

## НИЗКОЧАСТОТНЫЙ ФОТООАКУСТИЧЕСКИЙ СПЕКТРОМЕТР С RGB-СВЕТОДИОДОМ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОФИЛЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ

© 2018 г. Э. А. Захидов<sup>а</sup>, \*, А. М. Коххаров<sup>а</sup>, В. О. Кувондинов<sup>а</sup>,  
Ш. К. Нематов<sup>а</sup>, И. И. Тажибаев<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт ионно-плазменных и лазерных технологий АН РУз  
Узбекистан, 100125 Ташкент, ул. Дурмон йули 33

\*e-mail: ezakhidov@hotmail.com

Поступила в редакцию 14.11.2017 г.

Описан фотоакустический спектрометр на основе трехцветного светоизлучающего диода (с длинами волн максимумов полос излучения при 465, 525 и 640 нм), позволяющий определять интенсивность фотосинтеза в различных глубинных слоях листьев растений. Изучены физические свойства фотоакустического сигнала при различных длинах волн и частотах модуляции света. Показана возможность количественного определения тепловой диссипации и фотохимического усвоения поглощенной световой энергии в такой среде с использованием предложенного спектрометра.

*Ключевые слова:* фотоакустический спектрометр, фотохимическая реакция, тепловая диссипация, RGB-светодиод

DOI: 10.1134/S0320791919010179

### ВВЕДЕНИЕ

Свет, поглощенный фотосинтетическими пигментами в листьях растений, инициирует фотохимическую реакцию посредством фотоиндуцированного разделения и многоэтапного переноса зарядов в реакционном центре, что приводит в конечном счете к фиксации CO<sub>2</sub> в составе глюкозы и выделению O<sub>2</sub> [1, 2]. При этом часть энергии поглощенных световых квантов переизлучается молекулами хлорофилла в виде флуоресценции или преобразуется в тепло. Ввиду того, что эти три канала релаксации светового возбуждения являются конкурирующими, по изменению одного из них можно судить о двух других [3]. Так, по изменениям интенсивности флуоресценции листа, вызванной слабым непрерывным светом при одновременном освещении короткими световыми вспышками, можно определить квантовую эффективность первичной фотохимической реакции и уровень нефотохимического тушения возбуждения [4, 5]. На этом принципе работают РАМ-флуориметры, позволяющие количественно характеризовать фотосинтетическую активность растений и ее изменения в различных условиях окружения [6].

Прямое измерение тепловой диссипации света, когда вызванное ею повышение температуры среды не превышает 10<sup>-3</sup> градуса, является более сложной физической задачей. В листьях растений

с множеством молекул-пигментов, поглощающих и передающих световую энергию практически без потерь в один фотохимический реакционный центр, такие изменения температуры характеризуются еще меньшими амплитудами даже при интенсивностях освещения, насыщающих фотосинтез. Перепады температуры такого порядка можно отслеживать методом фотоакустической (ФА) спектроскопии: изменения температуры рассматриваемого объекта при поглощении модулированного света приводят к соответствующим расширениям/сжатиям в нем и, как следствие, возмущениям давления окружающего воздуха [7]. Такие периодические возмущения давления можно регистрировать как звук с помощью микрофона, при этом для повышения чувствительности измерений исследуемый объект размещают в ФА-ячейку, а сигнал с микрофона регистрируют с помощью синхронного детектора [8].

Наряду с таким фототермическим ФА-сигналом фотосинтезирующие системы при низкочастотной модуляции света могут генерировать и фотобарический ФА-сигнал: если период модуляции света превышает характерное время реакции фотосинтетического выделения кислорода (несколько миллисекунд), то и скорость выделения кислорода будет изменяться периодически, обуславливая периодические возмущения давления воздуха [9]. Сравнивая амплитуды ФА-сигнала в двух случаях – при освещении только

модулированным измеряющим светом и при одновременной подаче сильного непрерывного, насыщающего фотосинтез света – можно вычлени в нем фототермическую и фотобарическую компоненты, связанные соответственно с фотосинтетическим накоплением энергии и выделением кислорода в листе растения. Это обстоятельство придает ФА-методу важную научную и практическую значимость [10].

Выраженная спектральная зависимость поглощения света в листьях растений (сильное поглощение в синей,  $<480$  нм, и красной,  $>630$  нм, областях спектра, но относительно невысокое поглощение в зеленой,  $500\text{--}550$  нм, области) обуславливает разные глубины их проникновения в лист и, соответственно, разные профили фотосинтетической активности по его поперечному сечению [11]. Вместе с тем изменение частоты модуляции света приводит к изменению толщины среды, генерирующей акустический сигнал, что характерно для метода ФА-спектроскопии [12]. Эти два обстоятельства в совокупности дают возможность изучать интенсивность фотосинтеза в зависимости от толщины и структурных особенностей листа различных генотипов растений. При этом применение многоцветных светоизлучающих диодов нового поколения [13] позволяет преодолеть ряд серьезных физических ограничений, возникающих при использовании белого света традиционных источников, например, ламп накаливания, с выделением узкой спектральной полосы (многолучевой режим измерений при насыщенном освещении и др.) [14]. Изучение спектров поглощения оптически неоднородных сред и наноструктурных материалов с помощью ФА-методов также характеризуется рядом несомненных преимуществ [15].

