

# КОМП'ЮТЕРНІ ЗАСОБИ, МЕРЕЖІ ТА СИСТЕМИ

*O. Kovyriova*

## **MODELS OF PHOTOSYNTHESIS AND COMPUTER EVALUATION OF PLANTS' STATE**

*Process of photosynthesis, some models of it and fundamentals of chlorophyll fluorescence induction's method are considered in the article. Key words: photosynthesis, photosynthesis models, chlorophyll fluorescence induction; fluorometer.*

*Рассмотрен процесс фотосинтеза, некоторые его модели и основные положения метода индукции флуоресценции хлорофилла. Ключевые слова: фотосинтез, модели фотосинтеза, индукция флуоресценции хлорофилла, флуориметр.*

*Розглянуто процес фотосинтезу, деякі його моделі та основні положення методу індукції флуоресценції хлорофілу. Ключові слова: фотосинтез, моделі фотосинтезу, індукція флуоресценції хлорофілу, флуориметр.*

© O.B. Ковирьова, 2010

УДК 578.01+681.7.08+535.3+681.335.2

O.B. КОВИРЬОВА

## **МОДЕЛІ ФОТОСИНТЕЗУ ТА КОМП'ЮТЕРНА ОЦІНКА СТАНУ РОСЛИН**

У сільському господарстві, зокрема, в аграрному секторі, кліматичні фактори суттєво впливають на майбутній врожай. Внаслідок швидких змін клімату статистичні методи не завжди дозволяють оптимізувати внесення добрив, пестицидів, керувати штучним поливом, прогнозувати врожаї.

Статистичні методи необхідно уточнювати моделюванням процесів, які відбуваються в рослинах внаслідок дії впливових факторів. Перш за все це стосується фотосинтезу. Фотосинтез – це багатокроковий і дуже складний процес, тому при його моделюванні зосереджуються на окремих частинах процесу, зокрема на моделюванні циклу Кальвіна. Існує багато моделей фотосинтезу та його складових, однак жодна не описує цей процес повністю.

Крім того, важливо результати моделювання підтверджувати натурним експериментом, в основу якого може бути покладений метод індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ).

Для ефективного використання методу ІФХ і вдосконалення методик та технологій для діагностування стану рослин на його основі, доцільно встановити зв'язок моделей процесу фотосинтезу з формою кривої ІФХ.

Нами розглянуті деякі моделі фотосинтезу та можливість їх використання сумісно з методом ІФХ для експресної оцінки стану рослин.

Основним джерелом енергії для фотосинтезу є енергія Сонця. Рослини використовують для фотосинтетичного процесу не більше 2 – 5 % отримуваної сонячної енергії.

Ця енергія поглинається певними структурами клітин, а саме спеціалізованим об'єднанням (органелою) – хлоропластом. Хлоропласти містять тилакоїди (утворення), які в свою чергу утворюють свою просторову конструкцію, різноманітні ферменти, що приймають участь у хімізмі засвоєння рослинами  $\text{CO}_2$ . За хімічним складом у відсотках на суху речовину більшість хлоропластів складається з білків (30–60%), ліпідів (20–40%), ДНК (0.01–0.02%), РНК (0.5–3.5%), мінеральних речовин (6–10%) та пігментів – хлорофілів (5–9%), каротиноїдів (4–5%) [1].

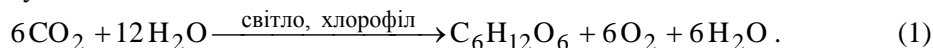
Пігмент – це сполука (складна молекула), яка поглинає світло у видимій області спектра (400–700 нм). У залежності від спектрального складу поглинутого світла пігменти набувають забарвлення – зеленого, жовтого, червоного та інших. Розрізняють три класи фотосинтетичних пігментів – хлорофіли, каротиноїди та фікобіліни.

Найважливішу роль відіграє *хлорофіл*, пігмент, який поглинає світло в червоній і синій частинах спектра, тоді як, у зеленій – світло відбивається. В даний час відомо більше десяти типів хлорофілу, проте основним пігментом є хлорофіл *a*. Методом хроматографічного аналізу встановлено, що хлорофіл *a* має молекулу  $\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_5\text{N}_4\text{Mg}$ .

