

Научная статья

УДК 502.2:574.3/9:581.1/5/9:582.475.2:631.811:630*161.32:911.52

DOI: 10.37482/0536-1036-2023-1-38-50

Корневое питание, фотосинтез и чистая первичная продукция у древостоев рода *Picea* на уровне организма в пределах российского ареала

В.М. Лебедев¹, *д-р с.-х. наук, проф.*; *ResearcherID: M-8699-2019*,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3316-854X>

Е.В. Лебедев¹ , *д-р с.-х. наук, доц.*; *ResearcherID: G-9445-2019*,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5824-6981>

В.Н. Сорокопудов², *д-р с.-х. наук, проф.*; *ResearcherID: B-1520-2018*,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0133-6919>

М.В. Ларионов³⁻⁶, *д-р биол. наук, вед. науч. сотр., проф.*;

ResearcherID: N-8885-2016, *ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0834-2462>*

¹Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, просп. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия, 603107; proximus39@mail.ru, proximus77@mail.ru 

²Всероссийский научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений, ул. Грина, д. 7, Москва, Россия, 117216; sorokopud2301@mail.ru

³Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, ул. Тимирязевская, д. 49, Москва, Россия, 127550; m.larionow2014@yandex.ru

⁴Российский государственный социальный университет, ул. Вильгельма Пика, д. 4, стр. 1, Москва, Россия, 129226

⁵Государственный университет управления, Рязанский просп., д. 99, Москва, Россия, 109542

⁶Государственный университет по землеустройству, ул. Казакова, д. 15, Москва, Россия, 105064

Поступила в редакцию 19.02.21 / Одобрена после рецензирования 24.05.21 / Принята к печати 26.05.21

Аннотация. Проведен комплексный ретроспективный эколого-физиологический анализ табличных показателей сухой массы древостоев рода *Picea*, произраставших от Северо-Запада до Дальнего Востока России. Эколого-физиологические показатели рассчитаны на один организм (условное дерево средней массы). Биологическую продуктивность устанавливали по относительному повышению средней сухой массы дерева в смежных возрастных периодах. Количественные данные минеральной продуктивности определяли по методу В.М. Лебедева, чистой продуктивности фотосинтеза – по А.А. Ничипоровичу на уровне организма в древостоях каждого возрастного периода в диапазоне от 10–30 до 120–210 лет. Во всех регионах отмечено снижение с возрастом дерева поглощения N в 14,9–93,7; P – в 18,7–119,9 и K – в 15,4–134,4 раза. Резкое уменьшение поглощения элементов продолжалось до 50–60-летнего возраста, после чего стабилизировалось на крайне низком уровне. Ухудшение поглотительной деятельности корней привело к падению чистой продуктивности фотосинтеза и биологической продуктивности в 2,88–14,0 и 1,64–2,60 раза соответственно. Связь поглощения N, P и K с чистой продуктивностью фотосинтеза и биологической продуктивностью во всех зонах была высокой положительной. Различия в пределах России в насаждениях 30, 60, 90 и 120 лет величины чистой первичной продукции достигли 5,0, 4,7, 4,6 и 5,2 раза со-

© Лебедев В.М., Лебедев Е.В., Сорокопудов В.Н., Ларионов М.В., 2023



Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

ответственно, а чистой минеральной продуктивности по азоту – 4,0, 4,3, 4,8 и 4,6 раза соответственно. Связь между этими двумя показателями характеризовалась как высокая положительная. Во всех регионах связь между количеством поглощенного корнями ели азота и эффективностью его использования при формировании единицы биомассы была высокой отрицательной. Лучшими регионами для произрастания растений ели оказались центр Русской равнины и Среднее Поволжье, а худшими – Красноярский и Хабаровский (север) края.

Ключевые слова: *Picea*, сухая масса древостоев, минеральное питание, фотосинтез, чистая первичная продукция, уровень организма, онтогенез, ареал ели в России

Благодарность: Работа подготовлена при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в соответствии с соглашением № 075–15-2020-905 от 16 ноября 2020 г. о предоставлении гранта в виде субсидий из федерального бюджета РФ. Грант был предоставлен для государственной поддержки создания и развития Научного центра мирового уровня «Агротехнологии будущего» РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева.

Для цитирования: Лебедев В.М., Лебедев Е.В., Сорокопудов В.Н., Ларионов М.В. Корневое питание, фотосинтез и чистая первичная продукция у древостоев рода *Picea* на уровне организма в пределах российского ареала // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 1. С. 38–50. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-1-38-50>

Original article

Root Nutrition, Photosynthesis, and Net Primary Production in Tree Stands of the genus *Picea* at the Organism Level within the Range in Russia

Valentin M. Lebedev¹, Doctor of Agriculture, Prof.; ResearcherID: [M-8699-2019](https://orcid.org/0000-0003-3316-854X),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3316-854X>

Evgenij V. Lebedev², Doctor of Agriculture, Assoc. Prof.; ResearcherID: [G-9445-2019](https://orcid.org/0000-0002-5824-6981),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5824-6981>

Vladimir N. Sorokopudov², Doctor of Agriculture, Prof.; ResearcherID: [B-1520-2018](https://orcid.org/0000-0002-0133-6919),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0133-6919>

