

УДК 582.32+582.47

## **ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЯДА АВТОХТОННЫХ ВИДОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И МХОВ КАРЕЛИИ**

Э. Г. ПОПОВ, А. В. ТАЛАНОВ, В. К. КУРЕЦ

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

В настоящей работе приведены результаты исследований на базе системного подхода, планирования многофакторных экспериментов и моделирования эколого-физиологических характеристик некоторых произрастающих на территории Карелии видов растений. Установлено, что  $\text{CO}_2$ -газообмен изученных образцов древесных пород и сфагновых мхов имеет широкие пределы оптимума, и прогнозируемые изменения глобального климата не выходят за эти рамки. Сделано предположение, что некоторое повышение температуры, осадков и содержания  $\text{CO}_2$  в воздухе благоприятно скажется на росте основных лесных пород и усилит ассимиляцию углерода сфагнами, что компенсирует потери углерода торфом болот.

E. G. POPOV, A. V. TALANOV, V. K. KURETS. ECOLOGY-PHYSIOLOGICAL FEATURES OF SOME AUTOCHTHON WOODY PLANTS AND MOSSES IN KARELIA

In the paper results of a study conducted on the base of system approach, planning multifactorial experiment and modeling of ecology-physiological feature of some sprout on the Karelia territory plant species are presented. It was installed that  $\text{CO}_2$  gas exchange of studied samples of woody plants and sphagnum mosses have a broad optimum limits, and forecasting changes in global climate not leave for these frame. Suggestion was made that certain increasing in temperature, precipitation and an air contents  $\text{CO}_2$  will be favourable for growing of main woody plants and will leading to intensify of a carbon assimilation of sphagnum mosses that set off a loss of carbon by peat of wetlands.

**Ключевые слова:** древесные растения, сфагновые мхи, интактное растение,  $\text{CO}_2$ -газообмен, нетто-фотосинтез, дыхание, свет, температура, многофакторный планируемый эксперимент, моделирование, статистическая модель, экофизиологическая характеристика вида.

---

Экологическая направленность физиологических исследований зародилась на рубеже XX в., а в 1952 г. В. Биллингом был использован термин «экологическая физиология растений» применительно к изучению закономерностей и механизмов влияния внешней среды на целостный организм и его жизнеопределяющие процессы – устойчивость,  $\text{CO}_2$ -газообмен, рост и развитие, формирование продуктивности и т. д.

Многочисленность физиологических процессов в растении, находящемся в многофакторной внешней среде, диктует необходимость системного подхода к исследованиям, поскольку широко распространенные в физиологии молекулярно-биохимические методы позволили вскрыть состав и структуру объектов, но не дали ответа на их взаимодействие с внешней средой: роль и влияние каждого процесса определяется его функцией в системе

всего организма (Пресман, 1997). Результаты системных исследований, охватывающих группы взаимозависящих связей, практически невозможно описать словесно, но весьма просто отразить в виде математической модели. Математизация биологии – дело не новое. Она восходит к Платону и Пифагору: «гармония мира в Форме... и Числе... вся поэзия натурфилософии... воплощена в понятии математической красоты».

В настоящей работе рассматриваются результаты исследований на базе системного подхода и моделирования отдельных показателей эколого-физиологических характеристик некоторых произрастающих на территории заповедника «Кивач» видов растений.

Заповедник «Кивач» был организован в 1931 г. для сохранения типичных и уникальных комплексов среднетаежной подзоны, основными элементами ландшафта которой, определяющими ее экологическое и экономическое состояние, являются еловые, сосновые и березовые леса с изредка встречающейся березой карельской и сфагновые болота. Лесные породы широко используются промышленностью, и их заготовка и переработка определяют экономическое благополучие Карелии. Сфагновые мхи и сосудистые растения болот, поглощающие углекислоту воздуха и депонирующие ее в торфе на тысячелетия (Вомперский, 1994), оказывают заметное влияние на содержание углерода в атмосфере, как и молодые, растущие леса (Саковец, Германова, 2004). Поэтому сведения о зависимости углекислотного газообмена растений – первичного процесса роста – от условий среды региона представляют теоретический и практический интерес.

