

PHOTOSYNTHETIC GAS EXCHANGE IN SEEDLINGS OF *Hopea odorata* Roxb. (SOUTH VIETNAM)

Zhirenko N.G.^{1*}, Vu M.², Nguyen V.T.², Kurbatova J.A.¹

¹ ФГБУН институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва

² Joint Russian - Vietnamese Tropical Scientific Research and Technological Center, Southern Branch, Ho Chi Minh City, Vietnam

*nzhirenko@mail.ru

Citation: Zhirenko N.G., Vu M., Nguyen V.T., Kurbatova J.A. 2023. Photosynthetic gas exchange in seedlings of *Hopea odorata* Roxb. (South Vietnam). *Environmental Dynamics and Global Climate Change*, 14(2): 102-115.

DOI: 10.18822/edgcc429889

В работе приводятся результаты исследований, связанных с изучением фотосинтетического газообмена на уровне листа *in situ* трехлетних саженцев *Hopea odorata* Roxb. во время сухого сезона (Южный Вьетнам). Представлена суточная динамика интенсивности фотосинтеза саженцев, произрастающих в различных условиях. При математическом описании зависимостей интенсивности фотосинтеза от фотосинтетически активной радиации (ФАР) использовалось уравнение Михаэлиса–Ментен. Выявлено, что основным фактором, влияющим на фотосинтез саженцев (за исключением ФАР), является содержание влаги в почве. Наибольшей нетто-продуктивностью фотосинтеза отличались саженцы, произрастающие в более освещенных условиях. Фотосинтез и состояние саженцев, растущих под кронами деревьев, отличались меньшей зависимостью от влажности почвы. Фотосинтез и состояние саженцев, произрастающих на границе леса, сильно зависели от конкурентных взаимоотношений с лесной растительностью.

Результаты исследования будут способствовать лучшему теоретическому пониманию роста и развития растений этого вида. Полученные количественные величины суточных потоков фотосинтетического газообмена, а также физиологические реакции растения на условия внешней среды, позволят на более качественном уровне подойти к оценке потоков углерода в соответствующих экосистемах. Приведены некоторые рекомендации практического характера, связанные с лесовосстановительными мероприятиями.

Ключевые слова: лист, интенсивность фотосинтеза, ФАР, влажность почвы, суточная динамика, световая кривая.

The paper presents the results of studies related to the study of photosynthetic gas exchange at the leaf level *in situ* of three-year-old seedlings of *Hopea odorata* Roxb. during the dry season (South Vietnam). The results obtained will contribute to a better theoretical understanding of the growth and development of plants of this species. The obtained quantitative values of the daily fluxes of photosynthetic gas exchange, as well as the physiological reactions of the plant to environmental conditions, will allow a more qualitative approach to the assessment of carbon fluxes in the corresponding ecosystems.

OBJECTS AND METHODS OF RESEARCH

The research was conducted from January to April 2020 on the territory of the Cat Tien National Park (South Vietnam) (11.41530° s.w., 107.42460° v.d.) during the dry season. Three-year-old *H. odorata* seedlings planted in mid-January 2020 were selected as the object of the study. 25 seedlings were selected for observation. The average height of seedlings is 110.0 ± 0.5 cm ($SD = 14.4$ cm), and their average diameter at a height of ~10 cm is 8.3 ± 0.1 mm ($SD = 0.6$ mm). According to the illumination conditions of the site and the location of the seedlings, the site was divided into three experimental sites (SA1, SA2, SA3), Fig. 1. The SA1 site (seedlings № 1-16) was located in a relatively open space. The total value of photosynthetically active radiation (FAR) per seedling of this site was 25.7 ± 1.2 mol·m⁻². The SA2 site (seedlings № 17-20) was located under the crowns of adult trees. The total value of FAR is 10.8 ± 0.5 mol·m⁻². The SA3 site (seedlings № 21-25) was adjacent to an untouched part of the forest. The total value of FAR is 9.2 ± 0.4 mol·m⁻².

During planting, as well as on 12.02 and 19.03, the seedlings were watered. On 17.02 there was heavy rain at the site. To clarify the question of the effect of the moisture content in the soil on the condition of the studied plants, seedlings № 4-9 were watered from 26.03 to 5.04.

The processes of photosynthesis were considered from the standpoint of CO₂ gas exchange. Photosynthesis was measured in situ using the Portable Photosynthesis System LI-6800 (Li-Cor, USA). The formed intact leaves in the upper part of the crowns were used for the study.

The moisture content in the soil was determined in a 12 cm surface layer using the HydroSense II soil moisture meter (Campbell Scientific, Inc. USA). Soil moisture below 10% corresponded to withering humidity. To study the growth of seedlings in thickness, the stem diameters were measured at a height of 10 cm.

The Michaelis–Menten equation was used as a basis for the mathematical description of the dependence of photosynthesis on FAR. We used this equation in a modified form [Kaibeyainen, 2009]:

$$A = A_m \cdot Q / (Q + K_M) + A_d \quad (1)$$

To evaluate the efficiency of photosynthesis, we used the angular coefficient of the tangent (a) to the curve of the function (1) at the point corresponding to K_M . From a physical point of view, this coefficient reflects the rate of change in photosynthesis when the headlights change by one unit.

RESULTS

Figures 3, 4, 5 show graphs showing the daily dynamics of photosynthesis and FAR of seedlings growing on SA1, SA2, SA3. Figure 6 shows graphs showing the daily dynamics of photosynthesis and FAR of watered and non-watered seedlings. The soil moisture under the watered seedlings was ~25.1%, under the non-watered ones - ~8.0%. Photosynthesis of watered seedlings was well associated with FAR, $r = 0.84$ (for non-watered seedlings, $r = -0.34$).

Fig. 7 shows the values of photosynthesis depending on the FAR, the curves approximating these values obtained according to (1), and tangents to these curves at points corresponding to K_M . The indicators characterizing the photosynthetic features of the leaves of seedlings obtained according to (1) are summarized in Table.1.

Figure 8 (a) shows the dynamics of the growth of the studied plants by the diameter of the trunk, and Figure 8 (b) shows its derivative, showing the rate of growth per day.

DISCUSSION

In the morning, the daily dynamics, Fig. 3-5, were characterized by a high degree of association of photosynthesis with FAR, as well as a rapid increase in the values of photosynthesis to maximum values. At the same time, saplings growing on SA1 had a high degree of association of photosynthesis with FAR and in the evening hours, with the decline of FAR. In the midday hours, except for SA2 seedlings, the values under consideration were not associated, and the midday depression of photosynthesis was clearly traced on the daily curves. At the same time, on SA3 seedlings, midday depression was traced until the end of the day. In SA2 seedlings, photosynthesis was well associated with FAR throughout the day. It should be noted that the maximum values of the FAR on SA2 were ~ 640 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, whereas on other sites - 1600 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and more.

The analysis of environmental factors showed that in our case, the main factors that could have inhibitory effects on the photosynthesis of seedlings are FAR and their water supply, determined by soil moisture. To find out which of these factors had the greatest inhibitory effect on photosynthesis, an experiment was conducted with additional watering of seedlings. As can be seen from Fig. 6, FAR did not have any noticeable inhibitory effect on the photosynthesis of the watered seedlings. However, as follows from the comparison of the dynamics of photosynthesis with the dynamics of soil moisture, with a decrease in soil moisture, there is an increasingly depression of photosynthesis.

