

КОМП'ЮТЕРНІ ЗАСОБИ, МЕРЕЖІ ТА СИСТЕМИ

G. Antonova, O. Kovyrova,
V. Lavrentyev

RESEARCH OF CHLOROPHYLL FLUORESCENCE INDUCTION IN DEPENDENCE ON TEMPERATURE AND SENSOR LOCATION ON THE PLANT

In paper the researches of chlorophyll fluorescence induction in dependence on temperature and sensor location on the plant are given.

Key words: chlorophyll fluorescence induction, fluorometer.

Рассмотрены результаты исследований зависимости индукции флуоресценции хлорофилла от температуры и положения сенсора на растении.

Ключевые слова: индукция флуоресценции хлорофилла, флуориметр.

Розглянуті результати досліджень залежності індукції флуоресценції хлорофілу від температури та розташування сенсора на рослині.

Ключові слова: індукція флуоресценції хлорофілу, флуориметр.

© Г.В. Антонова, О.В. Ковирьова,
В.М. Лаврентьєв, 2015

УДК 578.01+681.7.08+535.3+681.335.2

Г.В. АНТОНОВА, О.В. КОВИРЬОВА,
В.М. ЛАВРЕНТЬЄВ

ДОСЛІДЖЕННЯ ЗАЛЕЖНОСТІ ІНДУКЦІЇ ФЛУОРЕСЦЕНЦІЇ ХЛОРОФІЛУ ВІД ТЕМПЕРАТУРИ ТА РОЗТАШУВАННЯ СЕНСОРА НА РОСЛИНІ

Вступ. В сучасних умовах антропогенного впливу на оточуюче середовище, велике значення має екологічний моніторинг. Багатьма дослідниками показано, що вимірювання флуоресценції хлорофілу є найбільш швидким та інформативним методом, який використовується в екологічному моніторингу [1]. Одним із методів отримання інформації про стан рослин є метод індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ). Він полягає у наступному: лист рослини опромінюють синім світлом, молекули хлорофілу збуджуються і починають випромінювати світло в червоній області спектра. Інтенсивність випромінювання залежить від стану рослини. Залежність інтенсивності випромінювання від часу називається кривою Каутського (кривою ІФХ), дана крива характеризує процес фотосинтезу. Основна ідея цього методу полягає у тому, що хлорофіл, який знаходиться у фотосинтетичних мембранах, є природним датчиком стану клітин рослин. При порушенні стану фотосинтетичних мембран під впливом зовнішнього фактору починаються зміни оптичних властивостей хлорофілу, які є джерелом інформації для експрес-діагностики стану клітин рослин [2, 3]. Хімічні фактори та кліматичні умови впливають на параметри кінетики та спектральні особливості флуоресценції, а також на її стаціонарний рівень. Тому аналіз параметрів флуоресценції хлорофілу – це потужний інструмент дослідження впливу різноманітних екологічних

факторів на рослини [4]. З метою розробки методики оцінки стану рослин в реальному часі в Інституті кібернетики імені В.М. Глушкова НАН України в лабораторних умовах було проведено три експерименти, описані далі.

Особливу увагу авторами приділено параметрам флуоресценції, таким як: фоновий рівень флуоресценції хлорофілу F_0 – інтенсивність флуоресценції хлорофілу при відкритих реакційних центрах (РЦ) фотосистеми II (ФС II); F_m – максимальна флуоресценція при закритих РЦ; F_v – варіабельна флуоресценція, її рівень є індикатором фотохімічних окислювально-відновних процесів, характеризує активність початкових стадій фотосинтезу, розраховується, як різниця між F_m та F_0 ; параметр F_v/F_m – ефективний засіб моніторингу стресових чинників на рослину, оскільки є чутливим до інгібування світлової фази фотосинтезу; R_{fd} – індекс життєздатності рослини, або, параметр спаду флуоресценції [5]; Area, площа над кривою ІФХ між F_0 та F_m , даний параметр пропорційний розміру пула акцепторів електронів Q_A на відновній стороні ФС II [6] і може бути використаний в якості маркера змін в формі кінетики ІФХ між F_0 і F_m , які можуть бути не очевидні з інших параметрів. Параметр розраховується за формулою:

$$\text{Area} = \int_{t_{F_0}}^{t_{F_m}} (F_m - F_t) dt, \quad (1)$$

де t_{F_0} , t_{F_m} – час вимірювання параметрів F_0 та F_m відповідно.

Експерименти проведено за допомогою портативного приладу «Флоратест» (спектральний діапазон вимірювання інтенсивності флуоресценції від 670 до 770 нм) [7, 8], який розроблено та підготовлено до серійного виробництва в Інституті кібернетики. Під час експериментів темнова адаптація становила – 4 хв., вимірювання проведено в режимі – 5 хв.

