

УДК 635. 918:581.132+581.52

*Н. В. ГЕТКО, Т. А. ПОБОЛОВЕЦ, член-корреспондент В. В. ТИТОК*

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ЛИСТА ТРОПИЧЕСКИХ И СУБТРОПИЧЕСКИХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В ОРАНЖЕРЕЙНОЙ КУЛЬТУРЕ

*Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь  
N.Hetko@cbg.org.by; tl-21@hotmail.com; titok@cbg.org.by*

Выявлен характер сопряженности между структурными и функциональными параметрами листа, раскрывающий механизмы адаптации древесных тропических и субтропических видов в условиях оранжерей.

*Ключевые слова:* функциональная анатомия, адаптивная стратегия, тропические и субтропические древесные виды, флуоресценция.

*N. V. HETKO, T. A. POBOLOVETZ, V. V. TITOK*

## FUNCTIONAL ANATOMY OF THE LEAVES OF TROPICAL AND SUBTROPICAL WOODY SPECIES IN THE GREENHOUSE CULTIVATION

*Central Botanical Garden of National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus  
N.Hetko@cbg.org.by; tl-21@hotmail.com; titok@cbg.org.by*

The nature of the interaction between structural and functional parameters of a leaf, which discloses the mechanism of adaptation of tropical and subtropical woody species in greenhouse conditions, is revealed.

*Keywords:* functional anatomy, adaptive strategy, tropical, subtropical, tree species, fluorescence.

**Введение.** Адаптивную стратегию растений, представляющих тропическую флору Земли и культивируемых в условиях оранжерей, следует рассматривать как научную проблему, требующую для своего изучения комплексного подхода и мобилизации теоретических и практических достижений различных отраслей ботаники и смежных с ней дисциплин. Анализ источников показывает, что такие характеристики растений, как структура и морфология листа в наибольшей степени отражают адаптивную стратегию тропических видов в местах их естественного произрастания. Например, установлена закономерность, согласно которой в тропическом лесу представители различных семейств в одинаковых условиях произрастания обнаруживают сходную морфологию листа (конвергенция) [1–3]. Такой признак, как размеры листа принят в качестве основного при выделении формаций влажных тропических лесов Малайзии, Бразилии [4], Мексики [5] и других тропических регионов. Как мезофильные (Mesophyllous) характеризуются 50 % низинных тропических лесов Эквадора, Бразилии и Австралии, 95 % растений горных лесов в Коста Рика отнесены к формации микрофильные (Microphyllous), а тропические лесные формации пустошей – к категории склерофильных (Sclerophyllous).

Вторым важным признаком адаптивной стратегии вида является анатомическая структура листа, формирующаяся как интегральный функциональный ответ на водный стресс и интенсивность света [6]. При этом, согласно [3], в качестве ключевого параметра принята величина соотношения объемов палисадной и губчатой паренхимы листа (П/Г). Так, большинство видов (91 %), произрастающих в низинных прибрежных Атлантических лесах, имеют мезоморфные листья, которые характеризуются одноклеточным слоем эпидермиса, одноклеточным слоем палисадной паренхимы, 5–8 слоями губчатой паренхимы и склеренхимой, примыкающей к проводящим пучкам. У ксероморфных растений двуслойный эпидермис, толщина листа почти вдвое больше, палисадная паренхима представлена более чем двумя слоями и величина отношения ее по объему к губчатой составляет около 0,6–0,8, иногда – более 1,5.

© Гетко Н. В., Поболовец Т. А., Титок В. В., 2015.

Смена условий произрастания обычно сопровождается и соответствующими изменениями в структуре листа: при недостатке воды и сильной инсоляции листья приобретают так называемую ксероморфную структуру, в условиях достаточного водоснабжения и недостатка света – мезоморфную. Свет, при прочих равных условиях, является ведущим фактором, регулирующим рост и развитие растений. При этом высокая фотосинтетическая способность энергетически целесообразна для растений лишь в условиях высокой интенсивности света, и она поддерживается структурой толстых листьев. Согласно [7], толстые листья с обширной внутренней поверхностью, обращенной к межклетникам, имеют преимущества в реализации большей скорости фотосинтеза в условиях высокого уровня инсоляции.

