



УДК: 630\*232.12:582.475.2

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.1.9

## ОЦЕНКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ЛИСТВЕННИЦА (*Larix Mill.*) В УСЛОВИЯХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

*В.П. Бессчетнов, д-р биол. наук, проф.*

*Н.Н. Бессчетнова, д-р с.-х. наук, доц.*

*А.О. Есичев, асп.*

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, просп. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия, 603107; e-mail: lesfak@bk.ru, besschetnova1966@mail.ru, andrey.esichev@mail.ru

Формирование вновь создаваемых насаждений предполагает возможность расширения их породного состава и биологического разнообразия лесной растительности. Интродукция давно признана успешным инструментом пополнения местной флоры перспективными видами. Устойчивость видов в новых для них условиях непосредственно связана с их физиологическими особенностями. Практика интродукции представителей рода лиственница подтверждает широкие биологические возможности, высокую устойчивость и продуктивность созданных из них насаждений. Показатели сезонных изменений содержания запасных веществ в тканях годичных побегов выступают важной характеристикой физиологического состояния древесных растений, как аборигенных представителей рода лиственница, так и ее экзотов. Цель исследования – выявление межвидовой и индивидуальной фенотипической изменчивости различных видов лиственницы в условиях интродукции по показателям их физиологического состояния. Объект исследования – коллекционные посадки лиственницы на территории дендрологического комплекса «Явлейка» в Сергачском межрайонном лесничестве Нижегородской области. Наличие крахмала (цветная реакция на раствор Люголя) и жиров (реакция на Судан III) в тканях однолетних побегов исследовано у трех видов лиственницы. Содержание этих компонентов оценивали в условных баллах по разработанным нами шкалам. Первичной единицей выборки в гистохимическом опыте была принята разовая фиксация количества анализируемого вещества в учетной ткани побега. Визуальный отсчет значений выполняли на временных препаратах поперечных срезов из средней части годичного прироста. Срезы после окрашивания и фиксации анализировали с помощью микроскопа «Микмед-2». Для статистического и дисперсионного анализов использовали общепринятые методики. Установлена степень генотипической обусловленности характеристик физиологического состояния исследуемых растений, определено влияние факторов среды на формирование фенотипических различий между ними. Виды рода лиственница существенно различались по способности образовывать запасы жироподобных веществ в годичных побегах разных фенологических фаз. Наиболее высокое содержание жиров в марте отмечено у лиственниц Сукачева (18,33 балла) и даурской (17,50 балла), лиственница сибирская значительно отставала

---

*Для цитирования:* Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н., Есичев А.О. Оценка физиологического состояния представителей рода лиственница (*Larix Mill.*) в условиях Нижегородской области // Лесн. журн. 2018. № 1. С. 9–17. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.1.9

от них по этому показателю (7,84 балла). В период активного отрастания побегов (конец мая) содержание жиров в тканях исследуемых видов снижалось, различия между ними выравнивались. Существенно различались рассматриваемые виды рода лиственница по способности образовывать запасы крахмала в годичных побегах в разные фенологические фазы. Наиболее высокое содержание крахмала (конец мая) характерно для лиственницы даурской, наиболее низкое – для лиственницы Сукачева. Диапазоны значений тестируемых признаков у разных видов лиственницы неодинаковы и варьируют по фенологическим фазам. Фенотипические различия по исследуемым показателям определяются как видовой принадлежностью, так и внешними факторами. Влияние среды на формирование запасов жироподобных веществ и крахмала зависит от фенологического состояния растений.

*Ключевые слова:* род лиственница, запасные вещества, жиры, крахмал, интродукция, изменчивость, физиологическое состояние, однолетние побеги, генотипическая обусловленность, адаптация.

### *Введение*

Устойчивость лесных экосистем во многом определяется биологическими особенностями видов-лесообразователей, входящих в них. В полной мере это относится и к искусственным насаждениям. Опыт интродукции представителей рода лиственница свидетельствует о широких биологических возможностях, высокой устойчивости и продуктивности созданных насаждений [5]. Изучение физиологических особенностей и совершенствование агротехники создания и выращивания культур представителей рода лиственница, повышение их устойчивости и интенсивности роста актуально и содействует расширению биоразнообразия лесных экосистем Среднего Поволжья, подвергающихся значительному техногенному и рекреационному воздействию.

