



УДК: 581.43:631.811:630*161.32:676.032.14

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.9

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЛИСТОВОГО АППАРАТА, КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛИСТВЕННОЙ СИБИРСКОЙ НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМА В ОНТОГЕНЕЗЕ (НА ПРИМЕРЕ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ)**В.М. Лебедев, д-р с.-х. наук, проф.**Е.В. Лебедев, канд. биол. наук, доц.*

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия, 603107; e-mail: proximus39@mail.ru, proximus77@mail.ru

Для получения количественных данных о работе листового аппарата и корневой системы, а также показателей биологической продуктивности и депонирования углерода растениями лиственницы сибирской в онтогенезе использованы экологические, физиологические, агрохимические и балансовые методы исследования, а также характеристики почвенно-климатических условий мест произрастания и собственные результаты модельных опытов авторов. Табличные данные массы корней, хвои, стволов и сучьев, приведенные на 1 га для древостоев Ia–V классов бонитета Архангельской области, пересчитывали на среднее (по массе) растение по возрастам. Биологическую продуктивность определяли по относительному увеличению сухой массы растения в сравниваемых периодах, чистую продуктивность фотосинтеза – по формуле, приведенной А.А. Ничипоровичем (1955), минеральную продуктивность – по В.М. Лебедеву (1998). Установлен характер реакции растений на истощение почвенных ресурсов с возрастом, затрагивающий физиологические, функциональные и морфологические процессы и биологическую продуктивность растений. В древостоях всех классов бонитета с 25 до 300 лет отмечено снижение чистой и биологической продуктивности фотосинтеза и депонирования углерода в зависимости от бонитета соответственно в 4,1–8,1; 15,7–19,9 и 5,6–10,7 раза, поглощения азота, фосфора и калия – соответственно в 20,4–42,2; 24,3–53,1 и 24,0–50,2 раза. Показатели резко изменялись до возраста 75–80 лет, после чего относительно стабилизировались, оставаясь на низком уровне. При этом отношение корневого потенциала к фотосинтетическому в течение онтогенеза увеличилось в 4,5–5,4 раза. За счет этого усилилось снабжение растения элементами питания для поддержания фотосинтеза, биологическая продуктивность снижалась не так резко,

*Статья подготовлена по материалам международного симпозиума «Лесное хозяйство: интеграция и вклад в развитие сельских территорий» (15–16 мая 2018 г., г. Нижний Новгород).

Для цитирования: Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Функционирование листового аппарата, корневой системы и биологической продуктивности лиственницы сибирской на уровне организма в онтогенезе (на примере лиственничников Архангельской области) // Лесн. журн. 2018. № 3. С. 9–19. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.9

как чистая продуктивность фотосинтеза и минеральная продуктивность. Представленные материалы существенно дополняют знания о биологии древесных растений, способствуют расширению исследований в области экологии и физиологии древесных растений и служат теоретической основой для разработки агротехнических приемов управления продукционным процессом. Предложенный комплексный физиологический анализ таблиц фитомассы древостоев позволяет получать количественные данные о работе листового аппарата и корневой системы древесных растений на уровне организма в онтогенезе, устанавливать характер их взаимосвязи. В древостоях всех бонитетов в ответ на снижение поглощения минеральных элементов активизировалась неспецифическая адаптивная реакция, приводящая к росту активной части корневой системы относительно поверхности хвои для увеличения подачи элементов в надземную часть в целях поддержания фотосинтеза на жизненно необходимом уровне и стабилизации биологической продуктивности.

Ключевые слова: лиственница, корневое питание, фотосинтез, уровень организма, продуктивность, онтогенез.

Введение

В связи с антропогенным изменением климата оценка биологической продуктивности лесов и депонирования углерода выходит на глобальный уровень. Восстановление нарушенного углеродного баланса биосферы за счет увеличения площади лесов имеет предел. Поэтому изучение путей повышения продуктивности лесов особенно актуально.

Интегральным показателем действия внешних факторов на лесные экосистемы является продуцирование биомассы. Наземные растения, обитая на границе атмосферы и литосферы, имеют два физиологически активных органа – листовую аппарат и корневую систему, количественные показатели которых необходимы для управления продукционным процессом на биологической основе. Чаще всего этот вопрос изучался на небольших растениях, так как для растущих в лесу деревьев получить взаимосвязанные количественные данные о работе листового аппарата и корневой системы чрезвычайно сложно. Используя опубликованные таблицы данных по сухой массе древостоев (включая ствол с корой, хвою, ветви и корни) различного возраста [15], экологические, физиологические, агрохимические, почвенно-климатические характеристики мест произрастания [3, 5], также балансовый метод, апробированный нами на лесных породах [10], проведен их комплексный физиологический анализ и получены количественные данные о работе листового аппарата и корневой системы на уровне организма в онтогенезе.