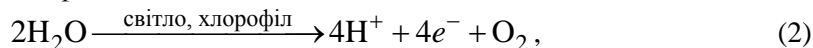
При поглинанні світла хлорофіл має два максимуми – в смузі 428–430 нм та 660–663 нм [2]. Оптичні властивості хлорофілу обумовлені його структурою. Пігмент характеризується чітко вираженим чергуванням подвійних і одинарних зв'язків. При кожному атомі вуглецю знаходиться вісім валентних електронів. Між кожною парою електронів *C* знаходиться пара електронів, яка утворює  $\sigma$ -зв'язок. Крім того, є пара  $\pi$ -електронів, яка може пересуватися по всьому вуглецевому ланцюжку (явище *резонансу*). Завдяки резонансу молекули хлорофілу отримують додаткову стабільність [1].

Спарені електрони легко збуджуються квантами світла. Енергія такого збудження легко забезпечується сонячною радіацією у смузі 380–720 нм. У хлорофілу (на відміну від інших пігментів) є додаткова можливість для поглинання світла. Кожний атом азоту має три пари електронів, які пов'язані з магнієм. Ці електрони також володіють здатністю поглинати світло.

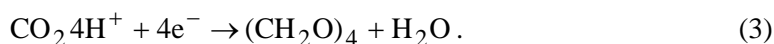
Розглянемо загальне рівняння фотосинтезу. Відповідно до [2] рівняння фотосинтезу має вигляд:



Дану реакцію також можна описати двома окисно-відновними реакціями, одна з яких включає фотодисоціацію води:



а друга – відновлення  $\text{CO}_2$  до вуглеводнів, але вже без участі квантів сонячної енергії:



Таким чином, фотосинтез складається з двох фаз – темної і світлової. У першій (світловій) фазі утворюються високоенергетичні електрони, в другій (темній) – енергетичні продукти першої фази використовуються для відновлення  $\text{CO}_2$  до вуглеводів. Органами фотосинтезу, анатомічно пристосованих до його ведення, є листя вищих рослин.

**Світлова фаза фотосинтезу.** Фотосинтез є, перш за все, фізичним процесом. Він починається з поглинання електромагнітної енергії сонячних квантів у вигляді збуджених електронів хлорофілу  $X_{\text{л}}^*$  (процес накопичення і стабілізації).

У даній час основною гіпотезою транспорту енергії є гіпотеза індуктивного резонансу, яка підтверджується явищем флуоресценції. Незбуджена молекула хлорофілу знаходиться в тепловій рівновазі з навколишнім середовищем і такий стан  $S_0$  називають основним. У цьому стані валентні електрони займають нижні енергетичні рівні, причому згідно принципу Паулі не більше двох електронів з антипаралельними спінами на кожній орбіті. Сумарний спін (вектор магнітних моментів) всіх електронних молекул рівний нулю. При поглинанні кванта світла молекула хлорофілу переходить на один зі збуджених підрівнів, тобто на більш вищу вільну орбіту. Такий перехід не змінює напряму електронного спіну і проходить за  $10^{-15}$  с. Якщо електрон, який, змінивши орбіту, не змінив напряму спіну, то його спін зберігає протилежний напрям щодо спіну електрона, який залишився на попередній орбіті. Такі два спіни називають спареними, а молекули із спареними електронними спінами – синглетними. Це означає, що молекула з основного синглетного стану  $S_0$  перейшла в збуджений стан. Відомо, що хлорофіл поглинає як “червоний квант” з довжиною хвилі 662 нм (енергія 1,87 еВ), так і “синій квант” з довжиною хвилі 420 нм (енергія 2,88 еВ), внаслідок чого молекула переходить в один з двох станів:  $S_1$  або  $S_2$  – синглетні стани [1].

Якщо при переході на вищу орбіту спін змінює свій напрям, то таке збудження називають триплетним (спіни паралельні й сумарний спін рівний одиниці). Час існування збудженої молекули для стану  $S_1$  –  $10^{-8} \dots 10^{-9}$  с і для  $S_2$  –  $10^{-12}$  с, після чого молекула повертається в попередній незбуджений стан. Це може відбуватися одним із наступним шляхів: виділенням тепла, переходом у Т-триплетний стан, міграцією енергії, флуоресценцією, а також за рахунок фотохімічної реакції.

