

Март, № 2

Биология

2013

УДК 581.08.132:[574.24:581]

СТАНИСЛАВ НИКОЛАЕВИЧ ДРОЗДОВ

доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)  
*drozdov@krc.karelia.ru*

ЕКАТЕРИНА СТАНИСЛАВОВНА ХОЛОПЦЕВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)  
*holoptseva@krc.karelia.ru*

## ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МНОГОФАКТОРНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА В ИССЛЕДОВАНИИ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК РАСТЕНИЙ

Успешное выращивание растений и тем более введение в культуру новых видов возможно, если почвенно-климатические условия региона соответствуют их экологической характеристики. В настоящее время такая оценка базируется на многолетних метеоролого-фенологических наблюдениях с последующим их регрессионным анализом, но и это не гарантирует получения достаточно полной информации. Возрастание роли экологических показателей в характеристике генотипа, учитывая изменения климата, требует их перевода из качественного описания в количественное. Последнее стало возможным в связи с развитием фитотроники и вычислительной техники, которые обеспечивают постановку и проведение многофакторных планируемых экспериментов на базе системного подхода. Для этих целей наиболее объективным показателем реакции интактных растений на условия внешней среды является их  $\text{CO}_2$ -обмен, оперативно передающий информацию о состоянии объекта в данный момент времени и доступный для непрерывных измерений. Результаты исследований представляются в виде уравнений регрессии, связывающих «отклик» растения – интенсивность нетто-фотосинтеза – с переменными в опыте факторами среды – светом и температурой. Показатели факторов внешней среды, обеспечивающие оптимальные величины процесса фотосинтеза, можно рассматривать как количественную экологическую характеристику экотипа (сорта) на конкретной фазе его развития. Полученные знания могут найти применение в селекционной работе, интродукции растений, прогнозировании влияния изменения климата на границы ареалов распространения видов, в географическом и внутрихозяйственном размещении растительных культур, особенно в защищенном грунте и т. д.

Ключевые слова: методика,  $\text{CO}_2$ -обмен, нетто-фотосинтез, экологическая характеристика растений

Широкое почвенно-климатическое разнообразие территории России, даже в пределах одного географического региона, диктует необходимость выведения сортов, эколого-физиологическая характеристика которых отвечает конкретным условиям их выращивания [6], [16]. Это требует всестороннего знания разных показателей. Но если необходимые почвенно-климатические данные в настоящее время могут быть получены в достаточно полном объеме, то эколого-физиологическая характеристика генотипа (сорта) – в лучшем случае только на качественном уровне. В то же время возрастание роли экологических показателей в характеристике генотипа, особенно в связи с изменениями климата, требует их перевода из качественного описания в количественное.

В настоящее время эколого-физиологическая оценка растений в естественных и искусственно созданных ценозах чаще всего базируется на многолетних метеоролого-фенологических наблюдениях, показателях продуктивности и морфо-анатомической характеристике растений. Сами объекты являются результатом длительного периода их жизнедеятельности, включающего широкую амплитуду влияния комплекса фак-

торов внешней среды. Это не позволяет определить их дифференцированного воздействия на формирование конкретных функций и структур организма. Физиологические показатели используются гораздо реже, в то время как именно они отражают пластичность организма и возможность его выживания в экстремальных условиях среды. При этом эпизодические, многократные их определения в природных условиях или в однофакторном эксперименте не позволяют прогнозировать динамику процесса из-за влияния на него различного сочетания сопутствующих факторов среды и не менее сильного их последействия. Даже многолетний планируемый сбор экспериментального материала в естественных условиях внешней среды со строгой регистрацией ее динамики и последующим регрессионным анализом не гарантирует количественного определения влияния конкретного фактора на исследуемый биологический процесс из-за возможного отсутствия нужного сочетания интенсивности факторов внешней среды в собранном материале [9].

