

УДК 582.475:630*181.3:581.1

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ СРЕДНЕТАЕЖНОГО СОСНЯКА ЛИШАЙНИКОВОГО НА РОСТ И ПОКАЗАТЕЛИ МИНЕРАЛЬНОГО И ВОДНОГО РЕЖИМА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Т. А. Сазонова, В. Б. Придача

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Основными лимитирующими рост растений абиотическими факторами в условиях сосняков лишайниковых таежной зоны европейской территории России являются недостаток воды и элементов минерального питания в почве. Целью работы была оценка влияния условий внешней среды на функциональные показатели деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разной интенсивности роста в условиях среднетаежного сосняка лишайникового. Для решения поставленной задачи проведены многолетние исследования параметров водного (предрасветный и дневной водный потенциал охвоенного побега) и минерального (содержание азота, фосфора, калия и их соотношение в ксилемном соке и хвое) обмена одновозрастных деревьев сосны обыкновенной разной жизненности в условиях сосняка лишайникового (Южная Карелия). Полученные данные использовали для сравнительной характеристики функционального состояния господствующих и угнетенных деревьев в разных условиях внешней среды. В условиях умеренного увлажнения почвы отмечена стабилизация характеристик минерального и водного обмена деревьев обеих групп. Снижение запасов влаги в корнеобитаемых горизонтах почвы при длительной засухе усиливает физиологическую гетерогенность деревьев сосны обыкновенной разного жизненного состояния в пределах одного фитоценоза. Результаты исследования позволяют предположить, что в сосняке лишайниковом комплекс фитоценоотических факторов в большей степени влияет на интенсивность ростовых процессов и их продолжительность и в меньшей степени – на показатели минерального и водного обмена деревьев сосны обыкновенной. Обсуждаются механизмы адаптации деревьев сосны обыкновенной к разным условиям почвенного увлажнения.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; дифференциация деревьев; водный потенциал; биогенные макроэлементы, песчаные олиготрофные почвы; засуха.

T. A. Sazonova, V. B. Pridacha. THE EFFECT OF SOIL CONDITIONS ON GROWTH AND PARAMETERS OF THE MINERAL AND WATER METABOLISM IN SCOTS PINE IN A MIDDLE-TAIGA LICHEN-TYPE PINE FOREST

The main abiotic factors limiting plant growth in lichen-type pine forests in the taiga zone of European Russia are the lack of water and mineral nutrients in the soil. The aim of this work was to assess the effect of environmental conditions on the functional indicators in Scots pine trees (*Pinus sylvestris* L.) of varying growth rates in a middle-taiga lichen-type pine forest. To this end, long-term studies of water (pre-dawn and daytime water potential of foliated shoot) and mineral (the content of nitrogen, phosphorus, potassium and their ratio in xylem sap and needles) exchange parameters in Scots pine

trees of the same age but different vitality were carried out in a lichen-type pine forest (Southern Karelia). The data obtained were used to compare the functional state of dominant and suppressed trees in different environmental conditions. Where soil moisture content was moderate, mineral and water exchange characteristics in trees of both groups steadied out. A decrease in soil moisture reserves during prolonged drought heightened the vitality-specific physiological heterogeneity in Scots pine trees within the same plant community. The results of the study suggest that the complex of phytocoenotic factors in a lichen-type pine forest has more effect on the growth rate and duration than on the mineral and water metabolism parameters of Scots pine trees. Mechanisms for the adaptation of Scots pine trees to different soil moisture conditions are discussed.

Key words: *Pinus sylvestris* L.; tree differentiation; water potential; macronutrients; sandy oligotrophic soils; drought.

Введение

В настоящее время вопрос об ответных реакциях различных видов древесных растений на изменения условий природной среды является актуальным в свете прогнозируемых изменений климата [IPCC..., 2013; FAO..., 2020]. Одним из ведущих природных факторов, оказывающих существенное влияние на рост и развитие растений, является почвенное питание [Lambers, Oliveira, 2019]. В последние десятилетия в условиях таежной зоны отмечают наиболее выраженный рост температуры приземного слоя воздуха, изменение режима осадков, а также увеличение повторяемости аномальных погодных явлений [Allen et al., 2010; Ольчев и др., 2017]. Повышение температуры воздуха в сочетании с атмосферной засухой оказывает существенное влияние на гидрологический режим почв лесных биогеоценозов [Fatichi et al., 2016; Kučera et al., 2020], особенно песчаных автоморфных почв с уровнем залегания грунтовых вод более 1,5–2,0 м [Гаель, Смирнова, 1999]. В условиях почвенной засухи происходит существенное снижение доступности питательных веществ для древесных растений [Kreuzwieser, Gessler, 2010] вследствие уменьшения минерализации органического вещества почв и подвижности ионов, изменения поглощающей способности корней. Длительный дефицит питательных элементов на фоне засухи разной интенсивности и продолжительности может привести к гибели дерева вследствие нарушения согласованности его углеродного и водного баланса [McDowell et al., 2008]. В контексте изложенной проблемы представляется особенно важным проведение полевых исследований для выявления диапазона экологических факторов и характера его влияния на функциональное состояние древесных растений бореальных лесов.

Одной из основных лесообразующих пород Европейского Севера является сосна обыкновенная

(*Pinus sylvestris* L.). В частности, на территории Республики Карелия сосновые леса занимают 64 % лесопокрытой площади [Разнообразие..., 2003]. Широкое распространение сосны на территории Евразии в областях, контрастных по климатическим и лесорастительным условиям, свидетельствует о невысокой требовательности ее к почвенному плодородию, теплу и низкой чувствительности к засухам [Орлов, Кошельков, 1971; Рысин, 2015]. Обладая такой широкой географической амплитудой, сосна является полиморфным видом, образующим множество форм и разновидностей как в пределах одной популяции, так и в пределах географических зон и ареала [Козубов, Муратова, 1986; Ильинов, Раевский, 2016].

