

УДК 630*581.174(470.11)

Л.В. Зарубина¹, В.Н. Коновалов²

¹Вологодская государственная молочнохозяйственная академия

²Архангельский государственный технический университет

Зарубина Лилия Валерьевна родилась в 1975 г., окончила в 1997 г. Архангельский государственный технический университет, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесоводства Вологодской государственной молочнохозяйственной академии. Имеет 20 печатных работ по экологии и физиологии осушаемых лесов, биологии рубок, вопросам минерального питания и др.
Тел.: 8-921-684-31-56



Коновалов Валерий Николаевич родился в 1940 г., окончил в 1965 г. Архангельский лесотехнический институт, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и защиты леса Архангельского государственного технического университета. Имеет 105 печатных работ в области эколого-физиологического обоснования эффективности лесосошения на Севере, подсоски и прижизненного просмоления древесины, применения минеральных удобрений в лесных экосистемах, способов рубок, изучения природы лесов Крайнего Севера, сезонного роста древесных пород и др.
Тел.: (8182) 21-61-58



ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ СОСНЯКА КУСТАРНИЧКОВО-СФАГНОВОГО

Показана неоднозначная реакция пигментного комплекса отдельных видов и ботанических групп болотных растений на осушение.

Ключевые слова: болотные растения, пигменты, динамика, листопадные и вечнозеленые виды, осушение.

Состояние фонда пигментов в листьях растений служит одним из важных условий нормальной работы фотосинтетического аппарата. Считается, что уровень содержания пигментов в фотосинтезирующих органах может быть успешно использован в качестве индикатора, определяющего потенциальную фотосинтетическую продуктивность вида [6, 7], ежегодный атмосферный сток углерода [1, 8, 10], как показатель реакции вида на изменение экологических условий [7, 2]. В то же время еще В.Н. Любименко (1916 г.) указывал, что независимо от количественных колебаний содержание хлорофилла в листьях следует рассматривать как признак наследственный, свойственный виду или роду в целом. Наряду с этим установлено, что вечнозеленые растения обладают более низкой, чем листопадные, способностью к накоплению пигментов в листьях [5].

Изучение связи содержания пигментов с учетом длительности жизни листьев и уровнем стояния почвенной воды проведено нами в 1986 г. и 2002 г. в сосняке кустарничково-сфагновом (северная подзона тайги). Мелиоративные работы на объекте выполнены в 1988 г. системой открытых каналов с расстоянием 140 м между ними и глубиной 1,2 м. Опытный уча-

сток располагался в зоне интенсивного осушения (10...20 м от осушителей). Первые исследования были выполнены в 1986 г. перед началом лесомелиоративных работ, повторные – спустя 16 лет. Перед осушением возраст древостоя – 41 год, высота – 6,0 м, диаметр – 3,4 см, уровень почвенно-грунтовых вод – 7...17 см, освещенность под пологом леса на высоте исследуемых растений в околополуденные часы – 30,6 % от освещенности на открытом месте. За период действия осушения эти показатели составили соответственно 57 лет; 10,5 м; 10,0 см; 24...62 см и 16,0 %.

До осушения флористический состав живого напочвенного покрова был представлен преимущественно гигрофильными видами растений – вечнозелеными кустарничками, морошкой, небольшими синузиями осок. Проективное покрытие сфагновыми мхами составляло около 90 %. После осушения на прилегающей к осушителям территории к уже имеющимся видам добавились черника, плаун ползучий, массово-зеленые мхи, на микроповышениях – синузии кладоний. В травяном покрове значительно сократилась доля типичных влаголюбивых – осок и сфагнума.

