ТРУДЫ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО
ИНСТИТУТА ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

www.journal.spb-niilh.ru
ISSN 2079-6080

DOI 10.21178/2079-6080.2017.4.4
УДК 581.132.2

Изучение фотосинтетических особенностей и интенсивности транспирации у различных сортов и клонов тополя (*Populus* L.)

© П.М. Евлаков, А.П. Царёв, В.Ю. Заплетин

Research into photosynthetic features and transpiration rate of different varieties and clones of the poplar (*Populus* L.)

P.M. Evlakov, A.P. Tsarev, V.Yu. Zapletin (FSBI "All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology")

Research into photosynthesis, transpiration and leaf structure traits of different varieties and clones of poplar have been conducted on unseparated from the plant leaves in the phase of intensive growth. The object of research was 6 prospective poplar genotypes of various morphological and systematic groups on the second year of life grown at the forest nursery of the All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology. The research into the structural organization of the photosynthetic apparatus of woody plants was done by light microscopy and morphometry. Photosynthetic CO_2 gas exchange and leaf transpiration were measured using a high-precision portable infrared gas analyzer GFS-3000 ("Walz", Germany) in the optimal conditions for photosynthesis. Comparative data analysis of the leaf area unit photosynthesis rate of the apical shoot showed a significant excess of the analyzed trait of euro-american hybrid black poplar with the spreading form of the crown '*Regenerata*'. At the same time, there are no significant differences between the genotypes: '*Veduga*', '*Pioneer*', '*E.s.-38*' (Voronezh giant) and '*Veduga*'*. The analysis of relationship between the photosynthesis rate and the increase of apical shoot biomass of different poplar biotypes didn't make it possible to detect a significant correlation between these traits. The increased photosynthesis rate was detected simultaneously with the high level of transpiration of the poplar 'Regenerata' variety leaf, that is to say, the synchronism of two physiologically important processes (correlation coefficient r=0.75) was detected.

Despite significant differences of the stomata density, plants studied showed a distinct trend to maintain a certain number of stomata per leaf. Considering genetic conditionality of the studied traits, the results of the research can be recommended for use in the selection process of breeding varieties and poplar clones on a physiological basis.

Key words: poplar, apical shoot, photosynthesis, transpiration, stomata

Изучение фотосинтетических особенностей и интенсивности транспирации у различных сортов и клонов тополя (*Populus* L.)

П.М. Евлаков, А.П. Царёв, В.Ю. Заплетин

Проведены исследования фотосинтеза, транспирации и структурных характеристик листового аппарата различных сортов и клонов тополя на не отделенных от растения листьях в фазу интенсивного роста. Объектом исследования являлись 6 перспективных генотипов тополей второго года жизни, выращенных в лесном питомнике Всероссийского научно-исследовательского института лесной генетики, селекции и биотехнологии, относящихся к разным морфолого-систематическим группам. Изучение структурной организации фотосинтетического аппарата древесных растений проведено методами световой микроскопии и морфометрии.

Фотосинтетический CO_2-газообмен и транспирацию листьев измеряли с помощью высокоточного портативного инфракрасного газоанализатора GFS-3000 («Walz», Германия) при оптимальных для фотосинтеза условиях. Сравнительный анализ представленных данных по интенсивности фотосинтеза единицы площади листа верхушечного побега показал достоверное превышение анализируемого признака у евро-американского гибрида чёрных тополей с раскидистой формой кроны ‘Регенерата’. При этом достоверных различий между генотипами: ‘Ведуга’, ‘Пионер’, ‘Э.*с.-38*’ (Воронежский гигант) и ‘Ведуга’ * не обнаружено. Проведенный анализ интенсивности фотосинтеза и прироста биомассы верхушечного побега у различных биотипов тополей не позволяет обнаружить существенную связь изучаемых признаков. Повышенная интенсивность фотосинтеза была выявлена одновременно с высоким уровнем транспирации листа сорта ‘Регенерата’, то есть, установлена синхронность двух физиологически важных процессов (коэффициент корреляции r=0,75). Несмотря на значительные различия в плотности устьиц, у исследованных растений выявлена отчетливая тенденция поддержания определенного количества устьиц на лист. Учитывая генетическую обусловленность изученных признаков, результаты исследований могут быть рекомендованы для применения в селекционном процессе при выведении сортов и гибридов тополя на физиолого-генетической основе.

