

УДК 581.132:631.305(091)(477)

ЕВОЛЮЦІЯ ГАЗОМЕТРИЧНИХ МЕТОДІВ РЕЄСТРАЦІЇ ФОТОСИНТЕЗУ

Т.С.Христова*, О.С.Пюрко**,

*Київський національний університет імені Тараса Шевченка,

**Мелітопольський державний педагогічний університет

Підвищений рівень уваги науковців до фотосинтезу обумовлений не тільки глобальністю та унікальністю процесу, а і тим, що ця функція є основою вуглецевого живлення та енергетичного обміну рослин, а в кінцевому результаті і процесу формування розмірів та якості врожаю, роль якого значно підвищується у зв'язку з ростом населення при одночасній аридизації клімату та значному розширенні посушливих і засолених територій [1].

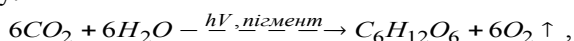
Ступінь вирішення будь-якої проблеми, в тому числі і вуглецевого живлення рослин, визначається вимогами суспільства, теоретичною і практичною підготовленістю фахівців-професіоналів, рівнем матеріально-технічного забезпечення, досконалістю методів та методичних розробок.

Метою роботи є показ еволюції газометричних методів реєстрації фотосинтезу, їх порівняльна характеристика та висвітлення ролі вітчизняних вчених у їх розробці та удосконаленні.

Відкриття вуглецевого живлення рослин та розробці методів його реєстрації передували геніальні здогадки багатьох вчених стосовно ролі різних факторів у живленні рослин: світла (М.Мальпігі, С.Гейлс), процесу перетворення сонячної енергії і органічної речовини (Ньютон), повітря, як джерела вуглецевого живлення рослин (М.В.Ломоносов). Останній у своїй праці «Слово о явлениях воздушных, от электрической силы происходящих» писав: «...преизобильное растение тучных дерев, которые на бесплодном песку корень свой утвердили, ясно изъясляет, что жирными листьями жирный тук в себя из воздуха впитывают: ибо из бессточного песку столько смоляной материи в себя получают им невозможно» [2]. Але панування теорії водного живлення рослин, сформульованої на початку XVII століття Я.Б. Ван Гельмонтом, надовго затримало дослідження в цьому напрямку [3]. Розвиток хімії та фізики у 50-80 роки XVIII століття сформував підґрунтя для експериментальних доказів здійснення фотосинтезу рослинами, а в подальшому і кількісних його вимірювань.

Датою відкриття фотосинтезу вважається 1771 рік, коли Д.Пристлі, використовуючи скляний ковпак, гілку м'яти та мишу, довів, що рослина може «виправляти» зіпсоване твариною повітря, але ніяких пояснень з цього приводу не дав. Роль світла, як необхідної умови цього процесу, була з'ясована у 1779 році Я.Інгенхаузом, а значення CO₂ у вуглецевому живленні рослин – Ж.Сенеб'є у 1782 році. Таким чином дослідження Д.Пристлі, Я.Інгенхауза та Ж.Сенеб'є стосовно значення різних факторів середовища в сукупності обумовили формування основи для нового вчення – вуглецевого живлення рослин.

Значною подією в розвитку цього вчення було формування Ж.Б.Буссенго у 1840 році узагальнюючого рівняння фотосинтезу:



згідно якого практично були накреслені напрямки розробки експериментальних методів вивчення цього процесу [3].

Виходячи з рівняння, реєстрацію фотосинтезу можна здійснювати різними методами за:

- 1 – утворенням органічних речовин та їх енергетичною цінністю (вагові, хімічні);
- 2 – поглинанням, пропусканням та відбиттям сонячних променів (фотоактинометрія, фотоколориметрія, спектрофотометрія, флюоресценція і т.д.);
- 3 – кількістю поглинутого CO₂ або виділеного кисню (газометрія: відповідні поглиначі, газоаналізатори);
- 4 – інтенсивністю поглинання та напрямком включення ізотопів (¹⁴C) у органічні сполуки.