Визначення індукції флуоресценції хлорофілу в залежності від розташування листа на ярусі рослини. Мета експерименту – дослідження ІФХ багатоярусних рослин зі складною структурою листа. Об'єкт дослідження – кімнатна рослина Диффенбахія (лат. *Dieffenbachia*). Типова листовая пластина рослини має доволі великі розміри, в середньому 324x174 мм та строкате забарвлення (темно зелена поверхня з альбіно-секторами). Експеримент проводився *in vivo*.

На початку експерименту фіксували фізичні параметри рослини, а саме висоту стовбура, довжину та ширину листової пластини. Для проведення експерименту були вибрані листя нижнього та верхнього ярусів. Під час вимірів ІФХ реєстрували параметри оточуючого середовища (температура та вологість повітря та ґрунту). Кліпса з сенсором кріпилась у верхньому секторі листової пластини, таким чином, щоб не зачепити альбіно-сектори. Для вимірювання ІФХ рослини, було вибрано по три листи на нижньому та верхньому ярусах, і по чергово проводили вимірювання в лівому та правому верхніх секторах листової пластини. Експеримент проведено в два етапи. Перший етап проведено в квітні 2015 р., він і включав три дні вимірювань. Кожного дня експерименту проведено вимірювання 6 листів, по три листи на нижньому та на верхньому ярусах рослини.

В результаті, отримано 36 індукційних кривих, по 18 з кожного ярусу. Другий етап експерименту проведено протягом двох днів, у результаті отримано 24 індукційних кривих по 12 з кожного ярусу. Графічне зображення середніх значень індукційних кривих по нижньому та верхньому ярусах за 1-й та 2-й етапи показано на рис. 1, а та б відповідно. Графіки індукції флуоресценції хлорофілу практично не відрізняються.

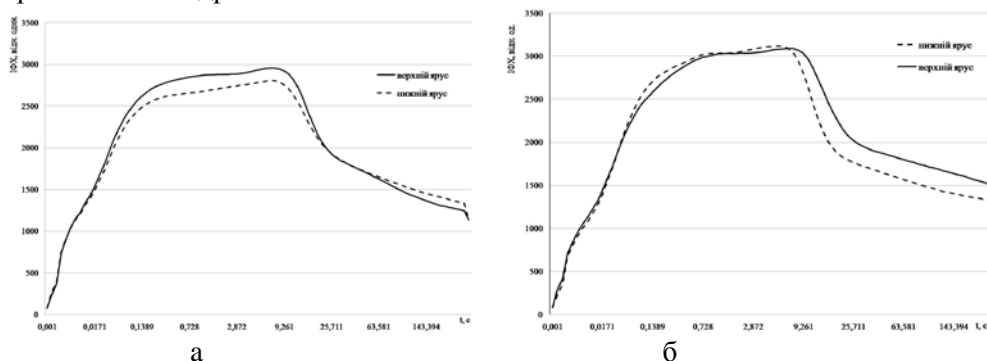


РИС. 1. Середні значення ІФХ першого та другого етапів експерименту

Для подальшого аналізу отриманих даних, розраховано параметри флуоресценції хлорофілу, а саме: F_v , F_v/F_m , та індекс життєздатності рослини R_{fd} [6]. Середні значення параметрів флуоресценції наведені у табл. 1. Статистична обробка даних виконана за допомогою параметра "стандартне відхилення по виборці", яке розраховане в середовищі MS Excel. Для порівняння параметрів, наведених у табл. 1, побудовано гістограми, показані на рис. 2, а, б з яких видно, що параметри флуоресценції обох ярусів мають майже однакові значення.

ТАБЛИЦЯ 1. Середні значення параметрів ІФХ

Параметри флуоресценції	F_0		F_m		F_{st}		F_v		F_v/F_m		R_{fd}	
	1 етап	2 етап	1 етап	2 етап	1 етап	2 етап	1 етап	2 етап	1 етап	2 етап	1 етап	2 етап
Нижній ярус	260,44±48	234,67±15	2857±50	2916±9	1303±211	1260±172	2611	2700	0,908	0,919	1,26	1,32
Верхній ярус	262,22±50	236,00±9	2873±217	2936±264	1320±84	1280±158	2596	2681	0,909	0,919	1,28	1,34

За параметрами флуоресценції можна охарактеризувати стан рослини. Величина F_0 залежить від кількості хлорофілу в клітинах, тому параметр можна використовувати для визначення концентрації хлорофілу. Як правило, величина F_0 в нормальних умовах має малі значення, що обумовлено активним використанням клітинами енергії поглиненого світла [2]. Під час експерименту параметр F_0 дорівнював 234–260 відн. одиниць. Підвищення та зниження температури оточуючого середовища відносно оптимальної для даного виду рослини, викликає зменшення значень F_v . Під час експерименту значення параметра F_v

