

На правах рукописи

НОВИЧОНОК

Елена Валентиновна

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В БИОЦЕНОЗЕ МУССОННОГО
ТРОПИЧЕСКОГО ЛЕСА ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА**

03.02.08 – экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Петрозаводск – 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования Петрозаводский государственный университет (кафедра ботаники и физиологии растений, эколого-биологический факультет)

Научный руководитель доктор биологических наук, профессор
Марковская Евгения Федоровна

Официальные оппоненты: **Молчанов Александр Георгиевич**
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт лесоведения РАН,
ведущий научный сотрудник
лаборатории экологии широколиственных лесов

Слемнев Николай Николаевич
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
ведущий научный сотрудник
лаборатории экологической физиологии растений

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования
Российский государственный аграрный
университет – Московская сельскохозяйственная
академия им. К.А. Тимирязева

Защита состоится «28» мая 2014 г. в 16.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, эколого-биологический факультет, тел., факс: 8(8142)763864.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Петрозаводского государственного университета www.petrso.ru, с авторефератом – на сайтах <http://vak.ed.gov.ru/> и www.petrso.ru.

Автореферат разослан: « » апреля 2014 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
канд. биол. наук



Дзюбук И.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Тропические леса, в том числе муссонные тропические леса, являются важнейшим компонентом глобальной экосистемы Земли, так как они влияют на климат, гидрологический и биогеохимический циклы и являются резерватом биологического разнообразия планеты (Huetet et al., 2008). Кроме того, этот биом имеет высокую значимость как источник ресурсов для местного населения, проживающего в регионе (Defries et al., 1995). Несмотря на это, с начала 20 века площади, занимаемые тропическими лесами, сократились наполовину (Ньюмен, 1989). В настоящее время продолжается сокращение площади тропических лесов. При этом наиболее активно этот процесс идет в развивающихся странах тропического региона (State of the World's Forests, 2011, 2012). В связи с этим в последнее время возрос интерес к изучению, сохранению и восстановлению тропических лесных сообществ.

Основными объектами исследования тропических лесов в прошлом были тропические леса Южной Америки, Африки, Индии, Южного Китая (Федоров, 1958; Ричардс, 1961; Вальтер, 1968 и др.: по Кузнецов, 1999). Леса полуострова Индокитай, на территории которого расположен Вьетнам, до настоящего времени остаются наименее изученными (Кузнецов, 1999).

Большое видовое разнообразие тропического леса, различия в фенологии и биологии видов и их реакции на градиент действия факторов среды в суточной и сезонной динамике создает сложную структуру функционального взаимодействия, которая изменяется при любых воздействиях, как естественных, так и антропогенных. Основными экологическими факторами, влияющими на развитие растений в муссонных тропических лесах, являются температура воздуха, освещенность и большое количество осадков, имеющее четкое сезонное распределение (наличие сухого и влажного сезонов). Свет считается основным лимитирующим фактором, ограничивающим рост и выживание деревьев в этих лесах (Whitmore, 1996). Растения подлеска и подроста в тропическом лесу эволюционно адаптированы к условиям низкой освещенности (Zhang et al. 2000, Szarzynsk, Anhuf 2001). Однако естественные процессы (вывалы деревьев) и антропогенное вмешательство (выборочные вырубki) приводят к образованию лесных «окон», в которых, в первую очередь, наблюдается резкое изменение режима освещенности.

К настоящему времени различные аспекты механизмов воздействия естественных и антропогенных факторов на функционирование тропических лесов остаются мало изученными (Huetet et al., 2008). Большое видовое разнообразие приводит к широкому спектру ответных реакций видов на одни и те же факторы среды (Wright, Schaik, 1994; Prior et al., 2004; Reich et

al., 2004; Kushwaha, Singh, 2005). Несмотря на наличие большого количества работ, посвященных адаптации растений к основным экологическим факторам, реакции растений на действие абиотических стрессовых факторов и, особенно, на совместное действие нескольких абиотических факторов в настоящее время изучены недостаточно (Niinemets, Valladares, 2006). Кроме того, до настоящего времени нет четкого понимания роли функциональной пластичности отдельных видов в сукцессионных процессах и при адаптации растений к факторам среды (Bongers, Popma, 1988; Popma et al., 1992; Kitajima, 1994; Valladares, Niinemets, 2008).

Цель работы: изучить эколого-физиологические особенности древесных растений муссонного тропического леса, их способность адаптироваться к изменениям факторов среды.

Задачи:

1. Исследовать показатели водного режима растений в суточной и сезонной динамике, их зависимость от основных экологических факторов (температуры воздуха, дефицита водяных паров в воздухе, освещенности).
2. Определить содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений в сезонной динамике.
3. Исследовать морфо-физиологические параметры листа (пигментный аппарат, морфологические свойства и элементный состав) у растений в разных условиях освещенности.
4. Оценить степень пластичности морфо-физиологических параметров листа.

Научная новизна. Впервые в муссонных равнинных лесах южного Вьетнама проведено изучение эколого-физиологических особенностей водного режима древесных растений разных ярусов. Показано, что значимость экологических факторов в регуляции водного режима выше в сухой сезон. Во влажный сезон усиливаются процессы эндогенной регуляции. Выдвинуто предположение, что низкая степень пластичности, отмеченная у большинства изученных видов, лежит в основе структурной организации лесного сообщества, обеспечивает успешное существование растений при низкой доступности ресурсов, но при этом является причиной сильной уязвимости этих сообществ к антропогенным нарушениям.

Теоретическая значимость работы. Проведенное исследование расширило существующие на сегодняшний день представления об адаптации растений муссонного тропического леса к изменению освещенности и сезонным изменениям режима выпадения осадков, о разной способности отдельных видов растений реагировать на изменения факторов среды, а

также о роли пластичности морфо-физиологических параметров листа у видов разных ярусов тропического леса.

Практическая значимость работы. Полученные данные могут быть использованы при интерпретации данных по CO₂-балансу растительных сообществ тропического леса; при подборе видов для лесовосстановительных работ в зоне тропических лесов, а также при разработке планов рационального использования и сохранения лесных экосистем региона.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы были представлены на II (X) Международной Ботанической Конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2012); всероссийской научной конференции «Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде» (Иркутск, 2013); III Международной научно-практической конференции ««Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов» (Волгоград, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 работ, в том числе 3 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, заключения и списка литературы. Работа изложена на 125 страницах, содержит 33 таблицы, 8 рисунков. Список литературы включает в себя 211 источников, из них 167 – зарубежных.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю профессору, д.б.н. Е.Ф. Марковской за всестороннюю помощь и консультации при написании работы. Исследования были выполнены в рамках плановой темы НИР Совместного Российско-Вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра. Автор хотел бы поблагодарить руководство и сотрудников тропического центра, руководителя темы НИР Ю.А. Курбатову, без содействия которых было бы невозможно проведение исследований на территории Вьетнама, а также дирекцию национального парка Кат Тьен, на территории которого выполнены все экспериментальные исследования. Неоценимую помощь в сборе экспериментального материала оказал А.О. Новичонок. Автор хотел бы сказать отдельное спасибо первым наставникам в научной деятельности – И.Т. Кищенко и Е.Н. Тереховой, а также всем сотрудникам кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета, сотрудникам института леса КарНЦ – Т.А. Сазоновой и В.Б. Придаче., оказавшим научную и моральную поддержку в процессе работы над диссертацией.

Исследования были поддержаны РФФИ, грант 12-04-31234 мол_а «Эколого-физиологические адаптации растений на нарушенных

территориях» (2012-2013 г.г.), а также Программой стратегического развития (ПСР) ПетрГУ в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской деятельности на 2012-2016 г.г. (2012 - 2013 г.г.).

