вересні).

За вмістом хлорофілу *a* рослини розподілили так: рослини з плаваючим листям (*Lemna minor* L.) > занурені (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. та *Elodea canadensis* Mich.) > повітряно-водні (*Sagittaria sagittifolia* L. і *Typha angustifolia* L.). За вмістом хлорофілу *b* рослини розподілили так: занурені (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. та *Elodea canadensis* Mich.) > рослини з плаваючим листям (*Lemna minor* L.) > повітряно-водні (*Sagittaria sagittifolia* L. і *Typha angustifolia* L.).

Найбільші значення хлорофілу *a* виявлено в рослин з плаваючим листям, а найбільші значення хлорофілу *b* – у занурених рослин. Найменші значення хлорофілу *a* і *b* виявлено в повітряно-водних рослин. Структура пігментного комплексу занурених рослин спрямована на посилення світлозбиральної функції в умовах послаблення та зміни спектру світла, що проникає в товщу води. У занурених рослин більший уміст хлорофілу *b* забезпечує ефективне світлозбирання в умовах низької освітленості в товщі води [8].

Уміст хлорофілу *a* приблизно в 3 рази більший, ніж хлорофілу *b* [24]. Зменшення кількості хлорофілу свідчить про порушення метаболічних процесів

у рослинному організмі та є фізіологічним проявом чутливості рослини до стресових чинників [3]. За дії біотичних та абіотичних чинників одні дослідники відмічають зниження вмісту хлорофілу *a* [13], інші – хлорофілу *b* [24]. Це пояснюється тим, що зниження тієї чи іншої форми хлорофілу (*a* або *b*) залежить як від біохімічних особливостей самої рослини, так і від хімічної природи та концентрації токсиканта. Більша стабільність хлорофілу *a* може бути пов'язана з міцнішим зв'язком цього пігменту зі строною хлоропласта [1; 3].

Сума хлорофілів (*a+b*) тісно пов'язані з продуктивністю фотосинтезу й визнані одним із тестів оцінювання впливу техногенного середовища на рослини [22; 25]. Сума хлорофілів (*a+b*) у вищих водних рослин рекреаційної території змінювалася від 19,60 до 33,43 мкг/мг сухої маси в червні та від 13,83 до 18,93 мкг/мг сухої маси у вересні. Сума хлорофілів (*a+b*) у вищих водних рослин урбанізованої території змінювалася від 12,21 до 37,30 мкг/мг сухої маси в червні та від 8,63 до 32,80 мкг/мг сухої маси у вересні. У вищих водних рослин аграрної території сума хлорофілів (*a+b*) змінювалася від 9,29 до 40,60 мкг/мг сухої маси в червні та від 7,15 до 32,66 мкг/мг сухої маси у вересні. У вищих водних рослин техногеннотрансформованої території сума хлорофілів (*a+b*) варіювала від 14,11 до 21,52 мкг/мг сухої маси в червні та від 12,65 до 24,12 мкг/мг сухої маси у вересні. Сума хлорофілів (*a+b*) в досліджених видів залежить від різних факторів і змінювалася від 7,15 до 40,60 мкг/мг сухої маси. Середнє значення суми хлорофілів (*a+b*) становило 17–22 мкг/мг сухої маси.

Таблиця 1

Відношення хлорофілів *a/b* та суми хлорофілів до каротиноїдів у пігментному комплексі вищих водних рослин річок Рівненщини ($M \pm m$; $n=5$)

Рослини	Відношення пігментів			
	хлорофіли <i>a/b</i>		хлорофіли/каротиноїди	
	30 червня	5 вересня	30 червня	5 вересня
Рекреаційна територія				
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	2,78	2,86	5,37	6,40
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	2,74	2,83	22,14	10,80
<i>Typha angustifolia</i> L.	2,81	2,59	7,48	11,34
Урбанізована територія				
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	2,97	2,68	7,18	7,96
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	2,53	2,33	4,94	7,39
<i>Typha angustifolia</i> L.	5,78	2,31	15,46	5,75
Аграрна територія				
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	2,73	3,44	6,19	5,22
<i>Lemna minor</i> L.	3,04	2,75	5,41	4,54
<i>Typha angustifolia</i> L.	2,76	2,57	6,87	5,98
Техногеннотрансформована територія				
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	2,48	3,39	6,11	7,98
<i>Elodea canadensis</i> Mich.	3,76	2,30	9,74	3,64
<i>Typha angustifolia</i> L.	2,78	2,79	5,79	8,43

