



DOI 10.21178/2079_6080.2020.4.4
УДК 630

Влияние режима освещённости на рост *Knema pierrei* Warb.

© Тхи Зыонг Нгуен, Н.В. Беляева, Д.А. Данилов, И.А. Кази

Lighting effect on growth *Knema pierrei* Warb.

Thi Duong Nguyen, N.V. Belyaeva, D.A. Danilov, I.A. Kazi (Saint Petersburg State Forest Technical University n. a. S.M. Kirov)

Knema pierrei Warb. (local name Maucholato) belongs to the *Muscataceae* family, Order *magnoliaceae*. A small tree, endemic to Vietnam. It grows in low lying or humid mountainous areas at an altitude of 100 to 1200 m above sea level. Currently, this species is not well studied, but the area of growth of *Knema pierrei* Warb. is steadily decreasing.

The research was conducted at the forestry research center of Phutho province in Vietnam. The effect of light on the survival of *Knema pierrei* Warb. seedlings aged from 0 to 4 months was determined. The study showed that different levels of light exposure affect the survival of seedlings. So, creating conditions when sunlight is 7 %, the survival rate of seedlings is more than 82 %. Increasing lighting to 29 %, the survival rate of seedlings is sharply reduced to 50 %. In the experiment variant, when the lighting is completely absent, the survival rate was 5 %. Different levels of light shading also have a significant impact on the growth and height of seedlings. The maximum values of the diameter and height of the *Knema pierrei* Warb. stem were recorded at the age of up to 2 months, while the light intensity was 7 %. In the next period from 3 to 4 months, plants need more light, with a light intensity of 24 %, a better diameter and height is noted.

Keywords: *Knema pierrei* Warb. seedlings, Maucholato, survival, growth, light intensity

Влияние режима освещённости на рост *Knema pierrei* Warb.

Тхи Зыонг Нгуен, Н.В. Беляева, Д.А. Данилов, И.А. Кази

Knema pierrei Warb. (местное название Маучолато) принадлежит к семейству Мускатниковые, порядок Магнолиевые. Дерево небольших размеров, эндемичный вид Вьетнама. Встречается в низинных или во влажных горных районах на высоте от 100 до 1200 м над

уровнем моря. В настоящее время этот вид недостаточно хорошо изучен, но при этом площади, занимаемые *Knema pierrei* Warb., неуклонно сокращаются.

В тропических лесах свет поступает неравномерно, поэтому растениям приходится адаптироваться к различным световым условиям в естественной среде. Многие виды деревьев могут выжить под плотным пологом леса. Поэтому понимание регенерации и преемственности в тропических лесах требует информации о конкретных видах реагирования на различные уровни освещения. Биологическая значимость светового довольствия саженцев часто изучается через диморфный разрыв, что в свою очередь объясняет богатство видового разнообразия в тропических лесах.

Исследовательская работа проводилась в научном центре лесного хозяйства провинции Футхо во Вьетнаме. Определяли влияние света на выживаемость всходов *Knema pierrei* Warb. в возрасте от 0 до 4 месяцев. Исследование показало, что различные уровни воздействия света влияют на выживаемость всходов. Так, создавая условия, когда солнечный свет достигает 7 %, выживаемость всходов составляет более 82 %. Если увеличить освещение до 29 %, выживаемость всходов резко снижается до 50 %. В варианте опыта, когда освещение полностью отсутствует, выживаемость составила 5 %. Различные уровни затенения также оказывают значительное влияние на рост и высоту всходов. Максимальные показатели диаметра и высоты стебля *Knema pierrei* Warb. зафиксированы в возрасте до 2 месяцев, при этом интенсивность света составила 7 %. В следующий период – от 3 до 4 месяцев растениям нужно больше света, при интенсивности света 24 % отмечаются лучшие показатели диаметра и высоты.

