Лекция 5. Фотосинтез растений: фотодыхание, C_3-, C_4- и CAM-типы фотосинтеза физиологическая регуляция и методы исследования

Кафедра биотехнологии, КазНУ имени аль-Фараби
проф. д.б.н. Кенжебаева С.С.

Цель лекции. Ожидаемые результаты обучения

Цель лекции

- Сформировать у студентов представление о биохимических механизмах фотодыхания, особенностях C_4- и CAM-фотосинтеза, физиологической регуляции фотосинтетической активности растений под влиянием факторов окружающей среды, а также современных методах исследования фотосинтеза.
- **Ожидаемые результаты обучения**

1. Объяснять биохимические механизмы фотодыхания, его связь с активностью RuBisCO и физиологическое значение.
2. Характеризовать особенности C_4- и CAM-фотосинтеза и их адаптивное значение.
3. Сравнивать механизмы фиксации CO_2 у C_3-, C_4- и CAM-растений.
4. Анализировать влияние освещённости, температуры, концентрации CO_2 и водообеспеченности на фотосинтетическую активность.
5. Объяснять механизмы устьичной и неустьичной регуляции фотосинтеза, а также фотозащитные реакции.
6. Характеризовать современные методы исследования фотосинтеза, включая газообменный анализ, флуоресценцию хлорофилла и определение фотосинтетических пигментов.

План лекции

1. Фотодыхание: биохимический механизм, основные этапы и физиологическое значение.
2. C_4-фотосинтез: первичная фиксация CO_2, цикл Хэтча–Слэка и особенности анатомии листа.
3. CAM-фотосинтез: суточная регуляция фиксации CO_2 и адаптация к засушливым условиям.
4. Сравнительная характеристика C_3-, C_4- и CAM-растений.
5. Физиологическая регуляция фотосинтеза: влияние внешних факторов и механизмы фотозащиты.
6. Показатели фотосинтетической активности: интенсивность фотосинтеза, устьичная проводимость, эффективность использования света.
7. Современные методы исследования фотосинтеза: газообменный анализ, флуоресценция хлорофилла и спектрофотометрическое определение пигментов.

1. Фотодыхание: понятие и причины возникновения

Фотодыхание (photorespiration) — светозависимый метаболический процесс, который начинается с оксигеназной реакции RuBisCO, когда фермент присоединяет к RuBP не CO_2, а O_2.

В результате образуется 2-фосфогликолат (2-PG), который не может непосредственно использоваться в цикле Кальвина–Бенсона и должен быть переработан через специальный фотодыхательный путь.

Фотодыхание сопровождается:

поглощением O_2 → выделением CO_2 → расходованием энергии → частичной потерей ранее фиксированного углерода.

Фотодыхание — не просто бесполезная потеря энергии. Оно является необходимым путём переработки токсичного 2-фосфогликолата и может участвовать в поддержании метаболического и редокс-баланса, особенно при стрессовых условиях.

Фотодыхание. Уравнения

RuBisCO + CO_2 → цикл Кальвина → фиксация углерода

но

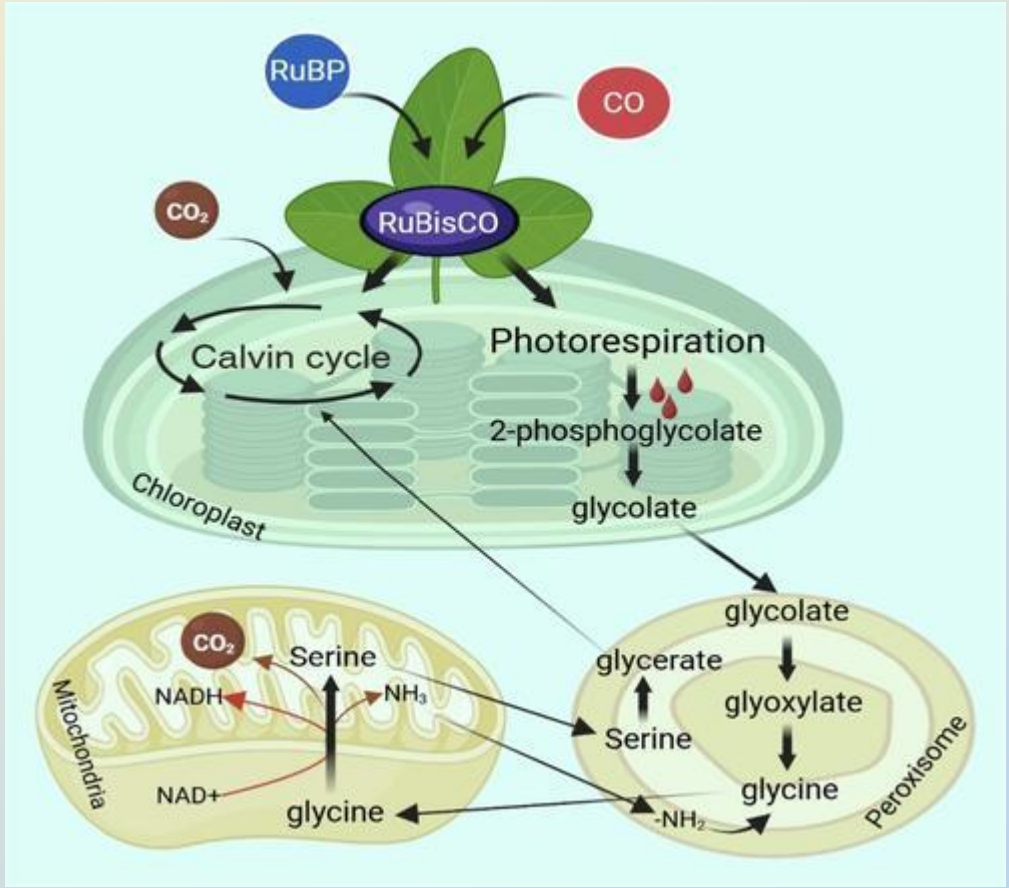
RuBisCO + O_2 → фотодыхание → частичная потеря ранее фиксированного углерода и расход энергии

