

ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА ЕВДОКИМОВА
соискатель кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
evdokimova1@inbox.ru

АРТЕМ ОЛЕГОВИЧ НОВИЧОНК
аспирант кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
artnovich@inbox.ru

ЕВГЕНИЯ ФЕДОРОВНА МАРКОВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
volev10@mail.ru

ЮЛИЯ АЛЕКСАНДРОВНА КУРБАТОВА
кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Москва, Российская Федерация)
kurbatova.j@gmail.com

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ТРОПИЧЕСКОМ ЛЕСУ НА ЮГЕ ВЬЕТНАМА ВО ВЛАЖНЫЙ СЕЗОН

Рассматриваются основные параметры водного обмена (интенсивность транспирации, водный дефицит, насыщающее содержание воды) 6 видов растений подлеска и подроста муссонного тропического леса во влажный сезон. Выделены 2 группы видов: первая, хорошо адаптированная, характеризуется относительной стабильностью водного режима; вторая – не имеет стабильного водного режима в связи с конкуренцией с другими видами этого сообщества.

Ключевые слова: транспирация, водный дефицит, насыщающее содержание воды, подлесок, подрост, муссонный тропический лес

Древостой влажного тропического леса имеет сложную структуру. В вертикальном строении прослеживаются несколько подъярусов, что приводит к сильной трансформации факторов внешней среды. Прежде всего это касается потоков солнечной радиации, а также температуры и влажности воздуха.

Наиболее характерной экологической чертой растений подлеска в тропическом лесу являются адаптационные особенности, связанные с существованием в условиях слабой освещенности, – изменения в содержании пигментов и CO_2 -газообмена [2]. Кроме недостатка света лимитирующую роль в развитии растений играет избыточное содержание влаги в почве во влажный период. Избыток влаги в почве вызывает изменение устьичной проводимости [15] и приводит к снижению ассимиляции углерода [16], [17]. Вопрос о влиянии лимитирующих факторов на развитие растений остается в настоящее время по-прежнему дискуссионным. На основании большого системного исследования, проведенного С. Н. Шереметьевым на широком диапазоне градиента влажности почв, был сделан вывод, что нет местообитаний, которые принято называть стрессовыми. Виды в каждом местообитании полностью соответствуют эко-

логической и фитоценотической обстановке [12]. Выводы были получены для травяного покрова. Исследование не включало зону влажных тропических лесов.

Цель настоящего исследования состояла в оценке основных параметров водного обмена растений сезонно-влажного тропического леса, произрастающих в условиях избыточного увлажнения, что можно рассматривать как вариант гумидных условий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование было проведено в Национальном парке Кат Тиен, расположенном на юге Вьетнама (11° с. ш, 107° в. д.). Климат на территории национального парка относится к мягкому муссонному тропическому типу [13]. Среднегодовая температура воздуха составляет $25,4^\circ\text{C}$, колебания между самыми жаркими и самыми прохладными месяцами не превышают $3\text{--}4^\circ\text{C}$. В то же время суточная амплитуда температуры воздуха может составлять более 10°C . Во время влажного сезона (май – октябрь) выпадает до 90 % годовой нормы осадков (~ 2000 мм) [13]. В вертикальном строении древостоя парка прослеживается от трех до пяти ярусов. В качестве объектов исследования были выбраны 6 видов

растений разных экологических групп, имеющих разные стратегии развития и произрастающих на данной стадии онтогенетического развития в нижнем ярусе сезонно-влажного тропического леса: *Lagerstremia calyculata* Kurz – подрост доминанта верхнего яруса, *Hibiscus sp.*, *Dalbergia sp.*, – подрост второго-третьего ярусов, *Phyllanthus sp.* – вид нижнего яруса, *Ancistrocladus tectorius* Lour. (Merr.), *Calamus sp.* – лианы.

Исследования были выполнены на 5–7 растениях каждого вида. *Lagerstremia calyculata*, *Hibiscus sp.* и *Dalbergia sp.* находились на виргинильном этапе развития, *Phyllanthus sp.*, *Ancistrocladus tectorius*, *Calamus sp.* – на генеративном. Для определения интенсивности транспирации с каждого растения со средней части кроны отбирали по 2–5 листьев; для определения водного дефицита и степени оводненности – по 5 листьев для одной пробы. Все показатели определяли в 3–5-кратной повторности. Интенсивность транспирации листьев определяли методом быстрого взвешивания [5]. Для этого измеряли массу листьев сразу после сбора и через 3 минуты. Интенсивность транспирации (E) рассчитывали по формуле:

$$E = (M_0 - M_3) \cdot 20/S \text{ (г/м}^2 \cdot \text{ч)},$$

где M_0 и M_3 – масса листьев сразу после сбора и через 3 минуты соответственно, S – площадь листьев, 20 – коэффициент пересчета минут в часы.