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Экологические особенности растений тропического леса в сезонной динамике и в разных условиях освещенности (литературный обзор)

В главе дана классификация тропических лесов, описаны их климатические особенности, в частности, климатические особенности муссонных тропических лесов. На основе литературных данных проанализированы ответные реакции растений на изменение режима выпадения осадков в течение года. Показано, что показатели водного режима тропических растений при изменении условий почвенного увлажнения могут как оставаться на прежнем уровне, так и изменяться. Рассмотрены основные изменения качественного и количественного состава фотосинтетических пигментов при изменении количества выпадающих осадков. Проанализированы изменения (затрагивающие интенсивность физиологических процессов, пигментный аппарат, морфологические, биохимические и анатомические показатели листа), происходящие при адаптации растений к уровню освещенности. Дано понятие фенотипической пластичности. Показаны различия в степени пластичности растений, различающихся по толерантности к тени. Рассмотрена роль пластичности в сукцессионных процессах и при адаптации растений к изменениям факторов среды.

Глава 2. Место, объекты и методы исследований

2.1. Краткая характеристика района исследования

Исследования проводились на территории национального парка (НП) Кат Тьен ($11^{\circ}21' - 11^{\circ}48'$ с. ш.; $107^{\circ}10' - 107^{\circ}34'$ в. д.). Климат Южного Вьетнама является тропическо-муссонным (McKnight, Hess, 2000). Годовое поступление осадков составляет около 2450 мм (Blanc et al., 2000). При этом в течение года выделяется два сезона: сухой и влажный. В течение всего сухого полугодия (с ноября по апрель) выпадает 400 мм осадков (1/6 годовой суммы). Среднегодовые температуры воздуха составляют $26-27^{\circ}\text{C}$ (Дещеревская и др., 2013).

Значительная часть территории парка представлена муссонными тропическими лесами. Они характеризуются высоким биоразнообразием. (Vandekerckhove et al., 1993). Современная флора Кат Тьена насчитывает около 1600 видов сосудистых растений (Blanc et al., 2000).

2.2. Объекты исследования

Объектами исследования были 16 видов растений муссонного тропического леса разных жизненных форм (классификация по И.Г. Серебрякову), которые занимают разное место в высотном градиенте:

- 1) Деревья верхнего древесного подъяруса: *Lagerstroemia calyculata*, *Dipterocarpus alatus*;
- 2) Деревья среднего древесного подъяруса (2-3 подъярусов): *Hibiscus macrophyllus*, *Dalbergia mammosa*, *Grewia paniculata*, *Pterospermum sp.*, *Ochrocarpus siamensis*, *Barringtonia cochinchinensis*;
- 3) Древесные растения подлеска (нижний древесный подъярус): кустарники (*Anaxagorea sp.*, *Phyllanthus sp.*) и дерево (*Ardisia sp.*);
- 4) Лианы: *Ancistrocladus tectorius*, *Bauhinia sp.*, *Smilax sp.*, *Korthalsia sp.*, *Calamus sp.*

В период исследования все виды растений находились в подлеске в одинаковых экологических условиях роста и развития, но на разных этапах онтогенеза: если растения нижнего древесного подъяруса занимали свои типичные местообитания, то остальные виды были на ранних этапах развития и занимали соответствующую этому этапу нишу.

2.3. Методы исследования

2.3.1. Водный режим

Исследование показателей водного режима растений проводилось во влажный (июль-август 2011 г.) и в сухой (январь-февраль 2012 г.) сезоны. Во влажный сезон исследование было проведено на *Lagerstroemia calyculata*, *Hibiscus macrophyllus*, *Dalbergia mammosa*, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.*; в сухой сезон – на *Lagerstroemia calyculata*, *Hibiscus macrophyllus*, *Grewia paniculata*, *Anaxagorea sp.*, *Ardisia sp.*, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.* Исследования проводили в дни без осадков, в дневной динамике с 6 до 18 часов с интервалом измерений в 1 час на 5-7 растениях каждого вида. С каждого растения отбирали по 5 листьев для определения интенсивности транспирации и по 5 листьев для определения водного дефицита и содержания воды в листе. Для каждого вида растений суточная динамика была изучена в 3-5 кратной повторности. Интенсивность транспирации листьев определяли методом быстрого взвешивания (Иванов, 1950). Дефицит водного насыщения (WSD) и содержание воды в свежей навеске (WC_f) рассчитывали по формулам:

$$WSD = (W_s - W_f) / (W_s - W_d) \times 100 \quad (\%),$$

$$WC_f = W_f - W_d / W_d \quad (\Gamma_{\text{воды}} \Gamma_{\text{сух.массы}}^{-1}),$$

где W_f и W_d – свежая и сухая массы листьев, W_s – масса листьев при насыщении (после регидратации в течение 24 ч).

Параллельно с измерением показателей водного обмена, непосредственно в месте измерения на высоте 2 м от поверхности земли, регистрировали метеорологические параметры: освещенность (с помощью люксметра ТКА-ЛЮКС (НТП «ТКА», Россия)), относительную влажность (Testo 605-H1 (Testo, Германия)) и температуру воздуха (Checktemp 1 (HANNA, Германия)). Дефицит водяных паров (VPD) был рассчитан с использованием значений температуры и относительной влажности воздуха.

Обработка данных по дневной динамике показателей водного обмена была осуществлена с использованием косинор-анализа (программа «Cosinor-Analysis 2.4 for Excel 2000/XP», разработанная С.Н. Шереметьевым (2005)). Для построения эллипса ошибок была использована программа «Cosinor Ellipse 2006», разработанная С.В. Нопиным и Ю.В. Корягиной (2006). Анализ зависимости элементов водного обмена от экологических факторов проводился с помощью множественного регрессионного анализа (программа «StepRegression v. 3.2»).

2.3.2. Изучение морфо-физиологических показателей листа

Морфо-физиологические параметры листа в разных условиях освещенности были изучены у 16 видов растений. Для каждого вида было выбрано по 10 растений: 5 произрастающих в местах с низкой освещенностью (относительно ненарушенным лесным покровом, степень сомкнутости полога составила 65-90 %) и 5 растений, произрастающих в местах с высокой освещенностью (участки леса с нарушенным лесным покровом, степень сомкнутости полога составила 10-55 %). Пробы растительного материала отбирали в течение сухого сезона 2012–2013 г.г. Для определения содержания фотосинтетических пигментов было отобрано по 2 листа с каждого растения. Для определения морфологических показателей листовой пластинки (удельная листовая поверхность, содержание сухого вещества в листе, длина, ширина, степень вытянутости листа) и содержания элементов минерального питания (азот, фосфор, калий) было собрано по 5 листьев с каждого растения. Пробы листьев для определения содержания фотосинтетических пигментов в разные сезоны года брали один раз в месяц в течение влажного (август – сентябрь 2011 г.) и сухого (февраль – март 2012 г.) сезонов. Содержание пигментов изучали в листьях *Lagerstroemia calyculata*, *Pterospermum sp.*, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Dalbergia sp.*, *Calamus sp.* Пробы листьев брали с 3 растений (по 5 листьев с каждого растения).

Для всех анализов отбирали полностью развернутые листья без эпифиллов и повреждений из средней части кроны.

Морфологические показатели листовой пластинки. Длину и ширину листовой пластинки определяли с помощью миллиметровой линейки или

штангенциркуля. Степень вытянутости листовой пластинки была рассчитана как отношение длины листовой пластинки к её ширине. Площадь листьев была определена весовым методом. Удельная листовая поверхность (SLA) и содержание сухого вещества в листе (LDMC) были определены по общепринятой методике (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Содержание фотосинтетических пигментов. Отбор листьев проводили в 11-12 часов по местному времени. Содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов определяли в спиртовой вытяжке на спектрофотометре (APEL, PD-303, Япония) по общепринятым методикам (Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Lichtenthaler, 1987; Maslova, Popova, 1993). 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 (Lichtenthaler, 1987).

Содержание элементов минерального питания. Химический анализ проводили в аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН. Содержание азота и фосфора определяли спектрофотометрическим методом (спектрофотометр СФ-2000), калия – атомно-эмиссионным методом (атомно-абсорбционный спектрометр АА-7000).

Индекс (степень) пластичности морфо-физиологических показателей листа был рассчитан по формуле:

$$ИП = (M_{max} - M_{min}) / M_{max} \times 100 (\%), \text{ где}$$

M_{max} – максимальное значение свойства в одном варианте условий;

M_{min} – минимальное значение свойства в другом варианте условий (%)

(Valladares et al., 2000).

