

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ФАКТОРЫ РЕГУЛЯЦИИ ВОДООБМЕНА ХВОИ
PICEA OBOVATA (PINACEAE) В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ ПОДЗОНЫ ТАЙГИ

© 2022 г. С. Н. Сенькина*

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

*e-mail: senkina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 01.03.2021 г.

После доработки 21.07.2021 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Исследованы транспирация и устьичная проводимость хвои деревьев ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. в ельнике черничном и хвои подроста ели на 4-х летней вырубке в условиях средней подзоны тайги (62°17' с.ш., 50°40' в.д.). Наиболее высокие значения интенсивности транспирации и устьичной проводимости отмечены на вырубке — 18.3 мкмоль м⁻² с⁻¹ и 1.0 моль м⁻² с⁻¹ соответственно. Выявлена зависимость интенсивности транспирации от устьичной проводимости хвои. Проанализирована связь устьичной проводимости с метеофакторами. Установлено, что в дневное время суток в ельнике черничном устьичная проводимость, в большей степени, зависит от освещенности и влажности воздуха. У подроста ели на вырубке отмечается тесная корреляция устьичной проводимости с влажностью воздуха.

Ключевые слова: *Picea obovata*, древостой, подрост, транспирация, устьичная проводимость, средняя тайга

DOI: 10.31857/S0033994622030104

Транспирация представляет собой флуктуационный процесс, зависящий не только от внешних условий, которые регулируют степень открытости устьиц и непосредственно влияют на транспирацию, но и от внутренних биохимических и физиологических процессов, анатомо-морфологических особенностей растения. К внутренним факторам, регулирующим водо- и газообмен можно отнести поведение устьиц, так как скорость транспирации регулируется состоянием устьичных щелей. Открывание устьиц стимулируется низкой межклеточной регуляцией CO₂ и высокой интенсивностью света, а закрывание — низкой влажностью окружающей среды и повышением температуры листа [1]. Считается общепризнанным, что все биологические системы на всех уровнях организации функционируют в режиме самоподдерживающихся колебаний, таков один из способов приспособления организмов к внешней среде [2]. Волнообразные колебания интенсивности транспирации объясняются чередованием фито- и гидроактивных движений устьиц. Важнейшей характеристикой, объясняющей механизм регуляции переноса водяного пара от растения в атмосферу, считается устьичная проводимость (обратная величина — устьичное сопротивление), снижение которой в определенных условиях восстанавливает баланс между потреб-

лением и расходом влаги [3–5]. Вполне вероятно, что широкий диапазон значений устьичной проводимости древесных пород является отражением различной способности извлекать воду из почвы [6]. Физиологический механизм устьичной регуляции достаточно сложен, характеризуется большим числом трудноизмеримых параметров и зависит от ряда косвенных взаимообусловленных факторов. Степень воздействия отдельных факторов на изменчивость устьичной проводимости проявляется по-разному у разных видов деревьев. Обычно устьица занимают 1–3% всей поверхности листа. По данным С.В. Загировой [7], у ели сибирской на поверхности хвоинки насчитывается до 1085 устьиц. Считается, что у ели особенно выражена устьичная регуляция газообмена, что определяет повышенную чувствительность хвои к условиям влагообеспеченности ассимиляционного аппарата [8]. Исследование роли устьиц в регуляции водообмена растений необходимо для решения таких задач, как моделирование процессов энергомассообмена, выявления устойчивости экосистем к различным воздействиям, при составлении прогнозов, связанных с процессами изменения климата.

Цель данной работы — охарактеризовать связь устьичной проводимости и интенсивности транспирации хвои деревьев ели сибирской в ельнике

черничном и хвой подроста ели, произрастающего на 4-х летней сплошнолесосечной вырубке, а также зависимость устьичной проводимости от метеофакторов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование водообмена хвой деревьев ели сибирской, произрастающих в ельнике черничном влажном (9Е1Б + С ед. Пх) на территории Ляльского лесоэкологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН (62°17' с.ш., 50°40' в.д.), выполнены в 2013 г. Возраст деревьев ели в древостое изученного сообщества составляет 106–200 лет, средний диаметр – 20 см, высота – 16 м. [9]. В соответствии с программой и методикой биогеоэкологических исследований эколого-физиологическими наблюдениями достаточно охватить три–пять деревьев в древостое [10]. В настоящем исследовании для экспериментального изучения были отобраны три дерева ели, имевшие таксационные показатели, близкие к средним для древостоя изучаемого сообщества.

