

Т. Є. Христова, О. Є. Пюрко

*Київський національний університет ім. Т. Шевченка,
Мелітопольський державний педагогічний університет ім. Б. Хмельницького*

ІСТОРИЧНИЙ АСПЕКТ БІОХІМІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ ФОТОСИНТЕЗУ І ЙОГО РОЛЬ В ЕКОЛОГІЇ РОСЛИН ТА ФІТОІНДИКАЦІЇ

Проаналізовано еволюцію формування поглядів на біохімічне різноманіття фотосинтезу у межах екологічної фізіології рослин. Узагальнено матеріал з темної стадії фотосинтезу в історичному аспекті, визначена її роль в екології рослин та фітоіндикації. Охарактеризовано генезис досліджень біохімії вуглецевого живлення рослин в світі та Україні. Підкреслено вагомий внесок вітчизняних вчених (О. М. Волкова, Є. П. Вотчала, К. А. Пурієвича, В. М. Любименко, А. С. Оканенко та інших) у розробку окремих аспектів даної проблеми. Встановлено значення їх робіт у з'ясуванні механізмів еколого-адаптаційного синдрому рослин.

T. E. Khrystova, O. E. Pyurko

*Taras Shevchenko Kiev National University,
Melitopol State Pedagogical University named Bogdan Khmelnytsky*

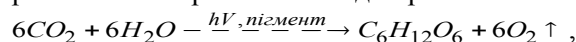
HISTORICAL ASPECT OF BIOCHEMISTRY DIVERSITY OF PHOTOSYNTHESIS AND IT'S ROLE AT PLANT ECOLOGY AND PHYTOINDICATION

It is analyzed the evolution of views formation on photosynthesis biochemistry diversity in boundaries of ecology plant physiology. It is generalized the material from dark stage of photosynthesis in historical aspect, it is defined its role in plant ecology and phytoindication. It is characterized the researches genesis of plants carbonaceous nutrition biochemistry in the world and in Ukraine. It is underscored the ponderable contribution of Ukrainian scientists (O. M. Volkov, E. P. Votchal, K. A. Purievich, V. M. Lubimenko, A. S. Okanenko and ect.) to elaboration of individual aspects of given problem. It is established the meaning of its works to the mechanisms ascertaining of plants ecologic-adaptive syndrome.

Вступ

Значення фотосинтезу в біосферних процесах Землі надзвичайно велике і різноманітне, а його природа настільки унікальна, що проблема фотосинтезу вважається однією з найважливіших не лише науки, а й практики [6; 20]. Зараз відомо, що фотосинтез є складним фізіолого-біохімічним процесом, включає світлову і темнову стадії, кожна з яких в свою чергу має кілька фаз, дослідження функціонування яких продовжується [10; 23].

Особливої уваги заслуговує темнова (біохімічна) стадія фотосинтезу завдяки біосинтезу органічних речовин із неорганічних згідно рівняння:



яке у загальному вигляді сформульоване ще в 1840 р. французьким фітофізіологом Ж. Б. Буссенго [1]. Не зважаючи на простоту цього рівняння, особливості біохімії фотосинтезу продовжують посилено вивчатися і сьогодні в зв'язку з екологічною адаптацією, фітоіндикацією, фітопродуктивністю рослинних організмів, агро- та фітоценозів за умов підвищеного антропогенного тиску на природу [11; 12].

Мета роботи – узагальнити матеріал з біохімії темної стадії фотосинтезу в історичному аспекті, визначити її роль в екології рослин та фітоіндикації, показати внесок вітчизняних вчених у розробку цих питань.

Генезис дослідження фотосинтезу рослин у світлі

Зараз в залежності від анатомо-морфологічних особливостей, локалізації місць і механізмів карбоксилювання та декарбоксилювання, специфічності складу ферментативних комплексів, складу первинних, проміжних та кінцевих продуктів асиміляції розрізняють такі шляхи фотосинтезу (рис.), яким характерний різний час та умови еволюційного формування, але які дозволяють рослинам зайняти певні ніші на земній кулі. Загальним для всіх типів фотосинтезу є функціонування універсального циклу біосинтезу органічних речовин – циклу Кальвіна, проміжними продуктами якого є відновлюючі цукри, а всі інші функціональні ланцюги розглядаються як допоміжні, дуже важливі компоненти для забезпечення відносної переваги певним видам рослин за стресових та летальних умов. Але формування таких уявлень, має досить тривалу, з певними протиріччями історію.