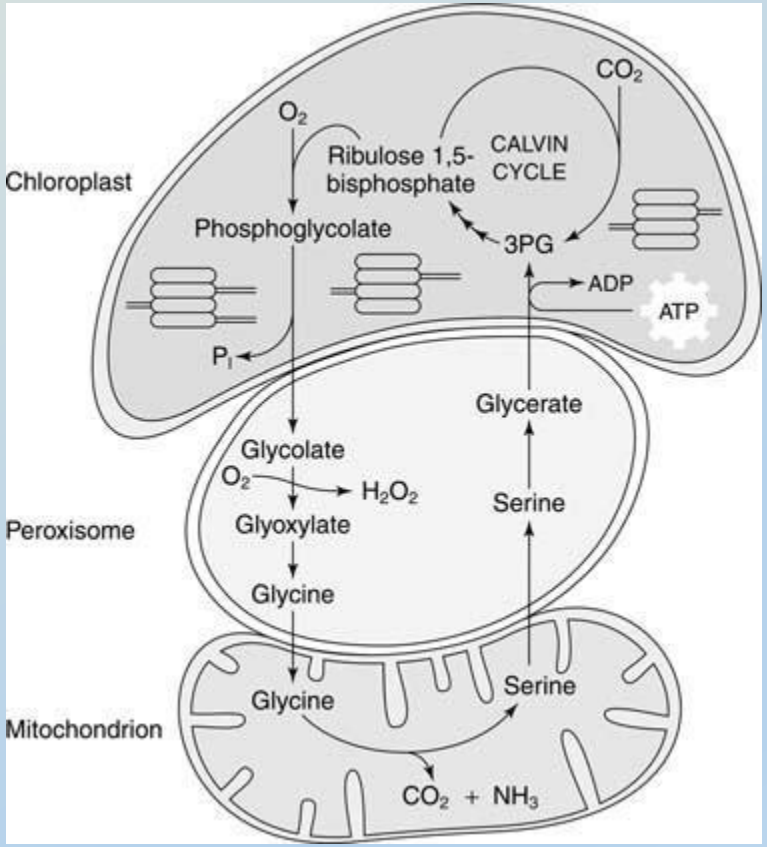
отсюда:

C_3 → выраженное фотодыхание
C_4 → **пространственное концентрирование CO_2 → снижение фотодыхания**
CAM → временное концентрирование CO_2 **+ экономия воды**

Это даст студентам не просто три отдельных типа фотосинтеза, а понимание зачем возникли C_4**- и CAM-механизмы**.

Схемы - Фотодыхание. Цикл Кальвина





Двойная активность RuBisCO

Полное название фермента:

RuBisCO — рибулозо-1,5-бисфосфат-карбоксилаза/оксигеназа.

Название отражает две конкурирующие реакции одного фермента.

Карбоксилазная активность

При присоединении CO_2:

RuBP (5C) + CO_2 → нестабильное соединение 6C → 2 × 3-PGA (3C)

Образуются две молекулы 3-фосфоглицерата, которые поступают в цикл Кальвина.

Это продуктивная реакция:

CO_2 → фиксация углерода → образование органических веществ.

Оксигеназная активность

При связывании RuBisCO с O_2:

RuBP (5C) + O_2 → 3-PGA (3C) + 2-фосфогликолат (2C)

Образуется только **одна молекула 3-PGA,** а второй продукт — **2-фосфогликолат** — необходимо переработать.

Именно эта реакция запускает фотодыхание.

RuBP + RuBisCO

↙ + CO_2 → 2 × 3-PGA → цикл Кальвина

↘ + O_2 → 3-PGA + 2-PG → фотодыхание

Факторы усиления фотодыхания?

Вероятность оксигеназной реакции возрастает при снижении отношения CO_2/O_2 около RuBisCO.

Особенно важны следующие условия:

Высокая температура. При повышении температуры специфичность RuBisCO к CO_2 относительно O_2 снижается; кроме того, физико-химические изменения доступности газов дополнительно благоприятствуют оксигенированию.

Водный дефицит. При засухе устьица закрываются → поступление CO_2 в лист уменьшается → внутреннее содержание CO_2 снижается → относительная вероятность оксигенирования RuBP возрастает.

Высокая освещённость в сочетании с ограничением CO_2 также создаёт условия, при которых фотодыхательный метаболизм становится особенно значимым.

Засуха → закрытие устьиц → ↓ CO_2 в листе → ↑ относительная оксигеназная активность RuBisCO → ↑ фотодыхание

Поэтому проблема фотодыхания особенно существенна для C_3-растений в жарких и сухих условиях.

2. Механизм фотодыхания

Почему необходимо перерабатывать 2-фосфогликолат?

После оксигенирования RuBP:

RuBP + O_2 → 3-PGA + 2-фосфогликолат

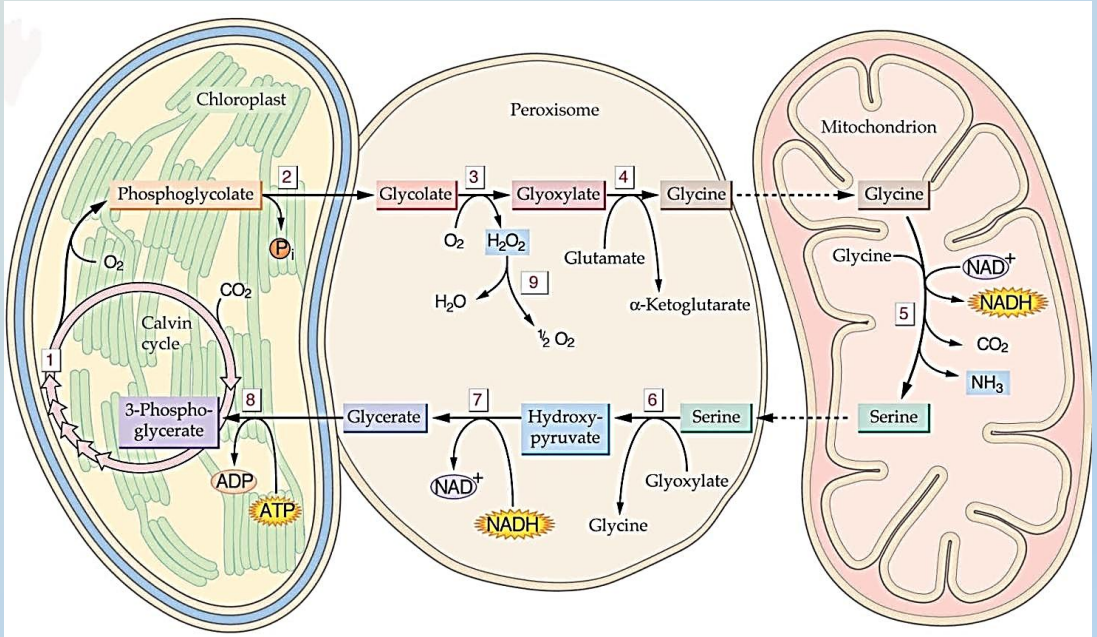
3-PGA может непосредственно вернуться в цикл Кальвина.