Объекты и методы исследования

Физиологическому анализу подвергли табличные данные сомкнутых естественных лиственничников (*L. sukaczewii* Dylis) Ia–IV бонитетов Архангельской области [15]. За длительность вегетации принят безморозный период – 120 сут, так как отрицательные температуры повреждают пигментную систему хвои, резко снижая ее работу [18]. Приход фотосинтетически активной радиации (ФАР) за это время, рассчитанный нами по коэффициентам [7] с использованием температурных данных для г. Архангельска, составил $18\ 026\ \text{кал/см}^2$ [13], осадки – 450 мм/год. Почвы подзолистые и тундрово-глеевые, климат суровый [3], Возрастной период – от 20 до 300 лет (интервалы: от 20 до 100 лет – 10 лет; от 100 до 200 лет – 20 лет; от 200 до 300 лет – 40 лет).

У типичных экземпляров лиственницы разных возрастов в пятикратной повторности отбирали образцы хвои, ветвей, древесины (с корой) и корней, группировали их по органам, сушили и определяли общепринятыми агрохимическими методами содержание азота, фосфора и калия (N, P и K). Потребность в элементах при формировании единицы биомассы в пределах вида достаточно стабильна и контролируется генетически, несмотря на варьирование условий произрастания [14, 20], так как метаболизм требует строго нормированного количества элементов [4, 6]. Исходя из этого определенное нами у типичных экземпляров растений (Поволжский регион) содержание элементов в биомассе лиственницы можно использовать на уровне организма в различных условиях (в других регионах). Содержание N, P и K в биомассе дерева рассчитывали для древостоев каждого возраста [15] с учетом соотношения массы органов и концентрации в них элементов. По вычисленным нами коэффициентам [1] с опорой на морфометрию хвои лиственницы [11] определяли поверхность хвои в единице ее сухой массы. Табличные данные по массе корней, хвои, стволов и сучьев, приведенные на 1 га [15], пересчитывали на среднее (по массе) растение по возрастам. Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ, г/(м·дн.)) рассчитывали по следующей формуле [12]:

$$\text{ЧПФ} = \frac{P_2 - P_1}{\left(\frac{S_1 + S_2}{2} \right) T}, \quad (1)$$

где P_1 и P_2 – сухая масса растений в начале и в конце возрастного периода, г;
 S_1 и S_2 – поверхность хвои растений в начале и в конце возрастного периода, м²;
 T – длительность возрастного периода, дн.

Выражение в знаменателе формулы (1) является фотосинтетическим потенциалом (ФП, м²·дн.), характеризующим поверхность хвои, работавшей за возрастной период. Депонирование углерода (ДУ) единицей поверхности хвои определяли по [2], на 1 га – умножая его количество, накопленное 1 м² поверхности хвои за вегетацию, на среднюю поверхность хвои за сравниваемый период. Биологическую продуктивность (БП) находили по относительному увеличению сухой массы растения за сравниваемый период [9].

В расчете активной поверхности корней всего растения за основу приняты результаты наших микрополевых опытов с лиственницей [10]. В силу высокого постоянства показателей морфологии активных корней в пределах растения (диаметра, длины активного корня, удельной активной поверхности корневой системы (УАПКС, см²·м), приходящейся на 1 м длины сухой корневой пряди диаметром 2...3 мм) активную поверхность корней целого растения определяли умножением УАПКС на число метров активных корней в единице массы пряди и на массу корневой системы всего растения в виде прядей. Отношение корневого потенциала (КП) к фотосинтетическому (ФП) в наших опытах в среднем составляло 0,35. В функциональном отношении это значит, что 1,0 м² активной поверхности корней обслуживал 2,9 м² поверхности хвои. Используя средние значения отношения поверхности активных корней к поверхности хвои, полученные нами в модельных опытах [10], рассчитывали

поверхность активных корней всего растения и долю их в массе корней в каждом возрасте. Установлено, что активная часть корневой системы не превышала 3 % от массы корней растения. Эту долю и использовали в расчетах.