Всі методи можна поділити на якісні та кількісні, які можуть використовуватися в порівняльних дослідженнях. При цьому доцільно використовувати одночасно декілька методів, тому що отримані таким чином результати досить об'єктивно характеризують фізіологічні процеси рослин і обумовлюють формування більш обґрунтованих узагальнень. Найбільш ефективними, інформативними, зручними виявилися газометричні методи (особливо по поглинанню CO₂), в розробці та постійному удосконаленні яких активну участь приймають і українські дослідники.

Газометричні методи не тільки забезпечують реєстрацію фактичного фотосинтезу за короткі проміжки часу (3–60 хвилин), але і при визначенні інтенсивності дихання – дійсного фотосинтезу. Загальними труднощами при цьому є охоплення в досліді одночасно великої кількості рослин (не менше трьох повторень у варіанті), що обумовлюється технічними складнощами та різним онтогенетичним розвитком рослинних організмів.

Газометричні методи можна поділити на дві групи:

- 1 – методи, при застосуванні яких рослинний об'єкт (листки або їх частки) знаходиться в замкнутому просторі;
- 2 – методи, при яких через камеру закритого або напівзакритого типу з рослинним об'єктом (листом або його часткою) просмоктується повітря за допомогою компресора, приєднаного на вхід камери (нагнітання) або після поглинача CO₂ (розрідження).

В обох випадках враховується вміст CO₂ у повітрі контрольного (без рослинного об'єкту) та дослідного (від камери з рослинним об'єктом) каналів і проводиться порівняння.

На сьогодні методи першої групи (Олівка-Целлера, Л.О.Іванова-М.Л.Коссовича [4, 5]) завдяки суттєвим недолікам (відокремленню листка від рослинного організму; обмеженістю замкнутого простору, а значить і суттєвим змінам мікроклімату в асиміляційних камерах завдяки штучному титруванню; використанню індикатором фенолфталеїну і т.д.) представляють в основному історичний інтерес. Серед простих методів цієї групи для порівняльного визначення фотосинтезу найбільш перспективним вважається метод Л.Н.Бабушкіна, згідно якого концентрація CO₂ у повітрі камери з листком визначається за зміною кольору фільтрувального паперу, просоченого розчином натрій гідрокарбонату та крезолфталеїну [6,7], але і для нього характерні певні недоліки: проблематичність встановлення закінчення реакції нейтралізації, необхідність постійного спостереження за кольором розчину, мала кількість повторностей у одночасних дослідах та інші.

Більш досконалими вважаються методи на основі виміру концентрації CO₂ у повітрі, яке пройшло через камеру з листком при постійному оновленні його току. Використання напів- та закритих камер-причепок дозволяє реєструвати швидкість поглинання CO₂ не тільки окремими листками, а і різними частками великих листків. Певним кроком з удосконалення цього методу є використання само титрування з індикатором тимолфталеїном, перехід забарвлення якого знаходиться в зоні 9,4-10,6 значень рН і тому навіть при повному обезбарвленні розчину в поглиначі, кількість лугу достатня для повного поглинання CO₂ з просмоктуваного повітря. Подальша реєстрація концентрації іонів Гідрогену в поглиначі може здійснюватися: візуально, фотоколориметрично, штучним титруванням, по електропровідності, за допомогою рН-метра. Кожен з цих методів має певні недоліки і переваги, але відомі спроби налагодження визначення фотосинтезу на основі кожного з них [5,6,8...11,13...24]. Робота приладу Л.Т.Карпушкіна, розробленого в Інституті фізіології рослин ім. К.А.Тімірязєва, базувалась на механічній тязі повітря за допомогою мембранного насоса з пружинним двигуном та візуальному визначенні рН розчину натрій гідрокарбонату. Позитивною ознакою цього приладу є автономність, чим забезпечується його використання в польових умовах; негативною – досить велика похибка у визначенні рН розчину поглинача, яка обумовлюється індивідуальними властивостями кожного дослідника. Він послужив прототипом при розробці приладів різної конструкції для вимірювання фотосинтезу та газообміну рослин в цілому як в лабораторних, так і польових умовах [8].