Но 2-фосфогликолат (2-PG) является нежелательным метаболитом: его накопление нарушает работу фотосинтетического метаболизма, поэтому растение должно быстро его переработать.

Для этого существует фотодыхательный C_2-цикл, или гликолатный путь.

Его особенность — последовательное участие трёх органелл:

ХЛОРОПЛАСТ → ПЕРОКСИСОМА → МИТОХОНДРИЯ → ПЕРОКСИСОМА → ХЛОРОПЛАСТ



Реакции - Хлоропласт → пероксисома

Хлоропласт → пероксисома

В хлоопласте:
2-фосфогликолат → гликолат
Гликолат транспортируется в пероксисому.
В пероксисоме:
гликолат → глиоксилат → глицин
При окислении гликолата образуется H_2O_2, поэтому здесь особенно важна каталаза (CAT):
$2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$
Это хороший момент для связи фотосинтеза с уже знакомой студентам антиоксидантной системой растения.

Реакции - Пероксисома → митохондрия

Образовавшийся глицин поступает в митохондрию.

Здесь происходит один из ключевых этапов фотодыхания:

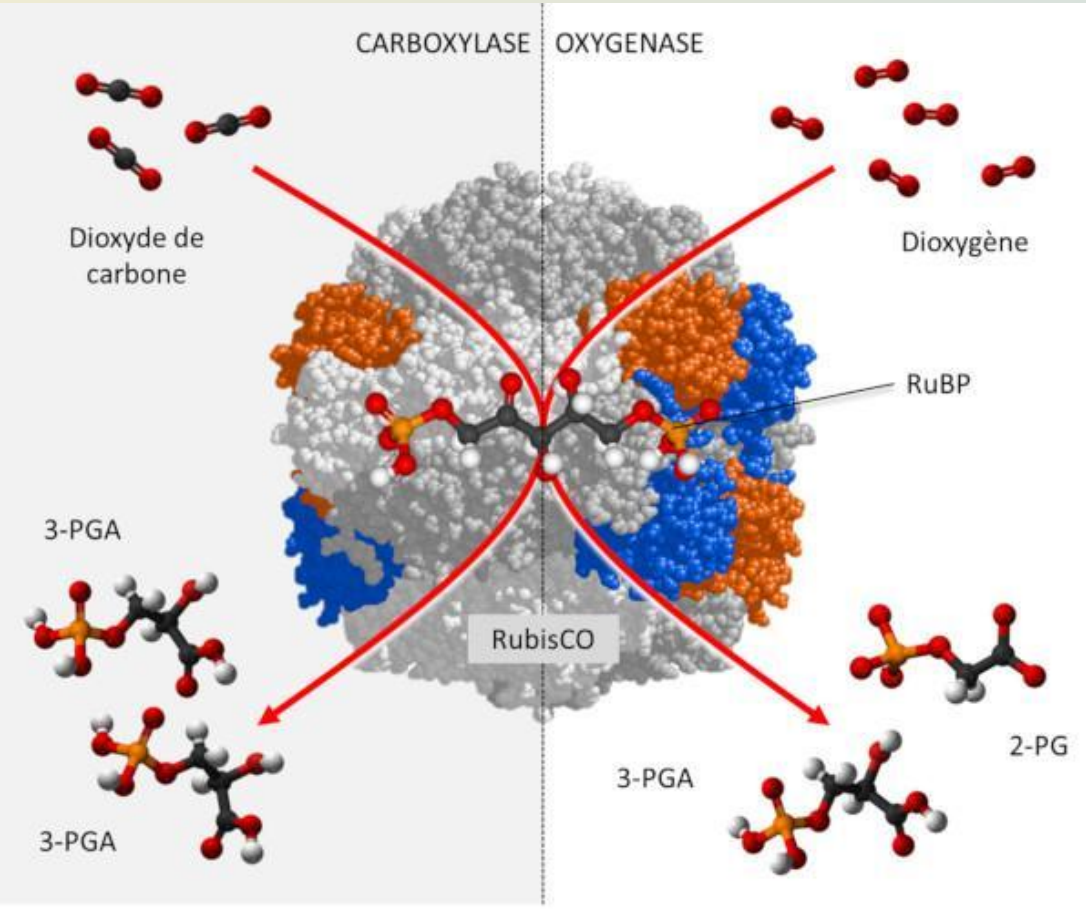
2 глицина → серин + CO_2 + NH_3

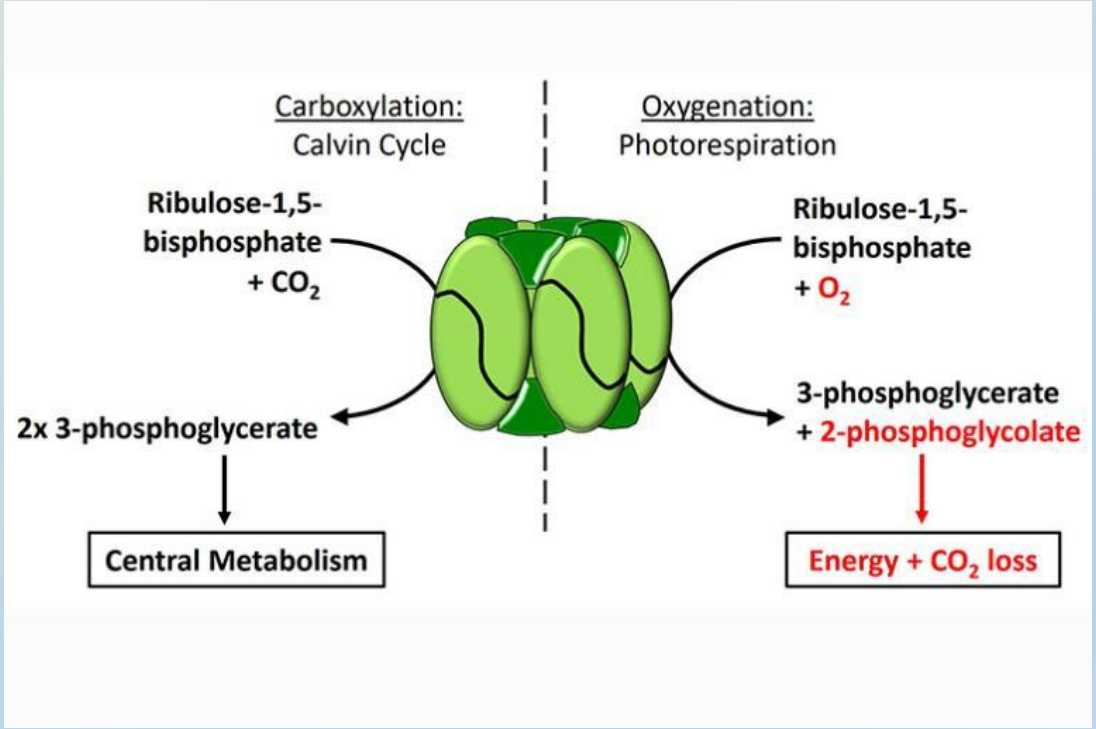
Именно на этом этапе происходит потеря части ранее фиксированного углерода в виде CO_2.