Статистическая обработка данных выполнена с использованием дисперсионного анализа (однофакторного и двухфакторного). Достоверность различий средних арифметических оценивали с помощью критерия *t* Стьюдента (две независимых группы) и критерия Ньюмена-Кейлса (более двух групп). Для анализа полученных данных были использованы пакеты компьютерных программ MS Excel и STATISTICA Base. Данные анализировались со степенью надежности 0.95.

Глава 3. Экологические особенности водного режима растений муссонного тропического леса в разные сезоны года

3.1. Характеристика метеорологических условий в период проведения исследований

Среднедневные температуры воздуха в период проведения наблюдений в сухой сезон (январь-февраль) равнялись 26.5 °С, во влажный (июль-август) – 26.2 °С. Максимальные значения во влажный сезон отмечались около 12 ч., в сухой – в 13-14 ч. Среднедневные значения дефицита водяных паров в воздухе были значительно ниже во влажный сезон (2.4 гПа), по сравнению с сухим (5.9 гПа). Максимальные значения

отмечались около 13 ч. Среднедневные значения освещенности в сухой и во влажный сезоны были равны 625 лк и 616 лк соответственно.

3.2. Сезонная динамика водного режима растений муссонного тропического леса

Сезонная динамика показателей водного режима

Анализ данных не позволил выявить достоверных различий скорости транспирации в сухой и во влажный сезоны. Среднедневные значения водного дефицита были более высокими в сухой сезон. У трех видов (*Lagerstroemia calyculata*, *Phyllanthus sp.*, *Calamus sp.*) были найдены достоверные различия по этому показателю в сухой и во влажный сезоны. Содержание воды в листе было выше во влажный сезон. Достоверные изменения содержания воды в листе в разные сезоны года наблюдались у *Lagerstroemia calyculata*, *Phyllanthus sp.* и *Ancistrocladus tectorius* (табл. 1).

Таблица 1

Среднедневные значения показателей водного режима у растений муссонного тропического леса в сухой (сверху) и влажный (снизу) сезоны*

Вид	<i>E</i>	<i>WSD</i>	<i>WC_f</i>
<i>Lagerstroemia calyculata</i>	19.18±1.78 a	19.58±1.07 a	1.86±0.04 a
	16.90±1.51 a	8.84±0.59 b	2.19±0.04 b
<i>Hibiscus macrophyllus</i>	12.81±2.33 a	25.35±1.34 a	2.47±0.09 a
	13.42±2.07 a	20.60±2.57 a	2.71±0.09 a
<i>Grewia paniculata</i>	16.50±2.17	28.28±1.59	1.43±0.01
	нет данных	нет данных	нет данных
<i>Dalbergia mammosa</i>	нет данных	нет данных	нет данных
	7.51±1.03	19.18±1.64	2.00±0.15
<i>Phyllanthus sp.</i>	12.78±1.52 a	7.18±0.72 a	3.10±0.04 a
	13.17±0.83 a	4.09±0.44 b	3.32±0.07 b
<i>Ardisia sp.</i>	10.79±2.52	3.89±0.42	1.34±0.03
	нет данных	нет данных	нет данных
<i>Anaxagorea sp.</i>	11.26±1.55	10.66±0.59	1.23±0.02
	нет данных	нет данных	нет данных
<i>Ancistrocladus tectorius</i>	9.04±1.29 a	9.75±1.10 a	1.63±0.03 a
	6.94±0.57 a	8.16±0.81 a	1.90±0.10 b
<i>Calamus sp.</i>	13.89±1.63 a	7.80±1.32 a	1.01±0.04 a
	10.18±0.92 a	5.94±0.58 b	1.03±0.02 a
Среднее	13.28±1.15 a	14.06±3.22 a	1.76±0.25 a
	11.35±1.57 a	11.14±2.86 a	2.19±0.32 a

*Прим.: Условные обозначения: *E* – интенсивность транспирации ($\Gamma_{\text{воды}}/\text{M}^2\cdot\text{ч}$), *WSD* – водный дефицит (%), *WC_f* – содержание воды в листе ($\Gamma_{\text{воды}} \cdot \Gamma^{-1}_{\text{сух.массы}}$). Средние для одного вида внутри столбцов, обозначенные одинаковыми буквами достоверно не отличаются ($p > 0.05$).

Зависимость показателей водного режима растений от экологических факторов

У всех изученных видов были найдены зависимости между интенсивностью транспирации и факторами среды. В сухой сезон у всех видов (кроме *Hibiscus macrophyllus*) была обнаружена связь интенсивности транспирации со всеми изученными факторами среды (температурой воздуха, дефицитом водяных паров в воздухе и освещенностью). У *Hibiscus macrophyllus* в сухой сезон не было обнаружено достоверной связи между интенсивностью транспирации и освещенностью. Во влажный сезон связь интенсивности транспирации с дефицитом водяных паров была обнаружена у 3 изученных видов (*Lagerstroemia calyculata*, *Ancistrocladus tectorius*, *Phyllanthus sp.*), с температурой воздуха – у 2 видов (*Lagerstroemia calyculata*, *Ancistrocladus tectorius*), с освещенностью – у 6 видов (*Lagerstroemia calyculata*, *Hibiscus macrophyllus*, *Dalbergia mammosa*, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.*). Связь между интенсивностью транспирации и экологическими факторами была довольно сильной (за исключением связи интенсивности транспирации с освещенностью у *Calamus sp.*). Коэффициенты корреляции варьировали от 0.50 до 0.94. Зависимость водного дефицита листа от экологических факторов была обнаружена только у 5 видов (*Lagerstroemia calyculata*, *Phyllanthus sp.*, *Anaxagorea sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.*). У *Lagerstroemia calyculata* была обнаружена связь между водным дефицитом листа и всеми изученными экологическими факторами как в сухой, так и во влажный сезоны. У остальных видов наблюдались зависимости между водным дефицитом и температурой воздуха и дефицитом водяных паров в воздухе. При этом у *Ancistrocladus tectorius* зависимость водного дефицита листа от экологических факторов наблюдается только в сухой сезон. У *Calamus sp.* во влажный сезон отсутствует достоверная связь водного дефицита с содержанием водяных паров в воздухе. Зависимость содержания воды в листе от экологических факторов была обнаружена у 6 из 9 изученных видов. У *Grewia paniculata*, *Ardisia sp.* и *Dalbergia mammosa* не было обнаружено связи между этим показателем водного обмена и экологическими факторами. У всех видов (кроме *Phyllanthus sp.*), водный режим которых был изучен как в сухой, так и во влажный сезоны, зависимость между содержанием воды в листе и экологическими факторами была отмечена только для сухого сезона. Во влажный сезон эта зависимость отсутствовала.

Взаимосвязь между показателями водного режима растений.

У всех изученных видов (кроме *Ancistrocladus tectorius*) во влажный сезон отсутствуют достоверные связи между интенсивностью транспирации, дефицитом водного насыщения и содержанием воды в листе. У

Ancistrocladus tectorius во влажный сезон была выявлена связь между водным дефицитом и содержанием воды в листе. В то же время в сухой сезон зависимости между элементами водного режима появляются у *Lagerstroemia calyculata*, *Hibiscus macrophyllus*, *Grewia paniculata*, *Ardisia sp.*, *Anaxagorea sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.* Только у *Lagerstroemia calyculata* в сухой сезон была найдена зависимость между всеми изученными показателями водного обмена.

3.3. Суточная динамика водного режима растений муссонного тропического леса в разные сезоны года

У всех изученных видов (кроме *Ancistrocladus tectorius*) в оба сезона года было обнаружено наличие суточной периодичности транспирации (табл. 2).

Таблица 2

Максимальные значения интенсивности транспирации, водного дефицита и минимальные значения содержания воды в листе и время (ч) наступления акрофаз и батифаз этих показателей (указано в скобках) у растений муссонного тропического леса в сухой (сверху) и влажный (снизу) сезоны*.

