

УДК 581.1

СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ МУСОННОГО ТРОПИЧЕСКОГО ЛЕСА В РАЗНЫЕ СЕЗОНЫ ГОДА

^{1,2,3}Евдокимова Е.В., ^{2,3}Новичонок А.О., ²Марковская Е.Ф.

¹ФГБУН «Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук», Петрозаводск, e-mail: evdokimova1@inbox.ru;

²ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет», Петрозаводск;

³Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр, Хошимин

Проведено исследование динамики фотосинтетических пигментов в листьях растений двух жизненных форм (лиана и дерево), произрастающих под пологом муссонного тропического леса. Показано, что основным фактором, определяющим развитие растений на начальных этапах онтогенеза независимо от сезона, является свет. Не было обнаружено разницы в содержании фотосинтетических пигментов между лианами и деревьями как в сухой, так и во влажный сезоны. В то же время в зависимости от реакции растений на изменение гидрологических условий, выделено две группы растений – лабильных и стабильных типов растений, что не зависит от жизненной формы, а определяется их исходной стратегией. Высказана гипотеза, что во время влажного сезона снижается нагрузка на антиоксидантные системы, что может быть причиной увеличения содержания хлорофилла а и эффективности фотохимических реакций фотосинтеза.

Ключевые слова: хлорофилл, каротиноиды, лиана, дерево, сезонная динамика, сухой сезон, влажный сезон, муссонный тропический лес

CONTENT OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN LEAVES OF PLANTS GROWING IN MONSOON TROPICAL FOREST IN DIFFERENT SEASONS OF THE YEAR

^{1,2,3}Evdokimova E.V., ^{2,3}Novichonok A.O., ²Markovskaya E.F.

¹Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, e-mail: evdokimova1@inbox.ru;

²Petrozavodsk state university, Petrosavodsk;

³Russian-Vietnamese Science and Technological Tropical Centre, Ho Chi Minh City

A study of dynamics content of the photosynthetic pigments (chlorophyll and carotenoids) in leaves of plants of two life form (climber and tree), growing under the canopy of monsoon tropical forest was studied. The main factor determining the growth the plants in the early stages of ontogeny regardless of the season is light. There is no different in the content of photosynthetic pigments between the climbers and trees, both in the dry and wet seasons. However depending on the response of plant to water conditions change the study plants were divided into two groups: labile and stabile types of plants. This types of plants are determined by the original the strategy and not depend on the form of life.

Keywords: chlorophyll, carotenoids, climber, trees, seasonal dynamics, dry season, wet season, monsoonal tropical forest

В муссонных тропических лесах Вьетнама четко выделяются два сезона: влажный и сухой. Во время влажного сезона выпадает до 85% годовой суммы осадков [2]. Такие резкие вариации климатических условий в течение года приводят к необходимости растений адаптироваться к изменению условий произрастания. Изменение гидрологических условий в течение года вызывает изменения в количестве и составе фотосинтетических пигментов [9], которые влияют на фотосинтетические свойства и, следовательно, на накопление биомассы растений.

Однако эта сезонная контрастность в условиях водного режима не оказывает большого влияния на условия освещенности под пологом леса. Виды, растущие в этих затененных условиях, относятся к разным жизненным формам и их можно разделить на две основные группы: одни находятся

в этих условиях в течение всего онтогенеза, а другие – только на ранних этапах.