Ключевые слова: саженцы *Knema pierrei* Warb., Maucholato, выживаемость, рост, интенсивность света

Нгуен Тхи Зьонг – аспирант кафедры лесоводства института леса и природопользования
E-mail: nguyenduongsiv@gmail.com

Беляева Наталия Валерьевна – профессор кафедры лесоводства института леса и природопользования, д. р. с. х. наук
E-mail: galbel06@mail.ru

Данилов Дмитрий Александрович – профессор кафедры лесоводства института леса и природопользования, д. р. с. х. наук
E-mail: stown200@mail.ru

Кази Ирина Александровна – старший преподаватель кафедры лесоводства института леса и природопользования, канд. с. х. наук
E-mail: irenakazi@mail.ru

ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5
E-mail: public@spbftu.ru

Введение

Свет – это самый важный фактор, который регулирует процессы роста и развития растений. В природных условиях растения получают необходимое количество света естественным путем. Каждый вид имеет различную потребность в освещении, в связи с этим растения можно разделить на светолюбивые и теневыносливые. У некоторых видов растений в нижней части кроны листья шире, чем на верхушке. Густая растительность верхних ярусов леса не пропускает свет под свой полог, поэтому растения тропических лесов должны либо адаптироваться к жизни в постоянных сумерках, либо быстро расти вверх для того, чтобы увидеть солнце.

По выражению чешского лесовода Ягана Готлиба Бека, свет – это рычаг, которым человек регулирует жизнь леса в желательном для него направлении. В лесах свет оказывает наибольшее влияние на регенерацию древесных пород. Н. Врих [5] в 1962 г. и Г.Н. Баур в 1964 г., занимаясь исследованиями в этом направлении, предположили, что в тропиках дефицит света влияет на рост семян, но воздействие света на прорастание семян окончательно не выяснено.

В дальнейшем, изучением влияния света на рост растений и зависимости интенсивности, качества, и продолжительности света занимался ряд ученых [8, 9, 13 и др.] Они пришли к выводу, что в тропических лесах свет часто поступает неравномерно, поэтому растениям приходится адаптироваться к различным световым условиям в естественной среде. Многие виды деревьев могут выжить под плотным пологом леса. Поэтому понимание регенерации и преобладания в тропических лесах требует информации о конкретных видах реагирования на различные уровни освещения. Биологическая значимость светового довольствия саженцев часто изучается через диморфный разрыв [4, 6], что в свою очередь объясняет богатство видового разнообразия в тропических лесах.

Анализ научно исследовательской литературы об изменениях экологических факторов под пологом леса, его влиянии на рост и развитие регенерированных деревьев показал, что в тропических широколиственных смешанных лесах световой режим под пологом леса ниже, чем в верхней части полога. Только 0,5–1,0 % фотосинтетических лучей достигают нижней части полога леса, в зависимости от типа леса, что составляет 1–2 % от общей интенсивности света [14]. Неоднократные исследования проводились как в естественных, так и в восстановленных (регенерированных) лесах [7, 11, 15, 21].

Экспериментальные данные исследований по оценке теневыносливости деревьев, включая *Shorea talure*, *S. avails*, *Hopea helferei* и *Vatica odorata* свидетельствуют о том, что рост семян замедлялся, когда интенсивность света превышала 50 %. Ashton and Zoуа, в 1989 году также продемонстрировали ограничение роста семян в условиях полного освещения *Shorea trapezifolia* в Шри Ланке [3]. Однако в другом исследовании саженцы *Intsia palembanica* быстро росли в условиях полного освещения [15]. Для *Manglietia conifera* Dandy оптимальным условием является 75 % освещения, *Illicium verum* Hook. 40 %, *Erythrophleum fordii* 50 %, *Endospermum chinense* Benth 80 %. Для *Lithocarpus ducampii* в возрасте 0–12 месяцев 25 %, на следующем этапе (13–24 месяца) величина необходимого светового довольствия увеличивается до 50 %. Для максимальных показателей при выращивании *Machilus bonie* Leconte освещенность составляет 75 % в возрасте от 1 до 6 месяцев, а в дальнейшем – от 7 мес. до 4 лет необходимо 50 % [3, 4, 12, 20].

Древесные породы имеют разную требовательность к свету. При очень плотном горизонтальном строении полога, например в тропических лесах, в условиях затенения на начальном этапе роста находится большинство древесных пород. Они тянутся к свету, образуя

тонкий хрупкий стебелек, имеют минимальный диаметр, слабую жизнеспособность. И напротив, когда растение достаточно хорошо освещено, оно набирает высоту медленно, диаметр нарастает пропорционально высоте. Количество света влияет также на биомассу саженцев [19]. С усилением освещенности повышается выход сухого вещества, поскольку растет скорость фотосинтеза единицы площади листа [16].

Некоторые виды растений на определенном этапе развития требуют различной интенсивности света. На этапе выращивания в питомнике, большинству тропических деревьев необходимо создавать условия затенения [12]. Это способствует удержанию влаги в приземном слое воздуха в течение дня, уменьшает температуру и испарение, что также влияет на влажность почвы.