Вид	<i>E</i>	<i>WSD</i>	<i>WC_f</i>
<i>Lagerstroemia calyculata</i>	28 (12.5)	23.8 (13.1)	1.7 (14.0)
	22.7 (13.1)	12.9 (13.0)	1.7 (14.0)
<i>Hibiscus macrophyllus</i>	20.0 (12.6)	25.5 (9.2)	2.3 (14.9)
	22.1 (11.7)	23.8 (15.3)	2.6 (10.9)
<i>Grewia paniculata</i>	24.8 (12.9)	30.6 (16.5)	1.4 (16.3)
	нет данных	нет данных	нет данных
<i>Dalbergia mammosa</i>	нет данных	нет данных	нет данных
	10.6 (10.3)	19.3 (11.4)	1.7 (13.5)
<i>Phyllanthus sp.</i>	20.2 (12.8)	12.1 (11.5)	3.0 (17.0)
	16.4 (14.3)	6.1 (11.6)	3.2 (15.3)
<i>Ardisia sp.</i>	19.9 (12.7)	4.51 (11.7)	1.2 (13.7)
	нет данных	нет данных	нет данных
<i>Anaxagorea sp.</i>	19.1 (12.9)	11.7 (14.7)	1.2 (14.4)
	нет данных	нет данных	нет данных
<i>Ancistrocladus tectorius</i>	14.4 (13.3)	14.9 (13.8)	1.5 (12.5)
	7.8 (11.0)	11.6 (12.1)	1.6 (13.5)
<i>Calamus sp.</i>	22.4 (12.1)	8.1 (13.3)	1.0 (13.4)
	10.9 (10.2)	7.10 (11.5)	1.0 (12.5)

*Прим.: Условные обозначения см. табл. 2. Время наступления акрофаз (для интенсивности транспирации и водного дефицита) и батифаз (для содержания воды в листе) указано по местному времени (UTC+7). Курсивом указаны значения для видов, у которых не было подтверждено существование достоверных суточных ритмов.

Анализ наличия суточных ритмов водного дефицита и содержания воды в листе в сухой и во влажный сезоны показал, что среди изученных видов присутствуют виды как с наличием, так и с отсутствием ритмов

(табл. 2). Время наступления акрофаз (для интенсивности транспирации и водного дефицита) и батифаз (для содержания воды в листе) во влажный сезон варьировало в широких пределах (табл. 2).

Глава 4. Морфо-физиологические показатели листа растений муссонного тропического леса

4.1. Сезонные изменения пигментного аппарата растений

У большинства изученных видов не было отмечено достоверных различий в содержании фотосинтетических пигментов в сухой и во влажный сезоны. Однако анализ соотношений пигментов показал, что у всех видов (за исключением *Calamus sp.*) во влажный сезон наблюдаются более высокие значения отношения хл *a/b* и более низкие значения доли хлорофилла *b* в светособирающем комплексе (табл. 3).

Таблица 3
Содержание фотосинтетических пигментов и их соотношения в листьях растений муссонного тропического леса в сухой (сверху) и влажный (снизу) сезоны*

Вид	хл <i>a</i>	хл <i>b</i>	кар	хл <i>a/b</i>	хл/кар	ССК
<i>Lagerstroemia calyculata</i>	6.1±0.2 a	3.6±0.1 a	1.3±0.1 a	1.7±0.1 a	7.7±0.1 a	81.5±1.1 a
	7.4±0.1 b	3.5±0.2 a	1.7±0.04 b	2.1±0.1 b	6.4±0.1 b	70.0±1.5 b
<i>Dalbergia mammosa</i>	6.4±1.1 a	3.7±0.7 a	1.5±0.1 a	1.7±0.1 a	7.4±0.1 a	80.8±1.1 a
	8.4±0.1 a	4.1±0.1 a	1.7±0.1 a	2.1±0.1 b	6.7±0.1 b	71.8±1.1 b
<i>Pterospermum sp.</i>	4.4±0.2 a	2.6±0.1 a	0.9±0.1 a	1.7±0.1 a	7.0±0.8 a	80.6±1.4 a
	7.7±0.4 b	3.7±0.2 b	1.7±0.1 b	2.0±0.1 b	7.2±0.4 a	72.4±0.5 b
<i>Phyllanthus sp.</i>	6.5±0.5 a	3.3±0.1 a	1.4±0.2 a	1.8±0.1 a	6.8±0.5 a	78.7±1.4 a
	6.5±0.2 a	3.0±0.1 a	1.5±0.1 a	2.2±0.1 b	6.2±0.1 a	69.0±2.1 b
<i>Ancistrocladus tectorius</i>	5.6±0.3 a	3.5±0.2 a	1.4±0.2 a	1.6±0.1 a	8.3±0.5 a	86.5±1.9 a
	6.4±0.3 a	3.3±0.2 a	1.1±0.1 a	2.0±0.1 b	6.9±0.3 a	74.6±1.2 b
<i>Calamus sp.</i>	5.0±0.4 a	2.7±0.3 a	1.0±0.1 a	1.9±0.1 a	7.5±0.2 a	76.8±2.9 a
	5.3±0.2 a	2.4±0.1 a	1.1±0.1 a	2.2±0.2 a	6.8±0.3 a	69.2±3.2 a

*Прим.: Средние для одного вида внутри столбцов, обозначенные одинаковыми буквами достоверно не отличаются ($p > 0.05$). хл *a* – содержание хлорофилла *a* (мг/г сухой массы), хл *b* – содержание хлорофилла *b* (мг/г сухой массы), кар – содержание каротиноидов (мг/г сухой массы), хл *a/b* – отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*, хл/кар – отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам, ССК – доля хлорофилла *b* в светособирающем комплексе (%).

4.2. Изменения морфо-физиологических показателей листа растений в разных условиях освещенности

Содержание фотосинтетических пигментов в разных условиях освещенности

При адаптации растений к повышенной освещенности в целом наблюдается снижение содержания хлорофиллов *a* и *b*. Стоит отметить, что у *Hibiscus macrophyllus*, *Dalbergia mammosa* и *Anaxogorea sp.* было обнаружено

более низкое содержание хлорофилла *a*, у *Anaxogorea sp.* – хлорофила *b* в листьях более затененных растений. Однако эти различия не были достоверными (табл. 4).

Таблица 4

Содержание фотосинтетических пигментов и их соотношения в листьях растений муссонного тропического леса, растущих в лесных «окнах» (сверху) и в условиях подлеска (снизу)*