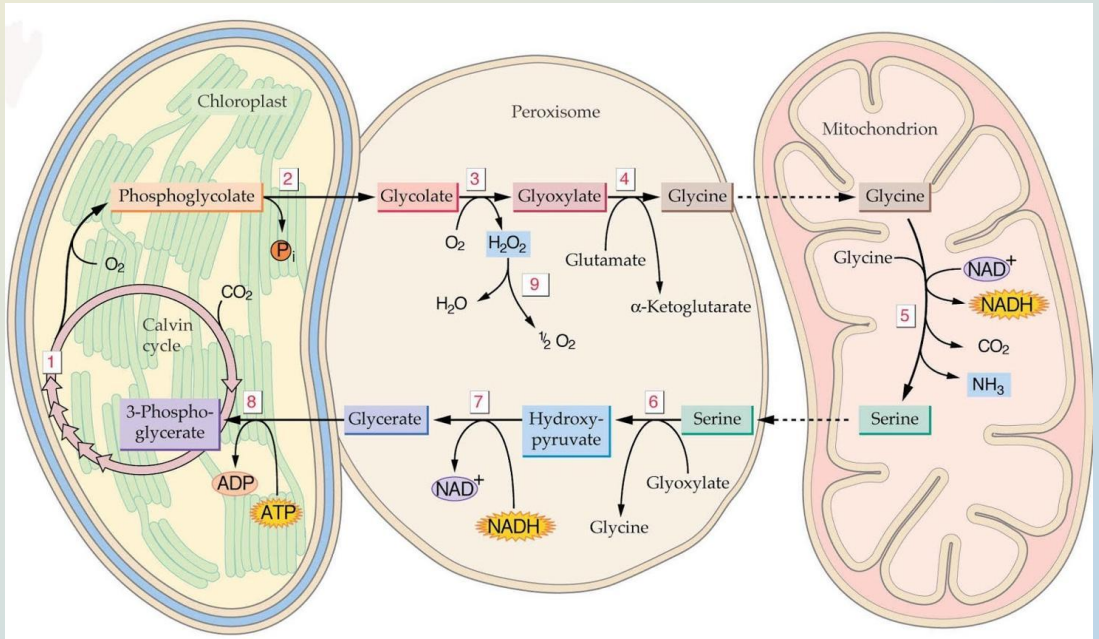
Одновременно высвобождается азот в форме аммиака/аммония, который растение должно повторно ассимилировать, что также требует энергетических затрат.

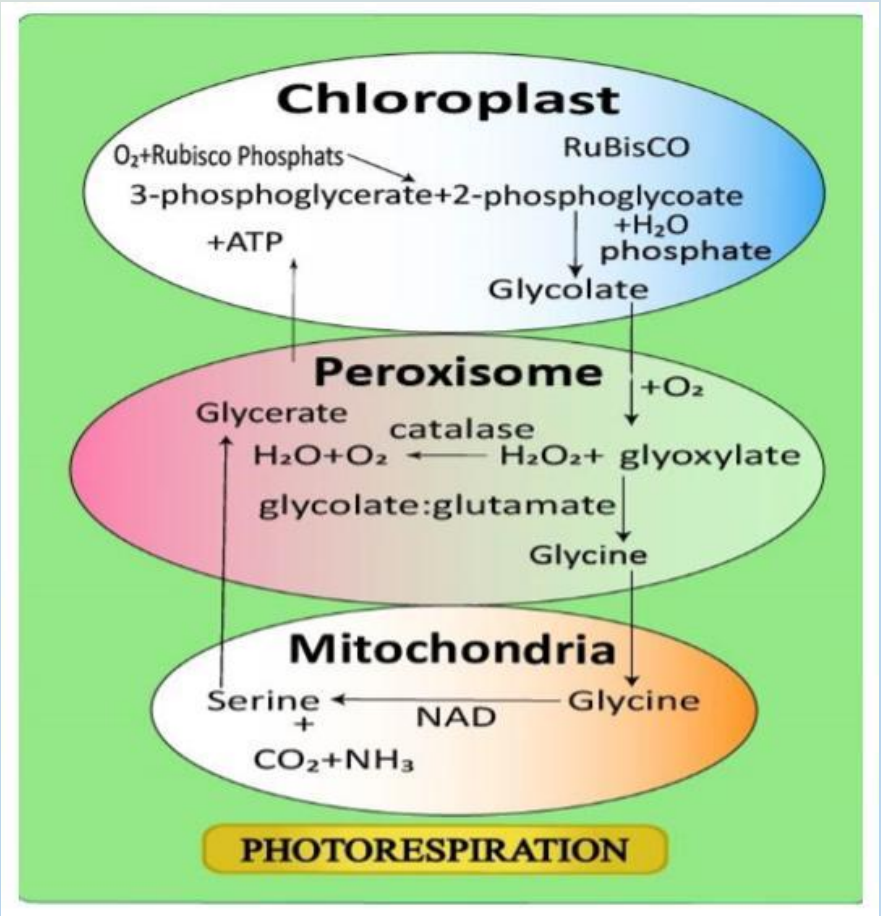
Это принципиально важно:

CO_2 фотодыхания выделяется главным образом в митохондрии, а не непосредственно в реакции RuBisCO.