Объектами наших исследований являлись наиболее представленные виды растений, принадлежащие к семействам *Pinaceae* (сосна обыкновенная – *Pinus silvestris* L.), *Betulaceae* (береза карликовая – *Betula nana* L.), *Vaccinaceae* (багульник – *Ledum palustre* L., кассандра – *Chamaedaphne coluculata* (L.) Moench, подбел – *Andromeda polifolia* L., голубика – *Vaccinium uliginosum* L., клюква – *Oxycoccus quadripetalus* Gilib., брусника – *Vaccinium vitis-idaea* L.), *Empetraceae* (вороника – *Empetrum nigrum* L.), *Rosaceae* (морошка – *Robus chamaemorus* L.), *Sphagnaceae* (сфагнум магелланский – *Sphagnum magellanicum* Brid.), 1 отдел: *Bryophyta* (плеврозиум Шребера – *Pleurozium Schreberi*). Эти виды растений по длительности жизни листа подразделяются на 3 группы: исчезающие на зиму (морошка), листопадные (береза карликовая), вечнозеленые (сосна, вечнозеленые кустарнички, моховидные растения).

Содержание пигментов определяли в свежесобранном материале, составляя средний образец. Для сосны образцы хвои второго года отбирали от 3...5 деревьев, для представителей напочвенного покрова – от 10...20 растений, взятых из различных мест методом случайной пробы. Биологическая повторность – кратная 3-4, аналитическая – 2-3. Для изучения пигментов у сосны и вечнозеленых растений в течение года брали листья (хвою), закончившие рост, причем одной и той же генерации. У морошки и плодоносящих кустарничков содержание пигментов определяли в основные фенологические фазы: распускания листьев, цветения, плодоношения и перед осенним листопадом.

При изучении содержания пигментов использовали два метода: количественную бумажную хроматографию в модификации Д.И. Сапожникова с сотрудниками [6] и спектрофотометический [11].

В первом случае пигменты извлекали смесью этилового спирта с безводным ацетоном (1:3) с добавлением небольшого количества (на кончике скальпеля) $MgCO_3$ или $CaCO_3$. Пигменты разделяли восходящим током растворителя на хроматографической бумаге Ленинградской фабрики № 2

марки «С». Растворителем служила смесь бензина, петролейного эфира и ацетона (17:5:7).^{*} Пигменты с бумажного носителя в растворимое состояние переводили с помощью серного эфира. Полученный элюат фотометрировали на фотоэлектроколориметре ФЭК-М. Концентрацию пигментов в растворе определяли по калибровочным кривым, построенным по стандартным растворам.

В спектрометрическом методе для извлечения пигментов использовали 96 %-й этанол. Концентрацию пигментов определяли на спектрофотометре СФ-46 и рассчитывали по специальным формулам.

Как показали наблюдения, климатические условия 1986 г., несмотря на затяжную весну, в целом были благоприятными для нормального роста и развития болотных растений. Однако в мае и начале июня на почве наблюдались заморозки, выпадали осадки в виде снега и мокрого снега, иногда устанавливался временный снежный покров. Температура воздуха в дневные часы редко поднималась выше 4...6 °С. Низкие температуры воздуха и почвы, избыток влаги вызвали задержку в развитии болотных растений. Из всех видов лишь у березы карликовой в конце мая на побегах появились первые молодые листья. Молодая хвоя на главном побеге сосны обозначилась лишь 4–6 июля, что на 1...2 нед. позже обычных сроков. К середине июня, после холодного периода, когда среднесуточная температура воздуха перешла через 10 °С, началась активная вегетация растений. У кустарничков начали разворачиваться вегетативные почки, появились первые листья. У морошки обозначились цветоносы и цветки. В дальнейшем погодные условия уже не препятствовали нормальному росту и развитию растений.

Согласно результатам метеонаблюдений, вегетационный период 2002 г. по количеству осадков и температуре воздуха был близок к средне-многолетней норме. Развитие болотных растений и прохождение у них основных фенологических фаз происходило в обычные сроки.

Как было установлено, исследуемые виды по содержанию и динамике накопления пигментов в листьях отличаются значительно (табл. 1). Это зависит от вида и группы, к которой растение принадлежит (листопадные или вечнозеленые). Содержание пигментов в расчете на единицу массы свежих листьев у разных видов варьирует от 186 до 3455 мг. Максимальное количество пигментов в листьях накапливает исчезающая на зиму морошка. Так, в июне–августе в свежих листьях этого растения содержится 1,30...2,63 мг хлорофиллов и 0,32...0,82 мг каротиноидов. У сосны хвоя второго года летом содержит 0,38...0,56 мг зеленых и 0,16...0,22 мг каротиноидных пигментов. Для сфагнового мха, напротив, характерно самое низкое наполнение пластидного аппарата головок гаметофитов пигментами (0,14...0,33 мг хлорофилла и 0,05...0,10 мг каротиноидов). Низкое содержание пигментов у него проявляется и более слабой по сравнению с другими видами растений способностью осуществлять фотосинтез [2] и ростовые

* Оптимальные соотношения химических реагентов получены нами экспериментально.

