Труды Карельского научного центра РАН. Июнь 2025
Transactions of the Karelian Research Centre RAS. June 2025
DOI: 10.17076/eco2005

УДК 581.5 : 574.4

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ПОКАЗАТЕЛИ ВОДООБМЕНА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЛЕСАХ КАРЕЛИИ

В. Б. Придача*, Д. Е. Семин

*Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *pridacha@krc.karelia.ru*

Прогнозируемое усиление гидрометеорологического стресса в бореальных экосистемах требует оценки показателей водообмена растений в широком диапазоне условий внешней среды для выявления адаптационного потенциала наземных экосистем к возможным сценариям изменения климата. Целью исследования было оценить влияние абиотических факторов на параметры водообмена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в старовозрастных лесах среднетаежной подзоны Карелии в течение двух контрастных по гидротермическим условиям вегетационных периодов 2023 и 2024 гг. Для этого проведен анализ изменчивости величин предрассветных и полуденных водных потенциалов охвоенных побегов у 170-летних деревьев сосны на 14 постоянных пробных площадях, заложенных в 5 группах сосняков черничных и брусничных, сформированных в разных почвенно-гидрологических условиях. Показано влияние дефицита и избытка атмосферных осадков на водообмен сосны в градиенте гидротермических условий почвы. При дефиците атмосферных осадков наиболее низкие значения водного потенциала в предрассветные (–1,06…–1,22 МПа) и полуденные (–1,46…–1,54 МПа) часы отмечены в группах сосняков на подзолах. Вместе с тем установлено сходство дневного градиента водного потенциала (0,35–0,44 МПа) в группах сосняков на подзолах и торфяных почвах. В условиях обильных осадков наиболее высокий полуденный водный дефицит (–1,21…–1,38 МПа) отмечен в группе сосняков, сформированных в контрастных условиях подзола песчаного и торфяных почв. В сезонной динамике (май–июль) установлено нарастание водного дефицита у сосны всех групп биогеоценозов на фоне роста дневного градиента водного потенциала в мае (0,41–0,64 МПа), июне (0,64–0,79 МПа) и июле (0,75–1,07 МПа). Увеличение последнего в большей степени обусловлено температурой почвы ($R^2 = 0,59$, $p < 0,001$) относительно ее влагообеспеченности ($R^2 = 0,12$, $p < 0,001$). Обсуждаются механизмы адаптации, направленные на гомеостатирование водного статуса древесных растений.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; предрассветный и полуденный водный потенциал; биогеоценозы; факторы среды; бореальные леса

Для цитирования: Придача В. Б., Семин Д. Е. Влияние факторов среды на показатели водообмена сосны обыкновенной в старовозрастных лесах Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. doi: 10.17076/eco2005

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

V. B. Pridacha*, D. E. Semin. THE EFFECT OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON WATER EXCHANGE PARAMETERS OF SCOTS PINE IN OLD-GROWTH FORESTS OF KARELIA

*Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *pridacha@krc.karelia.ru*

The predicted increase in hydrometeorological stress in many of the world's ecosystems necessitates the assessment of plant water exchange indicators in a wide environmental range to reveal the adaptation potential of terrestrial ecosystems under possible climate change scenarios. The aim of this study was to assess the effect of abiotic factors on the water exchange parameters of Scots pine trees (*Pinus sylvestris* L.) in mid-boreal old-growth forests of Karelia during two growing seasons with contrasting hydrothermal conditions (2023–2024). For this purpose, we analyzed the variability of predawn and midday water potentials of foliated shoots of 170-year-old pine trees in 14 permanent sample plots established in 5 groups of bilberry- and lingonberry-type pine forests formed in different edaphic and hydrological conditions. The effects of deficient and excessive precipitation on water exchange in pine were shown for a gradient of soil hydrothermal conditions. Where precipitation was in deficit, the lowest values of the water potential in predawn (–1.06...–1.22 MPa) and midday hours (–1.46...–1.54 MPa) were observed in groups of pine forests on podzols. At the same time, the daily gradient of the water potential (0.35–0.44 MPa) was found to be similar in the groups of pine forests on podzols and on peat soils. Under abundant precipitation, midday water deficit (–1.21...–1.38 MPa) was the highest in the group of pine forests formed in contrasting environments of a sandy podzol and on peat soils. The seasonal dynamics (May–July) exhibited an increase in water deficit in pine trees of all groups of biogeocenoses with a simultaneous increase in the daily water potential gradient in May (0.41–0.64 MPa), June (0.64–0.79 MPa) and July (0.75–1.07 MPa). The increase in the latter was mostly associated with soil temperature ($R^2 = 0.59$, $p < 0.001$) relative to soil water availability ($R^2 = 0.12$, $p < 0.001$). The article discusses the adaptation mechanisms for maintaining hydraulic homeostasis in woody plant.

Keywords: *Pinus sylvestris*; predawn and midday water potentials; biogeocenoses; environmental factors; boreal forests

For citation: Pridacha V. B., Semin D. E. The effect of environmental factors on water exchange parameters of Scots pine in old-growth forests of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. doi: 10.17076/eco2005

Funding. The work was funded from the federal budget within state assignment to the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS).

Введение

В настоящее время проблема изучения водного режима растений в условиях меняющегося климата, характеризующегося ростом температуры, изменением режима осадков и увеличением повторяемости аномальных явлений погоды [IPCC..., 2023], получила особую актуальность. Недостаток или избыток воды в почве является одним из ведущих лимитирующих факторов продуктивности наземных экосистем [Kramer, Boyer, 1995; Lambers, Oliveira, 2019]. В последние десятилетия массовая гибель деревьев и лесов, вызванная засухой и жарой, стала глобальной проблемой [Allen et al., 2010; Senf et al., 2020]. В связи с прогнозируемым увеличением гидрометеорологического стресса во многих экосистемах мира [Kangur et al., 2017; Choat et al., 2018; IPCC..., 2023] необходимо исследование реакций показателей водообмена растений в широком диапазоне условий внешней среды для выявления адаптационного потенциала наземных экосистем к возможным сценариям изменения климата.

Водный дефицит или, напротив, обеспеченность растений влагой оказывают непосредственное влияние на их рост и продуктивность в целом [Кайбияйнен, 2003; Breda et al., 2006; Eckes-Shephard et al., 2020], регулируя посредством тургора камбиальную активность и рост клеток растяжением [Hölttä et al., 2010; Cabon et al., 2020; Peters et al., 2021], а также интенсивность фотосинтеза и дыхания [Коренные..., 2006; Суворова, 2009; Muller et al., 2011;

Судачкова и др., 2012; Сазонова и др., 2017; Bucci et al., 2019; Antonova et al., 2023; Молчанов, Беляева, 2024], поглощение и транспорт веществ [Lambers, Oliveira, 2019]. Наиболее универсальным показателем обеспеченности растения водой является водный потенциал (Ψ), величина которого отражает состояние баланса между поступлением влаги из почвы и потерями влаги в процессе транспирации и зависит от запасов воды в самом растении [Hinckley et al., 1978; Turner, 1981]. Временна́я изменчивость величины Ψ реализуется в виде устойчивых суточных ритмов, когда в предрассветное и дневное послеполуденное время показатель достигает наибольших (Ψ_{max}) и наименьших (Ψ_{min}) значений соответственно. Высокие значения Ψ_{max} для древесных растений связывают в основном с влажностью почвы и запасами воды в заболони дерева [Hinckley et al., 1978; Kramer, Boyer, 1995]. Вместе с тем в условиях Европейского Севера при достаточном почвенном увлажнении в период вегетации отмечают несоответствие между влагообеспеченностью почвы и величиной Ψ_{max} [Richter, 1997; Sellin, 1999; Сазонова и др., 2017], что может быть обусловлено недостаточно продолжительным темновым периодом северного лета для восстановления водного потенциала растений и установления равновесия показателя в системе «почва – растение». Предрассветное неравновесие между Ψ_{max} у древесных растений и увлажнением почвы в теплый период года связывают также с ночной транспирацией [Donovan et al., 2001; Dawson et al., 2007; Kangur et al., 2017]. Величина полуденного Ψ_{min} при достаточной влагообеспеченности растений коррелирует с основными факторами среды, в частности с освещенностью, температурой и дефицитом влажности воздуха, и зависит от транспирационных расходов влаги [Hartzell et al., 2017; Bucci et al., 2019; Knipfer et al., 2020].

Кроме абиотических факторов на показатели водообмена могут влиять возраст и размеры дерева [Domec et al., 2008; Grote et al., 2016; Fernández-de-Uña et al., 2023]. Отмечают, что увеличение высоты дерева с возрастом под воздействием силы тяжести сопровождается ростом гидростатического градиента (–0,01 МПа м $^{-1}$) и гидравлического сопротивления вследствие более длинного пути ксилемы и большего числа междоузлий, которые должна пересечь вода [Turner, 1981; Richter, 1997]. Это может привести к нарастанию водного стресса и последующему закрытию устьиц у старых высоких деревьев относительно более молодых низкорослых, что в свою очередь может уменьшить интенсивность фотосинтеза [Niinemets, 2002; Ryan et al., 2006] и, как следствие, снизить доступность ассимилятов для поддержания метаболической и гидравлической функции, в частности, посредством осморегуляции [McDowell, 2011].