Условия произрастания в лесных биогеоценозах таежной зоны существенно различаются. Так, например, в экологических рядах сосновых лесов на автоморфных и гидроморфных почвах Карелии [Казимиров, 1995] в сосняках черничных с хорошей влагообеспеченностью почв [Сазонова и др., 2017], в которых содержится наибольшее количество элементов минерального питания в доступных растениям формах [Морозова, Федорец, 1992], основным лимитирующим рост растений абиотическим фактором является свет [Цельникер и др., 1993], в сосняках лишайниковых – прежде всего недостаток воды и элементов минерального питания в почве, тогда как в сосняках сфагновых – напротив, избыточное увлажнение и недостаточная аэрация почв при дефиците подвижных форм минеральных элементов [Саковец и др., 2000; Придача, Сазонова, 2010]. Контрастные условия обитания обуславливают различия биологической продуктивности фитоценозов [Усольцев, 2007], что проявляется в структуре и распределении подземной и надземной фитомассы древесных растений.

Вместе с тем дифференциация разновозрастных деревьев по габитуально-морфологическим характеристикам может происходить

и в пределах одного фитоценоза [Габукова и др., 1991; Dobbertin, 2005] вследствие пространственной неоднородности светового режима и пестроты почвенного покрова, в частности неравномерной увлажненности, плотности и трофности почвы, что, в свою очередь, приводит к лидирующему положению одних деревьев и, напротив, угнетенному состоянию других. Эти факты позволяют нам предположить физиологическую гетерогенность одновозрастных деревьев разной интенсивности роста в пределах одного фитоценоза. В этой связи целью работы была оценка влияния эдафических условий на функциональные показатели одновозрастных деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разной интенсивности роста в условиях среднетаежного сосняка лишайникового в Южной Карелии.

Материалы и методы

Исследования проводили в сосновом древостое европейской части средней тайги в Южной Карелии (62°13' с. ш. 34°10' в. д.) в течение ряда вегетационных периодов (май–сентябрь) 1981–1984, 1988–1989, 1997 и 2010 гг. Пробная площадь размером 20×20 м была заложена в сосняке лишайниковом естественного происхождения, относящемся к V классу бонитета,

с сомкнутостью древостоя 0,57. Средний возраст деревьев составил 30 лет, высота – 5 м, диаметр – 7,3 см, запас древесины 22,8 м³ га⁻¹, текущий прирост древесины – 2,2 м³. Подлесок отсутствует, доминантами напочвенного покрова являются *Cladonia rangiferina* (L.) и *Caluna vulgaris* (L.). Почва песчаная поверхностно-подзолистая, сформировавшаяся на флювиогляциальных песках. Рельеф равнинный, микрорельеф не выражен. Основная масса корней сосредоточена на глубине 0–20 см. Уровень залегания грунтовых вод ниже 5 м [Сазонова и др., 2011].

Объектами исследования послужили деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) одной возрастной группы (25–35 лет), но разной интенсивности роста: быстрорастущие деревья верхнего полога (господствующие) и медленнорастущие деревья нижнего полога (угнетенные), различающиеся по величине годовых приростов и относящиеся соответственно к II и IV классам роста и развития. Для исследования горизонтальной структуры фитоценоза при закладке пробной площади было выполнено картирование древостоя (рис. 1). В период окончания интенсивного роста (июль) проведен сплошной пересчет деревьев с измерением их высоты, диаметров кроны и ствола на высоте 0,1 и 1,3 м.

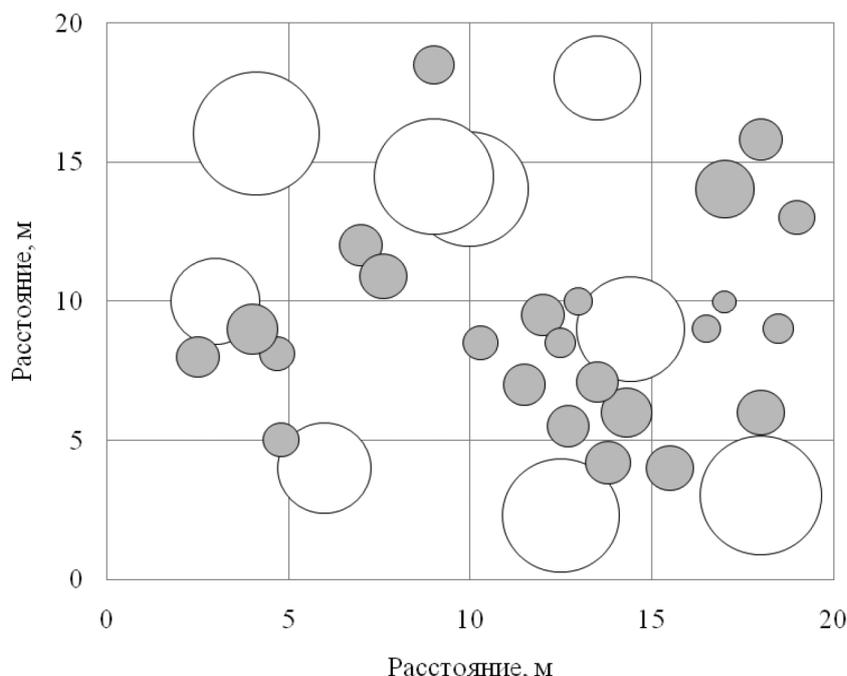


Рис. 1. Пространственное распределение угнетенных (закрашенный круг) и господствующих (незакрашенный круг) деревьев сосны обыкновенной на пробной площади сосняка лишайникового

Fig. 1. Spatial distribution of oppressed (filled circle) and dominant (open circle) Scots pine trees on a sample plot in a lichen pine forest

Функциональное состояние растений оценивали по показателям водного и минерального обменов. В качестве показателей влагообеспеченности растений использовали величины предрассветных (Ψ_{max} , МПа) и дневных (Ψ_{min} , МПа) водных потенциалов охвоенных побегов. Водные потенциалы охвоенных побегов сосны измеряли с помощью камеры давления [Сазонова и др., 2011] с точностью определения 0,05 МПа. Наблюдения проводили для 10 деревьев каждой группы роста; с каждого дерева отбирали по три побега со средней части кроны. Одновременно с измерением показателей водообмена растения проводили исследование запасов влаги в почве. Влажность почвы определяли весовым методом [Теория..., 2006]. Микрометеорологические наблюдения проводили по стандартным методикам [Сазонова и др., 2011].