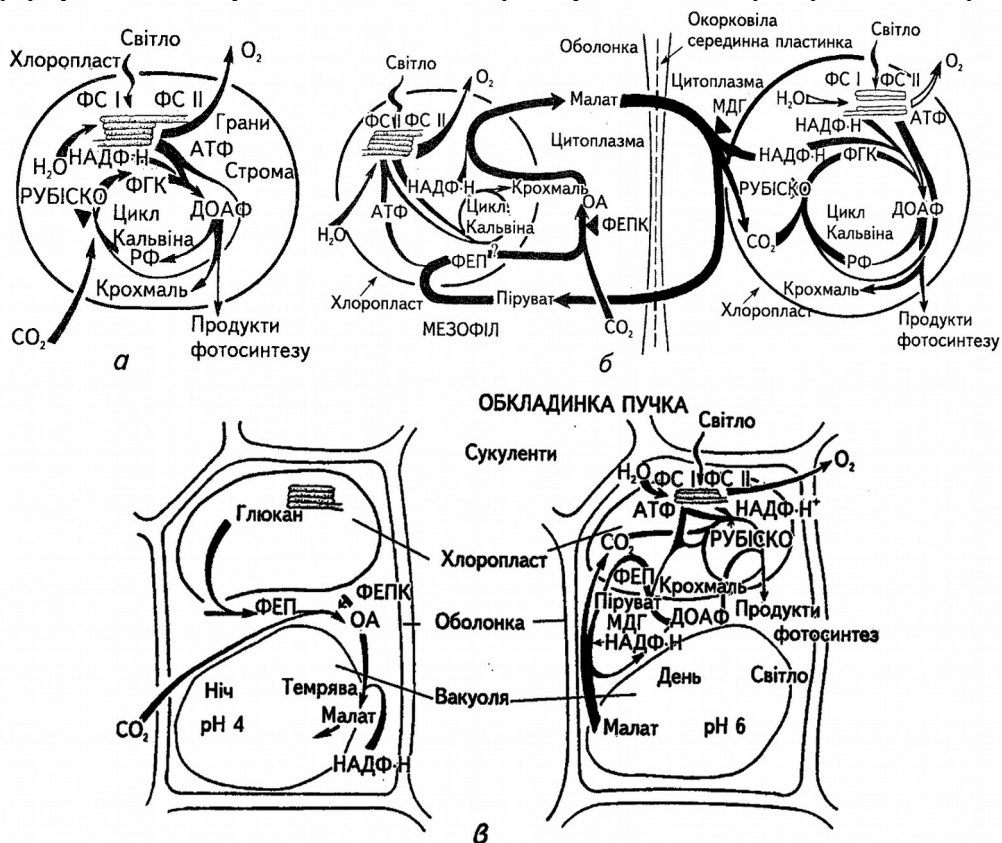


Рис. Шляхи відновлення CO₂ рослинами з C₃ (а), C₄ (б) та САМ (в) типами фотосинтезу [20].

Відкриттю вуглецевого живлення рослин передували геніальні здогадки вчених про значення різних факторів у життєдіяльності рослин: світла (М. Мальпігі, С. Гейте); процесу перетворення сонячної енергії і органічної речовини (Н. Ньютон); повітря, як джерела вуглецевого живлення (М. В. Ломоносов). Останній писав: «...преизобильное растение тучных деревьев, которые на бесплодном песку корень свой утвердили, ясно изъясляет, что жирными листьями жирный тук в себя из воздуха впивают: ибо из бессточного песку столько смоляной материи в себя получить им невозможно» [15]. Але панування теорії водного живлення рослин,

сформульованої на початку XVII ст. Я. Б. Ван-Гельмонтом надовго затримало дослідження в цьому напрямку.