В настоящей работе описывается ФА-спектрометр, разработанный на основе трехцветного RGB-светодиода (RGB – “Red, Green, Blue”). Мощность и временные характеристики каждого из этих лучей можно регулировать независимо. В таком спектрометре в режиме одновременного освещения объекта двумя световыми лучами изучена эффективность фотосинтетического преобразования энергии в листьях без отрыва от растения. Применение RGB-светодиода в качестве источника света обеспечило идентичность оптических путей и профилей лучей различных длин волн и позволило значительно снизить энергетические требования к световому источнику. Продемонстрирована возможность количественного изучения процесса фотосинтеза и его спада при старении листьев или их дегидратации с использованием предложенного спектрометра.

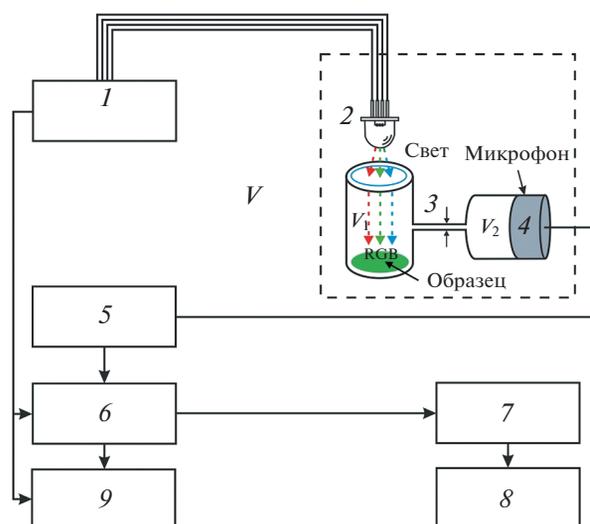
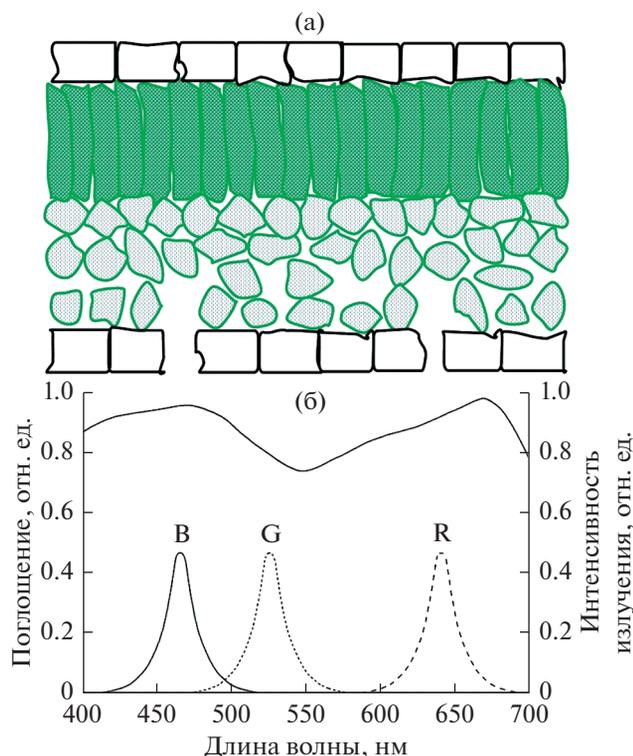


Рис. 1. Схема ФА-спектрометра: 1 – источник тока, 2 – RGB-светодиод, 3 – ФА-ячейка, 4 – микрофон МК-4, 5 – предусилитель У2-8, 6 – синхронный детектор УПИ-2, 7 – аналого-цифровой преобразователь USB D116-4, 8 – компьютер, 9 – осциллограф С1-70.

#### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ УСТАНОВКА И МЕТОДИКА

Схема ФА-спектрометра показана на рис. 1. Высечка листа шелковицы белой (*Morus alba*), выросшей на солнечной местности, или комнатного растения спатифиллум (*Spathiphyllum Schott.*) с низкой стойкостью к интенсивному освещению размещалась в ФА-ячейке, изготовленной из дюралюминия в виде резонатора Гельмгольца с двумя камерами (для изучаемого образца и микрофона) [16] со свободными объемами  $V_1 = 400$  мм<sup>3</sup> и  $V_2 = 150$  мм<sup>3</sup>, соединенными между собой воздушным каналом с диаметром 1 мм. Такая камера имеет высокую акустическую чувствительность даже при заметном отличии частоты модуляции света от ее резонансной частоты [17].