Развитие фитотроники, обеспечивающей получение регулируемых условий внешней среды, и вычислительной техники предоставило возмож-

ность осуществления в биологии системных исследований и проведения активных многофакторных планируемых экспериментов. Это позволяет перейти от изучения качественных зависимостей к их количественным выражениям, к определению силы и закономерности влияния исследуемых факторов среды различной интенсивности на биологические процессы, получить экологическую характеристику генотипа, сорта [9].

Широко распространенный в биологии молекулярно-биохимический подход вскрывает состав и структуру объекта, но не может ответить на вопрос об их взаимодействии, об эмерджентных свойствах системы, возникающих лишь на достаточно высоком уровне ее организации [7]. Ответы на эти вопросы могут быть получены только на основе системного подхода [14], так как для биосистемы первичной является организующая роль в отношении составляющих ее взаимосвязанных элементов, свойства которых в значительной мере обусловлены входением в систему. Элементы не играют однозначной роли в функционировании биосистемы: в одних и тех же процессах могут участвовать разные составляющие, и наоборот, одни и те же элементы могут осуществлять разные функции. Если аналитический метод позволяет судить о составе объекта, то системный подход позволяет показать, как организована его жизнедеятельность, даже абстрагируясь от его состава. Информативность молекулярного подхода возрастает в сочетании с системным и, главное, получает реальную достоверность при наличии сведений о состоянии живого объекта, зависящего от многих внутренних и внешних факторов. Так, один и тот же внешний фактор оказывает разное влияние на направленность биохимических процессов в зависимости от его интенсивности, вида и даже генотипа растений. В частности, температура 30 °C обеспечивает, при других соответствующих условиях внешней среды, оптимум нетто-фотосинтеза на ранних фазах развития кукурузы, в то же время у всходов огурца индуцирует процессы адаптации к теплу, а у рассады капусты белокочанной – повреждения. Аналогичная картина наблюдается и при действии умеренных температур: так, в частности, температура 20 °C, обеспечивающая оптимум видимого фотосинтеза у большинства сельскохозяйственных культур, у хлопчатника является закаливающей к холоду, а у картофеля и овсяницы луговой – к теплу [4], [20], [21].

Необходимость достижения максимальной информативности проводимых опытов и представления полученных данных в сжатой и наглядной форме привела к идее планирования эксперимента, то есть к использованию определенных схем получения статистически надежных данных. Результаты экспериментов, поставленных по таким схемам, могут быть представлены весьма компактно, в виде поли-

номов – уравнениями регрессии. Последние являются, в сущности, математическими моделями исследуемых процессов с эмпирическими константами. Успешность эмпирического моделирования и объективность моделей определяются качеством эксперимента, полнотой охвата им многообразия связей растения со средой. Однако привлечение большего числа переменных факторов обуславливается длительностью и трудоемкостью эксперимента и возможностью обработки полученных результатов [13], [19].

Одним из путей решения проблемы являются исследования закономерностей влияния факторов внешней среды на биологические процессы в регулируемых условиях среды в активном эксперименте с планированием схем опытов, позволяющих получить статистически надежные данные при ограниченном числе вариантов и, соответственно, сокращенных трудозатратах. Однако радиус обследуемого пространства не должен выходить за пределы технических возможностей установки и биологических особенностей объекта – его зональной реакции на влияние интенсивности факторов внешней среды, что наиболее обстоятельно изучено на примере температурного фактора [3], [8]. Анализ литературных данных и проведенные исследования показали [4], [5], [21], что диапазон действующих в природе температур по влиянию на растения подразделяется на пять зон – фоновую и по две закаливающих и повреждающих в областях повышенных и пониженных их значений. Границы зон и потенциальная терморезистентность растений находятся под контролем генома и специфичны для генотипа, но изменяются в онтогенезе и под влиянием условий внешней среды.