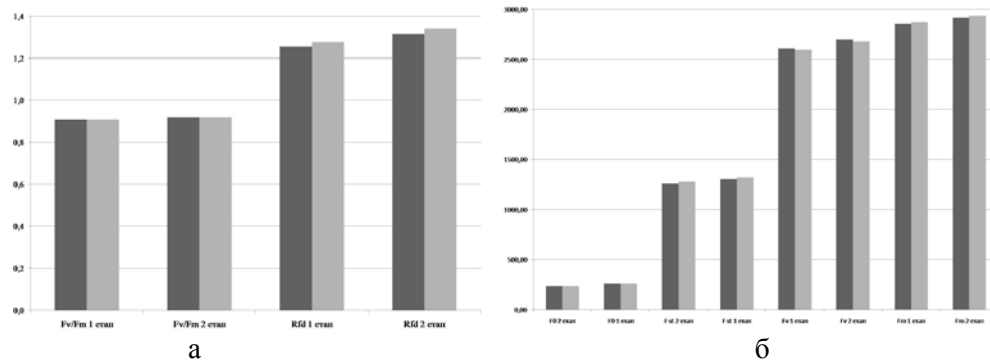


РИС. 2. Порівняння параметрів флуоресценції: а – F_v/F_m , R_{fd} ; б – F_0 , F_{st} , F_v , F_m (чорний стовпчик – нижній ярус, сірий – верхній ярус)

майже не змінювались, що говорить про сприятливі умови для рослини. Для характеристики фізіологічного стану рослини використано відношення F_v/F_m , яке відображає ефективність запасання енергії світла ФС II. Відповідно до [2] значення параметра F_v/F_m у здорового листа знаходиться у діапазоні 0,8–0,832. Середній розрахований параметр (F_v/F_m) досліджуваної рослини дорівнює 0,914. Величина R_{fd} , індекс спаду флуоресценції, більш чутлива до зовнішніх дій, ніж параметр F_v , відома як альтернативна кількісна характеристика фотосинтезу, розраховується за формулою $R_{fd} = (F_m - F_{st}) / F_{st}$. Максимальне значення R_{fd} свідчить про оптимальні умови освітленості та місцеположення. Із зменшенням освітленості, фіксується зменшення значень R_{fd} , що говорить про зниження потенціальної активності фотосинтетичного апарату рослин. Значення параметра R_{fd} для проведених експериментів дорівнює 1,26–1,28 відн. одиниць.

Результати аналізу проведеного експерименту вимірювання ІФХ рослини Диффенбахія (лат. *Dieffenbachia*) показали несуттєві відхилення значень ІФХ нижнього та верхнього ярусів. Грунтуючись на результатах експерименту, можна говорити про відсутність залежності ІФХ від розташування листа на ярусі рослини. Але, рекомендовано повторити експеримент у польових умовах з рослиною іншого виду, в умовах іншої освітленості, рівень якої може вплинути на результати вимірювань ІФХ.

Визначення індукції флуоресценції хлорофілу в залежності від місця розташування сенсора на листу рослини. Типовий лист рослини складається з листової пластини, черешка та прилистів (два останні елементи не є обов'язковими). В більшості випадків на листах існують жилочки, які являють собою провідні пучки, по яких лист отримує воду з мінеральними речовинами, та синтезовані органічні речовини виводяться до інших органів рослини, вони виконують опорну функцію для клітин листа. Virізняють чотири основні типи жилкування: паралельне, дугове, сітчасте, дихотомічне.

Під час проведення експериментів часто виникає питання, як необхідно розміщувати сенсор на листі, а саме чи враховувати структуру листа. Сенсор мож-

на розмістити декількома способами: опромінюючий сенсор знаходиться над поверхнею листа між жилками; сенсор знаходиться над поверхнею листа над жилкою. Останній варіант можна розбити на декілька варіантів, оскільки жилки відрізняються за товщиною: світлодіод розміщується над тонкими боковими жилками; світлодіод розміщується над товстою центральною жилкою. При великій площі листа останній варіант може не розглядатися, оскільки розміри сенсору (діаметр 5 мм) не дозволяють розмістити кліпсу над центральною жилкою.

