

Научная статья

УДК 631.811:581.131:582.47

DOI: 10.37482/0536-1036-2024-4-81-91

Фотосинтез, минеральное питание и продуктивность лиственных и хвойных видов дендрофлоры центральной части Русской равнины

В.М. Лебедев, *д-р с.-х. наук, проф.*; *ResearcherID*: [M-8699-2019](https://orcid.org/0000-0003-3316-854X),

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

Е.В. Лебедев[✉], *д-р с.-х. наук, доц.*; *ResearcherID*: [G-9445-2019](https://orcid.org/0000-0002-5824-6981),

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

Нижегородский государственный агротехнологический университет, просп. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия, 603107; proximus39@mail.ru, proximus77@mail.ru[✉]

Поступила в редакцию 20.05.22 / Одобрена после рецензирования 19.09.22 / Принята к печати 21.09.22

Аннотация. Выполнено эколого-физиологическое ретроспективное преобразование данных таблиц сухих масс, полученных В.А. Усольцевым, для 7 хвойных и лиственных видов (*Larix sukaczewii*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula alba*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* и *Fraxinus excelsior*) центральной части Русской равнины. В возрастном интервале от 5–20 до 80–200 лет на уровне организма определены показатели чистой продуктивности фотосинтеза, чистой минеральной продуктивности, чистой первичной продукции, депонирования углерода, эмиссии свободного кислорода и биологической продуктивности. При установлении указанных параметров растения рассматривались с позиций экологии и строения модулярного организма. Расчет чистой минеральной продуктивности выполнен по И.А. Муромцеву и В.М. Лебедеву, а чистой продуктивности фотосинтеза – по А.А. Ничипоровичу. Зафиксировано снижение всех физиологических показателей с возрастом при одновременном росте отношения корневого потенциала к фотосинтетическому (как адаптивная реакция на снижение доступности элементов питания). У всех видов при достижении возраста 20–30 лет выявлено резкое снижение поглотительной деятельности корней, которая к 50–60-летнему возрасту стабилизировалась на крайне низком уровне. Связь перечисленных показателей растений с их возрастом для исследуемых видов была отрицательной, а связь минеральной продуктивности с биологической характеризовалась как высокая положительная. В сравнимые возрастные периоды (30, 60 и 90 лет) исследуемые виды различались по поглощению азота корневой системой в 21,7–28,0 раза, по чистой продуктивности фотосинтеза – в 4,4–7,0 раза, по чистой первичной продукции – в 1,8–6,2 раза, по поглощению азота – в 3,2–6,1 раза, по депонированию углерода и эмиссии свободного кислорода – в 1,8–6,2 раза и по массе целого растения – в 2,4–3,9 раза. По накопленной сухой массе древесные виды в 90-летнем возрасте располагались в такой последовательности по убыванию: дуб, ель, лиственница, сосна, липа, ясень, береза.

Ключевые слова: лесообразующие виды, фотосинтез, минеральная продуктивность, чистая первичная продукция, депонирование углерода, эмиссия свободного кислорода, онтогенез, центр Русской равнины

Для цитирования: Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Фотосинтез, минеральное питание и продуктивность лиственных и хвойных видов дендрофлоры центральной части Русской равнины // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 4. С. 81–91. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-4-81-91>

Original article

Photosynthesis, Mineral Nutrition and Productivity of Deciduous and Coniferous Dendroflora Species in the Central Part of the Russian Plain

Valentin M. Lebedev, 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. Lebedev[✉], Doctor of Agriculture, Assoc. Prof.; ResearcherID: [G-9445-2019](https://orcid.org/0000-0002-5824-6981)

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

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

Received on May 20, 2022 / Approved after reviewing on September 19, 2022 / Accepted on September 21, 2022