Одновременно с измерением транспирации собирали листья для определения дефицита водного насыщения и насыщающего содержания воды. Сразу после сбора измеряли свежую массу листьев. Для определения массы листьев при насыщении листья регидрировали во влажном поролоне в течение 24 часов. Затем листья высушивали в сушильном шкафу при 60 °С до постоянной массы и определяли сухую массу листьев. Дефицит водного насыщения (WSD) и насыщающее содержание воды (WC_s) в листе рассчитывали по формулам:

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

$$WC_s = W_s - W_f / W_d \text{ (г/г)},$$

где W_f и W_d – свежая и сухая масса листьев, W_s – масса листьев при насыщении.

Исследования были проведены в июле – августе 2011 года в дневное время суток (6–18 ч.) с интервалом измерений в один час. Транспирационные циклы для каждого растения проводились в 3-кратной повторности.

Параллельно с измерением транспирации регистрировали метеорологические параметры: освещенность, влажность и температуру воздуха. Пространственная изменчивость метеорологических параметров, особенно освещенности, под пологом леса высокая, поэтому их регистрация проводилась непосредственно в месте измерения транспирации. Освещенность измеряли с помощью люксметра «ТКА-ЛЮКС». Для измерения температуры использовали цифровой термометр «Checktemp 1», относительной влажности воздуха – цифровую метеостанцию «Anymetre JR 900».

Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием программы Statgraphics 2.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основными экологическими факторами, оказывающими влияние на водный обмен растений, являются интенсивность фотосинтетически активной радиации, температура и относительная влажность воздуха [7]. Измерение освещенности (J) в период проведения исследований (влажный сезон) показало, что она имеет четкий суточный ход и достигает максимальных значений в 11 часов утра (рис. 1), восход солнца происходит в 05:40, заход – в 18:15 (1 августа). Максимальные значения относительной влажности воздуха (H) отмечаются в утренние и вечерние часы (рис. 1). Минимальная влажность воздуха на высоте 1 м наблюдается в 13 часов. Изменение влажности воздуха в течение суток незначительное и составляет 7–8 %. Перепад температуры воздуха (T) в течение суток составляет 3–4 °С (рис. 1).

Интенсивность транспирации

Анализ дневной динамики интенсивности транспирации исследуемых видов растений показал увеличение скорости транспирации с вос-

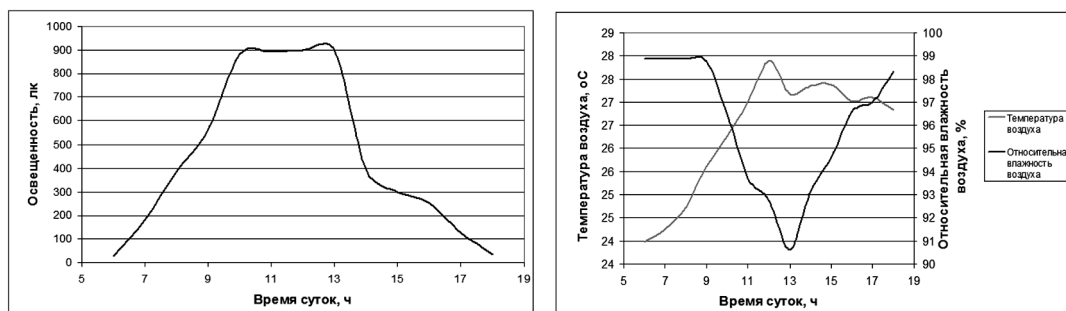


Рис. 1. Средняя суточная динамика освещенности, температуры и влажности воздуха под пологом леса на высоте 1 м в июле – сентябре 2011 года (Вьетнам, Национальный парк Кат Тиен)

ходом солнца. При этом у растений *Ancistrocladus tectorius* и *Phyllanthus sp.* почти сразу после восхода солнца (6 часов утра) отмечался высокий уровень транспирации, достигающий почти 80 % от максимума. Максимальная интенсивность транспирации (*Emax*) у растений *Ancistrocladus tectorius* и *Phyllanthus sp.* наблюдалась в 11–13 и 9–12 часов соответственно (рис. 1). Сопоставление дневного хода интенсивности транспирации растений *Phyllanthus sp.* и освещенности показало несовпадение максимумов

их фаз. Наибольшая интенсивность транспирации наблюдалась на 2 часа раньше, чем максимум освещенности.