В Україні перші аматорські роботи по розробці та виготовленню установок для реєстрації інтенсивності фотосинтезу пов'язані з Є.П.Вотчалом, під керівництвом якого у 20-х роках ХХ століття на стаціонарній установці з використанням лужних поглиначів була проведена серія робіт по з'ясуванню особливостей газообміну у цукрових буряків у різних екологічних умовах, зокрема, в залежності від водозабезпечення. Не зважаючи на певні недоліки: стаціонарне місцерозташування; обмеженість каналів; незручність відбору проб лугу з поглиначів CO₂ для штучного титрування; використання індикатором фенолфталеїну, перехід забарвлення якого лежить в зоні рН= 7 і тому поглинання CO₂ лугом реєструється не повністю, встановлені важливі закономірності залежності CO₂-обміну від водного режиму рослин (полуденна депресія фотосинтезу, навіть до виділення CO₂ рослинами на світлі обумовлюється водним дефіцитом і перевагою дихання над фотосинтезом) [9,10].

Значним поштовхом у розвитку екофізіології фотосинтезу було відкриття лабораторії фотосинтезу в Інституті фізіології рослин АН УРСР, яка в 1959 році була реорганізована у відділ фізіології і екології фотосинтезу на чолі з д.б.н., професором А.С.Оканенко. Розроблена в цьому відділі Х.М. Починком установка для вимірювання фотосинтезу представляла значно удосконалений конструктивно і функціонально варіант установки Є.П.Вотчала, але була вже переносною і використовувалася не тільки у лабораторних, але й польових умовах, завдяки створенню току повітря водними аспіраторами. Можливість регуляції повітряного току в широкому діапазоні (до $2 \text{ л} \cdot \text{хв.}^{-1}$) при використанні цієї установки вже застосовувалися асиміляційні камери площею від 10 см^2 і більше, завдяки чому значно стабілізувалися експериментальні результати, особливо при відносно довготривалих вимірюваннях інтенсивності фотосинтезу [11,12]. На той час установка Х.М. Починка була неперевершеною за своєю точністю не тільки в Україні, але й в Радянському Союзі і тому інтенсивно використовувалася у відділі до кінця 70-х років ХХ століття.

З метою підвищення точності газометричного методу в цьому відділі Б.І.Гуляєвим був розроблений прилад для вимірювання швидкості поглинання CO₂ на основі фотоколориметрії (для визначення рН розчину в поглиначі використовувався фотоелектроколориметр типу ФЕК-56), а для одночасних порі-

вняльних досліджень фотосинтезу (збільшення повторень) та газообміну різних листків або варіантів досліду – багатоканальна установка (20 каналів), кожен канал якої включав: стабілізуючий скляний капіляр (підбирається штучно); гвинтовий голковий кран для регуляції току повітря; рідинний реометр для реєстрації швидкості току повітря; поглинач CO_2 на 50 або 100 мл розчину лугу, в основі якого знаходився скляний фільтр № 3 для подрібнення повітряного потоку і більш повного поглинання CO_2 . За допомогою об'єднуючого колектору всі канали приєднувалися до входу компресору [13,14]. Головними недоліками цієї установки були: не зовсім вдале компонування блоку реометрів з штативами поглиначів (4 штативи по 5 поглиначів) за допомогою довгих трубчатих комунікацій; незручність процесу заповнення поглиначів лугом, їх дотитрування та видалення розчину з поглиначів; почергове приєднання до кожного каналу водяного манометра для реєстрації ступеня розрідженості в каналі [8,10].

Всі зазначені недоліки усунені у багатоканальній установці для досліджень CO_2 -обміну у рослин, розробленої Є.О.Казаковим із співавторами [15], зовнішній вид якої (А) в момент проведення досліджень та схема (Б) одного каналу представлено на рис. 1.