Вид	хл <i>a</i>	хл <i>b</i>	кар	хл <i>a/b</i>	хл/кар	ССК	хл/N
<i>Lagerstroemia calyculata</i>	4.3±0.4 a	2.2±0.3 a	1.0±0.1 a	1.9±0.1 a	6.4±0.6 a	75.3±1.3 a	4.9±0.5 a
	6.1±0.2 b	3.6±0.1 b	1.3±0.1 b	1.7±0.1 b	7.7±0.1 a	81.5±1.0 b	8.3±0.2 b
<i>Dipterocarpus alatus</i>	3.4±0.1 a	1.5±0.1 a	1.0±0.1 a	2.3±0.1 a	5.0±0.1 a	66.4±0.4 a	2.5±0.1 a
	6.8±0.4 b	3.2±0.2 b	1.7±0.1 b	2.2±0.1 b	5.8±0.1 b	69.8±0.8 b	4.1±0.3 b
<i>Hibiscus macrophyllus</i>	6.8±0.6 a	3.5±0.3 a	1.4±0.3 a	1.9±0.1 a	7.5±0.3 a	75.7±1.4 a	4.7±0.4 a
	6.7±0.4 a	3.9±0.3 a	1.3±0.1 a	1.7±0.1 b	8.0±0.1 a	80.5±0.3 b	5.8±0.4 a
<i>Dalbergia mammosa</i>	6.6±0.7 a	3.5±0.7 a	1.5±0.1 a	1.9±0.2 a	6.9±0.8 a	75.1±5.0 a	9.4±1.4 a
	6.4±1.1 a	3.7±0.7 a	1.5±0.1 a	1.7±0.1 a	7.0±0.8 a	80.6±1.4 a	13.6±2.3 a
<i>Grewia paniculata</i>	4.4±0.3 a	2.0±0.1 a	1.4±0.1 a	2.2±0.1 a	4.5±0.1 a	69.0±1.5 a	2.6±0.2 a
	7.3±0.5 b	4.0±0.1 b	1.5±0.1 a	1.8±0.1 b	7.4±0.5 b	78.0±2.0 b	3.1±1.6 a
<i>Pterospermum sp.</i>	4.1±0.3 a	2.1±0.1 a	0.9±0.1 a	1.9±0.1 a	6.9±0.3 a	74.8±1.3 a	9.4±0.6 a
	4.4±0.2 a	2.6±0.1 b	0.9±0.1 a	1.7±0.1 b	7.4±0.1 a	80.8±1.1 b	6.7±0.2 a
<i>Ochrocarpus siamensis</i>	3.1±0.2 a	1.6±0.1 a	1.0±0.1 a	1.9±0.1 a	4.9±0.2 a	75.5±0.4 a	3.6±0.4 a
	3.2±0.4 a	1.8±0.2 a	1.0±0.1 a	1.9±0.1 a	5.0±0.1 a	77.3±1.2 a	8.8±0.4 b
<i>Barringtonia cochinchinensis</i>	5.2±0.1 a	2.5±0.1 a	1.3±0.1 a	2.1±0.1 a	6.0±0.1 a	71.9±0.7 a	4.0±0.1 a
	5.8±0.4 a	3.1±0.2 b	1.4±0.1 a	1.9±0.1 b	6.2±0.1 b	76.0±0.8 b	5.5±0.4 b
<i>Anaxagorea sp.</i>	4.0±0.3 a	2.1±0.2 a	0.9±0.1 a	1.9±0.1 a	6.5±0.9 a	76.3±0.1 a	3.6±0.3 a
	3.9±0.4 a	1.9±0.1 a	0.9±0.1 a	2.1±0.2 a	6.2±0.2 a	71.4±3.8 a	2.9±0.3 a
<i>Ardisia sp.</i>	4.4±0.2 a	2.4±0.1 a	1.1±0.2 a	1.8±0.1 a	6.0±0.5 a	78.6±0.8 a	4.1±0.2 a
	5.8±0.1 b	3.0±0.1 b	1.2±0.1 a	1.9±0.1 a	7.7±0.8 a	75.3±2.0 a	5.9±0.1 b
<i>Phyllanthus sp.</i>	3.9±0.1 a	2.9±0.2 a	1.2±0.1 a	1.9±0.1 a	5.7±0.9 a	77.0±2.1 a	4.2±0.2 a
	6.5±0.5 b	3.3±0.1 b	1.4±0.2 a	1.8±0.1 a	6.8±0.5 a	78.7±1.4 a	5.6±0.3 b
<i>Ancistrocladus tectorius</i>	4.3±0.1 a	2.6±0.1 a	1.0±0.1 a	1.7±0.1 a	6.7±0.3 a	82.4±0.3 a	3.3±0.9 a
	5.6±0.3 b	3.5±0.2 b	1.1±0.1 a	1.6±0.1 a	8.3±0.5 b	86.5±1.9 a	7.7±0.4 b
<i>Bauhinia sp.</i>	6.2±0.4 a	2.7±0.1 a	1.5±0.1 a	2.3±0.1 a	5.7±0.1 a	66.5±0.9 a	5.3±0.3 a
	9.6±0.5 b	4.5±0.3 b	2.5±0.1 b	2.1±0.1 b	5.6±0.1 a	70.3±1.0 b	7.8±0.4 b
<i>Smilax sp.</i>	5.2±0.3 a	2.6±0.2 a	1.3±0.1 a	2.0±0.1 a	5.9±0.1 a	73.1±0.6 a	7.6±0.5 a
	6.5±0.5 a	3.1±0.4 a	1.6±0.1 a	2.1±0.1 a	5.9±0.2 a	71.1±1.9 a	13.9±1.2 b
<i>Korthalsia sp.</i>	7.2±0.6 a	3.2±0.3 a	1.9±0.2 a	2.3±0.1 a	5.5±0.1 a	66.7±0.8 a	8.5±0.7 a
	7.6±0.8 a	3.3±0.4 a	2.0±0.2 a	2.3±0.1 a	5.5±0.1 a	66.5±0.7 a	11.5±1.3 a
<i>Calamus sp.</i>	3.7±0.5 a	2.0±0.3 a	1.0±0.3 a	1.9±0.1 a	6.0±0.5 a	74.9±2.1 a	3.4±0.4 a
	5.0±0.4 a	2.7±0.3 a	1.0±0.1 a	1.9±0.1 a	7.5±0.2 b	76.8±2.9 a	4.5±0.4 a

*Прим.: см. табл. 3.

Анализ содержания каротиноидов в пересчете на сухую массу листа не позволил выявить реакцию большинства изученных видов на изменение условий освещенности. Достоверные различия по содержанию каротиноидов

в разных условиях освещенности были отмечены только для трех изученных видов (*Lagerstroemia calyculata*, *Dipterocarpus alatus*, *Bauhinia sp.*)(табл. 4).

Изменения в содержании фотосинтетических пигментов, происходящие при адаптации к высокой освещенности, приводят к изменению их соотношений. Так, в условиях повышенной освещенности у большинства видов было отмечено увеличение отношения хл *a/b* и уменьшение отношений хл/кар, хл/N и доли хлорофилла *b* в светособирающем комплексе. Стоит отметить, что у небольшого числа изученных видов была выявлена и противоположная тенденция. Однако для всех этих видов не было выявлено достоверных отличий. Так, у *Anaxogorea sp.*, *Ardisia sp.*, *Smilax sp.* и *Korthalsia sp.* отношение хл *a/b* в листьях растений, растущих в затененных условиях, было выше по сравнению с этим отношением в листьях растений, растущих в условиях более высокой освещенности. Также у некоторых изученных видов, растущих в лесных «окнах», было найдено более высокое отношение хл/кар (*Anaxogorea sp.*, *Bauhinia sp.*), хл/N (*Pterospermum sp.*, *Anaxogorea sp.*) и доли хлорофилла *b* в светособирающем комплексе (*Anaxogorea sp.*, *Ardisia sp.*, *Smilax sp.*) по сравнению с затененными растениями. (табл. 4).

Морфологические показатели листа в разных условиях освещенности

При адаптации растений к условиям высокой освещенности наблюдается снижение удельной листовой поверхности (SLA). Более низкие значения SLA у растений, растущих в лесных «окнах», по сравнению с растениями, растущими в более затененных условиях, были найдены практически у всех изученных видов, за исключением *Ochrocarpus siamensis* и *Ancistrocladus tectorius*. У большинства изученных видов растений (за исключением *Dalbergia mammosa*, *Ochrocarpus siamensis*, *Anaxogorea sp.*, *Calamus sp.*), растущих в условиях лесных «окон», была отмечена тенденция более высокого содержания сухого вещества в листе по сравнению с растениями, растущими в затененных условиях. Однако достоверные различия по этому показателю были найдены только для трех изученных видов (*Lagerstroemia calyculata*, *Smilax sp.*, *Korthalsia sp.*). Изучение длины, ширины, степени вытянутости и площади листовой пластинки у растений, растущих в разных условиях освещенности, показало разную реакцию этих показателей на световой фактор. Так, у одних видов растений значение этих показателей в условиях повышенной освещенности увеличивались, у других – уменьшались (табл. 5).

