

Научная статья

УДК 581,1:630*181:630*161

DOI: 10.37482/0536-1036-2026-4-50-62

Зависимость скорости фотосинтеза и транспирации *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* L. от факторов среды

А.Г. Молчанов, д-р биол. наук; ResearcherID: [J-1392-2016](https://orcid.org/0009-0001-0252-3599),

ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-0252-3599>

Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Московская обл., Россия;

a.georgievich@gmail.com

Поступила в редакцию 29.04.25 / Одобрена после рецензирования 19.07.25 / Принята к печати 20.07.25

Аннотация. В естественных условиях при оптимальной влажности почвы в начале вегетационного периода сравнивали фотосинтез и транспирацию сосны и ели. Исследование проводилось в Серебряноборском лесничестве Института лесоведения РАН Московской области. Актуальность работы обусловлена значительностью количества усохших ельников и желательностью проведения на этих участках посадок сосны. Сравнительные исследования фотосинтеза и транспирации сосны и ели, произрастающих в одинаковых условиях, немногочисленны. Для определения фотосинтеза и транспирации использовали негерметичные открытые камеры. Интенсивность фотосинтеза и транспирации охвоенных побегов определяли по разности концентраций соответственно CO_2 и H_2O между наружным и выходящим из камеры воздухом, интенсивности протягивания воздушного потока и горизонтальной площади проекции поверхности хвои в экспозиционной камере. Концентрации CO_2 и H_2O измеряли с помощью портативного инфракрасного газоанализатора LI-840 (Li-Cor, США). Обеднение воздуха CO_2 в камере в среднем было на 2 % ниже, чем в окружающем воздухе. Побудителями расхода воздуха служили мембранные микрокомпрессоры (Sonic-388, Китай). Полученные данные показали, что интенсивность фотосинтеза за малооблачный день была выше у сосны более чем на 88 %, чем у ели. В облачный день различия оказались ниже – 20 %. В малооблачный и пасмурный дни различия в интенсивности транспирации у обеих пород были меньше – 18,5 и 20 % соответственно. Характер зависимости CO_2 -газообмена у сосны и ели от солнечной радиации и температуры воздуха схож, различия наблюдаются только по интенсивности, хотя в условиях недостаточного водообеспечения сосна показывает более высокий фотосинтез. У сосны в оптимальных лесорастительных условиях интенсивность CO_2 -газообмена выше, чем у ели, почти в 2 раза. Полученные расчетные данные по фотосинтезу и транспирации были близки экспериментальным. Транспирация по характеру зависимости у сосны и ели различается значительно сильнее. У сосны различие обусловлено в основном солнечной радиацией, у ели – температурой воздуха.

Ключевые слова: сосна, *Pinus sylvestris* L., ель, *Picea abies* L., фотосинтез, транспирация, солнечная радиация, зависимость фотосинтеза от солнечной радиации, зависимость транспирации от солнечной радиации, температура воздуха, влажность воздуха

Для цитирования: Молчанов А.Г. Зависимость скорости фотосинтеза и транспирации *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* L. от факторов среды // Изв. вузов. Лесн. журн. 2026. № 4. С. 50–62. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-4-50-62>



Original article

The Effect of Environmental Factors on Photosynthesis and Transpiration Rates in *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* L.

Alexander G. Molchanov, Doctor of Biology; ResearcherID: [J-1392-2016](https://orcid.org/0009-0001-0252-3599),

ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-0252-3599>

Institute of Forest Science Russian Academy of Sciences, s. Uspenskoe, Moscow Region, Russia; a.georgievich@gmail.com

Received on April 29, 2025 / Approved after reviewing on July 19, 2025 / Accepted on July 20, 2025

Abstract. We compared photosynthesis and transpiration in pine and spruce trees growing in natural conditions with optimal soil moisture at the beginning of the growing season. The research was carried out at the Serebryanoborsk Forest District of the Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences in the Moscow Region. The research relevance stems from the significant amount of dead spruce stands and the need for pine reforestation in these areas. There are few comparative studies of photosynthesis and transpiration in pine and spruce trees growing under similar conditions. Leaky open chambers were used to measure photosynthesis and transpiration. The rates of photosynthesis and transpiration in the needle shoots were measured based on the difference in the CO₂ and H₂O concentrations, respectively, between the air outside the chamber and the air exiting the chamber, the airflow velocity, and the horizontal surface area of the needles in the exposure chamber. The CO₂ and H₂O concentrations were measured using a LI-840 portable infrared gas analyzer (Li-Cor, USA). The air depletion by CO₂ in the chamber was, on average, 2 % lower than in the ambient air. The air flow was driven by diaphragm microcompressors (Sonic-388, China). The data showed that, on a mostly sunny day, the rate of photosynthesis in pine trees was more than 88 % higher than in spruce trees. On a cloudy day, the differences were significantly lower (20 %). On a mostly sunny and overcast days, the differences in transpiration rates between the two species were smaller; 18.5 and 20 %, respectively. The relationship between CO₂ exchange in pine and spruce and solar radiation and air temperature is similar; differences are observed only in terms of intensity, although in conditions of water stress, pine shows higher photosynthesis rates. The CO₂ gas exchange intensity in pine trees under optimal forest growing conditions is nearly twice as high as that in spruce trees. The calculated data on photosynthesis and transpiration were close to the experimental values. The nature of the relationship between transpiration and other factors differs significantly more between pine and spruce. In pine, the differences are mainly due to solar radiation, whereas in spruce, they occur due to air temperature.

Keywords: pine, *Pinus sylvestris* L., spruce, *Picea abies* L., photosynthesis, transpiration, solar radiation, effect of solar radiation on photosynthesis, effect of solar radiation on transpiration, air temperature, air humidity

For citation: Molchanov A.G. The Effect of Environmental Factors on Photosynthesis and Transpiration Rates in *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* L. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2026, no. 4, pp. 50–62. (In Russ.).