В естественной среде обитания энергия света участвует во всех физиологических и биохимических процессах растения [10], благодаря ему происходит процесс фотосинтеза, обеспечивающий получение органических веществ [1].

Объекты и методика исследования

Объекты исследования расположены в провинции Футхо (Вьетнам), на базе научного центра лесного хозяйства. Эксперименты по влиянию света на рост саженцев проводили в питомнике. После прорастания семян выбирали здоровые растения для посадки в контейнер размером 9×13 см. Грунт, обогащенный удобрениями, имел следующий состав: 89 % земли, 10 % органических удобрений и 1 % минеральных (N, P, K в пропорции 5:10:3).

Для создания различной освещенности саженцы помещались в специальный ящик, имеющий высоту, длину и ширину, равную 1 м, который накрывали черной тканью. Опыты проводились с обеспечением 4-х уровней затенения: 92 % (S1); 76 % (S2); 70 % (S3) и полная освещенность (S4, кон

троль).

Интенсивность света измеряли с помощью светочувствительного устройства (Delta T). В течение 3-х месяцев было проведено 3 измерения у 30 растений 4-месячного возраста. Полив, орошение, удобрение, уход за ослабленными экземплярами на стадии питомника были одинаковыми. К устанавливаемым в процессе исследования показателям относились: коэффициент выживаемости, высота, диаметр, количество листьев на растении, состояние саженцев.

Для измерения параметров светового излучения использовали фотометрические датчики. Фотосинтетическая установка имеет длину волны 400–700 нм. Время эксперимента с 5.00 утра до 19.00 часов. Для опыта использовали датчики света (CR800 Campbell Scientific), с помощью которых измерялись и сохранялись данные каждые 30 секунд. При передаче на компьютер они сравнивались с общим количеством света, принятым за 100 %. Показания фиксировали у 3 саженцев в каждом варианте опыта.

При световом излучении (800 мкмоль/м²/сек) у деревьев наблюдается оптимальный процесс фотосинтеза. Использование фотометрического оборудования для измерения интенсивности фотосинтеза устьичной открытости позволило произвести замеры в разное время суток. В течение дня учеты выполнялись в 6.30, 9.00, 11.30; 14.00 и 16.30. В каждом варианте опыта измеряли 3 растения, имеющие два листа.

Количество листьев определяли методом прямого подсчета на саженцах. Площадь листьев определяли при помощи сканера Canon Lid 210 (рис. 1) и идентифицировали с использованием программного обеспечения Фиджи, с открытым исходным кодом для анализа изображений [17, 18].

После завершения эксперимента саженцы разделили на составляющие: корни, стволы и листья. Высушивали при 65 °С для определения сухого веса каждой фракции.



Рис. 1. Сканирование листьев

Результаты исследований

Результаты, полученные при проведении опытов по определению влияния светового

режима на выживание саженцев *Knema pierrei* Warb., представлены в таблице 1.

Анализируя приведенные данные, отмечаем, что самая высокая выживаемость саженцев (82,2 %) наблюдается при режиме освещенности S1 как в 2 месячном, так и в 4 месячном возрасте. При уменьшении затенения количество живых экземпляров последовательно снижается от 71,1 72,2 % в варианте S2 до 50,0 51,1% в варианте S3 и до совсем незначительного (5,6 14,4 %) числа практически нежизнеспособных растений при полном освещении (вариант S4).

Таблица 1

Влияние затенения на выживаемость саженцев *Knema pierrei* Warb.

Вариант опыта	Степень затенения, %	Возраст саженцев, мес.	Количество растений		
			Всего, шт.	В том числе, %	
				Живые	Погибшие
S1	92	2	90	82,2	17,8
		4	90	82,2	17,8
S2	76	2	90	72,2	27,8
		4	90	71,1	28,9
S3	70	2	90	51,1	48,9
		4	90	50,0	50,0
S4 (контроль)	100	2	90	14,4	85,6
		4	90	5,6	94,4

Влияние светового режима на биометрические параметры саженцев *Knema pierrei* Warb. При анализе данных по оценке влияния затенения на растения видно, что максимальные значения

высоты и диаметра в возрасте 1 2 месяца наблюдаются при световом режиме S1 (затенение 92%), для 3 4 месячных саженцев такие показатели обеспечивает режим S2 (табл. 2, рис. 2, 3).