Для изучения водного режима на уровне средней и верхней частей крон выбранных деревьев на специальных площадках были размещены приборы наблюдения. Запись показаний интенсивности транспирации и устьичной проводимости производилась на интактной хвое второго года жизни в средней части кроны с помощью электронного газоанализатора Li-Cor 6400 (США). В мае 2013 г. с помощью автоматической записи данных газоанализатора были проведены суточные наблюдения за интенсивностью транспирации и устьичной проводимостью. Забор воздуха для определения метеоданных (температура и влажность воздуха) производился над кронами деревьев. Все метеоданные автоматически записывались на газоанализатор.

Водный режим хвой подроста ели сибирской изучался в 2019 г. на сплошнолесосечной вырубке сосняка черничного 4-х летней давности на территории Сыктывкарского лесничества. Объектами исследования являлись пять особей подроста 20–25-летнего возраста, высотой от 1.0 до 1.3 м, удовлетворительного состояния. Как и в ельнике черничном наблюдения проводились с помощью газоанализатора Li-Cor 6400 на интактной хвое второго года жизни в средней части кроны. Информация фиксировалась на газоанализаторе автоматически через каждые пять минут. В связи с удаленностью объектов наблюдения на вырубке проводились только в течение четырех часов в сутки (в период с 10 до 13 ч). Забор воздуха для определения метеоданных также производился над кронами деревьев.

Полученные данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Более высокие показатели устьичной проводимости были выявлены у хвой подроста ели на вырубке – в среднем 1 моль м⁻² с⁻¹. У деревьев ели в ельнике черничном среднее значение составило 0.3 моль м⁻² с⁻¹. (табл. 1). Исследования устьичной регуляции водообмена на примере ели европейской в южной тайге показали, что величина устьичной проводимости колеблется от 0.1 до 1.5 моль м⁻² с⁻¹. Считается, что она устойчиво снижается при недостаточном почвенно-грунтовым и атмосферном увлажнении, обеспечивая экономию расходов влаги на транспирацию. Высокая устьичная проводимость свидетельствует о максимальной открытости устьиц [12].

Степень воздействия отдельных факторов на изменчивость устьичной проводимости проявляется по-разному. Анализ данных суточной динамики интенсивности транспирации и устьичной проводимости в ельнике черничном (рис. 1) показал, что в начале вегетации (май) корреляционная зависимость между этими показателями ($r = 0.8, p < 0.001$) была выше, чем в конце вегетации в августе ($r = 0.6, p < 0.05$). В мае наиболее высокая интенсивность транспирации и высокая устьичная проводимость отмечались в период с 14 до 16 ч, в это же время наблюдалась наиболее высокая за сутки температура воздуха, освещенность и низкая относительная влажность воздуха (табл. 2). В августе в период наблюдений показатели устьичной проводимости колебались менее значительно. Таким образом, в ельнике черничном интенсивность транспирации и устьичная проводимость имеют выраженную динамику в течение суток (рис. 1) и значимую зависимость между собой.

У хвой подроста ели на вырубке интенсивность транспирации является более высокой, чем у хвой деревьев ели в лесном сообществе, а ход кривых имеет иной характер (рис. 2). Очевидно, это связано с целым комплексом факторов, влияющих на эти показатели, таких как водоснабжение хвой, ее температура, концентрация CO₂ внутри листа, повышенная освещенность, более быстрое испарение влаги с поверхности почвы. Также нельзя исключить влияние ветровых потоков, т.к. на вырубке они более выражены, чем в зрелом сформировавшемся древостое.