Изменения температуры в пределах фоновой зоны не оказывают влияния на направленность метаболизма и терморезистентность растений и не имеют последействия. Действие более низких или высоких, чем фоновой зоны, температур индуцирует изменение метаболизма растений и повышение их терморезистентности. Величина этих изменений и их последействие зависят от дозы воздействия и биологических особенностей генотипа. Эффект действия закаливающих температур возрастает по мере удаления от границы фоновой зоны, а по мере повышения устойчивости растений происходит расширение этой зоны. Повреждающие температуры вызывают нарушение энергообеспечения клеток и в конечном итоге их гибель.

Особое значение при разработке программы многофакторного планируемого эксперимента имеет выбор исследуемых показателей – «отклика», функция которого должна всесторонне отражать свойство объекта, определяться количественно, быть статистически эффективной, иметь физический смысл и легко вычисляться. Наиболее объективным показателем реакции растений на условия среды выступает хозяйственно по-

лезнй урожай, но, так как он является итогом жизненного цикла растений в вегетационный период, вклад в него отдельных факторов оценить практически невозможно. Поэтому в активном многофакторном планируемом эксперименте для определения физиолого-экологической характеристики генотипа (сорта) наиболее объективным показателем реакции на условия внешней среды является  $\text{CO}_2$ -обмен интактных растений, оперативно отражающий реакцию растений на изменения условий внешней среды и доступный для инструментального непрерывного измерения без контакта с растением [12], [18].

В зависимости от задачи исследования для изучения влияния на растения могут быть выбраны разные факторы внешней среды: температура почвы и воздуха, свет, фотопериод, концентрация углекислоты, влажность, физиологически активные вещества и т. д.

Так как факторы внешней среды имеют различную размерность –  $^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{Bt}/\text{m}^2$ ,  $\text{клк}$ ,  $\text{г}$  и т. д., реализация активного эксперимента возможна лишь в том случае, если все переменные будут выражены в сопоставимых единицах. Это достигается переводом реальных единиц в относительные, нормированные. Для этого верхний уровень исследуемого фактора в опыте обозначается как +1, минимальный – 1, а средний – обычным 0.

Совместная обработка данных эксперимента методом нелинейного регрессионного компьютерного анализа с применением соответствующих программ позволяет определить коэффициенты уравнения регрессии в кодированных единицах, которые легко пересчитываются в натуральные. Коэффициенты уравнения в кодированных единицах весьма информативны: они отражают силу влияния фактора (членов уравнения) на реакцию, отклик растения. Ведущим является фактор с наибольшей величиной коэффициента.

Планирование многофакторных экспериментов, методики их проведения и обработки экспериментального материала проводится на основании теории планирования экспериментов [1], [9]. Планы предусматривают обследование всего пространства переменных факторов при наименьшем числе точек опытов, но без потери точности. В качестве примера приводим план двухфакторного эксперимента (табл. 1).

Исследуемые растения выращиваем в регулируемых условиях среды в песчаной культуре при поливе питательным раствором, дополненным микроэлементами, при оптимальных для исследуемой культуры  $\text{pH}$ , фотопериоде, температуре воздуха и почвы и интенсивности освещенности. Посев проводим калиброванными пророщими семенами. По достижению заданной схемой плана эксперимента фазы развития сосуды с растениями, соответствующими по внешним признакам стандарту (число листьев, их размер, диаметр и высота стебля, отсутствие внешних повреждений и т. д.), переносим в установку

для исследования  $\text{CO}_2$ -газообмена, где по выбранному плану проводим активный многофакторный эксперимент. Ограничено количество растений в опыте и отзывчивость «отклика» на всевозможные отклонения в исследуемом материале требует высококачественной подготовки, обеспечивающей его однородность. Поэтому, помимо проверки на соответствие внешнему стандарту, желательно определение выравненности по  $\text{CO}_2$ -обмену при условиях выращивания, которое не должно превышать 10 %.