Леса России составляют более половины бореальных лесов планеты [FAO..., 2020]. По возрастной структуре около половины площади лесов Российской Федерации, занятой хвойными породами, представлено спелыми и перестойными насаждениями [Филипчук и др., 2022]. В Республике Карелия насаждения с преобладанием хвойных пород составляют 87,5 % от лесопокрытых площадей [Государственный..., 2023], из них треть общей площади занимают молодняки (30,3 %), остальную площадь – средневозрастные (21,6 %), приспевающие (6,3 %), спелые и перестойные (29,3 %) леса. В связи с наиболее выраженным в высоких широтах увеличением частоты и интенсивности экстремальных погодных явлений [IPCC..., 2023], включая волны жары, засухи и ливни, анализ составляющих водного баланса спелых и перестойных хвойных насаждений представляет особую актуальность вследствие их большей уязвимости к гидравлическому стрессу и высокой представленности в регионе и стране в целом. Целью работы была оценка влияния абиотических факторов на параметры водообмена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в старовозрастных лесах среднетаежной подзоны Карелии.

Материалы и методы

Работа выполнена на тестовом полигоне интенсивного уровня [Мошников и др., 2024] в среднетаежной подзоне на территории заповедника «Кивач» (Республика Карелия) в последнюю декаду мая – июле 2023 и 2024 гг. (рис. 1). Климат района исследования переходный от континентального к субарктическому типу [Peel et al., 2007], среднегодовая температура воздуха за 30-летний период (1991–2020 гг.) составляет +3,6 °С [Назарова, 2021], с минимальными значениями в январе (–8,4 °С) и максимальными в июле (+17,1 °С). Количество осадков в течение года значительное – 550–750 мм, из них с мая по октябрь – 350–400 мм [Назарова, 2021]. Суммарный радиационный баланс за вегетационный период составляет 1130 МДж/м^2. Вегетационный период (май–сентябрь) 2023 г. в районе исследования, согласно данным метеостанции Кондопога (https://rp5.ru), характеризовался в мае, июне и августе теплыми засушливыми условиями ($\Delta T_{мес} \leqslant 1{,}7$ °С и 43, 63 и 88 % нормы осадков

соответственно) относительно холодного дождливого июля ($\Delta T_{мес} \leqslant -1{,}5$ °C и 189 % нормы осадков) (рис. 2). Аналогичный период 2024 г. был теплым (0,7 °C < $\Delta T_{сез.}$ < 2,3 °C) и отличался дефицитом осадков (59 % нормы) относительно предыдущего года (108 % нормы).

Наблюдения проводили на постоянных пробных площадях (ПП) размером 50 × 50 м (0,25 га), заложенных в сосняках черничных (ПП 8, 33, 38, 44, 219, 64, 75, 113, 115, 190, 198, 204) и брусничных (ПП 260, 282), относящихся преимущественно к II–III классу бонитета [Мошников и др., 2024; Пеккоев и др., 2024]. Относительная полнота насаждений варьирует в пределах 0,7–1,0. Почвы разных ПП представлены подзолом песчаным (ПП 38, 44, 219, 113, 115, 260, 282), подзолом супесчаным (ПП 190, 198, 204), суглинистыми (ПП 8, 33) и торфяными (ПП 64, 75) почвами [Akhmetova et al., 2024]. Глубина залегания подземных вод на территории полигона составляет 3–6 м [Лукина и др., 2024]. Разные ПП тестового полигона были объединены в группы биогеоценозов (БГЦ) в соответствии с типом леса, возрастом древостоя, напочвенным покровом и типом почвы [Пеккоев и др., 2024; Akhmetova et al., 2024]. В настоящей работе обсуждаются данные, полученные в 1-й (ПП 38, 44, 219 и 113, 115), 2-й (ПП 190, 198, 204), 4-й (ПП 260, 282), 6-й (ПП 8, 33) и 7-й (ПП 64, 75) группах БГЦ (далее – БГЦ 1, 2, 4, 6 и 7).

Рис. 1. Расположение тестового полигона в районе исследования

Fig. 1. Location of the test polygon in the study area

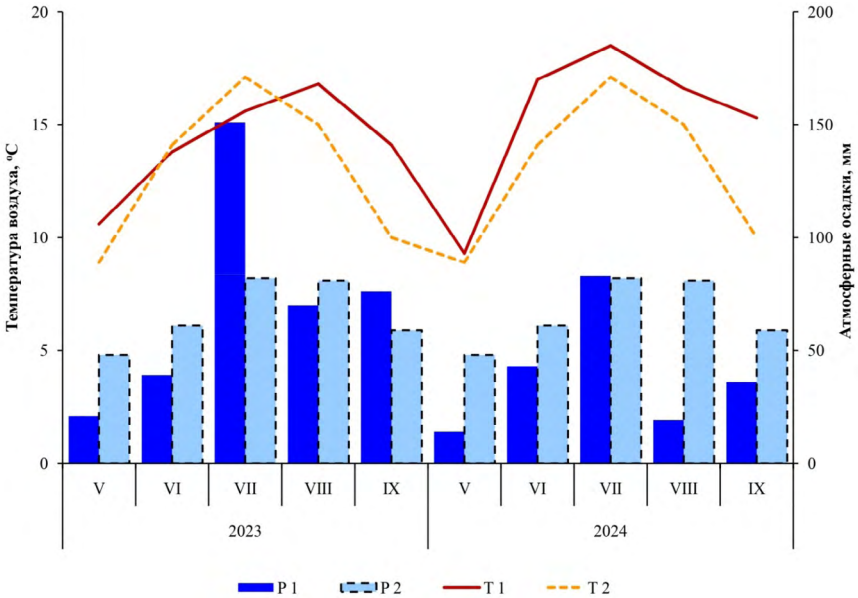

Рис. 2. Изменчивость температуры воздуха (T) и количества атмосферных осадков (P) в период с мая (V) по сентябрь (IX) 2023 и 2024 гг. по фактическим среднемесячным (1) и среднемноголетним среднемесячным данным за период 1991–2020 гг. для Карелии (2)

Fig. 2. Variability of air temperature (T) and precipitation (P) during the period from May (V) to September (IX) 2023 and 2024 based on actual monthly averages (1) and annual mean monthly data for the period 1991–2020 for Karelia (2)

Объектом исследования послужили модельные деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), средний возраст которых для всех групп БГЦ составил 170 лет, высота – 23,5–30,9 м, диаметр – 27,3–47,6 см [Мошников и др., 2024; Пеккоев и др., 2024]. В качестве показателей влагообеспеченности растений использовали величины предрассветных (Ψ_{max}, МПа) и полуденных (Ψ_{min}, МПа) водных потенциалов охвоенных побегов. Величину дневного градиента водного потенциала ($\Delta\Psi$, МПа) находили по разности величин (Ψ_{min}–Ψ_{max}). Отбор побегов проводили в предрассветные (03.00–05.00) и полуденные (13.00–15.00) часы в средней части кроны модельных деревьев сосны на высоте 18–24 м с помощью секатора. С каждого дерева отбирали по три-четыре охвоенных побега. Объем выборки за весь период наблюдений в 2023 и 2024 гг. для каждой группы БГЦ составил по 64 измерения величин Ψ_{max} и Ψ_{min} и в целом для тестового полигона – 640 наблюдений. Измерения Ψ охвоенных побегов сосны проводили сразу же после срезания их с дерева. Для определения величин Ψ_{max} и Ψ_{min} охвоенных побегов сосны использовали камеру давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания).

Температуру почвы в корнеобитаемом слое (0–20 см) и объемную влажность почвы (в слое 0–5 см) регистрировали в первую и последнюю декаду месяца в период с мая по июль 2024 г. с помощью датчиков температуры почвы (Omega, США) и объемной влажности почвы ECH$_2$O EC-5 (Decagon Devices, Inc., США) в 8-кратной повторности в каждую дату наблюдений на экспериментальных участках 1, 2, 6 и 7-й групп БГЦ. Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 10 (StatSoft Inc., США). Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$. Для оценки существенных различий между средними величинами использовали критерий Тьюки. Оценку влияния контрастных условий разных групп биогеоценозов тестового полигона и месяца исследований на показатели водного обмена сосны проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. На диаграммах приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

Анализ мезоклиматических условий района исследования за двухлетний период наблюдений (рис. 2) показал, что величина гидротермического коэффициента увлажнения территории (ГТК), который характеризует засуху по соотношению тепла и влаги, за период вегетации в целом (май–сентябрь) и летний период в частности (июнь–август) для 2023 года находилась в диапазоне, характерном для таежной зоны (1,8 и 1,6 соответственно). Значения ГТК для аналогичных периодов 2024 г. указывают на засушливые условия и составили 0,9 (май–сентябрь) и 0,8 (июнь–август). Вместе с тем предшествующий холодный период с января по апрель 2023 года, напротив, отличался дефицитом атмосферных осадков (90 % нормы) относительно 2024 года (185 % нормы), что, очевидно, также сказалось на влагообеспеченности почв и растений всех групп БГЦ в период вегетации.