Таблица 2

Влияние затенения на диаметр и высоту саженцев *Knema pierrei* Warb.

Возраст саженцев, мес.	Параметр	Биометрические показатели саженцев при разных световых режимах, см			
		S1	S2	S3	S4
1	Диаметр	0,18 ± 0,02	0,18 ± 0,02	0,17 ± 0,02	0,16 ± 0,02
	Высота	10,84 ± 1,33	10,38 ± 1,21	9,86 ± 0,89	7,35 ± 0,12
2	Диаметр	0,23 ± 0,03	0,21 ± 0,02	0,20 ± 0,02	0,18 ± 0,02
	Высота	13,80 ± 2,04	13,05 ± 1,60	11,35 ± 1,84	9,54 ± 1,11
3	Диаметр	0,27 ± 0,00	0,28 ± 0,05	0,25 ± 0,03	0,21 ± 0,02
	Высота	14,86 ± 1,98	15,70 ± 1,98	12,96 ± 1,45	10,14 ± 1,46
4	Диаметр	0,29 ± 0,04	0,34 ± 0,04	0,28 ± 0,04	0,25 ± 0,00
	Высота	15,86 ± 2,13	16,34 ± 3,86	13,89 ± 1,45	9,70 ± 1,56

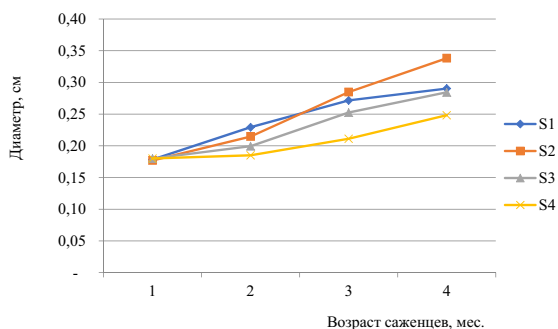


Рис. 2. Диаметр саженцев *Knema pierrei* Warb. при разных световых режимах

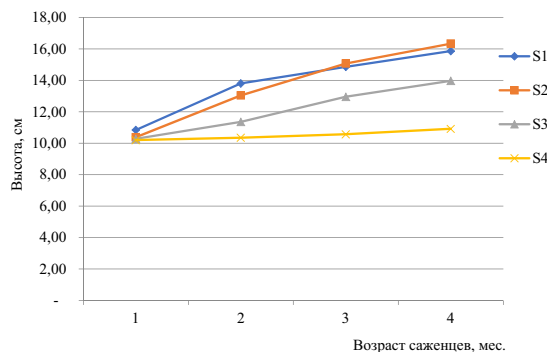


Рис. 3. Высота саженцев *Knema pierrei* Warb. при разных световых режимах

Влияние светового режима на количество и площадь листьев саженцев Knema pierrei Warb. Режим затенения оказывает существенное влияние на эти морфологические признаки. Так, эксперименты показали, что для роста и развития листьев у 4 месячных растений оптимальным является световой режим S2 (76 %

затенения), при нем наблюдаются максимальные значения их количества в среднем 6,4 шт. и площади 185,7 см² (табл. 3). В варианте S4 (контроль) доля жизнеспособных экземпляров 4 месячного возраста составляет всего 5,6 %, и они нами не учитывались, поскольку в дальнейшем погибли.

Таблица 3

Количество и площадь листьев саженцев *Knema pierrei* Warb. в возрасте 4 месяцев

Световой режим	Количество листьев, шт./раст.	Суммарная площадь листьев, см ² /раст.
S1	5,0 ± 0,69	144,7
S2	6,4 ± 1,16	185,7
S3	5,8 ± 1,14	141,2
S4	3,3	14,6

Влияние светового режима на фотосинтез. Солнечный свет является основным условием для фотосинтеза, скорость которого возрастает с увеличением интенсивности света, но постепенно достигает насыщения. Наши экспериментальные исследования позволили установить общую зависимость фотосинтеза от интенсивности света (рис. 4), согласующуюся с имеющимися литературными данными [2].