процессы. Вересковые по содержанию пигментов занимают среднее между этими видами положение.

Известно, что способность растений накапливать определенное количество пигментов – свойство наследственное. Считается, что в листьях теневыносливых видов содержание хлорофилла выше, чем в светолюбивых [5]. Однако установлено, что способность к накоплению пигментов в листьях родственных видов интродуцированных в Крым кустарников с различной продолжительностью жизни листа зависит не столько от степени «светолюбия» растений, сколько от принадлежности их к вечнозеленой или листопадной группе [4]. Авторы полагают, что низкий уровень содержания пигментов в листьях вечнозеленых видов является их наследственным свойством, которое может существенно изменяться в новых экологических условиях.

Таблица 1

**Содержание хлорофиллов и каротиноидов (мкг/г свежей массы)
в листьях болотых растений**

| Порядковый номер | Вид | Дата | Хлорофиллы | | | | Каротиноиды | | | | Всего |
|------------------|----------------------|---------|------------|----------|------------|------------|-------------|--------|--------------|-------|-------|
| | | | <i>a</i> | <i>b</i> | <i>a+b</i> | <i>a:b</i> | Каротин | Лютеин | Биолаксантин | Сумма | |
| Вечнозеленые | | | | | | | | | | | |
| 1 | Сосна обыкновенная | 9.VI | 231 | 153 | 384 | 1,51 | 50 | 61 | 46 | 157 | 541 |
| | | 29.VII | 342 | 216 | 558 | 1,58 | 64 | 91 | 65 | 220 | 778 |
| | | 5.VIII | 277 | 134 | 411 | 2,07 | 49 | 78 | 46 | 173 | 584 |
| | | 3.IX | 257 | 137 | 394 | 1,88 | 75 | 91 | 58 | 224 | 618 |
| 2 | Багульник | 20.I | 238 | 164 | 402 | 1,45 | 96 | 135 | 0 | 232 | 634 |
| | | 28.V | 612 | 498 | 1110 | 1,36 | 84 | 140 | 91 | 315 | 1425 |
| | | 29.VI | 798 | 532 | 1330 | 1,50 | 131 | 178 | 113 | 422 | 1752 |
| | | 29.VII | 703 | 470 | 1173 | 1,50 | 128 | 171 | 80 | 379 | 1552 |
| | | 26.VIII | 685 | 387 | 1072 | 1,77 | 120 | 172 | 99 | 391 | 1465 |
| 3 | Подбел | 20.I | 602 | 468 | 1070 | 1,29 | 104 | 181 | 104 | 389 | 1459 |
| | | 28.V | 660 | 535 | 1195 | 1,23 | 97 | 142 | 85 | 324 | 1519 |
| | | 29.VI | 855 | 557 | 1412 | 1,57 | 128 | 175 | 115 | 420 | 1832 |
| | | 29.VII | 672 | 410 | 1082 | 1,64 | 102 | 138 | 73 | 313 | 1395 |
| 4 | Кассандра | 26.VIII | 740 | 450 | 1190 | 1,64 | 123 | 169 | 85 | 377 | 1567 |
| | | 28.V | 720 | 415 | 1135 | 1,73 | 104 | 183 | 125 | 412 | 1547 |
| | | 29.VI | 1054 | 806 | 1860 | 1,31 | 200 | 233 | 94 | 527 | 2387 |
| | | 29.VII | 814 | 506 | 1320 | 1,61 | 136 | 189 | 108 | 433 | 1753 |
| | | 26.VIII | 628 | 409 | 1037 | 1,54 | 107 | 168 | 84 | 359 | 1396 |
| 5 | Клюква | 20.I | 510 | 376 | 886 | 1,36 | 109 | 206 | 72 | 387 | 1273 |
| | | 29.VI | 461 | 312 | 773 | 1,55 | 90 | 101 | 70 | 261 | 1034 |
| | | 29.VII | 550 | 416 | 966 | 1,32 | 98 | 121 | 76 | 295 | 1261 |
| | | 3.IX | 670 | 421 | 1091 | 1,59 | 93 | 165 | 84 | 342 | 1433 |
| 6 | Сфагнум магелланский | 29.VI | 182 | 148 | 330 | 1,21 | 31 | 48 | 25 | 104 | 434 |
| | | 29.VII | 147 | 75 | 222 | 1,96 | 15 | 27 | 17 | 59 | 281 |
| | | 3.IX | 88 | 52 | 140 | 1,69 | 12 | 23 | 11 | 46 | 186 |