Применительно к климатическим условиям северной части умеренного пояса, в котором расположена Карелия, к числу показателей, определяющих продуктивность древесных растений, относят требования к уровню гидротермического коэффициента в период активной вегетации (Усольцев, 2003) на фоне естественного хода освещенности. Однако при использовании лабораторных методов изучения формирования древесных насаждений основное внимание уделяется свету (Клешнин, 1954; Цельникер, 1978), а температуре, тесно связанной с ним в природе, уделяется значительно меньше внимания. Обычно рассматривается совместное влияние этих факторов.

Наиболее полным прямым показателем реакции растения на условия среды является скорость роста. Но она может быть достоверно определена при достаточно больших экспозициях. В полевых условиях за их время возможны экстремальные отклонения условий среды, неизвестным образом влияющие на рост. Даже в пределах толерантного диапазона действие температуры разнокачественно (Дроздов и др., 1984), и это диктует необходимость не только непрерывного контроля, но и управле-

ния средой при изучении роста растений. Выращивание древесных растений в лабораторных условиях возможно лишь при наличии дорогих в эксплуатации установок искусственного климата.

Оперативным показателем реакции растения на условия среды является  $\text{CO}_2$ -газообмен. Измерение газообмена отделенных или интактных частей растений широко применяется в полевых и стационарных исследованиях (Цельникер, 1978). В работе В. К. Болондинского (2004) приведен обзор публикаций этого плана. Однако по результатам подобных измерений судить о реакции всего растения можно только с определенными допущениями, поскольку растение является системой, функционирующей в многофакторной системе среды. Все факторы данных систем взаимосвязаны, поэтому для изучения экологических характеристик предпочтительны многофакторные методы, основанные на системной идеологии.

При изучении действия системы факторов целесообразно использовать не традиционный подход с большим числом наблюдений, а схемы, основанные на теории планирования экспериментов (Вальтер, 1974; Голикова и др., 1974; Федоров, Гильманов, 1980), позволяющие исследовать процесс малым, но достаточным для получения статистически достоверной информации числом измерений. Наиболее эффективно применение планирования экспериментов, если имеется оперативный показатель реакции растения, и экспериментальные воздействия осуществляются в установках искусственного климата, позволяющих создавать условия среды с точностью, предписываемой планом (Курец, Попов, 1991). Результаты планируемых многофакторных экспериментов могут быть представлены в виде статистических моделей – регрессионных уравнений с коэффициентами, количественно отражающими влияние факторов на «отклик» – реакцию растения на действующие и взаимодействующие факторы среды. Анализ моделей позволяет получать условия и уровни максимумов, оптимумов процессов и их графические зависимости. Все это позволяет рассматривать статистические модели реакции растений на условия среды как их экологические характеристики по заданному в экспериментах факторам.

В качестве примера получения экологической оценки растения приводим результаты опыта с двухлетними сеянцами ели (*Picea exelsa* Link.), взятыми с комом почвы из места естественного обитания (Курец и др., 1994). Растения в вегетационных сосудах помещали в постоянные, предположительно благоприятные для ели (Лесная энциклопедия..., 1985) условия: температура 20–25 °С, освещенность 100 Вт/м<sup>2</sup>, фотопериод 12 ч, ежедневный полив. Через 7 сут отбирали сосуды с растениями, не имеющими внешних повреждений или отклонений в росте, и по одному переносили в

установку для исследования CO<sub>2</sub>-газообмена открытого типа, где в двух повторностях проводили двухфакторный (свет × температура) планируемый эксперимент (табл. 1).

Уровни варьирования света и температуры выбирали, исходя из условий районов обитания ели (Лесная энциклопедия., 1985). Интенсивность газообмена рассчитывали на единицу сухой массы всего растения (Таланов, 1990).

Обработка результатов опыта методом регрессионного анализа позволила получить коэффициенты уравнения (модели) зависимости нетто-фотосинтеза  $P_n$ , мг/(г · ч), от  $X_1$  – освещенности, клк, и  $X_2$  – температуры, °С:

$$P_n = -2,3958 + 0,1611X_1 + 0,1958X_2 + 0,00167X_1X_2 - 0,00111X_1^2 - 0,005X_2^2.$$

Модель адекватно отражает реакцию растений на свет и температуру (табл. 1). «Остатки» – разницы между измеренными и вычисленными по модели величинами более 5% только при крайних значениях факторов.