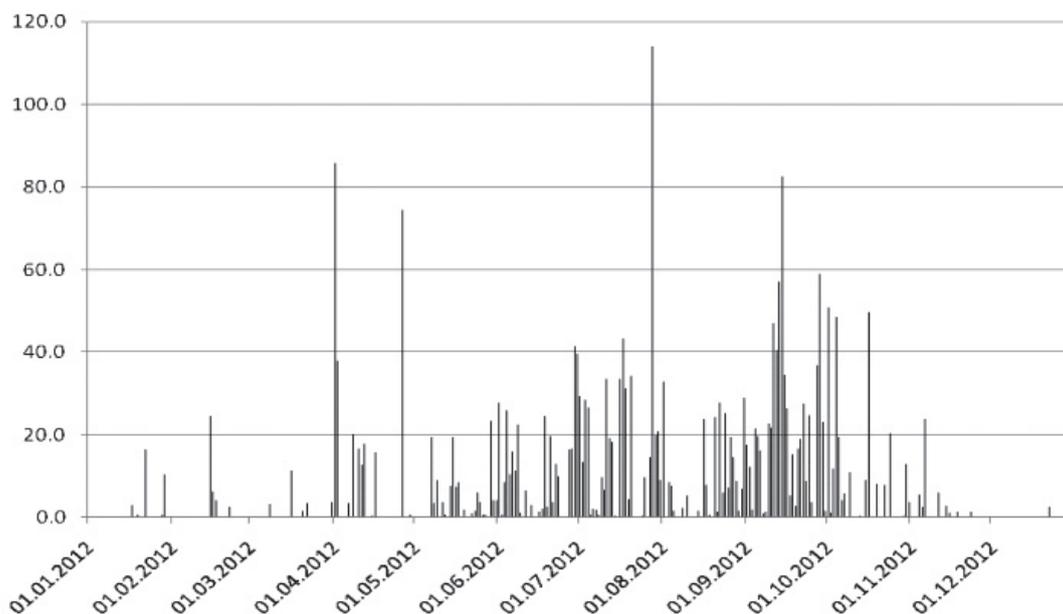
Таким образом, на начальных этапах онтогенеза растениям тропического леса необходимо адаптироваться одновременно к двум стрессовым факторам: низкой освещенности и изменению гидрологических условий в течение года. Вопрос о путях адаптации в условиях сезонного изменения климата тропического леса остается открытым и, прежде всего, это касается фотосинтетического аппарата. Вклад видов в общий годичный углеродный баланс будет определяться их функциональной активностью в разные сезоны года.

Целью нашей работы было сравнительное изучение сезонной динамики содержания фотосинтетических пигментов в листьях растений разных жизненных форм, произрастающих под пологом тропического леса.

Материал и методы исследования

Исследование было проведено в южном Вьетнаме в национальном парке «Кат Тиен» (11° с.ш., 107° в.д.). Территория Вьетнама согласно классификации климатов Б.П. Алисова (классификация по режиму циркуляции воздушных масс – см. [Хромов, Петросянец, 2001])

относится к субэкваториальному климату (климат экваториальных муссонов). Во время влажного сезона, длящегося с мая по октябрь, выпадет до 85% годовой нормы осадков (рисунок). Среднегодовая температура воздуха составляет 26,4°C [2]. Освещенность под пологом леса на высоте 1 м составляет менее 1% от освещенности открытого места.



Сезонная динамика суммарных осадков (мм*сут⁻¹) в национальном парке «Кат Тиен» в 2012 г.

Объектами исследования были растения двух разных жизненных форм:

– деревья: *Lagerstroemia calyculata* Kurz. (*Lythraceae*) – подрост верхнего яруса, *Pterospermum sp.* (*Sterculiaceae*) – подрост второго-третьего яруса, *Phyllanthus sp.* (*Euphorbiaceae*) – вид нижнего яруса;

– лианы: *Ancistrocladus tectorius* (LOUR.) MERR. (*Ancistrocladaceae*), *Dalbergia sp.* (*Fabaceae*), *Calamus sp.* (*Arecaceae*). *Ancistrocladus tectorius* и *Dalbergia sp.* могут достигать высоты деревьев второго подъяруса, *Calamus sp.* выносит крону на высоту крон деревьев третьего и четвертого подъярусов (Кузнецов, 2003).