Abstract. An ecological and physiological retrospective transformation of the data from the dry mass tables obtained by V.A. Usoltsev has been carried out for 7 coniferous and deciduous species (*Larix sukaczewii*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula alba*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* and *Fraxinus excelsior*) in the central part of the Russian Plain. In the age range from 5–20 to 80–200 years, the indicators of net photosynthetic productivity, net mineral productivity, net primary production, carbon sequestration, free oxygen emission and biological productivity have been determined at the organism level. When establishing these parameters, plants have been considered from the standpoint of ecology and the structure of a modular organism. The calculation of net mineral productivity has been carried out according to I.A. Muromtsev and V.M. Lebedev, and the net productivity of photosynthesis has been calculated according to A.A. Nichiporovich. A decrease in all physiological parameters with age has been recorded at a simultaneous increase in the ratio of root to photosynthetic potential (as an adaptive response to a decrease in the availability of nutrients). In all species, upon reaching the age of 20–30 years, a sharp decrease in the absorption activity of the roots has been revealed, which has stabilized at an extremely low level by the age of 50–60 years. The relationship between the listed plant indicators and their age for the studied species has been negative, and the relationship between mineral and biological productivity has been characterized as highly positive. In comparable age periods (30, 60 and 90 years), the studied species differed in nitrogen absorption by the root system by 21.7–28.0 times, in net photosynthetic productivity – by 4.4–7.0 times, in the value of net primary production – by 1.8–6.2 times, in nitrogen absorption – by 3.2–6.1 times, in carbon sequestration and free oxygen emission – by 1.8–6.2 times, and in the mass of the whole plant – by 2.4–3.9 times. According to the accumulated dry mass, tree species at 90 years of age have been arranged in the following descending order: oak, spruce, larch, pine, linden, ash and birch.

Keywords: forest-forming species, photosynthesis, mineral productivity, net primary production, carbon sequestration, free oxygen emission, ontogeny, center of the Russian Plain



For citation: Lebedev V.M., Lebedev E.V. Photosynthesis, Mineral Nutrition and Productivity of Deciduous and Coniferous Dendroflora Species in the Central Part of the Russian Plain. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2024, no. 4, pp. 81–91. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-4-81-91>

Введение

Рассмотрение вопросов изучения и повышения продуктивности лесных насаждений совместно с вопросами депонирования ими углерода и эмиссии кислорода актуально для России, имеющей обширный бореальный пояс [24, 26]. Потенциал биосферной роли лесных фитоценозов и их способность к депонированию углерода могут быть определены путем математического моделирования [14, 16, 17, 19–22]. Получение объективных прогностических результатов биологической продуктивности лесных насаждений возможно только с учетом количественных показателей работы фотосинтетического аппарата и поглотительной деятельности корневых систем растений в разных условиях произрастания. Тем не менее современный методический инструментарий исследования биологической продуктивности почти не рассчитан для работы на уровне организма, что объясняется сложностью древесных форм, имеющих значительную массу и развитую глубокую корневую систему, как объектов исследования. Однако накопление сведений о закономерностях распределения компонентов биомассы древесных видов в различных регионах [15] позволило использовать для эколого-физиологического преобразования числовых значений сухих масс растений предложенные нами балансовые методы получения количественных физиологических данных реакции корневой системы и листового аппарата на комплекс условий произрастания на уровне организма в течение онтогенеза, а также показатели наших модельных опытов и информацию о почвенно-климатических условиях мест произрастания изучаемых древесных видов [3, 5, 8–10].

Цель работы – получить количественные показатели работы корневой системы, листового аппарата лиственных и хвойных видов и определить характер взаимосвязи этих показателей при продуцировании фитомассы в насаждениях центра Русской равнины в процессе онтогенеза путем эколого-физиологического преобразования таблиц фитомасс древостоев.

Объекты и методы исследования

Данные таблиц сухих масс изучаемых древесных видов для древостоев разных возрастов, приведенные для 1 га [15], трансформировали в показатели для условного растения средней массы, определяли площади листового аппарата и данные чистой продуктивности фотосинтеза – ЧПФ, г/(м²·день) [1, 11, 13]. Депонирование углерода (ДУ) и эмиссию свободного кислорода рассчитывали по [2, 4]. За вегетацию принят безморозный период, т. к. отрицательные температуры негативно влияют на фотосинтетический аппарат [23, 25].

Комплексный анализ табличных показателей фитомасс проведен для искусственных насаждений лиственницы (*Larix sukaczewii* Ledeb), ели (*Picea abies* L.), сосны (*Pinus sylvestris* L.), березы (*Betula alba* Roth.), дуба (*Quercus robur* L.), липы (*Tilia cordata* L.) и ясеня (*Fraxinus excelsior* L.), произрастающих в ус-

ловиях Русской равнины [15] (табл. 1). Длительность безморозного периода для всех изучаемых насаждений составила 140 дн., класс бонитета изменялся от I до Ib.