Аналогично исследовали характеристики двухлетних сеянцев сосны (*Pinus sylvestris* L.) и пятилетних сеянцев березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrn.), повислой (*Betula pendula* Roth.) и карельской (*Betula pendula* var. *carelica* Merkl.) (Попов и др., 1994; Дроздов и др., 1995). Сеянцы березы карельской после опыта были возвращены для дальнейшего выращивания в питомник, поэтому интенсивность газообмена берез рассчитывали на единицу площади листьев. Анализ моделей позволил определить значения и условия максимума и оптимума нетто-фотосинтеза сеянцев сосны и берез (табл. 2).

Судя по результатам моделирования, ель менее теплолюбива, нежели сосна, оптимальный, т. е. 90% от максимальной фотосинтетической способности, уровень нетто-фотосинтеза наблюдается уже при температуре около 0 °С, но при более высоком, чем для сосны, уровне освещенности. Береза повислая более тепло- и светолюбива, нежели пушистая, имеет меньший по сравнению с ней уровень нетто-фотосинтеза, но благодаря более высокому отношению дыхания к фотосинтезу (Тооминг, 1977) обгоняет пушистую в росте. Для березы карельской – породы второго яруса, растущей под покровом естественно разредившегося березняка, – оптимальны пониженные температуры и освещенности. Следует заметить, что саженцы березы карельской до опыта росли в питомнике, при полной естественной освещенности, однако закрепленная генетически приспособленность к пониженной освещенности в опытах сохранилась.

Результаты опытов сопоставимы с наблюдениями в лесных насаждениях. Имеющие оптимальный нетто-фотосинтез при низких температурах сеянцы ели начинают активно функционировать ранней весной, до распускания листьев березы, пионерной быстрорастущей породы, благодаря чему они постепенно вытесняют ее, как и другую лиственную поросль. Известно, что ель фотосинтезирует в течение года почти на полтора месяца дольше лиственных пород (Цельникер, 1978). Можно предположить, что благодаря малой потребности в тепле и высокому уровню насыщающего света, объясняемым особенностями морфологии, ель широко распространена в высокогорьях.

Таблица 1. План эксперимента, экспериментальные и расчетные значения (средние из двух повторностей) для ели в возрасте двух лет

Степень плана	План эксперимента		Натуральные уровни		Нетто-фотосинтез, мг/(г · ч)		«Остатки» опыт – модель	
	$X_1$	$X_2$	$X_1$ , Вт/м <sup>2</sup>	$X_2$ , °С	в опыте	по модели	мг/(г · ч)	%
1	-1	-1	100	10	0,535	0,564	-0,029	5,4
2	0	0	175	15	1,964	2,082	-0,118	6,0
3	1	-1	250	10	2,857	2,827	0,030	1,0
4	-1	1	100	20	0,892	0,981	0,089	10,0
5	1	1	250	20	2,857	2,886	-0,025	0,9
6	1	0	250	15	3,035	3,035	0,000	0,0
7	0	1	175	20	2,142	2,023	0,118	6,0
8	-1	0	100	15	1,071	0,951	0,119	11,1

Примечание.  $X_1$  – освещенность,  $X_2$  – температура. Температура почвы постоянная, 15 °С.

Таблица 2. Интенсивность и условия проявления максимума и оптимума нетто-фотосинтеза древесных растений в июне (и) и августе (а) – в периоды активного и завершеного роста ассимиляционного аппарата

Вид, разновидность	Максимум нетто-фотосинтеза	Условия максимума нетто-фотосинтеза		Границы оптимума нетто-фотосинтеза	
		освещенность, Вт/м <sup>2</sup>	температура, °С	минимальная освещенность, Вт/м <sup>2</sup>	температура, °С
Сосна ( <i>Pinus sylvestris</i> L.) (и)	8,43 *	440	17,9	260	14,0–22,5
Ель ( <i>Picea exelsa</i> Link.) (и)	5,39 *	660	8,5	470	0,0–18,0
Береза пушистая ( <i>Betula rubescens</i> Ehrn.) (и)	22,22	517	23,7	350	16,0–32,0
Береза повислая ( <i>Betula pendula</i> Roth.) (и)	19,65	682	25,7	440	18,0–33,0
Береза повислая ( <i>Betula pendula</i> Roth.) (а)	9,9	575	22,0	350	13,0–28,0
Береза карельская ( <i>Betula pendula</i> var. <i>Carelica</i> Merkl.) (а)	2,7	250	14,0	190	7,0–23,0

Примечание. \* – мг/(г · ч), остальные – мг/(дм<sup>2</sup> · ч).