Изучению функциональной анатомии листа по отношению к фотосинтезу посвящены работы I. Terashima и соавт. [8; 9]. Работами R. Oguchi и соавт. [10; 11] было показано, что в листьях ряда древесных видов японского субтропического леса величина отношения площади поверхности хлоропластов к площади поверхности мезофилла ( $S_c/S_{mes}$ ), граничащей с межклетниками, изменяется пропорционально величине максимального фотосинтеза ( $P_{max}$ ). При этом высокие корреляции были выявлены между фотосинтетической способностью и толщиной листа, между фотосинтетической способностью и площадью поверхности клеток мезофилла, обращенной к межклетникам [10–12].

В данном сообщении анализируется характер сопряженности между параметрами анатомической структуры листа [13] и параметрами индукции флуоресценции хлорофилла *a* [14], характеризующими протекание фотохимических реакций, связанных с функционированием в листьях ФС 2 у древесных оранжерейных растений.

Цель работы – на основе комплексного анализа структурных и функциональных признаков листа выявить механизмы адаптации древесных видов тропической и субтропической флоры в оранжерейной культуре.

**Материалы и методы исследований.** Сравнительному изучению подвергнуты 12 видов, которые представляют флору сухих и влажных тропических и субтропических лесов и выращиваются в оранжереях с различными световыми условиями. В таблице виды распределены в пределах экологических групп в соответствии с их географической приуроченностью и экотопами. В качестве ключевых признаков структурной адаптации листа в оранжереях приводятся усредненные значения величин: соотношение объемов палисадный : губчатый мезофилл – П/Г [3–6], и отношение объема палисадной ткани к объему всего мезофилла – коэффициент палисадности мезофилла (КПМ) [13].

**Величина соотношения тканей листа (П/Г, КПМ) у видов тропической и субтропической флоры в оранжерейной культуре**

Вид	П/Г	КПМ
Сухие субтропики, леса		
<i>Brachychiton discolor</i> Muell.	1,26; 1,16	0,42; 0,54
* <i>Nerium oleander</i> L.	0,60; 0,97; *1,98	0,37; 0,58
Влажные субтропики, леса		
<i>Aucuba japonica</i> Thunb. cv. <i>variegata</i> <i>Camellia japonica</i> L.	0,59; 0,56	0,37; 0,35
* <i>Hibiscus rosa-sinensis</i> L.	0,36; 0,50	0,27; 0,35
<i>Ochrosia elliptica</i> Labill.	0,58; 0,61; *0,80	0,37; 0,38
<i>Pittosporum Tobira</i> (Thunb.) Aiton	0,50; 0,51	0,33; 0,34
cv. <i>Variegata</i>	0,98; 0,82	0,50; 0,45
Влажные тропики, леса		
<i>Codiaeum variegatum</i> (L.) Blume f. <i>platyphyllum</i> cv. <i>hollufiana</i>	0,25; 0,18	0,16; 0,14
* <i>Ficus benjamina</i> L.	0,34; 0,80; *0,80	0,26; 0,44
<i>Ficus binnendijkii</i> Miq. cv. <i>alii</i>	0,80; 0,53	0,50; 0,35
<i>Ficus triangularis</i> Muel. Arg.	0,19 ; 0,17	0,16; 0,14
Сухие тропики, подлесок		
<i>Coffea arabica</i> L.	0,25; 0,28	0,20; 0,22

Примечание. \* – обозначена величина параметра, установленная для образцов растений из мест естественного произрастания (о. Кипр).