The depression of photosynthesis caused by lack of water has a close effect on its net productivity. Net productivity can be estimated by the increase in plant biomass. Indirectly, the increase in plant biomass can be estimated by the growth of the plant in the thickness of the trunk. When comparing the dynamics of the growth of the studied seedlings in thickness with the dynamics of soil moisture, it can be seen that with a decrease in soil moisture, the increase also decreases, up to a negative value observed in plants at SA3, which we associate with a certain shrinkage of wood.

The maximum values of photosynthesis for saplings on SA1 and SA3, Table 1, were approximately the same and were limited by insufficient moisture content in the soil. Nevertheless, saplings on SA1, in comparison with SA3, were characterized by better parameters of leaf growth and development, and, accordingly, biomass growth, Fig. 8.

For SA2 seedlings, Table 1, the maximum values of photosynthesis intensity were 5.0 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and were mainly limited by a limited FAR. Photosynthesis indicators of these plants were better than those of others, which suggests that SA2 seedlings had a certain shade tolerance.

The watered seedlings were not subjected to any noticeable inhibitory effects from environmental factors. The maximum value of photosynthesis for them was 10.5 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, and the values of photosynthesis efficiency indicators showed that the leaves of these plants were still in the development stage.

Based on the analysis, we can make an assumption explaining the high degree of association of photosynthesis of seedlings with FAR, as well as the rapid growth of photosynthesis to the maximum values observed in the morning. This assumption is that during the dark time of the day, seedlings could restore their water balance. At the same time,

the restoration of the water balance was possible until the moisture content in the soil corresponding to the withering humidity was reached.

Thus, the depression of photosynthesis of *H. odorata* seedlings revealed during the study was a consequence of their insufficient water supply, which was regulated by the moisture content in the soil. The greatest net productivity of photosynthesis was distinguished by seedlings growing in more illuminated conditions. Seedlings growing in shaded conditions were less exposed to lack of moisture. Seedlings growing in competitive relationships were subjected to the greatest depression of photosynthesis.

Keywords: leaf, photosynthesis intensity, PAR, soil moisture, diurnal dynamics, light curve.

ВВЕДЕНИЕ

Относительно недавно муссонные тропические леса занимали обширные территории Юго-Восточной Азии. К настоящему времени, в результате воздействия на эти леса антропогенных факторов, их площадь существенно сократилась. Данное обстоятельство отмечается, в частности, и во Вьетнаме. Так, например, только в период с 1943 по 1995 площадь лесов в этой стране сократилась с 14 до 8 млн га. При этом следует констатировать и тенденцию деградации сохранившихся древостоев [Lung, 2001; Luong, 2014.].

Естественное возобновление этих лесов требует очень больших временных периодов. По этой причине приобретает актуальность направление искусственного поддержания имеющихся лесных экосистем, а также реконструкция разрушенных. Наиболее значимым решением, реализующим эти направления, является выращивание в таких экосистемах саженцев древесных растений.

Для наиболее рациональной реализации обозначенного направления возникает необходимость в изучении физиологических особенностей используемых для этого видов растений. В этом ракурсе, наиболее значимыми являются исследования, связанные с фотосинтетическим газообменом. Этим исследованиям уделяется особое внимание. Однако по отношению к древесным породам, произрастающим в условиях тропического леса, обозначенный аспект исследований является малоизученным. В особенности это относится к лесным массивам Южного Вьетнама. По крайней мере, нами не было обнаружено каких-либо работ, затрагивающих обозначенное направление исследований в этом районе.

В данной работе представлены результаты исследований, связанные с изучением фотосинтетического газообмена CO_2 на уровне листа *in situ* саженцев Хопеи душистой (*Hopea odorata* Roxb.). *H. odorata* является одной из значимых лесообразующих пород тропического леса и широко используется в лесовосстановительных мероприятиях [Mahani et al., 2002; Hazandy et al., 2009; Dong et al., 2014].

Полученные результаты будут способствовать лучшему теоретическому пониманию роста и развития растений этого вида, что будет содействовать более рациональному планированию лесовосстановительных мероприятий. Кроме этого, полученные количественные величины суточных потоков фотосинтетического газообмена на уровне листа, а также физиологические реакции растения на условия внешней среды, позволят на более качественном уровне подойти к оценке потоков углерода в соответствующих экосистемах.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования и условия произрастания

Исследования проводились с января по апрель 2020 на территории национального парка Кат Тьен (Южный Вьетнам) [Nguyen, Anichkin, 2011]. Парк находится в зоне субэкваториального тропического муссонного климата, характеризующегося двумя выраженными сезонами: сухим, продолжающимся с ноября по апрель, и влажным - с мая по октябрь. Сумма осадков в сухой сезон составляет до $15 \text{ мм} \cdot \text{мес}^{-1}$, во влажный - до $440 \text{ мм} \cdot \text{мес}^{-1}$. Среднемесячная температура изменяется от 24°C в январе до 28°C в апреле [Deshcherevskaya et al., 2013]. Почвы большей части территории парка красно-желтые ферраллитные, суглинистого гранулометрического состава [Okolelova et al., 2014].

Объектом исследования были выбраны трехлетние саженцы *H. odorata*. Саженцы были высажены в середине января 2020 в ходе лесовосстановительных мероприятий на расчищенном от кустарниковой растительности участке леса (11.41530° с.ш., 107.42460° в.д.). Для наблюдений были отобраны 25 саженцев. Средняя высота саженцев на момент посадки составляла 110.0 ± 0.5 см (Стандартное отклонение $SD = 14.4$ см), а их средний диаметр на высоте ~10 см - 8.3 ± 0.1 мм ($SD = 0.6$ мм). По условиям освещенности участка и месторасположения саженцев относительно произрастающей здесь растительности, участок был разделен на три экспериментальные площадки (SA1, SA2, SA3), рис. 1.

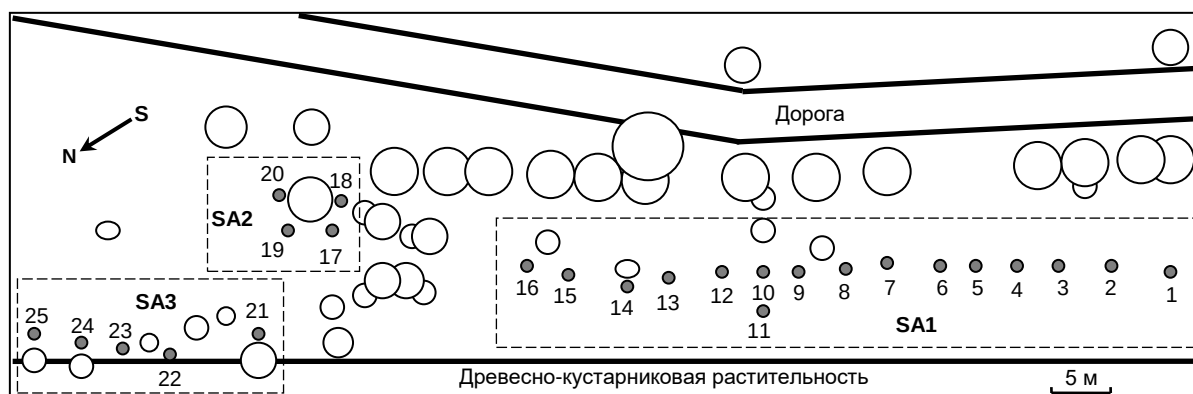


Рисунок 1. План участка с расположенными на нем исследуемыми саженцами (саженцы обозначены закрашенными кружками), а также взрослыми деревьями (деревья обозначены кружками различного диаметра, отражающими их размер).