Отбор ксилемного сока и однолетней хвои для анализа химического элементного состава проводили в соответствии с фенологическим развитием сосны в фазу начала роста (май), интенсивного роста (июнь), окончания роста (июль) и периода покоя (сентябрь). Для сбора ксилемного сока использовали камеру давления, конструкция которой была аналогична используемой для определения водных потенциалов побегов [Сазонова и др., 2011]. Используя сжатый азот, ступенчато повышали давление в камере, добиваясь стекания сока. Собранный ксилемный сок и хвою анализировали отдельно для каждого дерева. Определение содержания

азота (N) выполняли с помощью элементного анализатора PE-2400 (Perkin Elmer, США); калия (K) – методом атомно-эмиссионной спектрофотометрии на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-7000 (Shimadzu, Япония); фосфора (P) – спектрофотометрическим методом с молибденовой синью с помощью СФ-2000 («ОКБ Спектр», Россия) в трехкратной повторности.

Величину удельной листовой поверхности (SLA , $cm^2 g^{-1}$) вычисляли по отношению площади хвои к сухой массе. Площадь хвои определяли по методу Ю. Л. Цельникер [1982].

Для обработки результатов применяли методы вариационной статистики [Glantz, Slinker, 2003; Ивантер, Коросов, 2011]. Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 10 (StatSoft Inc.). На графиках и в таблице приведены средние значения и их стандартные ошибки. Разные буквы в таблице указывают на существенные различия средних значений при сравнении экспериментальных групп. Для оценки существенных различий между средними величинами использовали критерий Тьюки. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Проведенный анализ горизонтальной (рис. 1) и вертикальной (рис. 2) структуры сосняка лишайникового выявил разнородность морфометрических характеристик деревьев

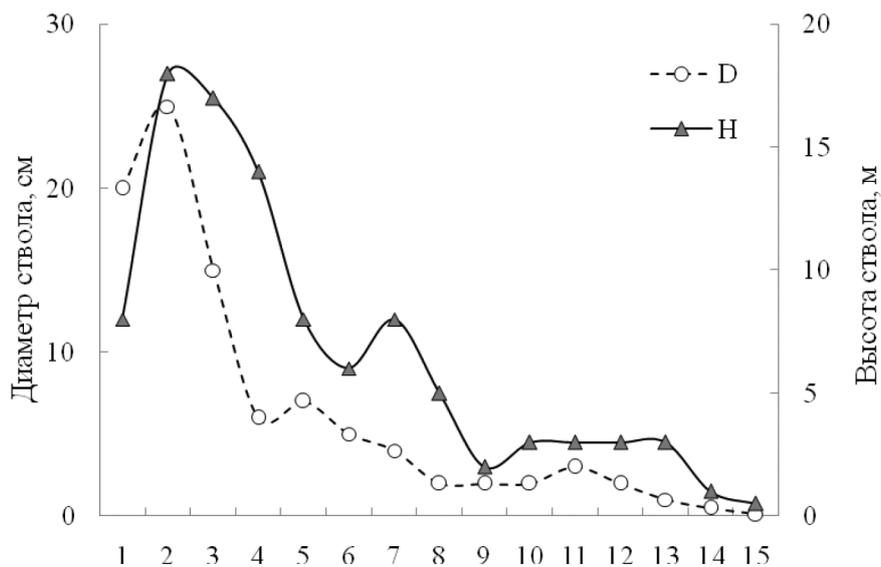


Рис. 2. Частотное распределение деревьев сосны обыкновенной по ступеням диаметра ($D_{0,1}$) и высоты (H) на пробной площади сосняка лишайникового
 Fig. 2. Frequency distribution of Scots pine trees by steps of diameter ($D_{0,1}$) and height (H) on a sample plot in a lichen pine forest

сосны одного возраста и показал преобладание в древостое угнетенных деревьев с меньшей высотой и диаметром ствола по сравнению с господствующими деревьями. Значения SLA хвой господствующих ($43,76 \pm 1,36 \text{ см}^2 \text{ г}^{-1}$) и угнетенных ($63,56 \pm 1,62 \text{ см}^2 \text{ г}^{-1}$) деревьев также существенно различались ($p < 0,05$).

В работе Н. Г. Балыкова с соавт. [1989], выполненной на тех же объектах, показано, что 85 % фитомассы соснового древостоя составляют деревья с диаметром 80–130 мм на уровне 0,1 м высоты дерева, однако их количество в 5 раз меньше числа деревьев с величиной $D_{0,1}$ ниже 80 мм. При этом установлено сходство сроков начала процесса роста в толщину у деревьев разного жизненного состояния, однако окончание роста господствующих растений происходило на 10–15 дней позже, чем у угнетенных. Схожую закономерность отмечают и для сосновых фитоценозов разной продуктивности, когда увеличение продолжительности и интенсивности деления клеток камбия в более благоприятных эдафических условиях приводит к возрастанию годичного радиального прироста ствола [Кищенко, Вантенкова, 2014]. Средние значения массы ствола и продуктивности для господствующих ($D_{0,1} > 80$ мм) и угнетенных ($D_{0,1} < 80$ мм) деревьев сосны составили 10 и 0,4 кг, 0,25 и 0,013 кг в год соответственно [Балыков и др., 1989]. Важно отметить, что невысокая численность господствующих деревьев, а также их слабая сомкнутость не оказывали значительного затеняющего влияния на угнетенные деревья. Очевидно, дифференциация деревьев по жизненному состоянию в исследуемом сосняке лишайниковом обусловлена прежде всего почвенными условиями, в частности гидротермическим режимом и уровнем минерального питания.

