

Научная статья

УДК 581.55:582.47:551.5(470.13)

DOI: 10.37482/0536-1036-2024-3-107-117

## Водообмен в хвойных фитоценозах под влиянием климатических изменений

*С.Н. Сенькина, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [P-9802-2015](https://orcid.org/0009-0008-0871-1399),*

*ORCID: <https://orcid.org/0009-0008-0871-1399>*

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, г. Сыктывкар, Россия, 167982; senkina@ib.komisc.ru*

*Поступила в редакцию 24.10.22 / Одобрена после рецензирования 26.01.23 / Принята к печати 28.01.23*

**Аннотация.** Древесная растительность и атмосфера тесно связаны между собой, что определяет актуальность изучения данного взаимодействия в рамках проблемы глобальных изменений климата и устойчивости наземных экосистем к внешним воздействиям. Для региона исследований – Республики Коми – выявлено потепление климата, выражающееся в повышенной температуре воздуха в летний период. Самым теплым за годы наблюдений был 2013 г., когда средняя температура воздуха в летний период составила 17,2 °С, в то время как среднемноголетняя норма равняется 14,6 °С. Рост и продуктивность древесных растений в лесном сообществе зависят от количества влаги в почве. В средней подзоне тайги запасы влаги составляют 60–200 мм, поэтому древесные растения не испытывают в ней недостатка. В связи с этим исследована интенсивность транспирации хвой сосны обыкновенной и ели сибирской в разных типах леса при колебаниях погодных условий. Результаты исследования показали, что при повышенной температуре воздуха и небольшом количестве осадков в условиях благоприятного почвенного водоснабжения интенсивность транспирации у сосны увеличивается в 1,5 раза, у ели – в 3 раза. Это связано, вероятно, с тем, что устьица ели особенно быстро реагируют на изменение внешних условий, что определяется повышенной чувствительностью хвой к условиям влагообеспеченности. Установлено, что в этот же период между интенсивностью транспирации и температурой воздуха существует наиболее тесная зависимость ( $r = 0,7–0,9$ ). В разных типах леса интенсивность транспирации у сосны варьирует в пределах от 4 до 16 %, у ели – в пределах 5 %. Оценка изменений интенсивности транспирации хвой у сосны и ели в ответ на меняющиеся погодные условия показала, что данный процесс во многом обусловлен видовой принадлежностью породы. Сосна является светолюбивой и имеет стержневую корневую систему. Ель – теневыносливая с поверхностной корневой системой.

**Ключевые слова:** климат, температура воздуха, влагообеспеченность, интенсивность транспирации, сосна обыкновенная, ель сибирская, Республика Коми

**Благодарности:** Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках госзадания по теме НИР «Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России», № госрегистрации – 122040100031-8.

*Для цитирования:* Сенькина С.Н. Водообмен в хвойных фитоценозах под влиянием климатических изменений // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 3. С. 107–117. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-3-107-117>

Original article

## Water Exchange in Coniferous Phytocenoses under the Influence of Climate Change

*Svetlana N. Sen'kina, Candidate of Biology, Senior Research Scientist;*

*ResearcherID: P-9802-2015, ORCID: <https://orcid.org/0009-0008-0871-1399>*

*Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Kommunisticheskaya, 28, Syktyvkar, 167982, Russian Federation; [senkina@ib.komisc.ru](mailto:senkina@ib.komisc.ru)*

*Received on October 24, 2022 / Approved after reviewing on January 26, 2023 / Accepted on January 28, 2023*

**Abstract.** Woody vegetation and the atmosphere are closely related, which determines the relevance of studying this interaction within the framework of the problem of global climate change and the resilience of terrestrial ecosystems to external influences. For the research region, the Komi Republic, climate warming has been revealed, expressed in increased air temperature in the summer. The warmest year over the years of observation was 2013, when the average air temperature in the summer was 17.2 °C, while the long-term annual average norm was 14.6 °C. The growth and productivity of woody plants in a forest community depend on the amount of moisture in the soil. In the middle subzone of the taiga, moisture reserves are 60–200 mm, so woody plants do not lack it. In this regard, transpiration rates of Scots pine and Siberian spruce needles in different types of forest under fluctuating weather conditions has been studied. The results of the research have shown that at elevated air temperatures, low amounts of precipitation and favourable soil water supply, the transpiration rate in pine increases by 1.5 times, and in spruce by 3 times. This is probably due to the fact that the spruce stomata react especially quickly to changes in external conditions, which is determined by the increased sensitivity of the needles to moisture conditions.