Таблица 5

Значение морфологических показателей листа растений муссонного тропического леса, растущих в лесных «окнах» (сверху) и в условиях подлеска (снизу)*

Вид	LL	LW	LS	LA	SLA	LDMC
<i>Lagerstroemia calyculata</i>	9.7±0.45 a	3.4±0.11 a	2.9±0.10 a	21.0±1.59 a	215.4±16.6 a	0.30±0.03 a
	8.2±0.25 b	3.4±0.09 a	2.4±0.07 b	17.8±1.45 a	281.4±22.9 b	0.24±0.02 b
<i>Dipterocarpus alatus</i>	19.3±0.73	8.6±0.32 a	2.3±0.06 a	117.4±8.07 a	172.9±7.4 a	0.39±0.01 a
	25.4±1.06	9.2±0.55 a	2.8±0.08 b	164.4±15.39	187.9±4.1 a	0.34±0.02 a
<i>Hibiscus macrophyllus</i>	14.8±0.79	15.1±0.82 a	1.0±0.01 a	163.1±26.33	212.7±14.0 a	0.25±0.01 a
	11.2±0.54	11.4±0.54 b	1.0±0.01 a	99.3±14.22 b	294.7±19.7 b	0.24±0.01 a
<i>Dalbergia mammosa</i>	3.4±0.13 a	1.7±0.03 a	2.0±0.08 a	4.0±0.01 a	280.0±16.8 a	0.28±0.01 a
	2.8±0.10 b	1.3±0.03 b	2.1±0.06 a	3.2±0.13 b	390.9±45.8 b	0.32±0.02 a
<i>Grewia paniculata</i>	14.4±0.50	7.7±0.30 a	1.9±0.04 a	87.5±7.48 a	192.4±6.6 a	0.35±0.02 a
	11.4±0.61	7.0±0.43 a	1.7±0.06 b	71.1±10.81 a	274.7±22.9 b	0.30±0.01 a
<i>Pterospermum sp.</i>	24.8±1.33	22.2±2.04 a	1.2±0.09 a	286.1±38.55	109.3±3.5 a	0.37±0.01 a
	24.6±3.08	20.2±3.07 a	1.3±0.09 a	271.9±63.63	129.2±2.9 b	0.34±0.01 a
<i>Ochrocarpus siamensis</i>	21.4±1.03	5.5±0.17 a	3.9±0.14 a	71.6±7.14 a	109.8±10.4 a	0.35±0.02 a
	21.4±1.17	5.6±0.23 a	3.8±0.13 a	86.8±10.04 a	105.6±7.2 a	0.36±0.01 a
<i>Barringtonia cochinchinensis</i>	24.7±1.12	6.5±0.29 a	3.8±0.11 a	104.8±9.03 a	138.0±2.7 a	0.38±0.02 a
	19.9±0.96	5.9±0.27 a	3.4±0.08 b	71.7±7.92 b	174.1±4.4 b	0.33±0.01 a
<i>Anaxagorea sp.</i>	8.0±0.27 a	1.8±0.05 a	4.4±0.09 a	12.8±0.74 a	86.2±4.7 a	0.43±0.01 a
	9.8±0.43 b	2.0±0.08 b	4.8±0.13 b	17.8±2.34 b	99.2±6.1 a	0.44±0.01 a
<i>Ardisia sp.</i>	9.3±0.29 a	4.0±0.14 a	2.3±0.05 a	28.6±3.10 a	151.9±1.9 a	0.38±0.01 a
	8.8±0.31 a	3.4±0.12 b	2.6±0.05 b	20.7±1.42 b	217.0±7.6 b	0.37±0.01 a
<i>Phyllanthus sp.</i>	1.3±0.05 a	0.9±0.03 a	1.5±0.03 a	0.8±0.01 a	211.3±7.3 a	0.26±0.01 a
	1.5±0.04 a	0.9±0.02 a	1.7±0.07 a	1.2±0.14 b	231.5±7.3 a	0.23±0.01 a
<i>Ancistrocladus tectorius</i>	27.2±1.25	6.6±0.25 a	4.1±0.12 a	105.8±10.86	146.2±8.22 a	0.34±0.01 a
	27.1±1.05	6.4±0.22 a	4.3±0.09 a	103.1±13.02	144.7±7.1 a	0.31±0.01 a
<i>Bauhinia sp.</i>	16.4±0.84	7.7±0.38 a	2.1±0.02 a	185.1±16.84	186.2±9.7 a	0.47±0.03 a
	18.8±1.10	7.8±0.50 a	2.4±0.08 b	190.6±19.81	343.7±16.6 b	0.42±0.01 a
<i>Smilax sp.</i>	16.5±0.56	6.4±0.21 a	2.6±0.06 a	76.2±4.56 a	155.8±7.97 a	0.41±0.01 a
	15.1±1.01	5.5±0.59 a	2.8±0.16 a	60.2±10.42 a	157.5±10.24	0.35±0.01 b
<i>Korthalsia sp.</i>	10.8±0.36	3.8±0.17 a	2.9±0.14 a	26.7±3.51 a	198.7±6.1 a	0.30±0.01 a
	11.2±1.58	4.0±0.44 a	2.8±0.17 a	28.2±6.93 a	226.2±8.4 a	0.26±0.01 b
<i>Calamus sp.</i>	53.7±1.37	3.0±0.05 a	17.8±0.39 a	106.3±7.06 a	110.2±36.6 a	0.47±0.01 a
	49.8±1.92	3.0±0.06 a	16.6±0.56 a	45.7±7.4 b	181.8±2.01 a	0.49±0.01 a

*Прим.: Средние для одного вида внутри столбцов, обозначенные одинаковыми буквами достоверно не отличаются ($p > 0.05$). Условия произрастания: подлесок – места с относительно ненарушенным лесным покровом и высокой степенью сомкнутости полога, лесные «окна» – места с низкой степенью сомкнутости полога. Условные обозначения: LL и LW – длина и ширина листа (см), LS – степень вытянутости листовой пластинки, LA – площадь листа (см²), SLA – удельная листовая поверхность (см²г⁻¹), LDMC – содержание сухого вещества в листе (гг⁻¹).

Содержание элементов минерального питания в разных условиях освещенности

Содержание элементов минерального питания в пересчете на сухую массу листа в листьях изученных видов растений варьировало в широких пределах: азота: $0.59 - 2.48 \text{ мг г}^{-1}$, фосфора: $0.08 - 0.28 \text{ мг г}^{-1}$ и калия: $0.44 - 1.85 \text{ мг г}^{-1}$. Анализ содержания элементов минерального питания в листьях растений, растущих в разных условиях освещенности, не позволил выявить каких-либо однонаправленных изменений в содержании азота, фосфора и калия при адаптации растений к световым условиям. Содержание азота, фосфора и калия в листьях растений, растущих в условиях лесных «окон», по сравнению с более затененными растениями, у одних видов было выше, у других – ниже.

Изменчивость структурно-функциональных показателей листа в зависимости от вида растения и условий освещенности

Из 24 изученных показателей листа уровень освещенности оказывал значительное влияние только на 9 из них (табл. 4). Видовые различия объяснили в среднем 79 % вариаций морфо-физиологических показателей листа, влияние уровня освещенности было значительно ниже – около 6 %.

4.3. Пластичность морфо-физиологических показателей листа

Анализ степени пластичности не позволил выявить достоверной разницы средней степени пластичности между морфологическими показателями листа, содержанием фотосинтетических пигментов и элементным составом листа (критерий Ньюмена-Кейлса). Средняя степень пластичности по группам этих признаков составила 13.8, 19.0 и 23.9 % соответственно. Самой высокой степенью пластичности обладают такие показатели, как отношение $\text{хл}/\text{N}$ (33.1 %), площадь листовой пластинки (22.0 %), содержание азота, фосфора и калия в пересчете на площадь листа (28.4, 28.4 и 29.9 % соответственно) и содержание хлорофилла *b* в пересчете на сухую массу листа (22.7 %). Самая низкая степень пластичности была отмечена по следующим показателям: ширина (9.0 %) и степень вытянутости листовой пластинки (8.6 %), содержание сухого вещества в листе (9.9 %), отношение $\text{хл } a/b$ (7.5 %) и доля хлорофилла *b* в светособирающем комплексе (5.0 %).

Анализ средней степени пластичности по всем изученным морфо-физиологическим показателям листа у отдельных видов растений показал, что у большинства изученных видов степень пластичности была ниже 20 %. Самая высокая степень пластичности была отмечена у *Pterospermum sp.* (24.2 %), *Grewia paniculata* (23.9 %) и *Dalbergia mammosa* (22.4 %), самая низкая – у *Korthalsia sp.* (11.1 %) и *Anaxagorea sp.* (12.5 %). У остальных

изученных видов степень пластичности составила: *Dipterocarpus alatus* и *Calamus sp.* – 21.6 %, *Hibiscus macrophyllus* – 21.2 %, *Bauhinia sp.* – 19.9 %, *Smilax sp.* – 19.8 %, *Lagerstroemia calyculata* – 19.6 %, *Phyllanthus sp.* – 18.7 %, *Barringtonia cochinchinensis* – 15.4 %, *Ochrocarpus siamensis*, *Ardisia sp.* и *Ancistrocladus tectorius* – 15.0 %.