Таблица 1

Характеристика древостоев лесообразующих пород центра Русской равнины
The characteristics of forest stands of forest-forming species in the center
of the Russian Plain

Насаждения	Возрастной период, лет	Тип почвы
Сомкнутые культуры лиственницы	От 15 до 120	Чернозем
Сомкнутые культуры ели	От 10 до 120	Серая лесная
Сомкнутые сосняки	От 10 до 140	Дерново-подзолистая
Культуры березы	От 5 до 100	Чернозем
Нормальные древостои семенного дуба	От 20 до 160	Серая лесная
Семенные насаждения липы	От 20 до 200	Чернозем
Культуры ясеня	От 20 до 80	

Активную поверхность корневой системы и ее минеральную продуктивность (МП) определяли по методикам И.А. Муромцева и В.М. Лебедева, а также нашим разработкам [6, 8, 11, 12, 18]. Биологическую продуктивность (БП) устанавливали как показатель, отражающий темп прироста сухой фитомассы за возрастной интервал [7]. Чистую минеральную продуктивность по азоту – ЧМП(N) – по отношению к единице площади питания растения. Полученные количественные данные подвергали корреляционному и регрессионному анализу.

Результаты исследования и их обсуждение

Анализом, произведенным нами ранее, было установлено, что у всех видов в диапазоне возрастов от 5–20 и до 80–200 лет наблюдалось снижение ЧПФ, БП, а также ДУ с возрастом в 2,4–5,8; 1,5–3,6 и 1,8–9,8 раза соответственно [11], корреляция этих показателей с возрастом у всех исследуемых видов была отрицательной. У каждого древесного вида ЧПФ, БП и ДУ падали к возрасту 30–40 лет, после чего оставались практически стабильными с тенденцией к снижению. Одновременно поглощение азота, фосфора и калия падало до 55,8; 45,0 и 48,2 раза соответственно. При этом у всех видов наблюдалась высокая обратная корреляция МП с возрастом по 3 элементам питания – N, P, K. Необходимо отметить, что снижение МП у всех исследуемых видов проявлялось раньше на 10–20 лет, чем уменьшение ЧПФ и БП. Таким образом, наиболее ранним индикатором падения БП являлась МП, т. е. на прогрессирующее истощение растущим древостоем минерального питания в почве растения реагировали интенсификацией роста корневой системы, в результате чего наблюдалось увеличение поверхности поглощающих корней относительно площади листьев (поверхности хвои). Это выразилось в повышении отношения корневого потенциала (КП) к фотосинтетическому (ФП) с возрастом в 1,55–13,58 раза. При этом между МП и ЧПФ, а также между МП(N, P, K) и БП наблюдались средняя и высокая положительные корреляции соответственно [11].

В табл. 2 приведены уравнения регрессии и коэффициенты достоверности аппроксимации для связей с возрастом ЧПФ, БП, КП/ФП и МП(N). Коэффициенты достоверности аппроксимации для полученных уравнений, кроме уравнения для связи ЧПФ с возрастом по березе, высокие. Степенные уравнения почти всегда показывали высокую достоверность аппроксимации, за исключением уравнений, описывающих связь с возрастом отношения КП/ФП для сосны, березы и дуба. Показано, что БП растений снижалась с возрастом не так интенсивно, как ЧПФ и БП. У всех древесных видов наблюдалась высокая положительная корреляция отношения КП/ФП с возрастом. Связь отношения КП/ФП с показателями МП(N), ЧПФ и БП, наоборот, была высокой отрицательной. Показатели листового и корневого индексов у изучаемых древесных видов с возрастом варьировали от 1,4 до 3,4 и от 1,4 до 25,5 раза соответственно, причем корневой индекс рос независимо от возраста, что говорит об устойчивости механизма адаптации растений к постепенному истощению элементов питания в почве.

Сравнительные количественные показатели реакции изучаемых видов на условия произрастания в 30, 60 и 90 лет представлены в табл. 3.