Полученные данные о КП в каждом возрастном периоде позволили вычислить минеральную продуктивность (МП, мг/(м²·сут)) – количество минерального элемента, поглощенного единицей активной поверхности корней [8]:

$$\text{МП} = \frac{M_2 - M_1}{\text{КП}}, \quad (2)$$

где M_1 и M_2 – содержание элемента в массе растений в начале и в конце возрастного периода, мг;

КП – активная поверхность корней, функционировавшая за возрастную период T , м²·сут,

$$\text{КП} = \frac{S_1 + S_2}{2} T, \quad (3)$$

S_1 и S_2 – поверхность корней растений в начале и в конце возрастного периода, м²;

T – длительность возрастного периода, сут.

Возможность такого подхода основана на том, что древесные растения – модулярные организмы, развитие которых сводится к росту числа модулей, выполняющих различные функции. Надземные и подземные модули первого уровня всегда молоды и функционально взаимосвязаны. Поэтому у модулярного организма физиологические функции листьев и корней первичного строения у растений разного возраста идентичны [16]. Листовой (ЛИ) и корневой (КИ) индексы вычисляли как отношение поверхностей хвои и активной части корневой системы растения к площади его питания.

Результаты исследования обработаны с использованием корреляционного и регрессионного методов анализа.

Результаты исследования и их обсуждение

С возрастом в древостоях всех бонитетов от 20 до 300 лет ЧПФ, БП и ДУ снижались соответственно в 4,1–8,1; 15,7–19,9 и 5,6–10,7 раза (рис. 1).

При этом показатели ЧПФ и ДУ изменялись от Ia к IV бонитету сильнее, чем БП. Связь ЧПФ, БП и ДУ с возрастом у всех бонитетов была отрицательной (соответственно $r = -0,772...-0,815$; $-0,466...-0,583$ и $-0,826...-0,929$). Показатели резко падали до возраста 75–80 лет, после чего наступала относительная стабилизация. С возрастом уменьшалось и поглощение N, P и K (соответственно в 20,4–42,2; 24,3–53,1 и 24,0–50,2 раза). Минимальными были значения МП в древостое IV бонитета. Связь МП с возрастом была отрицательной ($r = -0,685...-0,756$; $-0,652...-0,734$ и $-0,661...-0,766$ соответственно для N, P и K). МП резко падала у растений всех бонитетов к возрасту 75 лет и оставалась крайне низкой, что свидетельствует о сильной исчерпанности к этому времени минеральных почвенных ресурсов и о решающем влиянии активности корней на ЧПФ и БП.