Источником света служил RGB-светодиод ARL-5213RGBC/4C (Arlight, США), состоящий из трех независимых излучателей: красного ( $\lambda_R = 640$  нм, AlGaInP), зеленого ( $\lambda_G = 525$  нм, InGaN) и синего ( $\lambda_B = 465$  нм, InGaN) света. Спектральная ширина света в каждом канале в зависимости от мощности составляла  $15\text{--}25$  нм, а максимальная мощность света – до 50 мВт. Благодаря тесному расположению трех излучателей и оптимальному дизайну формирующей оптики все три луча света на выходе светодиода имели одинаковые профили с поперечным диаметром  $\approx 5$  мм и угловую расходимость  $2\theta = 30^\circ$ . Для обеспечения независимого режима работы каждого излучателя светодиода был разработан трехканальный источник тока, позволяющий независимо модулировать интенсивность света в каждом канале строго по



**Рис. 2.** (а) Изображение структуры поперечного сечения листа растения; (б) спектры поглощения листа растения и полос излучения RGB-светодиода.

синусоиде в диапазоне 5–500 Гц или поддерживать ее постоянной на определенном уровне.

Таким образом, в качестве слабого модулированного света использовался один из трех лучей, а один из остальных служил для насыщения фотосинтеза. Важно, что все излучатели находились в едином корпусе RGB-светодиода, непосредственно закрепленного к камере ФА-ячейки. В некоторых экспериментах свет подавался в ФА-камеру с помощью волоконного жгута. Во всех экспериментах интенсивности насыщающего непрерывного и слабого модулированного света на поверхности листа в ФА-ячейке поддерживались на уровне до 350 и 35 Вт/м<sup>2</sup> соответственно. В качестве приемника звука использовался низкошумный микрофон МК-4, сигнал с которого усиливался предусилителем У2-8 и измерялся синхронным детектором УПИ-2, а после преобразования аналого-цифровым преобразователем USB DI16-4 (Япония) также записывался компьютером. Наличие сдвига между фазами модуляции света и ФА-сигнала контролировалось двухканальным осциллографом С1-70. Разделенные фототермической и фотобарической компонент ФА-сигнала друг от друга осуществлялось выделением первого путем временного подавления второго в общем ФА-сигнале при освещении листа светом, насыщающим фотосинтез, или со-

ответствующей настройкой фазы регистрации в синхронном детекторе [10, 18].

Для изучения природы спада фотосинтетической активности при старении листа вклад фотобарической компоненты в общий ФА-сигнал измерялся в осенний период, в листьях, пожелтевших в разной степени. Последнее оценивалось по спектру их отражения [19], измеренному спектрометром HR2000 (Ocean Optics B.V., Нидерланды). Параллельно в этих же листьях измерялась квантовая эффективность фотохимической реакции [20] с помощью флуорометра MINI-PAM (ФРГ). Содержание воды в листе определялось весовым методом, путем измерения его веса сразу после отрыва от растения и после полного высыхания.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Были исследованы листья шелковицы белой, выращенной в открытой местности, характеризующиеся однородностью оптических свойств по поверхности листа, но четко различающимися расположением клеток верхнего и нижнего слоя, а также содержанием хлорофилла [21]. На рис. 2 показано изображение структуры поперечного сечения такого листа. Толщина листа в зависимости от уровня освещения при его формировании варьировалась от 128 до 185 мкм.

Как видно из рисунка, между двумя тонкими слоями почти прозрачных клеток эпидермиса с обеих сторон листа имеется несколько слоев фотосинтетически-активных клеток. В клетках, расположенных ближе к верхней стороне, обращенной к свету, хлоропластов больше, а межклеточного воздушного пространства меньше. Напротив, клетки нижнего уровня имеют меньше хлоропластов, но больше промежуточного воздушного пространства [22]. Внизу изображения структуры поперечного сечения листа показаны спектры его поглощения и полос излучения RGB-светодиода. Синий или красный свет в таком листе интенсивно поглощаются клетками верхнего уровня и практически не доходят до нижнего слоя (пропускание света листом на этих спектральных полосах составляет 4.5 и 8.5% соответственно). В то же время зеленый свет проникает до самых нижних клеток и характеризуется пропусканием более 21%.

Таким образом, синий и красный свет вызывают фотосинтез, локализованный в основном в верхнем слое листа, расположенном ближе к системе регистрации ФА-сигнала. В то же время зеленый более равномерно распределен по всему поперечному сечению, в том числе и в нижнем слое, где газообмен облегчен наличием значительного межклеточного воздушного пространства. Это обстоятельство указывает на то, что, во-первых, фототермический ФА-сигнал, вызванный синим или красным светом, должен иметь

более высокую амплитуду, чем у зеленого света аналогичной интенсивности, и, во-вторых, зеленый свет, имеющий довольно высокую интенсивность и в нижней части поперечного сечения, должен вызывать более сильный фотобарический ФА-сигнал.