Судя по коэффициентам корреляции устьичной проводимости с метеофакторами в ельнике черничном (табл. 3), в мае в утренние часы она в большей степени зависит от влажности воздуха и температуры. В дневные часы достоверной зависимости проводимости устьиц от метеофакторов не отмечено, а в вечерние часы, когда освещенность начинает снижаться, устьичная проводимость наиболее зависима от этого фактора. Ночью проводимость устьиц является наиболее низ-

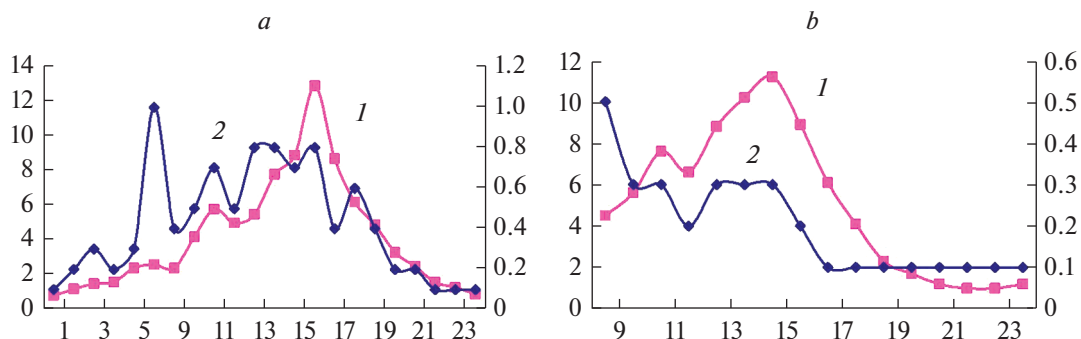


Рис. 1. Динамика интенсивности транспирации (1) и устьичной проводимости (2) хвои деревьев ели в ельнике черничном в период наблюдений. *a* – май, *b* – август 2013 г.

По горизонтали: время суток, ч; по вертикали: левая шкала – интенсивность транспирации, $\text{млмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ с 1 г; правая шкала – устьичная проводимость, $\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$.

Fig. 1. Dynamics of transpiration intensity (1) and stomatal conductivity (2) of spruce needles in bilberry spruce forest during the observation period. *a* – May, *b* – August, 2013.

X-axis: time of the day, hrs.; y-axis: left graph – intensity of transpiration, $\text{mlmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ from 1 g, right graph – stomatal conductivity, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Таблица 1. Показатели интенсивности транспирации и устьичной проводимости хвои ели сибирской в ельнике черничном и на вырубке

Table 1. Average daily indicators of the transpiration intensity and stomatal conductivity of Siberian spruce needles in the bilberry spruce forest and on clearcuts

Объект исследования и место его произрастания Object of study and growth site	Год, месяц и время (часы) наблюдений Year, month and time (hours) of observation	Интенсивность транспирации, $\text{млмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ с 1 г Transpiration intensity, $\text{mlmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ from 1 g	Устьичная проводимость, $\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ Stomatal conductivity, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
		$\frac{M \pm m}{n}$	
Деревья ели в ельнике черничном Spruce trees in bilberry spruce forest	2013 год, май 2013, may 01–24	$\frac{4.1 \pm 0.6}{140}$	$\frac{0.4 \pm 0.05}{140}$
	2013 год, август 2013, august 08–24	$\frac{5.9 \pm 1.0}{124}$	$\frac{0.2 \pm 0.03}{124}$
	Среднее значение mean	$\frac{5.0 \pm 0.8}{264}$	$\frac{0.3 \pm 0.04}{264}$
Подрост ели на 4-х летней сплошнолесосечной вырубке Spruce regrowth on a 4-year-old clearcut	2019 год, май 2019, may 10–13	$\frac{17.1 \pm 1.5}{264}$	$\frac{0.5 \pm 0.04}{264}$
	2019 год, август 2019, august 10–13	$\frac{19.7 \pm 1.6}{514}$	$\frac{1.3 \pm 0.05}{514}$
	Среднее значение mean	$\frac{18.3 \pm 1.7}{778}$	$\frac{1.0 \pm 0.4}{778}$

Примечание: $M \pm m$ – среднее значение и ошибка среднего, n – объем выборки (количество наблюдений).
Note: $M \pm m$ – mean and error of mean, n – sample size (number of observations).