Maxim V. Larionov³⁻⁶, Doctor of Biology, Leading Research Scientist, Prof.;

ResearcherID: [N-8885-2016](https://orcid.org/0000-0003-0834-2462), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0834-2462>

¹Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, prosp. Gagarina, 97, Nizhny Novgorod, 603107, Russian Federation; proximus39@mail.ru, proximus77@mail.ru

²All-Russian Scientific Research Institute of Medicinal and Aromatic Plants, ul. Grina, 7, Moscow, 117216, Russian Federation; sorokopud2301@mail.ru

³Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, ul. Timiryazevskaya, 49, Moscow, 127550, Russian Federation; m.larionow2014@yandex.ru

⁴Russian State Social University, ul. Vil'gel'ma Pika, 4, str. 1, Moscow, 129226, Russian Federation

⁵State University of Management, Ryazanskiy prosp., 99, Moscow, 109542, Russian Federation

⁶State University of Land Use Planning, ul. Kazakova, 15, Moscow, 105064, Russian Federation

Received on February 19, 2021 / Approved after reviewing on May 24, 2021 / Accepted on May 26, 2021

Abstract. A complex retrospective ecological and physiological analysis of the tabular data on the dry weight of stands of the genus *Picea* growing from the Northwest to the Russian Far East was carried out. Ecological and physiological indicators are calculated per an organism (conditional tree of average weight). Biological productivity (BP, times) was determined by the relative increase in the average dry weight of a tree in adjacent age periods. Quantitative data of mineral productivity (MP, mg/m²/per day) were found by the method of V.M. Lebedev, and the net productivity of photosynthesis (NPPh, g/m²/per day) was calculated according to A.A. Nichiporovich at the organism level in stands of each age period in the range from 10–30 to 120–210 years. In all regions, there was a decrease in the element uptake by trees with age: nitrogen (N) by 14.9–93.7, phosphorus (P) by 18.7–119.9 and potassium (K) by 15.4–134.4 times. A sharp decrease in the element uptake continued until the age of 50–60 years, after which it stabilized at an extremely low level. The decline in the root uptake activity resulted in a 2.88–14.0 and 1.64–2.60-fold drop in NPPh and BP, respectively. The correlation between N, P and K uptake with NPPH and BP was highly positive in all zones. Within Russia in 30, 60, 90, and 120-year-old stands differences in the values of net primary production (NPP, g/m² of nutrition area) reached 5.0, 4.7, 4.6, and 5.2 times, respectively, and net mineral productivity by nitrogen (NMP(N), g/m² of nutrition area) reached 4.0, 4.3, 4.8, and 4.6 times, respectively. The correlation between these two indicators was described as highly positive. The correlation between the amount of nitrogen uptaken by spruce roots and the efficiency of its use in forming a unit of biomass was highly negative in all regions. The center of the Russian Plain and the Middle Volga region were the best regions for the growth of spruce plants, while the Krasnoyarsk and Khabarovsk (north) Krai were the worst.

Keywords: *Picea*, dry weight of stands, mineral nutrition, photosynthesis, net primary production, organism level, ontogenesis, Russia

Acknowledgments: The article was prepared with the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation in accordance with the agreement No. 075-15-2020-905 of November 16, 2020 on providing a grant in the form of subsidies from the federal budget of the Russian Federation. The grant was provided for state support for the creation and development of the World-class Scientific Center “Agrotechnologies for the Future”.

For citation: Lebedev V.M., Lebedev E.V., Sorokopudov V.N., Larionov M.V. Root Nutrition, Photosynthesis, and Net Primary Production in Tree Stands of the Genus *Picea* at the Organism Level Within the Range in Russia. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2023, no. 1, pp. 38–50. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-1-38-50>

Введение

Древостои рода *Picea* занимают значительные площади лесов в мире [28–32, 36], в том числе в европейской и азиатской частях России [22]. Биологическая продуктивность таких древостоев изучалась в основном таксационными методами [1, 4, 11, 16, 24, 35] с затрагиванием преимущественно надземной части, и лишь немногие ученые [3, 14, 15] уделяли внимание морфологическим и эколого-физиологическим сторонам жизнедеятельности корневой системы. Для повышения результативности модельных и прогностических оценок продуктивности лесов необходимы количественные характеристики функционирования листового аппарата и показатели чистой первичной продукции (ЧПП) для каждого лесобразующего вида в разных климатических зонах [17, 21–23, 25, 27, 33, 34]. Современные методы изучения биологической продуктивности лесных фитоценозов не позволяют выходить на уровень организма как целостной системы вследствие крайней сложности решаемой задачи.

С публикацией В.А. Усольцевым [22] таблиц сухих фитомасс древостоев Евразии с фрагментацией на стволы, ветви, хвою и корни появилась возможность провести комплексный эколого-физиологический анализ сухих фитомасс с целью преобразования таксационных табличных данных в количественные показатели функционирования корневой системы, листового аппарата и биологической продуктивности растений на уровне организма в различные возрастные периоды. Для этого необходимо применять экологические, физиологические, агрохимические и балансовые методы исследования, а также знать результаты балансовых опытов с елью [12, 13] и климатические данные мест ее произрастания [6, 8].