Проведено дослідження з метою визначення різниці індукції флуоресценції хлорофілу в залежності від місця розташування сенсора портативного приладу "Флоратест" на листу рослини. Об'єктом дослідження обрано солодкий перець (лат. *Capsicum annuum*), вирощений у горщику в кімнатних умовах. При цьому розрізняли вимірювання на місці без жилки, на місці над тонкою жилкою, на місці над товстою центральною жилкою (ширина 1 мм). Всього отримано кривих у групі без жилки – 25 кривих ІФХ, над тонкою жилкою – 31, над товстою жилкою – 6.

Відповідно до [9] для аналізу отриманих даних значення індукції флуоресценції рекомендовано нормувати. Для аналізу отриманих даних використано параметри індукції флуоресценції F_0 , F_v , F_{st} , F_m , F_v/F_m та Area. Розрахунок параметрів виконано в середовищі Microsoft Excel, в табл. 2 наведені середні нормовані значення та значення стандартного відхилення.

ТАБЛИЦЯ 2. Середні значення параметрів ІФХ

Параметр флуоресценції	F_0	F_m	F_{st}	F_v	F_v/F_m	Area
Місце без жилки	0,125±0,007	1,593±0,101	0,577±0,088	1,468	0,921	16,852
Місце над тонкою жилкою	0,127±0,008	1,628±0,088	0,586±0,081	1,502	0,922	17,024
Місце над центральною жилкою	0,148±0,018	1,738±0,076	0,641±0,104	1,59	0,915	16,308

Для порівняння параметрів використано відносну величину порівняння – відношення абсолютних показників, які відносяться до різних об'єктів, але до одного і того ж часу, розраховується за формулою 2 [10]:

$$k_{\text{порівняння}} = \frac{k_1}{k_2} \cdot 100\% , \quad (2)$$

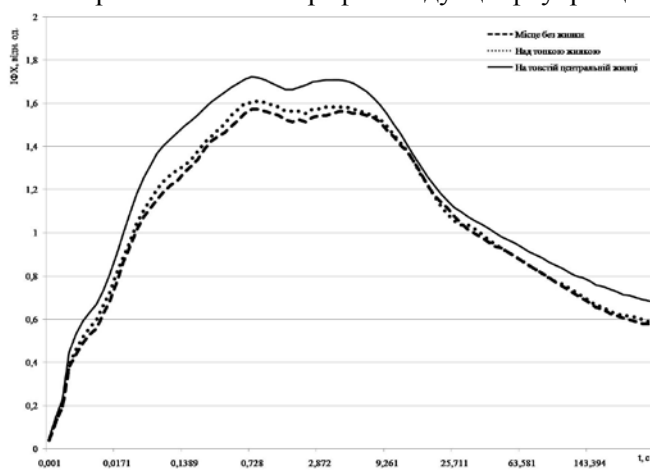
де k_1 – показник першого досліджуваного об'єкта, k_2 – показник другого досліджуваного об'єкта.

З табл. 3 видно, що значення коефіцієнтів порівняння для параметрів кривих ІФХ, отриманих на місці без жилки та місці над тонкою жилкою, у середньому рівне 101,43 %. Це означає, що параметри в середньому відрізняються на 1,43 % (максимальна різниця 2,3 %, мінімальна – 0,08 %). Водночас значення параметра F_0 , отримане на місці без жилки, відрізняється від значення, отриманого в місці над товстою жилкою, на 18,49 %, F_m – 9,12 %, F_v – 8,32 %, F_{st} – 11,22 %.

ТАБЛИЦЯ 3. Відносні величини порівняння параметрів ІФХ

Параметр флуоресценції	F_0	F_m	F_{st}	F_v	F_v/F_m	Area
Місце без жилки	101,31	102,22	101,63	102,3	100,08	101,03
Місце над тонкою жилкою	118,49	109,12	111,22	108,32	99,32	96,77

На рис. 3 показано графіки індукції флуоресценції хлорофілу.



На основі візуального аналізу кривих ІФХ, параметрів ІФХ F_0 , F_m , F_v , F_v/F_m , Area та коефіцієнтів порівняння для даних величин можна зробити висновок, що для рослини перець (лат. *Capsicum annuum*), який має сітчасте жилкування, різниці між вимірюваннями ІФХ, отриманими на місці без жилки та в місці над тонкою жилкою, не суттєва.

РИС. 3. Графік індукції флуоресценції хлорофілу

Водночас не рекомендовано проводити вимірювання ІФХ над товстими жилками. Для перевірки даних тверджень заплановано проведення повторних експериментів на рослинах з паралельним, дуговим, дихотомічним жилкуванням та на рослинах іншого виду, які мають сітчасте жилкування.