Датою відкриття фотосинтезу вважається 1771 р., коли Д. Пристлі, використовуючи скляний ковпак, гілку м'яти та мишу довів, що рослина може «виправляти» зіпсоване твариною повітря, але пояснень з цього приводу не дав. У 1779 р. голландський вчений Я. Інгенхауз за результатами власних досліджень констатував, що здатністю «виправляти» зіпсоване повітря рослини володіють тільки на світлі. У темряві вони теж погіршують склад повітря. Він вперше встановив наявність у рослин двох протилежно спрямованих, але взаємопов'язаних процесів, перший з яких пізніше отримав назву «фотосинтез» (процес вуглецевого живлення), а другий – «дихання» (забезпечує енергією рослини у темряві).

У 1804 р. Н. Сосюр переконливо довів, що синтез органічних речовин зеленими рослинами в процесі фотосинтезу здійснюється за рахунок вуглекислого газу і води. Тривалий час (понад 100 років) загальноприйнятою була гіпотеза Байера, в основі якої лежало уявлення про фоторозклад CO_2 з утворенням CO , а потім – формальдегіду, здатного до конденсації з утворенням цукрів. Роботи К. Б. Ван-Ніля, а пізніше С. Рубена, А. П. Виноградова і Р. В. Тейс [2; 34] дозволили відкинути хибний погляд на фоторозклад вуглекислоти і послужили основою формування більш вірогідного – відновлення вуглекислого газу.

Хімізм фіксації CO_2 вдалося розшифрувати лише після застосування метода радіоактивних індикаторів. Перші дослідження були проведені С. Рубеном у 1939-1943 рр. із застосуванням радіоактивного ізотопу вуглецю ^{14}C з періодом напіврозпаду 20 хв. Не зважаючи на цей недолік (досліди не давали уявлення про хімічну природу речовин, які брали участь у засвоєнні CO_2), автору вдалося висунути декілька нових положень: засвоєння CO_2 починається з реакції карбоксилювання альдегідної групи невідомої речовини – RH ; у рослин функціонує складний цикл регенерації акцептора CO_2 ; при засвоєнні CO_2 важливу роль відіграють процеси фосфорилування [24].

Остаточо всі ці питання були розв'язані М. Кальвіном із співробітниками Каліфорнійського університету при застосуванні радіоактивного ізотопу вуглецю ^{14}C з періодом напіврозпаду 5720 років [26]. Тривалий «період життя» ізотопу вуглецю дозволив дослідити послідовність біохімічних перетворень продуктів фіксації CO_2 – шлях вуглецю у фотосинтезі. Відмітимо, що цикл Кальвіна (відновлювальний пентозофосфатний цикл) включає три фази (карбоксилювання, відновлення, регенерація), 13 реакцій, які можна представити у загальному вигляді:

$$6\text{CO}_2 + 18\text{ATP} + 12\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2 \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 18\text{ATP} + 18\text{P}_i + 12\text{НАДФ}^+ + 6\text{H}_2\text{O}$$

Завдяки утворенню проміжних 3 С-вуглецевих сполук цей шлях отримав назву C_3 -фотосинтезу, а рослини характеризуються специфічними анатомо-морфологічними та фізіолого-біохімічними особливостями. За рівнянням на відновлення 1 молекули CO_2 до рівня вуглеводів у циклі Кальвіна витрачається 3 молекули АТФ і 2 молекули $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$, синтезовані у світловій стадії фотосинтезу.

У другій половині XX ст. з'явилися роботи [9; 17; 29] стосовно первинної асиміляції CO_2 рослинами, в яких відмічалось накопичення ^{14}C у карбоксильних групах щавелево-оцтової, яблучної та аспарагінової кислот. Цей шлях асиміляції CO_2 отримав назву C_4 -типу фотосинтезу, з притаманними рослинам структурними та функціональними особливостями. Методом деградації C_4 -кислот встановили, що функцію первинного акцептора у них виконує 2-фосфоенолпіровіноградна кислота, яка за участю карбоксилюючого ферменту (ФЕП-карбоксилази) приєднує CO_2 з