Среднемесячные показатели освещенности в секциях обеих оранжерей с тропическим и субтропическим режимами различаются, и наиболее существенно – в весенне-летний период. В летние месяцы освещенность в оранжерее № 1 достигает в среднем 8 тыс. лк (максимум 50–60 тыс. лк), в зимний период соответственно – 500–800 лк (максимум – 2000 лк). В условиях оранжереи № 2 освещенность в летний период составляет 9–10 тыс. лк (максимум – 60–70 тыс. лк), а в зимние месяцы – 1000–1500 лк (максимум – 3000 лк). По климатическим показателям более близкой к естественным условиям обитания культивируемых тропических и субтропических растений является оранжерея № 2.

**Результаты и их обсуждение.** Если судить по величине соотношения объемов палисадной и губчатой паренхимы (П/Г) у 12 видов оранжерейных растений (таблица), то очевидно, что в условиях оранжерей мезоморфная структура листа с величиной соотношения П/Г в пределах 0,16–0,30 сохраняется у представителей влажных тропических лесов: *Codiaeum variegatum*, *Ficus benjamina* (оранжерея № 1), *Ficus triangularis*, а также у вида, произрастающего в подлеске сухих тропиков, – *Coffea arabica*. Мезоксерофитная структура листа с величиной соотношения П/Г, равной 0,50 и 0,80, характерна для большинства представителей влажных субтропических лесов в условиях оранжерей, в то время как у видов, представляющих флору сухих субтропиков (*Brachychiton discolor* и *Nerium oleander*), в условиях оранжерей формируется типичная ксероморфная структура листа с величиной соотношения П/Г, равной 1,16–1,26 и 0,6–0,97 соответственно.

В пределах исследованной нами тропикогенной группы фикусов особо выделяются виды, обладающие пластичностью структуры в зависимости от условий произрастания. Среди них *F. bennendijkii* с переходной мезоксерофитной структурой листа, сформированной в условиях оранжерей с разным уровнем освещенности. Так у растений, культивируемых в условиях с более низким уровнем освещенности, обнаруживается одно- и двуслойная палисадная паренхима, которая располагается с обеих сторон листовой пластинки – мезофитная структура листа, с коэффициентом палисадности 0,35. У растений, культивируемых в условиях с более высоким уровнем освещенности, структура листа ксеромезофитная, с характерным для нее коэффициентом палисадности мезофилла, равным 0,47.

У образцов фикуса бенджамина – *F. benjamina*, отобранных в условиях более сухого субтропического климата на о. Кипр, сформирована структура с величиной П/Г, равной 0,80, характерной для ксероморфных листьев, в то время как у растений в оранжерейной культуре зафиксирована величина данного параметра, равная 0,34, – мезофитная структура листа. В стратегии структурной адаптации данных видов в условиях оранжерей с различным уровнем освещенности оба варианта являются эффективными в плане использования лучистой энергии и по данному признаку оба вида следует отнести к высоко пластичным.

У растений влажных субтропиков: *Aucuba japonica*, *Camellia japonica*, *Hibiscus rosa-sinensis*, *Ochrosia elliptica*, *Pittosporum tobira* в условиях оранжерей обнаруживается типичная ксероморфная структура листа (П/Г в пределах 0,6–0,75). А величина данного показателя, равная 0,80, характерна для образцов листьев *Hibiscus rosa-sinensis*, отобранных в местах его естественного произрастания (о. Кипр).

Скрининг пигментного фонда листьев оранжерейных растений, проведенный нами ранее [15], позволил сделать вывод о том, что пластичность фотосинтетического аппарата проявляется в поддержании баланса фотосинтетических пигментов, позволяющем расширить спектр поглощения солнечного света листом за счет увеличения в светособирающем комплексе пластид доли пигментов, аккумулирующих свет низкой интенсивности (хлорофилла *b* и каротиноидов).

Эффективность использования аккумулируемого листьями солнечного света в первичных процессах фотосинтеза сопряжена с высокой чувствительностью фотосинтетического аппарата к изменениям факторов среды, что непосредственно отражается на параметрах флуоресценции хлорофилла *a*, которые появляются задолго до видимых нарушений физиологического состояния растений. Источником флуоресценции в растительной клетке являются светособирающие молекулы пигментов, преимущественно хлорофилла *a* ФС 2. Данный метод широко используется для оценки физиологического состояния как отдельного растения, так и целых экосистем,

в том числе и при изучении тропических и субтропических видов растений в местах их естественного произрастания [16].