<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-4-50-62>

Введение

Бореальные леса считаются основным местом глобального связывания углерода. Скорость, с которой бореальные хвойные леса обмениваются энергией и парниковыми газами с атмосферой, существенно отличается из-за различий климата зон, в которых обитают леса, и физиологии и морфологии видов в составе.

В течение последних лет изучалось сокращение площади произрастания видов ели, в т. ч. ели европейской (*Picea abies* L.) [20]. В европейской части России также происходит усыхание ели [1, 8]. Обычно усыхание наблюдается в приспевающих и спелых ельниках с долей ели в составе древостоя 6 и более единиц, с полнотой 8 в условиях влажных суборей [5]. Важнейшим фактором называются периодические весенне-летние засухи, создающие стрессовую ситуацию, особенно для высоковозрастных насаждений [7]. Воздействие засушливых или излишне увлажненных периодов является катализатором ослабления деревьев ели. Более устойчивыми к усыханию являются разновозрастные насаждения по сравнению с одновозрастными [9].

Еще одна причина усыхания ельников – заселение деревьев типографом. Он появляется вследствие эндогенных процессов в еловых лесах, вызванных их ослаблением. Они не угрожают существованию ельников, т. к. погибшие от типографа древостои по прошествии некоторого времени восстанавливаются. Это принципиально отличается от последствий усыхания еловых лесов, вызванного экзогенными причинами: ельники, погибшие от огня, вымокания, негативных антропогенных воздействий зачастую не восстанавливаются, даже спустя длительный промежуток времени [4].

Для устранения экологических последствий усыхания ельников предлагается на аллювиальных и водно-ледниковых отложениях создавать культуры сосны, а при наличии маломощных покровных суглинков – культуры сосны и липы [1]. Желательно планирование лесных культур смешанного породного состава. В дополнение к ели в соответствующих условиях могут быть использованы липа, дуб, а также сосна, лиственница. Однако сравнительных исследований фотосинтеза и транспирации появляющихся в этом случае смешанных древостоев, состоящих в основном из ели и сосны, почти нет.

По данным G.E. Jackson et al. [22], сосна обыкновенная, произрастающая в Великобритании, лучше всего развивается на хорошо дренированных почвах в районах с умеренным количеством осадков. Для Тверской области А.В. Варлагиным [3] получено, что при равных внешних гидрометеорологических условиях интенсивность транспирации хвои будет наименьшей у ели и наибольшей у сосны. Очевидно, такое соотношение обусловлено общностью характера транспирации, т. к. согласуется с соотношением устьичной проводимости. Интенсивность транспирации ели в засушливый год была 1,26, во влажный – 1,61, а сосны – 2,72 ммоль/м²·с⁻¹. Ведущим фактором в определении транспирации является дефицит упругости водяного пара. [3]. По данным С.Н. Сенькина [19], в Коми сосна имела транспирацию в мае 150 мг H₂O, а июле 250 мг.

При наблюдении за состоянием и ростом сосны и ели важно знать, при каких условиях окружающей среды зависимость фотосинтеза и транспирации от солнечной радиации, температуры и влажности воздуха для этих пород будет

изменяться, т. е. начнется снижение накопления ассимилятов, а следовательно, и продуктивности древостоев. Также следует поставить вопрос о различиях физиологических показателей у указанных видов в случае их произрастания в оптимальных лесорастительных условиях и о том, какие условия считать оптимальными.

Целью исследования стало определение влияния окружающей среды на газообмен и транспирацию светолубивой (*Pinus sylvestris* L.) и теневыносливой (*Picea abies* L.) хвойных пород.

Задача – посредством эколого-физиологического мониторинга определить оптимальные показатели интенсивности фотосинтеза и транспирации этих пород деревьев [14].

Объекты и методы исследования

Исследование проводили в Серебряноборском опытном лесничестве Института лесоведения РАН (Московская область) на участке площадью 1 км² между Московской кольцевой дорогой и Рублевским шоссе. Сравнение характеристик территории с данными научных работ, выполненных в Угличском районе Ярославской области [10, 12], показало схожесть состояния древостоев, следовательно, наше исследование проводится на незагрязненном участке.

Работы осуществляли в мае 2017 г. в 140-летнем сосняке разнотравно-черничном I класса бонитета и в произрастающей рядом 60-летней куртине ели. Почва дерново-слабоподзолистая супесчаная, уровень почвенно-грунтовых вод – 2,0–2,5 м. Для сбора данных были созданы вышка высотой 25 м около 140-летнего дерева сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) I класса роста, высотой 27 м и диаметром 45 см; и высотой 20 м – около 60-летней ели обыкновенной (*Picea abies* L.) I класса роста, высотой 22 м и диаметром 30 см.

Для определения фотосинтеза и транспирации использовали негерметичные открытые камеры. Такая схема позволяет оценить интенсивность газообмена в продолжительный промежуток времени, тогда как герметичные камеры дают точечные показатели [11, 21, 25]. В ходе эксперимента с помощью экспозиционных камер, в которых находился охвоенный побег, поддерживалась постоянная скорость окружающего наружного воздуха – 1,0–1,5 л/мин. Для установления скорости воздуха применяли поплавковый расходомер РС-3А. Интенсивность фотосинтеза и транспирации охвоенных побегов рассчитывали по разности концентраций CO₂ и H₂O соответственно между наружным воздухом и выходящим из камеры, интенсивности протягивания воздушного потока и горизонтальной площади проекции поверхности хвои в экспозиционной камере [13, 14, 17].

Обеднение воздуха CO₂ в камере в среднем было на 2 % ниже, чем в окружающем воздухе [27]. Побудителями расхода воздуха служили мембранные микрокомпрессоры (Sonic-388, Китай). Концентрацию CO₂ и H₂O измеряли с помощью портативного инфракрасного газоанализатора LI-840 (Li-Cor, США).