Сопоставление данных по влагообеспеченности растений показало, что в 2023 г. значения Ψ_{max} побегов сосны в сосняках черничных, сформированных на автоморфных почвах (БГЦ 1 и 2), в большинстве случаев были ниже –1 МПа (–1,06...–1,22 МПа) в июне относительно июльских значений (рис. 3). Этот факт хорошо согласуется с дефицитом атмосферных осадков в мае–июне (рис. 2) и предшествующем холодном периоде года, и вследствие этого – невысокой влагообеспеченностью почвы, и свидетельствует о высокой дегидратации ксилемы у деревьев в сосняках на подзолах песчаных (БГЦ 1) и супесчаных (БГЦ 2). Ранее в условиях среднетаежного сосняка лишайникового у молодых 30-летних деревьев сосны разного жизненного состояния на фоне атмосферной и почвенной засухи в период вегетации отмечен широкий диапазон величин Ψ_{max} –0,55...–1,6 МПа [Сазонова, Придача, 2015]. О формировании высокого водного дефицита растений говорят и низкие значения Ψ_{min} (–1,46...–1,54 МПа) в июне на всех экспериментальных участках БГЦ 1 и 2. Это можно объяснить тем, что в теплых засушливых условиях при невысокой влагообеспеченности автоморфных почв поступление воды в корни из почвы не успевает восполнять расход воды на транспирацию, интенсивность которой возрастает в дневное послеполуденное время [Hartzell et al., 2017; Knipfer et al., 2020]. Исключение составил сосняк черничный на торфяных почвах (7 группа БГЦ), где значения как Ψ_{max} (–0,55 МПа), так и Ψ_{min} (–0,90 МПа) у сосны в июне находились в диапазоне нормального водного дефицита, который не оказывает угнетающего влияния на интенсивность фотосинтеза [Сазонова и др., 2011, 2017], что, очевидно, обусловлено достаточным увлажнением торфяных почв относительно подзолов

вследствие их разной влагоемкости [Еруков, Власкова, 1986] и разной глубины залегания грунтовых вод [Лукина и др., 2024]. Вместе с тем значения дневного градиента водного потенциала ($\Delta\Psi$) во всех группах были достаточно близки ($p > 0,05$) и составили для 1, 2 и 7-й групп БГЦ 0,44, 0,43 и 0,35 МПа соответственно.

Сравнительный анализ данных, полученных в период с 21 по 25 июля 2023 г. после интенсивных осадков, составивших 147 % месячной нормы, выявил наибольшие значения Ψ_{max} (–0,35…–0,49 МПа) у побегов сосны в сосняках черничных, сформированных на подзоле супесчаном (БГЦ 2), суглинистых (БГЦ 6) и торфяных (БГЦ 7) почвах, относительно сосняков на более легких подзолах песчаных (рис. 3), где значения Ψ_{max} у побегов сосны были меньше и составили –0,58 (БГЦ 4) и –0,63 МПа (БГЦ 1). При этом наиболее низкие значения Ψ_{max} в ряду экспериментальных участков БГЦ 1 отмечены на ПП 44 (–0,86 МПа), что свидетельствует о высоком водном дефиците растений относительно других участков и очевидно связано с невысокой доступностью почвенной влаги. Этот факт можно объяснить особенностями гидрологического режима почв данной ПП, в частности, наиболее низким уровнем залегания грунтовых вод (6 м) среди всех экспериментальных участков [Лукина и др., 2024]. Вместе с тем величины Ψ_{min} в БГЦ 1 и 7 были в 1,2 раза более низкими (–1,21…–1,38 МПа) относительно сосняков 2, 4 и 6-й групп БГЦ (–1,06…–1,12 МПа). Такое однонаправленное снижение величины Ψ_{min} в группе сосняков, сформированных в контрастных условиях на подзоле песчаном и торфяных почвах, обусловлено неблагоприятным

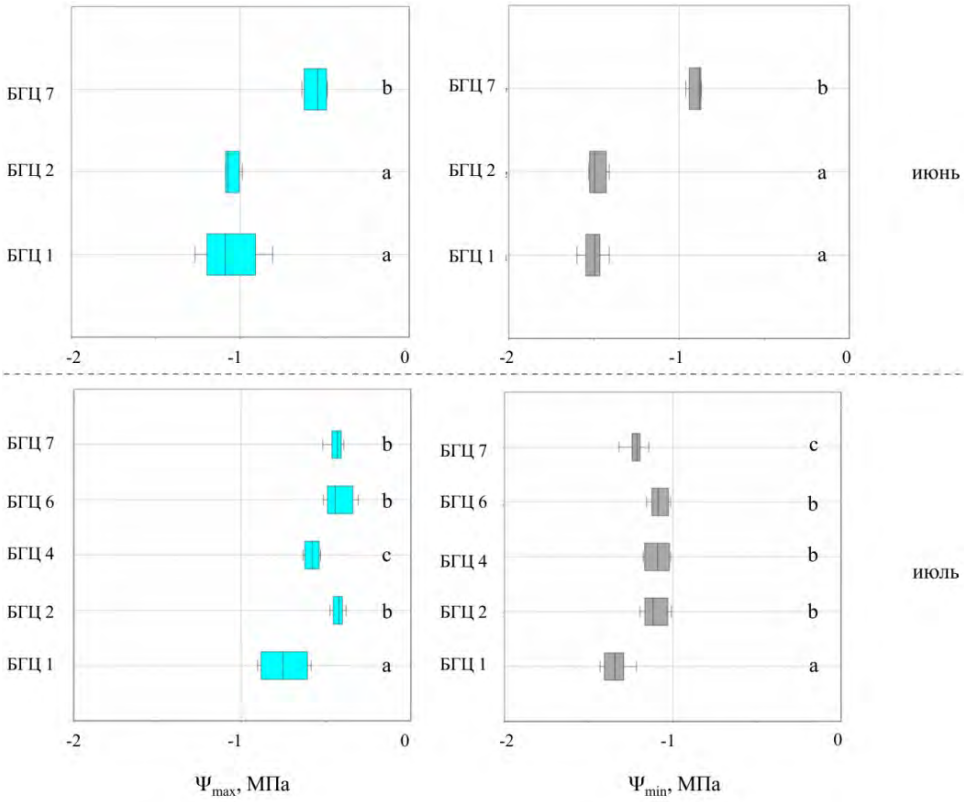

Рис. 3. Значения предрассветных (Ψ_{max}) и полуденных (Ψ_{min}) водных потенциалов охвоенных побегов *Pinus sylvestris* в сосняках тестового полигона, сформированных на подзолах песчаных (БГЦ 1 и 4), подзолах супесчаных (БГЦ 2), суглинистых (БГЦ 6) и торфяных (БГЦ 7) почвах в июне–июле 2023 г. Здесь и на рис. 4: данные приведены с учетом вклада гравитационного градиента (–0,01 МПа м $^{-1}$); различные строчные буквы (a, b, c) указывают на значимые различия средних ($p < 0,05$)

Fig. 3. Predawn (Ψ_{max}) and midday (Ψ_{min}) water potentials of foliated shoots of *Pinus sylvestris* in pine forests of the test polygon formed on sandy podzols (БГЦ 1 and 4), sandy loam podzols (БГЦ 2), loams (БГЦ 6), and peat (БГЦ 7) soils in June–July 2023. Here and in Fig. 4: the data are given taking into account the contribution of gravitational gradient (–0.01 MPa m $^{-1}$); different lowercase letters (a, b, c) indicate significant differences of the mean values ($p < 0.05$)

влиянием на водообмен растений как дефицита, так и избытка почвенной влаги [Kramer, Boyer, 1995; Lambers, Oliveira, 2019]. Последнее можно было визуально наблюдать в виде временного переувлажнения и подтопления почв экспериментальных участков БГЦ 7 вследствие подъема уровня грунтовых вод после интенсивных дождей в июле 2023 г. Нарушение аэрации торфяной почвы, затопленной водой, очевидно, привело к снижению интенсивности поглощения воды корнями деревьев сосны БГЦ 7 относительно их транспирационных расходов влаги, что отразилось на величине Ψ_{min}.

Снижение скорости ксилемного потока у сосны обыкновенной отмечают при падении влажности в поверхностном слое почвы ниже 10–15 об. % [Irvine et al., 1998]. Исследуемые группы сосняков в мае–июле 2024 г. образовали следующий ряд по убыванию величины объемной влажности почвы (об. %): БГЦ 6 и 7 (28–38) > БГЦ 2 (15–27) > БГЦ 1 (8–16). Минимальный уровень увлажнения почвы в слое 0–5 см для 1-й группы БГЦ относительно других экспериментальных участков полигона, очевидно, может сказаться на интенсивности водообмена деревьев сосны. При этом наиболее высокая изменчивость влажности почвы за исследуемый период отмечена для БГЦ 1 и 2 (1,8–2 раза) и наименьшая – для БГЦ 6 и 7 (1,3 раза), что обусловлено разной влагоемкостью почв различного гранулометрического состава [Еруков, Власкова, 1986]. Отмеченные межбиогеоценотические различия увлажнения почв в 2024 г. сказались на водном статусе растений (рис. 4).