It has been established that during the same period there is the closest relationship between the transpiration rate and the air temperature ( $r = 0.7–0.9$ ). In different types of forest, the transpiration rate in pine varies from 4 to 16 %, in spruce within 5 %. An assessment of changes in the pine and spruce needles transpiration rates in response to changing weather conditions has shown that this process is largely determined by the species membership. Pine is a light-demanding species with a taproot system. Spruce is a shade-tolerant species with a shallow root system.

**Keywords:** climate, air temperature, water availability, transpiration rate, Scots pine, Siberian spruce, the Komi Republic

**Acknowledgements:** The research was carried out at the Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences within the framework of the state assignment on the research topic “Zonal Patterns of the Dynamics of the Structure and Productivity of Primary and Anthropogenically Modified Phytocenoses of Forest and March Ecosystems of the European North-East of Russia” (state registration no. 122040100031-8).



**For citation:** Sen'kina S.N. Water Exchange in Coniferous Phytocenoses under the Influence of Climate Change. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2024, no. 3, pp. 107–117. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-3-107-117>

### *Введение*

Климат в мире неуклонно меняется, хотя глобальное потепление продолжает оставаться дискуссионной темой. По данным Росгидромета, климат в Российской Федерации теплеет сильнее, чем по всей планете. Ученые считают, что к концу XXI в. среднегодовая температура воздуха превысит 1,5 °С. Некоторые модели прогнозов изменения климата в отчете Межправительственной группы ООН за 2014 г. [18] предсказывают, что рост температуры превысит 2 °С. По данным Института космических исследований им. Годдара, 2001–2016 гг. были самыми теплыми на Земле за всю историю климатических наблюдений. На большей части нашей страны прослеживается тенденция к увеличению годовых сумм осадков со скоростью 2,2 % за 10 лет. Изменяющийся климат может способствовать более частому возникновению сложных ситуаций в лесах как в периоды их роста, так и в периоды покоя. В случае потепления климата в будущем изменения водообмена древесной растительности и значений водного баланса наиболее вероятны для превосходящей части таежной зоны, что может привести к изменению в структуре, функционировании и динамике растительных сообществ, повлиять на их продуктивность и устойчивость [20].

Устойчивость лесных сообществ Севера во многом определяется условиями окружающей среды. Водообмен растений зависит от почвенно-климатических особенностей, таких как водно-физические свойства почвы, количество осадков, температура и влажность воздуха, количество поступающей солнечной радиации [5]. Влага является фактором, играющим важную роль в жизни растений, детерминирующим способность поддерживать стабильный водный баланс, который имеет ключевое значение для их жизнедеятельности [16, 21, 22].

По степени значимости и информативности одним из главных показателей водообмена растений является транспирация как важнейшее звено в цепи обменных процессов, существенно влияющих на формирование древостоев таежной зоны [1, 4]. У древесных растений интенсивность транспирации зависит от многих факторов, как внешних (погодных), так и внутренних, связанных с биохимическими и физиологическими процессами, образующими единую систему функционирования растительного организма. Транспирация – сложный физиологический процесс, имеющий свои закономерности и особенности, которые определяются видоспецифичностью разных пород деревьев. Как отмечают А.З. Швиденко и др. [17], каждая древесная порода характеризуется своим адаптивным потенциалом, он может быть определен как ее способность реагировать на изменение внешней среды. Так, у теневыносливых пород (в их число входит и ель) при повышении облачности интенсивность транспирации снижается медленнее, чем у сосны – светолюбивой породы. Ель, имея поверхностную корневую систему, способна активно использовать влагу из верхних слоев почвы, водообмен у этой породы замедлен, интенсивность транспирации почти в 2 раза ниже, чем у сосны.

Чтобы проследить, как изменяется интенсивность отдачи воды хвоей таких древесных пород, как ель сибирская и сосна обыкновенная, которые преобладают

в фитоценозах средней тайги в изучаемом регионе – Республике Коми, в зависимости от метеоусловий, были выбраны 2 показательных погодных фактора, характеризующих изменение климата региона, – температура воздуха и осадки.