Таблица 2. Метеоданные в период наблюдений в ельнике черничном и на вырубке
Table 2. Meteorological data for the observation period in the bilberry spruce forest and on the clearcut

Время наблюдений, час Time of observation, hour	Май, May			Август, August		
	температура, °C temperature, °C	влажность воздуха, % air humidity, %	освещенность, тыс. люкс illuminance, klx	температура, °C temperature, °C	влажность воздуха, % air humidity, %	освещенность, тыс. люкс illuminance, klx
Ельник черничный, 2013 г. Bilberry spruce forest, 2013						
Утро, morning						
6	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	–
8	8.0	63	2.9	–	–	–
9	10.0	53	3.6	20.3	69	1.6
10	11.1	50	4.9	24	55	4.3
День, day						
11	12.1	47	5.4	27	47	2.6
12	11.2	44	5.9	27.5	45	2.5
13	11.4	44	5.7	26.8	31	1.7
14	13.4	40	7.7	29.2	28	1.6
15	14.3	33	28.0	31.5	28	1.6
16	17.4	30	24.7	32.1	15	0.8
17	19.8	30	4.4	30.8	15	0.8
18	15.0	36	2.2	29.5	16	0.9
Вечер, evening						
19	15.7	34	1.3	26.9	17	0.2
20	15.5	35	0.9	24.7	16	0.03
21	15.2	36	0.3	23.5	16	0.006
22	14.2	39	0.04	23.1	16	0.006
Ночь, night						
23	13.2	41	0.02	22.5	15	0.006
24	12.0	44	0.02	21.9	15	0.006
1	11.4	46	0.02	21.4	15	0.006
2	11.0	46	0.02	–	–	–
3	10.7	48	0.02	–	–	–
4	11.3	44	0.2	–	–	–
5	11.2	46	0.6	–	–	–
4-летняя сплошнолесосечная вырубка, 2019 г. 4-year-old clearcut, 2019						
Утро, morning						
10	32	26	82.8	18	62	15.1
День, day						
11	31	23	69.7	19	59	15.6
12	33	20	51.4	15	56	17.5
13	29	21	59.7	21	53	19.5

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.
 Note. Dash means no data.

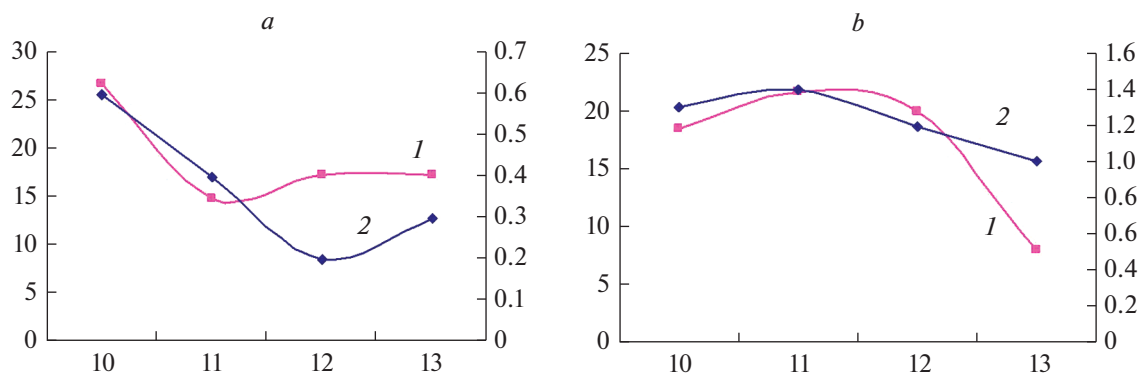


Рис. 2. Динамика интенсивности транспирации (1) и устьичной проводимости (2) хвои подроста ели на 4-летней сплошнолесосечной вырубке в период наблюдений. *a* – май, *b* – август 2019 г.