| | | Листопадные | | | | | | | | | |
|---|----------------------|-------------|------|-----|------|------|-----|-----|-----|-----|------|
| 7 | Бере- за | 28.V | 542 | 445 | 987 | 1,22 | 75 | 133 | 73 | 281 | 1268 |
| | | 29.VI | 876 | 508 | 1384 | 1,72 | 147 | 158 | 97 | 402 | 1786 |
| | | 29.VII | 812 | 630 | 1442 | 1,29 | 161 | 185 | 116 | 462 | 1904 |
| 8 | кар- лико- вая | 26.VIII | 636 | 468 | 1104 | 1,36 | 137 | 146 | 96 | 379 | 1483 |
| | | 9.VI | 864 | 495 | 1359 | 1,75 | 120 | 192 | 84 | 396 | 1755 |
| | | 29.VII | 151 | 112 | 2630 | 1,35 | 304 | 361 | 160 | 825 | 3455 |
| 9 | Мо- рош- ка | 26.VIII | 726 | 502 | 1228 | 1,45 | 113 | 142 | 65 | 320 | 1548 |
| | | 29.VI | 890 | 401 | 1291 | 2,22 | 109 | 141 | 88 | 338 | 1629 |
| | | 29.VII | 965 | 615 | 1580 | 1,57 | 161 | 180 | 122 | 463 | 2043 |
| 9 | Голу- бика | 26.VIII | 1140 | 732 | 1872 | 1,56 | 165 | 220 | 93 | 478 | 2350 |

Результаты наших исследований также свидетельствуют о неоднородности скорости биосинтеза пигментов у отдельных видов болотных растений разных жизненных форм с различной продолжительностью жизни листьев. Так, сосна обыкновенная, имеющая древовидную жизненную форму, по содержанию пигментов существенно отличается от вечнозеленых вересковых кустарничков, несмотря на их общую принадлежность к группе вечнозеленых растений. Летом листья вечнозеленых кустарничков содержат в 2 раза больше пигментов, чем хвоя сосны. Аналогичная закономерность наблюдается и в группе растений с опадающими на зиму листьями (береза карликовая, морошка, голубика).

Г.В. Куликов и З.В. Иванцова [4] считают, что для установления существенных и статистически достоверных различий между сравниваемыми группами растений лучше сравнивать не абсолютные значения содержания хлорофилла и каротиноидов в листьях, а их отношение к сумме пигментов. Результаты проведенных нами расчетов свидетельствуют о сохраняющемся у растений различных ботанических групп и отдельных видов генетическом постоянстве соотношений пигментного состава несмотря на его сезонную изменчивость (табл. 2). Так, содержание хлорофилла *a* в общем составе пигментов колеблется от 38 до 55 %, хлорофилла *b* – от 22 до 35 %, каротиноидов – от 20 до 37 %. Среди каротиноидов наибольшей сезонной изменчивости подвержен лютеин (вариабельность 8,7...21,5 %). Виолаксантин у некоторых видов растений (сосна) в зимние месяцы вообще исчезает и появляется лишь с наступлением теплого периода. Каротин проявляет стабильность (4,5...8,8 %), соотношение хлорофиллов *a* и *b* изменяется в пределах 1,22...2,22, а зеленых и каротиноидных пигментов – 2,2...3,7.