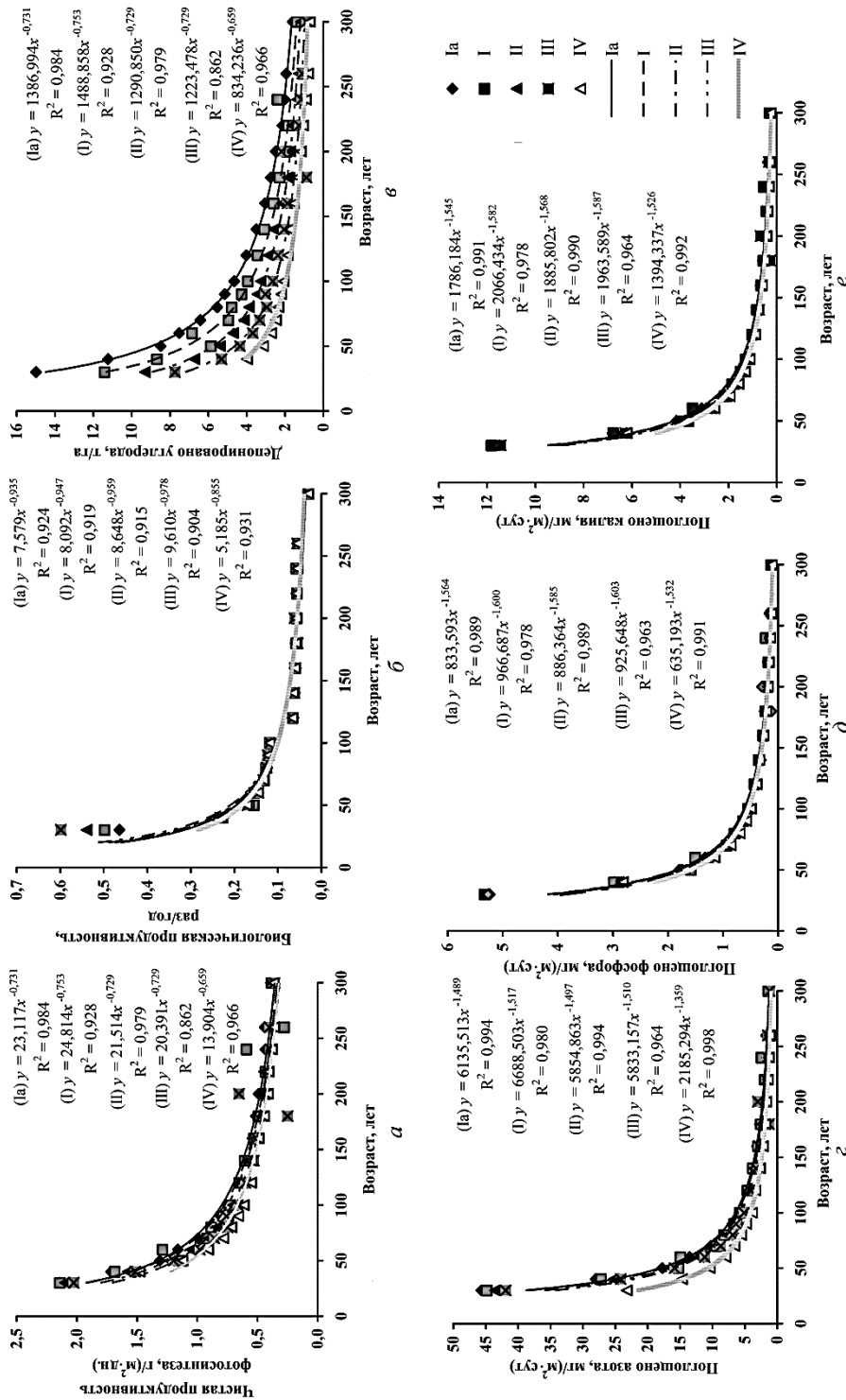


Рис. 1. Возрастная динамика чистой продуктивности фотосинтеза (а), биологической продуктивности (б), депонования углерода (в) и поглощения азота (г), фосфора (д) и калия (е) у растений в листовых частях древостоев Архангельской области Iа–IV классов бонитета

Для удобства анализа взаимосвязь ЧПФ, БП и МП и отношения КП/ФП приведены в одном масштабе – в процентах от максимального значения (рис. 2).