Ключевые слова: тополь, верхушечный побег, фотосинтез, транспирация, устьица

Евлаков Пётр Михайлович – заведующий лабораторией биохимии, молекулярной генетики и физиологии растений, канд. биол. наук
E-mail: evlakov.petr@yandex.ru

Царёв Анатолий Петрович – заведующий лабораторией селекции, д-р с.-х. наук, профессор
E-mail: antsa-55@yandex.ru

Заплетин Владимир Юрьевич – инженер лаборатории биохимии, молекулярной генетики и физиологии растений, канд. биол. наук
E-mail: ilgis@lesgen.vrn.ru

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии»
394087 Россия, г. Воронеж, ул. Ломоносова, д. 105
Телефон: (473) 253-71-89
E-mail: ilgis@lesgen.vrn.ru

Введение

В литературе в настоящее время накоплены довольно многочисленные данные о результатах экспериментов по изучению морфологической структуры и фотосинтетической функции различных видов древесных растений. Интенсивно ведутся селекционные работы, а также поиск экспресс-методов, которые помогут выявить и оценить перспективные быстрорастущие клоны и гибриды. К наиболее часто используемым параметрам, которые коррелируют с продуктивностью, относится интенсивность видимого фотосинтеза. По этому показателю установлен широкий размах наследственной изменчивости, а максимально возможная его величина генетически детерминирована [1, 5]. Нами проведена сравнительная оценка сортовых особенностей интенсивности фотосинтеза и транспирации листа различных генотипов тополя р. *Populus* в фазу интенсивного роста.

Объекты и методика исследования

Объектами исследования являлись 6 перспективных гибридов и сортов тополя второго года жизни, относящихся к разным морфолого-систематическим группам (табл. 1).

Опыты проводились на ювенилизационном участке лесопарка ФГБУ «ВНИИЛГИСбиотех», в трех повторностях. Во второй половине апреля однолетние растения тополей из укоренительного отделения были пересажены в вегетационные сосуды объемом 2 л и высотой 20 см. Растения размещались на экспериментальной площадке по схеме 0,35×0,75 м (рис. 1). Для снижения перегрева корневой системы в условиях высокой летней температуры вегетационные сосуды заглубляли, что позволяло создать микроклиматические условия, близкие к почвенным [11]. В качестве субстрата использовали верховой нейтрализованный торф марки «Агробалт-Н». На протяжении вегетационного периода осуществляли плановый уход, полив, прополку и подкормку растений.

Выбор верхушечного побега у растений тополя в качестве объекта исследований являлся оптимальным вариантом для характеристики фотосинтетической функции ассимиляционного аппарата растений, так как листья верхнего яруса оказывают более эффективное влияние на рост в высоту двухлетних гибридов, чем листья нижнего яруса [16].

В нашем случае возраст листа выражался не хронологически, а через число пластохронов, т. е. интервалов, отделяющих закладку двух последовательных листьев или прохождения

Таблица 1

Характеристика перспективных генотипов тополей, высаженных на территории лесопаркового участка ФГБУ «ВНИИЛГИСбиотех»

Морфолого-систематическая группа	Генотип	Инв. номер	Высота саженцев, см	Автор гибрида
I. Бальзамические тополя	*‘Волосистоплодный’*	45	97	Вид
II. Черные тополя с раскидистой формой кроны	*‘Регенерата’*	90	50	Гибрид евро-американский
III. Белые тополя с пирамидальной формой кроны	*‘Ведуга’*	26-07	45	Царев А.П.
	*‘Ведуга’**		33	
IV. Черные тополя с пирамидальной формой кроны	*‘Пионер’*	42	29	Яблоков А.С.
V. Межсекционные гибриды	*‘Э.с.-38’* (Воронежский гигант)	94	38	Вересин М.М.

Примечание. * – микроклонально-размноженный сорт

этими листьями одной и той же фазы формирования [8, 9]. Аналогичный подход применял финский исследователь Э.Л. Кайбеяйненом, который за один листовой пластохронный индекс принимал лист, у которого в оптимальных условиях наблюдался положительный газообмен, т. е. интенсивность фотосинтеза начала превышать интенсивность дыхания [4, 5]. За единицу пластохронного индекса нами принималась площадь листа, равная 4 см^2. Полученные результаты расчёта листового пластохронного индекса верхушечного побега растений тополя хорошо согласуются с данными, приведенными А.Т. Мокроносовым для картофеля, где за эталон пластохрона принимался лист длиной 10 мм [9].