В возрасте 30 лет ЧПФ была максимальной у лиственных видов. У всех изучаемых видов она варьировала на уровне 4,4 раза. Высокая поглотительная деятельность корней была выявлена у дуба и ели, а все изучаемые виды по данному показателю различались между собой в 21,5 раза. Повышенные значения чистой первичной продукции (ЧПП) за безморозный период установлены у дуба (2030 г/м²), липы (1771 г/м²) и сосны (1583 г/м²), а минимальное – у ясеня (1128 г/м²). У березы, лиственницы и ели ЧПП равнялась соответственно 1361, 1372 и 1421 г/м². Различия между видами по этому показателю составили 1,8 раза. Самая высокая ЧМП(N) отмечена у ели, дуба, ясеня и сосны – соответственно 7,0; 6,7; 6,6 и 6,1 г/м². У березы и липы этот показатель находился на уровне 4,1 и 4,8 г/м² соответственно, а самый низкий отмечен у лиственницы – 2,2 г/м². По ЧМП(N) на единицу площади питания виды различались в 3,2 раза. При формировании ЧПП за безморозный период в процессе фотосинтеза на единицу площади питания поглощено от 564 (ясень) до 1015 (дуб) г/м² углерода и выделено свободного кислорода от 1500 (ясень) до 2700 (дуб) г/м². Разница по этим показателям у видов составляла 1,8 раза. Наибольшие значения приведенных показателей были у дуба и липы (1015 и 886 г/м²; 2700 и 2355 г/м² соответственно).

В возрасте 60 лет ЧПФ у изучаемых видов сильно снижалась, а различия между ними составили 5,0 раза. Изменения поглотительной деятельности корневых систем древесных видов протекали аналогично ЧПФ с различиями до 30,2 раза. Снижение фотосинтетической активности и МП видов сказалось и на продуцировании фитомассы, а значит, на ЧПП. Повышенные количества накопленной биомассы отмечены у дуба (1820 г/м²) и сосны (1330 г/м²). Резкое снижение ЧПП было у березы (676 г/м²). У ясеня, лиственницы, ели и липы этот показатель зафиксирован в диапазоне от 966 до 1147 г/м². Разница по ЧПП между видами составила 2,7 раза. У всех видов с возрастом ЧМП(N) снижалась. Этот показатель был значительным у ели, сосны, дуба и ясеня (от 4,3 до 5,4 г/м²), а у лиственницы, березы и липы находился на уровне 1,5, 1,8 и 3,1 г/м² соответственно. Различия по ЧМП(N) между видами составили 3,5 раза. При формировании ЧПП древесные виды депонировали от 338 (береза) до 910 (дуб) г/м² углерода и выделили от 899 (береза) до 2421 (дуб) г/м² свободного кислорода. Разница по этим показателям у видов составляла 2,7 раза.

Таблица 2

Результаты регрессионного анализа связей основных эколого-физиологических показателей лесообразующих пород центра Русской равнины с возрастом

The results of a regression analysis of the relationship between the main ecological and physiological indicators of forest-forming species in the center of the Russian Plain with age

Древесная порода	Показатель	Уравнение регрессии с коэффициентом достоверности аппроксимации (R^2)	Древесная порода	Показатель	Уравнение регрессии с коэффициентом достоверности аппроксимации (R^2)
Лиственница	ЧПФ, г/(м ² ·день)	$y = 404,404x^{-0,478}$; $R^2 = 0,948$	Дуб	ЧПФ, г/(м ² ·день)	$y = 1173,868x^{-0,703}$; $R^2 = 0,992$
	БП, раз	$y = 194,524x^{-0,273}$; $R^2 = 0,873$		БП, раз	$y = 891,617x^{-0,848}$; $R^2 = 0,893$
	КП/ФП	$y = 4,134x^{0,665}$; $R^2 = 1,000$		КП/ФП	$y = 47,757\ln(x) - 130,811$; $R^2 = 0,988$
Ель	МП(Н), мг/(м ² ·сут)	$y = 3468,063x^{-1,198}$; $R^2 = 0,991$	Липа	МП(Н), мг/(м ² ·сут)	$y = 13347,227x^{-1,628}$; $R^2 = 0,999$
	ЧПФ, г/(м ² ·день)	$y = 500,669x^{-0,542}$; $R^2 = 0,838$		ЧПФ, г/(м ² ·день)	$y = 3127,975x^{-0,966}$; $R^2 = 0,893$
	БП, раз	$y = 844,100x^{-0,740}$; $R^2 = 0,913$		БП, раз	$y = 524,109x^{-0,613}$; $R^2 = 0,816$
Сосна	КП/ФП	$y = 2,565x^{0,780}$; $R^2 = 0,985$	Ясень	КП/ФП	$y = 30,178x^{0,208}$; $R^2 = 0,875$
	МП(Н), мг/(м ² ·сут)	$y = 13014,456x^{-1,590}$; $R^2 = 0,992$		МП(Н), мг/(м ² ·сут)	$y = 9487,552x^{-1,273}$; $R^2 = 0,919$
	ЧПФ, г/(м ² ·день)	$y = 533,504x^{-0,490}$; $R^2 = 0,824$		ЧПФ, г/(м ² ·день)	$y = 6170,121x^{-1,202}$; $R^2 = 0,919$
Береза	БП, раз	$y = 891,617x^{-0,848}$; $R^2 = 0,893$		БП, раз	$y = 589,557x^{-0,558}$; $R^2 = 0,977$
	КП/ФП	$y = 47,757\ln(x) - 130,811$; $R^2 = 0,988$		КП/ФП	$y = 11,628x^{0,504}$; $R^2 = 0,959$
	МП(Н), мг/(м ² ·сут)	$y = 13347,227x^{-1,628}$; $R^2 = 0,999$		МП(Н), мг/(м ² ·сут)	$y = 29623,204x^{-1,706}$; $R^2 = 0,977$
Береза	ЧПФ, г/(м ² ·день)	$y = 1265,763x^{-0,940}$; $R^2 = 0,572$			
	БП, раз	$y = 250,388x^{-0,453}$; $R^2 = 0,941$			
	КП/ФП	$y = -0,024x^2 + 3,192x + 0,340$; $R^2 = 0,932$			
	МП(Н), мг/(м ² ·сут)	$y = 6060,739x^{-1,637}$; $R^2 = 0,938$			