Таблиця 2

Кореляційні зв'язки між умістом сполук нітрогену та хлорофілами й карогіноїдами

Вищі водні рослини	Місяць	NO ₂ ⁻		NO ₃ ⁻		NO ₂ ⁻		NO ₃ ⁻		NO ₃ ⁻		NH ₄ ⁺		NH ₄ ⁺	
		Хл а	Хл б	Хл а	Хл б	Хл а	Хл б	Хл а	Хл б	Хл а	Хл б	Хл а	Хл б	Хл а	Хл б
Рекреаційна територія															
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	ч	-0,56	-0,23	-0,32	0,33	-0,17	-0,74	-0,71	-0,85	-0,23	-0,71	-0,85	-0,23	-0,71	-0,85
	в	0,54	0,19	-0,55	-0,75	-0,74	0,45	0,37	0,39	-0,41	0,37	0,39	-0,41	0,37	-0,41
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	ч	0,77	-0,54	-0,84	0,16	0,49	-0,14	-0,38	0,89	-0,50	-0,38	0,89	-0,50	-0,38	-0,50
	в	0,15	0,48	-0,07	-0,22	0,27	0,47	-0,54	0,33	-0,77	-0,54	0,33	-0,77	-0,54	-0,77
<i>Typha angustifolia</i> L.	ч	0,17	0,56	0,73	-0,66	-0,31	-0,45	0,65	0,77	0,19	0,65	0,77	0,19	0,65	0,19
	в	-0,23	-0,55	0,27	0,41	-0,20	0,15	0,34	-0,50	-0,19	0,34	-0,50	-0,19	0,34	-0,19
Урбанізована територія															
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	ч	0,42	0,70	0,42	-0,51	-0,21	-0,23	-0,35	-0,91	-0,70	-0,35	-0,91	-0,70	-0,35	-0,91
	в	-0,17	-0,71	-0,22	0,91	0,46	-0,24	-0,14	0,70	0,36	-0,14	0,70	0,36	-0,14	0,70
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	ч	-0,42	0,74	0,11	-0,46	0,19	-0,89	0,76	-0,76	0,25	0,76	-0,76	0,25	0,76	-0,76
	в	0,40	0,38	-0,35	-0,82	-0,26	0,79	-0,24	-0,56	-0,19	-0,24	-0,56	-0,19	-0,24	-0,56
<i>Typha angustifolia</i> L.	ч	0,70	-0,45	-0,80	-0,37	-0,61	-0,27	0,68	0,75	0,88	0,68	0,75	0,88	0,68	0,75
	в	-0,74	0,94	0,97	0,37	-0,19	-0,35	0,89	-0,89	-0,73	0,89	-0,89	-0,73	0,89	-0,89
Аграрна територія															
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	ч	0,41	0,24	-0,50	-0,22	-0,97	-0,23	0,63	-0,43	-0,94	-0,23	0,63	-0,43	-0,94	-0,23
	в	0,55	0,70	-0,51	0,16	0,46	-0,23	0,92	0,79	-0,91	-0,23	0,92	0,79	-0,91	-0,23
<i>Lemna minor</i> L.	ч	0,87	0,70	0,58	0,13	-0,46	-0,49	0,77	0,59	0,48	-0,49	0,77	0,59	0,48	-0,49
	в	-0,86	0,23	-0,55	-0,07	0,27	0,74	-0,82	0,53	-0,17	0,74	-0,82	0,53	-0,17	-0,82
<i>Typha angustifolia</i> L.	ч	0,65	-0,20	-0,27	-0,10	0,70	-0,47	0,71	0,50	-0,75	-0,47	0,71	0,50	-0,75	-0,47
	в	0,31	0,17	-0,35	-0,07	0,54	0,67	0,74	0,83	-0,17	0,67	0,74	0,83	-0,17	-0,67
Техногеннотрансформована територія															
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	ч	0,91	-0,68	-0,26	-0,60	-0,76	-0,52	0,37	0,31	-0,43	-0,52	0,37	0,31	-0,43	-0,52
	в	-0,31	0,51	0,55	0,46	0,34	0,37	0,56	0,62	-0,53	0,37	0,56	0,62	-0,53	0,37
<i>Elodea canadensis</i> Mich.	ч	0,30	-0,63	-0,25	0,92	-0,42	-0,50	0,25	0,43	0,61	-0,50	0,25	0,43	0,61	-0,50
	в	0,52	0,54	0,27	0,78	0,27	0,54	-0,43	0,11	-0,44	0,54	-0,43	0,11	-0,44	-0,54
<i>Typha angustifolia</i> L.	ч	0,65	0,78	-0,43	-0,43	0,39	-0,23	0,70	-0,63	-0,56	-0,23	0,70	-0,63	-0,56	-0,63
	в	0,60	-0,27	-0,58	0,30	-0,54	-0,78	-0,37	0,55	0,16	-0,78	-0,37	0,55	0,16	0,16