Корреляционный анализ показал сильное влияние освещенности, температуры и относительной влажности воздуха на суточный ритм транспирации *Ancistrocladus tectorius* (табл. 1) и отсутствие зависимости между скоростью транспирации у *Phyllanthus sp.* и факторами внешней среды. Анализ дневной динамики скорости транспирации растений *Dalbergia sp.*

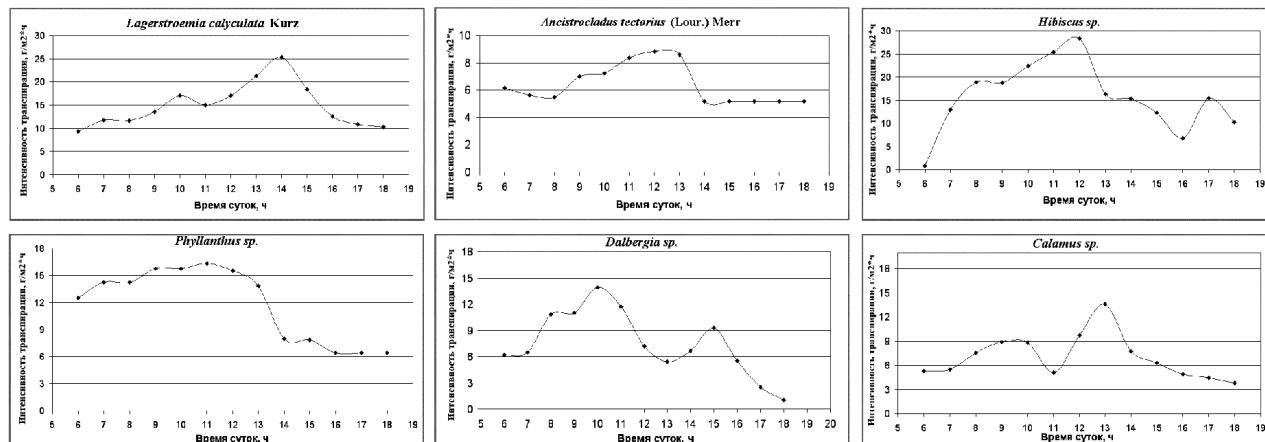


Рис. 2. Средняя суточная динамика интенсивности транспирации растений в июле – сентябре 2011 года (Вьетнам, Национальный парк Кат Тиен)

Таблица 1

Зависимость между интенсивностью транспирации и экологическими факторами

Вид	Экологический фактор	Коэффициент корреляции (r^2)	Коэффициент детерминации (R^2)	p -Value
<i>Ancistrocladus tectorius</i>	Температура воздуха	0,66	43,20	0,0030
	Относительная влажность воздуха	-0,71	50,04	0,0010
	Освещенность	0,75	56,49	0,0003
<i>Phyllanthus sp.</i>	Температура воздуха	0,15	2,18	0,36
	Относительная влажность воздуха	-0,22	4,83	0,17
	Освещенность	0,31	9,54	0,05
<i>Dalbergia sp.</i>	Температура воздуха	0,003	0,0007	0,99
	Относительная влажность воздуха	0,01	0,02	0,97
	Освещенность	0,83	69,5	0,0004
<i>Calamus sp.</i>	Температура воздуха	0,30	4,4	0,24
	Относительная влажность воздуха	-0,26	6,9	0,15
	Освещенность	0,34	11,96	0,15
<i>Hibiscus sp.</i>	Температура воздуха	0,33	11,14	0,27
	Относительная влажность воздуха	-0,33	11,08	0,27
	Освещенность	0,68	46,85	0,0099
<i>Lagerstroemia calyculata</i>	Температура воздуха	0,65	41,9	0,0152
	Относительная влажность воздуха	-0,75	56,9	0,0032
	Освещенность	0,77	59,05	0,0021