Для морфоанатомических исследований брали те же объекты, которые использовали для измерения параметров фотосинтеза и транспирации. Анатомические наблюдения проводили во второй половине июня на одновозрастных листьях с листовым пластохронным индексом от 2,2 до 4,4 и пластохронным индексом побега равным 9-13. Срезы просматривали на микропрепаратах, зафиксированных в глицерине, под световым микроскопом марки Variant Jenamed (Carl Zeiss Jena, Германия). Подсчёт количества устьиц с нижней стороны листа проводили на этих же листьях по методу отпечатков Н.А. Анели [2]. Повторность измерений для каждого варианта была не менее 30-кратной, что обеспечивало высокую точность (от 1,5 до 5%).

Измерение газообмена листьев проводили на одновозрастных не отделенных от растения листьях тополя в течение светового дня – с 10 до 14 часов. Фотосинтетический CO_2-газообмен и транспирацию листьев измеряли с помощью высокоточного портативного инфракрасного газоанализатора GFS-3000 («Walz», Германия) при оптимальных для фотосинтеза условиях. Лист верхушечного побега помещали в камеру-прищепку с искусственным источником света (светоизлучающий диод, ФАР 2000 мкЕ/м^2·с) при температуре 25 °С и относительной влажности воздуха 60%. Каждая экспериментальная точка получена из трех повторностей. Погрешность психрометра и газоанализатора составляла не более 5%.

Статистическую обработку фактического материала осуществляли общепринятыми

Рис. 1. Общий вид растений тополя в вегетационных сосудах на экспериментальном участке

методами [7] с использованием программы Statistica и MS Excel 2007. Достоверность результатов оценивали с помощью t-критерия Стьюдента при P=0,95.

Результаты исследования и их обсуждение

Известно, что суммарная продуктивность древесных растений зависит от количества света, поглощённого ассимиляционной поверхностью, и интенсивности усвоения CO_2 листьями кроны.

Фотосинтез является основным процессом ассимиляции углерода и, следовательно, роста растений. Биохимический процесс использует свет для преобразования атмосферного CO_2 и воды в углеводы и структурные компоненты растений. Фотоэнергетический потенциал деревьев считается низким, активность единицы площади листа составляет в среднем около 3-6 мкмоль CO_2/м^2·с. В то же время виды рода *Populus* и особенно межвидовые гибриды могут достигать довольно высокой фотосинтетической активности – до 25 мкмоль CO_2/м^2·с [14]. При этом интенсивность ассимиляции углекислоты у тополей характеризуется высоким градиентом варьирования признака – от 1,3 до 25 мкмоль CO_2/м^2·с, что указывает на большие различия среди сортов, видов и гибридов тополя [13].

С целью выявления особенностей фотосинтетического аппарата у генотипов тополя, принадлежащих к различным морфолого-систематическим группам, были изучены параметры интенсивности фотосинтеза и

транспирации на одновозрастных листьях верхнего яруса, площадь которых достигла 80% от максимальной величины. При этом ассимиляционный аппарат находился в оптимальных условиях освещения.

Сравнительный анализ полученных данных показал достоверное превышение анализируемого признака у черного тополя с раскидистой формой кроны ‘Регенерата’; близкие и относительно высокие показатели характерны для бальзамического тополя ‘Волосистоплодный’ (табл. 2). Достоверных различий между генотипами: ‘Ведуга’, ‘Пионер’, ‘Э.с.-38’ и ‘Ведуга’* не обнаружено. Установленные абсолютные значения параметров фотосинтеза хорошо согласуются с представленными выше литературными данными.

Благодаря впечатляющим темпам роста тополя стали одними из наиболее широко культивируемых деревьев в умеренных широтах как в нашей стране, так и по всему миру. Эффективность их роста может быть отчасти обеспечена высокой скоростью поглощения углерода в процессе фотосинтеза, быстрым формированием листовой поверхности, образованием силлептических ветвей, сезонной регуляцией роста посредством фенологической адаптации под действием фитогормонов.

Известно, что листья на силлептических побегах вносят бо́льший вклад в радиальный прирост стебля, чем на пролептических и верхушечных побегах у молодых гибридов тополя. Кроме того, листья верхнего яруса оказывают более эффективное влияние на рост в высоту двухлетних гибридов тополя, чем листья нижнего яруса [16].

Текущий прирост биомассы верхушечного побега двулетних растений тополя, относящихся к различным морфолого-систематическим группам, представлен в таблице 3.