Содержание фотосинтетических пигментов определяли один раз в месяц в течение влажного (август – сентябрь 2011 г.) и сухого (декабрь – март 2011–2012 гг.) сезонов. Пробы листьев брали с 3 растений (по 5 листьев с каждого растения) из средней части кроны в 11–12 ч (местное время). Образцы помещали в темные полиэтиленовые пакеты со льдом и доставляли в лабораторию. Анализ проводили в день сбора. Пигменты экстрагировали 96% этанолом. Оптическую плотность экстракта определяли на спектрофотометре (APEL, PD-303, Япония). Содержание пигментов рассчитывали по формулам, представленным в работе Wintermans и De Motts [12]. Размер светособирающего комплекса (ССК) был рассчитан с предположением, что весь хлорофилл *b* входит в ССК и соотношение ХЛ *a/b* в ССК равно 1,2 [8]. Для каждого показателя фотосинтетического аппарата было рассчитано среднее арифметическое значение для каждого сезона. Данные обработаны с помощью дисперсионного анализа с использованием программы STATISTICA [2].

Результаты исследования и их обсуждение

Проведенные исследования по содержанию пигментов показали, что содержание суммы хлорофиллов варьируется у всех исследованных видов в сухой сезон от 7,0 мг/г (*Pterospermum sp.*) до 10,2 мг/г (*Dalbergia sp.*); во влажный сезон диапазон варьирования составляет от 7,8 мг/г (*Calamus sp.*) до 12,5 мг/г (*Dalbergia sp.*). Изменения в содержании каротиноидов составляют в сухой сезон от 0,9 мг/г (*Pterospermum sp.*) до 1,5 мг/г (*Dalbergia sp.*), во влажный – от 1,1 мг/г (*Calamus sp.*) до 1,7 мг/г (*Dalbergia sp.*) (табл. 1, 2). Отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* (ХЛ *a/b*) отличалось незначительно у изученных видов и варьировалось в сухой сезон от 1,6 (*Ancistrocladus sp.*) до 1,9 (*Calamus sp.*); во влажный – от 1,9 (*Ancistrocladus sp.*) до 2,2 (*Calamus sp.*, *Phyllanthus sp.*). Следует отметить высокие отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам (ХЛ/каротиноиды): в сухой сезон от 6,9 (*Dalbergia sp.*) до 8,1 (*Ancistrocladus sp.*); во влажный сезон – от 6,2 (*Phyllanthus sp.*) до 7,2 (*Dalbergia sp.*). Все виды имели высокое значение ССК: в сухой сезон – от 77 (*Calamus sp.*) до 87% (*Ancistrocladus sp.*), во влажный сезон – от 69 (*Phyllanthus sp.*) до 75% (*Ancistrocladus sp.*) (табл. 1, 2).

Таблица 1

Содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сухой массы) и их соотношения в течение сухого сезона

Вид, жизненная форма	ХЛ <i>a</i>	ХЛ <i>b</i>	ХЛ <i>a + b</i>	car	ХЛ <i>a/b</i>	ХЛ/car	ССК
<i>Lagerstroemia sp.</i> , дерево	6,1 ± 0,2	3,6 ± 0,3	9,6 ± 0,3	1,3 ± 0,1	1,7 ± 0,1	7,7 ± 0,1	81 ± 1
<i>Pterospermum sp.</i> , дерево	4,4 ± 0,1	2,6 ± 0,1	7,0 ± 0,2	0,9 ± 0,1	1,7 ± 0,1	7,4 ± 0,1	80 ± 1
<i>Phyllanthus sp.</i> , дерево	6,5 ± 0,1	3,3 ± 0,1	9,9 ± 0,8	1,4 ± 0,1	1,8 ± 0,1	7,0 ± 0,5	79 ± 1
Средние значения для жизненной формы <i>дерево</i>	5,7 ± 0,6	3,2 ± 0,3	8,9 ± 0,9	1,2 ± 0,2	1,7 ± 0,1	7,4 ± 0,2	80 ± 1
<i>Calamus sp.</i> , лиана	5,0 ± 0,1	2,7 ± 0,1	7,6 ± 0,7	1,0 ± 0,1	1,9 ± 0,1	7,5 ± 0,2	77 ± 3
<i>Ancistrocladus sp.</i> , лиана	5,6 ± 0,1	3,6 ± 0,1	9,2 ± 0,4	1,1 ± 0,1	1,6 ± 0,1	8,1 ± 0,4	86 ± 2
<i>Dalbergia sp.</i> , лиана	6,4 ± 1,1	3,7 ± 0,7	10,2 ± 1,8	1,5 ± 0,1	1,7 ± 0,2	6,9 ± 0,5	81 ± 1
Средние значения для жизненной формы <i>лиана</i>	5,7 ± 0,4	3,4 ± 0,3	9,0 ± 0,8	1,2 ± 0,2	1,7 ± 0,1	7,5 ± 0,3	81 ± 3