и *Calamus sp.* показал, что у этих видов также отмечаются высокие значения транспирации утром сразу после восхода солнца, но они ниже и составляют около 40 % от суточного максимума. Вечером, после захода солнца, транспирация у *Calamus sp.* еще держится на относительно высоком уровне, а у *Dalbergia sp.* снижается до нуля. Кривые дневного хода транспирации у этих видов имеют два пика максимума, которые приходятся на разное время (у *Calamus sp.* на 9–10 и 13 ч., а у *Dalbergia sp.* на 10 и 15 ч.). При этом стоит отметить, что у *Calamus sp.* не было выявлено зависимости между интенсивностью транспирации и факторами среды, а на транспирацию *Dalbergia sp.* оказывает влияние только освещенность (табл. 1). Из данных видов по интенсивности транспирации выделяются растения *Phyllanthus sp.*, которые показали максимальные значения – 16,3 г/м²ч, средние – 13,5 г/м²ч. У остальных видов данной группы максимальные и средние значения скорости транспирации ниже и соответствуют: *Calamus sp.* – 14,0 и 7,1 г/м²ч; *Ancistrocladus tectorius* – 9,0 и 6,9 г/м²ч; *Dalbergia sp.* – 14,0 и 7,5 г/м²ч.

Существуют некоторые особенности дневной динамики транспирации у *Hibiscus sp.* Суточная кривая транспирации имеет один высокий пик в 12 ч. и небольшое увеличение в 17 ч. Интенсивность транспирации у *Hibiscus sp.* наибольшая из всех изученных видов: максимальные – 28,3 г/м²ч, средние – 15,7 г/м²ч. Для этого вида выявлена довольно сильная корреляционная связь между скоростью транспирации и освещенностью (табл. 1).

Суточный ход транспирации у подростка *Lagerstroemia calyculata* имеет один максимум в 14 ч. Уже с восходом солнца отмечаются высокие значения транспирации, которые после достижения максимума начинают снижаться, но и после захода солнца остаются на уровне, сходном с утренними значениями. Максимальные значения транспирации у *Lagerstroemia calyculata* достигают 25,3 г/м²ч, среднее значение – 14,9 г/м²ч. Наиболее сильное влияние на суточный ход транспирации *Lagerstroemia calyculata* оказывают освещенность и влажность воздуха (табл. 1).

Дефицит водного насыщения

Дневная динамика дефицита водного насыщения у разных видов была сходной: наиболее низкие значения водного дефицита наблюдали в утренние и вечерние часы. В дневное время с понижением влажности воздуха и увеличением температуры водный дефицит увеличивался. Время формирования максимального водного дефицита различается у разных видов и варьирует между 11 и 13 ч. (табл. 2). Диапазон дефицита водного насыщения у всех изученных видов изменялся в пределах от 5 до 35 %. У *Phyllanthus sp.*, *Lagerstroemia calyculata*, *Ancistrocladus sp.*

и *Calamus sp.* водный дефицит практически не формируется, и его величина составляет от 5 до 12–15 % (табл. 2). Для двух видов, являющихся подростом второго-третьего ярусов (*Dalbergia sp.*, *Hibiscus sp.*), отмечены высокие значения водного дефицита. У *Hibiscus sp.* наблюдаются наибольшие по сравнению с остальными изученными видами значения водного дефицита (36 %).

Таблица 2

Средние (WSD) и максимальные (WSD_{max}) значения водного дефицита листьев растений сезонно-влажного тропического леса во влажный период

Вид	WSD , %	WSD_{max} , %	Время наступления WSD_{max} , часы
<i>Hibiscus sp.</i>	20,6 ± 2,57	36,3	12
<i>Lagerstroemia calyculata</i>	8,0 ± 0,68	12,2	12
<i>Phyllanthus sp.</i>	4,2 ± 0,38	5,6	11
<i>Ancistrocladus tectorius</i>	10,8 ± 1,05	14,4	13
<i>Calamus sp.</i>	5,2 ± 0,55	8,2	13
<i>Dalbergia sp.</i>	19,2 ± 1,64	24,4	13

Насыщающее содержание воды

Максимальные значения насыщающего содержания воды наблюдаются у *Phyllanthus sp.* (3,4 г/г) и *Hibiscus sp.* (2,7 г/г), а минимальные – у *Calamus sp.* (1,00 г/г). У остальных видов (*Ancistrocladus tectorius*, *Dalbergia sp.* и *Lagerstroemia calyculata*) значения насыщающего содержания воды находятся примерно на одном уровне – около 2 г/г (табл. 3). По этому показателю не выявлено отличий между разными группами растений. Значения насыщающего содержания воды зависят от многих факторов, в том числе от биологических особенностей видов и, в частности, от анатомо-морфологической структуры.