Залежність параметрів кривої ІФХ від дії низьких температур на прикладі аналізу її швидкої фази. Відомо, що так звана швидка фаза кривої ІФХ (ОЛР) значно залежить від змін, які проходять в апараті фотосинтезу. Було показано, що кінетика ОЛР змінюється, коли фотосинтезуючий апарат рослини знаходиться під дією різних умов навколишнього середовища: високих або низьких температур, яскравого світла або затемнення, надмірної кількості води або посухи, а також дії різноманітних хімічних речовин. В роботах [11, 12], для аналізу швидкої фази ОЛР запропонований ЛР-тест, відповідно до якого під час зростання кривої флуоресценції від мінімального до максимального значення вимірюється декілька основних параметрів, а далі, на їх основі обчислюється ще ряд параметрів, які характеризують енергетичні та хімічні складові процесів фотосинтезу.

З метою дослідження впливу низьких температур на стан рослин було проведено декілька експериментів з листям рослин фіалки (лат. *Viola*) та бузку (лат. *Syringa vulgaris*). Крім того, розглядалась можливість визначення параметрів

кривої ІФХ, зміни яких вказуватимуть на дію температури та можливість ефективного графічного відображення таких параметрів. Вимірювання проводились тільки для швидкої фази кривої ІФХ на протязі 10 с.

Згідно ОЛР-тесту крива флуоресценції вимірюється у заздалегідь визначених моментах часу: F_0 при $t = 20$ мкс (або 50 мкс), проміжній точці при $t = 300$ мс, F_I при $t = 2$ мс, F_1 при $t = 30$ мс. Крім того, в тесті передбачається вимірювання F_m , t_{Fm} – відрізок часу, після початку, за який індукція флуоресценції досягає максимального значення F_m , а також параметра Area.

Проведені вимірювання в наших експериментах не зовсім відповідають ЛР-тесту, оскільки прилад "Флоратест" проводить вимірювання кривої флуоресценції у моменти часу $t = 1,0$ мс, $t = 1,209$ мс, $t = 1,456$ мс, і далі за шкалою, близькою до логарифмічної.

Далі будуть розглядатись лише дані вимірювань, які більш суттєво вказують на зміну стану рослини, а також дані, які вказують на не прогнозовані зміни стану. На рис. 4 показані графіки швидкої фази кривих ІФХ листів бузку під дією охолодження. На рис. 4, а суцільною лінією наведені криві ІФХ до експерименту. Після охолодження при температурі -3°C протягом 15 хвилин стан листів майже не змінився – лінії пунктиром на рис. 4, а. Після вимірювань зразки охолоджувались при температурі -3°C протягом 30 хвилин, а потім протягом 75 хвилин. Результати вимірювань після другого охолодження наведені на рис. 4, б – пунктирні лінії, а після третього на рис. 4, в – суцільні лінії. З наведених графіків видно, що реакція на короткочасне охолодження для різних зразків може кардинально відрізнитися та у деяких зразках флуоресценція майже припиняється.

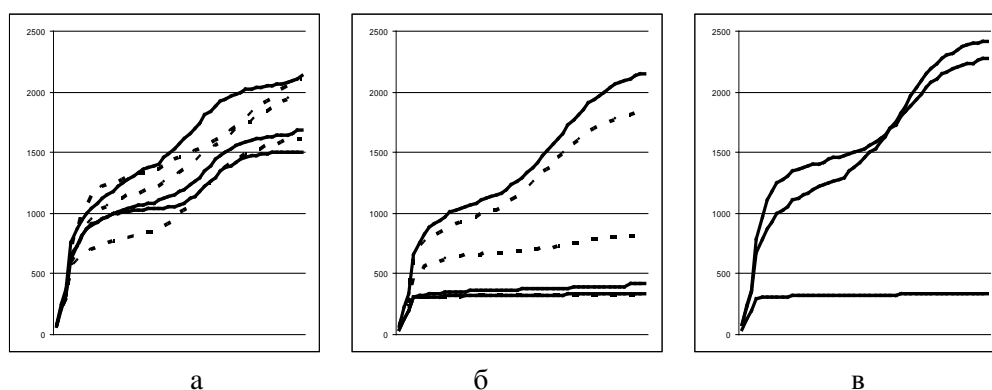


РИС. 4. Графіки швидкої фази кривих ІФХ листів бузку

Останні виміри були зроблені через 30 хвилин після охолодження в нормальних умовах. Отримані дані показані на рис. 4, в. З наведених графіків можливо зробити висновки, що деякі зразки майже не показали чутливості до охолодження, деякі відновилися на відміну від тих, у яких майже припинилась флуоресценція, що може вказувати на структурні зміни апарата фотосинтезу.