По горизонтали: время суток, ч; по вертикали: левая шкала – интенсивность транспирации, млмоль м⁻² с⁻¹ с 1 г; правая шкала – устьичная проводимость, моль м⁻² с⁻¹.

Fig. 2. Dynamics of transpiration intensity (1) and stomatal conductivity (2) of spruce needles of the regrowth on 4-year clearcut during the observation period: *a* – May, *b* – August, 2019.

X-axis: time of the day, hrs; y-axis: left graph – intensity of transpiration, mmlol m⁻² s⁻¹ from 1 g, right graph – stomatal conductivity, mol m⁻² s⁻¹.

Таблица 3. Связь устьичной проводимости хвои ели сибирской с метеорофакторами
Table 3. Relationship between stomatal conductivity of Siberian spruce needles and meteorological factors

Месяц и время (часы) наблюдений Month and time (hours) of observation	Коэффициент корреляции Correlation coefficient		
	с температурой воздуха with air temperature	с влажностью воздуха with air humidity	с освещенностью with illumination
Деревья ели в ельнике черничном, 2013 г. Spruce trees in bilberry spruce forest, 2013			
<i>Май, may</i>			
Утро, morning (6–10)	–0.9*	+0.9*	–0.7*
День, day (11–18)	–0.1	+0.3	+0.3
Вечер, evening (19–22)	+0.2	–0.5	+0.8*
Ночь, night (23–05)	–0.8*	+0.9*	+0.8*
<i>Август, august</i>			
Утро, morning (6–10)	–	–	–
День, day (11–18)	–0.4	–0.4	+0.3
Вечер, evening (19–22)	<0.1	<0.1	<0.1
Ночь, night (23–05)	<0.1	<0.1	<0.1
Подрост ели на 4-летней сплошнолесосечной вырубке, 2019 г. Spruce regrowth on a 4-year-old clearcut, 2019			
<i>Май, may</i>			
Утро, morning (6–10)	–	–	–
День, day (11–18)	+0.1	+0.8*	–0.1
Вечер, evening (19–22)	–	–	–
Ночь, night (23–05)	–	–	–
<i>Август, august</i>			
Утро, morning (6–10)	–	–	–
День, day (11–18)	–0.8*	+0.8*	–0.8*
Вечер, evening (19–22)	–	–	–
Ночь, night (23–05)	–	–	–

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных, * – достоверно при уровне значимости $p \leq 0.05$.

Note. Dash means no data, * – significant at a significance level of $p \leq 0.05$.

кой, но при этом отмечается тесная зависимость этого показателя от всех учитываемых климатических факторов. В августе наблюдения были проведены только в период с 11 до 18 ч, при этом достоверной связи устьичной проводимости с метеофакторами не было отмечено.

У подростка ели на вырубке, который произрастает в существенно иных условиях по сравнению с деревьями в лесу, в мае отмечена только существенная зависимость устьичной проводимости от влажности воздуха, в августе устьичная проводимость одинаково тесно коррелирует со всеми изученными метеофакторами (табл. 3).

В литературе имеются разные мнения о характере зависимости транспирационной проводимости от температуры, влажности воздуха и интенсивности света. У некоторых деревьев повышение температуры в интервале от +20 до +30 °С и относительной влажности воздуха в пределах 40–80% проводимость почти не изменяется [13]. Другие исследователи утверждают, что степень открытости устьичной щели во многом контролируется интенсивностью света и в меньшей степени зависит от влажности воздуха. При достаточной влагообеспеченности устьичная проводимость хвой не зависит от влажности воздуха, но определяется интенсивностью света, причем проводимость повышается только при очень низкой освещенности [6, 14]. В условиях южной европейской и средней сибирской тайги ведущим фактором, определяющим величину устьичной проводимости и интенсивности транспирации ели европейской, является дефицит упругости водяного пара. При уменьшении относительной влажности воздуха проводимость уменьшается, в случае же достаточной влажности почвы проводимость с повышением температуры воздуха изменяется незначительно [12, 15]. Значения максимальной устьичной проводимости существенно варьируют в зависимости от текущих погодных условий и влажности почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование роли устьиц в водообмене и, в частности, интенсивности транспирации хвой деревьев ели сибирской в ельнике черничном и хвой подростка ели на вырубке в условиях средней