Таблица 2

Содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сухой массы) и их соотношения в течение влажного сезона

Вид, жизненная форма	ХЛ <i>a</i>	ХЛ <i>b</i>	ХЛ <i>a + b</i>	car	ХЛ <i>a/b</i>	ХЛ/car	ССК
<i>Lagerstroemia sp.</i> , дерево	7,4 ± 0,1	3,5 ± 0,2	10,1 ± 0,3	1,7 ± 0,1	2,1 ± 0,1	6,4 ± 0,1	70 ± 1
<i>Pterospermum sp.</i> , дерево	7,7 ± 0,4	3,7 ± 0,2	11,37 ± 1	1,7 ± 0,1	2,0 ± 0,1	6,7 ± 0,1	72 ± 1
<i>Phyllanthus sp.</i> , дерево	6,5 ± 0,2	3,0 ± 0,1	9,4 ± 0,8	1,5 ± 0,1	2,2 ± 0,1	6,2 ± 0,1	69 ± 2
Средние значения для жизненной формы <i>дерево</i>	7,2 ± 0,3	3,4 ± 0,2	10,6 ± 0,6	1,6 ± 0,1	2,1 ± 0,1	6,5 ± 0,1	70 ± 1
<i>Calamus sp.</i> , лиана	5,3 ± 0,2	2,4 ± 0,1	7,9 ± 0,1	1,1 ± 0,1	2,2 ± 0,2	6,8 ± 0,3	69 ± 3
<i>Ancistrocladus sp.</i> , лиана	6,9 ± 0,3	3,6 ± 0,2	10,5 ± 0,1	1,6 ± 0,2	1,9 ± 0,1	6,6 ± 0,1	75 ± 1
<i>Dalbergia sp.</i> , лиана	8,4 ± 0,1	4,1 ± 0,17	12,5 ± 0,1	1,7 ± 0,1	2,0 ± 0,1	7,2 ± 0,37	72 ± 1
Средние значения для жизненной формы <i>лиана</i>	6,9 ± 0,9	3,5 ± 0,5	10,3 ± 1,3	1,5 ± 0,2	2,1 ± 0,1	6,9 ± 0,2	72 ± 2

Сравнение показало, что содержание пигментов между видами достаточно сходное и не зависит от жизненной формы; среднее содержание пигментов (хлорофилла *a* и суммы каротиноидов) во влажный сезон увеличивается, хотя реакция отдельных видов различается.

Анализ полученных данных по отдельным видам показал, что их реакция по содержанию пигментов на изменение гидрологического режима различается, и можно выделить две группы видов: у первой группы содержание пигментов достоверно различается в разные сезоны, у второй – изменяется незначительно или эти изменения отсутствуют (табл. 1, 2). К первой группе относятся два древесных вида: *Lagerstroemia sp.*, *Pterospermum sp.* и две лианы: *Ancistrocladus sp.*, *Dalbergia sp.* Для этих видов была выявлена зависимость содержания фотосинтетических пигментов от сезона года: содержание хлорофилла *a* во влажный сезон увеличивается у деревьев на 19, 42, у лиан – на 18, 24% соответственно, а каротиноидов у деревьев на 25, 44, у лиан – на 30, 15% соответственно по видам.

Ко второй группе относятся два вида – *Phyllanthus sp.* (дерево) и *Calamus sp.* (лиана). У этих видов содержание фотосинтетических пигментов изменяется незначительно (по всем показателям в пределах 10%). Эти данные подтверждаются и результатами дисперсионного анализа (табл. 3), где достоверная связь разной степени прочности отмечается в основном у видов первой группы.