Если по морфометрическим параметрам у растений разной жизненности отмечены существенные различия, то сравнение их физиологических показателей оказалось более сложным и зависящим в первую очередь от условий увлажнения. Наши многолетние исследования в лишайниковом типе леса позволили выделить периоды умеренного увлажнения и засухи, отличающиеся по напряженности метеоусловий [Сазонова, Придача, 2015]. При этом периоды атмосферной засухи, сопровождающиеся снижением запасов влаги в горизонтах почвы 0–50 см до 15–16 мм и более, были редкими и непродолжительными. В основном запасы общей влаги в корнеобитаемых горизонтах почвы (0–50 см) сосняка лишайникового в течение ряда вегетационных периодов превышали 28 мм, что хорошо согласуется с данными

по гидротермическому режиму почв сосновых лесов Карелии [Еруков, Власкова, 1986].

В этих условиях, используя величины Ψ охвоенных побегов как показатели водного дефицита [Kramer, Boyer, 1995], провели оценку жизненного состояния деревьев сосны. Сопоставление усредненных за вегетационный период величин Ψ_{max} и Ψ_{min} охвоенных побегов господствующих и угнетенных деревьев (табл.), полученных в условиях умеренного увлажнения, не выявило значимых различий ($p > 0,05$). Этот факт свидетельствует, что формирование минимального и максимального водного дефицита, характеризуемого величинами Ψ_{max} и Ψ_{min} , не было связано с жизненным состоянием дерева, поскольку больший водный дефицит мог быть у господствующего дерева и меньший – у угнетенного, и наоборот. Ранее также отмечали [Pridacha et al., 2011; Sepúlveda, Johnstone, 2019] отсутствие тесной взаимосвязи визуально определенного жизненного состояния дерева и его физиологических характеристик. При этом диапазон варибельности Ψ_{max} ($-0,3...-0,7$ МПа) был одинаковым для деревьев разного жизненного состояния и для данного уровня почвенной влагообеспеченности не был связан с изменениями запасов влаги в почве. Вариации Ψ_{max} были обусловлены изменениями запасов влаги в самом растении. В зависимости от погодных условий расход влаги на транспирацию, так же как и степень ее восполнения к предрассветному часу могут быть разными [Сазонова, Кайбияйнен, 1994; Сазонова и др., 2017], что и отражает в данном случае изменчивость величины Ψ_{max} . Вместе с тем сопоставление полученных величин Ψ_{min} у деревьев разной интенсивности роста с выявленной нами ранее [Сазонова и др., 2005] пороговой величиной для сосны ($-1,15 \pm 0,11$ МПа), при которой происходит устьичное ограничение транспирации, свидетельствовало о наличии у деревьев сосны разного жизненного состояния «нормального» водного дефицита. Важно отметить, что при абсолютных значениях Ψ_{min} , превышающих пороговое, сильнее и продолжительнее будет и ограничение транспирации. Подобное явление депрессии транспирации у *Pinus sylvestris* наблюдается вплоть до снижения значений Ψ_{min} до $-1,5$ МПа [Сазонова и др., 2017, 2019].

Для роста и развития древесного растения является важным не только наличие и доступность влаги, но и обеспеченность его элементами минерального питания [Lambers, Oliveira, 2019]. Проведенный анализ влияния жизненного состояния дерева на содержание (N_x , P_x , K_x) и соотношение N:P:K в ксилемном соке

Средние за вегетацию величины показателей водного и минерального обмена деревьев сосны обыкновенной разного жизненного состояния в сосняке лишайниковом

Average values of water and mineral metabolism indices for the growing season in Scots pine trees of different vitality in a lichen pine forest

Показатель Index	Жизненное состояние дерева Tree vitality	
	Господствующее Dominant	Угнетенное Oppressed
Ψ_{max} , МПа Pre-dawn water potential, МПа	$-0,47 \pm 0,03^a$	$-0,49 \pm 0,03^a$
Ψ_{min} , МПа Daytime water potential, МПа	$-1,15 \pm 0,04^a$	$-1,19 \pm 0,05^a$
N_x , мг л ⁻¹ Nitrogen content in xylem sap, mg l ⁻¹	$31,7 \pm 1,8^a$	$30,2 \pm 1,5^a$
P_x , мг л ⁻¹ Phosphorus content in xylem sap, mg l ⁻¹	$10,6 \pm 0,6^a$	$10,9 \pm 0,4^a$
K_x , мг л ⁻¹ Potassium content in xylem sap, mg l ⁻¹	$53,4 \pm 2,9^a$	$51,0 \pm 2,6^a$
$N_{N:P:K}$, % N of ratio N:P:K in xylem sap, %	$33 \pm 1,5^a$	$33 \pm 1,2^a$
$P_{N:P:K}$, % P of ratio N:P:K in xylem sap, %	$11 \pm 0,8^a$	$12 \pm 0,9^a$
$K_{N:P:K}$, % K of ratio N:P:K in xylem sap, %	$56 \pm 2,1^a$	$55 \pm 2,2^a$
N_n , г м ⁻² Nitrogen content per unit needle area, g m ⁻²	$2,85 \pm 0,11^a$	$1,89 \pm 0,04^b$
P_n , г м ⁻² Phosphorus content per unit needle area, g m ⁻²	$0,38 \pm 0,02^a$	$0,24 \pm 0,01^b$
K_n , г м ⁻² Potassium content per unit needle area, g m ⁻²	$1,0 \pm 0,07^a$	$0,49 \pm 0,04^b$

Примечание. В пределах каждого показателя разные буквы указывают на достоверность различий средних значений при уровне значимости $p < 0,05$.

Note. Within each parameter, different letters indicate the significance of differences in average values at $p < 0.05$.

также показал отсутствие значимых различий ($p > 0,5$) показателей, полученных в условиях умеренного увлажнения (табл.). Отмеченная нами стабилизация соотношения N:P:K в ксилемном соке растений разных групп, вероятно, свидетельствует о сбалансированности основных обменных процессов у деревьев разного жизненного состояния [Сазонова, Придача, 2002]. Ранее проведенные на этих же экспериментальных объектах исследования содержания азотных [Чернобровкина, Успенская, 1988] и углеводных [Кайбияйнен, Софронова, 2003] соединений также показали независимость их содержания от жизненного состояния дерева. Таким образом, в условиях умеренного увлажнения в сосняке лишайниковом можно отметить стабилизацию показателей минерального и водного обмена деревьев обеих групп, что свидетельствует о сходстве функционального статуса растений сосны разного габитуса.