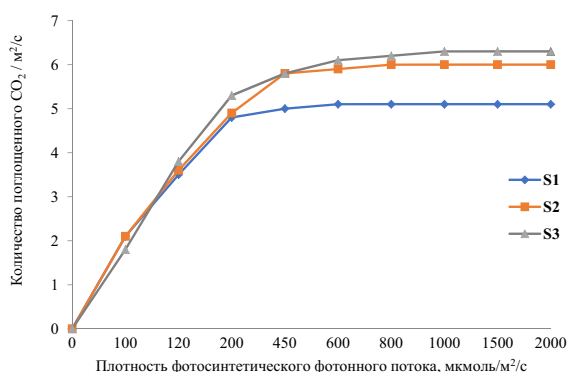


Рис. 4. Зависимость фотосинтеза саженцев *Knema pierrei* Warb. от интенсивности света

График показывает, что минимальная интенсивность света, при которой у растения наблюдаются процессы фотосинтеза, очень мала, но по мере увеличения освещенности скорость возрастает, а затем, при дальнейшем увеличении освещения интенсивность света продолжает расти, но более медленными темпами, достигая точки светового насыщения.

Результаты, обеспечивающие наилучшие условия для фотосинтеза растений *Knema pierrei* Warb., показали, что при световом режиме S1, когда процессы фотосинтеза протекают слабо, оптимальной является интенсивность света равная 400 мкмоль/м²/с, в двух других режимах, ее величина должна составлять 600–800 мкмоль/м²/с. При этом индекс Asat (опти-

имальная интенсивность света для фотосинтеза) указывает, что в режиме S2 наблюдается самый высокий результат ($6,3 \pm 0,31$ мкмоль/м²/с). С увеличением освещенности показатели фотосинтеза не увеличиваются, достигая предела, и переходят в прямую линию (рис. 4).

Определение интенсивности фотосинтеза и открытости устьиц. При световом режиме S1 (затенение 92 %), все саженцы погибли, по этому нет объектов для наблюдения. В дальнейшем нами использовались 20 месячные растения, которые не затенялись с 12 месячного возраста, для наблюдения и измерения интенсивности фотосинтеза (количества поглощенного CO₂/м² листьев в секунду) и открытости устьиц. Полученные результаты приведены в таблице 4.

Таблица 4

Интенсивность фотосинтеза саженцев *Knema pierrei* Warb. в разное время суток

Возраст саженцев, мес.	Световой режим	Интенсивность фотосинтеза в разное время суток, CO ₂ /м ² /с				
		6.30	9.00	11.30	14.00	16.30
4	S1	4,46±0,28	4,31±0,79	4,03±0,83	3,57±0,22	2,70±1,14
	S2	5,53±0,71	5,19±0,92	4,49±0,27	3,34±0,40	3,48±0,19
	S3	5,53±0,33	5,27±0,77	3,60±1,18	2,66±0,32	2,59±0,39
20	S4	2,77±1,59	3,51±1,42	3,91±1,24	3,17±1,27	2,23±1,06

Полученные данные свидетельствуют о том, что интенсивность фотосинтеза 4 месячных саженцев при всех световых режимах снижается в течение дня: от 4,46–5,53 мкмоль/м²/с в 6.30 утра до 2,59–3,48 мкмоль/м²/с в 16.30. У 20 месячных саженцев, имеющих большую площадь листа, в условиях полной освещенности наблюдается иная динамика: так, интенсивность фотосинтеза в утренние часы ниже, чем в 11.30 (точка оптимума), а к 16.30 зафиксирован минимальный для всех вариантов показатель 2,23 мкмоль/м²/с. Графически эти процессы представлены на рисунке 5.

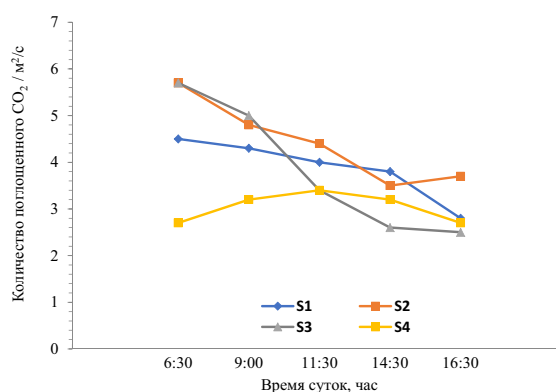


Рис. 5. Интенсивность фотосинтеза саженцев *Knema pierrei* Warb. в течение суток при разном световом режиме

Открытость устьиц зависит от интенсивности света, температуры и влажности воздуха и почвы, а также от концентрации углекислого газа CO_2 в воздухе, который растение поглощает для фотосинтеза. Степень открытости устьиц увеличивается с ростом интенсивности света, поэтому днем, при макси-

мальном освещении, она выше, чем утром. Однако ближе к полудню, когда температура достигает максимальных значений и активно запускаются процессы транспирации, устьица закрываются, чтобы удерживать воду. Результаты измерения открытости устьиц *Knema pierrei* Warb. приведены в таблице 5.