Площадка SA1 (саженцы № 1-16) располагалась на относительно открытом пространстве. Основное затенение площадки происходило при восходе солнца - из-за растущих с ее восточной стороны взрослых деревьев. Суммарное значение ФАР, приходящейся на саженец этой площадки, составляло 25.7 ± 1.2 моль·м⁻² (значения ФАР получены по данным измерений 06.02.2020, в практически безоблачный день).

Площадка SA2 (саженцы № 17-20) располагалась под кронами взрослых деревьев. Освещение площадки прямыми солнечными лучами наблюдалось только в утренние часы около 9:30. Суммарное значение ФАР, приходящейся на саженец этой площадки, составляло 10.8 ± 0.5 моль·м⁻².

Площадка SA3 (саженцы № 21-25) располагалась непосредственно у западной границы участка, примыкающего к нетронутой части леса. Наблюдаемые на ней саженцы с западной стороны и частично сверху затенялись произрастающей рядом растительностью. Таким образом, участок характеризовался неравномерным освещением отдельных саженцев в течение суток. Прямые лучи солнца попадали на отдельные саженцы только в первой половине дня, до ~11 ч. Суммарное значение ФАР, приходящейся на саженец, составляло 9.2 ± 0.4 моль·м⁻².

Во время посадки, а также 12.02 и 19.03 саженцы поливались. Расход воды при поливе составлял по 3-5 л на растение. 17.02 на участке прошел проливной дождь – выпало 7.9 мм. Для выяснения вопроса о влиянии содержания влаги в почве на состояние исследуемых растений, саженцы № 4-9 с 26.03 по 5.04 через каждые 2-3 дня поливались. Расход воды на полив составлял 5 л под каждое растение.

Измерение фотосинтетического газообмена

Процессы фотосинтеза мы рассматривали с позиций газообмена CO₂. Интенсивность фотосинтеза (фотосинтез) измерялась с помощью портативной газоанализирующей системы Portable Photosynthesis System LI-6800 (Li-Cor, США).

Для исследования использовались сформировавшиеся интактные листья, произрастающие в верхней части крон саженцев. Измерения выполнялись *in situ* на части листа, ограниченной рамкой измерительной камеры прибора с апертурой 3x3 см. Измерение на отдельном саженце производилось однократно, но в случае необходимости дублировалось.

Основные измерения были проведены 06.02.2020, 23.02.2020, 18.03.2020 и 06.04.2020, начиная с темного времени суток в предутренние часы, и заканчивая темным временем суток в вечерние часы. Измерения были организованы в виде циклов, в каждый из которых входили поочередные измерения на каждом из 25 саженцев. Время, затрачиваемое на прохождение одного цикла, составляло 10-50

мин и зависело от времени суток. Так, во время относительно быстро меняющейся освещенности, в утренние и в вечерние часы, это время составляло 10-20 мин. В полуденные часы и темное время суток это время увеличивалось.

При проведении измерений, в измерительной камере LI-6800 устанавливались следующие параметры микроклимата: концентрация CO_2 400 мкмоль·моль⁻¹, температура воздуха 33-35 °С, его относительная влажность – ~60%. ФАР измерялась с помощью датчика, расположенного в измерительной камере прибора.

Измерение влажности почвы и прироста

Содержание влаги в почве определялось в 12 см поверхностном слое. Для этого использовался почвенный влагомер HydroSense II (Campbell Scientific, Inc. США). Влагомер позволяет определять в процентах объемное содержание воды в минеральных почвах (VWC). Для корректировки показаний влагомера была проведена его градуировка, по результатам которой была получена функциональная зависимость, позволяющая пересчитывать VWC в значения относительной влажности почвы: $W = 1.722 \cdot \text{VWC}^{0.944}$ ($R^2 = 0.96$).

Для изучения прироста саженцев в толщину, на высоте 10 см от земли в двух азимутальных направлениях - СЮ и ЗВ, измерялись диаметры стебля, которые усреднялись. Для определения прироста саженцев в высоту, замеры производились от реперных точек, отмеченных у оснований верхних мутовок растений. Измерения проводились с помощью цифрового штангенциркуля и рулетки.

Суточная динамика и кривые зависимости фотосинтеза от ФАР

Измеренные величины фотосинтеза группировались по времени проведения очередного цикла замеров и усреднялись. По полученным данным строили суточную динамику.

Для математического описания зависимости фотосинтеза от ФАР было использовано уравнение Михаэлиса – Ментен [Michaelis, Menten, 1913; Briggs, Haldane, 1925]. Это уравнение мы использовали в модифицированной форме [Kaibeyainen, 2009]:

$$A = A_m \cdot Q / (Q + K_M) + A_d, \quad (1)$$

где A – интенсивность фотосинтеза, мкмоль·м⁻²·с⁻¹; A_m – максимальная интенсивность фотосинтеза, которая наблюдается у растения, произрастающего в данных условиях, мкмоль·м⁻²·с⁻¹ [Berezina, Afanas'eva, 2009, p. 13]; Q – ФАР, мкмоль·м⁻²·с⁻¹; A_d – интенсивность дыхания при $Q=0$, мкмоль·м⁻²·с⁻¹ (показатель A_d характеризует интенсивность расхода запасенных питательных веществ на развитие и поддержание жизнедеятельности листа [Hiecke et al., 2002]); K_M – константа Михаэлиса (константа численно равна ФАР, при которой интенсивность фотосинтеза составляет половину от максимальной). Значения K_M используются исследователями при сравнении физиологических особенностей растений [Hiecke et al., 2002; Kaibeyainen, 2009]. Из уравнения (1) определялась точка компенсации света (TKC), мкмоль·м⁻²·с⁻¹, которая показывает, при какой интенсивности ФАР фотосинтез становится равным нулю [Farah Shahananim et al., 2017]. Показатель TKC связан с интенсивностью дыхания листа и характеризует процесс и стадию его развития.

Для оценки эффективности фотосинтеза мы использовали угловой коэффициент касательной (a) к кривой функции (1) в точке, соответствующей K_M . С физической точки зрения, этот коэффициент отображает скорость изменения фотосинтеза при изменении ФАР на одну единицу.

Статистический анализ

Анализ данных и построение графиков проводились с помощью математических методов статистики с использованием среды MS Excel. Обработка данных проводилась с помощью пакета "Описательная статистика" ($p < 0.05$). Степени ассоциации исследуемых наборов данных определялись с помощью коэффициентов корреляции Пирсона (r). Для оценки математического описания полученных наборов данных использовался коэффициент детерминации (R^2).

Значения K_M в уравнении (1) подбирались с помощью пакета "Параметры поиска решения" (предельное число итераций 100, относительная погрешность 0.00001, допустимое отклонение 5%, сходимость 0.0001). Угловой коэффициент a касательной к кривой функции (1) в точке, соответствующей K_M , а также коэффициенты уравнения для этой касательной, определялись с помощью математических методов дифференцирования. Суммарные значения исследуемых величин определялись методом интегрирования.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влажность почвы

Средние значения относительной влажности почвы W на каждой опытной площадке, а также планки SD отображены на гистограмме, рис. 2.