**Таблица 1**  
Несимметричный квази-D-оптимальный план

| Ступень плана | Уровни факторов ( $X_1$ – освещенность, $X_2$ – температура воздуха) |       | $Y$ , отклик растения |
|---------------|--|-------|-----------------------|
|               | $X_1$  | $X_2$ |                       |
| 1             | -1   | -1    | $Y_1$                 |
| 2             | 1  | -1    | $Y_2$                 |
| 3             | -1   | 1     | $Y_3$                 |
| 4             | 1  | 1     | $Y_4$                 |
| 5             | 1  | 0     | $Y_5$                 |
| 6             | 0  | 1     | $Y_6$                 |
| 7             | 0  | 0     | $Y_7$                 |

Погрешность измерения интенсивности освещенности и температуры не должна превышать 0,5 %, концентрации углекислоты и скорости воздушного потока – 2,5 %. Во время 40–60-минутной экспозиции на каждой ступени плана при помощи газоанализатора регистрируем значение разности содержания углекислоты в токе воздуха на входе и выходе из установки и пересчитываем на единицу сухого вещества целых растений. При условии выравненности материала и указанной выше точности измерения экспериментальные модели имеют погрешность в пределах оптимальных зон факторов до 5 %. Расчет ассимиляции углекислоты растениями на каждой ступени двухфакторного эксперимента по несимметричному квази-D-оптимальному трехуровневому плану и обработка экспериментальных данных методом множественного регрессионного анализа позволяют получить модель влияния исследуемых факторов внешней среды (например, интенсивности света и температуры) на нетто-фотосинтез интактных растений:

$$\text{NP} = a_0 + a_1 E + a_2 t + a_3 Et + a_4 E^2 + a_5 t^2,$$

где  $\text{NP}$  – интенсивность нетто-фотосинтеза,  $\text{мг CO}_2$  на 1 г сухой массы в 1 ч;  $E$  – освещенность,  $\text{Bt}/\text{m}^2$ ;  $t$  – температура воздуха,  $^{\circ}\text{C}$ ;  $a_0$ – $a_5$  – коэффициенты, определенные по опытным данным.

Желательно иметь интенсивность освещенности растений в установке до  $600 \text{ Bt}/\text{m}^2$ , близкой по качеству к естественному свету, которая может быть обеспечена тремя лампами ДРЛФ-400, тремя галогеновыми лампами накаливания КГ-1000 или КГ-500 и водным экраном со слоем воды 3–5 см [17].

Силу влияния различной интенсивности фактора на нетто-фотосинтез интактных растений

рассчитываем по тангенсу угла наклона температурных и световых кривых на интересующей части исследуемого фактора [11]. За фоновую зону принимаем условия среды, обеспечивающие интенсивность газообмена выше 90 % от максимального [10], к которой примыкают зоны закаливания [4].

Определение эколого-физиологической характеристики нетто-фотосинтеза ряда сортов 3 видов растений показало (табл. 2), что как по уровню потенциального видимого фотосинтеза, так и по светотемпературным условиям, обеспечивающим его достижение, исследуемые сорта значительно различаются. Наиболее высокий потенциальный максимум нетто-фотосинтеза имеют бобовые, что подтверждают литературные данные о его роли у азотфикссирующих культур [15]. В то же время проведенные исследования показали значительное внутривидовое эколого-физиологическое разнообразие, в ряде случаев перекрывающее межвидовое.

Таким образом, использование многофакторных планируемых экспериментов в регулируемых условиях внешней среды на основе системного подхода позволяет перейти от качественной к количественной характеристике CO<sub>2</sub>-газообмена генотипа. Это может найти применение в селекционной работе, интродукции растений, прогнозировании влияния изменения климата на границы ареалов распространения видов, географическом и внутрихозяйственном размещении сельскохозяйственных культур, особенно в защищенном грунте и т. д.

Изучение эколого-физиологической характеристики ряда одновидовых сортов показало их широкое внутривидовое разнообразие. Поэтому нельзя судить об экологической характеристике вида по изучению одного из его представителей,

а необходимо определить ее у ряда контрастных по этому показателю экотипов или сортов.