Перша фотофізична стадія починається з поглинання світла хлорофілом. Кожна молекула хлорофілу поглинає 4 – 40 квантів за секунду. Міграція енергії забезпечує ефективний збір квантів світла світлозбираючим комплексом (світлозбираючою системою) і транспортування їх до молекул хлорофілу, які пов'язані з фотохімічною реакцією.

Фотосинтетична одиниця (ФСО) – це комплекс пігментів, що бере участь у поглинанні, збиранні квантів та передачі їх спеціалізованим молекулам хлорофілу. Більшість пігментів, які складають ФСО, утворюють функціонально актив-

ний комплекс, який називається реакційним центром. Згідно з сучасними уявленнями хлорофіл реакційних центрів грає основну роль у перетворенні сонячної енергії. У хлоропластах вищих рослин існують дискретні одиниці організації пігментів – фотосистеми, які поділяють на два типи: фотосистема один (ФС I) і фотосистема два (ФС II), у складі яких хлорофіл бере участь у реакціях світлової стадії фотосинтезу [1–3].

Комплекс ФС I забезпечує фотоіндуковане окислення пластоціаніну<sup>1</sup>, відновлення ферредоксину<sup>2</sup> та генерацію несиметричного трансмембранного розподілу електричних зарядів.

Комплекс ФС II здатний поглинати світло, окислювати воду, відновлювати пластохінон<sup>3</sup> та забезпечувати асиметричний трансмембранний розподіл електричних зарядів і генерувати хімічний потенціал іонів водню.

Шлях переносу електрона у двох фотосистемах називається Z-схемою, або нециклічним транспортом електронів. Реакційні центри фотосистем виконують фотохімічні реакції. Результатом нециклічного транспорту електронів є поява кофермента<sup>4</sup> НАДФ\*Н<sup>5</sup>, розклад води та виділення кисню, а також фотофосфорилювання. Останні – це частковий випадок процесу фосфорилювання – процесу, під час якого фосфат приєднується до будь-якої сполуки. У даному випадку енергія збудженого електрона використовується для приєднання неорганічного фосфату до нуклеотиду АДФ<sup>6</sup>, в результаті чого синтезується нуклеотид АТФ<sup>7</sup>. Крім того, в ФС I відбувається циклічний транспорт електронів, його результатом є синтез АТФ, однак НАДФ\*Н при цьому не утворюється.

**Темнова фаза фотосинтезу.** Ланцюг фотосинтетичних ферментативних реакцій, що проходять у хлоропластах і в результаті яких відбувається фіксація та

<sup>1</sup>Пластоціанін – білок з молекулярною масою 21000, кожна молекула якого містить 2 атоми міді.

<sup>2</sup>Ферредоксин – білок, який містить велику кількість заліза, бере участь у транспортуванні електронів.

<sup>3</sup>Пластохінон – це хінон (ароматична органічна сполука, що містить бензольне кільце, в якому два атоми водню заміщені атомами кисню [4]), що знаходиться в хлоропластах і служить переносником електронів і протонів у світлових реакціях фотосинтезу [5].

<sup>4</sup>Кофермент – органічна молекула небілкової природи, яка виконує допоміжну функцію у ферментативних процесах; часто діє як донор або ацептор електронів.

<sup>5</sup>НАДФ\*Н – відновлена форма НАДФ. НАДФ (NADP, Никотинамидадениндинуклеотидфосфат) – кофермент деяких дегідрогеназ – ферментів, які каталізують окисно-відновні реакції у живих клітинах. НАДФ вбирає у себе водень та електрони, сполуки, що окислюються і передає їх на інші речовини. В хлоропластах рослин НАДФ відновлюється в світлових реакціях фотосинтезу і далі забезпечує киснем синтез вуглеводів у темновій фазі фотосинтезу.