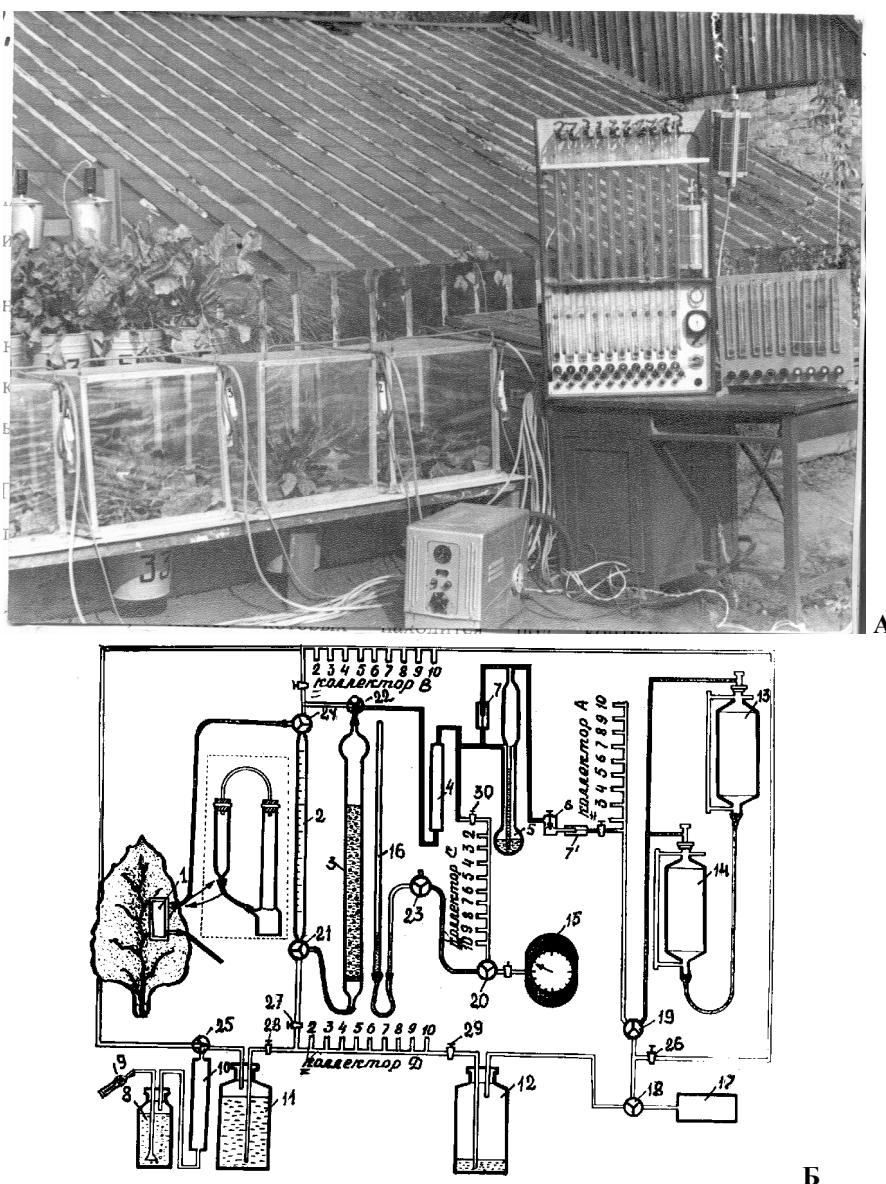


Рис. 1. Зовнішній вид (А) та схема (Б) багатоканальної установки для досліджень CO_2 -обміну у рослин. Повне описання складових установок та їх функціональне значення наведено в роботах [8,15]

Наявність кооперативних колекторів, відповідних за функцією 2^x та 3^x-ходових кранів дозволяє виконувати всі операції (заповнення розчином поглиначів, реєстрацію розрідження, видалення розчину і т.д.) почергово, приєднувати або відокремлювати певний канал через відповідний колектор від загальної системи трубчатих комунікацій, не знімаючи деталь з загального каркасу. Пневмотахометр та

водяні аспіратори (2 шт.) теж значно полегшують проведення досліджень. Використання потужного компресора, додаткового блоку реометрів та великих асиміляційних камер дозволяло вимірювати газообмін цілих рослин (рис. 1, А), а хлоркальцієвих трубок відповідної конструкції – одночасно з фотосинтезом і інтенсивність транспірації.