В табл. 1 представлены амплитуды ФА-сигнала в листе шелковицы белой, измеренные при его освещении лучами синего, красного и зеленого света RGB-светодиода, модулированных низкой (6 Гц) и высокой (200 Гц) частотами.

Как видно из таблицы, амплитуды сигналов при освещении синим или красным светом почти в три раза превосходят таковую при освещении зеленым светом, а их уменьшение при увеличении частоты значительно более резкое. Последнее обстоятельство можно объяснить экспоненциальным уменьшением фототермического ФА-сигнала с увеличением глубины расположения области его генерации, причем характерная длина этого уменьшения, на котором сигнал спадает в  $e$  раз (длина термодиффузии), зависит от частоты:  $\mu_{фт} = (D_{фт}/\pi f)^{1/2}$ , где  $D_{фт} = k\rho C_p$  – коэффициент термодиффузии ( $k$  – теплопроводность,  $\rho$  – плотность среды,  $C_p$  – удельная теплоемкость при постоянном давлении,  $f$  – частота модуляции света [9]). В такой модели процесса генерации ФА-сигнала экспериментальные данные по его амплитудам становятся логичными: акустические волны, генерируемые в нижнем слое, релаксируют на расстоянии  $\mu_{фт}$  и могут не дойти до верхней поверхности листа. Учитывая, что лист шелковицы белой до 75% состоит из воды [23], используя соответствующие теплофизические характеристики воды, из представленных выше формул можно вычислить, что при  $f = 6$  Гц  $\mu_{фт} = 78$  мкм, а при  $f = 200$  Гц  $\mu_{фт} = 14$  мкм. Непропорциональное уменьшение амплитуд ФА-сигнала с уменьшением длины термодиффузии из-за изменения частоты, представленное в табл. 1, следует отнести к неравномерному, экспоненциальному убыванию света по глубине с показателем  $L_{эп}$  (эффективная длина поглощения света). Рассчитанные из абсолютных значений поглощения (рис. 2) и толщины листа (138 мкм в изученном образце) величины  $L_{эп}$  составили 45 мкм для синего, 90 мкм для зеленого и 56 мкм для красного света. При освещении синим или красным светом толщина слоя листа, генерирующая фототермический ФА-сигнал, согласно представленным выше формулам, немного превышает эффективную длину поглощения этого света ( $\mu_{фт} \geq L_{эп}$ ) при 6 Гц, становится более чем в три раза меньше ее ( $\mu_{фт} = 0.31L_{эп}$ ) при 200 Гц. А в случае зеленого света,  $\mu_{фт} \leq L_{эп}$  даже при 6 Гц, при 200 Гц становится еще меньше ( $\mu_{фт} = 0.16L_{эп}$ ). В табл. 2 представлены изменения амплитуд ФА-сигнала (в процентах) на трех указанных длинах волн и при частотах модуляции 6 и

**Таблица 1.** Амплитуды ФА-сигнала в листьях шелковицы белой при различных длинах волн и частотах модуляции света

Частота	Амплитуда ФА-сигнала		
	$\lambda_R = 640$ нм	$\lambda_G = 525$ нм	$\lambda_B = 465$ нм
6 Гц	8.9	3.0	9.3
200 Гц	3.67	1.7	3.72

**Таблица 2.** Изменения ФА-сигнала (в процентах), вызванные дополнительным освещением листа шелковицы белой насыщающим светом с различными длинами волн и частотами модуляции

Частота	Амплитуда ФА-сигнала		
	$\lambda_R = 640$ нм	$\lambda_G = 525$ нм	$\lambda_B = 465$ нм
6 Гц	–46%	–79%	–43%
200 Гц	+3.8%	+7%	+3.2%

200 Гц, вызванные подачей дополнительного насыщающего фотосинтеза света [18].