утворенням щавелево-оцтової кислоти. Остання в результаті відновлення утворює яблучну кислоту, або після амінування – аспартат, на основі чого Даунтон у 1970 р. запропонував розділити їх на малатні та аспартатні форми [27]. Ці реакції відбуваються в клітинах мезофілу і утворені C_4 -проміжні продукти в подальшому транспортуються в клітини обкладинки, де декарбоксилуються, дегідруються, дезамінуються, забезпечуючи субстратами цикл Кальвіна (вторинне карбоксилування), а 3-вуглецеві сполуки (ПВК, 3 ФГК та аланін) повертаються у клітини мезофілу для участі після ряду перетворень у первинному карбоксилування. За способом карбоксилування в клітинах обкладинки ці рослини поділяються на 3 типи [25; 28]:

1. НАДФ-«малік»-ензимний тип, при наявності в клітинах обкладинки НАДФ-МЕ, котрий декарбоксилує яблучну кислоту з утворенням CO_2 і НАДФ- H_2 – субстратів циклу Кальвіна.

2. ФЕПК-кіназний тип, при якому CO_2 після декарбоксилування у вторинне карбоксилування включається за допомогою ФЕПК-кінази.

3. НАД-«малік»-ензимний тип, при якому декарбоксилування здійснюється НАД-МЕ у мітохондріях з подальшим включенням CO_2 у циклі Кальвіна.

У 60-70-х рр. ХХ ст. з'явилися публікації по кислотному метаболізму товстянкових (КМТ-тип фотосинтезу) у зв'язку з його схожістю з C_4 -фотосинтезом [30-33]: Для рослин з КМТ-типом фотосинтезу характерні такі особливості: їхні породи відкриті вночі і закриті вдень; фіксація атмосферного CO_2 відбувається вночі із значним накопиченням вільної яблучної кислоти; остання запасується у вакуолях; вдень яблучна кислота декарбоксилується і CO_2 за рахунок енергії світла перетворюється у сахарозу та запасний глюкан (крохмаль) у реакціях C_3 -типу фотосинтезу; у наступний темновий період частина запасного глюкана розпадається з утворенням ФЕП – молекул-акцепторів для темної фіксації CO_2 . Рослинам з цим типом фотосинтезу характерна добова циклічність: вночі вміст запасного глюкана знижується, а вміст яблучної кислоти підвищується; вдень відбуваються протилежні зміни. У них первинне і вторинне карбоксилування розділені не тільки просторово (як при C_4 -типі фотосинтезу), а і в часі (первинне – вночі, вторинне – вдень).

Враховуючи, що фотосинтез є основним процесом первинного біосинтезу органічних речовин, кількість та якість яких забезпечують процвітання виду, появу альтернативних видів асиміляції CO_2 слід розглядати як біохімічну необхідність адаптивного пристосування до певних екологічних умов [18]. Основні властивості рослин з різними типами фіксації CO_2 узагальнено в таблиці.

У зв'язку з тим, що екологія рослин – це наука про взаємозв'язки рослинних організмів та їхніх угруповань з навколишнім середовищем [19], а фотосинтез є одним з основних процесів життєдіяльності рослин, тому аналіз змісту таблиці дозволяє зразу визначити як конкретні регіони, так і пору року, найбільш сприятливу або несприятливу, для рослин з різними типами фотосинтезу. Так, рослинам з C_3 типом фотосинтезу в більшій мірі сприяють умови заходу та півночі України, C_4 – центральних та східних регіонів і навесні – півдня України, КМТ – екстремальні умови півдня та спекотні літні періоди кожного з регіонів.

На основі знань типу фотосинтезу та характерних багаторічних значень умов середовища ($h\nu$, t °C, вологість і т.д.) можна заздалегідь не тільки рекомендувати висів певних культур в агрофітоценозах, але і передбачити з великою вірогідністю величину та якість врожаю, тобто органічно пов'язати природнокліматичні умови безпосередньо з життєдіяльністю рослинного організму [13; 14].