Оптимальные температуры нетто-фотосинтеза сосны и березы пушистой и березы повислой близки, вследствие чего они приступают к активной вегетации практически одновременно. Распускающиеся листья быстро растущих берез затеняют сосну. Опыт лесоводства показывает, что для ускорения роста сосны необходимо удалять растения лиственных пород.

Различия в температурах оптимума нетто-фотосинтеза березы пушистой и березы повислой невелики, однако проявляются в их ландшафтном размещении. Более теплолюбивая береза повислая заселяет преимущественно возвышенности и южные склоны, пушистая – понижения рельефа северной ориентации (Лесная энциклопедия..., 1985).

Сравнимая установленные в опытах условия оптимума нетто-фотосинтеза саженцев древесных растений (табл. 2) с климатическими условиями региона их заселения (Агроклиматический справочник..., 1959) (табл. 3), можно сделать вывод, что они находятся в период активной вегетации в близких к оптимальным для них светотемпературных условиях.

Для Карелии характерны не только высокая облесенность, но и сравнительно высокая заболоченность. 27% территории занимают болота. В растительности болот Карелии доминируют сфагновые мхи, образующие 40–65% годичной биологической продукции на олиготрофных и 30–34% на мезотрофных болотах (Елина и др., 1984). Особенности болот как среды обитания растений являются постоянное или перио-

дическое переувлажнение, недостаточная аэрация, низкая температура, бедность минерального питания и постоянное нарастание субстрата (Юрковская, 1992). Эти условия определили анатомо-морфологическое строение и экологическую характеристику сфагновых мхов, не имеющих корней и дифференцированной проводящей системы, осуществляющих водное и минеральное питание всей поверхностью и поэтому сильно зависящих от водного режима (Максимов, 1982; Грабовик, 1998). Морфология мхов исследована относительно полно, но сведения по зависимости CO<sub>2</sub>-газообмена мхов от ведущих факторов среды – света, температуры, уровня воды – немногочисленны (Курец и др., 1993, 1998). С целью исследования температурных и световых зависимостей нетто-фотосинтеза и температурных – темнового дыхания – проводили двухфакторные лабораторные опыты с пятью видами мхов-эдификаторов переходных и верховых болот: *Sphagnum balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. teres* (Schimp.) Aongstr. ex Hartm. и *S. subsecundum* Nees ex Sturm. (Курец и др., 1993, 1998). Образцы сфагнумов отбирали с минимальными нарушениями структуры в начале летнего периода – в мае и в наиболее теплое время – в июле и при уровне воды в контейнерах, равном тому, что в месте обитания, переносили в лабораторию, где проводили эксперименты. Результаты анализа моделей, построенных по данным экспериментов, представлены в табл. 4 и 5.

Таблица 3. Сезонное изменение температуры, фотопериода и освещенности в Карелии

Месяц	Средняя температура воздуха, °С			Средний фото-период	Освещенность, Вт/м <sup>2</sup>	
	суточная	в 13 ч	минимальная		максимальная	в 60/75% фотопериода
Март	-6,0	-2,5	-10,0	12,00	500	400/250
Апрель	0,0	3,0	-4,0	14,50	650	520/325
Май	7,0	10,0	2,5	18,00	700	560/350
Июнь	12,5	15,1	7,5	19,40	700	560/350
Июль	17,5	18,0	13,0	18,05	650	520/325
Август	14,5	17,0	10,0	15,00	500	400/250
Сентябрь	8,5	12,5	4,5	12,15	340	270/170
Октябрь	2,5	4,0	0,5	9,20	170	140/85
Ноябрь	-2,5	-2,0	-6,0	7,40	70	56/35

Таблица 4. Светотемпературные условия потенциального максимума (max) и оптимума (opt) нетто-фотосинтеза (P<sub>n</sub>) сфагновых мхов в зависимости от сезона