Хотя в литературе дискутировался вопрос о том, что фотобарический ФА-сигнал в листьях растений может быть связан с различными газообменными процессами фотосинтеза, в настоящее время можно считать доказанным, что он обусловлен главным образом выделением кислорода [24]. Как видно из таблицы, вклад фотобарического ФА-сигнала, вызванного синим или красным светом, значительно уступает таковому у зеленого света. При низкочастотной модуляции (6 Гц) фотобарическая компонента ФА-сигнала доминирует над фототермической, и поэтому его подавление при дополнительном освещении листа насыщающим светом, несмотря на небольшое увеличение последней, приводит к снижению общего ФА-сигнала, т.е. изменение сигнала отрицательное [25]. С увеличением частоты модуляции амплитуда фотобарического ФА-сигнала спадает по экспоненте с коэффициентом  $\mu_{фб} = (D_{дк}/\pi f)^{1/2}$ , где  $D_{дк}$  – коэффициент диффузии кислорода через воду. При низкой частоте модуляции (6 Гц)  $\mu_{фб}$  составляет около 2 мкм, что по порядку величины равно расстоянию от хлоропласта, где происходит фотосинтез, до ближайшего воздушного пространства за пределами клетки [26]. Если учесть, что межклеточное воздушное пространство преимущественно расположено в нижних слоях листа, то становится понятно, что зеленый свет, проникающий до нижних слоев листа, способствует выделению значительно большего количества кислорода, чем синий или красный свет. Но при высокой частоте модуляции (200 Гц) фотобарический ФА-сигнал, связанный с фотосинтетическим выделением кислорода, с характерным временем в несколько миллисекунд

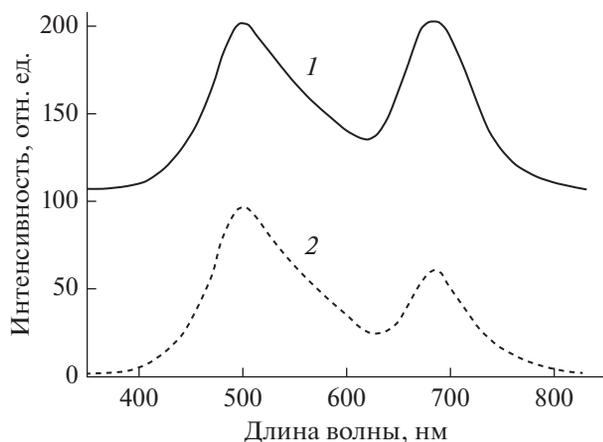


Рис. 3. Спектры отражения зеленого (кривая 1) и желтого (кривая 2) листьев шелковицы белой.

уступает практически безынерционному фототермическому ФА-сигналу, и суммарное изменение ФА-сигнала при подаче насыщающего света становится положительным [25].

Таким образом, сравнительный анализ амплитуд ФА-сигналов в отсутствие и в присутствии насыщающего света позволяет оценить интенсивности накопления энергии и выделения кислорода по значениям фототермической и фотобарической компонент ФА-сигнала. Данные параметры могут служить информативным инструментом для мониторинга эффективности фотосинтеза в различных генотипах растений и в различных окружающих условиях. Такие возможности с использованием ФА-спектрометра ниже продемонстрированы на примере оценки изменений интенсивности фотосинтеза при старении листьев.

Как известно, в процессе старения листа пигменты и белковые комплексы его фотосинтетического аппарата поэтапно разрушаются, что сопровождается значительными изменениями спектра отражения и интенсивности фотосинтеза [27, 28]. Например, деградация хлорофилла, предшествующая во многих растениях деградации каротиноидов, проявляется как характерное пожелтение листьев [29]. На рис. 3 показаны такие изменения в спектре отражения листа шелковицы белой. В спектре зеленого листа (кривая 1) наряду с полосой каротиноидов при 450–550 нм имеется также интенсивная полоса хлорофиллов при 650–730 нм, тогда как в желтеющем листе (кривая 2) последняя начинает уменьшаться. На рис. 4 представлена кинетика изменений ФА-сигнала в этих листьях при освещении дополнительно насыщающим светом. Если в первом случае фотосинтетической компоненты в общем ФА-сигнале составляет 78%, то при пожелтении листа она уменьшается до 37%. Эти данные качественно согласуются

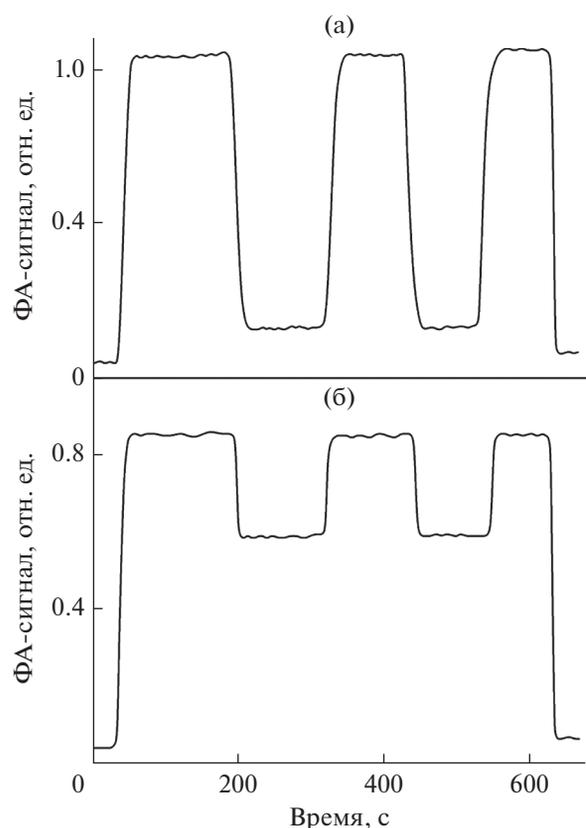


Рис. 4. Кинетика изменений ФА-сигнала в зеленом (а) и желтом (б) листьях шелковицы белой при освещении дополнительным насыщающим светом.