Характерні ознаки рослин з різними типами фіксації CO₂

Ознака	C ₃ -рослини	C ₄ -рослини	КМТ рослини
Анатомія листків	Стовпчаста, губчаста паренхіма, низька концентрація органел у губчастих клітинах	Наявність „кранц”-анатомії з великою кількістю органел у клітинах обкладинки	Значні видозміни, добре виражений мезофіл, великі вакуолі в запасуючій тканині
Хлоропласти	Гранальні	У мезофілі – гранальні; у обкладинці – гранальні і агранальні	Гранальні
Хлорофіли, «а»/«в»	2,8 ± 0,4	3,9 ± 0,6	2,6 ± 0,5
Мінімальні витрати (теоретичні) на відновлення CO ₂ (CO ₂ :АТФ:НАДФ·Н ₂)	1 : 3 : 2	1 : 5 : 2	1 : 6 : 2
Карбоксилюючі ферменти	РБФК	ФЕПК+РБФК	ФЕПК- вночі, РБФК- вдень
Максимальна інтенсивність фотосинтезу, мг CO ₂ /дм ² ·год	15 - 55	70 - 120	Звичайно: 1-5 Іноді: 11-15
Величина дифузійних опорів для CO ₂ , с/см	r _s – 0,5-3 r _{ms} – 1-10	r _s – 3-7 r _{ms} – 0,2-1,5	r _s – 7-11 r _{ms} – 0,1-1,5
Первинні продукти асиміляції CO ₂	C ₃ -кислоти (3 ФГК)	C ₄ -кислоти (щавелево-оцтова, яблучна, аспарагінова)	3ФГК – на світлі; яблучна – у темряві
Фотодихання	Є	Немає	Немає
Світлове насичення фотосинтезу, кал/см ² ·хв	0,40-0,45	Не досягається, навіть при освітленні, 1-1,2	В межах освітлення, 0,85-1,1
Вуглекислотний компенсаційний пункт	30-70	0-10	У темряві 0-200, на світлі 0-5
Коефіцієнт транспірації	450-950	250-350	50-55
Накопичення сухої речовини, т/га·рік	30-35	60-80	5-10
Температурний оптимум ростових процесів, °C	20-25	35-48	40-50
Еволюція вуглецевого метаболізму	C ₃	C ₃ → C ₄	C ₃ → КМТ

Роботи вчених України з біохімічного різноманіття фотосинтезу

Серед робіт українських вчених, які займалися проблемами фотосинтезу вищих рослин є оригінальні дослідження. О. М. Волков [3] критично проаналізував існуючі в літературі відомості про вплив світла на хід фотосинтезу і дійшов висновку, що виділення кисню зеленою рослиною у білому світлі, червоній та синій ділянках спектру співвідносяться як 100 : 0,01 : 95, що вказує на залежність поглинання CO₂ від спектрального складу світла. Він першим показав, що при досягненні певного мінімуму освітлення, при якому починається фотосинтез, у межах порівняно слабкого освітлення, інтенсивність асиміляції прямо пропорційна освітленості, а при подальшому зростанні останньої - виходить на плато, висота якого розрізняється у рослин різних систематичних та екологічних груп.

Подальше з'ясування різних аспектів фотосинтезу важливіших сільськогосподарських культур було проведене академіком Є. П. Вотчалом у вигляді комплексних досліджень асиміляційних та обмінних процесів у цукрових буряків [4]. Вперше фотосинтез і газообмін досліджувались паралельно з врахуванням водного балансу, транспірації, температури листків, вмісту та якісного складу пігментів з одночасною реєстрацією динаміки геофізичних факторів. Вчений встановив, що основною причиною депресії асиміляції CO_2 є порушення водного балансу внаслідок розриву між випаровуванням води і подачею її корінням у спекотні години доби. В ці ж години починається й розлад теплового балансу, який проявляється у перегріванні листків. Ці явища викликають порушення загального метаболізму, яке характеризується припиненням асиміляції на фоні підсилення дихання, навіть, до виділення листками CO_2 на світлі [5].

Вагомий внесок у розвиток екології фотосинтезу зробив К. А. Пурієвич, який показав, що частина сонячних променів, яка поглинається зеленими листками, частково витрачається на розклад CO_2 (за сучасних уявлень CO_2 не розкладається, а після попереднього зв'язування рибулозо-1,5-дифосфатом відновлюється до рівня вуглеводів), а частково - на транспірацію. Використовуючи калориметричний метод, він встановив, що: в процесі фотосинтезу використовується не більше 2,5% променистої енергії, яка падає на зелений листок; для фотосинтезу можливе застосування закону збереження маси та енергії; в процесі фотосинтезу, залежно від умов, крім вуглеводів можуть синтезуватися білки та жири [22].