В сезонной изменчивости пигментов наблюдается определенная закономерность, связанная с возрастными изменениями листьев и фенофазами развития растений. Так, в листьях ягодниковых кустарничков и полукустарничков (голубика, клюква) минимальное количество всех пигментов отмечено в июне, в период листообразования и формирования репродуктивных органов. В этот период формирование фонда зеленых пигментов у этих видов идет со значительным превышением хлорофилла *a* (соотношение хлорофиллов *a* и *b* составляет 1,6...2,2), из каротиноидов преобладает лютеин. Максимальное количество пигментов в листьях этих растений содержится в

фазе массового созревания плодов (август-сентябрь). У растений голубики в этот период из каротиноидов наиболее активно накапливаются лютеин и каротин. Сезонные изменения содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях листопадной березы карликовой и исчезающих на зиму растений морошки характеризуются достаточно четко выраженной одновершинной кривой: минимум отмечен весной, в период разверзания вегетативных почек, и во время осеннего листопада. В листьях вечнозеленых кустарничков (багульник, кассандра, подбел) более высокая концентрация пигментов выявлена во время цветения (июнь). Зимой у этих видов содержание пигментов заметно ниже (в 1,3–2,0 раза). В это время особенно мало листья содержат хлорофилла *a*.

Таблица 2

Соотношение хлорофиллов и каротиноидов (в процентах к сумме пигментов) в листьях болотных растений

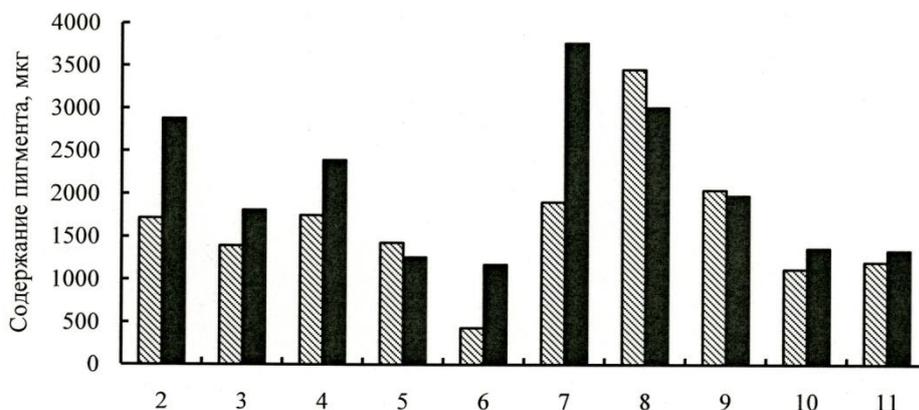
| Порядковый номер | Вид | Хлорофиллы | | | | | | Каротиноиды | | |
|------------------|-------------------|-------------|--------------|---------------------------|-------------|--------------|---------------------------|-------------|--------------|---------------------------|
| | | <i>a</i> | | | <i>b</i> | | | минимальное | максимальное | среднее |
| | | минимальное | максимальное | среднее | минимальное | максимальное | среднее | | | |
| Вечнозеленые | | | | | | | | | | |
| 1 | Сосна | 38 | 47 | $\frac{42,6 \pm 1,8}{8}$ | 22 | 28 | $\frac{25,4 \pm 1,4}{11}$ | 28 | 37 | $\frac{32,1 \pm 1,9}{12}$ |
| 2 | Багульник | 41 | 47 | $\frac{44,4 \pm 1,1}{5}$ | 27 | 35 | $\frac{30,8 \pm 1,5}{5}$ | 22 | 27 | $\frac{24,8 \pm 1,0}{8}$ |
| 3 | Подбел | 43 | 47 | $\frac{45,9 \pm 1,0}{4}$ | 29 | 35 | $\frac{32,2 \pm 1,8}{10}$ | 20 | 24 | $\frac{23,1 \pm 1,0}{8}$ |
| 4 | Кассандра | 40 | 47 | $\frac{44,4 \pm 1,3}{6}$ | 27 | 34 | $\frac{29,7 \pm 1,3}{9}$ | 22 | 30 | $\frac{25,9 \pm 1,5}{12}$ |
| 5 | Клюква | 44 | 47 | $\frac{45,0 \pm 1,1}{4}$ | 29 | 33 | $\frac{30,9 \pm 1,3}{6}$ | 23 | 25 | $\frac{24,2 \pm 0,7}{4}$ |
| 6 | Сфагнум | 42 | 52 | $\frac{47,1 \pm 3,8}{11}$ | 27 | 34 | $\frac{29,6 \pm 2,8}{13}$ | 21 | 25 | $\frac{23,3 \pm 1,4}{9}$ |
| Листопадные | | | | | | | | | | |
| 7 | Береза карликовая | 43 | 49 | $\frac{44,3 \pm 1,8}{8}$ | 28 | 35 | $\frac{32,1 \pm 1,6}{9}$ | 22 | 26 | $\frac{23,7 \pm 0,9}{7}$ |
| 8 | Морошка | 44 | 49 | $\frac{46,6 \pm 2,0}{6}$ | 28 | 32 | $\frac{31,0 \pm 1,7}{6}$ | 21 | 24 | $\frac{22,4 \pm 1,1}{7}$ |
| 9 | Голубика | 47 | 55 | $\frac{50,1 \pm 2,8}{8}$ | 25 | 31 | $\frac{28,6 \pm 2,5}{12}$ | 20 | 23 | $\frac{21,7 \pm 0,9}{6}$ |