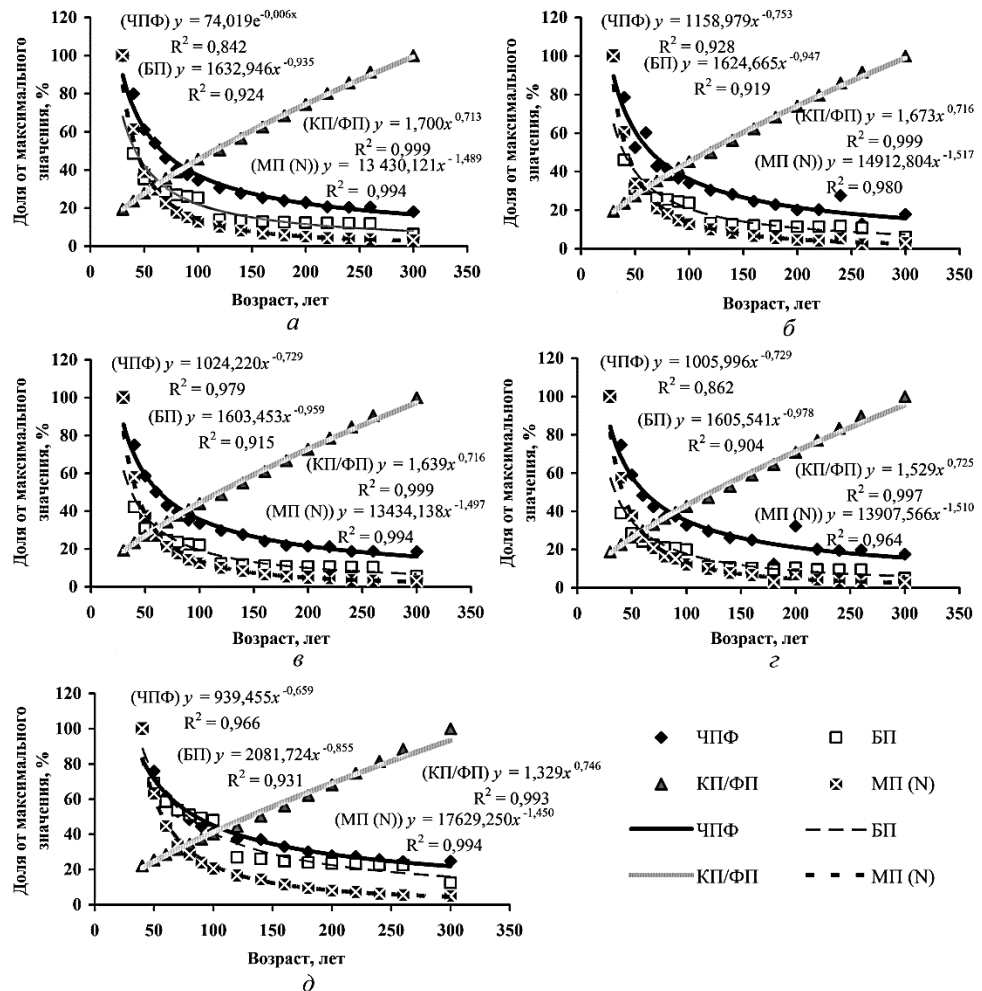


Рис. 2. Характер взаимосвязи основных физиологических показателей растений в лиственничных древостоях Архангельской области Ia (а), I (б), II (в), III (г) и IV (д) классов бонитета

Показатели сравнивали с поглощением азота – ведущего элемента питания. Связь МП с ЧПФ и БП в насаждениях всех классов бонитетов была высокой положительной ($r = 0,975...0,994$; $0,961...0,989$ и $0,965...0,990$ соответственно для N, P и K). Падение МП и ЧПФ отразилось и на БП ($r = 0,964...0,979$; $0,955...0,982$ и $0,957...0,981$ соответственно для N, P и K), которая, однако, падала не так резко, как ЧПФ и МП, в силу неспецифической адаптивной реакции растений на снижение МП, выразившейся в увеличении КП/ФП в пользу корней во всех классах бонитета в 4,5–5,4 раза, что усилило снабжение растения элементами питания для поддержания фотосинтеза и стабилизировало БП от 75 до 300 лет. Связь КП/ФП с возрастом была высокой положительной ($r = 0,998...0,999$). Функциональная связь корней с листовым аппаратом с возрастом падала, так как единица поверхности корней обслуживала все меньшую поверхность хвои.

Снижение поглощения азота сопровождалось ростом КП/ФП ($r = -0,702...-0,748$). Связи КП/ФП с ЧПФ и БП также были обратными (соответственно $r = -0,842...0,785$ и $-0,642...-0,830$). Адаптивная реакция активизировалась во всех условиях с 25 лет, когда корни поглощали N от 45,7 до 23,2; P – от 5,2 до 2,8; K – от 11,7 до 6,2 мг/(м²·сут), и продолжала работать до 300 лет при снижении МП до 1,4...1,1; 0,12...0,10 и 0,31...0,24 мг/(м²·сут) соответственно для N, P и K. В молодом возрасте МП у древостоев Ia и IV классов бонитета различалась почти в 2 раза, после 75–80 лет она была практически на одном, крайне низком уровне. Следовательно, с возрастом растущая нехватка элементов приводила к увеличению активной поверхности корней относительно площади листьев. Реакцию растений на низкую физиологическую активность корней можно объяснить низкой в естественных условиях концентрацией большинства элементов в почвенном растворе – $10^{-3}...10^{-4}$ М, а фосфора – $10^{-5}...10^{-6}$ М [17]. Растворимые в воде их формы лишь частично покрывают общую потребность, большинство же движется к корню благодаря диффузии [19], лимитирующей скорость поглощения, особенно на холодных почвах [21]. Поглощение элементов зависит от концентрации почвенного раствора, скорости диффузии около поверхности корня, площади поверхности и интенсивности работы активных корней. При низких концентрациях и скорости диффузии элементов растения не могли существенно усилить поглощение и экстенсивно наращивали поверхность корней относительно поверхности хвои в целях увеличения МП для поддержания фотосинтеза и БП. Листовые и корневые индексы в онтогенезе у всех бонитетов изменялись соответственно в 1,6–1,9 и 3,0–3,6 раза. Связь ЛИ с возрастом была обратной ($r = -0,698...-0,987$), КИ – высокой положительной ($r = 0,905...0,941$). Между ЛИ и БП отмечена положительная связь ($r = 0,204...0,628$), между КИ и БП – отрицательная ($r = -0,773...-0,947$).