со значениями квантовой эффективности фотохимической реакции в них (0.83 и 0.58 соответственно), параллельно измеренными РАМ-флуориметром [6]. Отличие данных ФА-спектроскопии и РАМ-флуориметрии в желтеющем листе, по-видимому, связано с тем, что спад активности выделяющего кислород белкового комплекса и белкового комплекса транспорта электронов фотосистемы II происходят на разных этапах разрушения фотосинтетического аппарата [27].

Дегидратация растения является важным с практической точки зрения видом стресса, вызывающим спад интенсивности фотосинтеза из-за уменьшения скорости фиксации  $\text{CO}_2$  и активности реакции Хилла [30]. Существуют различные механизмы, влияющие на фотосинтетическую активность в дегидратированных листьях и характеризующиеся различной кинетикой [5, 31]. Сильное обезвоживание листа из-за частичного разрушения его фотосинтетических мембран может прервать связь между функциональными единицами фотосинтеза [32]. При этом также снижается стойкость к фотоингибированию [33].

Для выявления природы таких изменений кинетика фотобарического ФА-сигнала была изучена в листьях комнатного растения спатифиллум,

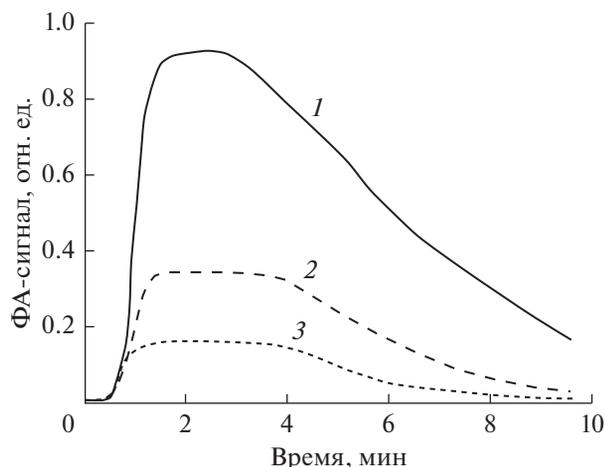


Рис. 5. Кинетика изменений ФА-сигнала в листьях комнатного растения спатифиллум при различных значениях содержания воды: 1 — 74%, 2 — 59%, 3 — 51%.

характеризующегося низкой стойкостью к обезвоживанию и интенсивному свету [34]. ФА-сигнал измерялся в листьях спустя определенное время после их отрыва от растения, т.е. в образцах с различным содержанием воды  $\eta$ . Ход спада фотосинтеза определялся при освещении одновременно синим и красным светом в непрерывном режиме с общей интенсивностью  $350 \text{ Вт/м}^2$ . В листе сразу после отрыва от растения, когда  $\eta = 74\%$  (рис. 5), амплитуда фотобарического ФА-сигнала составила 0.93, при  $\eta = 59\%$  она составила 0.35 и, наконец, при  $\eta = 51\%$  — всего 0.16 относительных единиц. Причем характерное время спада независимо от содержания воды в листе составило 4.5 мин. При дальнейшем обезвоживании листа сигнал был на уровне шумов и не поддавался количественному анализу. Таким образом, наблюдалась синергетическое усиление воздействия двух видов стресса (обезвоживания и высокоинтенсивного освещения) на интенсивность фотосинтеза.

Интенсивность фотосинтеза, выраженная через амплитуду фотобарического ФА-сигнала, при уменьшении  $\eta$  уменьшалась параллельно, но ее спад с течением времени наблюдался и далее, при освещении высокоинтенсивным постоянным светом. Если рассматривать это как фотоингибирование фотосинтеза, то измеренное время спада  $\sim 5$  мин заметно меньше характерных для этого процесса времен, известных из литературы [35]. В [5] были выявлены три компонента нефотохимического тушения возбуждения в листьях растения, характеризующиеся временами 1.1, 8 и 35 минут, которые были отнесены к накоплению энергии в фотосинтетической мембране, переходу «состояние II—состояние I» и фотоингибированию соответственно. Можно предположить, что в рассматриваемом случае причиной спада фотобарического ФА-сигнала могут быть эти же механизмы. Тогда первые два, имея недиссипативную