<sup>6</sup>АДФ (ADP, аденозиндифосфат) – нуклеотид, що утворюється при гідролізі АТФ, АТФ при цьому втрачає один фосфат та вивільнює енергію.

<sup>7</sup>АТФ (АТР, адезинтрифосфат) – нуклеотид, що складається з аденіну, цукру рибози і трьох фосфатних груп. Основне джерело хімічної енергії в обміні речовин.

відновлення  $\text{CO}_2$  в темновій фазі фотосинтезу, називається циклом Кальвіна – Бенсона – Бассема (цикл Кальвіна), що також відомий як відновлючий пентозо-фосфатний цикл (ВПФ-цикл) [2, 6].

У цих реакціях використовуються продукти світлових реакцій НАДФ\*Н і АТФ, фотохімічні реакції при цьому не відбуваються, однак світлові стадії можуть непрямим шляхом впливати на цикл Кальвіна.

На кожні три молекули  $\text{CO}_2$ , які включаються в цикл Кальвіна, утворюється одна молекула продукту тріозофосфату. Він може перетворюватись на крохмаль, сахарозу та інші продукти фотосинтезу, а також використовуватись для регенерації акцептора  $\text{CO}_2$ , стимулюючи тим самим утворення проміжних продуктів, тобто цикл функціонує таким чином, що продукує більше акцепторів, ніж використовує.

Отже, в процесі циклу 6 молекул діоксиду вуглецю  $\text{CO}_2$  перетворюються в фруктозо-6-фосфат, використовуючи для цього 12 молекул коферменту НАДФ\*Н та 18 молекул нуклеотиду АТФ. Реальні витрати дещо більші в зв'язку з процесом фотодихання<sup>8</sup>.

Далі в фотосинтезуючих клітинах фіксований  $\text{CO}_2$  перетворюється на 2 основних вуглеводи – цукрозу і крохмаль. Цукроза переноситься до ділянок швидкого росту та до насіння, яке розвивається. Крохмаль накопичується в хлоропластах у вигляді зерен, а потім перетворюється в цукрозу та виноситься з клітин. Для синтезу крохмалю використовується фруктозо-6-фосфат, який виводиться з циклу Кальвіна і перетворюється спочатку в глюкозо-6-фосфат, потім в глюкозо-1-фосфат і далі в АДФ-глюкозу, яка перетворюється в амілозу. Цукроза синтезується в цитоплазмі.

Як вже зазначалося, існує велика кількість моделей фотосинтезу та його складових. Розглянемо деякі із них, які найбільш придатні для використання сумісно з методом ІФХ.

#### Моделі фотосинтезу.

**Комп'ютерне моделювання фотосинтезу з використанням системи E-CELL (автори: Emily Wang, Yoichi Nakayama, Masaru Tomita).** У лабораторії біоінформатики в університеті Кейо (Токіо, Японія) розроблений пакет програмного забезпечення E-CELL [7] для імітаційного клітинного моделювання. Даний пакет розповсюджується з ліцензією GPL [8] і призначений для операційних систем сімейства Linux.

За допомогою даного пакета створено прототип моделі циклу Кальвіна (темнової фази фотосинтезу), а також розширену модель для моделювання всього метаболічного потоку клітини для світлових реакцій. Ферментні реакції і параметри в цій моделі базуються на математичних моделях Петерсона (G. Pettersson) і Райд-Петерсона (U. Ryde-Pettersson) [9], а також Лаїска

<sup>8</sup> Фотодихання – це процес дихання на світлі під час якого втрачається частина фіксованого вуглеводу, залежне від світла утворення гліколієвої кислоти у хлоропластах з наступним окисненням її в пероксиомах.

(A. Laisk) [10]. Отримані моделі [11], дозволяють аналізувати відмінності в регуляції обміну різноманітних фотосинтетичних систем та їх реакцію на зміни навколишнього середовища. Слід зазначити, що пакет моделювання E-CELL є сучасним і перспективним засобом моделювання біологічних об'єктів і може бути використаний сумісно з методом ІФХ.