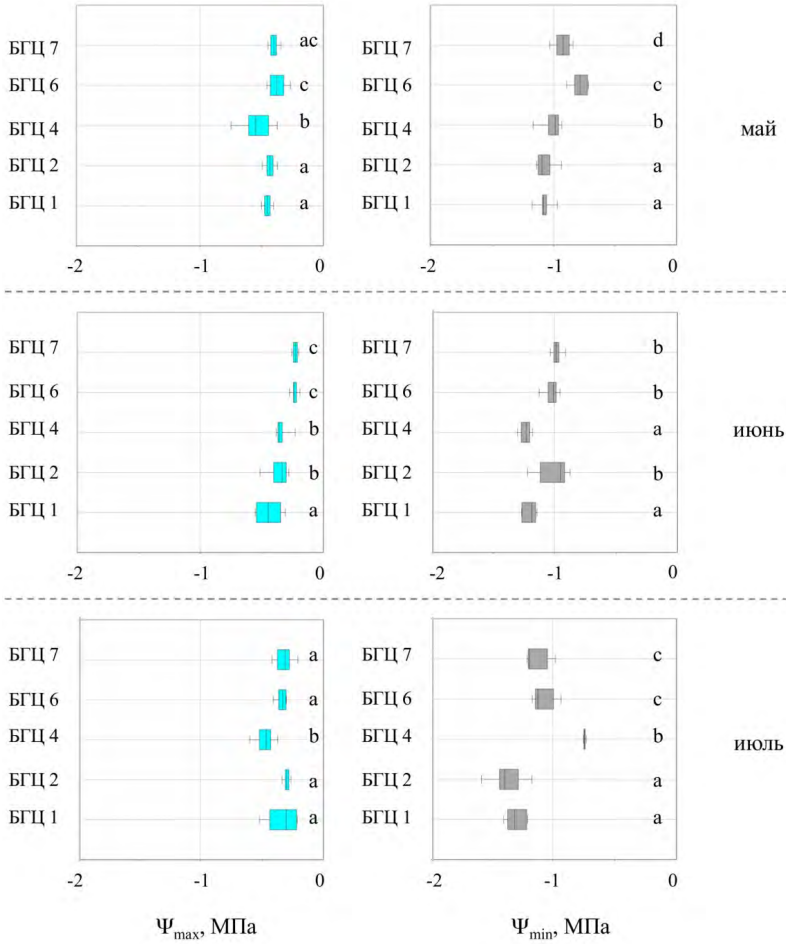

Рис. 4. Значения предрассветных (Ψ_{max}) и полуденных (Ψ_{min}) водных потенциалов охвоенных побегов *Pinus sylvestris* в сосняках тестового полигона, сформированных на подзолах песчаных (БГЦ 1 и 4), подзолах супесчаных (БГЦ 2), суглинистых (БГЦ 6) и торфяных (БГЦ 7) почвах в мае–июле 2024 г.

Fig. 4. Predawn (Ψ_{max}) and midday (Ψ_{min}) water potentials of foliated shoots of *Pinus sylvestris* in pine forests of the test polygon formed on sandy podzols (БГЦ 1 and 4), sandy loam podzols (БГЦ 2), loams (БГЦ 6), and peat (БГЦ 7) soils in May–July 2024

В предрассветные часы наиболее отрицательные величины Ψ_{max} отмечены в 1-й (июнь) и 4-й (май, июль) группах БГЦ (–0,44 и –0,54 МПа соответственно), сформированных на песчаных почвах, относительно 2, 6 и 7-й групп БГЦ на супесчаных, суглинистых и торфяных почвах. Схожая закономерность уже была отмечена нами в июле 2023 г. для тех же групп сосняков. В целом величины Ψ_{max} у сосны разных групп БГЦ за весь период наблюдений в 2024 г. варьировали в диапазоне –0,23...–0,54 МПа, изменчивость между крайними значениями составила 1,5–1,9 раза. Полученные в период наблюдений значения Ψ_{min} свидетельствуют о нарастании водного дефицита охвоенных побегов сосны вследствие увеличения интенсивности ФАР, температуры и дефицита водяного пара в воздухе в полуденные часы относительно таковых перед восходом солнца, что хорошо согласуется с известными экспериментальными данными [Hartzell et al., 2017; Придача и др., 2018; Bucci et al., 2019; Knipfer et al., 2020]. При этом наименее отрицательные значения Ψ_{min} отмечены в БГЦ 6 и 7 (–0,78...–1,14 МПа) относительно остальных групп сосняков (–1,01...–1,37 МПа). Исключение составляет величина Ψ_{min} в июле в БГЦ 4 (–0,74 МПа), полученная после непродолжительного дождя.

Установленное в сезонной динамике нарастание водного дефицита в хвое сосны всех групп БГЦ проявилось в смещении диапазона величин Ψ_{min} в область более низких значений: от –0,78...–1,08 МПа (май) и –0,98...–1,24 МПа (июнь) до –1,09...–1,37 МПа (июль). Этот факт обусловлен сопряженным влиянием внешних и внутренних факторов, в частности наиболее высоких полуденных значений температуры и дефицита водяного пара в воздухе в июле относительно таковых в мае–июне, что приводит к усилению степени дегидратации ксилемы вследствие, вероятно, превышения расхода влаги на транспирацию над ее поступлением из почвы по мере снижения запасов влаги в корнеобитаемом слое почвы в течение засушливого лета 2024 г. Увеличение водного дефицита в летний период также можно объяснить сезонным ростом дневного градиента $\Delta\Psi$ во всех группах БГЦ, диапазон значений которого составил в мае, июне и июле 0,41–0,64, 0,64–0,79 и 0,75–1,07 МПа соответственно. Вместе с тем сравнительный анализ влияния влажности и температуры почвы на величину $\Delta\Psi$ охвоенных побегов деревьев всех исследуемых сосняков полигона в мае–июле 2024 г. выявил более существенную зависимость показателя от температуры почвы относительно ее влагообеспеченности (рис. 5), что связано, вероятно, с большей контрастностью температурного режима почвы, а именно более высокой изменчивостью температуры почвы (в 2,5–4 раза) по сравнению с ее влажностью (в 1,3–2 раза) для разных групп сосняков в отмеченный период.

Наиболее низкие значения температуры почвы за вегетационный период у всех групп БГЦ отмечены в мае (3,1–6,6 °С) относительно таковых в июне (9,0–11,7 °С) и июле (12,1–16,5 °С).

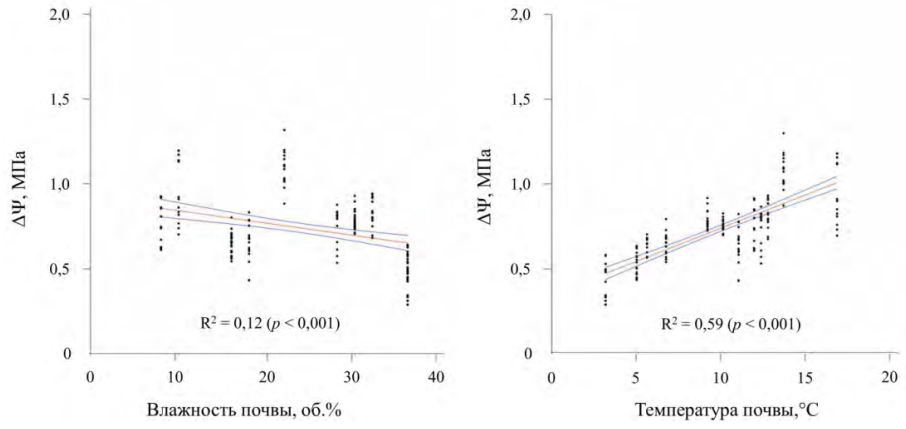

Рис. 5. Зависимость дневного градиента водного потенциала ($\Delta\Psi$) охвоенных побегов *Pinus sylvestris* всех групп сосновых биогеоценозов тестового полигона от влажности и температуры почвы в период с мая по июль 2024 г. Приведены линия регрессии и 95% доверительный интервал

Fig. 5. Dependence of daily water potential gradient ($\Delta\Psi$) of foliated shoots of *Pinus sylvestris* of all groups of pine biogeocenoses of the test polygon on soil moisture and temperature in the period from May to July 2024. The regression line and 95% confidence interval are given

Холодные почвы в мае на фоне более высоких величин дневной температуры воздуха (> 10 °С) лимитируют водопоглощение, поступление воды в крону и потери влаги на транспирацию, что убедительно показано в ряде исследований об ингибирующем действии низкой температуры почвы в начале вегетационного периода на интенсивность транспирации у хвойных видов древесных растений [Wieser et al., 2015; Liu et al., 2016]. И напротив, прогретые почвы в летние месяцы способствуют метаболической активности корней и влагообеспеченности растений в целом при более высоких транспирационных расходах влаги, что приводит к сезонному росту дневного градиента $\Delta\Psi$ во всех группах БГЦ.

Сравнительный анализ влияния контрастных условий разных групп сосновых биогеоценозов тестового полигона и месяца исследований на показатели водного обмена охвоенных побегов сосны выявил в целом значимое влияние обоих факторов и их взаимодействия на исследуемые параметры за двухлетний период (табл.). При этом в 2023 г., отличившемся экстремальными июльскими осадками, более заметное влияние на величину Ψ_{max} и Ψ_{min} оказали биогеоценотические условия разных групп сосняков. В условиях вегетационного периода 2024 г. с дефицитом осадков оба фактора оказали практически равное влияние на величину Ψ_{max}, тогда как на величину Ψ_{min} большее влияние оказало совместное действие двух факторов.