природу, должны привести к повторяемости изменений, показанных на рисунке. Наши эксперименты показали, что даже после темновой адаптации исследуемых образцов в течение 10–20 мин повторяемость кривых спада была частичной, а при снижении содержания воды в листьях до уровня менее 50% сигнал вообще был на уровне шумов. Это обстоятельство говорит о возможности комбинированного действия трех механизмов нефотохимического тушения с преобладанием фотоингибирования с уменьшением содержания воды в листьях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе изучены физические характеристики ФА-спектрометра, разработанного на основе трехцветного RGB-светодиода с длинами волн излучения, охватывающими различные участки спектра фотосинтетически-активной радиации. Применение конструкции трех излучателей в одном корпусе, обеспечивающее идентичные профили световых пучков, а также возможность независимой их модуляции с различными частотами позволили определить вклад фототермического и фотобарического ФА-сигналов и их изменения с изменением длины волны света и частоты модуляции. Рассчитаны профили поглощения света различных длин волн и, соответственно, фотосинтетической активности по поперечному сечению листа растения, а также соответствующие распределения генерируемых фотоакустических волн. При дополнительном освещении листа светом, насыщающим фотосинтез, определены величины фототермической и фотобарической компонент ФА-сигнала, которые в целом соответствуют их значениям, рассчитанным с использованием теплофизических характеристик рассматриваемой среды. Сравнительное изучение спектров отражения, долевого вклада фотобарической компоненты и квантовой эффективности первичной фотохимической реакции в желтеющих листьях в осенний период выявило различие временной последовательности деградации различных белковых комплексов фотосинтеза.

Результаты, изложенные в настоящей работе, получены в рамках выполнения проекта № ОТ-Ф2-05 Программы фундаментальных исследований АН РУз.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Tripathy B., Sharkey T.* Photosynthesis: Plastid Biology, Energy Conversion and Carbon Assimilation // J. Eaton-Rye, Springer. New York. 2012. 856 p.
2. *Blankenship R.E.* Molecular mechanisms of photosynthesis // Blackwell Science. Oxford, UK. 2002. P. 312.
3. *Connell I., Li G., Brudvig G.* Energy Conversion in Natural and Artificial Photosynthesis // Chem. Biol. 2010. V. 17. P. 434–447.