Таблица 4

Двухфакторный дисперсионный анализ влияния вида растения и уровня освещенности на показатели листа*

Показатели	Вид		Освещенность	
	η^2	<i>p</i>	η^2	<i>p</i>
Морфологические показатели листа				
Длина листа	96.7	***	0.4	ns
Ширина листа	97.3	***	0.4	ns
Площадь листа	95.7	***	0.7	ns
Степень вытянутости листа	99.2	***	0.1	ns
SLA	72.5	*	7.6	*
LDMC	94.0	***	2.4	**
Содержание фотосинтетических пигментов и их соотношение				
хл <i>a</i> (mass)	64.9	**	20.0	***
хл <i>b</i> (mass)	57.2	**	26.0	***
хл общ (mass)	62.1	**	22.9	***
кар (mass)	77.8	***	7.8	**
хл <i>a</i> (area)	73.7	*	0.1	ns
хл <i>b</i> (area)	72.7	*	0.6	ns
хл общ (area)	73.3	*	0.3	ns
кар (area)	75.7	*	0.1	ns
хл <i>a/b</i>	77.6	***	8.9	**
хл/кар	65.9	**	16.2	***
ССК	65.3	*	0.9	ns
хл/N	73.9	***	12.8	**
Элементный состав листа				
N (mass)	90.0	***	0.9	ns
P (mass)	84.0	**	0.3	ns
K (mass)	94.5	***	0.01	ns
N (area)	84.1	**	1.2	ns
P (area)	64.2	ns	3.7	ns
K (area)	82.7	**	3.6	ns

*Прим.: η^2 – сила влияния фактора (эквивалент R^2 , η^2 был рассчитан как отношение факториальной суммы квадратов к общей сумме квадратов * 100%). *p* – уровень значимости (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$, ns – отсутствие достоверного влияния при уровне значимости 0,05). Условные обозначения: хл *a*, хл *b*, хл общ, кар, N, P, K (mass) – содержание пигментов и азота, фосфора, калия в пересчете на сухую массу листа; (area) – в пересчете на площадь листа.

Глава 5. Обсуждение результатов

5.1. Суточная и сезонная динамика водного режима растений муссонного тропического леса

Анализ данных показал сохранение интенсивности транспирации на сходном уровне у всех изученных видов растений при резком изменении гидрологического режима (табл. 1), что свидетельствует о наличии эндогенных механизмов, позволяющих поддерживать скорость транспирации на уровне, характерном для вида. Исследование зависимости показателей водного режима от экологических факторов выявило, что наличие этих связей зависит от сезона года. У некоторых видов во влажный сезон отсутствуют зависимости показателей водного режима от экологических факторов, в то время как в сухой сезон они отмечаются. Это может быть связано с тем, что во влажный сезон, также как и у травянистых растений гумидных местообитаний, система водообмена переходит в режим функционирования, который диктуется её конституционными свойствами, и не испытывает заметного внешнего воздействия (Шереметьев, 2005). Нами было отмечено отсутствие связей между показателями водного режима (интенсивностью транспирации, дефицитом водного насыщения и содержанием воды в листе) у всех изученных видов (кроме *Ancistrocladus tectorius*) во влажный сезон и появление таких связей в сухой сезон. Это может свидетельствовать об активизации в сухой сезон регуляторных процессов, приводящих к образованию обратных связей между этими элементами водного режима (Шереметьев, 2005).

Суточные ритмы интенсивности транспирации были выявлены у всех изученных видов в сухой и влажный сезоны года (за исключением лианы *Ancistrocladus tectorius*) (табл. 2). Основной причиной отсутствия суточных ритмов транспирации является напряженность условий произрастания (Шереметьев, 2005). Наличие суточной периодичности транспирации свидетельствует о том, что как во влажный, так и в сухой сезоны растения не испытывали сильного водного дефицита, несмотря на значительное снижение количества осадков в сухой сезон. Время наступления акрофаз транспирации в сухой сезон совпадает с временем максимальных значений экологических факторов, что еще раз подтверждает важную роль экологических факторов в динамике хода процесса транспирации.

Нами было обнаружено сильное варьирование среднедневных значений скорости транспирации, водного дефицита и содержания воды в листе, как в сухой, так и во влажный сезоны года (табл. 1). Эти данные поддерживают представления С.Н. Шереметьева (2005) о том, что в гумидных местообитаниях снижается сходство видов и увеличивается их разнообразие.

Закономерности изменения водного режима, которые были отмечены у растений тропического леса в разные сезоны года (влажный и сухой) сходны с теми закономерностями, которые были выявлены С.Н. Шереметьевым (2005) у растений гумидной и аридной зоны на географическом градиенте влажности почвы. Это наводит на идеи универсальности систем регуляции водного режима у растений и единой направленности естественного отбора у видов разной таксономической принадлежности и разной жизненной формы.

5.2. Изменения морфо-физиологических показателей листа растений муссонного тропического леса при изменении условий освещенности и количества выпадающих осадков

Анализ сезонной динамики содержания фотосинтетических пигментов у видов в условиях естественного леса показал, что реакция отдельных видов на изменение гидрологического режима различалась. Это позволяет выделить две группы видов. К первой группе относятся два вида: *Lagerstroemia calyculata* и *Pterospermum sp.* Для этих видов была выявлена зависимость содержания фотосинтетических пигментов и их соотношений от сезона года. Это группа лабильных видов. Ко второй группе относятся стабильные виды (*Dalbergia mammosa*, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.*). В разные сезоны года у них не было отмечено достоверного изменения содержания фотосинтетических пигментов. У *Dalbergia mammosa*, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius* было отмечено достоверное изменение отношения хл *a/b* и доли хлорофилла *b* в ССК (табл. 3).

Отмеченное нами статистически значимое снижение отношения хл *a/b* и увеличение доли хлорофилла *b* в ССК (за исключением *Calamus sp.*) (табл. 3) в сухой сезон, может объяснить, отмеченное в литературе (Saigusa et al., 2008, Новичонок, 2013) снижение продуктивности растений в сухой сезон.

Анализ содержания пигментов у растений, растущих в разных условиях освещенности, показал, что у большинства растений, растущих в затененных условиях, по сравнению с растениями, растущими в лесных «окнах», отмечается более высокое содержание хлорофиллов, отношение хл/кар, хл/N и доли хлорофилла *b* в ССК, более низкое отношение хл *a/b*.

Кроме пигментного аппарата листа, важную роль в адаптации растений к освещенности играют его морфологические особенности. Из всех изученных морфологических показателей листа световой фактор оказывал достоверно определенное влияние на удельную листовую поверхность (SLA) и на содержание сухого вещества в листе (LDMC). Практически у всех видов в условиях лесных «окон» отмечались более низкие значения SLA и более высокие значения LDMC. Увеличение SLA в условиях затенения позволяет поглощать большее количество световой энергии (Evans, Poorter 2001). В литературе отмечается, что у растений, растущих в хорошо освещенных

условиях, отмечается более высокое содержание азота в листе, что приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза (Björkman, 1981; Kloeppe, 1998; Marjon, Ceulemans, 2006). Однако нами у растений тропического леса не было отмечено такой закономерности. Содержание азота в листьях растений, растущих в условиях лесных «окон», по сравнению с более затененными растениями могло как увеличиваться, так и уменьшаться. Эти данные могут быть связаны как с биологическими особенностями видов, так и с низким содержанием азота в почве тропического леса и его неравномерным пространственным распределением (Аничкин, 2008).