Таблица 3

Средние значения насыщающего содержания воды в листьях растений сезонно-влажного тропического леса во влажный период

Вид	Насыщающее содержание воды, г/г
<i>Hibiscus sp.</i>	2,71 ± 0,09
<i>Lagerstroemia calyculata</i>	2,20 ± 0,04
<i>Phyllanthus sp.</i>	3,39 ± 0,06
<i>Ancistrocladus tectorius</i>	1,90 ± 0,10
<i>Calamus sp.</i>	1,00 ± 0,04
<i>Dalbergia sp.</i>	2,00 ± 0,14

ОБСУЖДЕНИЕ

В работе исследованы виды, которые различаются по жизненной стратегии: *Phyllanthus sp.* является типичным видом подростка и постоянно растет в условиях очень низкой освещенности и высокой влажности воздуха и почвы, особенно во влажный сезон. Три других древесных вида

(*Lagerstroemia calyculata*, *Hibiscus sp.*, *Dalbergia sp.*) произрастают в этих условиях только на ранних этапах онтогенеза, а затем они должны достичь верхнего (*Lagerstroemia calyculata*) или второго-третьего (*Hibiscus sp.*, *Dalbergia sp.*) ярусов. Лианы – *Ancistrocladus tectorius* и *Calamus sp.* могут достигать второго-третьего и верхнего ярусов соответственно.

Проведенная работа показала, что исследуемые виды включают виды с высокими – 25–30 (*Lagerstroemia calyculata*, *Hibiscus sp.*), средними – 14–16 (*Phyllanthus sp.*, *Dalbergia sp.*, *Calamus sp.*) и низкими – 9 г/м²ч (*Ancistrocladus tectorius*) значениями *E_{max}*. Эти данные поддерживают представления С. Н. Шереметьева о том, что в гумидных местообитаниях сосуществуют виды с разной скоростью транспирации при слабом экологическом отборе, но при более конкурентных отношениях между видами [12].

Высокие значения водного дефицита были обнаружены у *Hibiscus sp.* и *Dalbergia sp.* Самые низкие значения водного дефицита были получены у *Phyllanthus sp.* и *Calamus sp.* Сильное варьирование показателя оводненности листьев в пределах одного типа леса на небольшой территории также согласуется с представлениями С. Н. Шереметьева о том, что в гумидных экотопах снижается сходство видов и увеличивается разнообразие [12].

Вопрос о связи дневных колебаний интенсивности транспирации с факторами среды активно изучается, но имеющиеся данные достаточно противоречивы. В ряде работ показана тесная связь скорости транспирации с температурой [6], [11] и другими факторами [9]. Однако имеются работы, в которых не отмечается связи между транспирацией и факторами среды [3], [4]. Высказывается мнение, что связь между дневным ходом транспирации и гидрометеорологическими параметрами обусловлена степенью увлажнения экотопа: при достаточном увлажнении эта связь есть, а при недостатке она нарушается [1], [7], [10]. Во влажный период в сезонно-влажном лесу растения произрастают в условиях высокой влажности воздуха и почвы. Однако даже в этих условиях выделяются три группы видов. Так, у *Ancistrocladus tectorius* и *Lagerstroemia calyculata* скорость транспирации зависит от всех изученных факторов среды. Однако у *Phyllanthus sp.* и *Calamus sp.* нет корреляции транспирации ни с одним из факторов среды. Эти виды имеют такие механизмы внутренней регуляции, которые, по-видимому, успешно работают и в условиях благоприятного увлажнения. У *Dalbergia sp.* и *Hibiscus sp.* отмечается зависимость транспирации только от освещенности, что может свидетельствовать о ведущей роли этого фактора в коррекции водного режима в условиях подлеска.

В литературе широко обсуждается вопрос о форме дневных колебаний транспирации. По мнению С. Н. Шереметьева, для растений гумидной зоны характерна одновершинная кривая с максимумом в околополуденное время, а для аридных условий наблюдаются многовершинные кривые [12]. В полученных нами данных имеются как одно-, так и двувершинные кривые. Последние получены у *Calamus sp.* и *Dalbergia sp.* – двух видов, которые различаются между собой по другим показателям водного обмена. По гипотезе Г. Ш. Нахуцришвили [9], двувершинность кривых суточного хода транспирации может свидетельствовать об активном регулировании водного режима указанными видами. Этот тезис хорошо согласуется с данными по *Calamus sp.* – виду, интенсивность транспирации которого не зависит от факторов среды.