CARBOXYLASE
OXYGENASE
Dioxyde de carbone
Dioxygène
RuBP
3-PGA
RubisCO
3-PGA
3-PGA
2-PG


Carboxylation:
Calvin Cycle
Oxygenation:
Photorespiration
Ribulose-1,5-bisphosphate + CO_2
Ribulose-1,5-bisphosphate + O_2
2x 3-phosphoglycerate
3-phosphoglycerate + 2-phosphoglycolate
Central Metabolism
Energy + CO_2 loss


Chloroplast
Peroxisome
Mitochondrion
Phosphoglycolate
Glycolate
Glyoxylate
Glycine
Glycine
Glycine
Serine
Serine
Hydroxy-pyruvate
Glycerate
3-Phospho-glycerate
Calvin cycle
O2
CO2
Pi
H2O2
H2O
½ O2
Glutamate
α-Ketoglutarate
NAD+
NADH
CO2
NH3
ADP
ATP
1
2
3
4
5
6
7
8
9


Chloroplast
O2+Rubisco Phosphats
RuBisCO
3-phosphoglycerate+2-phosphoglycoate
+ATP
+H2O
phosphate
Glycolate
Peroxisome
+O2
Glycerate
catalase
H2O+O2
H2O2+ glyoxylate
glycolate:glutamate
Glycine
Mitochondria
Serine
NAD
Glycine
+
CO2+NH3
PHOTORESPIRATION

Возврат углерода в цикл Кальвина

Серин из митохондрии возвращается в пероксисому, где последовательно превращается в соединения, приводящие к образованию глицерата.

Глицерат транспортируется обратно в хлоропласт.

Здесь:

глицерат + ATP → 3-фосфоглицерат (3-PGA)

3-PGA вновь поступает в цикл Кальвина–Бенсона.

Таким образом, фотодыхательный путь позволяет спасти значительную часть углерода, содержащегося в 2-фосфогликолате, и вернуть его в фотосинтетический метаболизм.

Схема всего пути фотодыхания

Хлоропласт
2-PG → гликолат
↓
Пероксисома
гликолат → глиоксилат → глицин
↓
Митохондрия
2 глицина → серин + CO_2 + NH_3
↓
Пероксисома
серин → … → глицерат
↓
Хлоропласт
глицерат + ATP → 3-PGA
↓
цикл Кальвина

Почему фотодыхание снижает эффективность фотосинтеза?

При фотодыхании возникают несколько видов затрат:

1. Потеря углерода: часть ранее фиксированного углерода высвобождается как CO_2.

2. Энергетические затраты: необходимы ATP и восстановительные эквиваленты для восстановления метаболитов и возврата углерода в цикл Кальвина.

3. Потеря и повторная ассимиляция азота: высвобождающийся NH_3/NH_4^+ необходимо вновь включать в органические соединения, что также требует энергии.

Поэтому в сравнении с карбоксилированием:

RuBisCO + CO_2 → эффективная фиксация C

но

RuBisCO + O_2 → фотодыхание → расход энергии + выделение CO_2 → снижение чистой фиксации C

Итог

Логическая схема:

Высокая температура / засуха → закрытие устьиц → ↓ CO_2 → ↑ оксигенирование RuBP → образование 2-PG → фотодыхание → частичная потеря CO_2 + расход энергии

И здесь возникает естественный вопрос:

Как растение может уменьшить оксигеназную активность RuBisCO?

C_3 → RuBisCO непосредственно фиксирует атмосферный CO_2

C_4 → концентрирует CO_2 около RuBisCO пространственно

CAM → разделяет первичную фиксацию CO_2 и цикл Кальвина во времени.

3. C_4-фотосинтез: пространственное концентрирование CO_2. Общая характеристика C_4-фотосинтеза

C_4-фотосинтез — путь ассимиляции углерода, при котором CO_2 первоначально фиксируется в клетках мезофилла с образованием четырёхуглеродных соединений, а затем транспортируется в клетки обкладки проводящих пучков, где CO_2 высвобождается и поступает в цикл Кальвина–Бенсона.

Основная функция C_4-механизма:

повысить концентрацию CO_2 около RuBisCO → подавить оксигеназную активность RuBisCO → уменьшить фотодыхание.

Типичные C_4-растения: кукуруза, сорго, сахарный тростник, просо.