Цель работы – путем ретроспективного эколого-физиологического преобразования табличных данных сухих масс ельников, произрастающих от Северо-Запада до Дальнего Востока России, получить на уровне организма количественные физиологические показатели реакции корневой системы и листового аппарата на лесорастительные условия в различные возрастные периоды и выделить зоны с повышенной продуктивностью растений.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования служили табличные данные сухих масс древостоев вида *Picea*, произраставших от Северо-Запада до Дальнего Востока России [6, 8, 22] (табл. 1). Все эколого-физиологические показатели рассчитаны на один организм (дерево средней массы, весовые параметры хвои, стволов, сучьев и корней которого определялись делением их общей фитомассы на количество экземпляров, приходящихся на 1 га в каждом возрастном интервале) [14]. Поверхность хвои устанавливали с учетом высокой стабильности ее геометрических показателей в пределах исследуемой части ареала [2, 19]. Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ, г/м²/день), активную поверхность корней, минеральную по N, P и K (МП, мг/м²/день) и биологическую (БП, г/м²/день) продуктивность рассчитывали за каждый сравниваемый период [10–12, 18] с учетом длительности вегетации (безморозный период) [35], высокой стабильности морфологических показателей поглощающих корней модулярного организма [12, 14, 16, 26] и концентрации минеральных элементов в фитомассе растений одного вида [5, 7, 9, 20]. ЧПП, г/м², определяли расчетным путем как произведение ЧПФ на число безморозных дней и величину листового индекса (отношение поверхности хвои дерева к площади его питания) и относили к площади питания растения. Чистую минеральную продуктивность по N, P и K (ЧМП, г/м² площади питания) рассчитывали умножением МП по элементу на длительность безморозного периода и корневой индекс (отношение поверхности активных корней дерева к площади его питания). Статистическую обработку полученных данных проводили методами корреляционного и регрессионного анализа.