Таблица 2

Потенциальный максимум нетто-фотосинтеза интактных растений на ранних фазах их развития и светотемпературные условия внешней среды, обеспечивающие его достижение

| Вид, сорт                                       | Нетто-фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> /г·ч | Освещенность, Вт/м <sup>2</sup> | Температура воздуха, °C |             |
|---|---|---------------------------------|-------------------------|-------------|
|   |   |                                 | максимальная            | оптимальная |
| <b>Картофель (<i>Solanum tuberosum</i>)</b>     |   |                                 |                         |             |
| с. Пушкинец                                     | 10,6                                      | 500                             | 24                      | 15–35       |
| с. Елизавета                                    | 11,5                                      | 420                             | 17                      | 6–28        |
| с. Нида   | 13,3                                      | 440                             | 20                      | 12–28       |
| <b>Клевер (<i>Trifolium pratense L.</i>)</b>    |   |                                 |                         |             |
| с. Тимирязевец                                  | 18,1                                      | 390                             | 20                      | 12–28       |
| с. Нива   | 20,2                                      | 460                             | 24                      | 15–34       |
| с. Вик  | 30,0                                      | 550                             | 32                      | 20–45       |
| <b>Гречиха (<i>Fagopyrum esculentum M.</i>)</b> |   |                                 |                         |             |
| с. Богатырь                                     | 18,0                                      | 470                             | 45                      | 8–24        |
| с. Тройка                                       | 20,0                                      | 420                             | 18                      | 11–24       |
| с. Молва  | 16,0                                      | 380                             | 10                      | 4–21        |

Учитывая, что фотосинтез является одним из основополагающих процессов продуктивности растений, чутко реагирующим на изменения внешней среды, интенсивность ее факторов, обеспечивающих достижение оптимума нетто-фотосинтеза интактных растений, можно рассматривать как экологический оптимум исследуемого генотипа. При этом статистические модели, полученные на основании планируемых многофакторных экспериментов и связывающие «отклик» растения с условиями внешней среды, являются эколого-физиологической характеристикой генотипа (сорта) на исследуемой фазе его развития.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голикова Т. И., Панченко Л. А., Фридман М. З. Каталог планов второго порядка. Вып. 47. Ч. 1. М., 1974. 383 с.
- Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Курец В. К. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. Л.: Наука, 1977. С. 1–227.
- Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л., 1984. 168 с.
- Дроздов С. Н., Курец В. К. Перспективы применения системного подхода в физиологических исследованиях // Физиология растений. 1984. Т. 51. № 4. С. 617–621.
- Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петропавловск, 2003. 172 с.
- Жученко А. А. Адаптивная стратегия селекции растений. Т. 1. М.: Агроруд, 2003. 780 с.
- Кочерина Н. В., Драгавцев В. А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб.: АФИ, 2008. 87 с.
- Курец В. К., Попов Э. Г. Моделирование продуктивности и холодаустойчивости растений. Л.: Наука, 1979. 160 с.
- Курец В. К., Попов Э. Г. Статистическое моделирование системы связей растение – среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 184 с.
- Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якинина А. М. Фотосинтез и дыхание подроста. М.: Наука, 1970. 183 с.
- Молчанов А. Г. Баланс CO<sub>2</sub> в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. М., 2007. 284 с.
- Налимов В. В. Теория эксперимента. М.: Наука, 1971. 207 с.
- Пресман А. С. Организация биосистемы и ее космические связи. М.: Геосинтез, 1997. 237 с.
- Ржанова Е. И. Физиология зернобобовых культур // Физиология сельскохозяйственных растений. М., 1970. Т. 6. С. 5–232.
- Романенко Г. А. Сельскохозяйственная наука в России в 21 веке // Вестник РАСХН. 1999. № 2. С. 3–7.
- Таланов А. В., Безденежных В. А., Хилков Н. И. Установка для исследования газообмена интактных растений // Влияние факторов внешней среды и физиологически активных веществ на терморезистентность и продуктивность растений. Петропавловск: КФАН СССР, 1982. С. 142–150.
- Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л., 1977. 23 с.
- Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. М.: МГУ, 1980. 464 с.