**Проста модель динаміки фотосинтезу (автори: Marcelo Shoey de Oliveira Massunaga, Carlos Eduardo Novo Gatts, Affonso Guidao Gomes, and Helion Vargas, 2001 р.).** У роботі [12] розглянута проста модель динаміки фотосинтезу, проаналізовано комплекс процедур, що включає повну систему парних звичайних диференціальних рівнянь, які описують хімічні реакції циклу Кальвіна та швидкості цих реакцій. Основним прийомом при моделюванні фотосинтетичного процесу є заміна повного набору хімічних реакцій на більш прості, при цьому цикл Кальвіна замінюється на ефективні швидкості реакції. Моделювання включає два кроки: крок збудження світла, який є простішою частиною, і модель для ефективних хімічних процесів у темнових реакціях. У моделі використано набір диференціальних рівнянь. Показано, що врахування допоміжних реакцій ферментів є важливим при описі динаміки фотосинтезу, але, на нашу думку, результати моделювання погано корелюються з методом ІФХ.

**Математична модель циклу фотосинтезу Кальвіна (автор: Gösta G Pettersson, Ulf Ryde-Pettersso, 1988 р.).** У роботі [9] представлена математична модель фотосинтетичного формування вуглеводу в рослинах типу  $C_3$  в умовах освітлення і насичення двоокисом вуглецю. Модель (в диференціальних рівняннях) розглядає реакції циклу Кальвіна з експортом тріозофосфату та виробництвом крохмалю як основні процеси виводу.

Дана модель може бути використана для отримання даних про динамічну поведінку та регулюючі властивості системи, яка розглядається. Вона неодноразово використовувалася в дослідженнях процесу фотосинтезу, тому її можна вважати базовою при вивченні циклу Кальвіна.

**Моделювання і керування процесом фотосинтезу (автори: Mark G. Pollman, David A. Fell, Simon Thomas, 2000 р.).** У роботі [13] розглянуто динамічну і стаціонарну поведінку комп'ютерної моделі реакцій циклу Кальвіна хлоропласту, в тому числі синтез і розщеплення крохмалю, а також експорт тріозофосфату. Одна з основних відмінностей у порівнянні з попередніми моделями, зокрема [9], полягає у припущенні, що жодна з оборотних реакцій не є в стані рівноваги. Модель може виявляти альтернативні стаціонарні стани низького або високого потоку асиміляції вуглецю з гістерезисом у переходах між стаціонарними станами, що викликані зовнішніми факторами, такими як наявність фосфату і зміни інтенсивності освітлення. Шляхом розрахунку коефіцієнтів регулювання були досліджені ферменти, які мають більший вплив на потоки. Встановлено, що можна побудувати і досліджувати реалістичні моделі циклу Кальвіна, які дозволяють прогнозувати ймовірні наслідки втручання генних маніпуляцій.

**Кінетична модель фотосистеми II вищих рослин (Г.В. Лебедева, Н.С. Беляєва, Г.Ю. Різніченко, А.Б. Рубін, О.В. Дьомін, 2000 р.).** У роботах [14–15] запропонована детальна кінетична модель каталітичного циклу ФС II

вищих рослин, у рамках якої виконаний теоретичний розрахунок і побудова кривих індукції флуоресценції хлорофілу при різних значеннях параметрів моделі. Для розрахунку інтенсивності флуоресценції хлорофілу запропоновано співвідношення, яке містить концентрації флуоресцюючих станів ФС II та їх залежність від компонентів електрохімічного потенціалу на мембрані тилакоїда. В рамках даної моделі можуть бути побудовані окремі фрагменти кривої ІФХ, відтворити в повному обсязі реальну криву ІФХ за допомогою цієї моделі поки що неможливо. Незважаючи на деякі обмеження, ця модель гарно корелюється з методом ІФХ і може бути використана для розробки узагальнених методик для флуориметрів, у тому числі для портативного інтелектуального приладу «Флоратест».

**Метод індукції флуоресценції хлорофілу і його використання для оцінювання стану рослин.** Розглянемо більш детально один із шляхів, за допомогою якого збуджена молекула повертається в попередній не збуджений стан, а саме флуоресценцію.