Запасные вещества в клетках древесных растений имеют большое физиологическое, адаптационное и идентификационное значение [1–3]. Характер сезонных изменений их содержания в тканях побегов служит важным показателем соответствия биологии представителей рода лиственница существующим экологическим условиям. Необходимость оценки успешности интродукции видов лиственницы на территории Нижегородской области для привлечения их в состав создаваемых насаждений различного целевого назначения определяет направление работ.

Цель проводимого исследования – выявление межвидовой и индивидуальной фенотипической изменчивости аборигенных и интродуцированных видов лиственницы по содержанию крахмала и жиров в однолетних побегах, а также оценка степени генотипической обусловленности указанных характеристик и влияния факторов среды на формирование различий.

### *Объекты и методы исследования*

Объектами исследований выступали коллекционные деревья лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), лиственницы даурской (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.) и лиственницы Сукачева (*Larix Sukaczewii* Djl.), произрастающие на территории дендрологического комплекса «Явлейка» в г. Сергач Нижегородской области. В список учетных включали одновозрастные деревья семенного происхождения общим количеством 30 шт. (по 10 деревьев каждого вида), достигшие генеративной фазы и размещенные в пределах одного участка при одинаковых площадях питания на выровненном экофоне. Методы выявления физиологической изменчивости растений достаточно широко используются

для гистохимических исследований [11, 12]. Наличие крахмала в тканях побегов, связанное с устойчивостью растений к неблагоприятным зимним условиям [9, 10, 13], оценивали по реакции на раствор Люголя [8] в условных баллах по предложенной нами шкале [2, 4]. Учет по сердцевине, перимедуллярной зоне ксилемы, ранней и поздней ксилеме, сердцевинным лучам ксилемы, смоляным ходам, флоэме вели отдельно и по общей сумме в соответствии с существующими разработками [1, 2, 4]. Жиры обнаруживали качественной реакцией на Судан III по традиционным методикам [8]. В качестве контроля в обоих случаях использовали неокрашенные срезы, не подвергавшиеся воздействию тестирующих реагентов. По принятой системе [2–4] контролировали содержание крахмала и жиров в баллах. Статистический и дисперсионный анализы выполняли по общепринятым схемам [6], изменчивость анализируемых показателей оценивали коэффициентами вариации по шкале С.А. Мамаева [7].

#### Результаты исследования и их обсуждение

Оценка содержания крахмала в годичных побегах представителей рода лиственница в последней декаде марта и мая представлена на рис. 1.

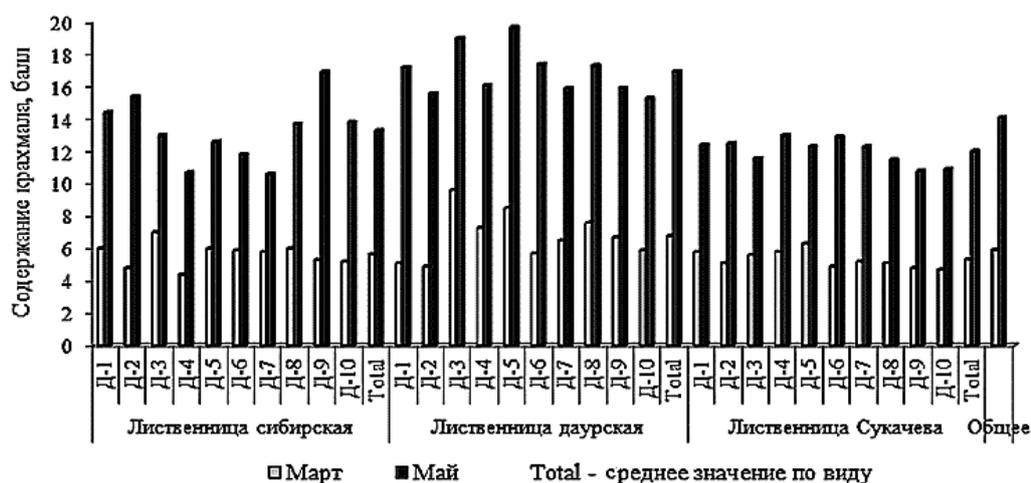


Рис. 1. Содержание крахмала в годичных побегах представителей рода лиственница в марте и мае (Д-1, ..., Д-10 – учетные деревья по видам)