Проведенный анализ показал, что все найденные характеристики пигментного аппарата (относительно высокие значения содержания суммы хлорофиллов и низкие каротиноидов, низкие значения соотношения ХЛ *a/b*, высокие значения соотношения ХЛ/car и высокие значения ССК) соответствуют растениям тенистых местообитаний, в которых ведущим фактором являются условия освещения [6, 10, 13]. Сходные значения содержания фотосинтетических пигментов у видов, растущих под пологом муссонного тропического леса в разные сезоны года, свидетельствуют о том, что ведущим фактором, определяющим развитие растений на начальных этапах онтогенеза,

являются условия освещенности. К этому же заключению приходит в своих работах Schnitzer, который отмечает, что основным

фактором во влажных тропических лесах, определяющим развитие растений независимо от сезона является свет [11].

Таблица 3

Анализ зависимости содержания фотосинтетических пигментов от сезона года

	I группа				II группа			
	MS	F	p	η ²	MS	F	p	η ²
ХЛ <i>a</i>	7.74	13.25	*	68.83	0.02	0.02	Ns	1.02
ХЛ <i>b</i>	0.26	1.38	Ns	18.74	0.09	0.53	Ns	20.93
ХЛ <i>a + b</i>	7.84	6.56	*	52.22	0.29	0.27	Ns	11.83
Car	0.47	16.67	**	73.53	0.01	0.11	Ns	5.04
ХЛ <i>a/b</i>	0.26	30.38	**	83.51	0.13	102.88	**	98.09
ХЛ/car	1.18	6.19	*	50.77	0.56	4.14	Ns	67.42
ССК	206.15	36.85	***	86.00	75.00	76.26	*	97.44

Нами не было найдено различий в содержании фотосинтетических пигментов между лианами и деревьями, что согласуется с данными, полученными Sanchez-Azofeifa с соавторами [10], которые также не обнаружили разницы в содержании хлорофиллов, каротиноидов и отношении ХЛ/car в листьях лиан и деревьев во влажных тропических лесах. Но эти авторы работали со взрослыми деревьями и лианами, и это условие усложняет однозначную интерпретацию.

У четырех (*Lagerstroemia sp.*, *Pterospermum sp.*, *Ancistrocladus sp.*, *Dalbergia sp.*) изученных нами видов было найдено значительное изменение содержания фотосинтетических пигментов в сезонной динамике. Подобные результаты получены в работе Morgais с соавторами [9], которые обнаружили увеличение содержания хлорофиллов во влажный сезон по сравнению с сухим у деревьев, произрастающих в сельве Амазонки. Особого внимания заслуживает факт увеличения содержания каротиноидов во влажный сезон, что, по мнению Frank с соавторами [7], способствует не только защите фотосинтетического аппарата от окислительного стресса [5], но и большему поглощению света. Увеличение ХЛ *a/b*, которое отмечается в нашей работе во влажный сезон, свидетельствует о повышении способности растений к поглощению света низкой интенсивности. Однако увеличение поглощения световой энергии должно сопровождаться ее более эффективным использованием в фотохимических реакциях. В нашей работе мы отмечаем только повышение содержания хлорофилла *a*, что, с большой долей вероятности, может быть связано с увеличением числа ре-

акционных центров и, значит, с увеличением эффективности использования световой энергии. Результатом наблюдаемых изменений работы фотосинтетического аппарата может быть ускорение роста и развития растений и повышение их продуктивности. Это дает основание еще для одной гипотезы: в условиях влажного сезона снижается нагрузка на антиоксидантные системы, что и может быть причиной увеличения содержания хлорофилла *a* и эффективности фотохимических реакций фотосинтеза.