В предлагаемую нами систему мониторинга включены следующие параметры индукции флуоресценции хлорофилла  $a$  [14]:

$F_0$  – исходный уровень флуоресценции, который определяется флуоресценцией хлорофилла в условиях, когда все РЦ находятся в активном рабочем состоянии, способны тушить флуоресценцию антенны и составляет всего около 0,6 % от поглощенного света (вследствие конкуренции с фотохимическими реакциями) [17; 18];

$F_m$  – максимальный уровень флуоресценции наблюдается, когда РЦ ФС 2 ингибируются под влиянием неблагоприятных факторов и составляют около 3 % от поглощенного света [17; 18];

$F_v$  – переменная флуоресценции (разница между  $F_m$  и  $F_0$ ). Она обусловлена той частью световой энергии, которая в первичных реакциях фотосинтеза утилизируется РЦ, когда они находятся в активном состоянии. Считается, что чем выше значение  $F_v$ , тем более благоприятными оказываются условия для функционирования фотосинтетического аппарата.

Величина отношения  $F_v / F_m$  отражает потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС 2, который коррелирует с квантовым выходом фотосинтеза и позволяет использовать этот параметр для характеристики фотосинтетического процесса [17]. В здоровых листьях, независимо от вида изучаемого растения, величина данного параметра близка к 0,8 и по [18; 19] она составляет  $(0,832 \pm 0,004)$ . Меньшая величина отношения  $F_v / F_m$  указывает на то, что доля РЦ ФС 2 у растений в условиях стресса повреждена, и по мере усиления напряженности действия экстремального фактора наблюдается снижение величины  $F_v / F_m$ , что отражает нарушения в функционировании электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) ФС 2.

Одной из наиболее важных составляющих предлагаемой нами системы мониторинга является исследование сопряженности между структурными и функциональными параметрами листа, характеризующей адаптационный потенциал тропических и субтропических растений в условиях оранжерей. Корреляционному анализу у исследуемых таксонов были подвергнуты 11 показателей, а именно: ГП – толщина (объем) губчатой паренхимы, ПП – толщина (объем) палисадной паренхимы, КППМ – коэффициент палисадности мезофилла, Хл  $a$ , Хл  $b$ , их суммарное содержание  $\Sigma a + b$  и соотношение  $a / b$ , сумма каротиноидов  $\Sigma_{\text{сар}}$  и соотношение сумм хлорофиллов и каротиноидов  $\Sigma a + b : \Sigma_{\text{сар}}$ , параметры флуоресценции ( $F_m$ ,  $F_v$ ,  $F_v / F_m$ ). Анализ полученных данных позволил выявить ряд достоверно значимых коэффициентов корреляции. Наиболее важными из них следует считать обратные корреляции: между значениями  $F_m$ ,  $F_v$  и толщиной (объемом) палисадной паренхимы листа ПП ( $k = -0,7$  и  $-0,63$  соответственно).