Полученные данные регистрировались запоминающим устройством-логгером (EMS, Чехия). Устройство позволяет работать непрерывно в течение нескольких суток по алгоритму «опыт–контроль» с задаваемым интервалом от 15 до 35 мин на каждую камеру, на одну камеру уходило около 6 мин: 3 мин на

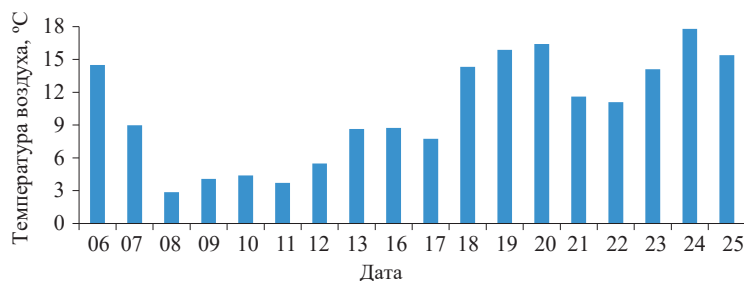
опыт и 3 мин на контроль. Показания, полученные в первую минуту, не использовали при расчетах, т. к. в это время из камеры поступал воздух, смешанный с окружающим, или из предыдущей камеры.

Газообмен определяли порометром с инфракрасным газоанализатором [24].

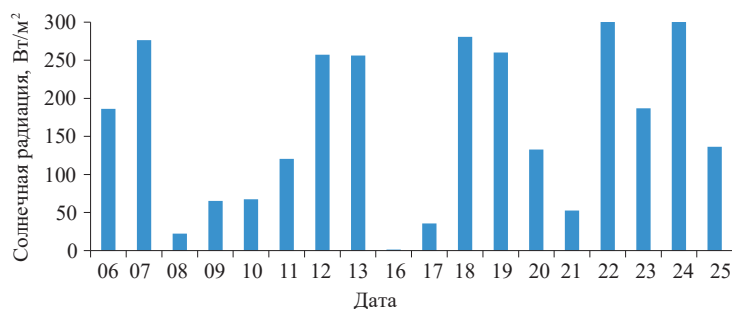
Для измерения предрассветного водного потенциала использовали камеру давления [18]. Факторы среды (температура, влажность) регистрировались логгером. Измерения были сделаны непосредственно около объектов исследования.

Результаты исследования и их обсуждение

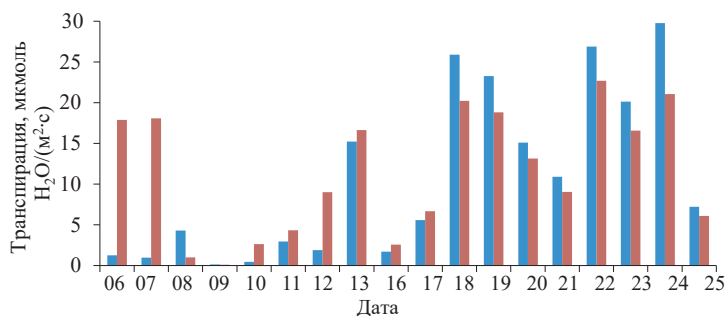
В весенний период сильным ограничивающим фактором для газообмена CO_2 и транспирации H_2O являются низкие температуры воздуха и почвы. Наряду с прямым воздействием они оказывают тормозящее влияние на скорость восстановления хвои после зимних повреждений [23, 26]. В начале мая различия в газообмене и транспирации, несмотря на высокие солнечную радиацию и температуру воздуха, наиболее значительные (рис. 1).



а



б



в

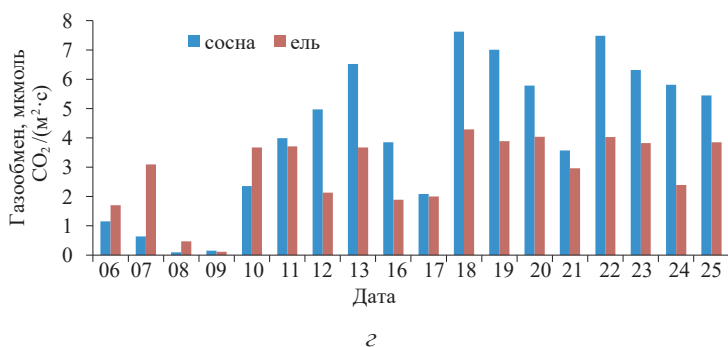


Рис. 1. Среднедневные показатели окружающей среды и физиологических процессов в мае 2017 г. для побегов из верхней световой части крон ели и сосны:

а – температура воздуха; б – солнечная радиация; в – транспирация; г – газообмен

Fig. 1. Average daily environmental and physiological parameters in May 2017 for shoots from the upper light parts of spruce and pine crowns: а – air temperature; б – solar radiation; в – transpiration; г – gas exchange

В начале мая транспирация у ели была в 15 раз интенсивнее, чем у сосны, интенсивность обмена CO_2 – выше в 3 раза. Но уже к середине мая, после 2 безоблачных дней и при повышении среднедневной температуры воздуха до 8–10 °С интенсивность обмена CO_2 и H_2O у двух пород стала одинаковой, а затем у сосны – выше, данная тенденция сохранилась в течение всего вегетационного периода. Так, в конце мая фотосинтез был максимальным у ели – 4 мкмоль $\text{CO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{c})$, а у сосны составил 7,5 мкмоль $\text{CO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{c})$, транспирация ели была 27 мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{ч})$, а сосны – 23 мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{ч})$. Несмотря на высокий возраст сосны интенсивность фотосинтеза в исследуемых условиях оставалась такой же. По нашим данным, в оптимальных условиях саженцы сосны 6-летнего возраста имели такую же интенсивность фотосинтеза – 7–8 мкмоль $\text{CO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{c})$ [15, 16]. В южной Карелии для деревьев сосны 35-летнего возраста проводилось исследование фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза при световом насыщении почти не отличалась от данных нашего исследования [2]. В условиях Европейского Севера [6] у здоровых деревьев интенсивность транспирации, определенная методом быстрого взвешивания, для ели была 173 мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{г}\cdot\text{ч})$, для сосны – 129 мг $\text{H}_2\text{O}/(\text{г}\cdot\text{ч})$. *Picea abies* 10-летнего возраста в Германии в оптимальных условиях имела интенсивность фотосинтеза 23 ммоль $\text{CO}_2/\text{ч}$, а интенсивность транспирации 16 мг $\text{H}_2\text{O}/\text{мин}$, или до 4 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{ч}$. Таким образом, соотношение интенсивности фотосинтеза у сосны и ели в исследуемых условиях, несмотря на различие в возрасте, не имеет существенного значения.