Примітка: ч – червень, в – вересень.

Обов'язковим компонентом фотосинтетичного апарату поряд із хлорофілом є каротиноїди. Вони здатні передавати енергію поглинутих квантів іншим пігментам, змінюючи спектр дії фотосинтетичного апарату, а також захищати хлорофіл від фоторуйнування [16]. Синтез каротиноїдів зазвичай потребує відносно тривалого часу і є важливим складником частиною процесу формування адаптаційної системи рослинного організму [22; 26]. Зміни сумарного вмісту каротиноїдів відображають адаптивні властивості вищих водних рослин і їх здатність пристосовуватися до різних умов середовища існування (рис. 3).

Найбільший уміст каротиноїдів у біомасі вищих водних рослин рекреаційної території в червні спостерігали в *Potamogeton pectinatus* L. (5,79 мкSPU/мг сухої маси), найменший – у *Potamogeton perfoliatus* L. (1,51 мкSPU/мг сухої маси). На відміну від них, рівень каротиноїдів у *Typha angustifolia* L. знижується з червня до вересня від 2,63 мкSPU/мг сухої маси до 1,29 мкSPU/мг сухої маси. Загалом уміст каротиноїдів зменшився у вересні в 1,2–2,0 раза.

Уміст каротиноїдів у біомасі вищих водних рослин урбанізованої території в червні змінюється від 0,79 мкSPU/мг сухої маси в *Typha angustifolia* L. до 7,55 мкSPU/мг сухої маси в *Ceratophyllum demersum* L., у вересні від 1,50 мкSPU/мг сухої маси в *Typha angustifolia* L. до 4,44 мкSPU/мг сухої маси в *Ceratophyllum demersum* L. Уміст каротиноїдів у *Sagittaria saggitifolia* L. також знижується з червня до вересня від 2,69 мкSPU/мг сухої маси до 1,65 мкSPU/мг сухої маси.

Уміст каротиноїдів у вересні в біомасі вищих водних рослин аграрної території зменшився щодо червня незначно. Так, у *Sagittaria saggitifolia* L. уміст каротиноїдів змінюється від 1,50 мкSPU/мг сухої маси в червні до 1,37 мкSPU/мг сухої маси у вересні, у *Lemna minor* L. – від 7,51 мкSPU/мг сухої маси до 7,19 мкSPU/мг сухої маси, а в *Typha angustifolia* L. – від 2,40 мкSPU/мг сухої маси до 1,96 мкSPU/мг сухої маси відповідно.