Важно отметить, что формирование водного дефицита у растений является нормальным явлением, поскольку клетки наземных растений, как правило, не бывают насыщены водой. Вместе с тем его значительное увеличение лимитируется устьичной регуляцией транспирационных расходов влаги [Martinez-Vilalta, Garcia-Forner, 2017; Bucci et al., 2019; Buckley, 2019; Knipfer et al., 2020] и возрастанием водоудерживающей способности тканей растения [Cabon et al., 2020; Peters et al., 2021], что и обеспечивает поддержание величины Ψ в физиологически допустимых пределах. Значения Ψ ниже –1 МПа оказывают ингибирующее действие на активность камбия и радиальный рост деревьев [Muller et al., 2011; Cabon et al., 2020]. В периоды «атмосферных засух» при нарастании в полуденные часы водного дефицита в хвое сосны (Ψ_{min} –1,3...–1,5 МПа) отмечают снижение интенсивности фотосинтеза в 1,5 раза по сравнению с таковой при хорошей влагообеспеченности растений [Сазонова и др., 2017]. В ряде исследований параметров водообмена показан вклад радиальных потоков воды между ксилемой, флоэмой и живыми клетками паренхимы, которые обеспечивают растение некоторой буферной емкостью для смягчения колебаний между транспирацией листа и поступлением воды в корень [Sevanto et al., 2011; Pfautsch et al., 2015]. Также отмечают видоспецифичность критического порога потери влаги, который связывают с величиной Ψ, индуцирующего потерю гидравлической проводимости ксилемы ствола у хвойных на 50 % [Brodribb, Cochard, 2009], у лиственных видов древесных растений на 80 % [Urli et al., 2013].

Сосна обыкновенная среди хвойных видов бореальной зоны Евразии отличается наиболее широкой экологической амплитудой, способна заселять как экстремально сухие,

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния условий разных групп сосновых биогеоценозов (БГЦ) и месяца исследований на показатели водного обмена охвоенных побегов *Pinus sylvestris* в вегетационный период 2023 г. (над чертой) и 2024 г. (под чертой)

Results of two-way ANOVA for the effect of conditions of different groups of pine biogeocenoses (BGC) and month of study on water metabolism parameters of shoots in *Pinus sylvestris* during the growing season of 2023 (above the line) and 2024 (below the line)

Показатель Parameter	Факторы Factors		Взаимодействие факторов Interaction of factors
	группа БГЦ biogeocenosis	месяц исследования month of study	группа БГЦ г'
Ψ_{max}	41[1]*** / 27***	26*** / 24***	29*** / 16***
Ψ_{min}	52*** / 25***	2** / 13***	42*** / 48***

Примечание. [1] Доля объясненной дисперсии ($SS_x/SS_{общ} \times 100$, %) и уровень значимости (*p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001). Ψ_{max} – предрассветный водный потенциал охвоенного побега; Ψ_{min} – полуденный водный потенциал охвоенного побега.

Note. [1]Proportion of explained variance ($SSx/SS_{total} \times 100$, %) and significance level (*p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001). Ψ_{max} – predawn water potential of shoot; Ψ_{min} – midday water potential of shoot.

так и переувлажненные экотопы [Martínez-Vilalta et al., 2009; Рысин, 2015]. Наши многолетние исследования показателей CO_2/H_2O-газообмена сосны обыкновенной в разных экологических условиях среднетаежной подзоны Карелии [Сазонова, Придача, 2015, 2020; Сазонова и др., 2017, 2019] показали, что у сосны ограничение транспирационных расходов влаги посредством закрытия устьиц начинается при значениях Ψ_{min} –1,0...–1,1 МПа. Реализация максимального за сутки фотосинтеза у сосны отмечена в достаточно широком диапазоне величин Ψ_{min} (–0,7...–1,1 МПа), среднее значение которого составило –0,9 ± 0,1 МПа [Сазонова и др., 2017]. Анализ суточной динамики водного потенциала охвоенных побегов сосны молодого (25–35 лет), среднего (45–55 лет) и более старшего (60–80 лет) возраста в благоприятных условиях почвенного увлажнения в сосняке черничном позволил выявить постоянство диапазонов значений Ψ_{max} (–0,3...–0,7 МПа) и Ψ_{min} (–0,65...–1,5 МПа) [Сазонова и др., 2011, 2017]. Полученные в нашем исследовании в период вегетации с разными гидротермическими условиями в 2023 и 2024 гг. значения Ψ_{max} и Ψ_{min} у деревьев сосны в старовозрастных среднетаежных сосняках черничных и брусничных, сформированных в разных почвенно-гидрологических условиях, в целом соответствуют отмеченному ранее диапазону водного дефицита сосны [Сазонова и др., 2011, 2017, 2019], что свидетельствует о схожей степени напряженности водообмена деревьев сосны разного возраста и высоты. Этот факт, вероятно, можно объяснить адаптивной стратегией растений, направленной на гомеостатирование их водного статуса, которое реализуется посредством координации устьичной и гидравлической проводимости [Martínez-Vilalta, Garcia-Forner, 2017; Chen et al., 2022] для поддержания водного потенциала у деревьев сосны разного возраста и высоты в физиологически приемлемых пределах. Подобное гидравлическое гомеостатирование у деревьев разной высоты и возраста ранее показано для *Pinus pinaster* [Delzon et al., 2004], *P. sylvestris* [Martínez-Vilalta et al., 2007] и *P. densiflora* [Azuma et al., 2019]. Также поддержание гидравлического гомеостаза между потерей и поглощением воды у высоких деревьев обеспечивают структурные изменения проводящих тканей растений, в частности увеличение диаметра проводящих элементов [Pfautsch, 2016; Olson et al., 2018; Fernández-de-Uña et al., 2023]. Вместе с тем следует отметить изменчивость показателя Ψ у разных видов сосен. Так, например, у взрослых деревьев *P. canariensis* в зависимости от высоты над уровнем моря и количества осадков величина Ψ составила –0,3...–2,5 МПа [Gieger, Leuschner, 2004]. У взрослых деревьев *P. palustris* в течение года диапазон значений Ψ составил –0,8...–1,8 МПа [Addington et al., 2004]. В работе H. Cochard с соавторами [2004] отмечали развитие водного стресса у разных видов *Pinus* spp. при значениях Ψ, которые изменялись от –1,8 МПа (*P. nigra*) и –2,6 МПа (*P. sylvestris*) до –3,4...–3,5 МПа (*P. mugo*, *P. cembra*). Полученные нами в вегетационные периоды 2023 и 2024 гг. (отличающиеся в отдельные сроки разными гидротермическими условиями) величины Ψ_{max} и Ψ_{min} у взрослых деревьев *P. sylvestris* в разных группах БГЦ тестового полигона соответствуют отмеченному широкому диапазону показателей водообмена для *Pinus* spp.

Заключение

Проведенное в течение двух контрастных по гидротермическим условиям вегетационных периодов 2023 и 2024 гг. исследование изменчивости величин предрассветных и полуденных водных потенциалов охвоенных побегов у 170-летних деревьев сосны, произрастающих в разных лесорастительных условиях, позволило оценить влияние экологических факторов на показатели водообмена хвойного дерева. Показано в целом значимое влияние биогеоценотических особенностей произрастания и погодных условий, а также их взаимодействия на исследуемые параметры взрослых деревьев за двухлетний период. Сопоставление данных исследования и наших ранее полученных результатов для деревьев сосны разного возраста в разных экологических условиях среднетаежной подзоны Карелии [Сазонова и др., 2011, 2017, 2019; Сазонова, Придача, 2015, 2020] установило схожую степень напряженности водообмена деревьев сосны разного возраста и высоты. Выявление особенностей взаимосвязи анатомических признаков и гидравлических характеристик вторичной ксилемы и их координации с показателями CO_2/H_2O-газообмена, способствующих, очевидно, гомеостатированию водного статуса взрослых деревьев в перестойных сосновых насаждениях, представляет перспективу для дальнейшего исследования. Полученные показатели могут быть использованы в качестве входных параметров в математических моделях продукционного процесса и водного цикла наземных экосистем для определения возможного отклика CO_2/H_2O бюджета таежных лесных экосистем на будущие климатические изменения.

Авторы выражают глубокую благодарность Н. А. Галибиной и Т. В. Тарелкиной (ИЛ КарНЦ РАН) за помощь в организации полевых исследований, а также Е. В. Новичонок за помощь в сборе экспериментального материала.

Литература

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2022 году: информационное электронное издание / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2023. 265 с. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM)

Еруков Г. В., Власкова Г. В. Гидротермический режим почв сосновых лесов Карелии. Л.: Наука, 1986. 111 с.

Кайбияйнен Л. К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. № 5. С. 65–73.

Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Ред. К. С. Бобкова, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.

Лукина Ю. Н., Белкина Н. А., Калинкина Н. М., Богданов С. Р., Зобков М. Б., Здоровеннов Р. Э., Потахин М. С., Здоровеннова Г. Э., Толстиков А. В., Пальшин Н. И., Бородулина Г. С., Богданова М. С., Мясникова Н. А., Смирнов С. И., Новикова Ю. С., Гатальская Е. В., Морозова И. В., Зобкова М. В., Сластина Ю. Л., Макарова Е. М., Сярки М. Т., Коновалов Д. С., Теканова Е. В. Разработка системы мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов в водных экосистемах Европейского Севера России // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 5. С. 97–114. doi: 10.17076/lim1954

Молчанов А. Г., Беляева Е. А. Влияние недостатка водообеспечения на фотосинтез саженцев ели, сосны и дуба // Лесоведение. 2024. № 2. С. 163–172. doi: 10.31857/S0024114824020056

Мошников С. А., Ромашкин И. В., Пеккоев А. Н. Особенности структуры лесного покрова на примере полигона интенсивного уровня «Кивач» (Республика Карелия) // Вопросы лесной науки. 2024. Т. 7, № 2. Ст. № 144. doi: 10.31509/2658-607x-202372-144

Назарова Л. Е. Климатические условия на территории Карелии // Современные исследования водоемов Севера. Петрозаводск, 2021. С. 7–16.