Заслуговує на увагу метод розрахунків інтенсивності фотосинтезу згідно формули:

$$\Phi = \frac{2640 \cdot a \left[(v \cdot t \cdot K_1 + B_1) - (v \cdot t \cdot K_2 + B_2) \right]}{t \cdot p \cdot (v \cdot t \cdot K_2 + B_2)}$$

де Φ – інтенсивність фотосинтезу ($мг CO_2 \cdot дм^{-1} \cdot год^{-1}$); a – обсяг 0,02N розчину кислоти, витраченої на титрування 100 мл робочого розчину луку (мл); p – площа листка в асиміляційній камері ($см^2$); t – тривалість проходження повітря через камеру з листком (хв.); v – швидкість току повітря через камеру з листком ($л \cdot хв^{-1}$); B_1 – додатковий обсяг повітря в досліді (за показниками аспіраторів, л); K_1, K_2 – поправки на розрідження у досліді та контролі; 2640 – добуток $мг-екв. CO_2$ на 60 хв., на 100 $см^2$ площі та на нормальність розчину шавлевої кислоти, із застосуванням розробленої нами комп'ютерної програми, зміст якої наведено нижче.

with this.parent

v=val(.v.value)

p=val(.p.value)

a=val(this.parent.a.value)

t=val(this.parent.t.value)

k1=val(.k1.value)

k2=val(.k2.value)

b1=val(.b1.value)

b2=val(.b2.value)

part2=v*t*k2+b2

.ss.value = 2640*a*((v*t*k1+b1);
- part2)/p/part2

endwith

Прилад Л.Т.Карпушкіна послужив прототипом для розробки в різних наукових центрах Радянського Союзу цілої серії установок та пристроїв для реєстрації інтенсивності фотосинтезу як у лабораторних, так і польових умовах [4,10,16].

В Інституті біології АН Латвійської РСР І.В.Крастом і О.Е.Кренцбергом було розроблено новий портативний пристрій для визначення інтенсивності фотосинтезу, у якого збільшена виробнича потужність (10 каналів) та полегшене обслуговування за рахунок використання: електромеханічної тяги повітря (електроживлення від акумулятора ЗМТ-14); об'єднуючого колектора з автоматичною регуляцією повітряного тиску; блоку реометрів спрощеної конструкції; компаратора з водяним термостатом для візуального визначення рН розчину в поглиначах [5,17]. При наявності значних переваг суттєвим недоліком приладу були маленькі розміри поглиначів і відповідно асиміляційних камер, чим і обумовлювалися короткочасність досліджень і значна розбіжність експериментальних результатів, що характерно і для інших портативних приладів [18,19,20].

Певну роль у вивченні газообміну рослин безпосередньо в польових умовах відіграли портативні прилади аматорського та напіввиробничого виготовлення. Найбільш поширеними з них були: «Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях» В.Л.Вознесенского [21], принцип роботи якого базувався на кондуктометричному визначенні рН розчину луку в поглиначах, та «Высокочастотный анализатор углекислого газа «Весна-1» для определения интенсивности фотосинтеза и дыхания растений» А.П.Ваганова [22], в основі роботи якого лежить досить чутливий метод високочастотного титрування (прилад реагує на поглинання 1 мл 0,004N розчином гідроокису барію 0,3 $мг CO_2$) за рахунок змін напруги ємності датчика в залежності від змін електропровідності, а значить, і концентрації розчину луку в поглиначі.

Не зважаючи на конструктивні та функціональні особливості вище наведених приладів, пристроїв та установок для вивчення газообміну у рослин в лабораторних та польових умовах, загальним їх недоліком було використання лужних поглиначів з послідуною реєстрацією змін концентрації луку до та після досліду або порівняння концентрації луку в поглиначах відповідно в контрольному та дослідному каналах. Використання розчину луку, його приготування, зберігання, заповнення ним поглиначів, реє-

страція різними способами змін концентрацій у поглиначах, видалення відпрацьованого розчину з поглиначів обумовлювали певні труднощі в дослідженнях особливостей газообміну рослин.

У середині ХХ століття значного розвитку досягли оптичні методи газового аналізу, які є найбільш вибірковими та чутливими. Дуже важливим є оптико-акустичний метод, вибірковість якого в протилежність звичайним спектроскопічним методам досягається без спектрального розділення. Досягається це застосуванням селективних оптико-акустичних приймачів, які характеризуються специфічністю інфрачервоних спектрів поглинання речовин.