Заключение

Предложенный комплексный физиологический анализ таблиц фитомассы древостоев позволяет получить количественные данные о работе листового аппарата и корневой системы древесных растений на уровне организма в онтогенезе, установить характер их взаимосвязи, что существенно расширяет знания о биологии древостоев и может служить теоретической основой при разработке технологических приемов повышения продукционного процесса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бессчетнов В.П., Лебедев Е.В. Фотосинтез и биологическая продуктивность лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование природных ресурсов Нижегородской области. Н. Новгород: НГСХА, 2002. С. 107–116.
2. Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Кузин С.Н. Углеродный цикл в еловых экосистемах северной тайги // Экология. 2006. № 1. С. 23–31.
3. Географический энциклопедический словарь: Географические названия. М.: Сов. энцикл., 1983. 528 с.
4. Ильин В.Б. Элементарный химический состав растений. Факторы его определяющие // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. «Биол. науки». 1977. № 10, вып. 2. С. 3–14.
5. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.

6. Лавриченко В.М. Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое понятие // Вестн. с.-х. науки. 1971. № 7. С. 129–134.
7. Лебедев В.М. Минеральное питание и биологическая продуктивность яблони: дис. ... д-ра с.-х. наук. Мичуринск, 1985. 553 с.
8. Лебедев В.М. Определение активной поверхности и минеральной продуктивности корневой системы плодовых и ягодных культур // Методика исследования и вариационная статистика в научном плодоводстве: сб. докл. междунар. науч.-практ. конф., Мичуринск, 25–26 марта 1998 г. Мичуринск: Изд-во МГСХА, 1998. Т. 2. С. 39–42.
9. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Сравнительное определение продуктивности лесных пород // Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования: VII междунар. симпозиум, Белгород, 24–27 мая 2006 г. Белгород: Политекра, 2006. Т. 1. С. 213–216.
10. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Агрехимия. 2011. № 4. С. 38–44.
11. Логунов Д.В. Экологические особенности роста и развития представителей рода лиственница (*Larix Mill.*) в условиях антропогенных ландшафтов Нижегородской области: дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2002. 287 с.
12. Ничипорович А.А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // Тр. ИФР АН СССР. 1955. Т. 10. С. 210–249.
13. Погода и климат. Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru/climate/22550.htm> (дата обращения: 01.03.2018).
14. Придача В.Б. Соотношение N:P:K как гомеостатический показатель функционального состояния хвойных растений в разных экологических условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2002. 24 с.
15. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с.
16. Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Wiley-Blackwell, 1996. 1068 p.
17. Cox G.W., Atkins M.D. Agricultural Ecology. An Analysis of World Food Production Systems. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 1979. 721 p.
18. Lundmark T., Bergh J., Strand M., Koppel A. Seasonal Variation of Maximum Photochemical Efficiency in Boreal Norway Spruce Stands // Trees. 1998. Vol. 13, iss. 2. Pp. 63–67.
19. Nye P.H., Tinker P.B. Solute Movement in the Soil-Root System. Berkeley: University of California Press, 1977. 342 p.
20. Pollmer W.G., Eberhard D., Klein D., Dhillon B.S. Genetic Control of Nitrogen Uptake and Translocation in Maize // Crop Science. 1979. Vol. 19, iss. 1. Pp. 82–86.
21. Rosenvald K., Ostonen I., Truu M., Truu J., Uri V., Vares A., Lõhmus K. Fine-root Rhizosphere and Morphological Adaptations to Site Conditions in Interaction with Tree Mineral Nutrition in Young Silver Birch (*Betula Pendula* Roth.) Stands // European Journal of Forest Research. 2011. Vol. 130, iss. 6. Pp. 1055–1066.

UDC 581.43:631.811:630*161.32:676.032.14

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.9

Functioning of the Leaf Apparatus, Root System and Biological Productivity of Siberian Larch on the Level of the Organism in Ontogeny (the Case of Larch Forests of the Arkhangelsk Region)

V.M. Lebedev, Doctor of Agricultural Sciences, Professor

E.V. Lebedev, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, pr. Gagarina, 97, Nizhny Novgorod, 603107, Russian Federation; e-mail: proximus39@mail.ru, proximus77@mail.ru