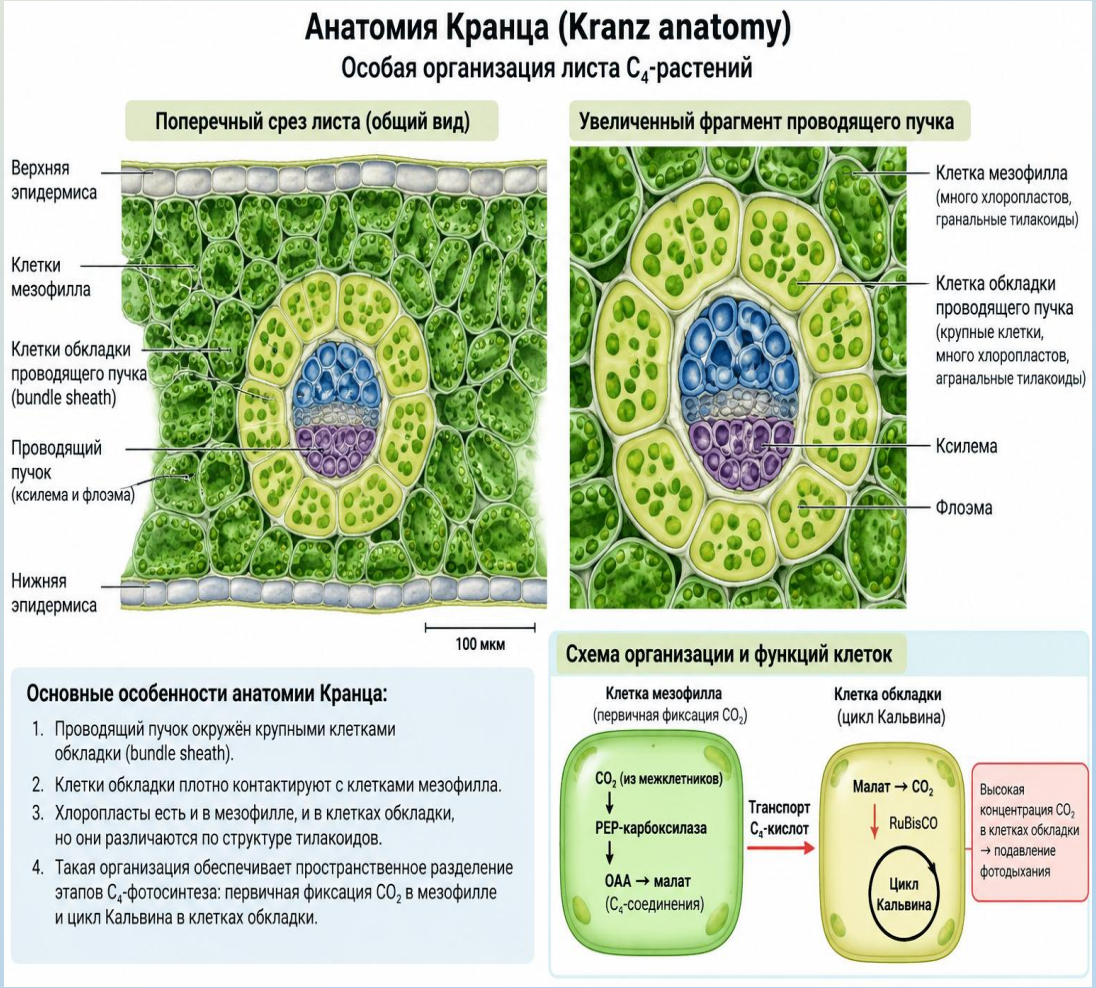
Анатомия Кранца

Для большинства C_4-растений характерна особая организация листа — Kranz anatomy (кранц-анатомия).

Проводящий пучок окружён крупными клетками обкладки проводящего пучка, а вокруг них располагаются клетки мезофилла.

Система:

атмосферный CO_2 → мезофилл → C_4-кислоты → клетки обкладки → CO_2 → RuBisCO → цикл Кальвина



Первичная фиксация CO_2 в клетках мезофилла

В клетках мезофилла CO_2 превращается в HCO_3^-, который используется PEP-карбоксилазой (PEPC).

Первичный акцептор:

фосфоенолпируват (PEP, 3C)

Реакция:

PEP (3C) + HCO_3^- → оксалоацетат (OAA, 4C)

- Первым стабильным продуктом является оксалоацетат — четырёхуглеродное соединение, отсюда название C_4-фотосинтез.
- OAA далее обычно превращается в малат или аспартат.
- Важный момент: PEP-карбоксилаза не обладает оксигеназной активностью RuBisCO и эффективно осуществляет первичную фиксацию неорганического углерода.

Перенос CO_2 к RuBisCO

C_4-соединения транспортируются:

мезофилл → клетки обкладки проводящих пучков

Там происходит их декарбоксилирование:

C_4-кислота → C_3-соединение + CO_2

Высвобождающийся CO_2 создаёт локально высокую его концентрацию вокруг RuBisCO.

Далее:

CO_2 + RuBP → цикл Кальвина–Бенсона

То есть сам цикл Кальвина у C_4-растений никуда не исчезает. C_4-путь фактически работает как CO_2-концентрирующий механизм перед RuBisCO.

RuBisCO → цикл Кальвина

Клетка мезофилла

CO_2 → HCO_3^-
↓
PEP + HCO_3^-
PEP-карбоксилаза
↓
OAA → малат/аспартат
↓ транспорт

Клетка обкладки

C_4-кислота
↓ декарбоксилирование
↑ CO_2
↓

Возврат C_3-соединения

После декарбоксилирования остаётся C_3-соединение, например **пируват**, которое возвращается в клетки мезофилла.

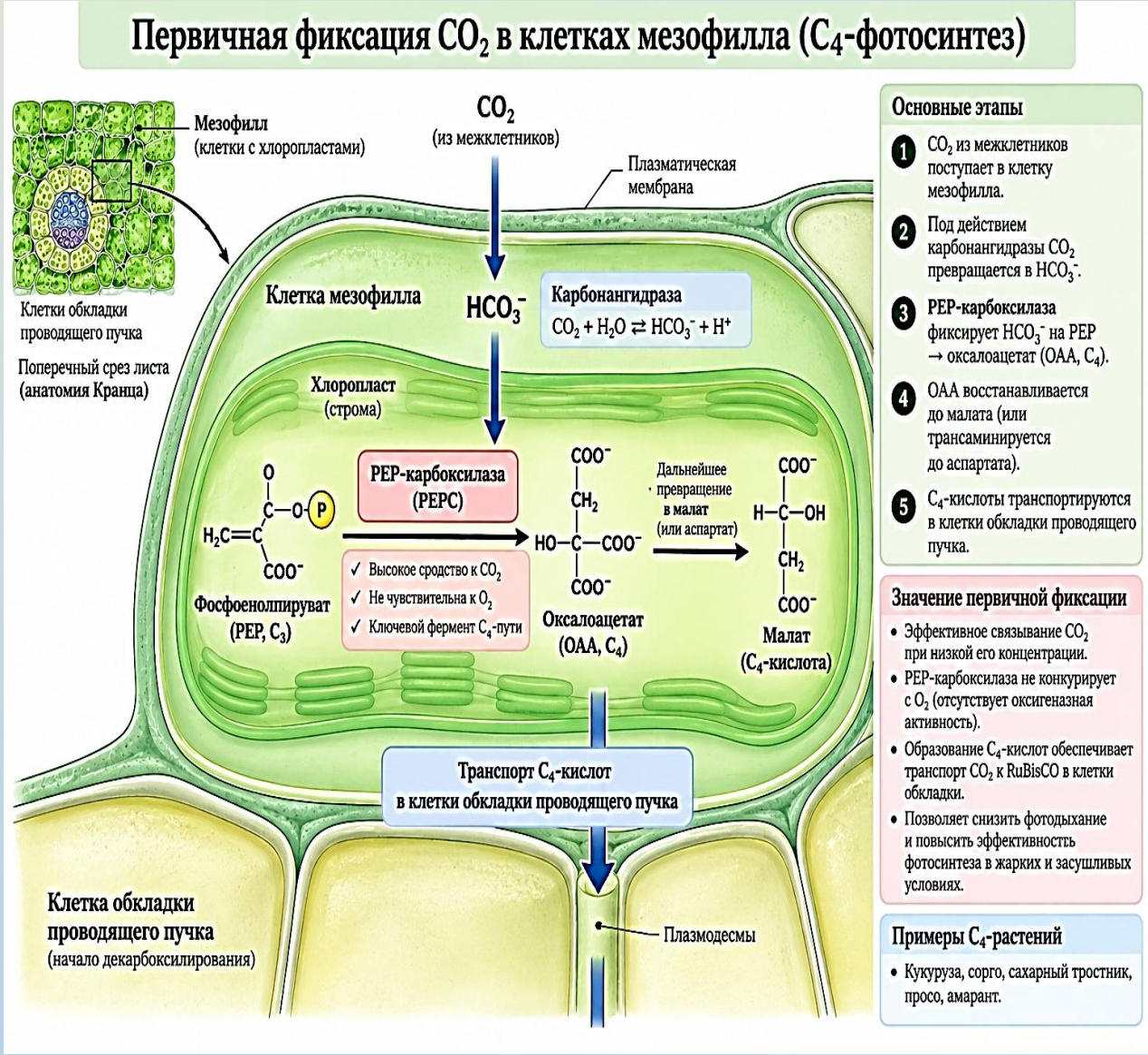
Там с затратой энергии регенерируется PEP:

пируват → PEP

После этого новый CO_2 снова может быть зафиксирован.

Поэтому C_4-путь требует дополнительных энергетических затрат по сравнению с C_3-фотосинтезом.

Однако при высокой температуре, интенсивном освещении и ограничении воды эти затраты могут компенсироваться преимуществом значительно сниженного фотодыхания.



4. CAM-фотосинтез: разделение во времени

- CAM — Crassulacean Acid Metabolism, кислотный метаболизм толстянковых — механизм концентрирования CO_2, при котором первичная фиксация CO_2 и его использование **в цикле Кальвина разделены во времени.**
- CAM особенно характерен для растений, приспособленных к условиям дефицита воды.

Примеры:

кактусы, агава, ананас, многие орхидеи и суккуленты.

Главная стратегия:

Ночью — устьица открыты, CO_2 фиксируется.
Днём — устьица преимущественно закрыты, запасённый углерод используется для фотосинтеза.

CAM: что происходит ночью?
CAM: что происходит днём?

Ночью температура ниже и влажность воздуха обычно выше, поэтому открытие устьиц приводит к меньшей потере воды.

Устьица открываются → CO_2 поступает в лист.

Далее работает PEP-карбоксилаза:

PEP + HCO_3^- → OAA

OAA превращается в малат, который преимущественно накапливается в вакуоли в форме яблочной кислоты.

Таким образом:

НОЧЬ

CO_2 → HCO_3^- → PEP
↓ PEP-карбоксилаза
OAA → малат
↓
вакуоль — накопление органических кислот

Днём:

устьица преимущественно закрыты → потеря воды резко ограничивается.

Накопленный ночью малат выходит из вакуоли и декарбоксилируется:

малат → CO_2 + C_3-соединение

Высвобождающийся CO_2 повышает его концентрацию внутри фотосинтезирующей клетки.

Затем:

CO_2 → RuBisCO → цикл Кальвина–Бенсона

ATP и NADPH для цикла Кальвина в дневное время поступают из световых реакций фотосинтеза.

Схема. НОЧЬ.

Устьица

открыты
↓
CO_2 → PEPC → OAA → малат
↓
хранение в вакуоли

ДЕНЬ . Устьица закрыты
↓
малат → CO_2
↓
RuBisCO
↓
цикл Кальвина

Главное различие C_4 и CAM

Характеристика	C_4	CAM
Основная стратегия	**Пространственное разделение**	**Временное разделение**
Первичная фиксация CO_2	**PEPC**	**PEPC**
Первичный акцептор	**PEP**	**PEP**
Первый продукт	**OAA (4C)**	**OAA (4C)**
Цикл Кальвина	**Клетки обкладки**	**В тех же фотосинтезирующих клетках, преимущественно днём**
Первичная фиксация CO_2	**Днём**	**Преимущественно ночью**
Устьица	**Обычно открыты днём**	**Открыты преимущественно ночью**
Концентрирование CO_2 около RuBisCO	**Да**	**Да**
Фотодыхание	**Сильно снижено**	**Снижено**
Главное преимущество	**Высокая эффективность в жарких, ярко освещённых условиях**	**Очень высокая экономия воды**
Примеры	**Кукуруза, сорго, сахарный тростник**	**Кактусы, агава, ананас**

$C_3 \rightarrow C_4 \rightarrow$ CAM

Вся эволюционная логика раздела:

C_3:
CO_2 → RuBisCO → цикл Кальвина
→ при низком CO_2/высокой температуре усиливается фотодыхание

C_4:
CO_2 → PEPC в мезофилле → C_4-кислоты → клетки обкладки → ↑CO_2 → RuBisCO
→ пространственное разделение

CAM:
ночь: CO_2 → PEPC → малат → вакуоль
день: малат → ↑CO_2 → RuBisCO → цикл Кальвина
→ временное разделение

Формулировка:

C_4 решает проблему фотодыхания пространством, CAM — временем.

C_4 и CAM не заменяют цикл Кальвина–Бенсона. Они создают дополнительный механизм концентрирования CO_2 около RuBisCO, после чего CO_2 всё равно фиксируется в цикле Кальвина.

1. Факторы, влияющие на интенсивность фотосинтеза

Фотосинтез определяется взаимодействием внешних и внутренних факторов.

К основным внешним факторам относятся:

интенсивность и спектральный состав света, концентрация CO_2, температура, обеспеченность водой и минеральное питание. **Внутренние факторы** — содержание хлорофилла, состояние фотосистем, активность RuBisCO, устьичная проводимость, возраст и физиологическое состояние листа.

Ззаконом лимитирующего фактора:

скорость фотосинтеза ограничивается тем фактором, который в данный момент находится в наибольшем дефиците. Поэтому увеличение освещённости уже не повышает фотосинтез, если, например, лимитирующим становится CO_2 или вода.

2. Фотосинтез и продуктивность растений

Фотосинтез является основным источником органического вещества для формирования биомассы и урожая. Однако урожай зависит не только от максимальной скорости фотосинтеза отдельного листа, но и от площади и продолжительности функционирования листового аппарата, распределения ассимилятов между органами и устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессам.

Фиксация CO_2 → триозофосфаты → сахароза/крахмал → транспорт ассимилятов → рост органов → формирование урожая

Для зерновых это связано с системой source–sink:

Лист (source, источник) → сахароза → флоэма → зерно (sink, акцептор).