Таблица 5
Значения открытости устьиц у саженцев *Knema pierrei* Warb. в разное время суток

Возраст саженцев, мес.	Световой режим	Значения открытости устьиц в разное время суток, ммоль/м ² /с				
		6.30	9.00	11.30	14.00	16.30
4	S1	0,14 ± 0,03	0,05 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,05 ± 0,00	0,06 ± 0,04
	S2	0,17 ± 0,03	0,06 ± 0,02	0,06 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,05 ± 0,01
	S3	0,15 ± 0,03	0,08 ± 0,03	0,05 ± 0,03	0,03 ± 0,01	0,04 ± 0,01
20	S4	0,05 ± 0,03	0,05 ± 0,02	0,06 ± 0,01	0,07 ± 0,02	0,04 ± 0,02

Как видим, степень открытости устьиц растений в течение дня меняется. Максимальные значения наблюдаются в 6.30 (0,14 0,17 ммоль/м²/с), затем уже к 9 часам они резко уменьшаются и сохраняются на этом уровне до конца дня (варианты S1 и S2) или имеют некоторые колебания по величине (вариант S3). Исключение составляет вариант S4: в

условиях полной освещенности устьица растений слабо реагируют на изменение интенсивности света, и показатели варьируют от 0,04 до 0,07 ммоль/м²/с в течение дня, достигая минимума в 14.00.

В ходе работы изучали также влияние света на сухую биомассу саженцев. Результаты представлены в таблице 6.

Таблица 6
Сухая биомасса саженцев *Knema pierrei* Warb. 4 месячного возраста

Световой режим	Средняя сухая биомасса растений				
	Ед. изм.	Всего	В том числе по фракциям		
			Лист	Побег	Корень
S1	г	0,86	0,38	0,20	0,28
	%	100,0	44,2	23,3	32,5
S2	г	1,44	0,68	0,34	0,42
	%	100,0	47,2	23,6	29,2
S3	г	1,35	0,56	0,30	0,49
	%	100,0	41,5	22,2	36,3

Полученные данные свидетельствуют о том, что как общий сухой вес растения *Knema pierrei* Warb., так и средняя масса листа и побега достигают максимума при световом режиме S2 (1,44; 0,68 и 0,34 г соответственно), не

сколько худшие показатели по сравниваемым позициям зафиксированы в режиме S3, при этом масса корня в этих вариантах имеет наибольшие значения. Самые низкие показатели относятся к световому режиму S1.

Выводы

Результаты проведенных нами эксперименты по определению зависимости роста и развития растений *Knema pierrei* Warb. от интенсивности освещения позволяют сделать ряд выводов.

1. Режим освещения оказывает значительное влияние на такие характеристики саженцев, как выживаемость, метрические параметры, масса, облиственность и интенсивность фотосинтеза.

2. Самый высокий показатель выживаемости растений (82,2 %) зафиксирован при максимальной степени затенения, с увеличением освещенности он последовательно значительно снижается, достигая при полном свете 5,6–14,4 %.

3. Растения *Knema pierrei* Warb. очень чувствительно к интенсивности света. В разные периоды роста саженцев для получения лучших биометрических показателей необходимо обеспечить определенный режим освещенности: в возрасте 0–2 месяца интенсивность освещения должна равняться 7 %, в дальнейшем, к 4 месяцам, требуется ее увеличение до 24 %.

4. К 4-месячному возрасту максимальное количество листьев (в среднем 6,4 шт.) разви-

вается у саженцев при значительном затенении (76 %), при этом их суммарная площадь составляет в среднем 185,7 см².

5. При максимальном затенении (92 %), когда процессы фотосинтеза протекают слабо, оптимальной является интенсивность света равная 400 мкмоль/м²/с, в двух других режимах, ее величина должна составлять 600–800 мкмоль/м²/с.

6. Интенсивность фотосинтеза 4-месячных саженцев при всех световых режимах в течение дня снижается, независимо от освещенности. У 20-месячных саженцев, имеющих большую площадь листа, в условиях полной освещенности наблюдается иная динамика.