Изучение водообмена важно для оценки адаптационной способности растений в меняющихся климатических условиях. Это свидетельствует об актуальности нашего исследования.

Цель – рассмотрение динамики транспирации хвой сосны и ели в зависимости от изменений метеорологических факторов.

Задачей исследования является анализ водного обмена, интенсивности транспирации хвой сосны обыкновенной и ели сибирской в разные годы.

#### *Объекты и методы исследования*

Наблюдение за водным режимом сосны обыкновенной и ели сибирской проводилось на территориях Чернамского (62° с. ш. 50°20' в. д.) и Ляльского (62° с. ш. 50°40' в. д.) лесных стационаров Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, расположенных соответственно в 40 и 80 км к северу от г. Сыктывкара в подзоне средней тайги. Чернамский лесной стационар находится на юго-востоке Усть-Вымского района, Ляльский лесоэкологический стационар – на территории Княжпогостского района Республики Коми. Таксационная характеристика древостоев представлена в табл. 1.

Измерения проводили в 3 летних месяца – июнь, июль, август, в полуденные часы – с 9 до 15 ч в 1981–1984, 1994, 1995, 2002–2004, 2008, 2010, 2012 и 2013 гг. В основу климатических характеристик положены средние многолетние данные метеостанции Усть-Вымь, расположенной на 30–40 км северозападнее Чернамского и на 10–20 км юго-западнее Ляльского стационаров. По данным метеостанции, почти 1/2 годовых осадков (332 из 693 мм) выпадает в течение мая–сентября. Их количество превышает суммарное испарение (442 мм), что создает положительный баланс влаги на землях изучаемых объектов (коэффициент увлажнения равен 1,6), среднегодовая температура воздуха в средней тайге составляет от –1,3 до +0,4 °С. Летом территория Республики получает достаточно большое количество суммарной солнечной радиации, средняя влажность воздуха равна 55–75 %.

В соответствии с программой и методикой биогеоэкологических исследований [10], в эколого-физиологическом плане наблюдениями достаточно охватить 3–5 деревьев. Измерения выбранных деревьев проводились непосредственно в их кроне на специально построенных вышках с площадками на разной высоте.

С 1981 по 2004 гг. в основу измерений интенсивности транспирации положен метод быстрого взвешивания [6]. С 2008 по 2013 гг. запись показаний интенсивности транспирации производилась на интактной хвое 2-го года жизни в средней части кроны с помощью электронного газоанализатора Li-Cor 6400 (США). Информация фиксировалась прибором автоматически через каждые 5 мин. Для того чтобы данные, полученные разными методами, были сравнимы между собой, проведен параллельный замер интенсивности транспирации обоими методами с переводом расчетного коэффициента с миллимолей на квадратный метр в секунду в миллиграммы на грамм сырой массы хвой в час.

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов [9], а также компьютерных программ Microsoft Office Excel и Statistica.

Таблица 1

Таксационная характеристика исследованных древостоев  
The taxation characteristics of the studied stands

Тип леса	Состав древостоя	Возраст, лет	Количество деревьев, шт./га	Класс бонитета	Полнота	Средние для ствола		Тип почвы
						диаметр, см	высота, м	
<i>Чернамский стационар</i>								
Сосново-еловый черничный	8С2Б+Е (1-й ярус)	60	3070	III	0,95	16	15	Мощный иллювиально-гумусовый железистый подзол [3]
	6Е2С2Б (2-й ярус)	70		IV		18	9	
Сосняк черничный	9С1Б	60	1730	III	0,82	14	16	Мощный иллювиально-гумусовый песчаный подзол [3]
<i>Ляльский стационар</i>								
Ельник черничный	9Е1Б+С ед. Пх	100–200	625	V	0,83	20–40	16–22	Торфянисто-подзолисто-глеевая, супесчаная [8]
Сосняк сфагновый	10Сед. Б	50–60	700	III	0,70	24	16	Торфянисто-подзолисто-глеевая [2]