20. Drozdov S. N., Titov A. F., Balagurova N. I., Krutenko S. P. The effect of temperature on cold and heat resistance of growing plants cold-resistant species // J. Experimental Botany. 1984. Vol. 35. № 180. P. 1603–1608.
21. Drozdov S. N., Titov A. F., Talaanova V. V., Krutenko S. P., Sherudilo E. G., Akimova T. B. The Effect of Temperature on Cold and Heat Resistance of Growing Plants // J. Experimental Botany. 1984. Vol. 35. № 180. P. 1595–1602.

Drozdov S. N., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)  
Kholoptseva E. S., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

## POSSIBILITY OF USING MULTIFACTOR EXPERIMENTS IN STUDY OF PLANTS' ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS

A successful cultivation of the plants and an introduction to the culture of new species are possible if the soil and climatic conditions of the region correspond to their ecological characteristics. This assessment is based on the long-term meteorological-phenological observations with subsequent regression analysis. However, it does not guarantee the acquisition of complete and sufficient information. With the growth of the role played by the ecological parameters in genotype characterization, particularly in connection with potential climate change, it becomes essential that their qualitative description should be transformed into quantitative one. This became possible with the development of phytotronics and computers, which makes it feasible to provide planning and to conduct multifactor experiments based on a systematic approach. The most objective indicator of the intact plants' response to the impact of environmental conditions is their CO<sub>2</sub>-exchange. It quickly conveys information about the state of the object at a particular moment and is available for continuous measurements. The research results are presented in the form of regression equations connecting the plants "response" – the net photosynthesis intensity – and the factors used in the experiment as variables – light and temperature. The values of the environmental factors provisional of the net photosynthesis can be regarded as a quantitative ecological ecotype (variety) characteristic of a specific phase of its development. Obtained knowledge can be used in selection, plant introduction, prognosis of climate change effects on species distribution, geographical planning of plants' planting, greenhouse plants' planting

Key words: methodology, CO<sub>2</sub>-exchange, net-photosynthesis, ecological characteristics of plants