Вид	P <sub>n max</sub> мг/(г·ч) / мг/(дм <sup>2</sup> ·ч)	Температура, °С		Освещенность, Вт/м <sup>2</sup>	
		max	opt	max	минимальная оптимума
Май					
<i>S. balticum</i>	0,80 / 1,14	8	5–13	360	290
<i>S. fuscum</i> , олиготрофный участок	0,87 / 2,20	14	9–17	300	210
<i>S. fuscum</i> , евтрофный участок	1,35 / 4,47	15	6–22	370	220
<i>S. magellanicum</i>	1,01 / 2,30	15	8–20	310	190
<i>S. subsecundum</i>	2,00 / 2,60	13	8–18	300	220
<i>S. teres</i>	1,06 / 1,75	14	9–20	330	190
Июль					
<i>S. balticum</i>	1,83 / 2,31	13	8–18	370	280
<i>S. fuscum</i> , олиготрофный участок	1,40 / 3,43	11	5–18	340	230
<i>S. fuscum</i> , евтрофный участок	3,25 / 6,27	16	10–23	360	250
<i>S. magellanicum</i>	3,16 / 6,17	15	8–18	370	260
<i>S. subsecundum</i>	0,69 / 0,75	10	7–14	360	280
<i>S. teres</i>	3,15 / 3,32	13	7–14	330	230

Таблица 5. Среднее темновое дыхание сфагновых мхов ( $R_{cp.}$ ) при средней в опыте температуре ( $T_{cp.}$ ) ночи в зависимости от сезона отбора образца

Вид сфагнума	Май		Июль	
	$R_{cp.}$ , мг/(г·ч) / мг/(дм <sup>2</sup> ·ч)	$T_{cp.}$ , °С	$R_{cp.}$ , мг/(г·ч) / мг/(дм <sup>2</sup> ·ч)	$T_{cp.}$ , °С
<i>S. balticum</i>	1,32 / 1,88	14,3	1,93 / 2,44	15,4
<i>S. fuscum</i> , олиготрофный участок	0,77 / 1,77	14,1	1,09 / 2,67	15,2
<i>S. fuscum</i> , евтрофный участок	0,79 / 2,63	14,4	2,26 / 4,36	15,6
<i>S. magellanicum</i>	0,74 / 1,69	14,5	2,58 / 5,04	15,7
<i>S. subsecundum</i>	1,11 / 2,88	14,5	3,14 / 3,42	15,6
<i>S. teres</i>	0,78 / 1,84	14,3	2,46 / 2,59	15,3

Интенсивность составляющих  $CO_2$ -газообмена рассчитывали на единицу сухой массы и единицу площади растительного покрова. Отношение этих показателей характеризует степень покрытия поверхности сфагнами, в том числе и в зависимости от уровня питания: у *S. fuscum* с олиготрофного участка газообмен в расчете на единицу площади примерно в два раза ниже, чем на евтрофном. С сезонным повышением температуры интенсивность ассимиляции углекислого газа усиливается в 1,5–2 раза (за исключением *S. subsecundum*), дыхание – в 1,5–3 раза, вследствие чего на болотах при среднесуточных температурах июля – августа 16,6 ... 14,7 °С наблюдается не аккумуляция, а выделение углерода в атмосферу сфагнами *S. balticum* и *S. subsecundum*. В общем, на основании данных опыта можно сделать вывод, что у большинства из числа испытанных видов мхов продолжается прирост массы, а сезонная смена знака стока углерода в болота (Вомперский, 1994) и снижение прироста болота (Максимов, 1982) происходит вследствие усиления разложения торфа с повышением температуры. Сопоставление экологических характеристик  $CO_2$ -газообмена с климатическими условиями Карелии (табл. 3) показало, что сфагнам в местах их обитания тепла и света достаточно.

Судя по результатам опытов с образцами древесных пород и сфагновых мхов, один из основных первичных процессов –  $CO_2$ -газообмен этих видов имеет широкие пределы оптимума, и прогнозируемые изменения климата (Чмора, Мокроносов, 1994) не выходят за их рамки. Можно предположить, что некоторое повышение температуры, осадков и содержания  $CO_2$  в воздухе благоприятно скажется на росте основных лесных пород и усилит ассимиляцию углерода сфагнами (Чмора, Мокроносов, 1994), что компенсирует потери углерода торфом болот. Для объективной качественной и количественной оценки скорости роста и формирования продуктивности растений разных видов при предполагаемых изменениях климата необходимы системные исследования совокупности процессов их жизнедеятельности.