Флуоресценція, як явище, що властиве молекулі хлорофілу, була вперше досліджена Каутським [16] і носить назву індукції флуоресценції хлорофілу або «ефекту Каутського». Залежність інтенсивності флуоресценції хлорофілу від часу після початку освітлення листя рослини відома як індукційна крива або крива індукції флуоресценції хлорофілу (рисунок). Форма цієї кривої досить чутлива до змін, які відбуваються у фотосинтетичному апараті рослин при адаптації до різних умов навколишнього середовища, що слугує основою широкого використання ефекту Каутського в дослідженні фотосинтезу. Перевага методу ІФХ полягає у високій інформативності, експресності, неінвазивності, високій чутливості.

Теорія методу індукції флуоресценції хлорофілу та приклади його застосування детально викладені в [3, 17–19] та ін. Зупинимося на тих особливостях, які дозволяють використовувати цей метод при побудові портативних комп'ютерних приладів для експрес-діагностики стану рослин і впливу на їх стан чинників зовнішнього середовища (температури, вологості, складу ґрунту, рівня забруднення повітря, підґрунтових вод, ґрунту і т. п.).

Як вищезазначено, існують три основні шляхи реалізації енергії квантів світла, що поглинуті молекулами хлорофілу: фотохімічна реакція, теплова дисипація та флуоресценція. Усі ці процеси є конкурентними, внаслідок чого зміна ефективності одного з них веде до зміни двох інших, причому зниження ефективності, наприклад, фотосинтетичного процесу, може привести до підвищення ефективності флуоресценції і теплової дисипації.

У початковий момент часу всі канали фотосинтетичного переносу електронів відкриті й максимум енергії збуджених електронів йде на фотосинтетичний процес. У цей період флуоресценція хлорофілу мінімальна і її інтенсивність на кривій Каутського позначають  $F_0$ . Перехід  $F_1 - F_0$  пов'язаний зі зменшенням транспорту електронів. Перехід  $F_1 - F_0$  спостерігається, наприклад, при короткому періоді теплової адаптації. Всю ділянку  $F_0 - F_P$  називають швидкою фа-

зою флуоресценції. Повільна фаза ІФХ являє собою всі індукційні переходи після досягнення піку *P*.

Можливість оцінки стану рослин за зміною форми кривої Каутського підтверджена експериментально. Приклади зміни форми цієї кривої під впливом зовнішніх чинників наведені далі.

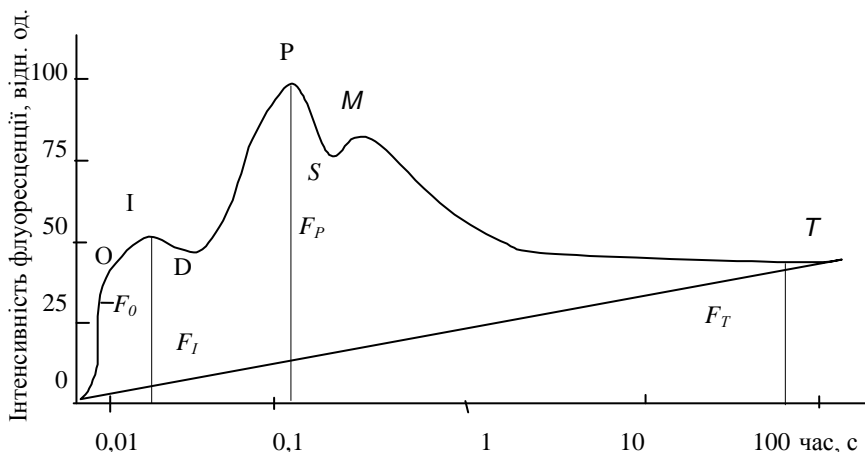


РИСУНОК. Типова крива індукції флуоресценції хлорофілу

Підвищення температури навколишнього середовища щодо оптимальної для даного виду рослин призводить до зменшення різниці  $F_V = F_P - F_0$ . Причиною є зниження активності електронно-транспортного ланцюжка або світлової стадії фотосинтезу [20]. При підвищенні температури до рівня руйнування (45–50 °C) помітно зростає рівень інтенсивності  $F_0$  [21–22]. У селекційному процесі за цими показниками можна швидко відбирати сорти рослин, які стійкі до впливів високих температур.