## REFERENCES

1. Golikova T. I., Panchenko L. A., Friedman M. Z. *Katalog planov vtorogo poryadka* [Catalogue of plans of the second order]. № 47. Part 1. Moscow, 1974. 383 p.
2. Drozdov S. N., Sycheva Z. F., Budynina N. P., Kurets V. K. *Ekologo-fiziologicheskie aspekty ustoychivosti rasteniy k zamorozkam*. [Ecological and physiological aspects of plant resistance to frost]. Leningrad, Nauka Publ., 1977. P. 1–227.
3. Drozdov S. N., Kurets V. K., Titov A. F. *Termorezistentnost' aktivno vegetiruyushchikh rasteniy* [Thermoresistance of active vegetative plants]. Leningrad, 1984. 168 p.
4. Drozdov S. N., Kurets V. K. Some prospects of systematic approach in physiological studies. [Perspektivy primeneniya sistemnogo podkhoda v fiziologicheskikh issledovaniyakh]. *Fiziologiya rasteniy* [Plant Physiol]. 1984. Vol. 51. № 4. P. 617–621.
5. Drozdov S. N., Kurets V. K. *Nekotorye aspekty ekologicheskoy fiziologii rasteniy* [Some environmental aspects of plant physiology]. Petrozavodsk, 2003. 172 p.
6. Zhuchenko A. A. *Adaptivnaya strategiya selektsii rasteniy* [Adaptive strategy of plant selection]. Vol. 1. Moscow, 2003. 780 p.
7. Kocherina N. V., Dragatsev V. A. *Vvedenie v teoriyu ekologo-geneticheskoy organizatsii poligennykh priznakov rasteniy i teoriyu selekcionnykh indeksov* [Introduction to environmental and genetic organization of polygenic traits of plants and the theory of selection indices]. St. Petersburg, AFI Publ., 2008. 87 p.
8. Kurets V. K., Popov E. G. *Modelirovanie produktivnosti i kholodoustoychivosti rasteniy* [Modelling of growth and cold resistance of plants]. Leningrad, Nauka Publ., 1979. 160 p.
9. Kurets V. K., Popov E. G. *Statisticheskoe modelirovanie sistemy svyazey rastenie – sreda* [Statistical modeling of plant-environment relationships]. Leningrad, Nauka Publ., 1991. 152 p.
10. Larkher V. *Ekologiya rasteniy* [Plant ecology]. Moscow, Mir Publ., 1978. 184 p.
11. Mal'kina I. S., Tsel'niker Yu. L., Yakshina A. M. *Fotosintez i dykhanie podrostka* [Photosynthesis and respiration of undergrowth]. Moscow, Nauka Publ., 1970. 183 p.
12. Molchanov A. G. *Balans CO<sub>2</sub> v ekosistemakh sosnyakov i dubrav v raznykh lesorastitel'nykh zonakh* [CO<sub>2</sub> balance in pine and oak ecosystems in different areas of forest growth]. Moscow, 2007. 284 p.
13. Nalimov V. V. *Teoriya eksperimenta* [The theory of the experiment]. Moscow, Nauka Publ., 1971. 207 p.
14. Presman A. S. *Organizatsiya biosistem i ee kosmicheskie svyazi* [Biosystem organization and space communications]. Moscow, Geosintez Publ., 1997. 237 p.
15. Rzhanova E. I. Physiology legumes [Fiziologiya zernobobovykh kul'tur]. *Fiziologiya sel'skokhozyaystvennykh rasteniy* [Physiology of crop plants]. Moscow, 1970. T. 6. P. 5–232.
16. Romanenko G. A. Agricultural science in Russia in the 21st Century [Sel'skokhozyaystvennaya nauka v Rossii v 21 veke]. *Vestnik RASKhN* [Journal of Agricultural Sciences]. 1999. № 2. P. 3–7.
17. Talaanova A. V., Bezdezhnykh V. A., Khilkov N. I. Apparatus for studying gas exchange of intact plants [Ustanovka dlya issledovaniya gazoobmena intaktnykh rasteniy]. *Vliyanie faktorov vnesheny sredy i fiziologicheski aktivnykh veshchestv na termorezistentnost' i produktivnost' rasteniy* [Influence of environmental factors and physiologically active substances on thermoresistance and plant productivity]. Petrozavodsk, KFAN USSR, 1982. P. 142–150.
18. Tooming Kh. G. *Solnechnaya radiatsiya i formirovaniye urozhaya* [Solar radiation and formation of a crop]. Leningrad, 1977. 23 p.
19. Fedorov V. D., Gil'manov T. G. *Ekologiya* [Ecology]. Moscow, MGU, 1980. 464 p.
20. Drozdov S. N., Titov A. F., Balagurova N. I., Krutenko S. P. The effect of temperature on cold and heat resistance of growing plants cold-resistant species [Vliyanie temperatury na kholodo- i teploustoychivost' vegetiruyushchikh rasteniy kholodoustoychivykh vidov]. *Eksperimental'naya botanika* [Experimental Botany]. 1984. Vol. 35. № 180. P. 1603–1608.
21. Drozdov S. N., Titov A. F., Talaanova V. V., Krutenko S. P., Sherudilo E. G., Akimova T. B. The Effect of Cold and Heat Resistance of Growing Plants [Vliyanie temperatury na kholodo- i teploustoychivost' vegetiruyushchikh rasteniy]. *Eksperimental'naya botanika* [Experimental Botany]. 1984. Vol. 35. № 180. P. 1595–1602.