подзоны тайги Республики Коми показали, что на вырубке наблюдается примерно в 3 раза более высокая устьичная проводимость (в среднем $1 \text{ моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) по сравнению с проводимостью устьиц в ельнике черничном (в среднем $0.3 \text{ моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$).

Выявлено, что корреляционная связь между интенсивностью транспирации и устьичной проводимостью хвой деревьев ели в ельнике черничном в начале вегетации (май) выше, чем в конце вегетации (август). Наиболее тесная зависимость устьичной проводимости от метеофакторов (температуры, влажности воздуха и освещенности) отмечена в мае в утренние и ночные часы. В августе в период наблюдений достоверная связь устьичной проводимости с метеофакторами отсутствовала.

У хвой подростка ели на вырубке в период наблюдений (в дневные часы) ход кривых интенсивности транспирации и устьичной проводимости, как в мае, так и в августе отличался от хода кривых у деревьев в лесном сообществе. Очевидно, такой характер динамики этих показателей связан с особенностями произрастания подростка на вырубке – повышенными освещенностью, влагообеспеченностью и температурой листа (хвой), влиянием ветровых потоков и влажности воздуха. В мае в дневное время устьичная проводимость существенно зависит только от влажности воздуха, в августе она тесно связана со всеми изученными метеопараметрами.

Исследование роли устьичной проводимости и интенсивности транспирации и зависимости устьичной проводимости от погодных факторов показывает, насколько сложными являются эти связи. Их выявление требует дальнейших более углубленных исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН, в рамках государственного задания по теме НИР “Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России” (№ государственной регистрации 122040100031-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Варлагин А.В., Выгодская Н.Н.* 1993. Влияние экологоморфологических факторов на устьичное сопротивление ели европейской. – Лесоведение. 3: 48–60.
2. *Дадькин В.П., Давыдова Ю.А.* 1963. О соотношении расхода энергии на транспирацию и теплообмен у некоторых древесных пород. – В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М. С. 103–110.
3. *Абрашко В.И.* 1998. Водный режим сообществ еловых лесов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 46 с.

4. *Доброхотов А.В., Максимова И.Л., Козырева Л.В., Шандор Р.* 2017. Модельная оценка пространственного распределения устьичной проводимости у кормовых трав – С/х биология. 52(3): 446–453. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.3.446rus>
5. *Buckley T.N.* 2005. The control of stomata by water balance. – *New Phytologist*. 168(2): 275–292. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01543.x>
6. *Молчанов А.Г.* 1986. Соотношение фотосинтеза и транспирации у сосны обыкновенной в условиях южной тайги. – *Лесоведение*. 4: 76–82.
7. *Загирова С.В.* 1999. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмена у хвойных. Екатеринбург. 108 с.
8. *Факторы регуляции экосистем еловых лесов.* 1983. Л. 318 с.
9. *Сенькина С.Н.* 2013. Водный режим сосны и ели в фитоценозах Севера. Екатеринбург. 103 с.
10. *Программа и методика биогеоценологических исследований.* М. 1966. 334 с.
11. *Лакин Г.Ф.* 1980. Биометрия. М. 293 с.
12. *Варлагин А.В.* 2000. Транспирация на уровне листа, дерева и сообщества в хвойных лесах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 37 с.
13. *Козловский Т.* 1969. Водный обмен растений. М. 247 с.
14. *Кramer П., Козловский Т.* 1983. Физиология древесных растений. М. 458 с.
15. *Jones H.G.* 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. – *J. Exp. Bot. (Spec. Issue.)*. 49: 387–398. https://doi.org/10.1093/jxb/49.Special_Issue.387