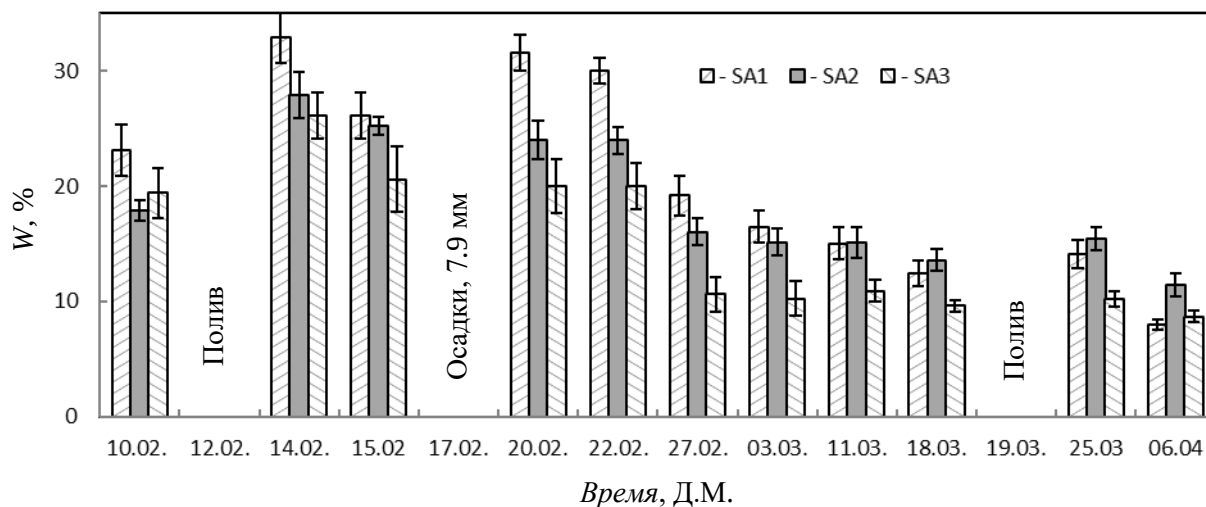


Рисунок 2. Средние значения относительной влажности почвы, W , на объектах исследования. Планки на гистограмме отображают величины SD .

Как видно из рис. 2, локализованный полив растений в период наблюдений достаточно быстро истощал свои ресурсы. При этом уменьшение влажности почвы можно охарактеризовать экспоненциальной зависимостью. Например, уравнение экспоненты, полученное за период с 20.02 по 18.03 для площадки SA1, выглядело следующим образом: $W = 28.3 \exp(-0.029x)$ ($R^2 = 0.89$), где x – порядковый номер дня. Согласно предложенной А.Н. Кузнецовым градации категорий влажности для красно-желтых ферраллитных почв [Kuznetsov, 2003, р. 33], влажность почвы ниже 10% соответствовала влажности завядания.

Суточная динамика фотосинтеза и ФАР

На рис. 3 (а, б, в) представлены графики, отображающие суточную динамику фотосинтеза и ФАР саженцев, произрастающих на площадке SA1. В утренние часы фотосинтез этих саженцев был тесным образом связан с ФАР – полученные коэффициенты корреляции для рассматриваемых зависимостей составили 0.94, 0.90 и 1.00, соответственно. Аналогичная ситуация отмечалась и в вечерние часы, при спаде фотосинтеза. В полуденные часы рассматриваемые величины ассоциированы не были. К 18.03 апикальный прирост на побегах саженцев на площадке SA1 прекратился, а на многих из них усохли побеги, начавшиеся формироваться. Кроме этого, некоторые из саженцев приобрели признаки завядания: листья на них начали скручиваться в трубочку. При этом полив саженцев 19.03 не оказал существенного влияния на их состояние.

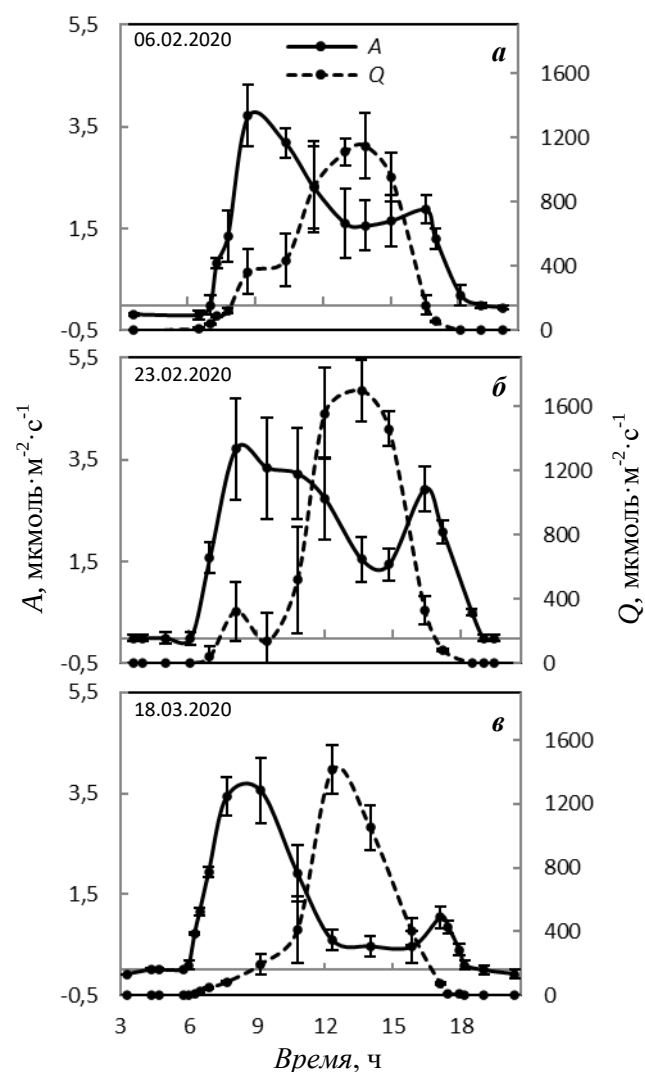


Рисунок 3. Суточная динамика интенсивности фотосинтеза, A , и ФАР, Q , саженцев, произрастающих на площадке SA1. Планки на графиках отображают величины SD .

На рис. 4 (а, б, в) представлены графики, отображающие суточные динамики фотосинтеза и ФАР саженцев на площадке SA2. В периоды измерений 06.02 и 23.02 (рис. 4 (а, б)) фотосинтез саженцев хорошо коррелировал с ФАР в продолжение суток: коэффициенты корреляции составили 0.80. Измерение 18.03 (рис. 4 (в)), наоборот, не выявило тесной корреляции: $r = 0.22$. Внешних морфологических признаков, указывающих на увядание саженцев, не отмечалось. Однако было отмечено повреждение листьев улитками, которое, по визуальной оценке, составило ~10%.