Связь между молекулярным механизмом фотосинтеза и продуктивностью сельскохозяйственных растений.

СВЕТ
↓
Хлорофилл → PSII → фотолиз H_2O → электрон-транспортная цепь → PSI
↓
ATP + NADPH
↓
Цикл Кальвина–Бенсона
↓
CO_2 → G3P → углеводы → биомасса → урожай

RuBisCO + O_2 → фотодыхание

и далее:

C_4 — пространственное концентрирование CO_2
CAM — временное концентрирование CO_2

Таким образом, фиксация углерода → адаптация → продуктивность растения.

Основные методы исследования фотосинтеза

Методы исследования фотосинтеза позволяют оценивать интенсивность ассимиляции CO_2, эффективность световых реакций и функциональное состояние фотосинтетического аппарата растений.

Метод	Основные показатели	Физиологическое значение
Газообменный анализ	Pn (A), Gs, Ci, E	Интенсивность фотосинтеза, устьичная проводимость, транспирация
Флуоресценция хлорофилла a	Fv/Fm, ΦPSII, NPQ	Фотохимическая эффективность PSII и фотозащита
Спектрофотометрия пигментов	Хлорофиллы a, b; каротиноиды	Содержание пигментов и состояние фотосинтетического аппарата
Измерение выделения O_2	Скорость выделения кислорода	Оценка кислородвыделяющей активности фотосинтеза
Спектральные методы	NDVI, PRI, отражательная способность	Косвенная оценка состояния растений и фотосинтетической активности

Современные приборы и показатели фотосинтетической активности

Газоанализаторы (LI-6800, CIRAS)

- Измеряют ассимиляцию CO_2, устьичную проводимость, межклеточную концентрацию CO_2 и транспирацию.

Флуориметры (MINI-PAM, PAM-2500)

- Определяют Fv/Fm, ΦPSII и NPQ для оценки фотохимической активности и фотозащиты.

Спектрофотометры

- Используются для количественного определения хлорофиллов и каротиноидов.

Спектральные системы фенотипирования

- Позволяют неразрушающим способом оценивать пигментный статус и косвенные признаки фотосинтетической активности.

- *Главный вывод: сочетание газообменного анализа, флуоресценции хлорофилла и определения пигментов обеспечивает более полную оценку фотосинтетической активности, чем использование одного метода.*

Заключение

Основные выводы лекции

- 1. Фотодыхание связано с оксигеназной активностью RuBisCO и представляет собой метаболический процесс с участием хлоропластов, пероксисом и митохондрий.
- 2. C_4-фотосинтез обеспечивает пространственное разделение первичной фиксации CO_2 и цикла Кальвина–Бенсона, повышая эффективность ассимиляции углерода при высокой температуре и интенсивном освещении.
- 3. CAM-фотосинтез характеризуется временным разделением фиксации CO_2 и его последующей ассимиляции, способствуя экономному использованию воды в засушливых условиях.
- 4. Физиологическая регуляция фотосинтеза определяется взаимодействием внутренних механизмов растений и факторов окружающей среды: света, температуры, концентрации CO_2 и водообеспеченности.
- 5. Фотозащитные механизмы, включая нефотохимическое тушение флуоресценции (NPQ), способствуют рассеиванию избыточной энергии возбуждения и защите фотосинтетического аппарата.
- 6. Современные методы исследования — газообменный анализ, флуоресценция хлорофилла и спектрофотометрия пигментов — позволяют комплексно оценивать фотосинтетическую активность и функциональное состояние растений.

Главный вывод: фотосинтез представляет собой динамически регулируемый процесс, эффективность которого определяется особенностями ассимиляции CO_2, механизмами фотозащиты и адаптацией растений к условиям окружающей среды.

Контрольные вопросы

1. Что такое фотодыхание и какова роль оксигеназной активности RuBisCO?
2. Какие органеллы участвуют в фотодыхательном цикле?
3. Каковы физиологическое значение и энергетические затраты фотодыхания?
4. В чём заключаются особенности C_4-фотосинтеза и цикла Хэтча–Слэка?
5. Какую роль выполняют PEP-карбоксилаза и клетки обкладки проводящих пучков у C_4-растений?
6. В чём особенности CAM-фотосинтеза и его суточной регуляции?
7. Каковы основные различия между C_3-, C_4- и CAM-растениями?
8. Как свет, температура и концентрация CO_2 влияют на интенсивность фотосинтеза?
9. Как водный дефицит регулирует фотосинтез через устьичные и неустьичные механизмы?
10. Что такое фотозащита и какую роль играет нефотохимическое тушение (NPQ)?
11. Какие физиологические показатели определяют методом газообменного анализа?
12. Что характеризуют параметры Fv/Fm, ΦPSII и NPQ?
13. Какие методы применяют для определения содержания фотосинтетических пигментов?
14. Каковы преимущества комплексного применения газообменного анализа и флуоресценции хлорофилла?

Рекомендуемая литература

Основная литература

- 1. Taiz L., Møller I.M., Murphy A., Zeiger E. Plant Physiology and Development. 7th ed. Oxford University Press, 2022.
- 2. Buchanan B.B., Gruissem W., Jones R.L. (Eds.). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. 2nd ed. Wiley Blackwell, 2015.
- 3. Blankenship R.E. Molecular Mechanisms of Photosynthesis. 3rd ed. Wiley Blackwell, 2021.

Дополнительная научная литература

- 4. Bauwe H., Hagemann M., Fernie A.R. Photorespiration: players, partners and origin. Trends in Plant Science. 2010, 15, 330–336. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.03.006
- 5. Sage R.F., Sage T.L., Kocacinar F. Photorespiration and the evolution of C_4 photosynthesis. Annual Review of Plant Biology. 2012, 63, 19–47. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105511
- 6. Borland A.M., Hartwell J., Weston D.J., et al. Engineering crassulacean acid metabolism to improve water-use efficiency. Trends in Plant Science. 2014, 19, 327–338. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.01.006
- 7. Murchie E.H., Lawson T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. Journal of Experimental Botany. 2013, 64, 3983–3998. https://doi.org/10.1093/jxb/ert208
- 8. Long S.P., Bernacchi C.J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. Journal of Experimental Botany. 2003, 54, 2393–2401. https://doi.org/10.1093/jxb/erg262