Анализ приведенных данных показал, что сырая биомасса верхушечного побега у межсекционного гибрида тополя *‘Э.с.-38’* достоверно превышает показатели других сортообразцов. При этом основной вклад (76%) в суммарный показатель (24,6±2,74 г) вносит сырая масса листвы (18,7±1,98 г). Аналогичная тенденция наблюдается при сравнении текущего прироста сухого вещества верхушечного побега у различных сортообразцов тополя. Полученные результаты позволяют выделить две группы генотипов тополей: к первой, с высокими темпами роста за вегетационный период 2017 года и показателями биомассы верхушечного побега, можно отнести три формы тополя: *‘Э.с.-38’*, ‘Пионер’ и ‘Ведуга’*, ко второй, с относительно низкими показателями роста – *‘Волосистоплодный’*, *‘Регенерат*а*’* и *‘Ведуг*а*’*. Однако следует отметить, что наибольшая производительность единицы площади листа верхушечного побега (1,45 г/дм^2 в год) наблюдается у тополя *‘Волосистоплодный’*.

Проведенный нами сравнительный анализ зависимости прироста биомассы верхушечного побега от интенсивности фотосинтеза у изученных биотипов тополей не выявил существенной корреляции изучаемых признаков. Это подтверждает, что связь между фотосинтезом листа и выходом био-

Таблица 2

Интенсивность фотосинтеза и транспирации у различных форм тополя (2017 г.)

Генотип	Интенсивность фотосинтеза мкмоль CO_2/м^2·с	Интенсивность транспирации, ммоль H_2O/м^2·с	Эффективность использования воды на транспирацию, мкмоль/ммоль
‘Волосисто-плодный’	7,5±1,16	2,4±0,44	3,10
‘Регенарата’	7,9±0,17	4,0±0,02	1,97
‘Ведуга’	6,4±0,42	2,7±0,29	2,36
‘Пионер’	4,7±0,45	2,1±0,06	2,27
‘Э.с.-38’	5,7±0,78	2,4±0,45	2,42
‘Ведуга’*	6,1±0,60	2,3±0,16	2,63

Таблица 3

Текущий прирост верхушечного побега у различных сортов и клонов тополя на территории лесопаркового участка «ВНИИЛГИСбиотех», 2017 г.

Генотип	Масса побега по сост.	Масса побега, г			Производительность единицы площади листа, г/дм²·год
		Листья	Стебель	Всего	
'Волосисто-плодный'	Сырая	5,8±1,10	2,4±0,89	8,2±1,98	1,45
	Сухая	2,0±0,28	0,9±0,28	2,9±0,55	
'Регенарата'	Сырая	2,8±0,95	1,6±0,27	4,4±1,08	0,70
	Сухая	0,9±0,27	0,6±0,11	1,5±0,34	
'Ведуга'	Сырая	6,5±1,11	3,8±0,69	10,3±1,8	1,14
	Сухая	2,2±0,35	1,7±0,57	3,9±0,92	
'Пионер'	Сырая	10,2±3,09	6,2±2,18	16,4±5,27	1,21
	Сухая	3,2±0,89	2,8±0,97	6,0±1,85	
'Э.с.-38'	Сырая	18,7±1,98	5,9±0,76	24,6±2,74	0,93
	Сухая	5,5±0,54	2,6±0,32	8,1±0,85	
'Ведуга'*	Сырая	10,6±1,14	8,0±0,22	18,6±1,27	1,07
	Сухая	3,7±0,38	3,3±0,04	7,0±0,38	

массы древесных растений, включая тополь, не всегда очевидна.

Высокая интенсивность усвоения углерода в процессе фотосинтеза имеет важное значение для быстрого роста, но положительная корреляция наблюдается не всегда. Отсутствие четкой зависимости может быть обусловлено следующим: во-первых, сложностью процесса ассимиляции листом углекислоты, находящегося под полигенным контролем; во-вторых, измерения, проводимые исследователями в определенное время, не отражают сути фотосинтетического процесса в течение всего дня или же вегетационного периода; в-третьих, фотоэнергетический потенциал изучается на отдельных листьях, в то время как рост зависит от интенсивности ассимиляции углекислоты всей кроной; в-четвёртых, существуют сложные схемы донорно-акцепторных отношений в системе целого растения [16].

Кроме того, сильное влияние на процесс фотосинтеза у растений тополя оказывают абиотические факторы, включая свет [10], температуру, концентрацию CO_2 и минеральное питание [16, 18]. Как правило, недостаточное освещение, нехватка питательных веществ, низкая температура и засуха уменьшают фотосинтетическое усвоение углерода в растениях. Сильная зависимость этого процесса от изменяющихся условий окружающей среды не позволяет полностью реализовать фотоэнергетический потенциал растения в продуктивности сорта.