Вместе с тем в условиях длительной засухи при снижении запасов влаги в корнеобитаемых горизонтах почвы (0–50 см) сосняка лишайникового ниже 16 мм (рис. 3) наряду с усиле-

нием дефицита доступных растениям форм элементов минерального питания [Морозова, Федорец, 1992] у угнетенных деревьев происходит большее снижение величины Ψ_{max} до $-1,39 \pm 0,05$ МПа по сравнению с господствующими деревьями, значения Ψ_{max} которых не превышали $-0,75$ МПа. При восполнении почвенных влагозапасов дождевыми осадками нами отмечено уменьшение водного дефицита, в частности повышение значений Ψ_{max} , как у господствующих, так и у угнетенных деревьев: $-0,58 \pm 0,06$ и $-0,57 \pm 0,05$ МПа соответственно [Сазонова, Придача, 2015]. Этот факт можно объяснить особенностями вертикально-фракционной структуры фитомассы угнетенных и господствующих деревьев, где у первых происходит формирование большей доли массы хвои, а у вторых – стволовой древесины в общей массе дерева [Бальков и др., 1989]. В засуху вследствие относительно большей ассимиляционной поверхности, свидетельством которой являются рассчитанные нами величины SLA, угнетенные растения испытывают и больший транспирационный расход воды,

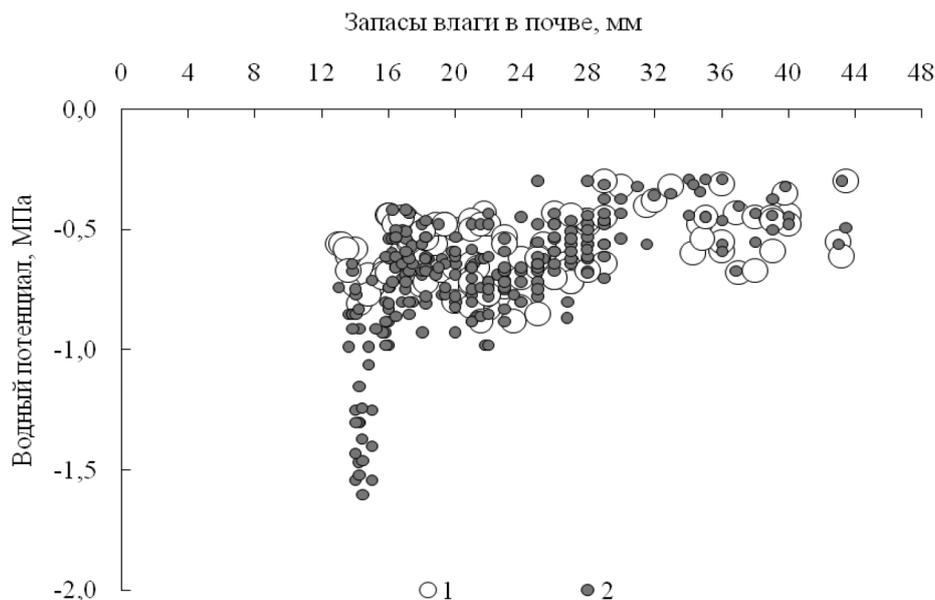


Рис. 3. Зависимость предрассветного водного потенциала (Ψ_{\max}) охвоенных побегов господствующих (1) и угнетенных (2) деревьев сосны обыкновенной от запасов влаги в корнеобитаемых горизонтах почвы (0–50 см) сосняка лишайникового

Fig. 3. Dependence of predawn water potential (Ψ_{\max}) of foliated shoots in the dominant (1) and oppressed (2) Scots pine trees on the moisture reserves in the root-inhabited soil horizons (0–50 cm) in a lichen pine forest

который не успевают восстановить вследствие перехвата почвенной влаги корнями господствующих деревьев. Наличие водного стресса, хоть и непродолжительного, может быть причиной замедленного роста сосен и в конечном счете низких продукционных показателей угнетенных деревьев по сравнению с господствующими растениями.

Следовательно, влияние различий в микроклиматических условиях произрастания отдельного растения в фитоценозе отражается прежде всего на его ростовой функции. Известно, что в процессе роста и развития древесных растений у них формируется сбалансированная система водного транспорта [Кайбияйнен, Хари, 1985]. Для исследуемых нами деревьев сосны показана линейная зависимость между площадью поперечного сечения заболони ствола под кроной (S_c) и суммой площадей всех проводящих влагу корней, между S_c и суммой площадей всех проводящих влагу ветвей [Хари и др., 1985], а также между S_c и массой хвои [Кайбияйнен и др., 1986]. В условиях умеренного увлажнения удельные величины содержания N , P и K в единице объема ксилемы, а также уровень водного дефицита (Ψ_{\min} и Ψ_{\max}) были сходными у деревьев разного жизненного состояния. Следовательно, у растений в данных условиях среды формируется такая структура

фитомассы хвои, ветвей, стволов и корней, которую растение данного вида может обеспечить необходимым для его нормальной жизнедеятельности количеством воды и элементов минерального питания. Можно предположить, что господствующие деревья, превосходящие по морфометрическим показателям угнетенные растения, поглощают большее количество воды и элементов минерального питания в расчете на целое дерево, что и обеспечивает им возможность большего прироста фитомассы за вегетационный период. В пользу этого также указывают рассчитанные нами удельные значения содержания биогенных элементов (N_n , P_n , K_n) на единицу площади ассимиляционной поверхности (табл.), которые были в 1,5–2 раза больше у господствующих деревьев, чем у угнетенных растений.