Зниження температури навколишнього середовища щодо оптимальної для даного виду рослин також приводить до зменшення величини  $F_V = F_P - F_0$ , причиною чого є пригнічення фотохімічної активності ФС II. Зростає відношення  $(F_1 - F_0)/F_V$ . За цими ознаками можна відбирати холодостійкі рослини.

Водний дефіцит приводить до зменшення різниці  $F_P - F_0$  пропорційно зменшенню водного потенціалу листя. Найбільша вірогідна причина – уповільнення відновлення первинного акцептора ФСII із-за пригнічення виділення кисню, гальмування міжсистемного транспорту електронів [23]. За цим показником можна відбирати засухо стійкі екземпляри рослин.

За допомогою розробленого в Інституті кібернетики приладу «Флоратест» [18] нами вивчено вплив навколишнього середовища на стан зелених насаджень мегаполісу, вплив посухи на різні сорти виноградної рослини і т. д. [19]. Дані,



отримані експресним методом ІФХ, гарно корелюються з результатами довготривалого біохімічного аналізу, що підтверджує ефективність методу ІФХ.

### Висновки

1. Фотосинтез є складним та багатокроковим процесом. Він складається з двох стадій – світлової та темної. У свою чергу, в світловій стадії виділяють нециклічний та циклічний транспорт електронів, а також дві складові – фотосистему I та фотосистему II. Результатом світлової стадії є поява коферменту НАДФ, розклад води, виділення кисню та синтез нуклеотиду АТФ. Головним процесом, що відбувається в темній фазі, є цикл Кальвіна, в результаті якого відбувається фіксація діоксиду вуглецю, який у свою чергу перетворюється в цукрозу та крохмаль.

2. Існуючі моделі фотосинтезу слабо корельовані між собою і відображають окремі стадії цього процесу. З точки зору практичного застосування найбільш перспективною є модель фотосистеми II, яка розроблена на кафедрі біофізики біологічного факультету МДУ імені М.В. Ломоносова і гарно корелюється з методом ІФХ.

3. Крива ІФХ є достатньо інформативною для оцінки стану рослин, однак дані, отримані в різних дослідних центрах, показують неоднозначність тлумачення стану рослин за формою цієї кривої.

4. В Інституті кібернетики імені В.М. Глушкова НАН України створений прилад для експрес-діагностики стану рослин [18, 24], отримані патенти на оригінальні методики його застосування, які апробовані в закладах Національної академії аграрних наук України. Серед них методики ідентифікації бактеріозу, карбонного хлорозу, вірусної строкатості, керуванням штучним поливом тощо [25–27].

5. Спільне використання результатів моделювання процесу фотосинтезу й оцінки стану рослин методом ІФХ дозволить в експресному режимі оптимізувати внесення добрив, пестицидів; управляти штучним поливом; прогнозувати врожаї в умовах прецизійного землеробства.

1. *Биллч Г.Л.* Биология. Полный курс. В 3-х томах. Том 2. Ботаника. – М.: ООО Издательство "Оникс", 2005. – 544 с.
2. *Мусяченко М.М.* Фізіологія рослин: Підручник. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 192 с.
3. *Корнеев Д.Ю.* Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. – Киев: "Альтапрес", 2002. – 188 с.
4. <http://nts.sci-lib.com/article0005313.html>
5. <http://www.encyclopedia.com/doc/1O6-plastoquinone.html>
6. *Bassham J., Benson A., Calvin M.* The path of carbon in photosynthesis // *Biol. Chem.*, 1950. – N 185 (2). – P. 781 – 787.
7. <http://www.e-cell.org>
8. <http://creativecommons.org/licenses/GPL/2.0/>
9. *Gosta Pettersson and Ulf Ryde-Pettersson.* A mathematical model of the Calvin photosynthesis cycle // *Eur. Biochem.*, 1988. – **175**. – P. 661 – 672.
10. *Laisk A., Eichelmann H., Oja V., Eatherall A., Walker D.A.* A mathematical-model of the carbon metabolism in photosynthesis-difficulties in explaining oscillations by fructose 2,6-bisphosphate regulation // *Proc.R.Soc.London. B*, 1986. – **227**. – P. 281 – 302.