Продуктивно розробляв екофізіологічні аспекти фотосинтезу В. М. Любименко. Він з'ясував природу світлолюбності та тіньовитривалості рослин, поглиблено вивчав залежність процесу фотосинтезу від вмісту хлорофілу в рослині і динаміки зовнішніх умов. Вперше показав, що завдяки структурним та функціональним особливостям (кількісний вміст та співвідношення хлорофілів у пластидах) у різних рослин неоднаковий світловий поріг [16]. В. М. Любименко належить пріоритет у визначенні географічного походження та розподілі рослин на групи короткого та тривалого дня.

Значним поштовхом у розвитку екофізіології фотосинтезу було відкриття лабораторії фотосинтезу в Інституті фізіології рослин АН УРСР, яка в 1959 р. була реорганізована у відділ фізіології і екології фотосинтезу на чолі з д.б.н., професором А. С. Оканенко. Тематика цього відділу включала вивчення фотосинтезу в залежності від динаміки різноманітних факторів середовища і, в зв'язку з цим, особливостей формування біологічного та господарського врожаю основних сільськогосподарських рослин. Тому не випадково в цьому відділі підготовлено та захищено цілу низку дисертацій, з яких найоригінальнішими є: кандидатська дисертація В. Д. Мануїльського «Фотосинтез сахарной свеклы, выращенной в различных условиях влажности, как функция внешних и внутренних факторов» (1970 р.); докторська дисертація Б. І. Гуляєва «Количественные основы взаимосвязи фотосинтеза, роста и продуктивности растений» (1983 р.) та інші.

Час організації відділу фізіології і екології фотосинтезу співпав з прийняттям Міжнародної біологічної програми, головним завданням якої було дослідження фотосинтезу і фотосинтетичної продуктивності природних фітоценозів та агроценозів. В той час у багатьох країнах світу (Голландії, Японії, Англії, Канаді, Австралії тощо) відбувався бурхливий розвиток досліджень агрофітоценозів як фотосинтезуючих оптико-біологічних систем [21], ефективності засвоєння ними сонячної фотосинтетично активної радіації (ФАР), робіт по пошуку шляхів

підвищення фотосинтетичної продуктивності та реалізації потенціалу продуктивності важливих сільськогосподарських культур [8].

У той період дослідження з фізіології фотосинтезу в Україні здійснювалися в широких обсягах – в Академії наук УРСР у двох відділах Інституту фізіології рослин, Інституті біоорганічної хімії, Інституті ботаніки, Інституті фізичної хімії, Інституті гідробіології, Київському державному університеті, Інституті садівництва, Сільськогосподарській академії та інших закладах.

Спираючись на знання типу фотосинтезу овочевих культур та його залежність від умов середовища, співробітниками відділу розроблена ресурсозберігаюча інтенсивна технологія вирощування огірків в умовах захищеного ґрунту на основі підживлення рослин вуглекислим газом за рахунок відпрацьованих газів газових котелень (Державна премія України) та оптимізації взаємообумовленого зв'язку між фотосинтезом і водним режимом.

Наведений коротенький екскурс в історію розвитку екофізіологічного напрямку фотосинтезу дозволяє констатувати, що вітчизняні вчені ефективно займалися розробкою проблем фотосинтетичної асиміляції вуглекислого газу починаючи з ХІХ ст. і продовжують працювати у цьому напрямку в теперішній час, що підтверджується опублікуванням колективної монографії «Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин. Фізіологічні та екологічні аспекти».