Уміст каротиноїдів у біомасі вищих водних рослин техногеннотрансформованої території зменшується у вересні відносно червня. Так, у *Sagittaria saggitifolia* L. – від 2,31 мкSPU/мг сухої маси в червні до 1,75 мкSPU/мг сухої маси у вересні, а в *Typha angustifolia* L. – від 3,34 мкSPU/мг сухої маси до 1,50 мкSPU/мг сухої маси. Уміст каротиноїдів у *Elodea canadensis* Mich., навпаки, збільшується від 6,62 в червні до 7,71 мкSPU/мг сухої маси у вересні.

У вересні спостерігалася тенденція до зниження вмісту каротиноїдів практично в усіх видів вищих водних рослин досліджуваних територій, за винятком *Typha angustifolia* L. (урбанізована територія) та *Elodea canadensis* Mich. (техногеннотрансформована територія).

Найменший уміст каротиноїдів виявлено в *Typha angustifolia* L. з урбанізованої території (червень) і

Potamogeton perfoliatus L. з рекреаційної території (вересень). Найбільший уміст каротиноїдів виявлено в рослин *Ceratophyllum demersum* L. з урбанізованої території (червень) і *Lemna minor* L. з аграрної території (червень і вересень). Високі концентрації каротиноїдів у *Lemna minor* L. можна розглядати як адаптацію, спрямовану на підтримання відносно стабільності фотосинтетичного апарату. Високий уміст каротиноїдів у рослин пов'язаний із фотопротекторною функцією цих пігментів. Так, встановлено, що за надмірної інсоляції каротиноїди захищають фотосинтетичний апарат від фотоінгібування. Стійкість фотосинтетичного апарату рослин формується завдяки зміні концентрації та перерозподілу зелених і жовтих пігментів у світлозбиральному комплексі. Важливу роль у цьому відіграють каротиноїди, які задіяні в гасінні триплетного стану хлорофілу, забираючи від нього енергію, і запобігають утворенню синглетного кисню [6; 13].

Успішність адаптації до дії стресорів (наприклад, до зміни інтенсивності освітлення, дії токсичних сполук) у рослин значною мірою залежить від співвідношення фотосинтетичних пігментів. Відомо, що найбільша ефективність фотосинтетичного апарату забезпечується за таким співвідношенням пігментів: хлорофілів *a* – близько 50%, *b* – 30%, каротиноїдів – 20%. Основну функцію в складі світлозбирального комплексу виконує хлорофіл *a*, а хлорофіл *b* і каротиноїди є додатковими та захисними пігментами [1; 3]. У дослідженнях співвідношення хлорофілів *a*, *b* та каротиноїдів у червні становило: у *Typha angustifolia* L. (урбанізована територія) хлорофіл *a* – 80%, хлорофіл *b* – 14%, каротиноїдів – 6%; у *Elodea canadensis* Mich. (техногеннотрансформована територія) хлорофіл *a* – 72%, хлорофіл *b* – 19%, каротиноїдів – 9%; у *Potamogeton perfoliatus* L. (рекреаційна територія) хлорофіл *a* – 70%, хлорофіл *b* – 26%, каротиноїдів – 4%. У червні частка хлорофілу *a* зменшилася порівняно з червнем, найбільші його значення виявлені в таких рослин: *Ceratophyllum demersum* L. (техногеннотрансформована територія) хлорофіл *a* – 69%, хлорофіл *b* – 20%, каротиноїдів – 11%; *Potamogeton perfoliatus* L. (рекреаційна територія) хлорофіл *a* – 68%, хлорофіл *b* – 24%, каротиноїдів – 8%; *Typha angustifolia* L. (рекреаційна територія) хлорофіл *a* – 66%, хлорофіл *b* – 26%, каротиноїдів – 8%. Співвідношення форм хлорофілу в хлоропластах змінюється: вміст хлорофілу *b* становить 14–30% від кількості хлорофілу *a*. Частка зелених пігментів упродовж усього періоду дослідження більша, ніж каротиноїдів, що свідчить про високий рівень метаболізму і пластичного обміну.