Таблица 3
 Расчетные эколого-физиологические показатели лесобразующих пород центра Русской равнины в зависимости от возраста

The estimated ecological and physiological indicators of the forest-forming species in the center of the Russian Plain depending on their age

Древесная порода	Возраст 30 лет					Возраст 60 лет					Возраст 90 лет				
	ЧПП, г/м ²	ДУ, г/м ²	Эмиссия O ₂ , г/м ²	ЧМП(Н), г/м ²	ЧПП/ ЧМП(Н), г/г	ЧПП, г/м ²	ДУ, г/м ²	Эмиссия O ₂ , г/м ²	ЧМП(Н), г/м ²	ЧПП/ ЧМП(Н), г/г	ЧПП, г/м ²	ДУ, г/м ²	Эмиссия O ₂ , г/м ²	ЧМП(Н), г/м ²	ЧПП/ ЧМП(Н), г/г
Лиственница	1372	686	1824	2,2	624	1039	520	1382	1,5	693	983	492	1307	1,4	702
Ель	1421	711	1890	7,0	203	1142	571	1519	4,3	299	941	471	1252	2,7	348
Сосна	1583	792	2105	6,1	260	1330	665	1769	4,4	302	1053	527	1400	2,9	363
Береза	1361	681	1810	4,1	332	676	338	899	1,8	376	218	109	290	0,6	382
Дуб	2030	1015	2700	6,7	303	1820	910	2421	5,3	343	1352	676	1798	3,9	347
Липа	1771	886	2355	4,8	369	1147	574	1526	3,1	370	784	392	1043	2,1	373
Ясень	1128	564	1500	6,6	171	966	483	1285	5,4	179	706*	353*	939*	4,0*	177*

* Данные приведены для 80-летнего возраста.

В 90-летнем возрасте ЧПФ у всех исследуемых видов резко понизилась до 0,2–1,4 г/(м²·день) и была минимальной у березы и ели, различаясь между всеми видами в 7,0 раза. Поглощение азота у большинства видов также резко упало – до 4–14 мг/(м²·сут), за исключением дуба – 95 мг/(м²·сут). Варьирование между исследуемыми видами по данному показателю достигло 23,7 раза. Резкое снижение накопления биомассы отмечено у березы (218 г/м²). Самое большое значение ЧПП сохранилось у дуба (1352 г/м²). У хвойных видов показатель был на уровне 983, 941 и 1053 г/м² соответственно у лиственницы, ели и сосны; у ясеня и липы – 706 и 784 г/м² соответственно. Различия между видами по накоплению ЧПП составляли 6,2 раза. Различия по накоплению ЧМП(N) были 6,1 раза. Самые большие показатели зафиксированы у дуба и ясеня – соответственно 3,9 и 4,0 г/м². У остальных видов он находился на уровне от 0,7 до 2,9 г/м². В 90-летнем возрасте при формировании ЧПП у изучаемых видов ДУ и выделение свободного кислорода варьировали от 109 до 676 и от 290 до 1798 г/м² соответственно с разницей между видами 6,2 раза.