Результаты исследования интенсивности фотосинтеза и транспирации сосны и ели при оптимальной влажности почвы свидетельствуют об их хорошо выраженной суточной изменчивости в зависимости от солнечной радиации. В малооблачный день в полуденный период у обеих пород наблюдаются максимальные интенсивности как фотосинтеза, так и транспирации. При этом оба показателя стабильно следуют изменениям солнечной радиации (рис. 2).

В день со сплошной облачностью наблюдаются хаотичные изменения в поглощении солнечной радиации, фотосинтезе и транспирации. В малооблачный день и в день со сплошной облачностью транспирация у обеих пород про-

должается и после захода солнца. В малооблачный день у сосны интенсивность транспирации была выше, чем у ели, более чем на 88 %, а в облачный день различия достигли только 20 %.

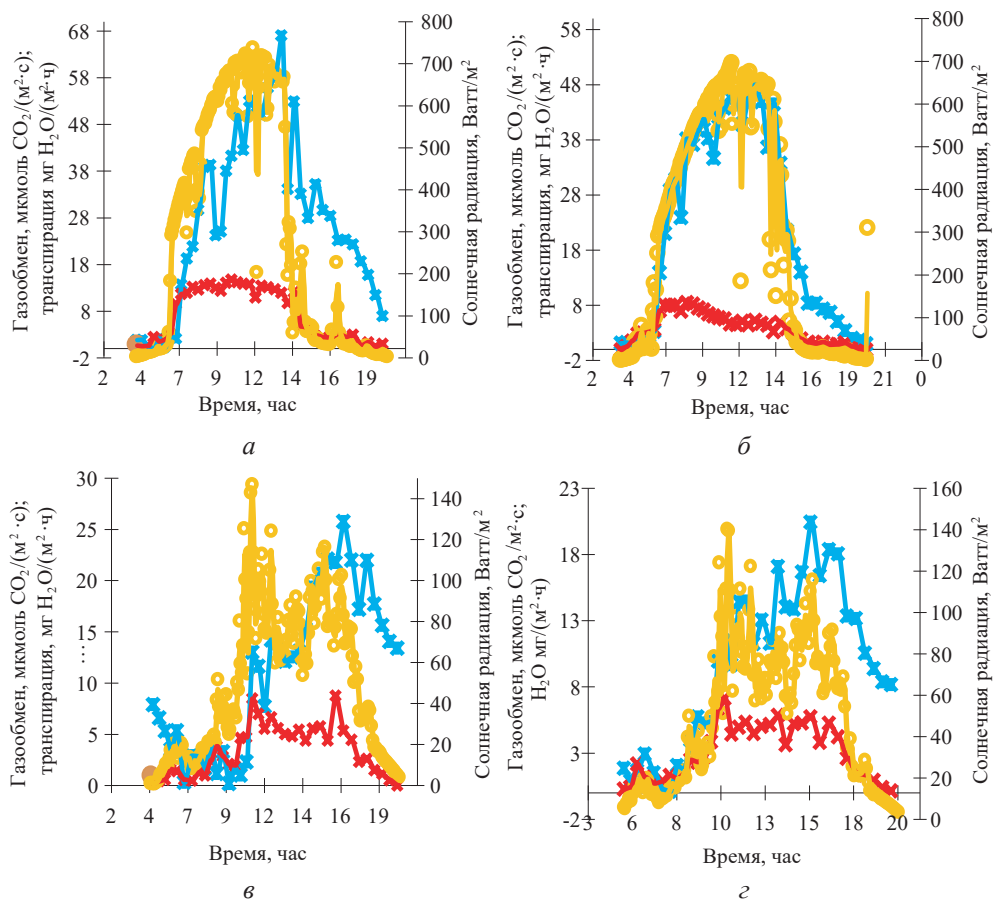


Рис. 2. Суточный ход солнечной радиации (желтый цвет), интенсивности транспирации (голубой) и фотосинтеза (красный) у сосны (а, в) и ели (б, г): а, б – в малооблачный день; в, г – в облачный день

Fig. 2. Daily variations in solar radiation (yellow), transpiration rate (blue), and photosynthesis (red) in pine (а, в) and spruce (б, г) on: а, б – a mostly sunny day; в, г – a cloudy day

Различия в интенсивности транспирации у обеих пород были меньше – в малооблачный день на 18,5 %, и в пасмурный на 20 %. По данным G.E. Jackson et al. [22], суточный ход газообмена у *Pinus sylvestris* и *Picea sitchensis* в оптимальных условиях водообеспечения (–0,3 МПа) схожий и достигает максимума в 12 часов дня. Во второй половине мая у обеих пород предрасветный водный потенциал был –0,3 МПа. Но уже в конце месяца отмечен незначительный недостаток влаги, интенсивность фотосинтеза ели снижается в большей степени, чем у сосны. Так, в малооблачный день при предрасветном потенциале хвои равном –0,8 МПа дневной ход фотосинтеза ели уменьшается уже с 9 часов, а у сосны – только после 14 часов.