Оптико-акустичний метод визначення концентрації CO_2 у повітрі базується на поглинанні ним імпульсної інфрачервоної радіації і перетворенні енергії акустичних коливань у електричні. Чутливість методу досягає 0,0001% CO_2 за об'ємом і тому на його основі розроблено принципово нові прилади – газоаналізатори, які швидко реагують на зміни концентрації CO_2 у повітрі (динаміка фотосинтезу в залежності від динаміки умов середовища), мають малу інерційність, високочутливі і добре комутуються з реєстраційними приладами: потенціометрами, електромостами, самописцями, комп'ютерами тощо. Тому не випадково більшість дослідників фотосинтезу в усьому світі, в тому числі і вітчизняні, в фундаментальних роботах при визначенні газообміну у рослин почали застосовувати газоаналізатори різних марок. До 1980 р. використовувалися газоаналізатори типу URAS, OA-2210, OA-5501, а в подальшому і до сьогодні – ГІАМ-5М. В Україні, на жаль, цей метод реєстрації газообміну у рослин використовується досить обмежено – у відділі фізіології і екології фотосинтезу Інституту фізіології рослин і генетики (ІФРГ) НАН України, відділі фізіології рослин Інституту ВНІС УААН та декількох інших лабораторіях, зокрема, на кафедрі ботаніки Мелітопольського державного педагогічного університету [8]. Такий стан проблеми обумовлюється дефіцитом висококваліфікованих фахівців-газодослідників; складністю апаратури; відсутністю централізованого випуску обладнання, яке без кардинальних доробок не може бути використане для досліджень газообміну рослин [24].

Суттєвим недоліком всіх газоаналізаторів при реєстрації швидкості поглинання CO_2 є наявність тільки двох каналів, чим обумовлюється неможливість одночасних серійних вимірювань. Цей недолік усувається за допомогою автоматизованого багатоканального газового перемикача, який розроблено Б.І. Гуляєвим [25], і завдяки цьому шляхом почергового приєднання каналів до вимірювального каналу газоаналізатора з'явилася можливість майже одночасної реєстрації особливостей газообміну у рослин в декількох повторностях (3 і більше) різних варіантів (до 6) в залежності від наявності робочих каналів в доробленому пристрої (кількість реометрів, поглиначів, асиміляційних камер тощо).

Створена сучасна матеріально-технічна база газометричних методів дослідження газообміну у рослин дозволила розробити міні-фітотрон для вивчення впливу підвищених концентрацій CO_2 на фотосинтез, ріст та продуктивність рослин [26], актуальність якого, як функціонального фундаментального метода, важко переоцінити, особливо на сьогодні, за умов глобального підвищення концентрації CO_2 в атмосфері завдяки підвищенню антропогенного тиску на природу [1,3]. Українські вчені (Б.І. Гуляєв, А.П. Григорчук та інші) є авторами автоматизованої установки для екофізіологічних досліджень посівів у польових умовах [27], яка дозволяє проводити як короткочасні (година, доба), так і довготривалі (на протязі онтогенезу) комплексні дослідження по з'ясуванню особливостей основних процесів життєдіяльності рослин з урахуванням динамічних змін найважливіших факторів зовнішнього середовища.