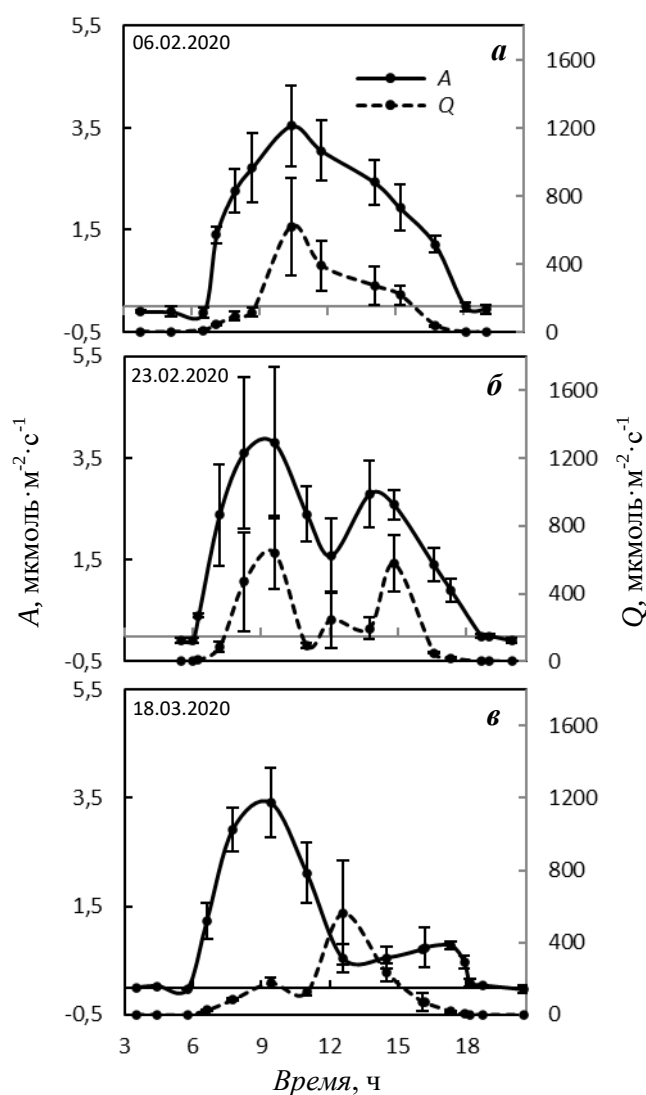


Рисунок 4. Суточная динамика интенсивности фотосинтеза, A , и ФАР, Q , саженцев, произрастающих на площадке SA2. Планки на графиках отображают величины SD .

На рис. 5 (а, б, в) представлены графики, отображающие суточную динамику фотосинтеза и ФАР саженцев на площадке SA3. Фотосинтез этих саженцев в утренние часы был тесно связан с ФАР – коэффициенты корреляции для рассматриваемых зависимостей составили 0.98, 0.91 и 1.00, соответственно. В дальнейшем рассматриваемые величины не показали такой тесной зависимости. Попадание прямых солнечных лучей на отдельные саженцы в утренние часы вызывало у них депрессию фотосинтеза. С 03.03 саженцы начали проявлять признаки усыхания: листья на них поникли, а на некоторых начали сворачиваться в трубочку. К 18.03 содержание влаги в почве на этом участке соответствовало влажности завядания (рис. 2). В результате этого апикальный прирост на побегах саженцев прекратился, а побеги, начавшиеся формироваться, усохли. Некоторые из саженцев приобрели признаки устойчивого завядания – листья них начали скручиваться и усыхать.

На рис. 6 представлены графики, отображающие суточную динамику фотосинтеза и ФАР поливаемых и не поливаемых саженцев, полученную при измерениях 6.04. Влажность почвы под поливаемыми саженцами составляла ~25.1%, а под не поливаемыми – ~8.0%. Фотосинтез поливаемых саженцев хорошо коррелировал с ФАР, $r = 0.84$ (для не поливаемых саженцев $r = -0.34$).

Зависимость фотосинтеза от ФАР

На рис. 7 (а, б, в, г) отображены значения фотосинтеза в зависимости от ФАР, полученные для саженцев на площадках SA1, SA2, SA3 и поливаемых саженцев – на SA1, соответственно. На этих рисунках показаны также кривые, аппроксимирующие эти значения, полученные согласно уравнению (1), и касательные к этим кривым в точках, соответствующих значениям K_M . Кривые для

саженцев на площадках SA1 и SA3 (рис. 7 (а, б)) были построены по данным, полученным до начала проявления депрессии фотосинтеза, а для саженцев на SA2 и поливаемых саженцев на SA1 (рис. 7 (в, г)) - по данным, полученным в течение дня.

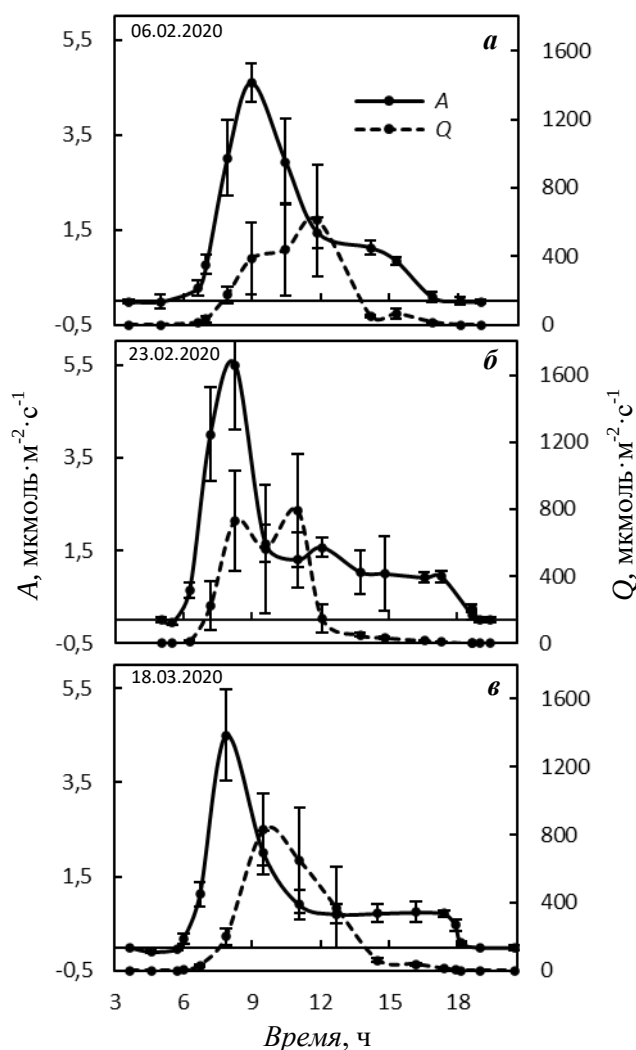


Рисунок 5. Суточная динамика интенсивности фотосинтеза, A , и ФАР, Q , саженцев, произрастающих на площадке SA3. Планки на графиках отображают величины SD .

Показатели, характеризующие фотосинтетические особенности листьев саженцев, полученные согласно уравнению (1), а также значения R^2 для полученных кривых и количество проведенных измерений n , сведены в табл. 1.

Таблица 1. Показатели, характеризующие фотосинтетические особенности саженцев

№ SA	R^2	n	A_m , мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹	a	K_M	A_d , мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹	TKC , мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹
SA1	0.75	199	6.8	0.012	146.0	-0.22	5.0
SA2	0.81	61	5.0	0.017	72.9	-0.15	2.3
SA3	0.88	49	7.0	0.015	115.4	-0.10	1.7
SA1 (полив)	0.91	74	10.5	0.011	240.4	-0.50	12.0

Прирост саженцев

На рис. 8 (а) показана динамика прироста исследуемых растений по диаметру ствола, а на рис. 8 (б) - его производная, отображающая скорость прироста в сутки.