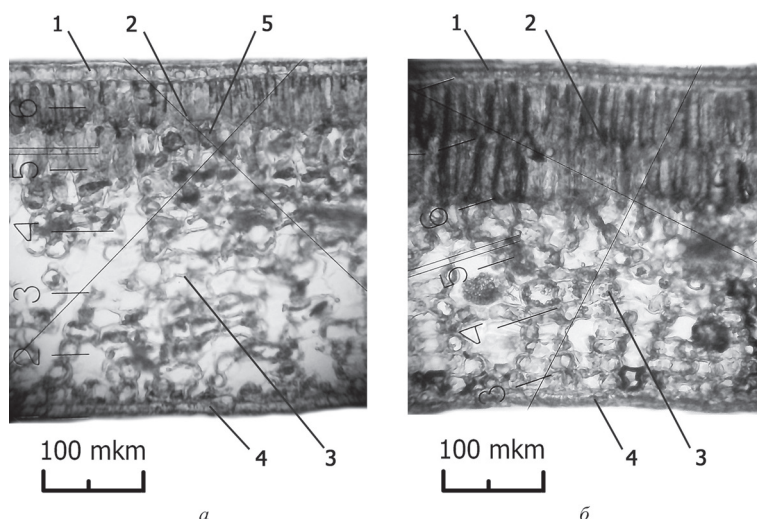


Рис. 1. Поперечные срезы листьев камелии японской – *Camellia japonica* L. (*Theaceae* Don.).D:  $a$  –  $\text{П/Г} = 0,30$ ,  $F_0 = 0,12$ ,  $F_m = 0,55$ ,  $F_v = 0,43$ ,  $F_v / F_m = 0,77$ ;  $b$  –  $\text{П/Г} = 0,50$ ,  $F_0 = 0,14$ ,  $F_m = 0,45$ ,  $F_v = 0,32$ ,  $F_v / F_m = 0,70$ . 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадная паренхима, 3 – губчатая паренхима, 4 – нижняя эпидерма, 5 – включения

Рассмотрим несколько примеров структуры на поперечных срезах листьев у ряда растений.

У камелии японской – *Camellia japonica* L. (рис. 1) видно, что в оранжерее № 1 (а) у растений формируется типичная мезоморфная структура листа с соотношением  $\Pi/\Gamma = 0,30$ , в то время как в оранжерее № 2 (б) обнаруживается ксеромезофитная структура листа с величиной  $\Pi/\Gamma = 0,50$ , и исходя из величин показателей  $F_v$  (0,43) и  $F_v / F_m$  (0,77), условия культивирования в первом случае являются для вида более благоприятными. В данном случае за счет уменьшения объема палисадного мезофилла листа у растений в оранжерее № 1 возрастает доля губчатого мезофилла, и в результате увеличивается соответственно площадь поверхности клеток, обращенной к межклетникам, что напрямую связано с фотосинтетической способностью листа, согласно [10; 12]. При относительно равных объемах палисадного мезофилла в листьях кофе арабика – *Coffea arabica* (рис. 2) в обеих оранжереях в листьях формируется мезоморфная структура ( $\Pi/\Gamma = 0,25$  и 0,28), но, судя по величине параметров  $F_v$  (0,57 против 0,24) и  $F_v / F_m$  (0,78 против 0,66), более благоприятные условия культивирования для вида имеют место в оранжерее № 1, где наиболее эффективное использование лучистой энергии достигается сравнительно большей площадью поверхности клеток губчатой ткани листа, обращенной к межклетникам, что отчетливо видно на рис. 2, а.

Совершенно иная картина наблюдается у листопадного вида – брахихитона (*Brachychiton discolor*), представляющего флору сухих субтропиков и саванн, обладающего типичной ксероморфной структурой листьев, различающихся по толщине. В условиях оранжерей – это вечнозеленое растение, в листьях которого палисадная паренхима по объему более чем в 1,2 раза превосходит губчатый мезофилл с его малой долей межклетников (рис. 3).

Для охросии эллиптической – *Ochrosia elliptica* наиболее оптимальными, исходя из значений показателя  $F_v / F_m = 0,80$ , следует считать условия оранжереи № 2, в то время как в оранжерее