11. *Emily Wang, Yoichi Nakayama, Masaru Tomita.* Computer Modeling of Photosynthesis Using the E-CELL System // *Genome Informatics*, 2000. – **11**. – P. 458–459.
12. *Marcelo Shoey de Oliveira Massunaga, Carlos Eduardo Novo Gatts, Affonso Guido Gomes, and Helion Vargas.* A simple model for the dynamics of photosynthesis. *ANALYTICAL SCIENCES APRIL*, 2001. – **17** Special Issue, P. 29–30.
13. *Mark G. Poolman, David A. Fell and Simon Thomas.* Modelling photosynthesis and its control // *J. of Experimental Botany*, February 2000. – **51** GMP Special Issue, P. 319–328.
14. *Ризниченко Г.Ю.* Математические модели первичных процессов фотосинтеза. Итоги науки и техники. Серия Биофизика: М., 1991. – **31**. – 162 с.
15. *Лебедева Г.В., Беляева Н.Е., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б., Дёмин О.В.* Кинетическая модель фотосистемы II высших растений // *Журнал Физической химии*. – 2000. – № 74. – С. 1874–1883.
16. *Kautsky H., Hirsch A.* Chlorophyllfluoreszenz und Kohlensäureassimilation. Das Fluoreszenzverhalten grüner Pflanzen // *Biochem. Zeitschrift*, 1934. – N 274. – P. 423–434.
17. *Кочубей С.М.* Организация фотосинтетического аппарата высших растений. – Киев: „Альтерпрес”, 2001. – 204 с.
18. *Романов В.А., Галелюка И.Б., Сахаран Е.В.* Портативный флуориметр и особенности его применения // *Сенсорная электроника и микросистемные технологии*. – 2010. – **1** (7). – № 3. – С. 146–152.
19. *Сарахан Е.В.* Информационные технологии в прецизионном земледелии // *Комп'ютерні засоби, мережі та системи*. – 2010. – № 9. – С. 82 – 91.
20. *Weigel H.J.* The effect of high temperatures on leaf cells of valerianella // *Planta*. – 1983. – **159**. – P. 398–403.
21. *Shreiber V., Berry J.A.* Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus // *Planta*. – 1977. – **136**. – P. 233–238.
22. *Bilger H.W., Shreiber V. Longe O.L.* Determination of leaf heat resistance: comparative investigation of chlorophyll fluorescence changes and tissue necrosis methods // *Oecologia*. – 1984. – **63**. – N 2. – P. 256–262.
23. *Navaux M., Lannoye R.* In vivo chlorophyll fluorescence and delayed light emission as rapid screening techniques for stress tolerance in Crop plants // *Zeitschrift Pflanzenzucht*. – 1985. – Bd. 95. – S. 1–13.
24. *Romanov V., Sherer V., I. Galeluca I., Kachanovska M., Sarakhan Y., Skrypnyk O.* Smart Portable Fluorometer for Express-Diagnostics of Photosynthesis: Principles of Operation and Results of Experimental Researches // *Proceedings of the Fifth International Conference “Information Research and Applications” Varna, Bulgaria, 2007*. – **2**. – P. 399 – 403.
25. *Патент України на винахід № 82714.* „Спосіб ідентифікації бактеріозу рослин” // Китаєв О.І., Мовчан Я.І., Колесник Ю.С., Федак В.С. Бюл. № 9 від 12.05.2008.
26. *Патент України на винахід № 82894.* „Спосіб ідентифікації карбонатного хлорозу рослин” // Войтович І.Д., Китаєв О.І., Кондратенко П.В., Клочан П.С., Романов В.О., Федак В.С., Козак Н.І. Бюл. № 10 від 26.05.2008.
27. *Патент України на винахід № 83679.* „Спосіб ідентифікації вірусної строкатості рослин” // Войтович І.Д., Китаєв О.І., Міщенко Л.Т., Бублик М.О., Клочан П.С., Романов В.О., Федак В.С. Бюл. № 15 від 11.08.2008.

Получено 15.09.2010