Приведенные в табл. 3 количественные показатели ЧПП и ЧМП(N) для древостоев различных возрастов позволили определить эффективность использования поглощенного азота растениями при формировании биомассы. Установлено, что процесс протекал с различной интенсивностью у разных видов. Так, у лиственницы на 1 г поглощенного азота было сформировано 624, 693 и 702 г биомассы в 30, 60 и 90-летнем возрасте соответственно, а у ясеня – 171, 179 и 177 г соответственно, что ниже в 3,6; 3,9 и 4,0 раза, чем у лиственницы. Различия количественных показателей формирования биомассы в расчете на единицу массы азота у других видов были менее значительными. В то же время у всех видов четко наблюдалось увеличение формирования биомассы, приходящейся на 1 г поглощенного азота, при снижении ЧМП(N) с возрастом растений. Коэффициенты корреляции между количеством сформированной биомассы на 1 г поглощенного азота и ЧМП(N) с возрастом у лиственницы, ели и сосны были на уровне –1,00, –0,945 и –0,990 соответственно, а у березы, дуба, липы и ясеня равнялись –0,978, –0,904, –0,909 и –0,689 соответственно.

Выводы

1. На уровне организма рассмотрены количественные данные работы корневой системы, фотосинтетического аппарата, показатели депонирования углерода, эмиссии кислорода и биологической продуктивности у 7 лиственных и хвойных древесных видов в возрастном интервале от 5–20 до 80–200 лет в условиях центральной части Русской равнины.

2. У всех видов при достижении возраста 20–30 лет выявлено резкое снижение поглотительной деятельности корней, которая к 50–60-летнему возрасту стабилизировалась на крайне низком уровне. Связь минеральной продуктивности у всех видов с возрастом была отрицательной.

3. Чистая продуктивность фотосинтеза и биологическая продуктивность у всех видов снизились к 30–40 годам соответственно в 2,4–5,8 и в 1,5–3,6 раза. Корреляция чистой продуктивности фотосинтеза и биологической продуктивности с возрастом у всех исследуемых видов была отрицательной, а у минеральной продуктивности и биологической – высокой положительной.

4. Изучаемые в пределах центра Русской равнины древесные виды в интервале возрастов 30–90 лет различались: по поглощению азота – в 21,7–28,0 раза; чистой продуктивности фотосинтеза – в 4,4–7,0 раза; чистой первичной продукции – в 1,8–6,2 раза; поглощению азота – в 3,2–6,1 раза; массе целого растения – в 2,4–3,9 раза; депонированию углерода и выделению свободного кислорода – в 1,8–6,2 раза. По накопленной массе древесные виды в 90-летнем возрасте располагались по убыванию так: дуб, ель, лиственница, сосна, липа, ясень, береза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бессчѣтнов 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, NSAA Publ., 2002, pp. 107–116. (In Russ.).

2. Биологический энциклопедический словарь / гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Совет. энцикл., 1986. 831 с.

Biological Encyclopedic Dictionary. Ed.-in-Chief M.S. Gilyarov. Moscow, Sovetskaya Entsiklopediya Publ., 1986. 831 p. (In Russ.).

3. Географический энциклопедический словарь: Географические названия / гл. ред. А.Ф. Трешников. М.: Сов. энцикл., 1983. 528 с.

Geographical Encyclopedic Dictionary: Geographical Names. Ed.-in-Chief A.F. Treshnikov. Moscow, Sovetskaya Entsiklopediya Publ., 1983. 528 p. (In Russ.).

4. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.

Kobak K.I. *Biotic Components of the Carbon Cycle*. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1988. 248 p. (In Russ.).

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

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

6. 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.-метод. конф. Мичуринск, 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 and Practical Conference*. Michurinsk, 1998, vol. 2, pp. 39–42. (In Russ.).

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

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

8. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесобразующих пород Волго-Вятского региона // *Агрохимия*. 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. *Agrokimiya = Agricultural Chemistry*, 2011, no. 4, pp. 38–44. (In Russ.).