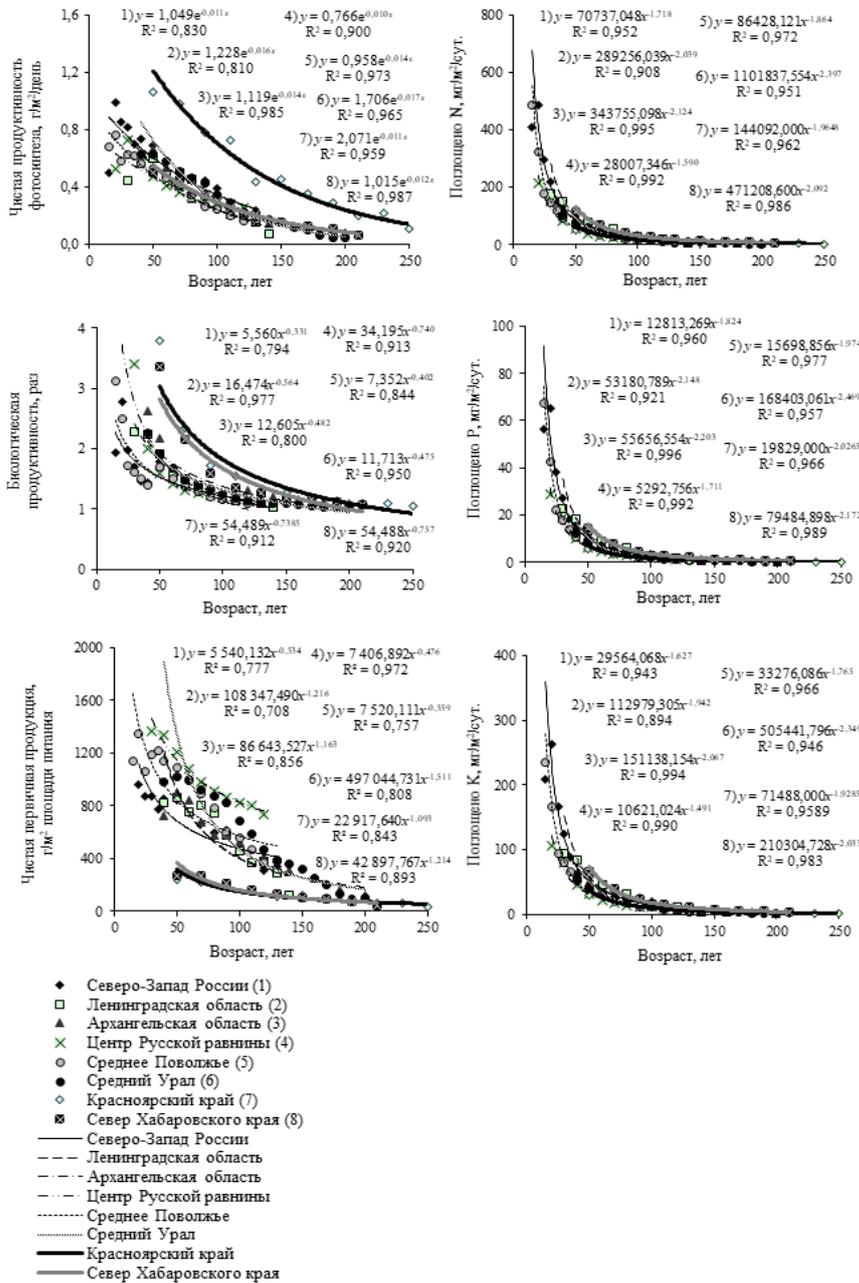
Результаты исследования и их обсуждение

Результаты расчетов показали, что во всех регионах у растений ели за наблюдаемый период онтогенеза снижались ЧПФ, ЧПП и БП в 2,88–14,00; 2,02–5,60 и 1,64–2,60 раза соответственно. Снижалось и поглощение элементов минерального питания: азота (в 14,0–93,7 раза), фосфора (в 18,7–119,9 раза) и калия (в 15,4–134,4 раза). Динамика показателей приведена на рисунке, на котором отражены существенное уменьшение показателей к 80–100 годам и дальнейшее их пологое снижение.

Таблица 1

Исследуемые виды рода *Picea* и характеристика мест их произрастания [6, 8, 22]
 Studied species of the genus *Picea* and characteristics of their habitats [6, 8, 22]

Регион	Вид	Класс бонитета	Продолжительность безморозного периода, сут.	Возраст, лет	Тип почвы	Климат
Северо-Запад РФ	<i>P. abies</i> L.	II	120	10–130	Подзолистые	От морского до умеренно континентального
Ленинградская область		I		30–140		
Архангельская область	<i>Picea abies</i> (L.) Karst. × <i>P. obovata</i> (Ledeb.).	II	130	30–200	Дерново-подзолистые	Умеренно континентальный
Центр Русской равнины	<i>P. abies</i> L.	Ia		10–120		
Среднее Поволжье		I	10–130	Умеренно континентальный		
Средний Урал	<i>P. obovata</i> Ledeb.	II	120	30–200	Подзолистые	Континентальный
Красноярский край				IV	100	30–190
Север Хабаровского края						



Чистая продуктивность фотосинтеза, биологическая продуктивность, чистая первичная продукция и поглощение N, P и K растениями рода *Picea* на уровне организма в онтогенезе

NPPh, BP, NPP and uptake of N, P and K by plants of the genus *Picea* at the organism level in ontogenesis

Связь ЧПП с возрастом характеризовалась высокой отрицательной корреляцией (от $-0,766$ до $-0,872$). Между ЧПП и ЧПФ связь варьировала от средней до высокой положительной (от $0,653$ до $0,995$). Связь ЧПП с БП и поглощением азота была средней и высокой положительной – соответственно от $0,701$ до $0,847$ и от $0,500$ до $0,991$. Характер взаимосвязи ЧПФ и МП, а также отношение

корневого потенциала к фотосинтетическому подробно отражены в работе [14]. Связь МП с ЧПФ и БП во всех регионах была высокой положительной.

Изменение показателей в онтогенезе имело сходные тенденции, однако для каждого региона прослеживалась своя специфика. Поэтому в табл. 2 мы представили данные, установленные в контрастных условиях произрастания в возрастные периоды с интервалом 30 лет: 30, 60, 90 и 120 лет.

В возрасте 30 лет поглощение азота деревьями составило 52–317 мг/м²/сут. Различия в ЧПФ по регионам были 3,1 раза и достигли максимума у ели в условиях Красноярского края и Северо-Запада – 1,41 и 0,82 г/м²/день соответственно. В других регионах показатель колебался от 0,45 до 0,73 г/м²/день. Высокие значения ЧПП наблюдались в центре Русской равнины, Среднем Поволжье, на Среднем Урале и Северо-Западе – 1376, 1177, 923 и 876 г/м² площади питания растений соответственно. Самые низкие – в Красноярском и Хабаровском краях – соответственно 338 и 276 г/м². ЧПП в пределах выбранных регионов различалась в 5 раз. Поглощение азота за вегетацию в расчете на единицу площади питания было максимальным в центре Русской равнины (6,5 г/м²) и в Среднем Поволжье (5,3 г/м²), а минимальным – в Хабаровском крае (1,6 г/м²). Различия по регионам в 4 раза.

Поглощение азота елью в 60-летнем возрасте было на уровне от 39 до 91 мг/м²/сут. Разница по этому показателю составила между регионами 2,5 раза. Пониженные значения ЧПФ находились в интервале от 0,41 до 1,02 г/м²/день, различаясь по регионам в 2,4 раза. Высокое накопление биомассы сохранилось в центре Русской равнины (1087 г/м²), Среднем Поволжье (1008 г/м²) и на Среднем Урале (995 г/м²). Значения ЧПП по регионам различались в 4,7 раза. ЧМП(N) – в 4,3 раза. Последний показатель резко снижался в Красноярском и Хабаровском краях – до 0,9 и 1,3 г/м². Более высокая ЧМП(N) наблюдалась в центре Русской равнины и в Среднем Поволжье – соответственно 3,9 и 3,7 г/м².

