

Биолог. журн. Армении, 3-4 (58), 2006

УДК 581.132.1

ՍԻԿՐՈԿԼԻՄԱՅԱԿԱՆ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐԻ ԱՋՂԵՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ԹՓԱՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ՏԵՐԵՎՆԵՐՈՒՄ ՊԼԱՍՏԻԴԱՅԻՆ ՊԻԳՄԵՆՏՆԵՐԻ ՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ռ.Գ. ԵՂՈՅԱՆ, Ն.Ղ. ԱՍԱՏՐՅԱՆ

Վանաձորի Դոկլ.Թումանյանի անվան պետական մանկավարժական
ինստիտուտ, 377201

In conditions of intensive lighting, high soil and air temperature and their low moisture the content of chlorophyll in leaves of some shrubs is less and carotenoids is more in comparison with one, growing in contrary conditions. It is supposed, that high content of carotenoids in leaves in high lighting conditions protects the chlorophyll from photooxidation. During vegetation the dynamics of mentioned pigments is characterized as one peak curve with maximum in flowering or fruiting phase (chlorophyll) and fruiting or fruit ripening phase (carotenoids). The results of investigations are discussed from the point of view of plant adaptation to microclimatic conditions.

Սիկրոկլիմայական պայմաններ · թփատեսակներ · քլորոֆիլ · կարոտինոիդներ

Սովորաբար բույսերն աճում են ռելիեֆի տարբեր մասերում, որոնք տարբերվում են միկրոկլիմայական պայմաններով և դրանով իսկ ազդում նրանց ֆիզիոլոգիական վիճակի վրա: Ըստ որում որոշակի փոփոխություններ են տեղի ունենում նաև ֆոտոսինթետիկ ապարատում և նրա ֆունկցիոնալ ակտիվության մեջ, որոնք պայմանավորում են բույսերի աճը, զարգացումը և կենսազանգվածի չափը [10]:

Այդ առումով տարբեր միկրոկլիմայական պայմաններում բույսերի ֆոտոսինթետիկ գործունեության ուսումնասիրությունը էկոֆիզիոլոգիական կարևոր խնդիր է: Այսպիսի ուսումնասիրություններն անհրաժեշտ են հատկապես Հայաստանի Լոռու մարզում, որի ծառային բուսականությունը հարուստ է վայրի պտղատու տեսակներով [1, 4]:

Սակայն մինչև օրս աշխատանքներ չեն տարվել Լոռու մարզի ռելիեֆի միկրոկլիմայով պայմանավորված տարբեր կենսապայմաններում աճող անտառային տեսակների ֆիզիոլոգիական առանձնահատկությունների ուսումնասիրության ուղղությամբ:

Նույնը կարելի է նշել նաև թփատեսակների վերաբերյալ, որով և թելադրվել է սույն ուսումնասիրությունների կատարումը:

Նյութ և մեթոդ: Ռսումնասիրությունները տարվել են Լոռու մարզում: Օբյեկտ են ծառայել հասունացման խոտալ թևակոխած զկեռենի գերմանականը (*Mespilus germanica* L.), մոռենի սովորականը կամ ազնիվ (*Rubus idaeus* L.), բալենի ալիքերը (*Cerasus incana* (Pall) Spach), մամիճենին (*Prunus spinosa* J.), հաղարջենի Բիբերշտեյնի (*Ribes biebersteinii* Berl. ex DC), կոկոռչենի թեքվածը (*Grossularia reclinata* (L.) Mill), կծխուր (ծորենի) սովորականը (*Berberis vulgaris* L.), տխլենի սովորականը (*Corylus avellana* L.):

Փորձնական աշխատանքների համար ընտրվել են միջավայրի գործոնների լարվածությամբ տարբերվող աճելավայրեր անտառի եզր, հատատեղ, անտառ, լեռկ լանջ, քարքարոտ թփուտ, ձորակ, զետափի բաց տարածք:

Կլիմայական գործոնների լարվածությունը, հողի խոնավությունը որոշվել են մարտից-հոկտեմբեր, յուրաքանչյուր ամսվա երկրորդ տասնօրյակի ընթացքում:

Բույսերի լուսավորվածությունը չափվել է IO-116 լյուքսմետրով, օդի և հողի ջերմաստիճանը սնդիկային ջերմաչափով, օդի հարաքերական խոնավությունը պսիխրոմետրով:

Բույսի չափումները արվել են օրվա ժամը 11-13 ընկած ժամանակահատվածում: Յուրաքանչյուր չափում արվել է բույսի 4 կողմից, չորս կրկնողությամբ և որոշվել է բույսի միջինը:

Հողի դաշտային խոնավությունը որոշվել է 0-50 սմ շերտից վերցրած միջին նմուշում ըստ [3]: Սոկա խոնավության որոշման համար միջին նմուշը չորացվել է քերմոստատում 105° պայմաններում 4-6 ժ տևողությամբ, ապա ստացված արդյունքը հաշվարկվել է տոկոսային պարունակությունը դաշտային խոնավունակությունից:

Բույսի որոշումների մարտ-հոկտեմբեր ամիսների միջին տվյալները ներկայացված են աղ.1-ում:

Աղյուսակ 1 Աճելավայրի միկրոկլիմայական պայմանների բնութագիրը՝ ըստ մարտ-հոկտեմբեր ժամանակահատվածի միջին տվյալների

Տեսակը	Անջատողը	Լուսավորվածությունը, կժ	Օդի ցերմ., °C	Օդի հարաք. խոնավ., %	Հողի ցերմ., °C	Հողի խոնավ., % դաշտ
Զկտենի գերմանական	անտառի եզրին	80	15,7	65	18,9	71,5
	անտառում	29	12,7	69	15,2	73,9
Բալենի ալեհեր	լերկ լանջում	90	15,8	62	18,4	65,5
	ձորակում	60	13,7	66	16,9	70,6
Մոռենի սովորական	անտառի հատատեղում	93	16,8	63	18,0	63,3
	անտառում	29	11,9	69	15,7	77,1
Մախենի	լերկ լանջում	91	16,0	61	18,6	66,0
	անտառի եզրի թփուտներում	71	14,3	66	15,9	73,3
Հաղարջենի բիբրշտեյնի	լերկ, քարաքարոտ լանջում	96	18,6	61	19,2	63,9
	անտառում	27	14,5	70	16,6	76,2
Կոկոշենի բեքված	քարաքարոտ թփուտներում	84	16,5	65	18,2	64,0
	անտառում	34	14,0	70	16,6	74,8
Կծխուր սովորական	լերկ լանջում	92	16,8	63	19,5	62,6
	անտառի եզրին	74	14,8	67	16,9	72,4
Տյալենի սովորական	գետափի լայն մասում	96	17,2	64	19,7	63,0
	անտառում	26	13,8	69	16,8	75,8

Վեգետացիայի առանձին փուլերում, ինչպես նաև պտղահավաքից երկու շաբաթ հետո, քիմատեսակների տերևներում սպեկտրոֆոտոմետրիկ եղանակով ԱՅ-26 սարքի միջոցով որոշվել է պլաստիդային պիգմենտների պարունակությունը: Զլորոֆիլը ըստ Մակ Կիննիի, կարոտինոիդները (կարոտին + քանտոֆիլ) համաձայն Մուրի [5]: Այդ նպատակով վեգետացիայի շրջանում ընտրվել են 4-ական թփեր և յուրաքանչյուրի սաղարթի 4 կողմի ստորին, միջին և վերին հարկերից հավաքվել են հավասար թվով տերևներ ու յուրաքանչյուր թփից կազմված միջին նմուշում առանձին-առանձին որոշվել է պլաստիդային պիգմենտների պարունակությունը:

Տվյալները չոր նյութի վրա հաշվարկելու համար որոշվել է զուգահեռաբար վերցրած տերևների թաց նմուշի բացարձակ չոր բաշը:

Բերված տվյալները ներկայացնում են կատարված անալիզների միջին արդյունքները:

Արդյունքներ և քննարկում: Ուսումնասիրությունների արդյունքները ցույց են տվել, որ հետազոտվող քիմատեսակների աճելատեղերի միկրոկլիմայական պայմանների ազդեցության տակ տերևներում կանաչ պիգմենտների քանակական փոփոխություններ են տեղի ունեցել (աղ. 2):

Աղյուսակ 2. Վեգետացիայի ընթացքում քլորոֆիլի պարունակության շարժընթացը
Լոռու մարզի տարբեր միկրոկլիմայական պայմաններում աճող թփատեսակների
տերևներում, մգ/գ չոր նյութ, $M \pm m$