Анализ полученных данных показал, что реакция видов на внешние факторы сильно различается. Большая часть изменчивости изученных показателей фотосинтетического аппарата может быть объяснена видовыми различиями. Видовые различия объяснили в среднем 79 % вариаций морфо-физиологических показателей листа, влияние уровня освещенности было значительно ниже – около 6 %. Освещенность оказывала достоверное влияние только на 9 из 24 изученных показателей, несмотря на широкий диапазон варьирования условий освещенности. К похожим выводам пришли и другие исследователи, изучавшие пластичность растений в разных типах тропических лесов (сухие листопадные леса, влажные леса) (Rozendaal et al., 2006; Markesteijn et al., 2007).

Таким образом, полученные результаты показали, что каждый из исследованных видов имеет собственные эндогенные пути адаптации к освещенности. Причем эти пути адаптации различаются, что обеспечивает разный уровень исследуемых морфо-физиологических показателей листа. Возможно, именно эти различия и обеспечивают существование большого видового разнообразия при произрастании в сходных условиях подлеска в биоценозе муссонного тропического леса. Это позволяет предположить, что стратегия адаптации видов в этих условиях направлена не на поиски собственного экотопа, а на формирование разных путей эндогенных систем регуляции. Возможно, это определяет и конкурентные отношения между видами.

До сих пор нет четкого понимания того, какие показатели листа являются наиболее важными при адаптации растений к условиям освещенности (Ninemets et al., 1998; Garcia-Plazaola, Vecerril, 2000). Из литературных данных известно, что показатели, проявляющие наибольшую степень пластичности, в основном обеспечивают адаптацию растений к световым условиям (Bongers, Porra, 1988). Из всех изученных нами морфо-физиологических показателей листа наибольшей степенью пластичности характеризовалось содержание элементов минерального питания (в пересчете на площадь листа), содержание хлорофилла *b* (в пересчете на массу листа), отношение хлорофилла к азоту и площадь листовой пластинки. Такие

показатели как содержание питательных веществ и фотосинтетических пигментов, отношение хлорофилла к азоту способствуют увеличению роста в различных условиях освещенности, так как они сильно связаны с интенсивностью фотосинтеза и балансом углерода в растении (Rozendaal et al., 2006).

Свет является важным фактором, влияющим на структурные и функциональные характеристики растений (Givnish, 1988, Niinemets, Valladares, 2004; Sultan, Bazzaz, 1993), однако нами не было отмечено высокой степени пластичности у изученных видов. Только у *Dipterocarpus alatus*, *Hibiscus macrophyllus*, *Dalbergia mammosa*, *Grewia paniculata*, *Pterospermum sp.* и *Calamus sp.* средняя степень пластичности по всем изученным показателям была выше 20 %, у остальных видов это значение ниже. Это может быть связано с тем, что высокий уровень фенотипической пластичности требует больших энергетических затрат и может быть обратно пропорционально связан со способностью к выживанию в условиях низкой освещенности (Sánchez-Gómez et al., 2006). Низкий уровень пластичности связан с консервативной, более стабильной реакцией организма на изменение условий окружающей среды (Valladares et al. 2000, Grubb, 1998). Снижение пластичности к световому фактору является частью общей консервативной стратегии использования ресурсов у видов растений и их высокой устойчивости к затенению (Grime, Mackey, 2002; Grubb., 1998, Lei, Lechowicz, 1998).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ характеристик фотосинтетического аппарата растений и показателей водного режима свидетельствует о существовании в условиях тропического леса двух основных функциональных групп видов растений: лабильных и стабильных. Это свойство не зависит от таксономической принадлежности, экологических условий произрастания, а определяется в большей степени биологическими особенностями, связанными с жизненной стратегией вида. Сильная межвидовая конкуренция, которая характерна для тропического леса, четко проявилась в физиологических реакциях растений на изменение факторов среды. Высокое видовое разнообразие определяется не только общим тезисом о благоприятных условиях произрастания этих видов, но и наличием мощных систем эндогенной регуляции, которые нивелируют действие факторов среды и обеспечивают разный уровень исследуемых морфо-физиологических показателей листа. Возможно, именно эти различия и обеспечивают существование большого видового разнообразия при произрастании растений (находящихся на разных этапах онтогенеза) в сходных условиях подлеска муссонного тропического леса.

Отмеченная для большинства изученных видов низкая степень пластичности, связанная с консервативностью, позволяет растениям занимать определенную узкую экологическую нишу, снижает риски, связанные с большими энергетическими затратами на поддержание пластичности, и обеспечивает успешное существование растений при низкой доступности ресурсов. Однако эти особенности приводят к тому, что большинство видов растений муссонного тропического леса не способны приспосабливаться к изменениям факторов среды, вызванных естественными и антропогенными нарушениями лесного покрова и связанными, в первую очередь, с увеличением освещенности.

Эти особенности, по-видимому, являются одной из системных составляющих, обеспечивающих успешность функционирования этих лесов и их сильную уязвимость к антропогенным нарушениям.

ВЫВОДЫ

1. Установлено сохранение среднедневных значений скорости транспирации на постоянном уровне в течение года у изученных видов растений (*Lagerstroemia calyculata*, *Hibiscus macrophyllus*, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.*) и наличие суточной периодичности интенсивности транспирации у всех изученных видов (за исключением *Ancistrocladus tectorius* во влажный сезон).
2. Показано, что во влажный сезон экологические факторы не оказывают заметного влияния на водный режим растений, в то время как в сухой сезон показатели водного режима зависят от экологических факторов.
3. Установлено постоянство содержания фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов) в течение года у большинства изученных видов (*Dalbergia mammosa*, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.*) и увеличение их содержания во влажный сезон по сравнению с сухим у *Lagerstroemia calyculata* и *Pterospermum sp.*.
4. Выявлены закономерности изменения пигментного аппарата и морфологических показателей листа в зависимости от условий освещенности. Показано увеличение содержания хлорофилла *a* и *b* в пересчете на сухую массу листа, увеличение отношения хл/кар, хл/N, доли хлорофилла *b* в светособирающем комплексе и уменьшение отношения хл *a/b* у растений, растущих в затененных условиях естественного леса, по сравнению с растениями, растущими в лесных «окнах». У растений, растущих в более затененных условиях, установлены более высокие значения удельной листовой поверхности и более низкое содержание сухого вещества в листе.

5. Выявлено, что наиболее высокая степень пластичности характерна для таких показателей листа как площадь листовой пластинки, отношение хлорофилла к азоту, содержание хлорофилла *b* и элементов минерального питания.
6. Показано, что различия в морфо-физиологических показателях листа обусловлены в большей степени различиями между видами и в меньшей степени различиями в степени освещенности.
7. Установлено, что степень пластичности морфо-физиологических показателей листа исследованных растений является невысокой и не всегда связана с жизненной формой растений и их светолюбием.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Евдокимова Е. В., Новичонок А. О., Марковская Е. Ф., Курбатова Ю. А. Особенности водного режима некоторых видов растений в тропическом лесу на юге Вьетнама во влажный сезон // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия Естественные и технические науки. – №4 (125). – 2012. – С. 19-24.
2. Novichonok A., Evdokimova E., Markovskaya E., Kurbatova J. Preliminary forest plant biomass inventory in moonson tropical forest in Cat Tien national park (South Vietnam) // Ученые записки ПетрГУ. – № 8 (129), ч. 2. – 2012. – С. 13-16.
3. Евдокимова Е.В., Новичонок А.О., Марковская Е.Ф. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений муссонного тропического леса в разные сезоны года // Фундаментальные исследования. – №10 (6). – 2013. – С. 1260-1265.

Материалы научных конференций

1. Евдокимова Е.В, Новичонок А.О. Адаптация фотосинтетического аппарата растений сезонно-влажного тропического леса к повышенной освещенности, формирующейся после образования лесных «окон» // Материалы Всероссийской научной конференции «Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде». Иркутск, 10-13 июня 2013 г. – Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2013. – С. 66-68.
2. Новичонок Е.В, Новичонок А.О. Пластический ответ растений муссонного тропического леса к повышенной освещенности, формирующейся после образования лесных «окон» // Сборник статей III Международной научно-практической конференции «Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов». Волгоград, 7-10 октября 2013 г. – М.: Планета, 2013. – С. 156-159.