При достижении древостоями возраста 90 лет растения поглощали азота от 21 до 41 мг/м²/сут. По сравнению с 60-летним возрастом значения ЧПФ были снижены. Разница между регионами по этому показателю составила 2,9 раза. Высокое накопление биомассы сохранилось на Среднем Урале (805 г/м²) и в центре Русской равнины (860 г/м²). По регионам значения ЧПП различались в 4,6 раза. При этом наблюдались незначительные изменения поглощения азота. Однако в Красноярском и Хабаровском краях показатель резко снизился до 0,6 и 0,8 г/м² соответственно. Поглощение азота растениями ели по регионам различалось в 4,8 раза.

В 120-летних древостоях зафиксировано поглощение азота от 11 до 23 мг/м²/сут. ЧПФ наблюдалась в диапазоне от 0,16 до 0,25 г/м²/день. В условиях Красноярского края, как и в более раннем возрасте, ЧПФ была повышенной (0,58 г/м²/день). Повышенные показатели фотосинтетической активности у растений ели сибирской в Красноярском крае (Прибайкалье) отмечены и в работе Г.Г. Суворовой [30]. Самые большие значения ЧПП обнаружены в центре Русской равнины (728 г/м²) и на Среднем Урале (469 г/м²), а низкие – в Красноярском и Хабаровском краях – соответственно 139 и 152 г/м². Варьирование ЧПП по регионам составило 5,2 раза. Максимальная ЧМП(N) наблюдалась в центре Русской равнины (2,3 г/м²), а минимальная – в Красноярском и Хабаровском краях – соответственно 0,5 и 0,6 г/м². Различия между регионами по количеству поглощенного азота были в 4,6 раза. Лучшими регионами для произрастания растений ели являлись центр Русской равнины и Среднее Поволжье.

Таблица 2

Чистая продуктивность фотосинтеза, поглощение азота, чистая первичная продукция, чистая минеральная продуктивность по азоту и эффективность формирования биомассы на единицу массы поглощенного азота (ЧПП/ЧМП(N)) у ели в пределах российского ареала в возрастах от 30 до 120 лет

NPP_{ph}, uptake of N, NPP, NMP(N) and the efficiency of biomass formation per uptaken nitrogen mass unit (NPP/NMP(N)) in spruce within its Russian range at the age from 30 to 120 years

Регион	30 лет				60 лет				90 лет				120 лет				
	ЧПФ, г/м ² / день	МП (N), мг/м ² / сут.	ЧМП (N)		ЧПФ, г/м ² / день	МП (N), мг/м ² / сут.	ЧМП (N)		ЧПФ, г/м ² / день	МП (N), мг/м ² / сут.	ЧМП (N)		ЧПФ, г/м ² / день	МП (N), мг/м ² / сут.	ЧМП (N)		
			г/м ² площади питания	г/г			г/м ² площади питания	г/г			г/м ² площади питания	г/г			г/м ² площадь- ди питания	г/г	
Северо-Запад РФ	0,82	317	876	3,9	225	72	744	2,7	276	40	621	2,1	296	16	308	1,0	308
Ленинградская область	0,45	176	610	3,2	191	77	753	2,8	269	37	568	2,0	284	19	388	1,2	323
Архангельская область	0,64	121	607	2,2	276	61	840	3,3	255	26	586	2,1	279	14	398	1,4	284
Центр Русской равнины	0,73	152	1376	6,5	212	39	1087	3,9	279	21	860	2,9	297	14	728	2,3	317
Среднее Поволжье	0,62	145	1177	5,3	222	52	1008	3,7	272	21	612	2,0	306	11	374	1,2	312
Средний Урал	0,62	101	923	3,0	308	59	995	3,8	262	30	805	2,8	288	13	469	1,5	313
Красноярский край	1,41	52	338	2,9	117	43	233	0,9	259	22	186	0,6	310	14	139	0,5	278
Север Хабаровского края	0,69	114	276	1,6	173	91	274	1,3	211	41	214	0,8	268	23	152	0,6	253

Связь между величинами ЧПП и ЧМП(N) на 1 м² площади питания растения была на уровне $r = 0,905, 0,995, 0,998$ и $0,996$ для растений в 30, 60, 90 и 120 лет соответственно.

Представленные в табл. 2 количественные показатели ЧПП и ЧМП(N) в расчете на единицу площади питания деревьев позволяют установить эффективность использования поглощенного азота при формировании растениями ели биомассы в разные возрастные периоды. В 30, 60, 90 и 120-летнем возрасте растения ели на 1 г поглощенного азота сформировали от 117 до 308 (среднее – 216), от 211 до 279 (среднее – 260), от 268 до 310 (среднее – 291) и от 253 до 323 г (среднее – 299 г/г) биомассы соответственно. Коэффициент вариации приведенных величин был равен 27,4; 8,3; 4,1; 8,1 %.