Зависимости фотосинтеза и транспирации сосны и ели от влажности воздуха одинаковы: с увеличением влажности воздуха интенсивность этих пока-

зателей снижается (рис. 3). Для транспирации ели зависимость от влажности воздуха больше ($R^2 = 0,81$), чем для сосны ($R^2 = 0,73$). Зависимость фотосинтеза от влажности воздуха недостоверна как у сосны, так и у ели.

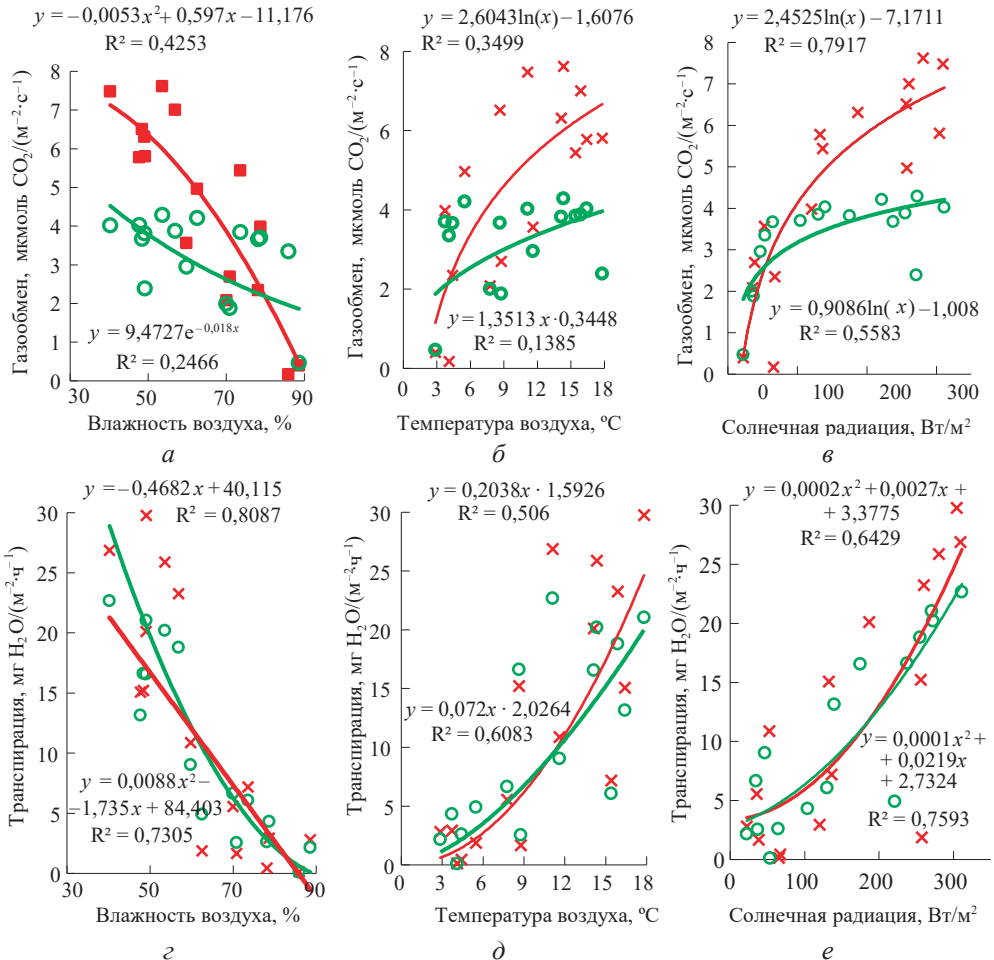


Рис. 3. Зависимость средневенной интенсивности фотосинтеза (а, б, в) и транспирации (г, д, е) сосны (красные линии) и ели (зеленые): а, г – от влажности воздуха; б, д – от температуры воздуха; в, е – от солнечной радиации

Fig. 3. Dependence of the average daily photosynthetic rate (а, б, в) and transpiration rate (г, д, е) of pine (red lines) and spruce (green lines) on: а, г – air humidity; б, д – air temperature; в, е – solar radiation

Зависимость фотосинтеза от температуры воздуха как у сосны, так и у ели растет с увеличением температуры воздуха, однако имеет недостоверный характер. Зависимость интенсивности транспирации от температуры воздуха выражена больше: для ели $R^2 = 0,61$; для сосны $R^2 = 0,51$, изменения и величины у обеих пород схожи.

Зависимость фотосинтеза от солнечной радиации и у сосны, и у ели имеет логарифмический характер: для сосны $R^2 = 0,79$, для ели $R^2 = 0,56$. Зависимость транспирации от солнечной радиации прослеживается лучше, особенно для ели, у которой $R^2 = 0,76$, для сосны $R^2 = 0,64$. При этом для транспирации характер изменения кривых зависимости у обеих пород практически одинаков.

Взаимосвязь транспирации и фотосинтеза при оптимальной влажности почвы в мае у сосны значительная – $R^2 = 0,75$, тогда как у ели очень слабая – $R^2 = 0,15$ (рис. 4), коэффициент корреляции соответственно составил 0,85 и 0,29 [14].