Відношення концентрації хлорофілу *a* до концентрації хлорофілу *b* є індикатором функціональності пігментного складу та світлової адаптації фотосинтетичного апарату. Зміна відношення хлорофілів відбувається в основному за рахунок лабільності хлорофілу *a* [1; 6]. Відношення *a/b* та (*a+b*)/каро-

тиноїди зазвичай у нормі є стабільним, але реагує на вплив екстремальних факторів: відношення a/b зменшується за несприятливих умов, а відношення вмісту хлорофілів до каротиноїдів, навпаки, збільшується. За літературними даними, відношення a/b в нормально розвинених рослин становить 2,5–3 [25]. У рослин, що зростають в умовах затемнення, відношення концентрації хлорофілів нижче, ніж у світлових рослин [14]. Відомо, що оптимальним відношення хлорофілів a/b в темнових рослин – 2,5–2,9, у світлових – 3,2–4,0 [6]. Відношення хлорофілів a/b розглядається як одна з ознак фотосинтетичної активності, а за стресових умов використовується як маркер стійкості [13].

У проведеному дослідженні відношення хлорофілів a/b в червні змінювалося від 2,48 (*Sagittaria saggitifolia* L., техногеннотрансформована територія) до 5,78 (*Typha angustifolia* L., урбанізована територія), у вересні – від 2,30 (*Elodea canadensis* Mich., техногеннотрансформована територія) до 3,44 (*Sagittaria saggitifolia* L., аграрна територія). Зміна відношення хлорофілів «а» і «b» за впливу різних несприятливих екологічних факторів певною мірою відображає функціонування хлоропласту. При малому значенні цього показника спостерігається найменший вміст хлорофілу на грану. Підвищення цього відношення зменшує ступінь агрегації тилакоїдів у мембранах хлоропласту [2; 26]. Деякі автори вказують на те, що зниження величини відношення хлорофілів a/b характеризує стійкість рослин [11].

Відношення $(a+b)/$ каротиноїди в червні змінювалося від 4,94 (*Ceratophyllum demersum* L., урбанізована територія) до 22,14 (*Potamogeton perfoliatus* L., рекреаційна територія), у вересні – від 3,64 (*Elodea canadensis* Mich., техногеннотрансформована територія) до 11,34 (*Typha angustifolia* L., рекреаційна територія). Найвищі показники відношення хлорофілів a/b спостерігали в *Typha angustifolia* L. (червень, урбанізована територія) (таблиця 1).

Отже, зміна величини відношення між формами хлорофілів свідчить про більш активну втрату хлорофілу b і більшу стійкість хлорофілу a в усіх досліджуваних видів вищих водних рослин. Найвищі показники відношення $(a+b)/$ каротиноїди виявлено в *Potamogeton perfoliatus* L. (22,14, червень, рекреаційна територія) та *Typha angustifolia* L. (15,46, червень, урбанізована територія). Найнижчі показники відношення $(a+b)/$ каротиноїди виявлено в *Lemna minor* L. (4,54, вересень, аграрна територія) та в *Elodea canadensis* Mich. (3,64, вересень, техногеннотрансформована територія). На забруднених ділянках збільшується кількість каротиноїдів, тому зменшується відношення $(a+b)/$ каротиноїди. Такі зміни цього показника вказують на стресовий стан рослин в умовах антропогенного забруднення, що підтверджує протекторну роль каротиноїдів. Загалом зменшення відношення $(a+b)/$ каротиноїдів і хлорофілів a/b в асимілюючих органах рослин має

захисний характер, оскільки знижує ризик окиснювальних реакцій у хлоропластах і стабілізує функціонування пігментної системи.

Мінеральне живлення здійснює стимулюючий вплив на утворення й функціонування фотосинтетичного апарату, а сам фотосинтез здатний підвищувати ефективність використання елементів мінерального живлення [15]. Тому на вміст основних фотосинтезуючих пігментів, зокрема хлорофілу a , b та каротиноїди, значний вплив має концентрація основних мінеральних компонентів у водному середовищі. У зв'язку із цим важливим чинником впливу на продукційні процеси рослин є оптимізація їх мінерального живлення (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-). У дослідженнях вміст NH_4^+ впродовж червня варіював від 0,82 мг/л (техногеннотрансформована територія) до 2,40 мг/л (урбанізована територія), що перевищувало гранично допустиму концентрацію для водойм рибогосподарського призначення в 1,6–4,8 рази. Протягом вересня вміст NH_4^+ змінювався від 0,42 мг/л (техногеннотрансформована територія) до 0,64 мг/л (урбанізована територія). Вміст NO_2^- протягом червня та вересня змінювався від 0,01 мг/л до 0,02 мг/л, вміст NO_3^- варіював від 0,04 мг/л до 0,51 мг/л.