## Литература

Агроклиматический справочник по Карельской АССР, 1959. Л.: Гидрометеиздат. 184 с.

Болондинский В. К., 2004. Динамика  $CO_2$ -газообмена побегов сосны обыкновенной в условиях среднетаежной зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 28 с.

Вальтер Г., 1974. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2. Леса умеренной зоны. М.: Прогресс. 423 с.

Вомперский С. Э., 1994. Роль болот в круговороте углерода // Биогеоэкологические особенности болот и их рациональное использование. М. С. 5.

Голикова Г. И., Панченко Л. А., Фридман М. З., 1974. Каталог планов второго порядка. Вып. 47. Ч. 1. М.: МГУ. 387 с.

Грабовик С. И., 1998. Устойчивость ценопопуляций сфагновых мхов на болотных экосистемах Карелии // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл. II (X) съезда Русск. Ботан. о-ва. Т. 2. СПб. С. 132.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф., 1984. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука. 168 с.

Дроздов С. Н., Попов Э. Г., Курец В. К. и др., 1995. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *B. pendula* var. *pendula* и *B. pendula* var. *Carelika* (*Betulaceae*) // Ботан. журн. Т. 80, № 3. С. 60–64.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И., 1984. Структурно-функциональная организация и динамика экосистем болот Карелии. Л.: Наука. 128 с.

Клешнин А. Ф., 1954. Растение и свет. М.: Академкнига. 456 с.

Курец В. К., Попов Э. Г., 1991. Статистическое моделирование системы связей растение – среда. Л.: Наука. 152 с.

Курец В. К., Таланов А. В., Попов Э. Г. и др., 1993. Светотемпературные зависимости видимого фотосинтеза и темновое дыхание сфагновых мхов // Физиол. раст. Т. 40, № 5. С. 704.

Курец В. К., Попов Э. Г., Таланов А. В. и др., 1994. Светотемпературные характеристики  $CO_2$ -газообмена семян сосны и ели // Физиол. раст. Т. 41, № 4. С. 533–538.

Курец В. К., Икконен Е. Н., Алм Ю. и др., 1998. Влияние светотемпературного режима и уровня грунтовых вод на  $CO_2$ -газообмен открытого участка олиготрофного болота // Экология. № 1. С. 14.

Лархер В., 1978. Экология растений. М.: Мир. 384 с.  
Лесная энциклопедия: В 2-х т. Том 1. Абелия – Лимонник, 1985. М.: Сов. Энциклопедия. 563 с.

Максимов А. И., 1982. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования болот Карелии. Петрозаводск. С. 170.

Попов Э. Г., Таланов А. В., Обшатко Л. А. и др., 1994. Сравнительная оценка двух видов березы по некоторым показателям  $CO_2$ -газообмена // Адаптация, рост и развитие растений. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 106–111.

- Пресман А. С.*, 1997. Организация биосферы и ее космические связи. М.: ГЕО-СИНТЕЗ. 239 с.
- Саковец В. И., Германова Н. И.*, 2004. Лесоводственно-экологическая эффективность гидромелиорации в Карелии // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Материалы междунар. науч.-практ. конф. (Петрозаводск, 23–25 нояб. 2004 г.). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С. 242–244.
- Таланов А. В.*, 1990. Расчет скорости CO<sub>2</sub>-газообмена в системе фитотрон – растение при изменяющихся условиях среды // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М.: Наука. С. 64.
- Тооминг Х. Г.*, 1977. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат. 200 с.
- Усольцев В. А.*, 2003. Фитомасса лесов Северной Евразии; предельная продуктивность и география. Екатеринбург: УрО РАН. 406 с.
- Федоров В. Д., Гильманов Т. Г.*, 1980. Экология. М.: МГУ. 464 с.
- Цельникер Ю. Л.*, 1978. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука. 214 с.
- Чмора С. Н., Мокронос А. Т.*, 1994. Глобальное повышение CO<sub>2</sub> в атмосфере и адаптивная стратегия растений // Физиол. раст. Т. 41, № 5. С. 768–778.
- Юрковская Т. К.*, 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб.: БИН. 256 с. (Тр. БИН. Вып. 4.)