7. Степень открытости устьиц увеличивается с ростом интенсивности света, поэтому днем, при максимальном освещении, она выше, чем утром. Однако ближе к полудню, когда с повышением температуры активизируется процесс транспирации, устьица закрываются, чтобы удерживать воду.

8. Наибольшие значения сухой биомассы 4-месячных саженцев наблюдаются при затенении, равной 70–76 %, самые низкие показатели относятся к режиму полного затенения.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Лир, Х. Физиология древесных растений / Х. Лир, Г. Польстер, Г.-И. Фидлер. – М.: Лесная пром-сть, 1974. – 423 с.
2. Ничипорович, А.А. Реализация регуляторной функции света и жизнедеятельности растений как целого и в его продуктивности / А.А. Ничипорович // Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений // Под ред. А.И. Курсанова, Н.П. Воскресенская. М.: Наука, 1975. – С. 228–244.
3. Ashton, P.M. Performance of *Shorea trapezifolia* seedlings growing in different light regimes / P.M. Ashton, N.D. Zoya // Journal of Tropical Forest Science. – 1989. – No 1. – pp. 356–364.
4. Augspurger, C.K. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens / C.K. Augspurger // Journal of Ecology. – 1984. – No 65. – pp. 1705–1712.
5. Brix, H. The effects of water stress on the rate of photosynthesis and respiration in tomato plant and loblolly pine seedlings / H. Brix // Physiology Plant. – 1962. – No 15. – pp. 10–20.
6. Brokaw, N.V.L. Gap-phase generation in a tropical forest / N.V.L. Brokaw // Journal of Ecology. – 1985. – No 66. – pp. 682–687.
7. Brown, N.D. Do Dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? / N.D. Brown, T.C. Whitmore // Phil Trans R. London Ser. – 335 (1275). – 1992. – pp. 369–378.

8. Denslow, J.S. Gap partitioning among tropical rain forest trees / J.S. Denslow // *Biotropica*. – 1980. – No 12. – pp. 47–55.
9. Khanna, L.S. Principles and practice of silviculture / L.S. Khanna // – 1981. – 472 p.
10. Landsberg, J. Physiological Processes. / J. Landsberg, P. Sands // *Physiological ecology of forest production: principles, processes and models*. – London: Elsevier/Academic Press. – 2011. – pp. 301–323.
11. Liew, T.C. Density requirement, mortality and growth of Dipterocarp seedlings in virgin and logged-over forest in Sabah / T.C. Liew, W.O. Wong // *Malaysia Forester*. – 1973. – No 36. – pp. 3–15.
12. Nguyen Van Them. A study on natural regeneration of *Dipterocarpus dyeri* in the closed-canopy evergreen tropical rainforest and the closed-canopy semi-deciduous moist tropical forest in Dong Nai / Van Them Nguyen // PhD thesis of Agricultural Science. Vietnamese Academy of Forest Sciences. – 1992. – p. 125.
13. Popma, J. The effects of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rainforest species / J. Popma, F. Bongers // *Oecologia*. – 1988. – No 75. – pp. 625–635.
14. Raich, J.W. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian Dipterocarp forest / J.W. Raich, W.K. Gong // *Journal of Tropical Ecology*. – 1990. – No 6. – pp. 203–219.
15. Sasaki, S. Growth responses of Dipterocarp seedlings to light / S. Sasaki, T. Mori // *Malaysia Forester*. – 1981. – No 44. – pp. 319–345.
16. Sasaki, S. Physiological studies on germination and seedling development in *Instsia palembanica* (Merbau) / S. Sasaki, F.S.P. Ng // *Malaysian Forester*. – 1981. – No 44. – pp. 43–59.
17. Sellers, P.J. Modelling canopy production II. from single-leaf photosynthetic parameters to daily canopy photosynthesis / P.J. Sellers, J.A. Berry, G.J. Collatz, C.B. Field, F.G. Hall // *Australian Journal of Plant Physiology*. – 1992. – No 22. – pp. 603–614.
18. Schindelin, J.E. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis / J.E. Schindelin, I. Arganda-Carreras, E. Frise, et al. // *Nature Methods*. – 2012. – No 9. – pp. 676–682.
19. Sheikh, A.A. Effects of some environmental factors on root regeneration potential and growth of seedlings of *Pinus caribaea* Mor. and *Pinus kesiya* Royle ex Gordon Ms. / A.A. Sheikh // Thesis, Australian National University, Canberra, Australia, 1977.
20. Trung, T.V. Tropical forest ecosystems in Vietnam. Scientific and technical publishing house / T. V. Trung – Ha Noi, 1999. – 298 p.
21. Turner, I.M. The dynamic of Pantai Aceh forest reserve: a synthesis of recent research / I.M. Turner, J.W. Raich, W.K. Gong et al. // *Malaysian Natural Journal*. – 1992. – No 45. – pp. 166–174.