В іншому експерименті листи бузку охолоджувались при температурі -3°C протягом 75 хвилин. На рис. 5 показані графіки швидкої фази кривих ІФХ, виміряні до охолодження зразків (а), одразу після охолодження (б), через 30 хвилин після охолодження (в), а на рис. 6, а, б, в на пелюсткових діаграмах наведені параметри F_0 (на осі 1), F_m (2), F_v (3), F_v/F_m (4) та Area (5) кривих ІФХ на відповідних рис. 5 а, б, в.

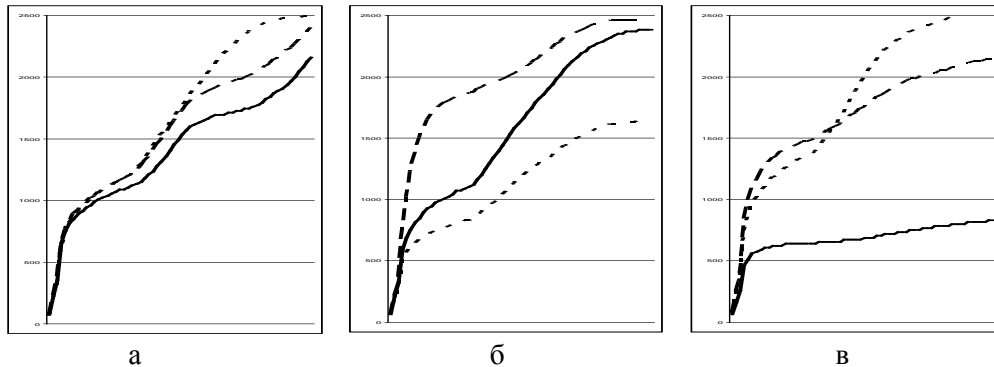


РИС. 5. Графіки швидкої фази кривих ІФХ листів бузку: а – виміряні до охолодження, б – одразу після охолодження, в – за 30 хвилин після охолодження

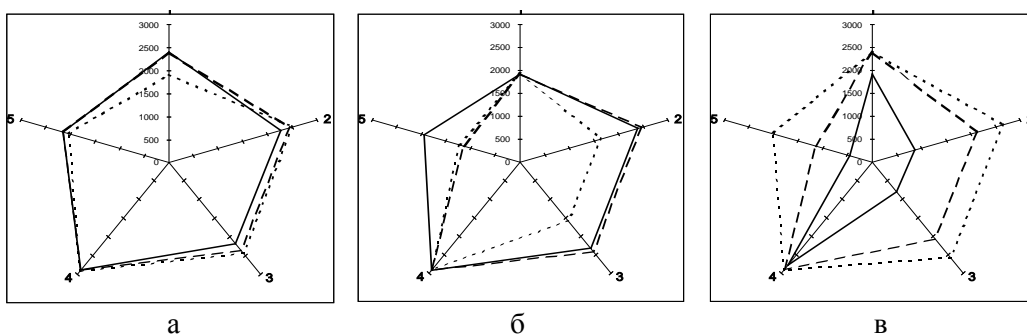


РИС. 6. Параметри F_0 (на осі 1), F_m (2), F_v (3), F_v/F_m (4) та Area (5) кривих ІФХ

Порівняння кривих на рис. 5, а, б та рис. 6, а, б показують, що перший зразок (пунктирна лінія) найбільш відчутно відреагував на охолодження, але через 30 хвилин повністю відновився (рис. 5, в та рис. 6, в). Другий зразок (штрихова лінія) відреагував тільки суттєвим зменшенням параметра Area, до того ж, якщо інші параметри через 30 хвилин майже відновилися, то параметр Area залишився на тому ж рівні. Найбільш несподівана реакція третього зразка, у якого після охолодження майже не змінилися параметри (змінилася тільки форма кривої), а за 30 хвилин всі параметри крім відношення F_v/F_m значно зменшилися, причому F_m зменшилась майже в 3 рази.

Інверсна крива індукції флуоресценції. Швидка фаза кривої ІФХ (ОЛР) крім точки початку O та точки максимальної флуоресценції P має дві проміжні точки – J при $t = 2$ мс та I при $t = 30$ мс. Якщо перші дві визначаються формою самої кривої, то дві інші вибрані на основі теоретичних і експериментальних досліджень.

Вважається, що точки J та I – особливі точки кривої, а саме точки екстремумів. Але практика показує, що криві ІФХ можуть дуже відрізнятися одна від одної навіть при нормальних умовах, не кажучи про екстремальні, для яких знайти особливі точки на кривій іноді неможливо.