Как видно на рис. 1, синтез крахмала в последней декаде марта при отсутствии хвои находился на минимальном уровне и происходил за счет хлорофилла в периферийных тканях побегов. В этот период содержание крахмала в среднем у лиственницы даурской было выше, чем у лиственниц сибирской и Сукачева. Среднее суммарное по тканям содержание крахмала по всем деревьям у лиственниц сибирской, даурской и Сукачева – соответственно 5,64; 6,78 и 5,33 балла. Уровень изменчивости по комплексу из 30 деревьев повышенный (33,7) %. Оказалось, что внутривидовая изменчивость лиственниц сибирской и даурской была выше: соответственно 37,1 % (высокий уровень) и 32,2 % (повышенный). Содержание крахмала у лиственницы Сукачева по учетным деревьям было самым стабильным. Это средний уровень изменчивости по шкале Мамаева (24,8 %). Наибольшее значение суммарного содержания крахмала по всем тканям в марте отмечено у учетного дерева Д-3 лиственницы даурской (9,6 балла), наименьшее – у дерева Д-4 лиственницы сибирской (4,4 балла).

Очевидно, такая картина накопления крахмала в период начала выхода из состояния покоя связана с тем, что естественный ареал лиственницы даурской характеризуется даже более суровыми условиями по сравнению с естественным ареалом лиственницы сибирской. Возможно, в условиях Нижегородской области она способна выходить из состояния покоя в более ранние сроки по сравнению с другими исследуемыми видами. Накопление крахмала в последней декаде мая, когда на побегах уже заметно отросла хвоя, было более значительным у всех видов.

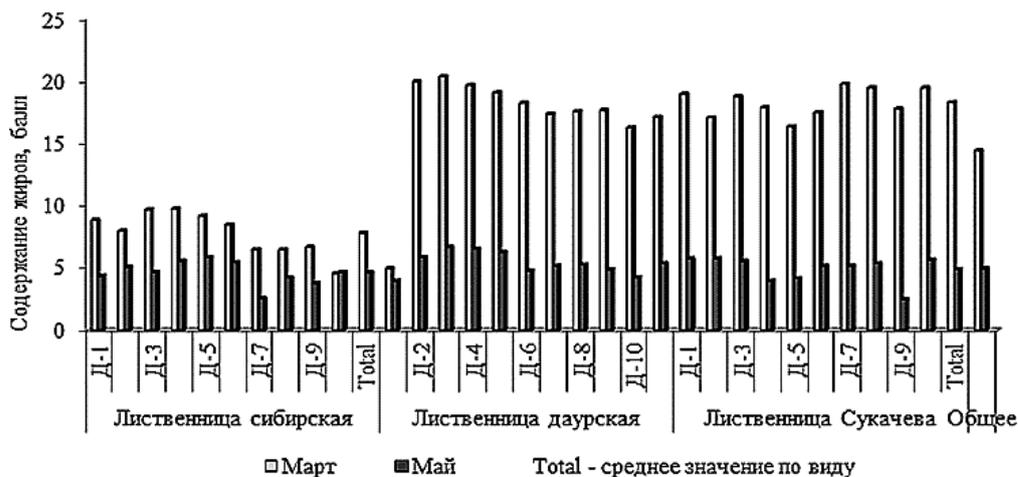


Рис. 2. Содержание жироподобных веществ в годичных побегах представителей рода лиственница в марте и мае (Д-1, ..., Д-10 – учетные деревья по видам)

Как видно на рис. 2, в начале марта больше всего жиров зафиксировано в побегах лиственниц Сукачева и даурской. Средние значения показателя по видам – соответственно 18,33 и 17,50 балла. Меньше всего жиров в марте оказалось в побегах лиственницы сибирской (7,84 балла). Суммарное по всем тканям количество жиров в мае по видам было сопоставимым, балл: лиственница сибирская – 4,66; лиственница даурская – 5,40; лиственница Сукачева – 4,94. В этот период наиболее высокая внутривидовая изменчивость отмечена у лиственниц сибирской (33,60 %) и даурской (26,30 %). Самые стабильные показатели оказались лиственницы Сукачева (9,99 %).