Роль фотосинтезу в екології рослин та фітоіндикації

Кожний вид рослин зростає у певних екологічних умовах завдяки адаптаційним властивостям важливішого процесу життєдіяльності – фотосинтезу, який формує основу біопродуктивності і визначає величину і якість врожаю. Звідси виникає і зворотне запитання: наскільки рослини відображають своїми показниками характер екологічних умов і на основі яких ознак можна оцінити ці умови [19]. Саме на ці проблеми дає відповідь фітоіндикація, яка має довгу історію і вагомий результат в різних галузях науки та практики: агроіндикації при визначенні природних умов землеробства з метою вирощування конкретних культур; гідроіндикації – ботанічній індикації підземних вод, яка особливо важлива для аридних зон і вирішує широке коло питань, починаючи з визначення вологості ґрунту і до гідрогеологічного картування; геоіндикації при формуванні уявлень про гірські породи та їх літологічний склад з урахуванням динаміки природних процесів та геоінженерії; фітоіндикації кліматичних параметрів, в основі якої лежить зв'язок між фазами розвитку рослин та динаміками кліматичних факторів.

На сьогоднішня під фітоіндикацією розуміють науковий напрямок, суть якого полягає в оцінці екологічних факторів або екосистем, їх змін за допомогою флористичних ознак [7]. При цьому поняття «флористичні ознаки» вживається широко і включає як властивості видів, рослинних угруповань, так і власне видів або групи видів, рослинні угруповання, їх кількісне співвідношення. Виходячи з цього, індикаторами виступають не лише рослинні організми, їх угруповання, а й ознаки, функція яких корелює з певними факторами середовища чи структурою системи настільки, що вони можуть використовуватися для оцінки останніх.

Аналіз літературних джерел і власних результатів дозволяє констатувати, що надійну діагностичну функцію у фітоіндикації може виконувати інтегральний параметр – фотосинтез, функцію якого важко переоцінити для життя на планеті Земля і значення якого недооцінювалося у попередніх фітоіндикаційних дослідженнях. Встановлені нами залежності C_3 типу фотосинтезу від факторів середовища мають певні криві, які відповідають конкретним математичним

виразам і узагальнюються поліномом Лагранжа. Для вирішення поліному нами розроблена комп'ютерна програма, згідно якої можна не тільки визначити інтенсивність фотосинтезу за значеннями факторів середовища, а і навпаки – значення умов середовища за інтенсивністю фотосинтезу, завдяки чому можна проводити моніторинг значних по площі регіонів і прогнозувати вплив глобальних змін у середовищі на рослинність з різним типом фотосинтезу.

Висновок

Аналіз досліджень біологічного різноманіття фотосинтезу та його ролі в екології рослин та фітоіндикації в історичному аспекті показав, що фізіологи рослин почали займатися цими питаннями з середини XIX ст. та майже за 170 років розшифрували механізми еколого-адаптаційного синдрому. Вагомий внесок в розробку теоретичних та прикладних положень цього вчення зробили українські вчені.

Бібліографічні посилання

1. **Буссенго Ж. Б.** Избранные произведения по физиологии растений и агрохимии. – М.: Сельхозгиз, 1957. – 439 с.
2. **Виноградов А. П.** Изотопы кислорода и фотосинтез. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 182 с.
3. **Волков А. Н.** К вопросу об ассимиляции // Зап. имп. Новорос. ун-та. – 1875. – Т. 17. – С. 1-58.
4. **Вотчал Е. Ф.** Физиология производственных свойств свеклы (Урожайность в условиях засухи, засухоустойчивость и устойчивость высоты урожая) // Науч. зап. по сах. пром-ти. – 1939. – Вып. 3-4. – С. 12-60.
5. **Вотчал Е. Ф.** Исследования по ассимиляции CO₂ сельскохозяйственными растениями в природных условиях / Е. Ф. Вотчал, И. М. Толмачев // Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Москве в январе 1926 года. – М.: Изд-во Ассоциации НИИ при физ.-мат. фак. 1-го МГУ, 1926. – С. 47-49.
6. **Гуляев Б. І.** Екофізіологія фотосинтезу: досягнення, стан та перспективи досліджень // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 1. – С. 60-74.
7. **Дідух Я. П.** Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К.: Наукова думка, 1994. – 280 с.
8. **Использование** солнечной энергии посевами сельскохозяйственных культур / А. С. Оканенко, Х. Н. Починок, Б. А. Митрофанов, Б. И. Гуляев // Физиология и биохимия культурных растений. – 1971. – Т. 3, вып. 3. – С. 241-251.
9. **Карпилов Ю. С.** Кооперативный фотосинтез ксерофитов // Тр. Молдав. НИИ орош. земледелия и овощеводства. – 1970. – Т. 11, № 3. – С. 66.
10. **Киризий Д. А.** Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – К.: Логос, 2004. – 192 с.
11. **Косаківська І. В.** Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Сталь, 2003. – 192 с.
12. **Коцюбинська Н. П.** Загальні механізми адаптації рослин до негативних чинників різного походження // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 2. – С. 60-66.
13. **Лайск А. Х.** Соответствие фотосинтетической системы условиям среды // Физиология фотосинтеза. – М.: Наука, 1982. – С. 221-234.
14. **Лархер В.** Экология растений. – М.: Мир, 1978. – 370 с.
15. **Ломоносов М. В.** Слово о явлениях воздушных, от электрической силы происходящих. – Полн. собр. соч. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 3. – С. 15-99.
16. **Любименко В. Н.** Избранные труды: В 2 т. – К.: Изд-во АН УССР, 1963. – Т. 1. – 612 с.