Заключение

Дефицит ресурсов в сосняке лишайниковом, являющемся одним из наиболее бедных по содержанию минеральных элементов в почве и их доступности для растений по сравнению с другими суходольными типами леса [Морозова, Федорец, 1992], а также возникающие в отдельные периоды времени почвенные «засухи» привели к значительной дифференци-

ции деревьев сосны в древостое. В условиях умеренного увлажнения у деревьев разной интенсивности роста отмечены схожие значения показателей водного и минерального обмена. Однако в условиях дефицита почвенной влаги угнетенные растения испытывали больший водный стресс по сравнению с господствующими деревьями. Таким образом, в сосняке лишайниковом комплекс фитоценологических факторов в большей степени влияет на интенсивность ростовых процессов и их продолжительность и в меньшей степени – на показатели водного и минерального обмена деревьев сосны разной жизненности. Можно предположить, что изменение структуры фитомассы поглощающих, проводящих и ассимиляционных органов у деревьев сосны разной жизненности является адаптивной реакцией для поддержания стабильности их физиологических характеристик, что обеспечивает им устойчивое функционирование при варьировании различных условий внешней среды.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и при частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты 09-04-00299-а и 13-04-00827-а).

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Литература

- Балыков Н. Г., Виликайнен Л. М., Робонен Е. В., Смирнов А. В. Распределение фитомассы в сосняке лишайниковом // Лесоведение. 1989. № 6. С. 57–63.
- Габукова В. В., Ивонис И. Ю., Козлов В. А., Болондинский В. К., Софронова Г. И., Чернобровкина Н. П. Метаболизм сосны в связи с интенсивностью роста. Петрозаводск, 1991. 162 с.
- Гаель А. Г., Смирнова Л. Ф. Пески и песчаные почвы. М.: ГЕОС, 1999. 252 с.
- Еруков Г. В., Власкова Г. В. Гидротермический режим почв сосновых лесов Карелии. Л.: Наука, 1986. 111 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
- Ильинов А. А., Раевский Б. В. Состояние генофонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в Карелии // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 45–54. doi: 10.15372/SJFS20160505
- Казимиров Н. И. Экологическая продуктивность сосновых лесов: математическая модель. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1995. 132 с.
- Кайбияйнен Л. К., Софронова Г. И. Роль транспортной системы в регуляции донорно-акцепторных отношений у *Pinus sylvestris* L. // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 1. С. 136–143.
- Кайбияйнен Л. К., Хари П. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. I. Пути движения влаги в ксилеме // Лесоведение. 1985. № 5. С. 23–28.
- Кайбияйнен Л. К., Хари П., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои // Лесоведение. 1986. № 1. С. 31–37.
- Кищенко И. Т., Вантенкова И. В. Сезонный рост хвойных лесообразующих видов в таежной зоне России (на примере Карелии). Петрозаводск: ПетрГУ, 2014. 163 с.
- Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). Л.: Наука, 1986. 192 с.
- Морозова Р. М., Федорец Н. Г. Современные процессы почвообразования в хвойных лесах Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1992. 284 с.
- Ольчев А. В., Авилов В. К., Байбар А. С., Белотелов Н. В., Болондинский В. К., Иванов Д. Г., Кузьмина Е. В., Курбатова Ю. А., Левашова Н. Т., Мамкин В. В., Мангура П. А., Молчанов А. Г., Мухартова Ю. В., Никитин М. А., Новенко Е. Ю., Придача В. Б., Ривин Г. С., Розинкина И. А., Сазонова Т. А., Сандлерский Р. Б., Суркова Г. В., Холопцева Е. С. Леса Европейской территории России в условиях меняющегося климата. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. 276 с.
- Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 323 с.
- Придача В. Б., Сазонова Т. А. Морфофизиологическая реакция сосны обыкновенной в условиях гидролесомелиорации // Лесной журнал. 2010. № 4. С. 32–38. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/873/873b7937eb1a0eae4e092422cf7309eb.pdf> (дата обращения: 01.10.2020).
- Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2003. 262 с.
- Рысин Л. П. Биогеоценология лесов сосны обыкновенной. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. 303 с.
- Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Влияние водного дефицита хвои сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения // Лесоведение. 2017. № 4. С. 311–318. doi: 10.7868/S0024114817040076
- Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Сопrotивление движению влаги в проводящей системе сосны обыкновенной // Лесоведение. 2019. № 6. С. 556–566. doi: 10.1134/S0024114819060081
- Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск: Verso, 2011. 207 с.
- Сазонова Т. А., Кайбияйнен Л. К. Оценка влагообеспеченности дерева по термодинамическим показателям // Лесоведение. 1994. № 4. С. 77–82.
- Сазонова Т. А., Кайбияйнен Л. К., Колосова С. В. Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (Pina-

сеае) // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 7. С. 1012–1022.

Сазонова Т. А., Придача В. Б. Влияние влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена сосны обыкновенной в Южной Карелии // Лесоведение. 2015. № 6. С. 470–477.

Сазонова Т. А., Придача В. Б. Оптимизация минерального питания хвойных растений // Агрохимия. 2002. № 2. С. 23–30.

Саковец В. И., Германова Н. И., Матюшкин В. А. Экологические аспекты гидроресомелиорации в Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 155 с.

Теория и практика химического анализа почв / Ред. Л. А. Воробьева. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.

Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 636 с.

Хари П., Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема // Лесоведение. 1985. № 5. С. 74–77.

Цельникер Ю. Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели // Лесоведение. 1982. № 4. С. 85–88.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.

Чернобровкина Н. П., Успенская Л. Н. Динамика форм азота в органах сосны обыкновенной различной интенсивности роста // Лесоведение. 1988. № 6. С. 76–79.

Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // Forest Ecol. Manag. 2010. Vol. 259. P. 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001

Dobbertin M. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review // Eur. J. Forest Res. 2005. Vol. 124. P. 319–333. doi: 10.1007/s10342-005-0085-3

FAO. Global Forest Resources Assessment 2020 – Key findings. Rome, 2020. 16 p. doi: 10.4060/ca8753en

References

Balykov N. G., Vilikainen L. M., Robonen E. V., Smirnov A. V. Распределение фитомассы в сосняке лишайниковом [Distribution of phytomass in pinetum cladinosum]. Лесоведение [Russ. J. Forest Sci.]. 1989. No. 6. P. 57–63.

Chernobrovkina N. P., Uspenskaya L. N. Динамика форм азота в органах сосны обыкновенной различной интенсивности роста [Dynamics of nitrogen forms in the organs of the Scots pine of different growth rates]. Лесоведение [Russ. J. Forest Sci.]. 1988. No. 6. P. 76–79.