Придача В. Б., Тихова Г. П., Сазонова Т. А. Влияние абиотических факторов на водообмен хвойного и лиственного растений // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 12. С. 76–86. doi: 10.17076/eb878

Пеккоев А. Н., Мошников С. А., Ромашкин И. В., Тесля Д. В., Туюнен А. В., Карпин В. А., Возьмитель Ф. К., Чирков А. В. Материалы лесотаксационных исследований на постоянных пробных площадях полигона «Кивач» // Официальный бюллетень «Программы для ЭВМ. Базы данных. Топологии интегральных микросхем». 2024. № 6 (от 20.06.2024 г.).

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. Сопротивление 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., 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. Влияние почвенных условий среднетаежного сосняка лишайникового на рост и показатели минерального и водного режима сосны обыкновенной // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. № 11. С. 113–123. doi: 10.17076/eb1316

Суворова Г. Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: Гео, 2009. 195 с.

Судачкова Н. Е., Милютина И. Л., Романова Л. Т. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Гео, 2012. 178 с.

Филипчук А. Н., Малышева Н. В., Золина Т. А., Федоров С. В., Бердов А. М., Косицын В. Н., Югов А. Н., Кинигопуло П. С. Аналитический обзор количественных и качественных характеристик лесов Российской Федерации: итоги первого цикла государственной инвентаризации лесов // Лесохозяйственная информация. 2022. № 1. С. 5–34. doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2022.1.01

Addington R. N., Mitchell R. J., Oren R., Donovan L. A. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris* // Tree Physiol. 2004. Vol. 24, no. 5. P. 561–569. doi: 10.1093/treephys/24.5.561

Akhmetova G. V., Novikov S. G., Moshkina E. V., Medvedeva M. V., Solodovnikov A. N., Saraeva A. K., Nikerova K. M. Estimation of carbon stocks in forest litter of middle-taiga forests of Eastern Fennoscandia // Eurasian Soil Sci. 2024. Vol. 57, no. 11. P. 1819–1833. doi: 10.1134/S1064229324601951

Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D. D., Hogg E. H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim G.-H., Allard G., Running S. W., Semerci A., 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, no. 4. P. 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001

Antonova G. F., Stasova V. V., Suvorova G. G., Oskolkov V. A. Xylogenesis, photosynthesis and respiration in Scots pine trees growing in Eastern Siberia (Russia) // Russ. J. Dev. Biol. 2023. Vol. 54. P. 292–308. doi: 10.1134/S106236042305003X

Azuma W., Ishii H. R., Masaki T. Height-related variations of leaf traits reflect strategies for maintaining photosynthetic and hydraulic homeostasis in mature and

old *Pinus densiflora* trees // Oecologia. 2019. Vol. 189. P. 317–328. doi: 10.1007/s00442-018-4325-x

Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences // Ann. For. Sci. 2006. Vol. 63, no. 6. P. 625–644. doi: 10.1051/forest:2006042

Brodribb T. J., Cochard H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water–stressed conifers // Plant Physiol. 2009. Vol. 149. P. 575–584. doi: 10.1104/pp.108.129783

Bucci S. J., Carbonell Silletta L. M., Garré A., Cavallaro A., Efron S. T., Arias N. S., Goldstein G., Scholz F. G. Functional relationships between hydraulic traits and the timing of diurnal depression of photosynthesis // Plant Cell Environ. 2019. Vol. 42. P. 1603–1614. doi: 10.1111/pce.13512

Buckley T. N. How do stomata respond to water status? // New Phytol. 2019. Vol. 224. P. 21–36. doi: 10.1111/nph.15899

Cabon A., Fernández-de-Uña L., Gea-Izquierdo G., Meinzer F. C., Woodruff D. R., Martínez-Vilalta J., De Cáceres M. Water potential control of turgor-driven tracheid enlargement in Scots pine at its xeric distribution edge // New Phytol. 2020. Vol. 225. P. 209–221. doi: 10.1111/nph.16146

Chen Z., Li S., Wan X., Liu S. Strategies of tree species to adapt to drought from leaf stomatal regulation and stem embolism resistance to root properties // Front. Plant Sci. 2022. Vol. 13. P. 926535. doi: 10.3389/fpls.2022.926535

Choat B., Brodribb T. J., Brodersen C. R., Duursma R. A., López R., Medlyn B. E. Triggers of tree mortality under drought // Nature. 2018. Vol. 558. P. 531–539. doi: 10.1038/s41586-018-0240-x

Cochard H., Froux F., Mayr S., Coutand C. Xylem wall collapse in water-stressed pine needles // Plant Physiol. 2004. Vol. 134, no. 1. P. 401–408. doi: 10.1104/pp.103.028357

Dawson T. E., Burgess S. S., Tu K. P., Oliveira R. S., Santiago L. S., Fisher J. B., Simonin K. A., Ambrose A. R. Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems // Tree Physiol. 2007. Vol. 27, no. 4. P. 561–575. doi: 10.1093/treephys/27.4.561

Delzon S., Sartore M., Burlett R., Dewar R., Loustau D. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees // Plant Cell Environ. 2004. Vol. 27. P. 1077–1087. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01213.x

Domec J. C, Lachenbruch B., Meinzer F. C., Woodruff D. R., Warren J. M., McCulloh K. A. Maximum height in a conifer is associated with conflicting requirements for xylem design // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2008. Vol. 105, no. 33 P. 12069–12074. doi: 10.1073/pnas.0710418105

Donovan L. A., Linton M. J., Richards J. H. Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well–watered conditions // Oecologia. 2001. Vol. 129. P. 328–335. doi: 10.1007/s004420100738

Eckes-Shephard A. H., Tiavlovsky E., Chen Y., Fonti P., Friend A. D. Direct response of tree growth to soil water and its implications for terrestrial carbon cycle modeling // Glob. Change Biol. 2020. Vol. 27. P. 121–135. doi: 10.1111/gcb.15397

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

Fernández-de-Uña L., Martínez-Vilalta J., Poyatos R., Mencuccini M., McDowell N. G. The role of height-driven constraints and compensations on tree vulnerability to drought // New Phytol. 2023. Vol. 239. P. 2083–2098. doi: 10.1111/nph.19130

Gieger T., Leuschner C. Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife // Flora. 2004. Vol. 199. P. 100–109. doi: 10.1078/0367-2530-00139

Grote R., Gessler A., Hommel R., Poschenrieder W., Priesack E. Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality // Trees. 2016. Vol. 30. P. 1467–1482. doi: 10.1007/s00468-016-1446-x

Hartzell S., Bartlett M., Porporato A. The role of plant water storage and hydraulic strategies in relation to soil moisture availability // Plant Soil. 2017. Vol. 419. P. 503–521. doi: 10.1007/s11104-017-3341-7

Hinckley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees // Forest Science. 1978. Vol. 24, suppl. 1. P. a0001-z0001. doi: 10.1093/forestscience/24.s1.a0001

Hölttä T., Mäkinen H., Nöjd P., Mäkelä A., Nikinmaa E. A physiological model of softwood cambial growth // Tree Physiol. 2010. Vol. 30, no. 10. P. 1235–1252. doi: 10.1093/treephys/tpq068

IPCC: Climate Change 2023: Synthesis report, summary for policymakers. Contribution of working groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / H. Lee, J. Romero (eds.). Geneva, Switzerland; 2023. 34 p. doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001

Irvine J., Perks M. P., Magnani F., Grace J. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance // Tree Physiol. 1998. Vol. 18, no. 6. P. 393–402. doi: 10.1093/treephys/18.6.393

Kangur O., Kupper P., Sellin A. Predawn disequilibrium between soil and plant water potentials in light of climate trends predicted for northern Europe // Reg. Environ. Change. 2017. Vol. 17. P. 2159–2168. doi: 10.1007/s10113-017-1183-8

Knipfer T., Bambach N., Hernandez M. I., Bartlett M. K., Sinclair G., Duong F., Kluepfel D. A., McElrone A. J. Predicting stomatal closure and turgor loss in woody plants using predawn and midday water potential // Plant Physiol. 2020. Vol. 184, no. 2. P. 881–894. doi: 10.1104/pp.20.00500

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

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

Liu X., Nie Y., Luo T., Yu J., Shen W., Zhang L. Seasonal shift in climatic limiting factors on tree transpiration: evidence from sap flow observations at alpine treelines in southeast Tibet // Front. Plant Sci. 2016. Vol. 7. P. 1018. doi: 10.3389/fpls.2016.01018

Martínez-Vilalta J., Cochard H., Mencuccini M., Sterck F., Herrero A., Korhonen J. F. J., Llorens P., Nikinmaa E., Nolè A., Poyatos R., Ripullone F., Sass-Klaassen U., Zweifel R. Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe // New Phytol. 2009. Vol. 184. P. 353–64. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02954.x