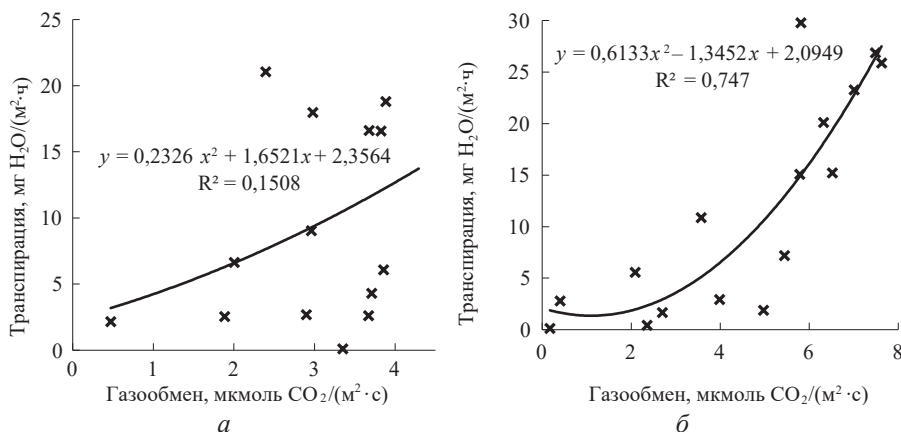


Рис. 4. Взаимосвязь среднедневной интенсивности транспирации и среднедневной интенсивности фотосинтеза: а – у ели; б – у сосны

Fig. 4. Correlation between average daily transpiration rate and average daily photosynthesis rate in: а – spruce; б – pine

В результате получили, что в естественных условиях зависимость фотосинтеза сосны и ели от влажности, температуры воздуха и солнечной радиации не всегда прослеживается явно. Основным внешним фактором, влияющим на интенсивность фотосинтеза сосны, по данным [2], является солнечная радиация. Рассмотрим, как влияют на фотосинтез одновременно все исследуемые параметры окружающей среды.

Используя экспериментальные данные за май рассчитали уравнения зависимости фотосинтеза сосны от солнечной радиации, температуры воздуха и его влажности. Применена множественная нелинейная регрессия, при этом вид уравнения и состав независимых переменных подбирались на основе визуального анализа зависимостей от отдельных переменных и по более высокому коэффициенту детерминации.

Для среднедневной интенсивности фотосинтеза сосны использовали уравнение:

$$Ph_{pinus} = aQ^2 + bQ + c + dT^2 + eT + f + gH^2 + h, \quad R^2 = 0,68,$$

где $a = -5,2E-05$; $b = 0,03064$; $c = 30,56618$; $d = -0,019644$; $e = 0,447692$; $f = -38,25345781$; $g = 0,000607$; $h = -4,3428$; Q , T , H – среднедневные интенсивность солнечной радиации, температура и влажность воздуха соответственно.

Сравнение результатов расчетов с экспериментальными данными показано на рис. 5.

Для определения среднедневной интенсивности транспирации сосны в зависимости от внешних факторов использовали уравнение:

$$Tr_{pinus} = aQ^2 + bQ + c + dT^2 + eT + f + gH^2 + hH + i, \quad R^2 = 0,76,$$

где $a = 0,00045$; $b = -0,1239$; $c = 0,85791$; $d = 0,016712$; $e = 1,10788$; $f = 0,88557$; $g = 9,6E-06$; $h = -1,3838$; $i = -12,866$.

Показатели газообмена сосны, вычисленные при разных внешних условиях, соответствовали экспериментальным данным.

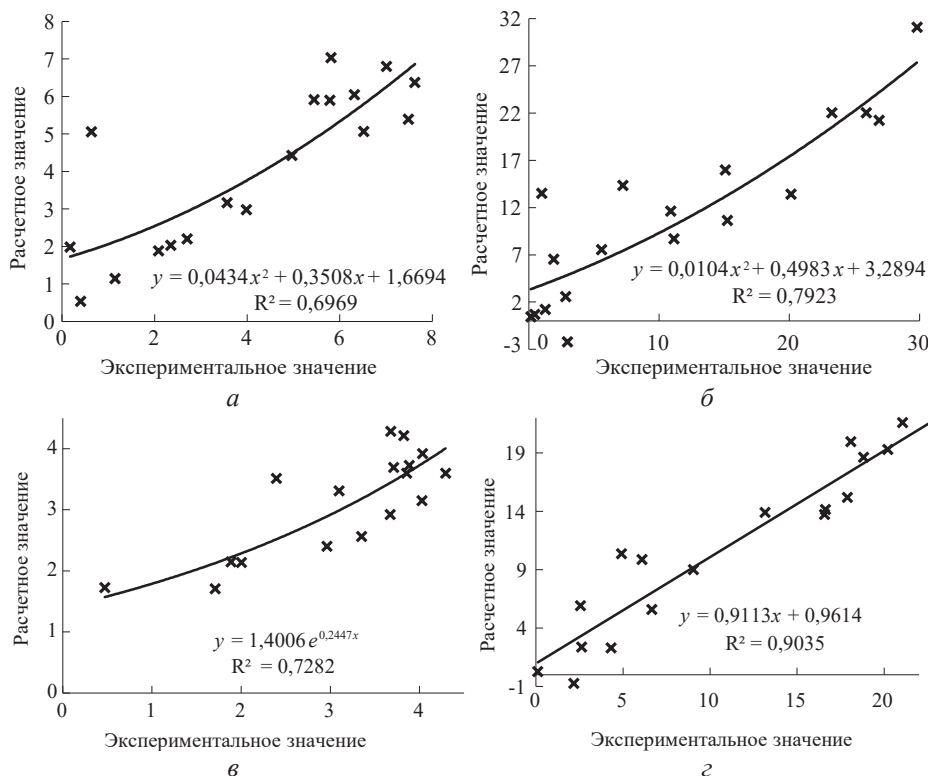


Рис. 5. Взаимосвязь экспериментальных и расчетных значений фотосинтеза (а, в) и транспирации (б, г): а, б – для сосны; в, г – для ели

Fig. 5. Correlation between experimental and calculated values of photosynthesis (а, в) and transpiration (б, г) for: а, б – pine; в, г – spruce

На основе полученных экспериментальных данных были рассчитаны уравнения зависимости фотосинтеза ели от солнечной радиации, температуры и влажности воздуха:

$$Ph_{picea} = aQ^2 + bQ + c + dT + e + fH^2 + gH, \quad R = 0,62,$$

где $a = -8,9E-05$; $b = 0,033865$; $c = 1,010088$; $d = 0,04308$; $e = 0,866702$; $f = 8,6E-05$; $g = -0,05585$.

Газообмен, вычисленный при разных внешних условиях по этой формуле, соответствовал экспериментальным данным.