Տեսակները	Աճելավայրը	Վեգետացիայի փուլերը					
		Տերևների կազմակեր- պում	Ծաղկում	Պտուղների կազմակեր- պում	Պտուղների ամ	Պտուղների հասունա- ցում	Բերքահա- վաքից հետո
Ճկեռենի գերմանական	անտառի եզրում	4.54 ± 0.23	6.46 ± 0.38	6.18 ± 0.26	5.97 ± 0.34	4.20 ± 0.18	2.74 ± 0.12
	անտառում	4.88 ± 0.21	7.32 ± 0.24	6.91 ± 0.27	6.63 ± 0.22	4.72 ± 0.20	3.16 ± 0.14
Բալենի ալեներ	լեռկ լանջում	5.08 ± 0.26	5.42 ± 0.41	6.85 ± 0.23	6.42 ± 0.32	5.48 ± 0.32	3.08 ± 0.17
	ժողովում	5.25 ± 0.34	7.24 ± 0.36	7.98 ± 0.42	7.25 ± 0.21	6.38 ± 0.34	3.72 ± 0.19
Սոռենի սովորական (ազնիվ)	անտառի հատառեղում	4.84 ± 0.22	6.25 ± 0.24	5.96 ± 0.27	5.67 ± 0.32	4.24 ± 0.16	2.87 ± 0.13
	անտառում	4.77 ± 0.28	6.89 ± 0.31	6.46 ± 0.34	6.27 ± 0.26	4.88 ± 0.23	3.19 ± 0.14
Մալխենի	լեռկ լանջում	6.46 ± 0.32	-	8.12 ± 0.22	7.78 ± 0.24	6.24 ± 0.20	4.33 ± 0.19
	անտառի եզրի թփոտում	6.89 ± 0.24	-	8.87 ± 0.43	8.62 ± 0.37	7.48 ± 0.38	4.89 ± 0.21
Տիպենի սովորական	գետափի բաց տարածքում	6.34 ± 0.41	-	7.84 ± 0.35	7.27 ± 0.47	6.71 ± 0.28	4.28 ± 0.22
	անտառում	6.13 ± 0.30	-	7.14 ± 0.28	6.89 ± 0.33	6.32 ± 0.32	3.87 ± 0.19
Հաղարջենի հիբերշտենի	լեռկ քարքարոտ լանջում	5.50 ± 0.28	7.82 ± 0.46	7.28 ± 0.33	6.69 ± 0.32	5.00 ± 0.34	3.47 ± 0.15
	անտառում	5.89 ± 0.33	8.26 ± 0.39	7.94 ± 0.30	7.37 ± 0.12	5.92 ± 0.26	4.18 ± 0.16
Կոկոռչենի թեքված	քարքարոտ թփոտում	4.36 ± 0.24	5.98 ± 0.33	5.46 ± 0.38	5.12 ± 0.28	4.20 ± 0.13	2.71 ± 0.10
	անտառում	4.27 ± 0.19	6.87 ± 0.28	6.36 ± 0.21	5.79 ± 0.19	4.67 ± 0.35	3.32 ± 0.14
Կոխուր (ծղրենի) սովորական	լեռկ լանջում	4.67 ± 0.18	6.89 ± 0.29	6.42 ± 0.36	6.24 ± 0.22	5.27 ± 0.32	3.02 ± 0.11
	անտառի եզրում	5.09 ± 0.20	7.86 ± 0.37	7.38 ± 0.39	6.82 ± 0.25	5.89 ± 0.26	3.47 ± 0.15

Ներկայացված աղյուսակից ակնհայտ է, որ վեգետացիայի ընթացքում քլորոֆիլի պարունակությունը տերևներում և առավելագույնը գրանցվել է ծաղկման (զկեռենի գերմանական, մոռենի սովորական, հաղարջենի հիբերշտենի, կոկոռչենի թեքված, կոխուր սովորական) կամ պտղակալման (մալխենի, տիպենի սովորական) փուլերում:

Հայտնի է, որ գեներատիվ փուլին անցնելիս ուժեղանում է տերևների կապը վերարտադրման օրգանների հետ [9], որը խթանում է քլորոֆիլի սինթեզն առաջիններում և ապահովում ֆոտոասիմիլյանտերով առատ մատակարարումը երկրորդներին: Այս դրույթի վառ վկայությունն են տիպենի սովորականի տվյալները: Այդ տեսակը վատ լուսավորվածության պայմաններում (մեր փորձերում անտառում) թույլ է պտղաբերում կամ չի պտղաբերում [1]: Հետևաբար, գետափի բաց աճելատեղում աճող տիպենի սովորականի տերևներում քլորոֆիլի բարձր պարունակությունը պայմանավորված է առատ պտղաբերությամբ:

Պտղահավաքից հետո քլորոֆիլի պարունակությունը տերևներում խիստ նվազում է, որի պատճառը տերևների ծերացման և դրա հետ մեկտեղ պտուղների բացակայության հետևանքով ճարպա-սպիտակուցային համալիրի հետ կանաչ պիգմենտների կապի թուլացումն է և նրանց քայքայման պրոցեսների արագացումը:

Նման իրադրության դեպքում ևս քլորոֆիլի քանակը բարձր է եղել այն

բույսերի տերևներում, որոնք աճել են ռելիեֆի շատ քիչ պակաս լուսավորված տեղերում և որն, ըստ մի շարք տվյալների [12, 13], կարելի է դիտել այդ պայմաններում ձեռք բերված հարմարվողականության ունակություն:

Աճելատեղերի քլորոֆիլի պարունակությունը քննարկելիս պարզվել է, որ վեգետացիայի սկզբում տարբեր աճելատեղերում աճող միևնույն տեսակի տերևներում քլորոֆիլի պարունակության տարբերություններն էական չեն (1,4-7,5%)։ Սա նույնպես բացատրվում է այն հանգամանքով, որ այդ շրջանում (տերևների կազմակերպում) ընտրված աճելատեղերի մթնոլորտային և էդաֆիկ գործոնների լարվածության տարբերություններն այնքան մեծ չեն, որ որոշակի կերպով ազդեն կանաչ պիգմենտների քանակական ցուցանիշների վրա։ Վեգետացիայի հաջորդ փուլում այդ տարբերությունները մեծանում են և կախված բույսի տեսակից ու վեգետացիայի փուլերից տատանվում են 5,2-29,2%-ի սահմաններում, հոգուտ անտառում, անտառի եզրում, քփուտներում, ծորակում աճող բույսերի։ Յետագուտվող քփատեսակների պիգմենտային ֆոնդի փոփոխությունը կրել է համալիր բնույթ, որի ընթացքում էական տեղաշարժեր են տեղի ունեցել կարոտինոիդների պարունակության մեջ (աղ. 3)։

Սղյուսակ 3 Վեգետացիայի ընթացքում կարոտինոիդների պարունակության չարժընթացը Լոռու մարզի տարբեր միկրոկլիմայական պայմաններում աճող քփատեսակների տերևներում, մգ/գ չոր նյութ, $M \pm m$

Տեսակները	Աճելատեղերը	Վեգետացիայի փուլերը					
		Տերևների կազմակերպում	Ծաղկում	Պտուղների կազմակերպում	Պտուղների ան	Պտուղների հասունացում	Թերթախա- վացից հետո
Չկունների զերմանական	անտառի եզրին	1,19±0,03	1,61±0,04	1,67±0,03	1,69±0,03	1,40±0,06	1,36±0,04
	անտառում	0,94±0,04	1,32±0,06	1,49±0,06	1,47±0,04	1,28±0,03	1,25±0,04
Բալենի պեղեք	չերկ լանջին	1,56±0,07	1,77±0,10	2,06±0,11	1,98±0,11	1,86±0,10	1,64±0,09
	ճորակում	1,28±0,03	1,46±0,06	1,81±0,10	1,76±0,08	1,63±0,05	1,48±0,06
Մոռենի սովորական (ազնիվ)	անտառի հատվածում	1,09±0,05	1,29±0,04	1,52±0,07	1,68±0,06	1,55±0,07	1,44±0,03
	անտառում	0,98±0,05	1,15±0,06	1,31±0,06	1,53±0,07	1,30±0,02	1,24±0,04
Սալիկների	չերկ լանջին	1,17±0,04	-	1,72±0,05	1,75±0,08	1,64±0,08	1,40±0,03
	անտառի եզրի քփուտում	1,03±0,04	-	1,34±0,07	1,43±0,06	1,42±0,07	1,36±0,03
Տիլենի սովորական	գետափի բաց տարածքում	1,03±0,06	-	1,48±0,05	1,60±0,09	1,49±0,06	1,27±0,03
	անտառում	0,87±0,05	-	1,13±0,04	1,36±0,05	1,29±0,04	1,13±0,04
Հաղարջների Քիբրոշտենի	չերկ քարքարոտ լանջին	1,12±0,06	1,35±0,05	1,67±0,08	1,79±0,04	1,57±0,07	1,47±0,05
	անտառում	0,96±0,06	1,14±0,04	1,45±0,07	1,57±0,07	1,34±0,06	1,26±0,04
Կոկոռչենի թթված	քարքարոտ քփուտում	1,54±0,09	1,83±0,08	1,96±0,10	1,88±0,10	1,74±0,09	1,47±0,05
	անտառում	1,21±0,07	1,50±0,05	1,70±0,08	1,55±0,09	1,41±0,03	1,29±0,03
Կոնյուր (ծորենի) սովորական	չերկ լանջին	1,46±0,08	1,79±0,04	1,87±0,08	1,84±0,10	1,72±0,08	1,53±0,05
	անտառի եզրին	1,27±0,07	1,41±0,05	1,69±0,03	1,62±0,06	1,43±0,02	1,33±0,04