Erukov G. V., Vlaskova G. V. Гидротермический режим почв сосновых лесов Карелии [The hydrothermic regime of pine forests in Karelia]. Leningrad: Nauka, 1986. 111 p.

Gabukova V. V., Ivonis I. Yu., Kozlov V. A., Bolondinskii V. K., Sofronova G. I., Chernobrovkina N. P. Me-

Fatichi S., Pappas C., Ivanov V. Modeling plant – water interactions: an ecohydrological overview from the cell to the global scale // WIREs Water. 2016. Vol. 3. P. 327–368. doi: 10.1002/wat2.1125

Glantz S. A., Slinker B. K. Primer of applied regression and analysis of variance. N. Y.: McGraw-Hill, 2003. P. 162–318.

IPCC Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2013. 1535 p. doi: 10.1017/CBO9781107415324

Kreuzwieser J., Gessler A. Global climate change and tree nutrition: influence of water availability // Tree Physiol. 2010. Vol. 30. P. 1221–1234. doi: 10.1093/treephys/tpq055

Kramer P. J., Boyer J. S. Water relations of plants and soils. San Diego, CA, USA: Academic Press, 1995. 495 p.

Kučera A., Samec P., Bajera A., Skene K. R., Vichita T., Vranová V., Meena R. S., Datta R. Forest soil water in landscape context // IntechOpen. 2020. doi: 10.5772/intechopen.93003

Lambers H., Oliveira R. S. Plant physiological ecology. Springer Nature Switzerland AG, 2019. 736 p. doi: 10.1007/978-3-030-29639-1

McDowell N., Pockman W. T., Allen C. D., Breshers D. D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D. G., Yepez E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? // New Phytologist. 2008. Vol. 178. P. 719–739. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x

Придача В. Б., Сазонова Т. А., Таланова Т. Ю., Олчев А. В. Морфологические ответы *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. на промышленную загрязненность в условиях северо-западной России // Russ. J. Ecol. 2011. Vol. 42. P. 22–29. doi: 10.1134/S1067413611010073

Sepúlveda P., Johnstone D. A novel way of assessing plant vitality in urban trees // Forests. 2019. Vol. 10(1). 2. doi: 10.3390/f10010002

Поступила в редакцию 12.10.2020

tabolizm sosny v svyazi s intensivnost'yu rosta [Pine metabolism in relation to growth rate]. Петрозаводск: KarRC RAS, 1991. 162 p.

Gael' A. G., Smirnova L. F. Peski i peschanye pochvy [Sands and sandy soils]. Moscow: GEOS, 1999. 252 p.

Ильин А. А., Раевский В. В. Состояние генотипа сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в Карелии [The current state of *Pinus sylvestris* L. gene pool in Karelia]. Сибирский лесной журнал. [The Siberian J. Forest Sci.]. 2016. No. 5. P. 45–54. doi: 10.15372/SJFS20160505

Ивантер Е. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию [Introduction to quantitative biology]. Петрозаводск: ПетрГУ, 2011. 302 p.

Kaibiyainen L. K., Sofronova G. I. Rol' transportnoi sistemy v regulyatsii donorno-aktseptornykh otnoshenii

u *Pinus sylvestris* L. [The role of the transport system in the control of the source-sink relations in *Pinus sylvestris* L.]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2003. Vol. 50, no. 1. P. 136–143.

Kaibiyainen L. K., Khari P. Sbalansirovannost' sistemy vodnogo transporta u sosny obyknovennoi. I. Puti dvizheniya vlagi v ksileme [Balance of water transport systems in *Pinus sylvestris* L. I. Water paths in xylem]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 1985. No. 5. P. 23–28.

Kaibiyainen L. K., Khari P., Sazonova T. A., Myakelya A. Sbalansirovannost' sistemy vodnogo transporta u sosny obyknovennoi. III. Ploshchad' provodyashchei ksilemy i massa khvoi [Balance of water transport systems in *Pinus sylvestris* L. III. The area of conductive xylem and the needle mass]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 1986. No. 1. P. 31–37.

Kazimirov N. I. Ekologicheskaya produktivnost' sosnovykh lesov: Matematicheskaya model' [Pine forests ecological productivity: Mathematical model]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1995. 132 p.

Khari P., Kaibiyainen L. K., Sazonova T. A., Myakelya A. Sbalansirovannost' sistemy vodnogo transporta u sosny obyknovennoi. II. Aktivnaya ksilema [Balance of water transport systems in *Pinus sylvestris* L. II. Active xylem]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 1985. No. 5. P. 74–77.

Kishchenko I. T., Vantenkova I. V. Sezonnii rost khvoinykh lesoobrazuyushchikh vidov v taezhnoi zone Rossii (na primere Karelii) [Seasonal growth of coniferous forest-forming species in the taiga zone of Russia (by the example of Karelia)]. Petrozavodsk: PetrGU, 2014. 163 p.

Kozubov G. M., Muratova E. N. Sovremennye golosemennye (morfologo-sistematicheskii obzor i kariologiya) [Modern gymnosperms (morphological-systematic review and karyology)]. Leningrad: Nauka, 1986. 192 p.

Morozova R. M., Fedorets N. G. Sovremennye protsessy pochvoobrazovaniya v khvoinykh lesakh Karelii [Modern processes of soil formation in the coniferous forests of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1992. 284 p.

Ol'chev A. V., Avilov V. K., Baibar A. S., Belotelov N. V., Bolondinskii V. K., Ivanov D. G., Kuz'mina E. V., Kurbatova Y. A., Levashova N. T., Mamkin V. V., Mangura P. A., Molchanov A. G., Mukhartova Y. V., Nikitin M. A., Novenko E. Y., Pridacha V. B., Rivin G. S., Rozinkina I. A., Sazonova T. A., Sandler'skii R. B., Surkova G. V., Kholoptseva E. S. Lesa Evropeiskoi territorii Rossii v usloviyakh menyayushchegosya klimata [Forests of European Russia under climate changes]. Moscow: KMK, 2017. 276 p.