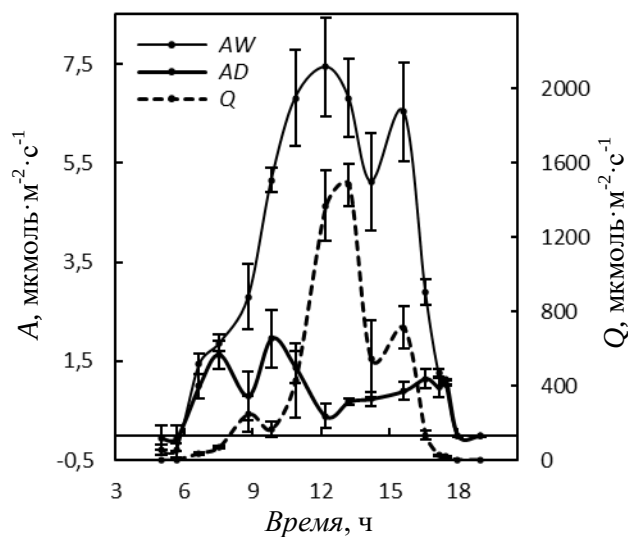


Рисунок 6. Суточная динамика интенсивности фотосинтеза, A , поливаемых (AW) и не поливаемых (AD) саженцев на площадке SA1 и их ФАР, Q . Планки на графиках отображают величины SD .

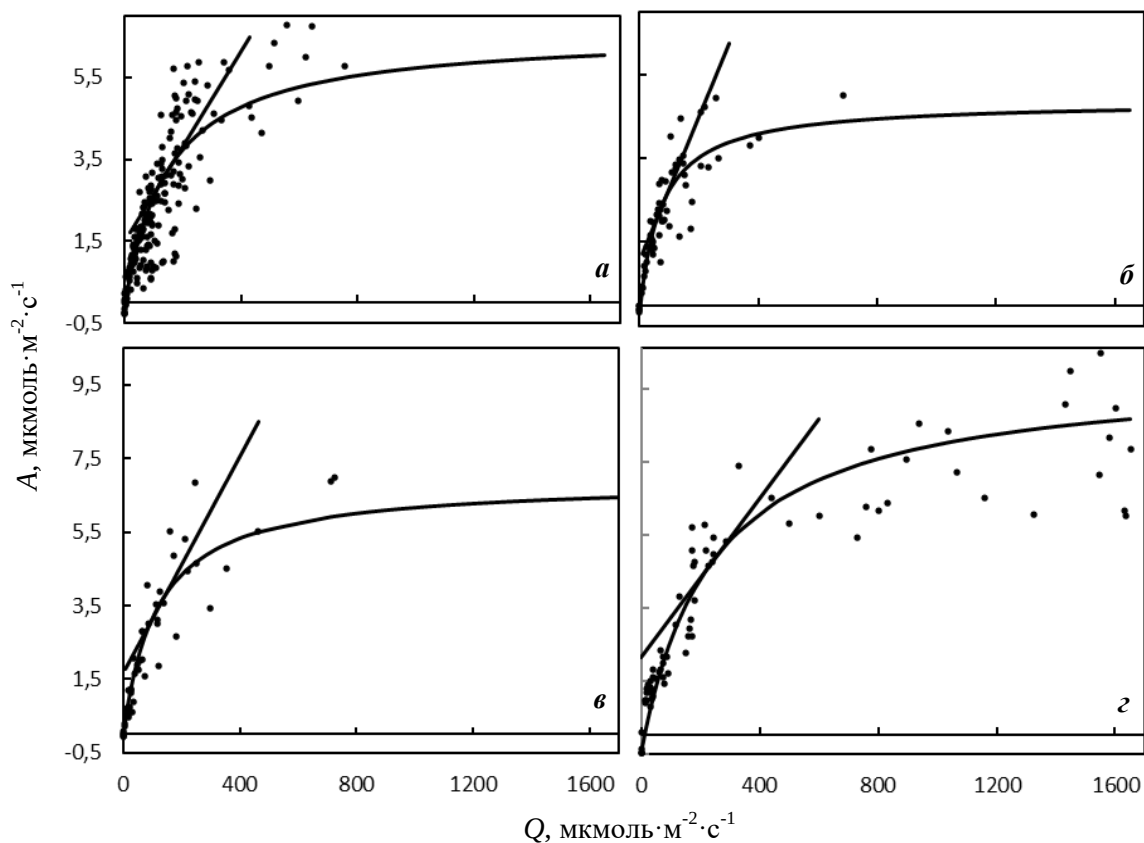


Рисунок 7. Значения интенсивности фотосинтеза, A , в зависимости от ФАР, Q , полученные на площадках SA1 (а), SA2 (б), SA3 (в) и поливаемых саженцах (г). Показаны аппроксимирующие эти значения кривые, полученные согласно уравнению (1), и касательные к этим кривым в точках, соответствующих значениям K_M .

ОБСУЖДЕНИЕ

Суточные динамики фотосинтеза саженцев на площадке SA1 (рис. 3 (а, б, в)) характеризуются:

- 1) сравнительно быстрым утренним ростом фотосинтеза до максимальных значений,

продолжающимся до ~9 ч; 2) последующим плавным уменьшением фотосинтеза до значений, соответствующих полуденной депрессии; 3) полуденной депрессией, проявляющейся в той или иной степени и продолжающейся с ~13 по ~15 ч; 4) следующим за депрессией некоторым увеличением фотосинтеза; 5) дальнейшим спадом фотосинтеза до нулевых значений и 6) отрицательными значениями фотосинтеза листьев, их дыханием, закономерно фиксируемым в ночные часы.

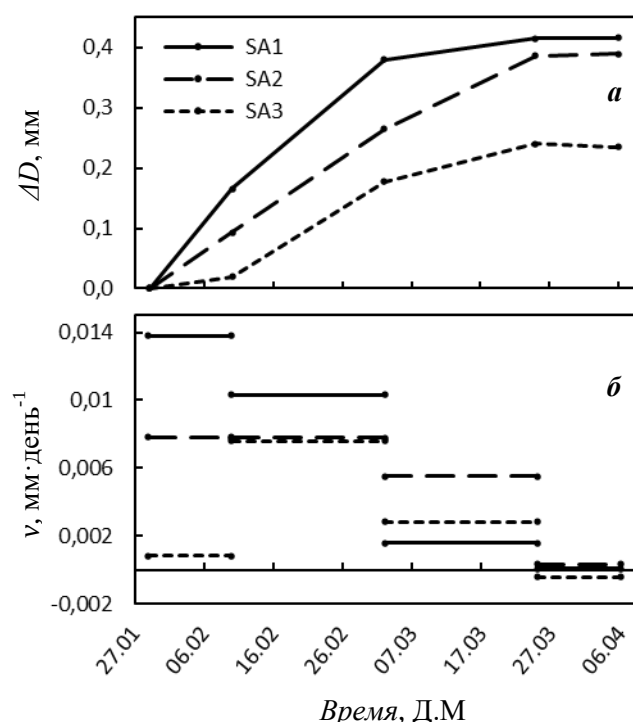


Рисунок 8. Динамика прироста исследуемых растений в толщину, ΔD , (а) и скорости прироста в толщину, v , (б).

Суточная динамика фотосинтеза саженцев на площадке SA2 (рис. 4 (а, б, в)) также характеризуется сравнительно быстрым утренним увеличением фотосинтеза до максимальных значений, но продолжающимся до ~9:30. Депрессия фотосинтеза отмечалась 18.03 с 12:30 по 14:30 (рис. 4 (в)).