Причин низкого содержания жиров у лиственницы Сукачева в начале весны несколько:

вид лучше адаптирован к климатическим условиям Нижегородской области, для которой характерны умеренно холодные зимы, что не требует высоких запасов жиров для перезимовки;

вид более приспособлен к продолжительности светового дня в марте, поэтому снижение жиров в это время – результат более быстрого перехода его к теплоте периоду;

вид в целом содержит меньше жиров, чем другие виды лиственниц.

В настоящее время лиственница Сукачева является недостаточно изученным видом, ее таксономическое положение в составе рода лиственница остается дискуссионным. Требуют дальнейшего развития вопросы, связанные с оценкой соответствия динамики ее физиологических показателей изменениям погодных условий.

Точность определения всех изученных показателей не превышала установленного в лесном хозяйстве 5 %-го уровня значимости. Характер формирования различий между объектами комплекса зафиксирован при проведении двухфакторного независимого дисперсионного анализа, в котором фактором А выступала видовая принадлежность объектов, фактором В – различия между отдельными деревьями семенного происхождения, фактором АВ – влияние взаимодействия факторов А и В на формирование фенотипических различий по тестируемому признаку (см. таблицу).

**Результаты двухфакторного дисперсионного анализа  
физиологических показателей годичных побегов видов рода лиственница**

Фактор влияния	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ( $h^2 \pm m_h$ )			
	$F_{оп}$	$F_{05}$	по Плохинскому		по Снедекору	
			$h^2$	$\pm m_{h^2}$	$h^2$	$\pm m_{h^2}$
<i>Суммарное по тканям содержание жиров</i>						
Вид (А)	<u>476,68</u>	<u>3,04</u>	<u>0,6873</u>	<u>0,0042</u>	<u>0,7086</u>	<u>0,0039</u>
	4,74	3,04	0,0430	0,0128	0,0442	0,0128
Учетные деревья (В)	<u>9,22</u>	<u>1,92</u>	<u>0,0598</u>	<u>0,0126</u>	<u>0,0408</u>	<u>0,0129</u>
	3,78	1,92	0,1544	0,0114	0,1095	0,0120
Взаимодействие (АВ)	<u>12,82</u>	<u>1,62</u>	<u>0,1664</u>	<u>0,0112</u>	<u>0,1761</u>	<u>0,0111</u>
	3,15	1,62	0,2578	0,0100	0,2548	0,0100
Остаток (Z)	–	–	<u>0,0865</u>	<u>0,0123</u>	<u>0,0745</u>	<u>0,0124</u>
			0,5448	0,0061	0,5915	0,0055
<i>Суммарное по тканям содержание крахмала</i>						
Вид (А)	<u>8,84</u>	<u>3,04</u>	<u>0,0985</u>	<u>0,0121</u>	<u>0,1236</u>	<u>0,0118</u>
	160,02	3,04	0,5429	0,0061	0,5821	0,0056
Учетные деревья (В)	<u>2,57</u>	<u>1,92</u>	<u>0,1291</u>	<u>0,0117</u>	<u>0,0827</u>	<u>0,0123</u>
	3,35	1,92	0,0511	0,0127	0,0286	0,0130
Взаимодействие (АВ)	<u>1,04</u>	<u>1,62</u>	<u>0,1038</u>	<u>0,0120</u>	<u>0,0056</u>	<u>0,0133</u>
	6,63	1,62	0,2025	0,0107	0,2062	0,0107
Остаток (Z)	–	–	<u>0,6686</u>	<u>0,0044</u>	<u>0,7881</u>	<u>0,0028</u>
			0,2035	0,0107	0,1830	0,0110

Примечание. В числителе приведены данные на 23 марта 2015 г., в знаменателе – на 28 мая 2015 г.