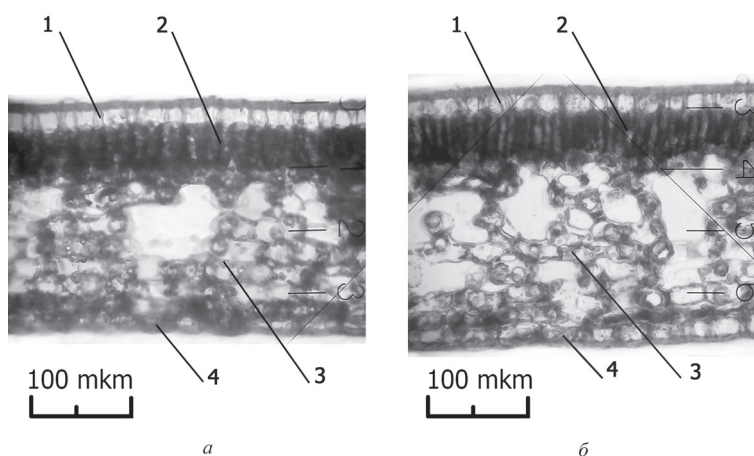


Рис. 2. Поперечные срезы листьев кофе арабика – *Coffea arabica* L. (*Rubiaceae* Juss.): а –  $\Pi/\Gamma = 0,25$ ,  $F_0 = 0,16$ ,  $F_m = 0,72$ ,  $F_v = 0,57$ ,  $F_v / F_m = 0,78$ ; б –  $\Pi/\Gamma = 0,28$ ,  $F_0 = 0,12$ ,  $F_m = 0,36$ ,  $F_v = 0,24$ ,  $F_v / F_m = 0,66$ . 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадная паренхима, 3 – губчатая паренхима, 4 – нижняя эпидерма, 5 – включения

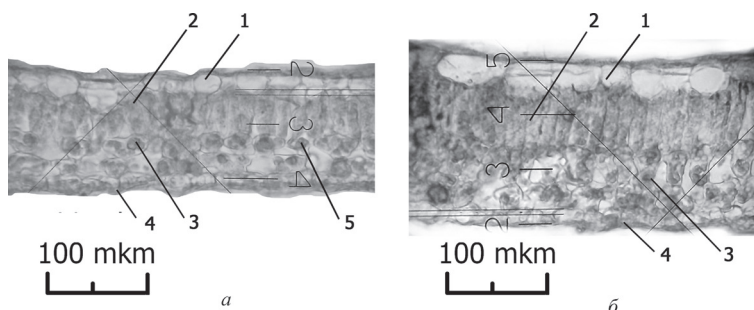


Рис. 3. Поперечные срезы листьев брахихитона – *Brachychiton discolor* Muell. (*Sterculiaceae* Juss.): а –  $\Pi/\Gamma = 1,26$ ,  $F_0 = 0,16$ ,  $F_m = 0,63$ ,  $F_v = 0,47$ ,  $F_v / F_m = 0,74$ ; б –  $\Pi/\Gamma = 1,16$ ,  $F_0 = 0,14$ ,  $F_m = 0,58$ ,  $F_v = 0,44$ ,  $F_v / F_m = 0,76$ . 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадная паренхима, 3 – губчатая паренхима, 4 – нижняя эпидерма, 5 – включения

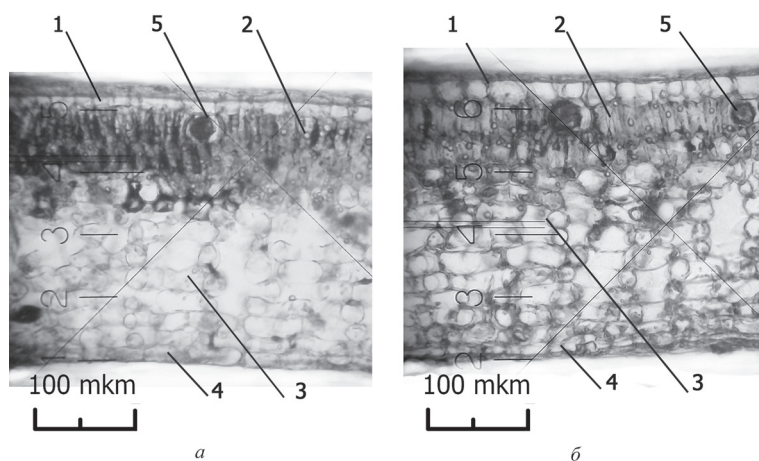


Рис. 4. Поперечные срезы листьев охросии эллиптической – *Ochrosia elliptica* Labill. (*Apocynaceae* Juss.): а – П/Г = 0,50,  $F_0 = 0,15$ ,  $F_m = 0,62$ ,  $F_v = 0,47$ ,  $F_v / F_m = 0,75$ ; б – П/Г = 1,16,  $F_0 = 0,14$ ,  $F_m = 0,61$ ,  $F_v = 0,47$ ,  $F_v / F_m = 0,80$ . 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадная паренхима, 3 – губчатая паренхима, 4 – нижняя эпидерма, 5 – включения