Суточные динамики фотосинтеза саженцев на площадке SA3 (рис. 5 (а, б, в)) характеризуются быстрым утренним ростом фотосинтеза до максимальных значений, продолжающимся до ~8 ч, а в дальнейшем - быстрым спадом фотосинтеза до его минимальных значений (рис. 5 (в)). В дальнейшем, до конца дня какого-либо увеличения фотосинтеза не наблюдалось. Кроме того, попадание прямых солнечных лучей на отдельные саженцы в утренние часы вызывало у них депрессию фотосинтеза. Подобное поведение этой суточной динамики обуславливается тем, что на условия произрастания саженцев оказывали негативное влияние конкурентные отношения со стороны произрастающей рядом древесно-кустарниковой и травянистой растительности. В наибольшей степени это влияние проявлялось в более интенсивном иссушении поверхностных слоев почвы корневыми системами этих растений (рис. 2).

С учетом вышесказанного, а также принимая во внимание расчетные значения коэффициентов корреляции, мы можем резюмировать следующее. В утренние часы суточные динамики (рис. 3-5) характеризовались высокой степенью зависимости фотосинтеза от ФАР, а также быстрым ростом величин фотосинтеза до максимальных значений. При этом у саженцев, произрастающих на площадке SA1, высокая степень связанности фотосинтеза с ФАР прослеживалась и в вечерние часы, при спаде ФАР. В полуденные часы, за исключением саженцев на площадке SA2, рассматриваемые величины не были скоррелированы, а на суточных кривых четко прослеживалась полуденная депрессия фотосинтеза. При этом на саженцах с площадки SA3 полуденная депрессия прослеживалась до конца дня. Что же касается саженцев на SA2, то у них фотосинтез хорошо коррелировал с ФАР в течение всех суток, за исключением 18.03, когда отличительные признаки суточной динамики фотосинтеза соответствовали таковым, наблюдаемым на растениях с площадки

SA1. Здесь следует обратить внимание на то, что максимальные значения ФАР на площадке SA2 составляли $\sim 640 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, тогда как на других площадках - $1600 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и более.

На основании этих результатов, мы всё же не смогли однозначно ответить на следующий вопрос: какие факторы окружающей среды в наибольшей степени оказывали ингибирующее воздействие на фотосинтез исследуемых растений. Основными факторами, которые могут оказывать ингибирующий эффект на фотосинтез, являются: освещенность; водообеспечение; концентрация углекислого газа в атмосферном воздухе; температура - воздуха, органов растения и почвы; влажность воздуха.

При проведении исследований температура и влажность воздуха в измерительной камере LI-6800 поддерживались на уровне $33\text{--}35^\circ\text{C}$ и 60%. Соответственно, и температура листа поддерживалась в этих пределах. Это - хорошие для роста саженцев *H. odorata* условия. Температура верхних слоев почвы под саженцами в середине дня составляла $36\text{--}37^\circ\text{C}$, что также не являлось экстремальным условием. Концентрация углекислого газа в атмосферном воздухе составляла $405\text{--}500 \text{ мкмоль} \cdot \text{моль}^{-1}$, что существенным образом не сказывалось на измеряемых величинах фотосинтеза. Следовательно, в нашем случае, основными факторами, которые могли оказывать ингибирующие действия на фотосинтез изучаемых саженцев, остается ФАР и их водообеспечение, которое в первую очередь определяется влажностью почвы.

Для того, чтобы выяснить, какой из этих факторов в наибольшей степени оказывал ингибирующий эффект на фотосинтез, мы провели эксперимент с дополнительным поливом саженцев на площадке SA1. Возможность влияния переувлажнения почвы на фотосинтез саженцев, согласно исследованиям [Nazandy et al., 2009], была исключена.

Как видно из рис. 6, ФАР, по крайней мере, до ее максимально наблюдаемых значений, не оказывала какого-либо заметного ингибирующего воздействия на фотосинтез поливаемых саженцев. Об этом говорит и хорошая корреляция фотосинтеза с ФАР. О хорошей способности *H. odorata* акклиматизироваться к высокой освещенности говорится и в работе [Dong et al., 2016]. Следовательно, наблюдаемая депрессия фотосинтеза саженцев являлась следствием их недостаточной водообеспеченности. Это также видно из сопоставления динамики фотосинтеза (рис. 3-5 и рис. 6 (кривая AD)) с динамикой влажности почвы (рис. 2): при уменьшении влажности почвы во все большей степени прослеживается закономерно проявляющаяся депрессия фотосинтеза.

Депрессия фотосинтеза, вызываемая недостатком воды, тесно связана с уменьшением его нетто-продуктивности. Оценка нетто-продуктивности фотосинтеза производится по приросту биомассы растения. Косвенно прирост биомассы растения можно оценить, например, по приросту растения в высоту или по толщине ствола. В наших исследованиях эти два параметра хорошо коррелировали друг с другом, $r = 0.78$. Однако прирост саженцев в высоту, в отличие от такового в толщину, характеризовался определенной девиацией, связанной с попеременной активацией апикальных зон прироста при более благоприятных условиях произрастания, например, после полива, и его последующим усыханием при недостатке влаги. Таким образом, в нашем случае оценку нетто-продуктивности целесообразно рассматривать по отношению к приросту саженцев по толщине.

При сопоставлении динамики прироста исследуемых саженцев по толщине (рис. 8) с динамикой влажности почвы (рис. 2) видно, что с уменьшением влажности почвы прирост также уменьшается. Действительно, наибольшие приросты ствола наблюдались в первое время после посадки саженцев, до 10.02, за исключением саженцев на площадке SA3, прирост которых был незначительным. Далее, вплоть до 03.03 поддерживались относительно неплохие темпы прироста. В дальнейшем наблюдалась тенденция к уменьшению прироста, и в период с 25.03 по 06.04 прирост практически прекратился, вплоть до отрицательной величины, наблюдаемой у растений на площадке SA3, что было связано, по-видимому, с некоторой усушкой древесины. Саженцы на площадке SA2 с 03.03 характеризовались несколько лучшими показателями прироста (рис. 8 (б)) и, соответственно, биомассы.

Максимальные значения фотосинтеза для саженцев на площадках SA1 и SA3 (рис. 7 (а, в), табл.1) были примерно одинаковыми и лимитировались недостаточным для полноценного роста растений содержанием влаги в почве. Однако угол наклона касательной и, соответственно, скорость нарастания фотосинтеза, были несколько выше у саженцев на площадке SA3. Об этом говорят и величины K_M . Объясняется это более ранним попаданием прямого солнечного света на саженцы на площадке SA3 в сравнении с таковыми на SA1. С другой стороны, параметры A_d и TKC , были существенно лучше у саженцев на SA1. Таким образом, саженцы с площадки SA1 характеризовались

лучшими параметрами роста и развития листьев, и соответственно, прироста биомассы, по сравнению с саженцами на SA3 (рис. 8).

Для саженцев, произрастающих на площадке SA2 (рис. 7 (б), табл.1), максимальные значения интенсивности фотосинтеза составляли $5.0 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, и, в основном, лимитировались ограниченной ФАР. Параметры a и K_m у этих растений были лучше, чем у других. Это говорит о том, что саженцы на площадке SA2 обладали определенной теневыносливостью [Tam, 2007; Nazandy, 2009]. О способности *H. odorata* развиваться в условиях умеренного затенения говорится и в работах [Arpanah, 1998; Dong et al., 2014]. Величины A_d и TKC для саженцев с SA2 занимают промежуточные значения между таковыми для саженцев на площадках SA1 и SA3. Достоверность значений этих параметров подкрепляется данными по приросту этих саженцев по отношению к таковым на SA1 и SA3 (рис. 8 (а)) – кривая прироста саженцев по толщине на площадке SA2 располагается между кривыми приростов саженцев с SA1 и SA3.