Factors Regulating Water Exchange in the Needles of Siberian Spruce from the Middle Taiga Subzone

S. N. Senkina*

Institute of Biology of the Komi Science Centre, Ural Branch, RAS, Syktyvkar, Russia

*e-mail: senkina@ib.komisc.ru

Abstract—The data on stomatal conductivity of the Siberian spruce needles in bilberry spruce forest and spruce regrowth on a 4-year-old clearcut in the middle taiga subzone (62°17' N 50°40' E) were assessed. The highest transpiration and stomatal conductivity values of needles were recorded on the cutovers – 18.3 mlmol m⁻² c⁻¹ and 1.0 mol m⁻² c⁻¹, respectively. The dependence of the needle transpiration intensity on the stomatal conductivity was found. The association between stomatal conductivity and meteorological factors is considered. It has been established that in the daytime in bilberry spruce forest, stomatal conductivity, to a greater extent depends on the illuminance and air humidity. In spruce regrowth on clearcut, there is a close correlation between stomatal conductivity and air humidity.

Keywords: *Picea obovata*, tree stand, undergrowth, transpiration, stomatal conductance, middle taiga

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out at the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Division RAS (Syktyvkar) within the framework of the state research assignment “Zonal patterns of the structure and productivity dynamics of primary and anthropogenic phytocoenosis of forest and swamp ecosystems of the European Northeast of Russia” (state registration no. 122040100031-8).

REFERENCES

1. *Varlagin A.V., Vygodskaya N.N.* 1993. [Effect of ecological and morphological factors on stomatal resistance of European spruce]. – *Lesovedeniye*. 3: 48–60. (In Russian)
2. *Dadykin V.P., Davydova Yu.A.* 1963. [On the ratio of energy consumption for transpiration and heat exchange in some tree species.] – In: [Water regime of plants relative to metabolism and productivity]. Moscow. P. 103–110.
3. *Abrazhko V.I.* 1998. [Water regime of spruce forest communities: Abstr. ... Diss. Doct. (Biology) Sci.] St. Petersburg. 46 p. (In Russian)
4. *Dobrokhотов А.В., Максимова И.Л., Козырева Л.В., Шандор Р.* 2017. Model-based assessment of spatial distribution of stomatal conductance in forage herb ecosystems. – *Agricultural biology*. 52(3): 446–453. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.3.446eng>
5. *Buckley T.N.* 2005. The control of stomata by water balance. – *New Phytologist*. 168(2): 275–292. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01543.x>

6. *Molchanov A.G.* 1986. Correlation of photosynthesis and transpiration in *Pinus sylvestris* L. in southern taiga. – *Lesovedeniye*. 4: 76–82. (In Russian)
7. *Zagirova S.V.* 1999. [The structure of the assimilation apparatus and CO₂ gas exchange in conifers]. Yekaterinburg. 108 p. (In Russian)
8. [Factors of regulation of ecosystems of spruce forests]. 1983. Leningrad. 318 p. (In Russian)
9. *Senkina S.N.* 2013. [Water economy of pine and spruce in phytocoenoses of the North]. Yekaterinburg. 103 p. (In Russian)
10. [Program and methods of biogeocoenological research]. 1966. Moscow. 334 p. (In Russian)
11. *Lakin G.F.* 1980. [Biometrics]. Moscow. 293 p. (In Russian)
12. *Varlagin A.V.* 2000. [Transpiration at the leaf, tree and community levels in coniferous forests: Abstr. ... Diss. Cand. (Biology) Sci.]. Moscow. 37 p. (In Russian)
13. *Kozlovskiy T.* 1969. [Water exchange of plants]. Moscow. 247 p. (In Russian)
14. *Kramyer P., Kozlovskiy T.* 1983. [Physiology of woody plants]. Moscow. 458 p. (In Russian)
15. *Jones H.G.* 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. – *J. Exp. Bot.* 49 (Spec. Issue, March 1998): 387–398.
https://doi.org/10.1093/jxb/49.Special_Issue.387