Наступний аналіз значною мірою спирається на роботи [11–14], які містять у собі всебічний і ґрунтовний аналіз швидкої фази кривої ІФХ. Швидка флуоресценція хлорофілу включає в себе перехід від рівня F_0 (всі реакційні центри ФСІІ “відкриті”) до максимального значення F_m (всі реакційні центри ФСІІ “закриті”). За різницею між рівнями флуоресценції F_0 та F_m роблять оцінку потенційної ефективності фотохімії ФСІІ в адаптованому до темряви стані. В роботі [15] дається наступне пояснення процесів швидкої фази кривої ІФХ. Зростання флуоресценції від F_0 до F_1 визначається відновленням Q_A в комплексах ФСІІ, які не здатні виконати транспорт електронів між Q_A и Q_B , так званих Q_B -невідновлюючих ФСІІ. Ці комплекси не пов’язані функціонально з пулом носіїв електронів, тому фотоіндуційоване окислення Q_A в них проходить скоріше ніж в Q_B -відновлюючих комплексах ФСІІ. Частина індукційної кривої F_0 – F_1 має вигляд експоненти.

Подальше зростання флуоресценції від F_1 до F_m пояснюється відновленням компонентів електрон-транспортного ланцюга. В результаті відсутності відтоку електронів до пулу переносників відбувається окислення Q_A в Q_B -відновлюючих комплексах ФСІІ, яке супроводжується зростанням квантового виходу флуоресценції цих комплексів. Коли Q_A всіх комплексів ФСІІ будуть відновлені, флуоресценція досягне максимального рівня F_m .

За проміжок часу від F_0 до F_J , (приблизно 2 мс) транспорт електронів між Q_A і Q_B проходить всього один раз при яскравому світлі [13, 14]. Якщо зразок оброблений DCMU (3- (3', 4'- дихлорфеніл) – 1,1- диметилсечовина), коли переніс електронів від Q_A до Q_B блокується, то Q_A зменшується тільки один раз за проміжок часу від F_0 до F_m . При цьому швидка фаза кривої ІФХ має вигляд експоненти.

З цього можливо зробити наступне припущення. Якщо за першими двома точками кривої ІФХ, починаючи з F_0 , та точці F_m побудувати експоненту, це буде крива ІФХ при заблокованому переносі електронів від Q_A до Q_B , а різниця між експонентою та дійсною кривою ІФХ відображає процес гасіння флуоресценції.

На рис. 7, а показані швидкі фази декількох кривих ІФХ, для яких були побудовані експоненти, як показано вище. А на рис. 7, б показані різниці криві між експонентами та дійсними кривими Ft , на відміну від яких названі інверсними кривими Rt індукції флуоресценції.

Відмінною особливістю інверсних кривих є те, що вони завжди мають максимум, який відображає максимальну точку процесу гасіння флуоресценції, що

можливо відображає процеси фотосинтезу. Крім того, як видно з графіків інверсних кривих, відрізняються одна від одної тільки дві криві, на відміну від дійсних кривих ІФХ на рис. 7, а, цю різницю побачити важко.

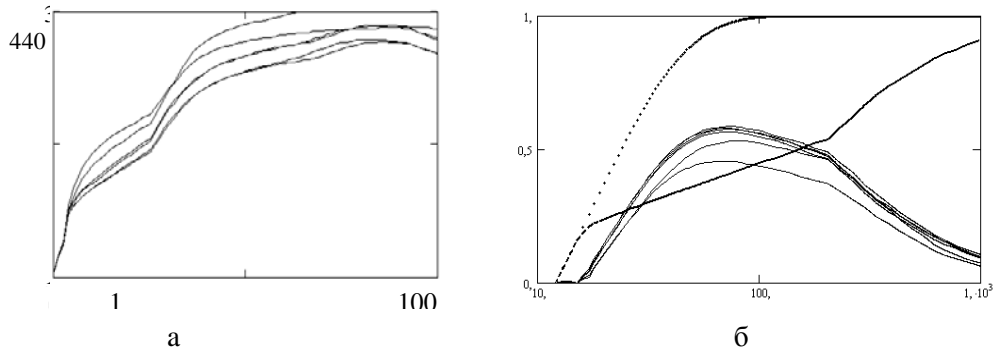


РИС. 7. Швидка фаза декількох кривих ІФХ (а), а, б – інверсні криві Rt індукції флуоресценції для кривих ІФХ

На рис. 8 для порівняння показані основні параметри F_0 , F_m та F_v кривих ІФХ (шість кривих на рис. 8) з максимумами F_{max2} інверсних кривих, та коефіцієнти $K1 = F_v/F_m$, $K2 = F_{max2}/F_v$ та $K3 = F_{max2}/F_m$. Слід відзначити, що тільки параметри, пов'язані з максимумами F_{max2} інверсних кривих, відрізняли 5 криву серед інших. Це може говорити про те, що інверсна крива може бути ще одним інформативним параметром для аналізу флуоресценції хлорофілу.