Проведенное исследование показало, что типичные для подлеска виды, такие как *Ancistrocladus tectorius*, *Phyllanthus sp.*, хорошо адаптированы к условиям среды и занимают определенную экологическую нишу в подлеске. Они различаются по интенсивности водного режима: у *Phyllanthus sp.* сравнительно высокая интенсивность транспирации, отсутствует водный дефицит и максимальные значения насыщающего содержания воды, а у *Ancistrocladus tectorius* низкая скорость транспирации, отсутствует водный дефицит и средние значения насыщающего содержания воды. От этих видов отличаются два других вида подлеска, которые имеют двувершинные кривые суточного ритма скорости транспирации. Динамика этого процесса слабо связана с факторами среды: у *Dalbergia sp.* сравнительно высокие значения транспирации, присутствует водный дефицит, средние значения насыщающего содержания воды, у *Calamus sp.* сравнительно высокие значения транспирации, не формируется водный дефицит, наиболее низкие значения насыщающего содержания воды. Эти параметры водного обмена свидетельствуют о менее благоприятных для этих двух видов условиях произрастания. Что касается *Hibiscus sp.*, то высокая скорость транспирации, хорошо синхронизированная с динамикой освещенности, способна компенсировать высокие значения водного дефицита, которые отмечаются у этого вида. Это может свидетельствовать о высокой конкурентоспособности вида в борьбе за освещенность, что соответствует и его положению в подлеске. Особого внимания заслуживает подрост *Lagerstroemia calyculata* – растения, для которых характерны максимальные значения транспирации при отсутствии водного дефицита. Растения хорошо адаптированы к условиям произрастания, в том числе к световым, и не участвуют в конкуренции за свет. Высокий уровень зависимости от температуры и влажности воздуха подтверждает их высокий уровень адаптации.

Таким образом, в системе подлеска выявлены две группы видов. Одна группа (*Ancistrocladus tectorius*, *Phyllanthus sp.*, *Lagerstroemia calyculata*) хорошо адаптирована к этим условиям и занимает определенную экологическую нишу, что обеспечивает относительную стабильность

водного режима. Виды второй группы (*Dalbergia sp.*, *Hibiscus sp.*, *Calamus sp.*) не имеют стабильного водного режима в связи с их участием в конкурентных взаимоотношениях с другими видами этого растительного сообщества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеенко Л. Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л.: ЛГУ, 1976. 198 с.
2. Вальтер Г. Растительность земного шара: Пер. с нем. Т. 1: Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс, 1968. 550 с.
3. Витко К. Р. Экологическая характеристика гырнецовой дубравы в южной Молдавии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1963. 18 с.
4. Горшкова А. А. Эколого-морфологические особенности и водный режим степных растений Забайкалья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1970. 57 с.
5. Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботанический журнал. 1950. Т. 35. № 2. С. 171–185.
6. Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О транспирации ползающих полос в условиях Деркульской степи // Ботанический журнал. 1953. Т. 38. № 2. С. 167–184.
7. Копытова Л. Д. Запас воды в степных сообществах Забайкалья и ее расход на транспирацию: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1974. 22 с.
8. Лархер В. Экология растений: Пер. с нем. М.: Мир, 1978. 384 с.
9. Нахуцришвили Г. Ш. Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1972. 52 с.
10. Савинкин А. П. Водный режим пустынных пастбищ и богарных посевов в подзоне бурых почв Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1962. 28 с.
11. Свешникова В. М. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира // Труды Института ботаники АН Таджикской ССР. Душанбе, 1962.
12. Шереметьев С. Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 271 с.
13. Blanc L., Maury-Lechon G., Pascal J.-P. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: an analysis of the successional trends // Journal of biogeography. 2000. Vol. 27 (1). P. 141–157.
14. Ehleringer J. R., Field C. B. Scaling physiological processes: Leaf to Globe. San Diego: Academic Press, 1993. 388 p.
15. Herrera A., Tezara W., Marin O., Rengifo E. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest // Physiologia Plantarum. 2008. Vol. 134 (1). P. 41–48.
16. Kozłowski T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity // Tree Physiology Monograph. 1997. Vol. 1. P. 1–29.
17. Kreuzwieser J., Papadopoulou E., Rennenberg H. Interaction of flooding with carbon metabolism of forest trees // Plant Biology. 2004. Vol. 6 (3). P. 299–306.