На значительное варьирование (27,4 %) эффективности использования поглощенного азота растениями ели при формировании биомассы в 30-летнем возрасте могли повлиять различия в уровне плодородия почвы. В 60, 90 и 120-летних возрастах при снижении во всех регионах плодородия почвы до крайне низкого уровня, варьирование количества сформированной биомассы, приходящейся на 1 г поглощенного азота, резко сократилось. Следовательно, в режиме жесткого снижения азотного питания эффективность его использования при формировании биомассы была повышена. В пределах регионов связь между количеством поглощенного азота корнями ели и эффективностью его использования при формировании биомассы характеризовалась как высокая отрицательная ($r = -0,964$). При снижении поглотительной деятельности корней активизируется неспецифическая адаптивная реакция, направленная на увеличение корневого потенциала к фотосинтетическому для поддержания работы листового аппарата и стабилизации биологической продуктивности растения. Обменные процессы в пределах организма переводятся в режим более эффективного использования азота при формировании биомассы для сохранения гомеостатического равновесия в биологической системе.

Выводы

1. Получены количественные показатели деятельности корневой системы (чистая минеральная продуктивность), листового аппарата (чистая продуктивность фотосинтеза) и чистой первичной продукции в онтогенезе у древостоев ели в возрастном периоде от 10–30 до 120–210 лет в европейской и азиатской частях России. Во всех регионах отмечено снижение поглощения N в 14,9–93,7; P – в 18,7–119,9 и K в 15,4–134,4 раза.

2. Резкое снижение поглощения элементов продолжалось до 50–60 летнего возраста, после чего стабилизировалось на крайне низком уровне. Это приводило к падению чистой продуктивности фотосинтеза и биологической продуктивности в 2,88–14,0 и 1,64–2,60 раза соответственно. Связь минеральной продуктивности с этими показателями во всех регионах была высокой положительной.

3. Связь между величинами чистой первичной продукции и чистой минеральной продуктивности по азоту в 30, 60, 90 и 120-летнем возрасте была на уровне $r = 0,905, 0,995, 0,998$ и $0,996$ соответственно. Лучшими регионами для произрастания растений ели являлись центр Русской равнины и Среднее Поволжье, а худшими – Красноярский край и север Хабаровского края.

4. Полученные ретроспективным эколого-физиологическим методом количественные данные чистой первичной продукции важны для повышения результативности модельных и прогностических оценок карбоновой продуктивности лесных фитоценозов, имеющих важное экологическое и государственное значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бабич Н.А., Мерзленко М.Д., Евдокимов И.В. Фитомасса культур сосны и ели в Европейской части России. Архангельск, 2004. 112 с.

Babich N.A., Merzlenko M.D., Evdokimov I.V. *Phytomass of Pine and Spruce Crops in the European Part of Russia*. Arkhangelsk, ASTU Publ., 2004. 112 p. (In Russ.).

2. Бессчётнов В.П., Лебедев Е.В. Фотосинтез и биологическая продуктивность лесобразующих пород Волго-Вятского региона // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. Н. Новгород: НГСХА, 2002. С. 107–116.

Besschetnov V.P., Lebedev E.V. Photosynthesis and Biological Productivity of Forest-Forming Species of the Volga-Vyatka Region. *Actual Problems of Forestry and Rational Use of Resources of the Nizhny Novgorod Region*. Nizhny Novgorod, NNSAA Publ., 2002, pp. 107–116. (In Russ.).

3. Блинов И.К., Асютин П.Ф. Закономерности пространственного распределения корневых систем ели и сосны в высокопродуктивных хвойных лесах БССР // Лесоведение и лесное хозяйство. Минск: Высш. шк. 1983. Вып. 18. С. 11–17.

Blintsov I.K., Asyutin P.F. Patterns of Spatial Distribution of Spruce and Pine Root Systems in Highly Productive Coniferous Forests of the BSSR. *Lesovedeniye i lesnoye khozyaystvo*, 1983, iss. 18, pp. 11–17. (In Russ.).

4. Вараксин Г.С., Поляков В.И., Люминарская М.А. Биологическая продуктивность еловых культур в Средней Сибири // Лесная таксация и лесоустройство. 2006. № 1(36). С. 24–28.

Varaksin G.S., Polyakov V.I., Lyuminarskaya M.A. Biological Productivity of Spruce Crops in Central Siberia. *Lesnaya taksatsiya i lesoustroystvo*, 2006, no. 1(36), pp. 24–28. (In Russ.).

5. Вахмистров Д.Б., Воронцов В.А. Избирательная способность растений не направлена на обеспечение их максимального роста // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 3. С. 404–412.

Vakhmistrov D.B., Vorontsov V.A. Plant Selectivity is not Aimed at Maximizing Plant Growth. *Fiziologiya rastenij = Russian Journal of Plant Physiology*, 1997, vol. 44, no. 3, pp. 404–412. (In Russ.).

6. Географический энциклопедический словарь: Географические названия. М.: Сов. энцикл., 1983. 528 с.

Geographical Encyclopedic Dictionary: Geographical Names. Moscow, Sovetskaya entsiklopediya Publ., 1983. 528 p. (In Russ.).

7. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Транспорт, распределение и потребление ¹⁴C-ассимилятов у сосны и ели в северотаежных фитоценозах при различном световом и азотном питании // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020. № 4. С. 77–94.

Konovалov V.N., Zarubina L.V. Transport, Distribution and Consumption of Pine and Spruce ¹⁴C-Assimilates in Northern Phytocenoses Under Different Illumination and Nitrogen Nutrition. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2020, no. 4, pp. 77–94. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-4-77-94>

8. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.