Martinez–Vilalta J., Garcia–Forner N. Water potential regulation, stomatal behavior and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept // Plant Cell Environ. 2017. Vol. 40. P. 962–976. doi: 10.1111/pce.12846

Martínez-Vilalta J., Vanderklein D., Mencuccini M. Tree height and age-related decline in growth in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Oecologia. 2007. Vol. 150. P. 529–544. doi: 10.1007/s00442-006-0552-7

McDowell N. G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality // Plant Physiol. 2011. Vol. 155, no. 3. P. 1051–1059. doi: 10.1104/pp.110.170704

Muller B., Pantin F., Génard M., Turc O., Freixes S., Piques M., Gibon Y. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs // J. Exp. Bot. 2011. Vol. 62, no. 6. P. 1715–1729. doi: 10.1093/jxb/erq438

Niinemets Ü. Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // Tree Physiol. 2002. Vol. 22, no. 8. P. 515–535. doi: 10.1093/treephys/22.8.515

Olson M. E., Soriano D., Rosell J. A., Anfodillo T., Donoghue M. J., Edwards E. J., León-Gómez C., Dawson T., Camarero Martínez J. J., Castorena M., Echeverría A. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2018. Vol. 115, no. 29. P. 7551–7556. doi: 10.1073/pnas.1721728115

Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. Updated world map of Köppen-Geiger climate classification // Hydrol. Earth Syst. Sci. 2007. Vol. 11. P. 1633–1644. doi: 10.5194/hess-11-1633-2007

Peters R. L., Steppe K., Cuny H. E., De Pauw D. J. W., Frank D. C., Schaub M., Rathgeber C. B. K., Cabon A., Fonti P. Turgor – a limiting factor for radial growth in mature conifers along an elevational gradient // New Phytol. 2021. Vol. 229. P. 213–229. doi: 10.1111/nph.16872

Pfautsch S. Hydraulic anatomy and function of trees – basics and critical developments // Curr. Forestry Rep. 2016. Vol. 2. P. 236–248. doi: 10.1007/s40725-016-0046-8

Pfautsch S., Hölttä T., Mencuccini M. Hydraulic functioning of tree stems – fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance // Tree Physiol. 2015. Vol. 35, no. 7. P. 706–722. doi: 10.1093/treephys/tpv058

Richter H. Water relations of plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters // J. Exp. Bot. 1997. Vol. 48. P. 1–7. doi: 10.1093/jxb/48.1.1

Ryan M. G., Phillips N., Bond B. J. The hydraulic limitation hypothesis revisited // Plant Cell Environ. 2006. Vol. 29. P. 367–381. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01478.x

Sellin A. Does pre-dawn water potential reflect conditions of equilibrium in plant and soil water status? // Acta Oecologica. 1999. Vol. 20, no. 1. P. 51–59. doi: 10.1016/S1146-609X(99)80015-0

Senf C., Buras A., Zang C. S., Ramming A., Seidl R. Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe // Nat. Commun. 2020. Vol. 11. P. 6200. doi: 10.1038/s41467-020-19924-1

Sevanto S., Hölttä T., Holbrook N. M. Effects of the hydraulic coupling between xylem and phloem on diurnal phloem diameter variation // Plant Cell Environ. 2011. Vol. 34. P. 690–703. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02275.x

Turner N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status // Plant Soil. 1981. Vol. 58. P. 339–366. doi: 10.1007/BF02180062

Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees // Tree Physiol. 2013. Vol. 33. P. 672–683. doi: 10.1093/treephys/tpt030

Wieser G., Grams T. E., Matyssek R., Oberhuber W., Gruber A. Soil warming increased whole-tree water use of *Pinus cembra* at the treeline in the Central Tyrolean Alps // Tree Physiol. 2015. Vol. 35, no. 3. P. 279–288. doi: 10.1093/treephys/tpv009

References

Addington R. N., Mitchell R. J., Oren R., Donovan L. A. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris. Tree Physiol*. 2004;24(5):561–569. doi: 10.1093/treephys/24.5.561

Akhmetova G. V., Novikov S. G., Moshkina E. V., Medvedeva M. V., Solodovnikov A. N., Saraeva A. K., Nikerova K. M. Estimation of carbon stocks in forest litter of middle-taiga forests of Eastern Fennoscandia. *Eurasian Soil Sci*. 2024;57(11):1819–1833. doi: 10.1134/S1064229324601951

Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D. D., Hogg E. H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim G.-H., Allard G., Running S. W., Semerci A., Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecol. Manag*. 2010;259(4):660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001

Antonova G. F., Stasova V. V., Suvorova G. G., Oskolkov V. A. Xylogenesis, photosynthesis and respiration in Scots pine trees growing in Eastern Siberia (Russia). *Russ. J. Dev. Biol.* 2023;54:292–308. doi: 10.1134/S106236042305003X

Azuma W., Ishii H. R., Masaki T. Height-related variations of leaf traits reflect strategies for maintaining photosynthetic and hydraulic homeostasis in mature and old *Pinus densiflora* trees. *Oecologia*. 2019;189:317–328. doi: 10.1007/s00442-018-4325-x

Bobkova K. S., Galenko E. P. (eds.). Primary spruce forests of the North: biodiversity, structure, functions. St. Petersburg: Nauka; 2006. 337 p. (In Russ.)

Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 2006;63(6):625–644. doi: 10.1051/forest:2006042

Brodribb T. J., Cochard H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water–stressed conifers. *Plant Physiol*. 2009;149:575–584. doi: 10.1104/pp.108.129783

Bucci S. J., Carbonell Silletta L. M., Garré A., Cavallaro A., Efron S. T., Arias N. S., Goldstein G., Scholz F. G. Functional relationships between hydraulic traits and the timing of diurnal depression of photosynthesis. *Plant Cell Environ*. 2019;42:1603–1614. doi: 10.1111/pce.13512

Buckley T. N. How do stomata respond to water status? *New Phytol*. 2019;224:21–36. doi: 10.1111/nph.15899

Cabon A., Fernández-de-Uña L., Gea-Izquierdo G., Meinzer F. C., Woodruff D. R., Martínez-Vilalta J., De Cáceres M. Water potential control of turgor-driven tracheid enlargement in Scots pine at its xeric distribution edge. *New Phytol*. 2020;225:209–221. doi: 10.1111/nph.16146

Chen Z., Li S., Wan X., Liu S. Strategies of tree species to adapt to drought from leaf stomatal regulation and stem embolism resistance to root properties. *Front. Plant Sci*. 2022;13:926535. doi: 10.3389/fpls.2022.926535

Choat B., Brodribb T. J., Brodersen C. R., Duursma R. A., López R., Medlyn B. E. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*. 2018;558:531–539. doi: 10.1038/s41586-018-0240-x

Cochard H., Froux F., Mayr S., Coutand C. Xylem wall collapse in water-stressed pine needles. *Plant Physiol*. 2004;134(1):401–408. doi: 10.1104/pp.103.028357

Dawson T. E., Burgess S. S., Tu K. P., Oliveira R. S., Santiago L. S., Fisher J. B., Simonin K. A., Ambrose A. R. Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiol.* 2007;27(4):561–575. doi: 10.1093/treephys/27.4.561

Delzon S., Sartore M., Burlett R., Dewar R., Loustau D. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant Cell Environ*. 2004;27:1077–1087. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01213.x

Domec J. C, Lachenbruch B., Meinzer F. C., Woodruff D. R., Warren J. M., McCulloh K. A. Maximum height in a conifer is associated with conflicting requirements for xylem design. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008;105(33):12069–12074. doi: 10.1073/pnas.0710418105

Donovan L. A., Linton M. J., Richards J. H. Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well–watered conditions. *Oecologia*. 2001;129:328–335. doi: 10.1007/s004420100738

Eckes-Shephard A. H., Tiavlovsky E., Chen Y., Fonti P., Friend A. D. Direct response of tree growth to soil water and its implications for terrestrial carbon cycle modeling. *Glob. Change Biol*. 2020;27:121–135. doi: 10.1111/gcb.15397

Erukov G. V., Vlaskova G. V. The hydrothermic regime of pine forests in Karelia. Leningrad: Nauka; 1986. 111 p. (In Russ.)

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

Fernández-de-Uña L., Martínez-Vilalta J., Poyatos R., Mencuccini M., McDowell N. G. The role of height-driven constraints and compensations on tree vulnerability to drought. *New Phytol*. 2023;239:2083–2098. doi: 10.1111/nph.19130

Filipchuk A. N., Malysheva N. V., Zolina T. A., Fedorov S. V., Berdov A. M., Kositsyn V. N., Yugov A. N., Kinigopulo P. S. Analytical review of the quantitative and qualitative characteristics of forests in the Russian Federation: results of the first cycle of the state forest inventory. *Lesokhozyaistvennaya informatsiya = Forestry Information*. 2022;1:5–34. (In Russ.). doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2022.1.01

Gieger T., Leuschner C. Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife. *Flora*. 2004;199:100–109. doi: 10.1078/0367-2530-00139

Grote R., Gessler A., Hommel R., Poschenrieder W., Priesack E. Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. *Trees*. 2016;30:1467–1482. doi: 10.1007/s00468-016-1446-x

Hartzell S., Bartlett M., Porporato A. The role of plant water storage and hydraulic strategies in relation to soil moisture availability. *Plant Soil*. 2017;419:503–521. doi: 10.1007/s11104-017-3341-7

Hinckley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. *Forest Science.* 1978;24(s.1):a0001-z0001. doi: 10.1093/forestscience/24.s1.a0001

Hölttä T., Mäkinen H., Nöjd P., Mäkelä A., Nikinmaa E. A physiological model of softwood cambial growth. *Tree Physiol.* 2010;30(10):1235–1252. doi: 10.1093/treephys/tpq068

Irvine J., Perks M. P., Magnani F., Grace J. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiol.* 1998;18(6):393–402. doi: 10.1093/treephys/18.6.393

Kaibiyainen L. K. Ecophysiological studies of pine and pine stands. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2003;5:65–73. (In Russ.)