Примечание. В знаменателе приведены коэффициенты изменчивости (%).

Для сфагнового мха характерным признаком является интенсивное обогащение головок гаметофитов пигментами весной, сразу после схода снежного покрова, при высокой насыщенности его тканей влагой (92,8 %). В июле, после высыхания почвы и уменьшения водонасыщенности тканей (до 67,7 %), содержание всех пигментов у этого вида заметно ниже (на 35 %). В сентябре при достаточно высокой влагонасыщенности тканей (до 87 %) количество пигментов в головках гаметофитов в 2,5 раза ниже, чем весной ($t = 15,7$).

В прошлогодней хвое сосны минимальное количество пигментов отмечено в мае-июне, в июле пигментный фонд активно восстанавливается. С наступлением холодов содержание хлорофилла снижается, а каротиноидных пигментов сохраняется на достаточно высоком уровне. Можно полагать, что зимнее снижение хлорофилла является результатом фотосенсибилизированного окисления его [12] и агглютинации пластид [9]. В зимний период наиболее активно разрушается хлорофилл *a*. Среди каротиноидов наблюдается исчезновение виолаксантина, но в этот же период весьма активно накапливаются более восстановленные пигменты – каротин и, особенно, лютеин. Активное разрушение виолаксантина и хлорофилла *a* в зимние месяцы отмечено нами также у ели [2]. Выпавшие в конце июля–начале августа 1986 г. обильные осадки, вызвавшие подтопление корнеобитаемого слоя почвы, привели у сосны к снижению содержания хлорофилла и каротиноидов соответственно на 35 и 28 %.

За 16 лет, прошедших после осушения, существенно изменились условия для роста болотных растений. В результате опускания уровня почвенно-грунтовых вод значительно ускорился рост сосны, в итоге возросла сомкнутость крон и уменьшилось поступление под полог солнечного света (в 2 раза). Изменения в экологической обстановке своеобразно сказались у подпологовых растений на накоплении пигментов, что однако не нарушило общий характер их динамики. Так, по усредненным данным после осушения в листьях березы карликовой содержание хлорофиллов возросло в 2,2 раза ($t = 16,1$), а каротиноидов – в 1,2 раза ($t = 3,8$), в листьях вересковых – соответственно в 1,4–1,8 и 1,2–1,6 раза ($t = 3,4...6,9$). Весьма существенно (в 2,9–3,1 раза) содержание пигментов повысилось в головках сфагнового мха. При полевой влажности мха 77,6 % в головках гаметофитов содержалось 1,04 мг хлорофиллов и 0,21 мг каротиноидов. В листьях голубики количество пигментов после осушения не изменилось, а в листьях клюквы отмечена даже их небольшая убыль (на 10...18 %). В хвое сосны (см. рисунок) после осушения содержание хлорофиллов возросло в 1,9, каротиноидов – в 1,4 раза (t соответственно 13,3 и 5,2).