Для установления среднечасовой интенсивности транспирации ели использовали уравнение:

$$Tr_{picea} = aQ^2 + bQ + c + dT^2 + eT + f + gH^2 + hH + i, \quad R = 0,90,$$

где $a = 0,000179$; $b = 0,02089$; $c = 0,67565$; $d = 0,008067$; $e = 0,351364$; $f = 0,512536$; $g = 0,00299$; $h = 0,239925$; $i = 0,910308$.

Показатели газообмена, вычисленные по формуле, соответствовали экспериментальным.

Таким образом, если для интенсивности фотосинтеза сосны влажность воздуха имеет существенное значение, то для ели этот фактор оказывается еще более значимым.

Заключение

Интенсивность фотосинтеза и транспирации в естественных условиях при оптимальной влажности почвы в начале вегетационного периода в малооблачный день у сосны была более чем на 88 % выше, чем у ели. В облачный день различия были значительно ниже – только 20 %. В малооблачный и в пасмурный дни различия интенсивности транспирации у обеих пород были меньше – 18,5 и 20,0 % соответственно. Следовательно, ель более приспособлена к недостатку света.

Полученные экспериментальные данные позволили рассчитать уравнения зависимости среднедневной интенсивности фотосинтеза сосны от факторов окружающей среды. Расчетные данные по фотосинтезу и транспирации оказались близки экспериментальным. Однако при расчете только по двум показателям – интенсивности солнечной радиации и температуре воздуха – различия между экспериментом и расчетом существенно увеличились, за исключением зависимости для фотосинтеза ели.

Транспирация по характеру зависимости у сосны и ели различается значительно сильнее. Если у сосны различие обусловлено в основном солнечной радиацией, у ели изменения происходят за счет температуры воздуха. По абсолютным показателям транспирация ели при расчете на площадь проекции хвои в камере ниже, чем у сосны на 60 %. По-видимому, при расчете на площадь древостоя транспирация ели будет значительно выше, из этого следует, что ель более требовательна к водообеспечению.

На месте погибших древостоев ели могут произрастать сосновые или смешанные древостои. Сосна по интенсивности фотосинтеза выше ели и более устойчива к недостатку влаги.

Полученные зависимости могут найти применение при параметризации процессов обмена CO_2 и H_2O в моделях биогеохимического цикла в биогеоценозах сосны и ели. Ее дальнейшее уточнение возможно с привлечением информации о влиянии на эти процессы влажности почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алябьев А.Ф. Усыхание ельников в Подмосковье // Лесн. вестн. 2013. № 6. С. 150–166.

Alyabyev A.F. Drying of Spruce Forests in the Moscow Region. *Lesnoy vestnik* = Forestry Bulletin, 2013, no. 6, pp. 150–166. (In Russ.).

2. Болондинский В.К. Динамика CO_2 -газообмена на побегах сосны обыкновенной в условиях Среднетаежной зоны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 28 с.

Bolondinsky V.K. *Dynamics of CO_2 -Gas Exchange on Shoots of Scots Pine in the Middle Taiga Zone*: Cand. Biol. Sci. Diss. Abs. Petrozavodsk, 2004. 28 p. (In Russ.).

3. Варлагин А.В. Транспирация на уровне листа, дерева и сообщества в хвойных: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2000. 36 с.

Varlagin A.V. *Transpiration at the Leaf, Tree and Community Levels in Conifers*: Cand. Biol. Sci. Diss. Abs. Moscow, 2000. 36 p. (In Russ.).

4. Гниненко Ю.И., Хегай И.В. Динамика усыхания еловых лесов в Московском регионе // Лесхоз. информ. 2018. № 2. С. 65–74.

Gninenko Yu.I., Khagai I.V. Dynamics of Shrinking Spruce Forests in the Moscow Region. *Forestry information*, 2018, no. 2, pp. 65–74. (In Russ.).

<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2018.2.07>

5. Желдак В.И. Концептуальные вопросы лесоводственного обеспечения устойчивого управления еловыми лесами // Вестн. Поволжск. гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 4(28). С. 5–22.

Zheldak V.I. Conceptual Issues of Silvicultural Measures for Spruce Forests Sustainable Management. *Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management*, 2015, no. 4(28), pp. 5–22. (In Russ.).

6. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н., Феклистов П.А., Клевцов Д.Н., Копытов В.В. Оценка состояния хвойных деревьев на вырубках в условиях Европейского Севера // Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2015. № 1. С. 85–94.

Zarubina L.V., Konovalov V.N., Feklistov P.A., Klevtsov D.N., Kopytov V.V. Conifers Stand Condition Assessment in the Fellings in a Climate of the European North. *Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management*, 2015, no. 1, pp. 85–94. (In Russ.).

7. Малахова Е.Г., Крылов А.М. Усыхание ельников в Клинском лесничестве Московской области // Изв. СамНЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1(8). С. 1975–1978.

Malakhova E.G., Krylov A.M. The Fir Groves Drying in Klinsky Forestry of Moscow Oblast. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 14, no. 1(8), pp. 1975–1978. (In Russ.).

8. Маслов А.Д. Короед Типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с. Maslov A.D. *Eight-Toothed Bark Beetle and Spruce Forests Drying*. Moscow, VNIILM Publ., 2010. 138 p. (In Russ.).

9. Матвеева А.Г. Исследования особенностей усыхания еловых древостоев на Российском Дальнем Востоке // Уч. зап. ТОГУ. 2018. Т. 9, № 1. С. 158–161.

Matveeva A.G. Study of the Drying of Spruce Stands in the Russian Far East. *Scientists Notes of PNU*, 2018, vol. 9, no. 1, pp. 158–161. (In Russ.).

10. Молчанов А.Г. Сравнение фитомассы березняка и сосняка в одинаковых лесорастительных условиях // Лесоводственные исследования в подзоне южной тайги. М.: Наука, 1977. С. 51–60.