17. **Магомедов И. М.** О новом пути восстановления углерода углекислоты в фотосинтезе // Механизмы биологических процессов. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. – С. 53-54.
18. **Мокронос А. Т.** Фотосинтез: физиологические и биохимические аспекты / А. Т. Мокронос, В. Ф. Гавриленко. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. – 319 с.
19. **Мусієнко М. М.** Екологія рослин. – К.: Либідь, 2006. – 432 с.
20. **Мусієнко М. М.** Фізіологія рослин. – К.: Либідь, 2005. – 682 с.
21. **Ничипорович А. А.** Теоретические основы повышения продуктивности растений. – М.: ВИНТИ, 1977. – 134 с.
22. **Пурневич К. А.** Исследования над фотосинтезом. – К.: Тип. Киев. ун-та, 1913. – 72 с.
23. **Фотосинтез:** В 2-х т. / Под ред. Р. Говинджи. – М.: Мир, 1987. – Т. 2. – 460 с.
24. **Эдвардс Дж.** Фотосинтез C₃- и C₄-растений: механизмы и регуляция / Дж. Эдвардс, Д. Уокер. – М.: Мир, 1986. – 590 с.
25. **Blankenship R.** Molecular Mechanisms of Photosynthesis. – Arizona: Blacwell Science, 2002. – 256 p.
26. **Calvin M.** The Photosynthesis of Carbon Compounds / M. Calvin, J. A. Bassham. – New York: Benjamin, 1962. – 127 s.
27. **Downton W. J. S.** Preferential C₄-dicarboxylic acid synthesis, the postillumination CO₂ burst in carboxyl transfer step, and grana configurations in plants with C₄-photosynthesis // Canad. J. Bot. – 1970. - Vol. 48, № 10. – P. 1795-1802.
28. **Hatch M. D.** Compartmentation and transport in C₄-photosynthesis / M. D. Hatch, C. B. Osmond // Trans. Plants (Berlin). – 1976. – Bd. 3. – S. 144-184.
29. **Hatch M. D.** Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation / M. D. Hatch, C. R. Slack // Biochem. J. – 1966. - Vol. 101, № 1. – P. 103-111.
30. **Kennedy R. A.** Plant species intermediate for C₃-, C₄- photosynthesis / R. A. Kennedy, W. M. Laetach // Science. – 1974. – Vol. 184, № 4141. – P. 1087-1089.
31. **Lioret C.** Acid metabolism / C. Lioret, A. Moyses // Comparative biochemistry / Ed. M. Florkin and H. S. Mason. – New York; London. – 1963. - Vol. 5, № 3. – P. 203-306.
32. **Moyses A.** Les type metaboliques des plantes: C₄ et CAM. Comparaison avec les plantes C₃ // Physiol. Veget. – 1978. – Vol. 14, № 3. – P. 533-550.
33. **Ranson S. L.** Crassulacean acid metabolism / S. L. Ranson, M. Thomas // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1960. – Vol. 11. – P. 81-110.
34. **Ruben S.** Radioactive carbon of long half-life / S. Ruben, M. D. Kamen // Phys. Rev. – 1940. – Vol. 57 – P. 549-563.