The ecological, physiological, agrochemical, balance methods of investigation, characteristics of soil and climatic conditions of habitats and the results of model experiments carried out by the authors, are used to obtain quantitative data on the operation of the leaf apparatus, root system and indicators of biological productivity and carbon deposition by plants of Siberian larch in ontogeny. Tabular data of the root, needle, trunk and branches mass given per one hectare for the stands of Ia–V yield classes of the Arkhangelsk region are converted to an average (by weight) plant by age. Biological productivity is determined by a relative increase in the dry weight of a plant in the comparison periods, net productivity of photosynthesis according to the formula given by A.A. Nichiporovich (1955), and mineral productivity by the method of V.M. Lebedev (1998). The nature of the plant reaction on the depletion of soil resources with age, affecting physiological, functional and morphological processes and biological productivity of plants is established. In the forest stands of all yield classes from 25 to 300 years, we observe a decrease in the net and biological productivity of photosynthesis and carbon deposition, depending on the yield class, by 4.1–8.1, 15.7–19.9, 5.6–10.7 times, respectively, and the absorption of nitrogen, phosphorus and potassium by 20.4–42.2, 24.3–53.1, and 24.0–50.2 times, respectively. The indicators change dramatically to the age of 75–80 years, and then they relatively stabilize, remaining at a low level. The ratio of the root potential to the photosynthetic potential during ontogeny increases by 4.5–5.4 times. The supply of plants with nutrients to maintain photosynthesis has increased, the biological productivity has not decreased as sharply as the net productivity of photosynthesis and mineral productivity. The presented data significantly supplement our knowledge of biology of woody plants, contribute to the expansion of research in the field of ecology and physiology of woody plants and serve as a theoretical basis for the development of agricultural methods for managing the production process. The proposed complex physiological analysis of tables of plant phytomass allows us to obtain quantitative data on the operation of the leaf apparatus and the root system of woody plants at the level of the organism in ontogeny, and to establish the nature of their interconnection. In the forest stands of all yield classes a nonspecific adaptive reaction is activated in response to a decrease in the absorption of mineral elements. This leads to the growth of the active part of the root system relative to the surface of needles to increase the supply of elements to the aerial part of the plant in order to maintain photosynthesis at the vital level and stabilize biological productivity.

Keywords: larch, root nutrition, photosynthesis, level of organism, productivity, ontogeny.

For citation: Lebedev V.M., Lebedev E.V. Functioning of the Leaf Apparatus, Root System and Biological Productivity of Siberian Larch on the Level of the Organism in Ontogeny (the Case of Larch Forests of the Arkhangelsk Region). *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2018, no. 3, pp. 9–19. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.9