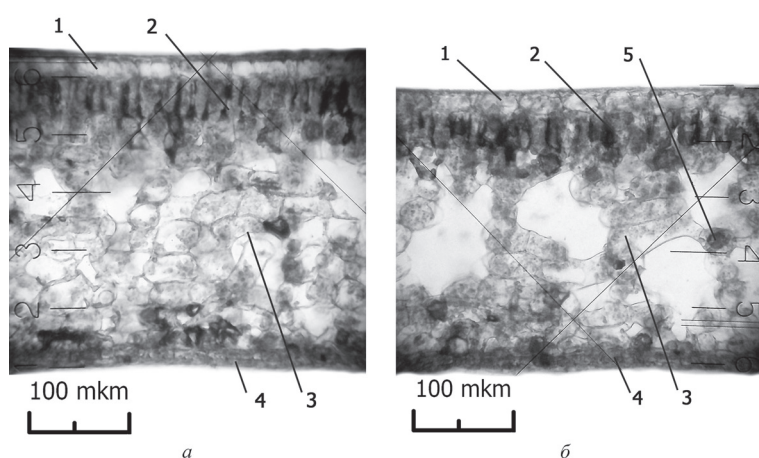


Рис. 5. Поперечные срезы листьев кротона – *Codiaeum variegatum* (L.) Blume (*Euphorbiaceae* Juss.): а – П/Г = 0,25,  $F_0 = 0,15$ ,  $F_m = 0,68$ ,  $F_v = 0,53$ ,  $F_v / F_m = 0,78$ ; б – П/Г = 0,18,  $F_0 = 0,12$ ,  $F_m = 0,62$ ,  $F_v = 0,50$ ,  $F_v / F_m = 0,81$ . 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадная паренхима, 3 – губчатая паренхима, 4 – нижняя эпидерма, 5 – включения

№ 1 величина данного параметра составляет всего 0,75 (рис. 4). В листьях кротона – *Codiaeum variegatum* (рис. 5) с такой же пластичной мезоморфной структурой, как и у предыдущего вида, величины параметра  $F_v / F_m$  в условиях обеих оранжерей различаются менее существенно (0,78 и 0,81). Но структура губчатой ткани обеспечивает более эффективное использование лучистой энергии растениями в оранжерее № 2.

**Заключение.** Таким образом, впервые выявлен характер сопряженности между структурными и функциональными параметрами листа, раскрывающий механизмы адаптации тропических и субтропических видов в условиях оранжерей. Установлено, что ключевым параметром функциональной анатомии листа древесных растений в оранжерейной культуре является величина объема палисадной ткани листа, которая обратно коррелирует с параметрами индукции флуоресценции хлорофилла а:  $F_m$  – максимальным уровнем флуоресценции, когда РЦ ФС 2 ингибируются под влиянием неблагоприятных факторов, и  $F_v$  – переменной флуоресценции, обусловленной той частью световой энергии, которая в первичных реакциях фотосинтеза утилизируется РЦ в активном состоянии ( $k = -0,7$  и  $-0,63$  соответственно).

Впервые показано, что мезоморфная структура листа с однослойной палисадной паренхимой и величиной соотношения палисадный: губчатый мезофилл (П/Г) в пределах 0,20–0,30 обеспечивает наиболее эффективное использование лучистой энергии тропическими и субтропическими видами в световых условиях оранжерей. Полученные данные вносят существенный вклад

в разработку теоретических основ адаптации растений тропической и субтропической флоры к условиям, отличным от мест их естественного обитания, и они могут быть использованы в оценке и мониторинге функционального состояния как сохраняемых в коллекциях видов, так и применяемых в практике озеленения интерьеров.