Для визначення взаємозв'язків між вмістом сполук нітрогену та пігментами вищих водних рослин у річках Рівненщини з різним рівнем антропогенного навантаження проведено кореляційний аналіз (таблиця 2).

Найвищі коефіцієнти кореляції між вмістом хлорофілу a та нітритами виявленні в *Potamogeton perfoliatus* L. ($r = 0,77$, рекреаційна територія), *Typha angustifolia* L. ($r = -0,74$, урбанізована територія), *Lemna minor* L. ($r = -0,86$, аграрна територія) та *Sagittaria saggitifolia* L. ($r = 0,91$, техногеннотрансформована територія); між вмістом хлорофілу a та нітратами – *Potamogeton pectinatus* L. ($r = -0,75$, рекреаційна територія), *Sagittaria saggitifolia* L. ($r = 0,91$, урбанізована територія), *Ceratophyllum demersum* L. ($r = -0,82$, урбанізована територія) та *Elodea canadensis* Mich. ($r = 0,92$, техногеннотрансформована територія); між вмістом хлорофілу a та амонієм – *Potamogeton pectinatus* L. ($r = -0,71$, рекреаційна територія), *Typha angustifolia* L. ($r = 0,89$, урбанізована територія), *Sagittaria saggitifolia* L. ($r = 0,92$, аграрна територія) й *Typha angustifolia* L. ($r = 0,70$, техногеннотрансформована територія).

Найвищі коефіцієнти кореляції між вмістом хлорофілу b та вмістом нітритів виявленні в *Typha angustifolia* L. ($r = 0,56$, рекреаційна територія; $r = 0,94$, урбанізована територія; $r = 0,78$, техногеннотрансформована територія), *Sagittaria saggitifolia* L. ($r = 0,70$, аграрна територія) та *Lemna minor* L. ($r = 0,70$, аграрна територія); між вмістом хлорофілу b та нітратами – *Potamogeton pectinatus* L. ($r = -0,74$, рекреаційна територія), *Typha angustifolia* L. ($r = -0,61$, урбанізована територія) та *Sagittaria saggitifolia* L.

($r = -0,97$, аграрна територія; $r = -0,76$, техногенно-трансформована територія); між вмістом хлорофілу *b* та вмістом амонію – *Potamogeton pectinatus* L. ($r = -0,85$, рекреаційна територія), *Sagittaria saggitifolia* L. ($r = -0,91$, урбанізована територія) й *Typha angustifolia* L. ($r = 0,83$, аграрна територія; $r = -0,63$, техногенно-трансформована територія).

Найвищі коефіцієнти кореляції між вмістом каротиноїдів та вмістом нітритів виявлені в *Potamogeton perfoliatus* L. ($r = -0,84$, рекреаційна територія) й *Typha angustifolia* L. ($r = 0,97$, урбанізована територія); між вмістом каротиноїдів і вмістом нітратів – *Potamogeton pectinatus* L. ($r = -0,74$, рекреаційна територія), *Ceratophyllum demersum* L. ($r = -0,89$, урбанізована територія), *Lemna minor* L. ($r = 0,74$, аграрна територія) й *Typha angustifolia* L. ($r = -0,78$, техногенно-трансформована територія); між вмістом каротиноїдів і вмістом амонію – *Potamogeton perfoliatus* L. ($r = -0,77$, рекреаційна територія), *Typha angustifolia* L. ($r = 0,88$, урбанізована територія), *Sagittaria saggitifolia* L. ($r = -0,94$, аграрна територія) та *Elodea canadensis* Mich. ($r = 0,61$, техногенно-трансформована територія).