Kangur O., Kupper P., Sellin A. Predawn disequilibrium between soil and plant water potentials in light of climate trends predicted for northern Europe. *Reg. Environ. Change*. 2017;17:2159–2168. doi: 10.1007/s10113-017-1183-8

Knipfer T., Bambach N., Hernandez M. I., Bartlett M. K., Sinclair G., Duong F., Kluepfel D. A., McElrone A. J. Predicting stomatal closure and turgor loss in woody plants using predawn and midday water potential. *Plant Physiol.* 2020;184(2):881–894. doi: 10.1104/pp.20.00500

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

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

Lee H., Romero J. (eds.). IPCC: Climate Change 2023: Synthesis report, summary for policymakers.

Contribution of working groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland; 2023. 34 p. doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001

Liu X., Nie Y., Luo T., Yu J., Shen W., Zhang L. Seasonal shift in climatic limiting factors on tree transpiration: evidence from sap flow observations at alpine treelines in southeast Tibet. *Front. Plant Sci*. 2016;7:1018. doi: 10.3389/fpls.2016.01018

Lukina Yu. N., Belkina N. A., Kalinkina N. M., Bogdanov S. R., Zobkov M. B., Zdorovennov R. E., Potakhin M. S., Zdorovennova G. E., Tolstikov A. V., Pal'shin N. I., Borodulina G. S., Bogdanova M. S., Myasnikova N. A., Smirnov S. I., Novikova Yu. S., Gatal'skaya E. V., Morozova I. V., Zobkova M. V., Slastina Yu. L., Makarova E. M., Syarki M. T., Konovalov D. S., Tekanova E. V. Development of a system for monitoring carbon pools and greenhouse gas flows in aquatic ecosystems of the European North of Russia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024;5: 97–114. (In Russ.). doi: 10.17076/lim1954

Martínez-Vilalta J., Cochard H., Mencuccini M., Sterck F., Herrero A., Korhonen J. F. J., Llorens P., Nikinmaa E., Nolè A., Poyatos R., Ripullone F., Sass-Klaassen U., Zweifel R. Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytol*. 2009;184:353–364. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02954.x

Martinez-Vilalta J., Garcia-Forner N. Water potential regulation, stomatal behavior and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant Cell Environ*. 2017;40:962–976. doi: 10.1111/pce.12846

Martínez-Vilalta J., Vanderklein D., Mencuccini M. Tree height and age-related decline in growth in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia*. 2007;150:529–544. doi: 10.1007/s00442-006-0552-7

McDowell N. G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol*. 2011;155(3):1051–1059. doi: 10.1104/pp.110.170704

Molchanov A. G., Belyaeva E. A. Water affecting photosynthesis of seedlings growing in the open. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2024;2: 163–172. (In Russ.). doi: 10.31857/S0024114824020056

Moshnikov S. A., Romashkin I. V., Pekkoev A. N. Features of the structure of forest cover on the example of the intensive level polygon 'Kivach' (Republic of Karelia). *Voprosy lesnoi nauki = Forest Science Issues*. 2024;7(2):1–24. (In Russ.). doi: 10.31509/2658-607x-202372-144

Muller B., Pantin F., Génard M., Turc O., Freixes S., Piques M., Gibon Y. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *J. Exp. Bot.* 2011;62(6):1715–1729. doi: 10.1093/jxb/erq438

Nazarova L. E. Climatic conditions in the Republic of Karelia. *Sovremennye issledovaniya vodoemov Severa = Modern research of northern water bodies*. Petrozavodsk; 2021. P. 7–16. (In Russ.)

Niinemets Ü. Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris. Tree Physiol.* 2002;22(8):515–535. doi: 10.1093/treephys/22.8.515

Olson M. E., Soriano D., Rosell J. A., Anfodillo T., Donoghue M. J., Edwards E. J., León-Gómez C., Dawson T., Camarero Martínez J. J., Castorena M., Echeverría A. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2018;115(29):7551–7556. doi: 10.1073/pnas.1721728115

Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. Updated world map of Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci*. 2007;11:1633–1644. doi: 10.5194/hess-11-1633-2007

Pekkoev A. N., Moshnikov S. A., Romashkin I. V., Teslya D. V., Tuyunen A. V., Karpin V. A., Voz'mitel' F. K., Chirkov A. V. Materials of forest-taxation studies on permanent sample plots of the polygon 'Kivach'. *Ofitsial'nyi byulleten' «Programmy dlya EVM. Bazy dannykh. Topologii integral'nykh mikroskhem» = Official Bulletin 'Computer Programs. Databases. Topologies of integrated circuits'.* 2024;6 (dated 20.06.2024). (In Russ.)

Peters R. L., Steppe K., Cuny H. E., De Pauw D. J. W., Frank D. C., Schaub M., Rathgeber C. B. K., Cabon A., Fonti P. Turgor – a limiting factor for radial growth in mature conifers along an elevational gradient. *New Phytol*. 2021;229:213–229. doi: 10.1111/nph.16872

Pfautsch S. Hydraulic anatomy and function of trees – basics and critical developments. *Curr. Forestry Rep*. 2016;2:236–248. doi: 10.1007/s40725-016-0046-8

Pfautsch S., Hölttä T., Mencuccini M. Hydraulic functioning of tree stems – fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance. *Tree Physiol.* 2015;35(7):706–722. doi: 10.1093/treephys/tpv058

Pridacha V. B., Tikhova G. P., Sazonova T. A. The effect of abiotic factors on water exchange in coniferous and deciduous plants. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2018;12:76–86. (In Russ.). doi: 10.17076/eb878

Richter H. Water relations of plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters. *J. Exp. Bot.* 1997;48:1–7. doi: 10.1093/jxb/48.1.1

Ryan M. G., Phillips N., Bond B. J. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell Environ*. 2006;29:367–381. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01478.x

Rysin L. P. Scots pine forest biogeocenology. Moscow: KMK; 2015. 303 p. (In Russ.)

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Eco-physiological characteristics of Scots pine. Petrozavodsk: Verso; 2011. 207 p. (In Russ.)

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Resistance to moisture transport in the conductive system of Scots pine. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2019;6:556–566. (In Russ.). doi: 10.1134/S0024114819060081

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil moistening. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2017;4: 311–318. (In Russ.). doi: 10.7868/S0024114817040076

Sazonova T. A., Pridacha V. B. 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. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2020;11:113–123. (In Russ.). doi: 10.17076/eb1316

Sazonova T. A., Pridacha V. B. The effects of moisture availability of sandy soils on water exchange of Scots pine in Southern Karelia. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2015;6: 470–477. (In Russ.)

Sellin A. Does pre-dawn water potential reflect conditions of equilibrium in plant and soil water status? *Acta Oecologica*. 1999;20(1):51–59. doi: 10.1016/S1146-609X(99)80015-0

Senf C., Buras A., Zang C. S., Ramming A., Seidl R. Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nat. Commun*. 2020;11:6200. doi: 10.1038/s41467-020-19924-1

Sevanto S., Hölttä T., Holbrook N.M. Effects of the hydraulic coupling between xylem and phloem on diurnal phloem diameter variation. *Plant Cell Environ*. 2011;34: 690–703. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02275.x

State report on the state of the environment of the Republic of Karelia in 2022: information electronic publication. Ministry of Natural Resources and Environment of the Republic of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2023. 265 p. (In Russ.) (CD-ROM)

Sudachkova N. E., Milyutina I. L., Romanova L. I. Biochemical adaptation of conifers to stressful conditions of Siberia. Novosibirsk: Geo; 2012. 178 p. (In Russ.)

Suvorova G. G. Photosynthesis of coniferous trees in Siberia. Novosibirsk: Geo; 2009. 195 p. (In Russ.)

Turner N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil*. 1981;58:339–366. doi: 10.1007/BF02180062

Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiol*. 2013;33:672–683. doi: 10.1093/treephys/tpt030

Wieser G., Grams T. E., Matyssek R., Oberhuber W., Gruber A. Soil warming increased whole-tree water use of *Pinus cembra* at the treeline in the Central Tyrolean Alps. *Tree Physiol*. 2015;35(3):279–288. doi: 10.1093/treephys/tpv009

Поступила в редакцию / received: 29.11.2025; принята к публикации / accepted: 11.04.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Придача Владислава Борисовна

канд. биол. наук, заведующая лабораторией физиологии и цитологии древесных растений

e-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Семин Денис Евгеньевич

аспирант, ведущий физик

e-mail: semind@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Pridacha, Vladislava

Cand. Sci. (Biol.), Head of Laboratory

Semin, Denis

Doctoral Student, Leading Physicist