Աղ. 3-ում բերված տվյալները ցույց են տալիս, որ վեգետացիայի ընթացքում կարոտինոիդների պարունակությունը գերակշռել է այն բույսերի տերևներում, որոնք աճել են անտառի եզրին, չերկ լանջում, անտառի հատված տարածքում,

այսինքն բաց, օրվա ընթացքում լավ լուսավորվող աճեցված տներում: Վեգետացիայի միջին տվյալներով վերջիններում աճող բույսերն էականորեն տարբերվել են տերևներում կարոտինի և քսանտոֆիլի գումարային մեծությամբ: Ըստ որում, նվազագույն տարբերությունը (13,9%) փաստագրվել է մոռենու, առավելագույնը (21,4%) կոկոռշենու մոտ հոգուտ բաց, լավ լուսավորվող տարածքում աճողների: Վերջիններիս տերևներում դեղին պիգմենտների քանակական ավելացման կարևոր պայմաններից մեկը, հավանաբար, լույսի բարձր ինտենսիվությունն է, որը հաճախ հասնում է 100 կԼք:

Այդ կապակցությամբ հայտնի է, որ բարձր լուսավորվածության պայմաններում կարոտինոիդները պաշտպանիչ դեր են կատարում, որով նախապահպանում են քլորոֆիլի մոլեկուլը ֆոտոօքսիդացումից [8]: Կասկած չի հարուցում, որ այդ մեխանիզմը գործել է նաև ռելիեֆի բաց տեղանքում աճող թփատեսակների տերևներում:

Վեգետացիայի ընթացքում տերևներում կարոտինոիդների պարունակության առավելագույնը բալենի ալեհերի, կոկոռշենի թեքվածի և կծոխուր (ծոռենի) սովորականի մոտ համընկել է պտուղների կազմակերպման, իսկ զկեռենի գերմանականի, մամխենու, մոռենի սովորականի (ազնիվ), հաղարջենի Բիբերշտեյնի և տիլենի սովորականի մոտ՝ պտուղների աճման փուլին: Այլ խոսքով, ուսումնասիրվող թփատեսակների վեգետացիայի ընթացքում կանաչ և դեղին պիգմենտների պարունակությունը փոխվել է գուգահեռաբար, որը համաձայնեցվում է այլ բույսերի վրա դրված փորձերի արդյունքների հետ [12, 14]: Կարոտինոիդների քանակական փոփոխության նման շարժընթացը խոսում է բույսերի պտուղների զարգացման մեջ նրանց ունեցած կարևոր դերի մասին: Ինչպես և քլորոֆիլի դեպքում, պտուղների բերքահավաքից հետո կարոտինոիդների պարունակությունը տերևներում ընկել է, այնուամենայնիվ ավելի բարձր մնալով տեղանքի բաց մասերում աճող բույսերի մոտ:

Միաժամանակ պարզվել է, որ վեգետացիայի այդ շրջանում դեղին պիգմենտների պարունակության անկումը շատ ավելի քիչ է եղել, քան քլորոֆիլինը, բաց տեղանքներում 2,9-ից մինչև 15,5 % (համապատասխանաբար զկեռենի գերմանական և կոկոռշենի թեքված), իսկ սահմանափակ լուսավորվածության, օդի և հողի բարձր խոնավության ու համեմատաբար ցածր ջերմության պայմաններում 2,3-ից 11,6% (զկեռենի գերմանական և տիլենի սովորական):