Биотические факторы, такие, как возраст листьев и положение в кроне, также оказывают значительное влияние на нетто-фотосинтез. Максимальные скорости усвоения углекислоты обычно наступают раньше, чем лист достигает своей максимальной площади и прекращает рост [5, 10, 15].

Таким образом, с целью выявления корреляционных связей между интенсивностью фотосинтеза, приростом биомассы и листовыми характеристиками в дальнейшем необходимо расширить диапазон вовлечения перспективных генотипов тополей, а также увеличить количество измерений параметров газообмена листа в разные фазы роста и развития растения.

Одним из важнейших физиологических показателей древесных растений является их водный режим. Тополь относится к разряду влаголюбивых пород, и его естественный ареал произрастания – низинные и поймен-

ные участки ландшафта. В связи с этим представлялось актуальным изучение интенсивности транспирации у различных генотипов тополя на не отделенных от растения листьях верхушечного побега.

Анализ полученных результатов показал, что интенсивность транспирации у всех изученных сортов и гибридов тополей практически не различалась и составляла от 2,1 до 2,7 ммоль $H_2O/м^2 \cdot с$ (табл. 2). Однако у чёрного тополя с раскидистой кроной 'Регенерата' этот показатель почти в 2 раза превышал сравниваемые генотипы тополей и составлял (4,0±0,02 ммоль $H_2O/м^2 \cdot с$). Следует отметить, что высокий уровень транспирации листа тополя 'Регенерата' был установлен одновременно с повышенной интенсивностью фотосинтеза, то есть наблюдается синхронность двух физиологически важных процессов (коэффициент корреляции r=0,75). Аналогичные взаимосвязи фотосинтеза и транспирации выявлены у целого ряда древесных и сельскохозяйственных растений [1, 3, 5].

Следует отметить, что устьица играют важную роль как в поглощении CO_2, так и в водном режиме деревьев. В системе почва-растение-атмосфера испарение воды деревьями в атмосферу происходит через устьица, и, следовательно, они обеспечивают основную возможность для деревьев тополя регулировать водный режим [6, 10]. Быстрая реакция устьичного аппарата заключается в закрытии замыкающих клеток устьиц из-за потери тургора, медленная реакция – в адаптации к условиям внешней среды и проявляется в изменении размеров и количества устьиц [17].

Устьичные характеристики широко варьируют среди видов и клонов тополя, при этом проявляются наследственные особенности [12, 16]. Известно, что различные виды р. *Populus* характеризуются амфистоматозными листьями, у 'Волосистоплодного' и других бальзамических тополей устьиц на верхней поверхности листа очень мало или они отсутствуют вовсе [17]. Эти различные анатомические и морфологические характеристики листового аппарата могут обеспечить адаптивный механизм к солнечной радиации и водному стрессу.

Белые тополя сорта 'Ведуга' и 'Ведуга'* характеризовались максимальным количеством устьиц и их плотностью по сравнению с другими сортообразцами (рис. 2), однако по интенсивности транспирации они существенно не отличались. По-видимому, это связано с тем, что размеры и плотность устьиц обеспечивают оптимальный водный режим и поток углекислоты в лист в конкретных условиях внешней среды. При этом отмечается, что поверхность нижнего эпидермиса листа белых тополей имеет плотное опушение, уменьшающее непроизводительные потери воды. Волоски опушения представляют собой многоклеточные образования, заполненные воздухом, что придает им светлую окраску (рис. 3).

Выявленные нами высокие показатели интенсивности транспирации у тополя сорта *'Регенерата'* могут быть связаны с достоверно установленным увеличением плотности устьиц в сравнении с представителями чёрных тополей с пирамидальной формой кроны и бальзамических тополей. Как приспособительную реакцию к внешним условиям произрастания можно расценивать наименьшую плотность устьиц у межсекционного гибрида 'Э.*с.-38*', поскольку его листовой аппарат значительно (в разы) больше, чем у всех изученных нами генотипов тополей.

Таким образом, условия произрастания, а также генотипические особенности растений тополя являются определяющими факторами формирования и функционирования устьичного аппарата изученных сортообразцов. Несмотря на значительные различия в плотности устьиц, у исследованных растений выявлена отчетливая тенденция поддержания определенного количества устьиц на 1 лист. При этом, как хорошо видно на рисунке 2Б, максимальные значения отмечаются у сорта 'Ведуга', самые низкие – у бальзамического вида 'Волосистоплодный' и представителя черных тополей с раскидистой формой кроны 'Регенераты'. Среднее положение в рейтинге изученных форм, сортов и гибридов тополей занимают сорт 'Пионер' и межсекционный гибрид 'Э.*с.-38*'.