9. 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) // *Изв. вузов. Лесн. журн.* 2018. № 3. С. 9–19.

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 = Russian Forestry Journal*, 2018, no. 3, pp. 9–19. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.9>

10. 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 Norway Spruce in the Ontogeny in Northern Europe. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*, 2012, iss. 199, pp. 4–13. (In Russ.).

11. Лебедев Е.В. Эколого-физиологические характеристики реакции древесных пород на уровне организма на изменение режима питания: дис. ... д-ра с.-х. наук. Архангельск, 2020. 368 с.

Lebedev E.V. *Ecological and Physiological Characteristics of the Reaction of Tree Species at the Organism Level to Changes in Diet*: Doc. Agric. Sci. Diss. Arkhangelsk, 2020. 368 p. (In Russ.).

12. 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.).

13. Ничипорович А.А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // *Тр. Ин-та физиологии растений им. К.А. Тимирязева*: сб. Т. 10. М.: АН СССР, 1955. С. 210–249.

Nichiporovich A.A. On the Methods of Accounting and Studying Photosynthesis as a Productivity Factor. *Trudy Instituta fiziologii rastenij im. K.A. Timiryazeva*: Proceedings. Moscow, Academy of Sciences of the USSR, 1955, vol. 10, pp. 210–249. (In Russ.).

14. Суворова Г.Г., Деловеров А.Т., Оскорбина М.В., Попова Е.В. Использование ГИС-технологий в построении карт фотосинтеза хвойных на больших территориях // *Успехи соврем. биологии*. 2010. Т. 130, № 3. С. 275–285.

Suvorova G.G., Deloverov A.T., Oskorbina M.V., Popova E.V. The Use of GIS-Technologies in Constructing Maps of Photosynthesis of Conifers over Large Areas. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2010, vol. 130, no. 3, pp. 275–285. (In Russ.).

15. Усолтцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с.

Usoltsev V.A. *Forest Biomass of Northern Eurasia: Mensuration Standards and Geography*. Yekaterinburg, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 2002. 762 p. (In Russ.).

16. Усолтцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 569 с.

Usoltsev V.A. *Eurasian Forest Biomass and Primary Production Data*. Yekaterinburg, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 2010. 569 p. (In Russ.).

17. 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.D., 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.).

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

19. Bravo F., Río del M., Bravo-Oviedo A., Ruiz-Peinado R., Peso del C., Montero G. Forest Carbon Sequestration: The Impact of Forest Management. *Managing Forest Ecosystems: The Challenge of Climate Change*, 2017, vol. 34, pp. 251–275. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28250-3_13

20. Isaev A., Korovin G., Zamolodchikov D., Utkin A., Pryaznikov A. Carbon Stock and Deposition in Phytomass of the Russian Forests. *Water, Air, and Soil Pollution*, 1995, vol. 82, pp. 247–256. <https://doi.org/10.1007/BF01182838>

21. Jiang L., Zhao W., Lewis B.J., Wei Y., Dai L. Effects of Management Regimes on Carbon Sequestration under the Natural Forest Protection Program in Northeast China. *Journal of Forestry Research*, 2018, vol. 29, pp. 1187–1194. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0542-0>

22. Jiao Y., Ren H.-E., Dong B. Optimal Estimation of Forest Carbon Sequestration Based on Eddy Correlation Method. *Advances in Computer Science, Intelligent System and Environment*, 2011, vol. 105, pp. 421–426. https://doi.org/10.1007/978-3-642-23756-0_68

23. Lundmark T., Bergh J., Strand M., Koppel A. Seasonal Variation of Maximum Photochemical Efficiency in Boreal Norway Spruce Stands. *Trees*, 1998, vol. 13, pp. 63–67. <https://doi.org/10.1007/s004680050187>

24. Osipov A.F., Bobkova K.S. Net Primary Production of Carbon in Pine Forests on European North-East of Russia (Republic of Komi). *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, vol. 13, pp. 803–812. <https://doi.org/10.1134/S1995425520070082>

25. 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>

26. Xue L., Luo X., Wu X. Analysis of the Efficiency of Forestry Production and Convergence in China's Four Major Forest Areas Based on the Perspective of Carbon Sequestration Benefits. *Global Ecological Governance and Ecological Economy*, 2002, pp. 195–212. https://doi.org/10.1007/978-981-16-7025-1_13

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