Головні висновки. Уміст хлорофілу *a* в біомасі досліджених вищих водних рослин змінювався від 5,54 до 30,55 мкг/мг сухої маси, а хлорофілу *b* – від 1,61 до 10,57 мкг/мг сухої маси. Найбільший уміст хлорофілу *a* виявлено в *Lemna minor* L., най-

менший – у *Sagittaria saggitifolia* L. з аграрної території. Найбільший уміст хлорофілу *b* виявлено в *Ceratophyllum demersum* L. з урбанізованої території, а найменший – у *Sagittaria saggitifolia* L. з аграрної території. Виявлено, що хлорофіл *a* домінує в біомасі всіх вищих водних рослин: він менш чутливий, порівняно з хлорофілом *b*, до стресових умов. За вмістом хлорофілу *a* рослини розподілили так: рослини з плаваючим листям (*Lemna minor* L.) > занурені (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. та *Elodea canadensis* Mich.) > повітряно-водні (*Sagittaria saggitifolia* L. і *Typha angustifolia* L.). За вмістом хлорофілу «*b*» рослини розподілили так: занурені (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. та *Elodea canadensis* Mich.) > рослин з плаваючим листям (*Lemna minor* L.) > повітряно-водні (*Sagittaria saggitifolia* L. і *Typha angustifolia* L.).

Однакові види рослин, які зростають на територіях з різним рівнем антропогенного навантаження, відрізняються за вмістом пігментів. Варіабельність вмісту пігментів у біомасі вищих водних рослин зумовлена видовими особливостями, умовами зростання та спільною дією як природних, так й антропогенних чинників. *Lemna minor* L. і *Ceratophyllum demersum* L. можуть бути використані з метою біоіндикації стану річок.

Література

- Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. Москва, 2000. 135 с.
- Бессонова В.П. Вплив важких металів на пігментну систему листка. Український ботанічний журнал. 1992. Т. 49. № 2. С. 63–66.
- Бессонова В.П. Влияние тяжелых металлов на фотосинтез растений. Днепропетровск: ДГАУ, 2006. 208 с.
- Дымова О.В., Далькэ И.В. Фотосинтетические пигменты и CO₂-газообмен водных макрофитов в подзоне средней тайги. Известия Коми научного центра УрО РАН. Сыктывкар, 2016. № 1(25). С. 37–44.
- Кияк Н. Фотосинтетична активність мохів на деастрованих територіях видобутку сірки. Вісник Львівського університету. Серія «Біологічна». 2013. Випуск 62. С. 170–179.
- Фізіологія рослин / М.М. Макрушин, Є.М. Макрушина, Н.В. Петерсон, М.М. Мельников. Вінниця, 2006. 416 с.
- Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В.Д. Романенка. Київ, 2006. 408 с.
- Новаковская Т.В., Дымова О.В. Видовое разнообразие и пигментный комплекс макрофитов водоемов окрестностей г. Сыктывкара (Республика Коми). Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2012. № 5 (1). С. 127–134.
- Новиков Ю.В., Ласточкина К.О., Болдина З.Н. Методы исследования качества воды водоемов. Москва, 1990. 400 с.
- Определение содержания хлорофилла в планктоне пресных водоемов: методические рекомендации / за ред. Л.А. Сиренко, А.В. Курейшевич. Киев, 1982. 52 с.
- Сарсацкая А.С. Содержание фотосинтетических пигментов у древесных пород городских насаждений. Вестник Кемеровского государственного университета. Серия «Биологические, технические науки и науки о Земле». 2017. № (4). С. 9–14. URL: <https://doi.org/10.21603/2542-2448-2017-4-9-14>
- Суходольська І.Л., Грубінко В.В. Взаємозв'язок вмісту сполук нітрогену та пігментів у вищих водних рослин у річках Рівненщини з різним рівнем антропогенного навантаження. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені В. Гнатюка. Серія «Біологія». 2018. № 2 (73). С. 175–182.
- Пігменти й ультраструктурні особливості клітинних органел папороті *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. у різні фази розвитку / М.М. Щербатюк, Л.М. Бабенко, О.В. Вашека, І.В. Косаківська. Біологічні студії. 2017. Том 11. № 2. С. 91–102.
- Veneragama C.K., Goto K. Chlorophyll a:b Ratio Increases Under Low-light in 'Shade-tolerant' *Euglena gracilis*. Tropical Agricultural Research. 2010. Vol. 22 (1). P. 12–25.
- Bojovic B., Stojanovic J. Chlorophyll and carotenoid content in wheat cultivars as a function of mineral nutrition. Archives of Biological Sciences. 2005. Vol. 57 (4). P. 283–290. doi:org/10.2298/ABS0504283B.
- Oxidative tailoring of carotenoids: a prospect towards novel functions in plants / F. Bouvier, J.C. Isner, O. Dogbo, B. Camara. Trends Plant Science. 2005. Vol. 10 (4). P. 187–194. doi:10.1016/j.tplants.2005.02.007.