Orlov A. Ya., Koshel'kov S. P. Pochvennaya ekologiya sosny [Soil ecology of pine]. Moscow: Nauka, 1971. 323 p.

Pridacha V. B., Sazonova T. A. Morfofiziologicheskaya reaktsiya sosny obyknovennoi v usloviyakh gidrolesomelioratsii [Morphological response of Scotch pine under silvicultural operations]. *Lesnoi zhurn.* [Russ. Forestry J.]. 2010. No. 4. P. 32–38. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/873/873b7937eb1a0eae4e092422cf7309eb.pdf> (accessed: 01.10.2020).

Raznoobrazie bioty Karelii: usloviya formirovaniya, soobshchestva, vidy [Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities, and species]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 262 p.

Rysin L. P. Biogeotsenologiya lesov sosny obyknovennoi [Scots pine forest biogeocenology]. Moscow: KMK, 2015. 303 p.

Sakovets V. I., Germanova N. I., Matyushkin V. A. Ekologicheskie aspekty gidrolesomelioratsii v Karelii [Environmental aspects of hydroforestry in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2000. 155 p.

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Ekologo-fiziologicheskaya kharakteristika sosny obyknovennoi [Eco-physiological characteristics of the Scots pine]. Petrozavodsk: Verso, 2011. 207 p.

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Soprotivlenie dvizheniyu vlagi v provodyashchei sisteme sosny obyknovennoi [Resistance to moisture transport in the conductive system of Scots pine]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2019. No. 6. P. 556–566. doi: 10.1134/S0024114819060081

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Vliyanie vodnogo defitsita khvoi sosny obyknovennoi na fotosintez v usloviyakh dostatochnogo pochvennogo uvlazhneniya [The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil moistening]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2017. No. 4. P. 311–318. doi: 10.7868/S0024114817040076

Sazonova T. A., Kaibiyainen L. K. Otsenka vlagooobespechennosti dereva po termodinamicheskim pokazatelyam [Estimation of a tree water regime on thermodynamic parameters]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 1994. No. 4. P. 77–82.

Sazonova T. A., Kajbiyainen L. K., Kolosova S. V. Diagnostika vodnogo rezhima *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [Diagnostics of water regime of *Pinus sylvestris* (Pinaceae)]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 2005. Vol. 90, no. 7. P. 1012–1022.

Sazonova T. A., Pridacha V. B. Optimizatsiya mineral'nogo pitaniya khvoinykh rastenii [Optimization of the mineral nutrition in the conifers]. *Agrokhim.* [Agrochem.]. 2002. No. 2. P. 23–30.

Sazonova T. A., Pridacha V. B. Vliyanie vlagooobespechennosti peschanykh pochv na parametry vodoobmena sosny obyknovennoi v Yuzhnoi Karelii [The effects of moisture availability of sandy soils on water exchange of Scots pine in Southern Karelia]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2015. No. 6. P. 470–477.

Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Ed. L. A. Vorobyova. Moscow: GEOS, 2006. 400 p.

Tsel'niker Yu. L. Uproshchennyi metod opredeleeniya poverkhnosti khvoi sosny i eli [A simplified method for determination of needle surface in pine and spruce trees]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 1982. No. 4. P. 85–88.

Tsel'niker Yu. L., Malkina I. S., Kovalev A. G., Chmora S. N., Mamaev V. V., Molchanov A. G. Rost i gazoobmen SO₂ u lesnykh derev'ev [The growth and CO₂-gaseous exchange in forest trees]. Moscow: Nauka, 1993. 256 p.

Usol'tsev V. A. Biologicheskaya produktivnost' lesov Severnoi Evrazii: metody, baza dannykh i ee prilozheniya

[Biological productivity of Northern Eurasia's forests: methods, datasets, applications]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 636 p.

Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecol. Manag.* 2010. Vol. 259. P. 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001

Dobbertin M. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *Eur. J. Forest Res.* 2005. Vol. 124. P. 319–333. doi: 10.1007/s10342-005-0085-3

FAO. Global Forest Resources Assessment 2020 – Key findings. Rome, 2020. 16 p. doi: 10.4060/ca8753en
Faticchi S., Pappas C., Ivanov V. Modeling plant – water interactions: an ecohydrological overview from the cell to the global scale. *WIREs Water.* 2016. Vol. 3. P. 327–368. doi: 10.1002/wat2.1125

Glantz S. A., Slinker B. K. Primer of applied regression and analysis of variance. N. Y.: McGraw-Hill, 2003. P. 162–318.

IPCC *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. 1535 p. doi: 10.1017/CBO9781107415324

Kramer P. J., Boyer J. S. Water relations of plants and soils. San Diego, CA, USA, 1995. 495 p.

Kreuzwieser J., Gessler A. Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. *Tree Physiol.* 2010. Vol. 30. P. 1221–1234. doi: 10.1093/treephys/tpq055

Kučera A., Samec P., Bajer A., Skene K. R., Vichita T., Vranová V., Meena R. S., Datta R. Forest soil water in landscape context. *IntechOpen.* 2020. doi: 10.5772/intechopen.93003

Lambers H., Oliveira R. S. Plant physiological ecology. Springer Nature Switzerland AG, 2019. 736 p. doi: 10.1007/978-3-030-29639-1

McDowell N., Pockman W. T., Allen C. D., Breshers D. D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D. G., Yezpe E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist.* 2008. Vol. 178. P. 719–739. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x

Pridacha V. B., Sazonova T. A., Talanova T. Yu., Olchev A. V. Morphophysiological responses of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ledeb. to industrial pollution under conditions of northwestern Russia. *Russ. J. Ecol.* 2011. Vol. 42. P. 22–29. doi: 10.1134/S1067413611010073

Sepúlveda P., Johnstone D. A novel way of assessing plant vitality in urban trees. *Forests.* 2019. Vol. 10(1). 2. doi: 10.3390/f10010002

Received October 12, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Сазонова Татьяна Аркадьевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sazonova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Придача Владислава Борисовна

заведующая лаб. физиологии и цитологии древесных
растений, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: pridacha@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Sazonova, Tatiana

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Pridacha, Vladislava

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: pridacha@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160