Чільне місце в удосконаленні газометричних методів дослідження газообміну у рослин належить розробкам вітчизняних вчених, опосередковано пов'язаних з даним напрямком, але досить важливим, як в теоретичному, так і в практичному планах. Співробітниками відділу фізіології і екології фотосинтезу ІФРГ НАН України Б.І. Гуляєвим та іншими розроблений портативний порометр для визначення стану відкритості продохів, який дозволяє вимірювати дифузійні опори потоку водяної пари під час транспірації і опосередковано, з досить великим ступенем вірогідності, робити висновок про інтенсивність фотосинтезу [28]. Заслуговує на увагу, особливо при фітомоніторингах певних територій, і газометричний метод визначення типу фотосинтезу на основі каталазної активності [29,30], тому що дозволяє при використанні простого обладнання встановити тип фіксації вуглекислоти і з великим ступенем вірогідності передбачити потенціальну продуктивність рослин за певних умов їх вирощування. Останнім часом ряд вчених вважає, що підвищення продуктивності рослин найбільшою мірою залежить від інтенсивності фотосинтезу одиниці сухої маси листка, а не його площі. Тому прилад, розроблений на кафедрі ботаніки МДПУ для визначення питомої поверхневої щільності листків, яка опосередковано може служити діагностичним параметром продуктивності рослин, а значить і процесу фотосинтезу, є суттєвим доповненням у вивченні продукційного процесу [31]. Важливу роль у підвищенні точності газометричного методу і реєстрації фотосинтезу при використанні природного енергетичного джерела – Сонця, має розроблений на цій же кафедрі геліостат [32], який точно слідує за Сонцем і сонячні промені протягом усього досліду падають перпендикулярно на листову пластинку, не притіняючи її в асиміляційній камері.

Таким чином, наведена інформація свідчить про поступове удосконалення газометричного (по

CO₂) методу реєстрації газообміну рослин із зовнішнім середовищем, в якому вітчизняними вченими зроблено вагомий внесок стосовно матеріально-технічного та методичного забезпечення, починаючи з початку ХХ століття і продовжуючи активну роботу в цьому напрямку в теперішній час.

РЕЗЮМЕ

На основе научно-исторического анализа освещены вопросы поступательного развития газометрических методов регистрации фотосинтеза, дана их сравнительная характеристика в хронологическом аспекте. Подчеркнуто роль отечественных ученых в их разработке и усовершенствовании.

SUMMARY

The questions of forward development of gas-metric methods of photosynthesis registration are elucidated on the basis of scientific-historical analysis. It is given its' comparative characteristic in chronological aspect. The role of domestic scientists in its' working and improvement is underlined.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Пьянков В.И., Мокроносов А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, № 4. – С. 515-531.
2. Ломоносов М.В. Слово о явлениях воздушных, от электрической силы происходящих. – Полн. собр. соч. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1952. – Т. 3. – С. 47.
3. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. – К.: Либідь, 2005. – 682 с.
4. Заленский О.В. Обзор методов исследования фотосинтеза наземных растений // Полевая геоботаника. – 1959. – Т. 1. – 241 с.
5. Крейцберг О.Э. Методы учета фотосинтеза в полевых условиях // Фотосинтез и продуктивность растений. – Рига: Зинатне, 1965. – С. 91-102.
6. Бабушкин Л.Н. Новый полевой метод для сравнительных измерений фотосинтеза // Тез. докл. II Всесоюз. конф. по фотосинтезу. – М.: Б.и., 1957. – С. 48-50.
7. Бабушкин Л.Н. Полевой прибор для количественных сравнительных измерений интенсивности фотосинтеза // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза. – Ленинград-Пушкин: Б.и., 1970. – С. 3-5.
8. Казаков Є.О. Методологічні основи постановки експерименту з фізіології рослин. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 272 с.
9. Вотчал С.П. Визначення кількості карбонат-ангідриду в швидкому струмені атмосферного повітря // Журн. біоботан. циклу ВУАН. – 1931. – № 1-2. – С. 95-96.
10. Починок Х.Н. К газометрическому определению интенсивности фотосинтеза в естественных условиях // Пути повышения интенсивности фотосинтеза. – К.: Госуд. изд-во с.-х. лит-ры Украинской ССР, 1959. – Т. 16. – С. 115-124.
11. Оканенко А.С. Методы определения ассимиляции // Биология и селекция сахарной свеклы. – М.: Колос, 1968. – С.261-264.
12. Починок Х.Н. Установка для газометрического определения фотосинтеза в естественных условиях // Пути повышения интенсивности фотосинтеза. – К.: Гос. изд-во с.-х. лит-ры УССР, 1959. – Т. 16. – С. 101-114.
13. Гуляев Б.И. Многоканальная установка для измерения обмена CO₂ у растений // Тез. Всесоюз. совещ. по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза. – Ленинград-Пушкин: Б.и., 1970. – С.29-33.
14. Оканенко А.С., Гуляев Б.И., Починок Х.Н. Многоканальная установка для измерения интенсивности фотосинтеза // Фотосинтез и продуктивность растений. – Рига: Зинатне, 1965. – С. 103-112.
15. Казаков Е.А., Казакова С.М., Оканенко А.С. Многоканальная установка для измерения CO₂-обмена у растений // Физиол. и биохим. культ. растений. – 1981. – Т. 13, № 4. – С. 430-435.
16. Христова Т.Є., Казаков Є.О. Історія розробки експериментальних методів визначення фотосинтезу в Україні // Матеріали XII з'їзду Укр. бот. Товариства (Одеса, 15-18 травня 2006 р.). – Одеса: Б.в., 2006. – С.509.
17. Крейцберг О.Э. Применение колориметрического метода для создания портативного прибора для определения интенсивности фотосинтеза // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза. – Ленинград-Пушкин: Б.и., 1970. – С. 52-55.
18. Столяренко В.М. Прибор для определения интенсивности фотосинтеза // Радио. – 1972. – № 8. – С. 36-37.
19. Catski I., Slavic B. Line neue Anwendung der CO₂-bestimmung nach kauko zn Assimilationsmessungen // Planta, 1958. – Bd. 51, № 1. – P. 27-32.
20. Brown H.T., Escombe P. Static diffusion of gases and lionials in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants // Phisiol. Trans. – 1900. – V. 193. – P. 223-291.
21. Вознесенский В.Л. Полевой кондуктометрический прибор для измерения интенсивности фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. – Л.: Наука, 1971. – 44 с.
22. Ваганов А.П., Лясковский Г.М. Высокочастотный анализатор углекислого газа «Весна-1» для определения интенсивности фотосинтеза и дыхания растений // Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. – К.: Б.и., 1966. – С. 169-176.