17. Effects of nutrient supply on photosynthesis and pigmentation in *Ulva lactuca* (Chlorophyta): responses to shortterm stress / F.L. Figueroa, A. Israel, A. Neori, B. Martínez, E.J. Malta, A. Put, S. Inken, R. Marquardt, N. Korbee. *Aquatic Biology*. 2009. Vol. 7. P. 173–183. doi:10.3354/ab00187.
18. Fomishina R.N., Los' S.I. Adaptive variability of pigments in representatives of the genus *Nostoc* Vauch. (Cyanophyta) under different light conditions. *International Journal on Algae*. 2001. Vol. 3 (4). P. 69–76. doi: 10.1615/InterJAlgae.v3.i4.60.
19. Hreeb K.K. Effect of different water temperatures on growth of aquatic plants *Salvinia natans* and *Ceratophyllum demersum*. *Journal of Coastal Life Medicine*. 2017. Vol. 5 (1). P. 13–15. doi:org/10.12980/jclm.5.2017J6-213.
20. Estimation of Chlorophyll Content in Young and Adult Leaves of Some Selected Plants / P.N. Kamble, S.P. Giri, R.S. Mane, T. Anupreet. *Universal Journal of Environmental Research and Technology*. 2015. Vol. 5 (6). P. 306–310.
21. Kordyum E., Klimenko E. Chloroplast ultrastructure and chlorophyll performance in the leaves of heterophyllous *Nuphar lutea* (L.) Smith. *Plants. Aquatic Botany*. 2013. Vol. 110. P. 84–91. doi:10.1016/j.aquabot.2013.05.013.
22. Mineeva N.M. Plant Pigments as Indicators of Phytoplankton Biomass (Review). *International Journal on Algae*. 2011. Vol. 13 (4). P. 330–340. doi:10.1615/InterJAlgae.v13.i4.20.
23. Nezbrytskaya I.N., Kureyshevich A.V. Changes in the content of photosynthetic pigments in representatives of Chlorophyta and Cyanoprokaryota at a high temperature. *Hydrobiological Journal*. 2015. Vol. 51 (4). P. 46–56. doi:10.1615/HydrobJ.v51.i4.60.
24. Rajalakshmi K., Banu N. Extraction and estimation of chlorophyll from medicinal plants. *International Journal of Science and Research (IJSR)*. 2015. Vol. 4 (11). P. 209–212.
25. Predicting macroalgal pigments (chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a+b, carotenoids) in various environmental conditions using high-resolution hyperspectral spectroradiometers / E. Vahtmäe, J. Kotta, H. Orav-Kotta, I. Kotta, M. Pärnoja, T. Kutse. *International Journal of Remote Sensing*. 2017. Vol. 8. P. 1–23. doi:org/10.1080/01431161.2017.1399481.
26. Wettstein D.V., Gough S., Kannangara C.G. Chlorophyll biosynthesis. *Plant Cell*. 1995. Vol. 7 (7). P. 1039–1057. doi:10.1105/tpc.7.7.1039J.