Полученные в ходе исследования данные, учитывая их генетическую обусловленность, можно использовать в селекционном процессе при выведении сортов и гибридов тополя различного целевого назначения.

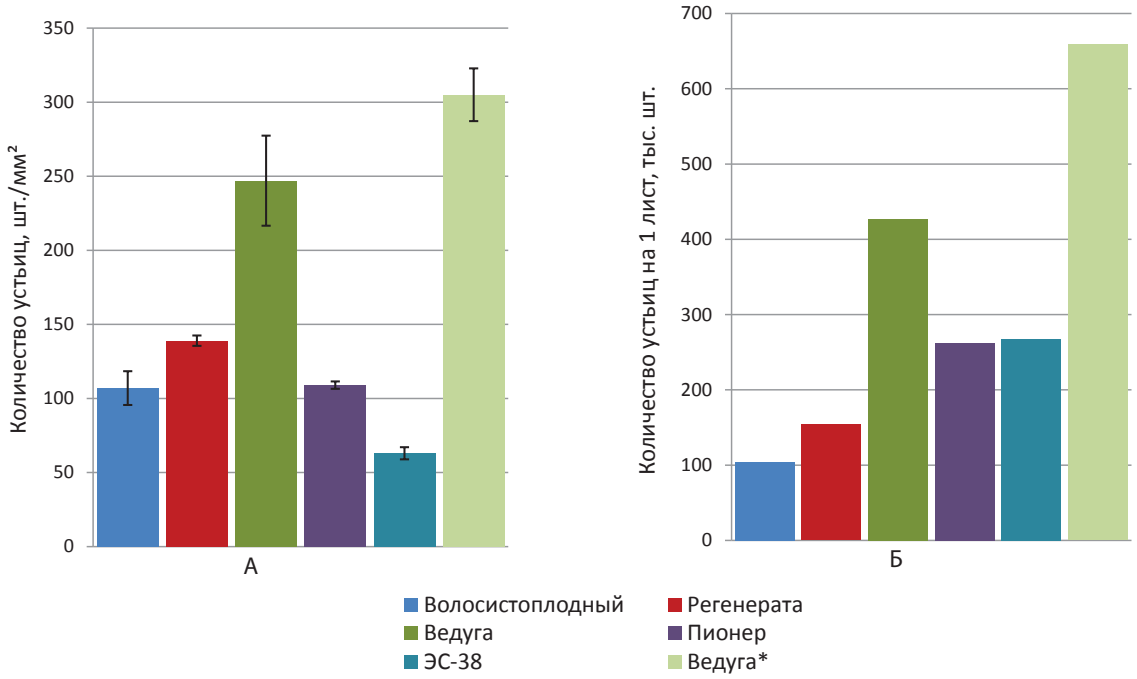

Рис. 2. Анатомическая характеристика устьичного аппарата листа верхушечного побега различных форм тополя: А – плотность устьиц, шт./мм²; Б – количество устьиц на 1 лист, тыс. шт.