Поливаемые саженцы не подвергались какому-либо заметному ингибирующему воздействию со стороны факторов окружающей среды (рис. 7 (з), табл.1). Максимальное значение фотосинтеза для них составило $10.5 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, а значения показателей эффективности фотосинтеза говорят о том, что листья этих растений еще находились в стадии роста.

На основе проведенного анализа, мы можем выдвинуть предположение, объясняющее высокую степень корреляции фотосинтеза саженцев с ФАР, а также быстрый рост фотосинтеза до максимальных значений, наблюдаемые в утренние часы: в течение темного времени суток, саженцы могли восстанавливать свой водный баланс. При этом восстановление водного баланса было возможно до достижения содержания влаги в почве, соответствующего влажности завядания. Например, у не поливаемых саженцев (рис. 6) динамика кривой AD , а также отрицательный коэффициент r , характеризующий степень зависимости фотосинтеза от ФАР, показывают полную депрессию фотосинтеза, которая связана с произрастанием этих саженцев в условиях содержания влаги в почве, соответствующего влажности завядания.

ВЫВОДЫ

Очевидным, определяющим фактором, влияющим на фотосинтез исследуемых саженцев *H. odorata*, является ФАР. Этим определяется более высокая продуктивность саженцев, произрастающих на открытой местности.

Выявленная в ходе эксперимента депрессия фотосинтеза у саженцев *H. odorata* являлась следствием их недостаточной водообеспеченности, связанной в первую очередь с дефицитом влаги в почве. Саженцы, произрастающие в затененных условиях, в меньшей степени подвергались воздействию недостатка влаги. Наибольшей депрессии подвергались саженцы, произрастающие в условиях конкурентных взаимоотношений со взрослыми деревьями.

Разработанные нами математические модели согласно уравнению Михаэлиса–Ментен (1), описывающие зависимость фотосинтеза от ФАР для изучаемых саженцев, в перспективе позволят перейти к общей модели, описывающей зависимость фотосинтеза от факторов внешней среды.

На основании проведенных исследований мы можем сформулировать и некоторые рекомендации практического характера, связанные с лесовосстановительными мероприятиями, а именно: с целью сокращения трудозатрат при выращивании саженцев, связанных с поливом, мы рекомендуем производить их посадку в начале влажного сезона, по возможности, на затеняемых участках, например, под пологом леса, с перспективой их выхода в первый ярус насаждения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность руководству национального парка Кат Тьен за возможность проведения и поддержку проводимых исследовательских работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Appanah S. 1998. Introduction. In: A Review Of Dipterocarps: Taxonomy, *Ecology and Silviculture*, (S. Appanah, J.M. Turnbull eds), pp. 1-4, Center for International Forestry Research. Bogor.
- Berezina N.A., Afanas'eva N.B. 2009. *Plant ecology. Textbook aid for students higher textbook establishments*. Izdatel'skiy tsentr Akademiya, Moscow, 400 pp. (in Russian). [Березина Н.А., Афанасьева Н.Б. 2009. Экология растений. Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. Москва: Издательский центр Академия. 400 с.].
- Briggs G.E., Haldane J.B.S. 1925. A note on the kinematics of enzyme action. *Biochemical Journal*, 19(2): 338-339.
- Deshcherevskaya O.A., Avilov V.K., Dinh Ba Duy, Tran Cong Huan, Kurbatova J.A. 2013. Modern climate of Cat Tien national park (Southern Vietnam): Climatological data for ecological studies. *Izvestiya Atmospheric and Oceanic Physics*, 49(8): 819-838.
- Dong T., Beadle C., Eyles A., Forrester D.I., Doyle R., Worledge D., Churchill K., Khanh D.C. 2016. Growth and physiology of *Hopea odorata* planted within gaps in an acacia plantation acting as a nurse crop. *Journal Plant Ecology*, 9(5-6): 549-562. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1266526>
- Dong T.L., Beadle C.L., Doyle R., Worledge D. 2014. Site conditions for regeneration of *Hopea odorata* Roxb. in natural evergreen dipterocarp forest in southern Vietnam. *Journal of Tropical Forest Science*, 26(4): 532-542.
- Farah Shahanim M.M., Raja Barizan R.S., Normaniza O., Nasrulhaq Boyce A. 2017. Growth and physiological assessment of chengal seedlings planted under different age groups and fertilizer treatments in logged-over forest. *Austrian Journal of Forest Science Heft*, 3: 225-244.
- Hazandy Abdul-Hamid, Nor Aini Ab. Shukor, Sapari Mat, Abdul Latib Senin. 2009. Effects of Waterlogging on Growth and Physiology of *Hopea odorata* Roxb. *International Journal of Biology*, 1(2):87-93.
- Hieke S., Menzel C.M., Ludders P. 2002. Effects of Light Availability on Leaf Gas Exchange and Expansion in Lychee (*Litchi chinensis*). *Tree Physiology*, 22: 1249-1256. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1266526>
- Kaibeyainen E.L. 2009. Parameters of the light curve of photosynthesis in *Salix dasyclados* and their change during the growing season. *Plant physiology*, 56(4): 490-499.
- Kuznetsov A.N. 2003. *Tropicheskiy dipterokarpovyy les*. GEOS, Moscow, 140 pp. (in Russian) [Кузнецов А.Н. 2003. Тропический диптерокарповый лес. Москва: ГЕОС. 140 с.].
- Lung N.N. 2001. The status of forest resources in Vietnam: matter of environment, economy, society and resolutions. *Journal of Agriculture and Rural Development*, 12: 891-893.
- Luong T.H. 2014. Forest resources and forestry in Vietnam. *Journal of Vietnamese Environment*, 6(2):171-177.
- Mahani M.C., Jong K., Ping Y.C., Fatimah M., Wickneswari R. 2002. Triploidy in *Hopea odorata*. *Journal of tropical Forest Science*, 14(2): 264-267.
- Michaelis L., Menten M.L. 1913. Die kinetik der invertinwirkung. *Biochemische Zeitschrift*, 49: 333-369.
- Nguyen Van Thinh, Anichkin A.E. 2011. The Cat Tien National Park: general information. In: *Structure and functions of soil communities of a monsoon tropical forest (Cat Tien National Park, southern Vietnam)*, (A.V. Tiunov, ed.), pp. 11-15, КМК Scientific Press, Moscow (in Russian). [Нгуен Ван Тхинь, Аничкин А.Е. 2011. Национальный парк Кат Тьен – общие сведения // Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 11-15].
- Okolelova A.A., Nguyen Van Thinh, Avilov V.C. 2014. Properties of basic types of soils in the Dong Nai biosphere reserve (South Vietnam). *Scientific Bulletin. Natural sciences*, 10(27): 138-144 (in Russian). [Околелова А.А., Нгуен Ван Тхинь, Авилов В.К. 2014. Свойства основных типов почв биосферного заповедника Донг Най (Южный Вьетнам) // Научные ведомости. Серия Естественные науки. № 10 (181). Выпуск 27. С. 138-144].
- Tam P.D. 2007. *Assessment of Watershed Protection Plantations of Mixed Acacia and Native Species in the Five Million Hectare Reforestation Program*. Forest Science Institute of Vietnam, Hanoi (In Vietnamese).

Поступила в редакцию: 22.05.2023
Переработанный вариант: 18.08.2023