REFERENCES

1. Lir H., Polster G., Fidler G.-I. Fisiologiya drevesnih rastenii. Moscow, 1974, 423 p. (In Russian)
2. Nichiporovich A.A. Realizatsiya regulatornoi funktsii sveta i jiznedeyatelnosti rastenii, kak celogo i v ego produktivnosti. *Fotoregulyatsiya metabolizma i morfogeneza rastenii*. Moscow, 1975, 275 p. (In Russian)
3. Ashton P.M., Zoya N.D. Performance of *Shorea trapezifolia* seedlings growing in different light regimes. *Journal of Tropical Forest Science*, 1989, no. 1, pp. 356–364.
4. Augspurger C.K. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Journal of Ecology*, 1984, no. 65, pp. 1705–1712.
5. Brix H. The effects of water stress on the rate of photosynthesis and respiration in tomato plant and loblolly pine seedlings. *Physiology Plant*, 1962, no. 15, pp. 10–20.
6. Brokaw N.V.L. Gap-phase generation in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 1985, no. 66, pp. 682–687.

7. Brown N.D., Whitmore T.C. Do Dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? *Phil Trans R. London Ser.*, 335 (1275), 1992, pp. 369–378.
8. Denslow J.S., Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica*, 1980, no. 12, pp. 47–55.
9. Khanna L.S., Principles and practice of silviculture. 1981, 472 p.
10. Landsberg J., Sands P. Physiological Processes. *Physiological ecology of forest production: principles, processes and models*, London, 2011, pp. 301–323.
11. Liew T.C., Wong W.O. Density requirement, mortality and growth of Dipterocarp seedlings in virgin and logged-over forest in Sabah. *Malaysia Forester*, 1973, no. 36, pp. 3–15.
12. Nguyen Van Them. A study on natural regeneration of *Dipterocarpus dyeri* in the closed-canopy evergreen tropical rainforest and the closed-canopy semi-deciduous moist tropical forest in Dong Nai. *PhD thesis of Agricultural Science. Vietnamese Academy of Forest Sciences*, 1992, p. 125.
13. Popma J., Bongers F. The effects of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rainforest species. *Oecologia*, 1988, no. 75, pp. 625–635.
14. Raich J.W., Gong W.K. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian Dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology*, 1990, no. 6, pp. 203–219.
15. Sasaki S., Mori T. Growth responses of Dipterocarp seedlings to light. *Malaysia Forester*, 1981, no. 44, pp. 319–345.
16. Sasaki S., Ng F.S.P. Physiological studies on germination and seedling development in *Instsia palembanica* (Merbau). *Malaysian Forester*, 1981, no. 44, pp. 43–59.
17. Sellers P.J., Berry J.A., Collatz G.J., Field C.B., Hall F.G. Modelling canopy production II. from single-leaf photosynthetic parameters to daily canopy photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1992, no. 22, pp. 603–614.
18. Schindelin J.E., Arganda-Carreras I., Frise E., Kaynig V., Longair M., Pietzsch T., Preibisch S., Rueden C., Saalfeld S., Schmid B., Tinevez J.-Y., White D.J., Hartenstein V., Eliceiri K., Tomancak P., Cardona A. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods*, 2012, no. 9, pp. 676–682.
19. Sheikh A.A. Effects of some environmental factors on root regeneration potential and growth of seedlings of *Pinus caribaea* Mor. and *Pinus kesiya* Royle ex Gordon. Ms. *Thesis, Australian National University, Canberra, Australia*, 1977.
20. Thai Van Trung, Tropical forest ecosystems in Vietnam. *Scientific and technical publishing house*. Ha Noi, 1999, 298 p.
21. Turner I.M., Raich J.W., Gong W.K., Ong J.E., Whitmore T.C. The dynamic of Pantai Acheh forest reserve: a synthesis of recent research. *Malaysian Natural Journal*, 1992, no. 45, pp. 166–174.

Статья поступила в редакцию 23.11.2020