Как видно из данных таблицы, для всех исследованных признаков существенные различия установлены почти по всем факторам. Опытные значения критериев Фишера ( $F_{оп}$ ) в подавляющем большинстве случаев оказались выше их критических значений и не превышали установленного 5 %-го уровня значимости. Исключением стало суммарное по тканям содержание крахмала в марте по фактору АВ. В этом случае данные оказались недостоверными ( $F_{05} > F_{оп}$ ).

Удалось вычислить долю влияния каждого из факторов на формирование зафиксированной дисперсии. Преобладающее влияние оказывает фактор А – межвидовые различия выявлены для веществ в период, когда их значения приближаются к максимуму. По содержанию жиров это соответствовало пребыванию растений в состоянии покоя, по содержанию крахмала – в периоде активного роста. Так, в марте доля влияния фактора А по содержанию жиров составила по методу Плохинского ( $68,73 \pm 0,42$ ) %, по алгоритму Снедекора – ( $70,86 \pm 0,39$ ) %, по содержанию крахмала – всего ( $9,85 \pm 1,21$ ) % (по Плохинскому) и ( $12,36 \pm 1,18$ ) % (по Снедекору). В мае влияние

фактора А преобладало по содержанию крахмала: (54,29±0,61) % (по Плохинскому) и (58,21±0,56) % (по Снедекору); в этот же срок по содержанию жиров: (4,30±1,28) % (по Плохинскому) и (4,42±1,28) % (по Снедекору).

#### Заключение

Установлено, что изученные виды рода лиственница существенно различаются по способности образовывать жироподобные вещества в тканях годичных побегов в разные фенологические фазы. Более высоким суммарным содержанием жиров в марте характеризуются лиственницы Сукачева (18,33 балла) и даурская (17,5 балла); лиственница сибирская значительно отстает по этому показателю (7,84 балла). В период активного роста в мае содержание жиров в годичных побегах приближается к своему минимуму, дифференциация исследуемых видов сглаживается.

Кроме того, эти виды существенно различаются и по способности накапливать крахмал в годичных побегах в разные фенологические фазы. Наиболее высокое содержание крахмала в период активного роста (конец мая) характерно для лиственницы даурской, наиболее низкое – для лиственницы Сукачева. В марте наиболее высокие значения демонстрирует лиственница даурская (хотя этот показатель более выровненный).

Таким образом, различия по исследуемым показателям определяются как видовой принадлежностью, так и фенотипической спецификой деревьев семенного происхождения. Влияние факторов среды на формирование дисперсии по содержанию жиров и крахмала зависит от фенологического состояния растений.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бессчетнова Н.Н. Сравнительная оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной по содержанию крахмала в побегах // Вестник МарГТУ. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2010. № 2. С. 49–56.
2. Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Селекционный потенциал плюсовых деревьев. Саарбрюккен: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG, 2011. 402 с.
3. Бессчетнова Н.Н. Содержание жиров в клетках побегов плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Лесн. журн. 2012. № 4. С. 48–55. (Изв. высш. учеб. заведений).
4. Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Эффективность отбора плюсовых деревьев: моногр. Н. Новгород: НГСХА, 2016. 464 с.
5. Газизуллин А.Х., Грачев В.М. Почвенно-экологические условия произрастания высокопроизводительных культур лиственницы в лесостепи Среднего Поволжья // Лиственница и ее использование в народном хозяйстве: межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: КГУ, 1980. С. 40–46.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
7. Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений: тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1969. С. 3–38.
8. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.
9. Anderson U., Ievinsh G. Changes of Morphogenic Competence in Mature *Pinus sylvestris* L. Buds *in vitro* // Annals of Botany. 2002. Vol. 90, iss. 2. Pp. 293–298. DOI: 10.1093/aob/mcf176

10. *Brahim M.B., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E.* Effects of Phosphate Deficiency on Photosynthesis and Accumulation of Starch and Soluble Sugars in 1-Year-Old Seedlings of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait) // *Annals of Forest Science*. 1996. Vol. 53, no. 4. Pp. 801–810. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/forest:19960401>

11. *Mencuccini M., Hölttä T.* The Significance of Phloem Transport for the Speed with which Canopy Photosynthesis and Belowground Respiration are Linked // *New phytologist*. 2010. Vol. 185, iss. 1. Pp. 189–203. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03050.x