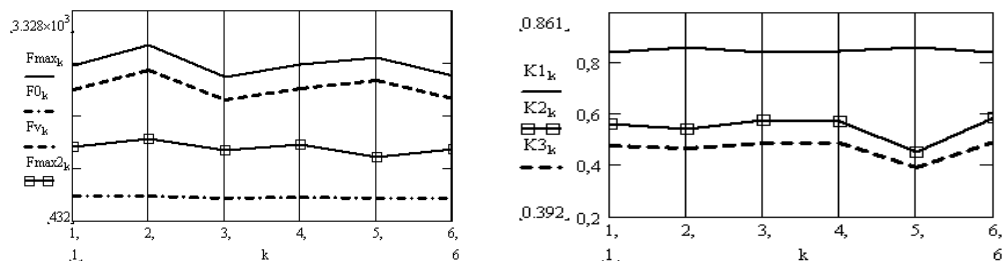


РИС. 8. Параметри кривих ІФХ та інверсних кривих

Висновки.

1. Експериментально доведено, що параметри кінетики флуоресценції хлорофілу мають велику інформативність для оцінки стану первинних процесів фотосинтезу рослин у реальному часі.

2. Виявлені та проаналізовані залежності ІФХ рослин від зміни температури та розміщення оптичного сенсора на листі рослини.

3. Вперше запропоновано використовувати інверсні криві, як додатковий інформативний параметр, для оцінки і аналізу флуоресценції хлорофілу в рослині.

4. Результати експерименту покладені в основу методичного забезпечення бездротової сенсорної мережі, яка створюється при підтримці проекту УНТЦ № 6064.

1. Волгушева А.А., Яковлева О.В., Колюхов И.В. и др. Изучение параметров флуоресценции хлорофилла а хлоропластов коры деревьев тополя, растущих в разных районах города Улан-Батор // МКО. – 2009. – Т. 2. – С. 180–197.
2. Рубин А.Б. Биофизические методы в экологическом мониторинге // Соросовский образовательный журнал. – 2000. – № 4. – С. 7–13.
3. Тихонов А.Н. Трансформация энергии в хлоропластах – энергообразующих органеллах растительной клетки // Там же. – 1996. – № 4. – С. 24 – 32.
4. Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Сойер В.Г. и др. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применение метода // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 4-1. – С. 112–120.
5. Kalaji M.H., Guo P Chlorophyll fluorescence: A useful tool in barley plant breeding programs // In: Photochemistry Research Progress (Eds. A. Sanchez, S. J. Gutierrez). Nova Publishers, NY, USA. – 2008. – P. 439–463.
6. Орехов Д.И., Клабин Т.А. Флуоресцентный анализ, как инструмент оценки физиологического состояния деревьев в различных условиях загрязнения в г. Москва // Вестник РУДН, серия Экология. – 2013. – № 5. – С. 5–18.
7. <http://www.dasd.com.ua/>
8. Palagin O., Romanov V., Kovyrova O., et al. Computer devices and mobile information technology for precision farming // Proceeding of the 7th IEEE International conference on "Intelligent Data Acquisition and Advanced Computing Systems: Technology and Applications", IDAACS'2013. – Berlin, Germany, 2013, September 12–14. – P. 47–51.
9. Ковирьова О.В. Методи обробки вимірів кривих індукції флуоресценції хлорофілу // Комп'ютерні засоби, мережі та системи. – 2014. – № 13. – С. 117–124.
10. Белокопытов А.В. Курс лекций по дисциплине «Основы статистики». – Смоленск, НОУ ВПО СИБП, 2007. – 108 с.
11. Strasser R.J., Srivastava A. & Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples, in: M. Yunus, U. Pathre, P. Mohanty (Eds.), Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation, Taylor and Francis, London, UK. – 2000). – P. 443–480.
12. Strasser R.J., Tsimilli-Michael M. & Srivastava A. Analysis of the chlorophyll fluorescence transient, in: G.C. Papageorgiou, Govindjee (Eds.), Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis, Advances in Photosynthesis and Respiration, vol. 19, Springer, Dordrecht, The Netherlands. – 2004. – P. 321–362.
13. Stirbet A. & Govindjee. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient, J Photochem Photobiol B Biol. – 2011.
14. Toth S.Z. Analysis and Application of the Fast Chl a Fluorescence (OJIP) Transient Complemented with Simultaneous 820 nm Transmission Measurements. THÈSE. UNIVERSITÉ DE GENÈVE FACULTÉ DES SCIENCES Département de botanique et biologie végétale. Geneve. – 2006.
15. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. – Киев: Альтерпрес, 2002. – 191 с.

Одержано 05.10.2015