23. Батюк В.П., Рыбалка Е.Ф., Оканенко А.С. Установа для краткосрочных определений динамики фотосинтеза в естественных условиях // Пути повышения интенсивности фотосинтеза. – К.: Госуд. изд-во с.-х. лит-ры Украинской ССР, 1959. – С. 125-140.
24. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. – К.: Наукова думка, 1976. – 334 с.
25. Власюк П.А., Гуляев Б.И., Оканенко А.С., Мануильский В.Д. Установа для автоматической записи поглощения CO₂ растениями // Физиол. и биохим. культ. растений. – 1971. – Т. 3, вып. 1. – С. 93-98
26. Ситницкий П.А., Гуляев Б.И. Мини-фитотрон для исследования влияния повышенных концентраций CO₂ на фотосинтез, рост и продуктивность растений // Там же. – 1988. – Т. 20, № 6. – С. 540-544.
27. Григорчук А.П., Гуляев Б.И., Карнаух В.И., Рогаченко А.Д. Автоматизированная полевая установка для физиологических исследований // Там же. – 1992. – Т. 24, № 3. – С. 303-314.
28. Гуляев Б.И., Шведова О.Е. Устьичный порометр и его использование для оценки состояния листового аппарата // Там же. – 1984. – Т. 16, № 5. – С. 504-506.
29. Казаков Є.О. Специфічність каталазної активності у рослин з різним типом фотосинтезу // Наукові записки Тернопільського держ. пед. ун-ту. – Серія Біологія. – 1999. – № 2. – С. 37-41.
30. Казаков Е.А., Христова Т.Е., Казакова С.М. Определение типа фотосинтеза у растений по каталазной активности // Тези Міжнар. конф. «Питання біоіндикації і екології» (Запоріжжя, 21-24 вересня 1998 р.). – Запоріжжя: Б.в., 1998. – С. 95.
31. Казаков Є.О., Мусієнко М.М., Казакова Т.Є. Прилад для визначення поверхневої щільності листків рослин // Вісник Київського ун-ту. – Біологія. – 1993. – Вип. 25. – С. 34-36.
32. Казаков Є.О., Мусієнко М.М., Казакова Т.Є. Використання геліостата при вивченні фотосинтезу у рослин // Там само. – 1995. – Вип. 26. – С. 29-33.

Надійшла до редакції 10.09.2006 р.