Влияние осушения на содержание суммы пигментов в листьях болотных растений (обозначения на горизонтальной оси с 2 по 9 приведены в табл. 1, 2):

10 – брусника, 11 – вороника; ▨ – контроль, ▤ – опыт

Венные изменения в содержании отдельных пигментов в течение года, они у листопадных и исчезающих на зиму видов по сравнению с вечнозелеными видами обнаруживают большую изменчивость, связанную не столько со степенью увлажнения и термообеспеченности местообитания, сколько с длительностью жизни листового аппарата. Осушение, понижая уровень стояния почвенной воды, у большинства видов болотных растений способствует накоплению пигментов в листьях в результате как уменьшения влагозапасов в торфяной почве, так и сокращения поступления под полог солнечного света. Различия существенны и достоверны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воронин, П.Ю. Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России [Текст] / П.Ю. Воронин [и др.] // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, вып. 2. – С. 295–305.
2. Коновалов, В.Н. Адаптивные особенности физиологических процессов у растений на Крайнем Севере [Текст] / В.Н. Коновалов, Л.В. Коновалова // Лесн. журн. – 1996. – № 6. – С. 26–31. – (Изв. высш. учеб. заведений).
3. Коновалов, В.Н. Сезонная динамика содержания пластидных пигментов в хвое ели в связи с внесением минеральных удобрений [Текст] / В.Н. Коновалов // Журн. общей биол. – 1988. – Т. 49, № 5. – С. 611–617.
4. Куликов, Г.В. Динамика пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных древесных растений в Крыму [Текст] / Г.В. Куликов, З.В. Иванцова // Ботан. журн. – 1977. – Т. 62, № 7. – С. 1053–1062.
5. Любименко, В.Н. О превращениях пластид в живой ткани растения [Текст] / В.Н. Любименко // Записки Императ. акад. наук. – 1916. – Сер. 8, Т. 33.
6. Попова, И.А. Исследование пигментов пластид с помощью хроматографии на бумаге [Текст] / И.А. Попова // Тр. БИН АН СССР. – Вып. 16. – С. 154–164.

7. Тарчевский, И.А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы [Текст] / А.А. Тарчевский, Ю.Е. Андрианова // Физиология растений. – 1980. – Т. 27, вып. 2. – С. 341–347.

8. Тужилкина, В.В. Хлорофилловый индекс и ежегодный сток углерода в хвойных фитоценозах на Европейском Севере [Текст] / В.В. Тужилкина, К.С. Бобкова // Физиология растений. – 1998. – Вып. 45, № 4. – С. 594–600.

9. Ходасевич, Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных [Текст] / Э.В. Ходасевич. – Минск: Наука и техника, 1982. – 200 с.

10. Цельникер, Ю.Л. Хлорофилловый индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса [Текст] / Ю.Л. Цельникер, И.С. Малкина // Физиология растений. – 1994. – Т. 4, вып. 3. – С. 325–330.

11. Шлык, А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев [Текст] / А.А. Шлык. – М: Наука, 1971. – С. 154–169.

12. Dieter, G. Chlorophyll und chlorophyllabbau in fichtenadeln [Текст] / G. Dieter, P. Jris, P. Wilfried // Phyton. – 1983. – Vol. 23, N 1. – P. 79–90.

Поступила 09.06.08

L.V. Zarubina¹, V.N. Konovalov²

¹Vologda State Dairy Academy

²Arkhangelsk State Technical University

Seasonal Dynamics' Peculiarities of Leaves' Pigments in Fruticulose-sphagnous Pine Stands

The varied reaction of pigment complex for separate species and botanical groups of helophytes to drainage is shown.

Keywords: helophytes, pigments, deciduous species, evergreens, drainage.