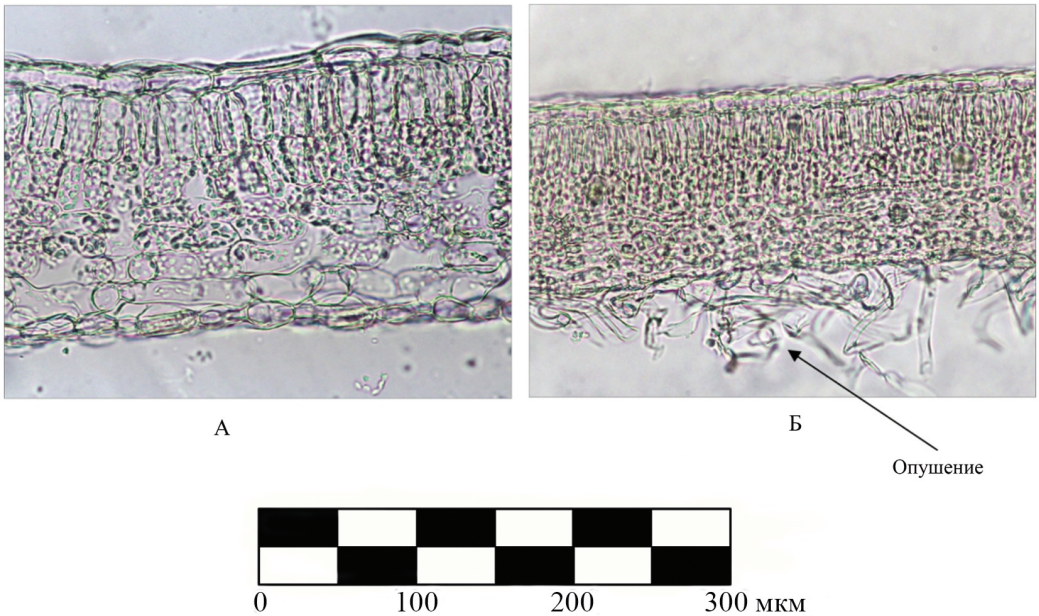

Рис. 3. Микрофотографии поперечного среза листа верхушечного побега межсекционного гибрида ‘Э.*с.-38*’ (А) и белого тополя сорта *‘Ведуга’* (Б)

Выводы

Обобщая полученные результаты, можно отметить, что проведенные полевые и лабораторные исследования позволили установить следующее:

- выполнена сравнительная оценка сортовых особенностей фотосинтеза и транспирации листа в фазе интенсивного роста различных генотипов тополя;
- выявлена синхронность двух физиологически важных процессов – фотосинтеза и транспирации (коэффициент корреляции r=0,75).
- структурно-функциональные характеристики листового аппарата растений тополя могут быть рекомендованы селекционерам для создания сортов и гибридов на физиолого-генетической основе.

Авторы выражают благодарность профессору Амелину А.В. и доценту Чекалину Е.И. за активное участие в проведении измерений фотосинтетического газообмена на высокоточном оборудовании Центра коллективного пользования «Экологический и агрохимический мониторинг сельскохозяйственного производства и среды обитания» в Орловском государственном аграрном университете им. Н.В. Парахина.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Амелин, А.В. Фотоэнергетический потенциал – «Клондайк» в селекции / А.В. Амелин, А.Н. Фесенко, Е.И. Чекалин и др. // Селекция, семеноводство и генетика. – 2016. – № 6. – С. 36-38.
2. Анели, Н.А. Атлас эпидермы листа / Н.А. Анели.– Тбилиси: Мецниерба, 1975. – 105 с.
3. Евлаков, П.М. Фотосинтез и фотодыхание в онтогенезе сахарной свеклы: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Евлаков Пётр Михайлович. – Воронеж, 1988.– 24 с.
4. Кайбеяйнен, Э.Л. Оптимизация фотосинтеза и транспирации у неотделенных листьев ивы на плантациях быстрого возобновления / Э.Л. Кайбеяйнен, П. Пелконен // Физиология растений.– 2007.– Т. 54, № 3. – С. 350-355.
5. Кайбеяйнен, Э.Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе вегетации / Э.Л. Кайбеяйнен // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 4. – С. 490-499.
6. Крамер, П. Физиология древесных растений / П. Крамер, Т. Козловский. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 464 с.
7. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 350 с.
8. Мокроносов, А.Т. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты / А.Т. Мокроносов, В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова. – М.: Академия, 2006. – С. 448.
9. Мокроносов, А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза / А.Т. Мокроносов. – М.: Наука, 1981. – 196 с.
10. Цельникер, Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений / Ю.Л. Цельникер. – М.: Наука, 1978. – 215 с.
11. Цепляев, А.Н. Опыт выращивания посадочного материала с ЗКС по системе «горшок в горшке» (pot-in-pot) / А.Н. Цепляев // Развитие идей Г.Ф. Морозова при переходе к устойчивому лесоуправлению: Материалы международной научно-технической юбилейной конференции 20-21 апреля 2017 года. – Воронеж: ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», 2017. – С. 242-244.
12. Al Afas, N. Growth and production of a short-rotation coppice culture of poplar. IV. Fine root characteristics of five poplar clones / N. Al Afas, N. Marron, R. Ceulemans // Biomass Bioenerg. – 2008. – V. 32. – P. 494-502.
13. Ceulemans, R. Carbon acquisition and allocation / R. Ceulemans, J.G. Isebrands // Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. – Ottawa: National Research Council of Canada, 1996. – P. 355-399.