### Список использованной литературы

1. Turner, I. M. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types // *J. of Biogeography*. – 1994. – Vol. 21. – P. 413–419.
2. Siqueira, M. F. Listagem de especies arboreas do Estado de Santa Catarina / M. F. Siqueira [Electronic resource]. – 2001. – Mode access: <http://www.bdt.org.br/mata.atlantica/flora/local?SC>.
3. Boeger, M. R. T. Leaf Morphology of 89 Tree Species from a Lowland Tropical Rain Forest (Atlantic Forest) in South Brazil / M. R. T. Boeger, L. C. Alves, R. R. B. Negrelle // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. – 2004. – Vol. 47, N 6. – P. 933–943.
4. Medina, E. Sclerophyll and oligotrophic environments: relation between leaf, structure, mineral nutrient content and drought resistance in tropical rain forest of upper Rio Negro region / E. Medina, V. Garcia, T. Cuevas // *Biotropica*. – 1990. – Vol. 22. – P. 51–64.
5. Bonders, F. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico / F. Bonders, J. Popma // *Botanical Gazette*. – 1990. – Vol. 151. – P. 354–365.
6. Hogan, K. P. Ecotypic differentiation of gase exchange responses and leaf anatomy in a tropical forest understory shrub from areas of contrasting rainfall regimes / K. P. Hogan, A. P. Smith, J. L. Arous // *Tree Physiology*. – 1994. – Vol. 14. – P. 819–831.
7. Acclimation leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances / A. Uemura [et al.] // *Tree Physiology*. – 2000. – Vol. 20. – P. 945–951.
8. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion / I. Terashima [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2006. – Vol. 57(2). – P. 343–354.
9. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis / I. Terashima [et al.] // *Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 155. – P. 108–116.
10. Oguchi, R. Leaf anatomy as constraint for photosynthetic acclimation: different responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees / R. Oguchi, K. Hikosaka, T. Hirose // *Plant, Cell and Environment*. – 2005. – Vol. 28. – P. 916–927.
11. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in cold-temperate deciduous forest / R. Oguchi [et al.] // *Oecology*. – 2006. – Vol. 149. – P. 571–582.
12. Oguchi, R. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? / R. Oguchi, K. Hikosaka, T. Hirose // *Plant, Cell and Environment*. – 2003. – Vol. 26. – P. 505–512.
13. Ладыженко, Т. А. Эколого-географические особенности анатомической структуры листа древесно-кустарниковых растений тропической и субтропической флоры / Т. А. Ладыженко, Н. В. Гетко // *Весті НАН Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2014. – № 4. – С. 15–22.
14. Параметры индукции флуоресценции хлорофилла а листьев тропических и субтропических видов растений, культивируемых в оранжерее / Т. А. Ладыженко [и др.] // *Весті НАН Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2014. – № 1. – С. 40–44.
15. Ладыженко, Т. А. Экофизиологический скрининг пигментного фонда листьев тропических и субтропических видов растений, культивируемых в оранжерее / Т. А. Ладыженко, Н. В. Гетко, Л. Ф. Кабашникова // *Весті НАН Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2013. – № 3. – С. 17–22.
16. Energy dissipation and photoinhibition / W. W. Adams [et al.] // *Advances in Photosynthesis and Respiration*. – 2006. – Vol. 22. – P. 49–64.
17. Рубин, А. Б. Биофизика фотосинтеза и методы экологического мониторинга / А. Б. Рубин // *Технология живых систем*. – 2005. – Т. 2. – С. 47–68.
18. Krause, G. H. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics / G. H. Krause, E. Weis // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1991. – Vol. 42. – P. 313–349.
19. Корнеев, Д. Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла / Д. Ю. Корнеев. – Киев, 2002.

Поступило в редакцию 06.04.2015