REFERENCES

1. Besschetnov V.P., Lebedev E.V. Fotosintez i biologicheskaya produktivnost' lesoobrazuyushchikh porod Volgo-Vyatskogo regiona [Photosynthesis and Biological Productivity of Forest-Forming Species of the Volga-Vyatka Region]. *Aktual'nye problem lesnogo khozyaystva i ratsional'noe ispol'zovanie prirodnykh resursov Nizhegorodskoy oblasti* [Actual Problems of Forestry and Rational Use of Natural Resources of the Nizhny Novgorod Region]. Nizhny Novgorod, NNSAA Publ., 2002, pp. 107–116. (In Russ.)
2. Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V., Kuzin S.N. Uglerodnyy tsikl v elovykh ekosistemakh severnoy taygi [Carbon Cycle in Spruce Ecosystems of the Northern Taiga Subzone]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 2006, no. 1, pp. 23–31.
3. *Geograficheskiy entsiklopedicheskiy slovar': Geograficheskie nazvaniya* [Geographical Encyclopedic Dictionary: Geographical Names]. Moscow, Sovetskaya entsiklopediya Publ., 1983. 528 p. (In Russ.)
4. Il'in V.B. Elementarnyy khimicheskiy sostav rasteniy. Faktory ego opredelyayushchie [Elementary Chemical Composition of Plants. Determinal Factors]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Ser.: Biologicheskie nauki*, 1977, no. 10, iss. 2, pp. 3–14.
5. Kurnaev S.F. *Lesorastitel'noe rayonirovanie SSSR* [Plant Zoning of the USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1973. 203 p. (In Russ.)
6. Lavrichenko V.M. Sootnoshenie elementov pitaniya v rasteniyakh kak vidovoe genotipicheskoe ponyatie [The Ratio of Nutrients in Plants as a Species Genotypic Concept]. *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*, 1971, no. 7, pp. 129–134.
7. Lebedev V.M. *Mineral'noe pitanie i biologicheskaya produktivnost' yabloni: dis. ... d-ra s.-kh. nauk* [Mineral Nutrition and Biological Productivity of Apple Tree: Dr. Agric. Sci. Diss.]. Michurinsk, 1985. 553 p.
8. Lebedev V.M. Opredelenie aktivnoy poverkhnosti i mineral'noy produktivnosti kornevoy sistemy plodovykh i yagodnykh kul'tur [Determination of the Active Surface and Mineral Productivity of the Root System of Fruit and Berry Crops]. *Metodika issledovaniya i variatsionnaya statistika v nauchnom plodovodstve: sb. dokl. mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Michurinsk, 25–26 marta 1998 g. T. 2* [Methods of Research and Variation Statistics in Scientific Fruit Growing: Proc. Intern. Sci. Practical Conf., Michurinsk, March 25–26, 1998. Vol. 2]. Michurinsk, MSAA Publ., 1998, pp. 39–42.
9. Lebedev V.M., Lebedev E.V. Sravnitel'noe opredelenie produktivnosti lesnykh porod [Comparative Determination of the Forest Species Productivity]. *Netraditsionnye i redkie rasteniya, prirodnye soedineniya i perspektivy ikh ispol'zovaniya: materialy mezhdunar. nauch. konf.* [Non-traditional and Threatened Species of Plants, Natural Compounds and Prospects for Their Use: Proc. Intern. Sci. Conf.]. Belgorod, Politerra Publ., 2006, vol. 1, pp. 213–216.
10. Lebedev V.M., Lebedev E.V. Morfologicheskie, funktsional'nye i fiziologicheskie osobennosti aktivnoy chasti kornevoy sistemy lesoobrazuyushchikh porod Volgo-Vyatskogo regiona [Morphological, Functional, and Physiological Features of Active Roots of Forest-Forming Species in the Volga-Vyatka Region]. *Agrokhiimiya* [Agricultural Chemistry], 2011, no. 4, pp. 38–44.
11. Logunov D.V. *Ekologicheskie osobennosti rosta i razvitiya predstaviteley roda listvennitsa (Larix Mill.) v usloviyakh antropogennykh landshaftov Nizhegorodskoy oblasti: dis. ... kand. biol. nauk* [Ecological Features of Growth and Development of Representatives of the Genus Larch (Larix Mill.) in the Anthropogenic Landscapes of the Nizhny Novgorod Region: Cand. Biol. Sci. Diss.]. Nizhny Novgorod, 2002. 210 p.
12. Nichiporovich A.A. O metodakh ucheta i izucheniya fotosinteza kak faktora urozhaynosti [On the Methods of Recording and Studying Photosynthesis as a Yield Factor]. *Trudy Instituta Fiziologii Rasteniy AN SSSR*, 1955, vol. 10, pp. 210–249.

13. *Pogoda i klimat* [Weather and Climate]. Available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/climate/22550.htm> (accessed 01.03. 2018).

14. Pridacha V.B. *Sootnoshenie N:P:K kak gomeostaticheskiy pokazatel' funktsional'nogo sostoyaniya khvoynykh rasteniy v raznykh ekologicheskikh usloviyakh*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [The N:P:K Ratio as a Homeostatic Indicator of the Functional State of Coniferous Plants in Different Environmental Conditions: Cand. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Petrozavodsk, 2002. 24 p.

15. Usol'tsev V.A. *Fitomassa lesov Severnoy Evrazii: normativy i elementy geografii* [Phytomass of Northern Eurasia Forests: Standards and Elements of Geography]. Yekaterinburg, Ural Branch RAS Publ., 2002. 763 p.

16. Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Wiley-Blackwell, 1996. 1068 p.

17. Cox G.W., Atkins M.D. *Agricultural Ecology. An Analysis of World Food Production Systems*. San Francisco, W.H. Freeman and Company, 1979. 721 p.

18. Lundmark T., Bergh J., Strand M., Koppel A. Seasonal Variation of Maximum Photochemical Efficiency in Boreal Norway Spruce Stands. *Trees*, 1998, vol. 13, iss. 2, pp. 63–67.

19. Nye P.H., Tinker P.B. *Solute Movement in the Soil-Root System*. Berkeley, University of California Press, 1977. 342 p.

20. Pollmer W.G., Eberhard D., Klein D., Dhillon B.S. Genetic Control of Nitrogen Uptake and Translocation in Maize. *Crop Science*, 1979, vol. 19, iss. 1, pp. 82–86.

21. Rosenvald K., Ostonen I., Truu M., Truu J., Uri V., Vares A., Lõhmus K. Fine-root Rhizosphere and Morphological Adaptations to Site Conditions in Interaction with Tree Mineral Nutrition in Young Silver Birch (*Betula Pendula* Roth.) Stands. *European Journal of Forest Research*, 2011, vol. 130, iss. 6, pp. 1055–1066.

Received on March 06, 2018