Полученные нами данные о сходстве реакции растений разных жизненных форм представляют большой интерес. Это прежде всего связано со сходством реакции пигментного аппарата растений видов разных жизненных форм на условия освещенности подлеска при отсутствии водного дефицита и при его наличии. В нашей предыдущей работе по водному режиму [1] также было показано существование двух групп видов в зависимости от факторов среды, и данные нашего исследования подтвердили наше заключение относительно того, что такие виды, как *Ancistrocladus sp.*, *Pterospermum sp.*, и *Lagerstroemia sp.*, зависят от изменения факторов среды при переходе от сухого к влажному сезону. Наиболее значимые изменения в параметрах фотосинтетического аппарата были обнаружены у *Pterospermum sp.*, у которого ведущим экологическим фактором является освещенность, и в ответ на изменение условий увлажнения этот вид наиболее значимо изменяет параметры фотосинтетического аппарата. Этот вид в отличие от *Lagerstroemia sp.* – доминанта этого типа леса, может выйти на более высокий ярус только в том случае, если появятся специальные условия, поскольку он не

является исходно доминантом этих лесов. Виды второй группы, сохраняющие параметры фотосинтетического аппарата в течение годового цикла, входят в группу видов с широкой экологической амплитудой и системами эндогенной регуляции основных физиологических процессов. Так, было показано, что *Calamus sp.* способен к системной регуляции водного режима, что и может обеспечить относительную стабильность его пигментного аппарата в обоих сезонах вегетации [1].

Выявленные различия между видами свидетельствуют о различных взаимоотношениях изученных видов с факторами среды. Таким образом, для видов муссонного тропического леса можно выделить два типа реакции на изменение факторов среды – лабильных и стабильных типов растений, что, как показало исследование, не зависит от жизненной формы, а определяется их исходной стратегией.

Заключение

Результаты исследования показали, что независимо от жизненной формы основным фактором в муссонных тропических лесах, оказывающим влияние на развитие растений на начальных этапах онтогенеза, является свет. Нами не было выявлено различия в содержании фотосинтетических пигментов и их соотношения между двумя жизненными формами как в сухой, так и во влажный сезоны. В то же время в зависимости от ответа растений на изменение гидрологических условий произрастания в течение года было выделено две группы растений – лабильных и стабильных типов растений. У лабильных растений (*Lagerstroemia sp.*, *Pterospermum sp.*, *Ancistrocladus sp.*, *Dalbergia sp.*) наблюдаются значительные изменения в содержании фотосинтетических пигментов в течение года, что может приводить к изменению скорости роста и развития и повышению продуктивности растений. Для растений второй группы (*Ancistrocladus sp.*, *Dalbergia sp.*) характерна относительная стабильность характеристик фотосинтетического аппарата, что может быть связано с эндогенной регуляцией основных физиологических процессов, в том числе с регуляцией водного режима.

Авторы выражают благодарность руководству Российско-Вьетнамского Тропического центра и администрации национального парка «Кат Тиен» за возможность проведения исследований.

Исследования выполнены в рамках плановой темы Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического цен-

тра, а также при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 12-04-31234 и при поддержке Программы стратегического развития (ПСР) ПетрГУ в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской деятельности на 2012–2016 гг.

Список литературы

1. Особенности водного режима некоторых видов растений в тропическом лесу на юге Вьетнама во влажный сезон / Е.В. Евдокимова, А.О. Новичонок, Е.Ф. Марковская, Ю.А. Курбатова // Ученые записки петрозаводского государственного университета. – 2012. – № 4 (125). – С. 19–24.
2. Современный климат национального парка Кат Тиен (южный Вьетнам): использование климатических данных для экологических исследований / О.А. Дещеревская, В.К. Авиллов, Ба Зуи Динь, Конг Хуан Чан, Ю.А. Курбатова // Геофизические процессы и биосфера. – 2013. – № 2, Т. 12. – С. 5–33.
3. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. – Петрозаводск, 2003. – 304 с.
4. Anderson J.M., Chow W.S., Goodchild D.J. Thylakoid membrane organisation in sun/shade acclimation // Aust. J. Plant Physiol. – 1988. – Vol. 15. – P. 11–26.
5. Demming-Adams B., Winter K., Winkelmann E., Kruger A., Kzygan F.-C. Photosynthetic characteristics and the ratios of chlorophyll, β -carotene, and the components of the xanthophyll cycle upon a sudden increase in growth light regime in several plant species // Bot. Acta. – 1989. – Vol. 102. – P. 319–325.
6. Evans, J.R., Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen in maximizing carbon gain // Plant Cell Environ. – 2001. – Vol. 24. – P. 755–767.
7. Frank A., Agnes C., Veeradej C., Andrew Y., David G., Wasielewski M. Photophysics of the carotenoids associated with the xanthophyll cycle in photosynthesis // Photosynthesis Research. – 1994. – Vol. 41. – P. 389–395.
8. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods enzymol. – 1987. – Vol. 148. – P. 350–382.
9. Morais R.R., Carvalho Goncalves J.F., Santos Junior U.M., Dunisch O., Santos A.L.W. Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in amazonian tropical three species // Revista Arvore. – 2007. – Vol. 31, № 5. – P. 959–966.
10. Sanchez-Azofeifa G.A., Castro-Esau K.L. Canopy observations on the hyperspectral properties of a community of tropical dry forest lianas and their host trees // International Journal of Remote Sensing. – 2006. – Vol. 27. – P. 2101–2109.
11. Schnitzer S.A. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution // American Naturalist. – 2005. – Vol. 166. – P. 262–276.
12. Wintermans I.F.G.M., De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol // Biochem. Biophys. Acta. – 1969. – Vol. 109. – P. 448–453.