Molchanov A.G. Comparison of Phytomass of Birch and Pine Forests in the Similar Forest Growth Conditions. *Forestry Research in the Southern Taiga Subzone*. Moscow, Nauka Publ., 1977, pp. 51–60. (In Russ.).

11. Молчанов А.Г. Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.

Molchanov A.G. *The CO₂ Balance in Ecosystems of Pine and Oak Forests in Different Forest Areas*. Tula, Grif i K Publ., 2007. 284 p. (In Russ.).

12. Молчанов А.Г. Мониторинг эколого-физиологических показателей в экосистемах // Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. С. 112–129.

Molchanov A.G. Monitoring of Ecological and Physiological Parameters in Ecosystems. *Serebryanoborsk Experimental Forestry: 65 Years of Forest Monitoring*. Moscow, KMK Publ., 2010, pp. 112–129. (In Russ.).

13. Молчанов А.Г. CO₂ древостоев в естественных условиях // Фотосинтетическая деятельность и продукционные процессы фитоценозов. Вып. 1. Орел: Орел ГАУ, 2014. С. 63–88.

Molchanov A.G. CO₂ of Stands in Natural Conditions. *Photosynthetic Activity and Production Processes of Phytocenoses*. Iss. 1. Orel, Orel SAU Publ., 2014, pp. 63–88. (In Russ.).

14. Молчанов А.Г. Соотношение фотосинтеза и транспирации у сосны и ели в разных условиях окружающей среды // Математическое моделирование в экологии: материалы Седьмой Нац. науч. конф. с междунар. участием. Пушино: ИФХиБПП, 2021. С. 79–81.

Molchanov A.G. The Ratio of Photosynthesis and Transpiration in Pine and Spruce under Different Environmental Conditions. *Mathematical Modeling in Ecology: Proceedings of the 7th National Scientific Conference with International Participation*. Pushchino, IFKHiBPP Publ., 2021, pp. 79–81. (In Russ.).

15. Молчанов А.Г. Интенсивность фотосинтеза саженцев ели, сосны и дуба под пологом леса и на открытом участке в разных условиях водообеспечения // Лесоведение. 2024. № 6. С. 649–660.

Molchanov A.G. Photosynthesis Intensity of Spruce, Pine and Oak Seedlings under Tree Canopy and in the Open Site in Different Water Supply Conditions. *Lesovedenie* = Forest Science, 2024, no. 6, pp. 649–660. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0024114824060069>

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

Molchanov A.G., Belyaeva Y.A. Water Affecting Photosynthesis of Seedlings Growing in the Open Areas. *Lesovedenie* = Forest Science, 2024, no. 2, pp. 163–172. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0024114824020056>

17. Молчанов А.Г., Ольчев А.В. Эмиссия CO₂ с поверхности ствола сосны обыкновенной в разных условиях произрастания // Изв. РАН. Сер.: Биологич. 2020. № 4. С. 423–433.

Molchanov A.G., Olchev A.V. CO₂ Efflux from the Stem Surface of Scots Pine under Various Growing Conditions. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*, 2020, no. 4, pp. 423–433. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0002332920030054>

18. Рахи М.О. Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев // Физиология растений. 1973. Т. 20. С. 215–221.

Rakhi M.O. Equipment for Studying the Components of the Water Potential of Leaves. *Plant Physiology*, 1973, vol. 20, pp. 215–221. (In Russ.).

19. Сенькина С.Н. Транспирация и устьичное сопротивление сосны обыкновенной в разных условиях произрастания // Изв. вузов. Лесн. журн. 2009. № 6. С. 45–52.

Senkina S.N. Transpiration and Stomatal Resistance of Scotch Pine in Different Growing Conditions. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2009, no. 6, pp. 45–52. (In Russ.).

20. Alexander J.D., Donnelly J.R., Shane J.B. Photosynthetic and Transpiration Responses of Red Spruce Understory Trees to Light and Temperature. *Tree Physiology*, 1995, vol. 15, iss. 6, pp. 393–398. <https://doi.org/10.1093/treephys/15.6.393>

21. Edwards N.N., Sollins P. Continuous Measurement of Carbon Dioxide Evolution from Partitioned Forest Floor Components. *Ecology*, 1973, vol. 54, iss. 2, pp. 406–412. <https://doi.org/10.2307/1934349>

22. Jackson G.E., Irvine J., Grace J. Xylem Cavitation in Scots Pine and Sitka Spruce Saplings During Water Stress. *Tree Physiology*, 1995, vol. 15, iss. 12, pp. 783–790. <https://doi.org/10.1093/treephys/15.12.783>

23. Linder S., Flower-Ellis J. Environmental and Physiological Constraints to Forest Yield. *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Change*. Ed. by A. Teller, P. Mathy, J.N.R. Jeffers. Dordrecht, Springer, 1992, pp. 149–164. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2866-7_15

24. Maier-Maercker U. Dynamics of Change in Stomatal Response and Water Status of *Picea abies* During a Persistent Drought Period: A Contribution to the Traditional View of Plant Water Relations. *Tree Physiology*, 1998, vol. 8, iss. 4, pp. 211–222. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.4.211>

25. Maseyk K.S., Green T.G.A., Klinac D. Photosynthetic Responses of New Zealand *Sphagnum* Species. *New Zealand Journal of Botany*, 1999, vol. 37, iss. 1, pp. 155–165. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1999.9512621>

26. Ottander C., Campbell D., Öquist G. Seasonal Changes in Photosystem II Organization and Pigment Composition in *Pinus sylvestris*. *Planta*, 1995, vol. 197, pp. 176–183. <https://doi.org/10.1007/BF00239954>

27. *Physical and Physiological Forest Ecology*. Ed. by P. Hary, K. Heliövaara, L. Kulmala. New York, Springer, 2013. 534 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-5603-8>

Конфликт интересов: Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The author declares no conflict of interest