4. *Ralph R., Wilhelm C., Lavaud J., Jakob T., Petrou K., Kranz S.* Fluorescence as a tool to understand changes in photosynthetic electron flow regulation / In: Suggett D. (Ed.) Chlorophyll fluorescence in Applied Sciences: Methods and Applications. Springer, Dordrecht, 2010. P. 74–89.
5. *Захидов Э.А., Захидова М.А., Касымджанов М.А., Курбанов С.С., Муртаджиев Ф.М., Хабибуллаев П.К.* Нефотохимическое тушение флуоресценции фотосинтезирующих систем при воздействии внешних стресс-факторов // Доклады РАН. 2002. Т. 382. № 4. С. 1–4.
6. *Schreiber U.* PAM-Fluorometry and saturation pulse method / In: Papageorgiou G., Govindjee (Eds). Chlorophyll fluorescence: A signature of Photosynthesis. Kluwer Acad. Publ., the Netherlands, 2004. P. 279–319.
7. *Бункин Ф.В., Комиссаров В.М.* Оптическое возбуждение звуковых волн. (Обзор) // Акуст. журн. 1973. Т. 19. № 3. С. 305–320.
8. *Барья П.Р., Мансанарес А.М., да Сильва Е.К., Магалхес А.К.Н., Алвес П.Л.К.А.* Исследование фотосинтеза у эвкалиптов открытым фотоакустическим методом: влияние интенсивности падающего излучения и температуры // Акуст. журн. 2001. Т. 47. № 1. С. 22–28.
9. *Malkin S.* Photoacoustic method in photosynthesis: monitoring and analysis of phenomena leading to pressure changes at light excitation / Eds Ames J., Hoff A. Biophysical Techniques in Photosynthesis. 1996. Kluwer Acad. Publ., The Netherlands. P. 191–206.
10. *Malkin S., Canaani O.* Characteristics and using of photoacoustic method in photosynthetic studies // Ann. Rev. Plant Phys. & Mol. Biol. 1994. V. 45. P. 493–526.
11. *Buschmann C., Langsdorf G., Lichtenthaler H.* Imaging of the blue, green and red fluorescence emission of plants // Photosynthetica. 2000. V. 38. P. 483–491.
12. *Cahen D., Malkin S., Horwitz B., Bultz D.* Device and method and measurement of photosynthetic activity by photoacoustic spectroscopy. US Patent No 4533252 from Aug. 6, 1985.
13. *Morgott S., Groetsch S., Schnabel W., Wiener D.* LED light sources for mobile embedded projection // Proc. SPIE 7723, Optics, Photonics and Digital Technologies. 2010. 77230.
14. *Varja P.* How can physicists study photosynthesis? History and applications of the photoacoustic technique // Revista Physicae. 2000. V. 1. P. 1–7.
15. *Грудзинская И.С., Косаковская З.Я., Овчинников О.Б., Чабан И.А.* Оптоакустический эффект в плотных слоях ориентированных углеродных нанотрубок: использование его для измерения коэффициента поглощения света и толщин пленок // Акуст. журн. 2006. Т. 52. № 3. С. 330–334.
16. *Rienstra S., Hirschberg A.* An introduction to acoustics, extended and improved IWDE report 92-06. Eindhoven University of Technology. Eindhoven. 2002.
17. *Starecki T.* Windowless open photoacoustic Helmholtz cell // Acta Physica Polonica. 2008. V. 114. № 6A. P. A211–A216.
18. *Zakhidov E.A., Kokhkharov A.M., Quvondikov V.O., Nematov Sh.Q., Saparbaev A.A.* Heat relaxation processes in photosynthesis studied by photoacoustic spectroscopy // Res. In Environ. Life Sci. 2012. V. 5. P. 1–4.
19. *Gitelson A., Kaufman Y., Merzlyak M.* Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS // Remote Sens. Environ. 1996. V. 58. P. 289–298.
20. *Schreiber U., Neubauer C., Klughammer C.* Devices and methods for room-temperature fluorescence analysis // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1989. V. B323. P. 241–251.
21. *Hosgood B., Jacquemoud S., Andreoli G., Verdebout J., Pedrini A., Schmuck G.* Leaf Optical Properties EXperiment 93 (LOPEX93). Report EUR 16095 EN, 1994.
22. *Bults G., Horwitz B., Malkin S.* Photoacoustic measurements of photosynthetic activities in whole leaves – photochemistry and gas exchange // Biochim. Biophys. Acta. 1981. V. 679. P. 452–465.
23. *Karatassiou M., Parissi Z., Abraham E., Kyriazopoulos A.* Growth of *Morus alba L.* under water deficit conditions // Options Méditerranéennes. Series A. 2007. № 79. P. 315–318.
24. *Malkin S.* Attenuation of the photobaric–photoacoustic signal in leaves by oxygen-consuming processes // Iz. J. Chem. 1998. V. 38. P. 261–268.
25. *Захидов Э.А., Коххаров А.М., Кувондииков В.О., Нематов Ш.К., Сапарбаев А.А.* Фотоакустическая спектроскопия процессов тепловой релаксации солнечной энергии в фотосинтетическом аппарате растений // Гелиотехника. 2012. № 1. С. 69–74.
26. *Wise R., Sassetath-Cole G., Percy R.* A comparison of leaf anatomy in field-grown *G.hirsutum* and *G.barbadeuse* // Annals of Bot. 2000. V. 86. P. 731–738.
27. *Mostovska A.* Leaf senescence and photosynthesis. In: Handbook of photosynthesis. 2nd ed. Taylor & Francis Group, LLC, 2005.
28. *Ceccato P., Flasse S., Tarantola S., Jacquemond S., Gregoire J.* Detecting vegetation leaf water content using reflectance in the optical domain // Remote Sensing of Environment. 2001. V. 77. P. 22–33.
29. *Мерзляк М.Н., Гутельсон А.А., Погосян С.И.* Спектры отражения листьев и плодов при нормальном развитии, старении и стрессе // Физиология растений. 1997. Т. 44. С. 707–716.
30. *Фотосинтез / Под ред. Говинджи. М.: Мир, 1987.*
31. *Pereira A., Zerbetto M., Silva G., Silva W., Vargas H., Neto G., Cella N., Mirinda L.* OPC technique for in vivo studies in plant photosynthesis research // Meas. Sci. Tech. 1992. V. 3. P. 931–934.
32. *Anderson B., Haehnel W.* Location of photosystem I and photosystem II reaction centers in different thylakoid regions of stacked chloroplasts // FEBS Lett. 1982. V. 146. P. 13–17.
33. *Armond P., Bjorkman O., Staehlin L.* Dissociation of supramolecular complexes in chloroplast membranes. A manifestation of heat damage to the photosynthetic apparatus // Biochim. Biophys. Acta. 1980. V. 601. P. 433–442.
34. *Fernandez M., Pieters A., Donoso C., Tezara W., Azkue M., Herrera C., Rengiro E., Herera A.* Effects of a natural source of very high CO<sub>2</sub> concentration on the leaf gas exchange, xylem water potential and stomatal characteristics of plants of *Spatiphyllum cannifolium* and *Bauhinia multinervia* // New Phytologist. 1998. V. 138. P. 689–697.
35. *Sarvikas P., Tyystjärvi T., Tyystjärvi E.* Kinetics of prolonged photoinhibition revisited: photoinhibited photosystem II centres do not protect the active ones against loss of oxygen evolution // Photosynthesis Research. 2010. V. 103. P. 7–17.