Վեգետացիայի վերջում կարոտինոիդների պարունակության ավելի փոքր անկումը բացատրվում է նրանով, որ այդ շրջանում նրանք, ավելի, քան քլորոֆիլը, կայուն են քայքայման նկատմամբ [7]:

Մեր կարծիքով՝ նկարագրված երևույթի էկոֆիզիոլոգիական նշանակությունը կայանում է կարոտինոիդների պաշտպանիչ ֆունկցիայի մեջ, որի շնորհիվ քլորոֆիլը, թեկուզ և քանակապես շատ է պակասում, այնուամենայնիվ տերևներում առկա պարունակությունը շարունակում է ֆոտոսինթետիկ ֆունկցիան կատարել, որի արդյունքները պահեստավորվում են թփատեսակների ձմեռող օրգաններում:

Այսպիսով, չնայած ուսումնասիրվող թփատեսակներն ընդհանրապես աճում են մեզոֆիլ-անտառային անտառաբուսական շրջանում, այնուամենայնիվ կոկոռշենի աճեցված տների միկրոկլիմայական պայմանները խոր ազդեցություն են թողնում

տերևներում պլաստիդային պիգմենտների քանակական ցուցանիշների վրա:

Լերկ լանջի, անտառի հատատեղի, գետափի բաց տարածքի ավելի ինտենսիվ լուսավորվածության, օդի և հողի բարձր ջերմաստիճանի ու ցածր խոնավության պայմաններում ուսումնասիրվող թփատեսակները բնութագրվում են տերևներում քլորոֆիլի համեմատաբար ցածր և դեղին պիգմենտների բարձր պարունակությամբ:

Անկախ աճելատեղերից, այդ պիգմենտների պարունակությունը վեգետացիայի ընթացքում փոխվում է միանման: Սակայն քլորոֆիլի պարունակությունն առավելագույնին է հասնում ծաղկման կամ պտուղների կազմակերպման փուլում, իսկ կարոտինոիդներինը՝ պտուղների կազմակերպման կամ աճի փուլում: Դրանով իսկ դրսևորում է դեղին պիգմենտների նշանակալի դերը ոչ միայն քլորոֆիլի մոլեկուլը ֆոտոօքսիդացումից պահպանելու, այլև վերարտադրման օրգանների աճի և զարգացման մեջ:

ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

1. *Գրիգորյան Ա.Ա.* Հայաստանի անտառների արժեքավոր ծառերն ու թփերը. Երևան, «Հայաստան», 166, 1979:
2. *Андреева Т.Ф.* В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений, I, М., Изд-во Моск. ун-та, 267-309, 1967.
3. *Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А.* Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М., "Высшая школа": с.332, 1961.
4. *Варданян Ж.А.* Деревья и кустарники Армении в природе и культуре. Ереван, с. 367, 2003.
5. *Гавриленко В.М., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.И.* Большой практикум по физиологии растений, М., "Высшая школа", с. 392, 1975.
6. *Казарян В.О.* Физиологические аспекты эволюции от древесных к травам. Л. "Наука", с.349, 1990.
7. *Крамер П., Козловский Т.* Физиология древесных растений. М., "Гослесбумиздат", с.627, 1963.
8. *Красновский А.А.* В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. I, М., Изд-во Моск. ун-та, 149-206, 1967.
9. *Мокроносов А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., "Наука", с. 194, 1981.
10. *Ничипорович А.А.* В кн.: Физиология фотосинтеза, М., "Наука", 7-33, 1982.
11. *Цельникер Ю.Л., Осипова О.П., Николаева М.К.* В кн.: Физиология фотосинтеза, М., "Наука", 187-203, 1982.
12. *Cabrera N., Armas R.de, Musienko N.* Cienc. agr, 18, 53-57 1958.
13. *Iranguillini W.* Die Bedeutung des Lichtes und der Temperature für die Kohlensäure assimilation von Pinus cembra Jungwachs an einem hochalpinen Standort. Planta, 46, 2, 154-178, 1955.
14. *Valdes C.R., Estifanes Y., Pombo J.R., Perez J.A.* Influencia de la nutrición potasica sobre el contenido de pigmentos fotosintéticos en planetos de cofi. Cienc. agr, 33, 54-59.

Поступила 21.IV.2006