14. Ceulemans, R. Photosynthesis. In: Raghavendra AS (ed.) / R. Ceulemans, B. Saugier // Physiology of Trees. – New York: Wiley, 1991. – P. 21-50.
15. Dickmann, D.I. Photosynthesis and respiration by developing leaves of cottonwood (*Populus deltoids* Bartr.) / D.I. Dickmann // Bot. Gaz. – 1971. – V. 132. – P. 253-259.
16. Dillen, S.Y. Growth and Physiology / S.Y. Dillen, S.B. Rood, R. Ceulemans // Genetics and genomics of *Populus*. – Luxemburg.: Springer Science + Business Media, 2010. – P. 39-63.
17. Pearce, D.W. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment / D.W. Pearce, S. Millard, D.F. Bray, S.B. Rood // Tree Physiol. – 2005. – V. 26. – P. 211-218.
18. Ripullone, F. Variation in nitrogen supply changes water-use efficiency of *Pseudotsuga menziesii* and *Populus* × *euroamericana*; a comparison of three approaches to determine water-use efficiency / F. Ripullone, M. Lauteri, G. Grassi, M. Amato, M. Borghetti // Tree Physiol. – 2004. – V. 24. – P. 671-679.

REFERENCES

1. Amelin A.V., Fesenko A.N., Chekalin E.I., Zaikin V.V., Zadorin A.M., Gorodov V.T., Kuleshova I.V. Fotojenergeticheskij potencial – «Klondajk» v selekcii. *Selekcija, semenovodstvo i genetika*, 2016, no. 6, pp. 36-38. (In Russian)
2. Aneli N.A. Atlas epidermy lista. Tbilisi, 1975, 105 p. (In Russian)
3. Evlakov P.M. Fotosintez i fotodyhanie v ontogeneze saharnoj svekly: extended abstract of candidate's thesis. Evlakov Petr Mihajlovich. Voronezh, 1988, 24 p. (In Russian)
4. Kaybeyaynen E.L., Pelkonen P. Optimizacija fotosinteza i transpiracii u neotdelennyh list'ev ivy na plantacijah bystrogo vozobnovlenija. *Fiziologija rastenij*, 2007, vol. 54, no. 3, pp. 350-355. (In Russian)
5. Kaybeyaynen E.L. Parametry svetovoj krivoj fotosinteza u *Salix dasyclados* i ih izmenenie v hode vegetacii. *Fiziologija rastenij*, 2009, vol. 56, no. 4, pp. 490-499. (In Russian)
6. Kramer P., Kozlovsky T. Fiziologija drevesnyh rastenij. Moscow, 1983, 464 p. (In Russian)
7. Lakin G.F. Biometrija. Moscow, 1990, 350 p. (In Russian)
8. Mokronosov A.T., Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. Fotosintez. Fiziologo-jekologicheskie i biohimicheskie aspekty. Moscow, 2006, 448 p. (In Russian)
9. Mokronosov A.T. Ontogeneticheskij aspekt fotosinteza. Moscow, 1981, 196 p. (In Russian)
10. Cel'niker Ju.L. Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnyh rastenij. Moscow, 1978, 215 p. (In Russian)
11. Cepljaev A.N. Opyt vyrashhivanija posadochnogo materiala s ZKS po sisteme «gorshok v gorshke» (pot-in-pot). *Razvitie idej G.F. Morozova pri perehode k ustojchivomu lesoupravleniju: Proceedings of international Scientific and Technical Jubilee Conference in April 20-21, 2017.* Voronezh, 2017, pp. 242-244. (In Russian)
12. Al Afas N., Marron N., Ceulemans R. Growth and production of a short-rotation coppice culture of poplar. IV. Fine root characteristics of five poplar clones. *Biomass Bioenerg.* 2008, vol. 32, pp. 494-502.
13. Ceulemans R., Isebrands J.G. Carbon acquisition and allocation. Biology of Populus and its implications for management and conservation. Ottawa, 1996, pp. 355-399.
14. Ceulemans R., Saugier B. Physiology of Trees. New York, 1991, pp. 21-50.
15. Dickmann D.I. Photosynthesis and respiration by developing leaves of cottonwood (*Populus deltoides* Bartr.) *Bot. Gaz.*, 1971., vol. 132, pp. 253-259.
16. Dillen S.Y., Rood S.B., Ceulemans R. Growth and Physiology. Genetics and genomics of *Populus*. Luxemburg, 2010, pp. 39-63.
17. Pearce D.W. Millard S., Bray D.F., Rood S.B. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiol.*, 2005, vol. 26, pp. 211-218.
18. Ripullone F., Lauteri M., Grassi G., Amato M., Borghetti M. Variation in nitrogen supply changes water-use efficiency of *Pseudotsuga menziesii* and *Populus* × *euroamericana*; a comparison of three approaches to determine water-use efficiency. *Tree Physiol.*, 2004, vol. 24, pp. 671-679.

Статья поступила в редакцию 8.12.2017