References

1. Evdokimova E.V., Novichonok A.O., Markovskaja E.F., Kurbatova Ju.A. Osobennosti vodnogo rezhima nekotorykh vidov rastenij v tropicheskom lesu na juche V'etnama vo vlazhnyj sezon, Uchenye zapiski petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta, 2012, no. 4 (125), pp. 19–24.
2. Deshherevskaja O.A., Avilov V.K., Ba Zui Din', Kong Huan Chan, Kurbatova Ju.A. Sovremennyy klimat nacional'nogo parka Kat T'en (juzhnyj V'etnam): ispol'zovanie klimaticheskih

dannih dlja jekologicheskikh issledovanij, Geofizicheskie processy i biosfera, 2013, no. 2, T. 12, pp. 5–33.

3. Ivanter Je.V., Korosov A.V. Vvedenie v kolichestvennuju biologiju. Petrozavodsk, 2003, 304 p.

4. Anderson J.M, Chow W.S, Goodchild D.J Thylakoid membrane organisation in sun/shade acclimation // Aust. J. Plant Physiol. 1988. Vol. 15. pp. 11–26.

5. Demming-Adams B., Winter K., Winkelmann E., Kruger A., Kzygan F.-C. Photosintetic characteristics and the ratios of chlorophyll, β -carotene, and the components of the xanthophyll cycle upon a sudden increase in growth light regime in several plant species // Bot Acta. 1989. Vol. 102. pp. 319–325.

6. Evans, J.R., Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen in maximizing carbon gain // Plant Cell Environ. 2001. Vol. 24. pp. 755–767.

7. Frank A., Agnes C., Veeradej C., Andrew Y., David G., Wasielewski M. Photophysics of the carotenoids associated with the xanthophyll cycle in photosynthesis // Photosynthesis Research. 1994. Vol. 41. pp. 389–395.

8. Lichenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods enzymol. 1987. Vol. 148. pp. 350–382.

9. Morais R.R., Carvalho Goncalves J.F., Santos Junior U.M., Dunisch O., Santos A.L.W. Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in amazonian

tropical three species // Revista Arvore. 2007. Vol. 31, no. 5. pp. 959–966.

10. Sanchez-Azofeifa G.A., Castro-Esau K.L. Canopy observations on the hyperspectral properties of a community of tropical dry forest lianas and their host trees // International Journal of Remote Sensing. 2006. Vol. 27. pp. 2101–2109.

11. Schnitzer S.A. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution // American Naturalist. 2005. Vol. 166. pp. 262–276.

12. Wintermans I.F.G.M., De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol // Biochem. Biophys. Acta 1969. Vol. 109. pp. 448–453.

Рецензенты:

Кособрюхов А.А., д.б.н., старший научный сотрудник, руководитель группы экологии и физиологии фототрофных организмов Института фундаментальных проблем биологии РАН, г. Пущино;

Шмакова Н.Ю., д.б.н., руководитель сектора экофизиологии растений Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра РАН, г. Кировск.

Работа поступила в редакцию 23.09.2013.