Kurnaev S.F. *Plant Zoning of the USSR*. Moscow, Nauka Publ., 1973. 203 p. (In Russ.).

9. Лавриченко В.М. Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое понятие // Вестн. с.-х. науки. 1971. № 7. С. 129–134.

Lavrichenko V.M. The Ratio of Nutrients in Plants as a Species Genotypic Concept. *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*, 1971, no. 7, pp. 129–134. (In Russ.).

10. 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., 25–26 марта 1998 г. Мичуринск: МГСХА, 1998. Т. 2. С. 39–42.

Lebedev V.M. Determination of the Active Surface and Mineral Productivity of the Root System of Fruit and Berry Crops. *Methods of Research and Variation Statistics in Scientific Fruit Growing: Proceedings of the International Scientific Practical Conference, Michurinsk, March 25–26 1998*. Vol. 2. Michurinsk, MSAА Publ., 1998, pp. 39–42. (In Russ.).

11. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Сравнительное определение продуктивности лесных пород // Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования: VII Междунар. симп., 24–27 мая 2006 г. Белгород: Политерра, 2006. Т. 1. С. 213–216.

Lebedev V.M., Lebedev E.V. Comparative Determination of the Forest Species Productivity. *Unconventional and Rare Plants, Natural Compounds and Prospects for Their Use: Proceedings of the International Symposium*. Belgorod, Politerra Publ., 2006, vol. 1, pp. 213–216. (In Russ.).

12. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесобразующих пород Волго-Вятского региона // Агрехимия. 2011. № 4. С. 38–44.

Lebedev V.M., Lebedev E.V. Morphological, Functional, and Physiological Features of Active Roots of Forest-Forming Species in the Volga-Vyatka Region. *Agrohimia = Agricultural Chemistry*, 2011, no. 4, pp. 38–44. (In Russ.).

13. Лебедев Е.В. Влияние густоты насаждения на минеральное питание и биологическую продуктивность ели европейской в ее онтогенезе // Изв. Оренбург. ГАУ. 2012. № 6(38). С. 34–38.

Lebedev E.V. Influence of Tree Stand Density on Mineral Nutrition and Biological Productivity of Norway Spruce in Its Ontogenesis. *Izvestia Orenburg State Agrarian University*, 2012, no. 6(38), pp. 34–38. (In Russ.).

14. Лебедев Е.В. Биологическая продуктивность и минеральное питание ели европейской в онтогенезе в условиях Северной Европы // Изв. СПбЛТА. 2012. Вып. 199. С. 4–13.

Lebedev E.V. Biological Productivity and Mineral Nutrition of Spruce in the Ontogeny in Northern Europe. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehnicheskoj Akademii*, 2012, iss. 199, pp. 4–13. (In Russ.).

15. Мерзленко М.Д., Шестакова Е.Ю. Биологическая продуктивность искусственных молодняков ели // Науч. тр. МГУЛ. 1992. Вып. 257. С. 38–45.

Merzlenko M.D., Shestakova E.Yu. Biological Productivity of Artificial Spruce Young Stands. *Nauchnyye trudy MGUL*, 1992, iss. 257, pp. 38–45. (In Russ.).

16. Муромцев И.А. Активная часть корневой системы плодовых растений. М.: Колос, 1969. 247 с.

Muromtsev I.A. *The Active Part of the Root System of Fruit Plants*. Moscow, Kolos Publ., 1969. 247 p. (In Russ.).

17. Наквасина Е.Н., Демина Н.А. Экологическая стабильность географических рас ели обыкновенной // Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2014. № 2. С. 61–70.

Nakvasina E.N., Demina N.A. Ecological Stability of Geographical Races of Spruce. *Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Series "Natural Sciences"*, 2014, no. 2, pp. 61–70. (In Russ.).

18. Ничипорович А.А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // Тр. ИФР АН СССР. 1955. Т. 10. С. 210–249.

Nichiporovich A.A. On the Methods of Recording and Studying Photosynthesis as a Yield Factor. *Trudy Instituta Fiziologii Rasteniy AN SSSR*, 1955, vol. 10, pp. 210–249. (In Russ.).

19. Потемкин О.Н., Рудиковский А.В., Потемкина О.В. Полиморфизм морфологических характеристик елей подрода *Picea* (*Pinaceae*) в восточных районах обитания // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 2(10). С. 19–26.

Potemkin O.N., Rudikovskiy A.V., Potemkina O.V. Polymorphism of Morphological Characteristics of the Subgenus *Picea* (*Pinaceae*) in the Eastern Regions of Habitation. *Flora and Vegetation of Asian Russia*, 2012, no. 2(10), pp. 19–26. (In Russ.).

20. 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.

Pridacha V.B. *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. (In Russ.).

21. Суворова Г.Г., Щербатюк Л.С., Янькова Л.С., Копытова Л.Д. Максимальная интенсивность фотосинтеза ели сибирской и лиственницы сибирской в Прибайкалье // Лесоведение. 2003. № 6. С. 58–65.