12. *Mencuccini M., Hölttä T., Sevanto S., Nikinmaa E.* Concurrent Measurements of Change in the Bark and Xylem Diameters of Trees Reveal a Phloem-Generated Turgor Signa // *New phytologist*. 2013. Vol. 198, iss. 4. Pp. 1143–1154. DOI: 10.1111/nph.12224

13. *Woodruff D.R., Meinzer F.C.* Water Stress, Shoot Growth and Storage of Non-Structural Carbohydrates along a Tree Height Gradient in a Tall Conifer // *Plant, Cell & Environment*. 2011. Vol. 34, iss. 11. Pp. 1920–1930. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x

Поступила 17.05.17

UDC: 630\*232.12:582.475.2

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.1.9

### **Physiological State Evaluation of Representatives of the Genus Larch (*Larix* Mill.) in the Nizhny Novgorod Region**

*V.P. Besschetnov, Doctor of Biological Sciences, Professor*

*N.N. Besschetnova, Doctor of Agricultural Sciences, Associate Professor*

*A.O. Esichev, Postgraduate Student*

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, pr. Gagarina, 97, Nizhny Novgorod, 603107, Russian Federation; e-mail: [lesfak@bk.ru](mailto:lesfak@bk.ru), [besschetnova1966@mail.ru](mailto:besschetnova1966@mail.ru), [andrey.esichev@mail.ru](mailto:andrey.esichev@mail.ru)

The formation of newly created plantations assumes the possibility of expanding their species composition and biological diversity of forest vegetation. The introduction has long been recognized as a successful tool for replenishing the local flora with promising species. Stability of species in new conditions is directly related to their physiological characteristics. The practice of introducing representatives of the genus larch confirms wide biological possibilities, high stability and productivity of plantations created from them. The indicators of seasonal changes of the storage compound content in the tissues of one-year shoots are an important characteristic of the physiological state of woody plants as native representatives of the genus larch and its exotics. The goal of research is to identify the interspecific and individual phenotypic variability of various species of larch under the conditions of introduction according to the indices of their physiological state. The object of the study is the collection of larch plantations in the territory of the dendrological complex “Yavleika” in the Sergachskiy interdistrict forestry of the Nizhny Novgorod region. We investigate the presence of starch (staining reaction to Lugol's solution) and fats (Sudan III reaction) in the tissues of one-year shoots of three species of larch. The content of these components is assessed in terms of the developed scales. The primary sampling unit in the histochemical experiment is a one-time fixation of the amount of the analyzed matter in the shoot's recording tissue. Visual reading of values is performed on temporary preparations of

---

*For citation:* Besschetnov V.P., Besschetnova N.N., Esichev A.O. Physiological State Evaluation of Representatives of the Genus Larch (*Larix* Mill.) in the Nizhny Novgorod Region. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2018, no. 1, pp. 9–17. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.1.9

transverse sections from the middle part of the annual increment. Sections after staining and fixation are analyzed using a micrometer “Mikmed-2”. Common methods are used for the statistical and variance analyses. We have determined the degree of genotypic conditioning of characteristics of the physiological state of plants, the influence of environmental factors on the formation of phenotypic differences between them. The species of a genus larch essentially differ in ability to form lipoid stocks in one-year shoots of different phenological phases. The highest content of fats in March was observed in Sukachev’s larch (18.33 points) and Dahurian larch (17.50 points), Siberian larch had the less indicator (7.84 points). During the period of active shoot growth (in the end of May), the content of fats in their tissues decreased in the studied species, the differences between them were equalized. Considered species of the genus larch differ significantly by the ability to form starch stocks in one-year shoots in different phenological phases. The highest content of starch (in the end of May) was characteristic of Dahurian larch, the lowest – for Sukachev’s larch. The ranges of values of the test characters in different species of larch are not the same and vary according to the phenological phases. Phenotypic differences in the studied indicators are determined both by species and by external factors. The environmental effect on the formation of stocks of fat-like substances and starch depends on the phenological state of plants.

*Keywords:* genus larch, storage compound, fats, starch, introduction, variability, physiological state, one-year shoot, genotypic conditioning, adaptation.