Suvorova G.G., Shcherbatyuk A.S., Yan'kova L.S., Kopytova L.D. Maximal Photosynthesis Intensity in Siberian Spruce and Siberian Larch in Near-Baikal Region. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*, 2003, no. 6, pp. 58–65. (In Russ.).

22. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 763 с.

Usol'tsev V.A. *Phytomass of Northern Eurasia Forests: Standards and Elements of Geography*. Yekaterinburg, UB RAS Publ., 2002. 763 p. (In Russ.).

23. Феклистов П.А., Филиппов Б.Ю., Болотов И.Н., Кононов О.Д., Торбик Д.Н. Экотонные зоны в лесных экосистемах северной тайги // Вестн. Помор. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2011. № 4. С. 102–105.

Feklistov P.A., Filippov B.Yu., Bolotov I.N., Kononov O.D., Torbik D.N. Transitive Zones in Wood Ecosystems of Northern Taiga. *Vestnik Pomorskogo universiteta of Series "Natural and Exact Sciences"*, 2011, no. 4, pp. 102–105. (In Russ.).

24. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Семёнов С.М. Модельный анализ широтного распределения продуктивности лесных пород России // Лесоведение. 2010. № 2. С. 36–45.

Tsel'niker Yu. L., Korzukhin M.L., Semenov S.M. Model Analysis of Latitudinal Distribution of Forest Species in Russia. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*, 2010, no. 2, pp. 36–45. (In Russ.).

25. Шаньгина Н.П., Феклистов П.А. Индекс поверхности хвои подроста ели под материнским пологом // Экологические проблемы Арктики и северных территорий: межвуз. сб. науч. тр. / отв. ред. П.А. Феклистов. Вып. 14. Архангельск: С(А)ФУ, 2011. С. 33–37.

Shan'gina N.P., Feklistov P.A. Needle Surface Area Index of Spruce Undergrowth Under Maternal Canopy. *Environmental Problems of the Arctic and Northern Territories: Interuniversity Collection of Academic Papers*. Ed. by P.A. Feklistov. Iss. 14. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2011, pp. 33–37. (In Russ.).

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

27. Dymond C.C., Neilson E.T., Stinson G., Porter K., MacLean D.A., Gray D.R., Campagna M., Kurz W.A. Future Spruce Budworm Outbreak May Create a Carbon Source in Eastern Canadian Forests. *Ecosystems*, 2010, vol. 13, pp. 917–931. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9364-z>

28. Garcia O. A Parsimonious Dynamic Stand Model for Interior Spruce in British Columbia. *Forest Science*, 2011, vol. 57, iss. 4, pp. 265–280. <https://doi.org/10.1093/forestscience/57.4.265>
29. Hlásny T., Barka I., Roessiger J., Kulla L., Trombik J., Sarvašová Z., Bucha T., Kovalčík M., Čihák T. Conversion of Norway Spruce Forests in the Face of Climate Change: A Case Study in Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 2017, vol. 136, iss. 5-6, pp. 1013–1028. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1028-5>
30. Houle D., Richard P.J.H., Ndzangou S.O., Richer-Laflièche M. Compositional Vegetation Changes and Increased Red Spruce Abundance During the Little Ice Age in a Sugar Maple Forest of North-Eastern North America. *Plant Ecology*, 2012, vol. 213, iss. 6, pp. 1027–1035. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0062-0>
31. Kozak I., Chłódek D., Zawadzki A., Kozak H., Potaczała G. Symulacja przebudowy drzewostanów świerkowych W Bieszczadach za pomocą modelu FORKOME = Conversion Simulation of Spruce Stands in the Bieszczady Mountains with the Aid of FORKOME Model. *Leśne Prace Badawcze*, 2007, no. 2, pp. 7–26. (In Pol.).
32. Mund M., Kummetz E., Hein M., Bauer G.A., Schulze E.-D. Growth and Carbon Stocks of a Spruce Forest Chronosequence in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2002, vol. 171, iss. 3, pp. 275–296. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00788-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00788-5)
33. O’Connell K.E.B., Gower S.T., Norman J.M. Comparison of Net Primary Production and Light-Use Dynamics of Two Boreal Black Spruce Forest Communities. *Ecosystems*, 2003, vol. 6, pp. 236–247. <https://doi.org/10.1007/PL00021510>
34. Pretzsch H., Dieler J., Seifert T., Rötzer T. Climate Effects on Productivity and Resource-Use Efficiency of Norway Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European Beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in Stands with Different Spatial Mixing Patterns. *Trees*, 2012, vol. 26, pp. 1343–1360. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0710-y>
35. Suvorova G.G., Oskorbina M.V., Kopytova L.D., Yan’kova L.S., Popova E.V. Seasonal Changes in Photosynthetic Activity and Chlorophylls in the Scots Pine and Siberian Spruce with Optimal or Insufficient Moistening. *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, vol. 4, iss. 6, pp. 626–633. <https://doi.org/10.1134/S1995425511060105>
36. Tange T. Emulating Natural Disturbances: The Role of Silviculture in Creating Even-Aged and Complex Structures in the Black Spruce Boreal Forest of Eastern North America. *Journal of Forest Research*, 2010, vol. 15, iss. 1, p. 81. <https://doi.org/10.1007/s10310-009-0178-9>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors’ Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article