#### REFERENCES

1. Besschetnova N.N. Sravnitel'naya otsenka plyusovykh derev'ev sosny obyknovennoy po sodержaniyu krakhmala v pobegakh [Comparative Estimation of Starch Content in the Sprouts of Scotch Pine Plus-Trees]. *Vestnik MarGTU. Ser. Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie* [Vestnik of Mari State Technical University. Ser.: Forest. Ecology. Nature Management], 2010, no. 2, pp. 49–56.
2. Besschetnova N.N. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Seleksionnyy potentsial plyusovykh derev'ev* [Pine (*Pinus sylvestris* L.). The Breeding Potential of Plus-Trees]. Saarbrücken, Lap Lambert Academic Publishing GmbH & Co. KG, 2011. 402 p. (In Russ.)
3. Besschetnova N.N. Soderzhanie zhirov v kletkakh pobegov plyusovykh derev'ev sosny obyknovennoy [Fat Content in Shoot Cells of Scotch Pine Elite Trees]. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2012, no. 4, pp. 48–55.
4. Besschetnova N.N. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Effektivnost' otbora plyusovykh derev'ev: monogr.* [Pine (*Pinus sylvestris* L.). Efficiency of Selection of Plus-Trees]. Nizhny Novgorod, NSAA Publ., 2016. 464 p. (In Russ.)
5. Gazizullin A.Kh., Grachev V.M. Pochvenno-ekologicheskie usloviya proizvodstvaniya vysokoproizvoditel'nykh kul'tur listvennitsy v lesostepi Srednego Povolzh'ya [Soil-Ecological Conditions of Growth of High-Productivity Larch Cultures in the Forest-Steppe of the Middle Volga Region]. *Listvennitsa i ee ispol'zovanie v narodnom khozyaystve: mezhvuz. sb. nauch. tr.* [Larch and Its Use in the National Economy]. Krasnoyarsk: KSU Publ., 1980, pp. 40–46. (In Russ.)
6. Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1980. 293 p.
7. Mamaev S.A. O problemakh i metodakh vnutrividovoy sistematiki drevesnykh rasteniy. Amplituda izmenchivosti [On the Problems and Methods of Intraspecific Systematics of Woody Plants. Amplitude of Variability]. *Zakonomernosti formoobrazovaniya i differentsiatsii vida u drevesnykh rasteniy: tr. In-ta ekologii rasteniy i zhivotnykh* [Regularities of Form-Formation and Species Differentiation in Woody Plants: Trans. Inst. Plant and Animal Ecology]. Sverdlovsk, 1969, pp. 3–38. (In Russ.)

8. Prozina M.N. *Botanicheskaya mikrotehnika* [Botanical Microelectronics]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1960. 205 p. (In Russ.)
9. Andersone U., Ievinsh G. Changes of Morphogenic Competence in Mature *Pinus sylvestris* L. Buds *in vitro*. *Annals of Botany*, 2002, vol. 90, iss. 2, pp. 293–298. DOI: 10.1093/aob/mcf176
10. Brahim M.B., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E. Effects of Phosphate Deficiency on Photosynthesis and Accumulation of Starch and Soluble Sugars in 1-Year-Old Seedlings of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait). *Annals of Forest Science*, 1996, vol. 53, no. 4, pp. 801–810. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/forest:19960401>
11. Mencuccini M., Hölttä T. The Significance of Phloem Transport for the Speed with which Canopy Photosynthesis and Belowground Respiration are Linked. *New phytologist*, 2010, vol. 185, iss. 1, pp. 189–203. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03050.x
12. Mencuccini M., Hölttä T., Sevanto S., Nikinmaa E. Concurrent Measurements of Change in the Bark and Xylem Diameters of Trees Reveal a Phloem-Generated Turgor Signal. *New phytologist*, 2013, vol. 198, iss. 4, pp. 1143–1154. DOI: 10.1111/nph.12224
13. Woodruff D.R., Meinzer F.C. Water Stress, Shoot Growth and Storage of Non-Structural Carbohydrates along a Tree Height Gradient in a Tall Conifer. *Plant, Cell & Environment*, 2011, vol. 34, iss. 11, pp. 1920–1930. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x

Received on May 17, 2017

---

---