*Результаты исследования и их обсуждение*

По данным метеостанции Усть-Вымь, в 1981 г. температура воздуха в летние месяцы составила в среднем 16,5 °С, осадков было 84 мм, т. е. температура оказалась выше нормы на 1,9 °С, а осадков выпало на 20 % больше нормы. 1982 г. характеризовался как более прохладный с количеством осадков больше среднесноголетней нормы. В 1983 г. температура воздуха наблюдалась в пределах нормы, а осадки превышали ее. В 1984 г. температура воздуха не выходила за нормативные значения, а осадки превысили среднесноголетнюю норму на 35 %. В 1994 г. отмечены температура, близкая к норме, и пониженное количество осадков. В 1995 г. летний период был прохладным с осадками выше нормы. 2002 г. – прохладный, с небольшим количеством осадков. 2003 г. – теплый, с осадками ниже нормы на 9 %. 2004 г. – также теплый, осадков меньше нормы на 13 %. 2008 г. оказался теплым, осадков выпало на 12 % меньше нормы. В 2010 г. температура воздуха превысила среднесноголетнюю норму на 9,6 °С, а количество осадков было на 21 % меньше среднесноголетнего значения. 2012 г. – теплый, но очень дождливый: осадков зафиксировано в 2 раза больше, чем обычно. Самым теплым оказался 2013 г., когда средняя температура воздуха в летний период составила 17,2 °С при норме 14,6 °С, а осадков выпало на 43 % меньше нормы (табл. 2, 3).

Таблица 2

**Среднемесячная температура воздуха (°С)  
для региона исследования за летние месяцы в разные годы  
The average monthly air temperature (°C) for the study region  
during the summer months in different years**

Год	Июнь	Июль	Август
1981	16,3 (+2,6)	18,3 (+2,0)	15,0 (+1,3)
1982	9,8 (-3,9)	17,4 (+1,1)	12,8 (-0,9)
1983	12,4 (-1,3)	17,8 (+1,5)	12,8 (-0,9)
1984	13,8 (+0,1)	17,5 (+1,2)	11,7 (-2,0)
1994	14,3 (+0,6)	15,2 (-1,1)	12,9 (-0,8)
1995	10,0 (-3,7)	16,0 (-0,3)	14,5 (+0,8)
2002	12,7 (-1,0)	17,6 (+1,3)	9,6 (-4,1)
2003	10,8 (+2,9)	18,4 (+2,1)	17,1 (+3,4)
2004	12,5 (-1,2)	19,9 (+3,6)	13,4 (-0,3)
2008	14,3 (+0,6)	18,5 (+2,2)	13,3 (-0,4)
2010	13,3 (-0,4)	19,8 (+3,5)	14,9 (+1,2)
2012	15,1 (+1,4)	17,2 (+0,9)	13,9 (+0,2)
2013	16,7 (+3,0)	19,2 (+2,9)	15,8 (+2,1)
Среднемесячная норма*	13,7	16,3	13,7

Примечание: \*Согласно [13]. В скобках приведено отклонение от среднесноголетней нормы.

Таблица 3

**Количество осадков (мм) для региона исследования  
за летние месяцы в разные годы**  
**The precipitation amount (mm) for the study region during the summer months  
in different years**

Год	Июнь	Июль	Август	Сумма осадков
1981	83 (119)	57 (80)	111 (161)	251
1982	101 (144)	81 (114)	38 (55)	220
1983	72 (103)	102 (144)	54 (78)	228
1984	54 (77)	172 (242)	54 (78)	280
1994	131 (187)	19 (27)	22 (32)	172
1995	42 (60)	79 (111)	101 (146)	222
2002	43 (61)	16 (23)	71 (103)	130
2003	101 (144)	34 (48)	54 (78)	189
2004	71 (101)	21 (30)	89 (129)	181
2008	45 (64)	42 (59)	144 (209)	231
2010	111 (159)	12 (17)	41 (59)	264
2012	155 (221)	165 (232)	75 (109)	395
2013	36 (72)	33 (46)	48 (70)	117
Среднемесячная норма*	70	71	69	207

Примечание: \*Согласно [14]. В скобках обозначена доля (%) от среднегодовой нормы.

По данным табл. 2, в большинстве случаев средняя температура летних месяцев превышает норму, особенно в июле. В средней подзоне тайги наблюдается достаточная обеспеченность почв влагой, ее запасы в верхнем слое составляют 60–200 мм, поэтому древесные растения не испытывают в ней недостатка [3]. В летние месяцы в разные годы средняя сумма осадков составила в июне 80 мм, в июле – 64 мм, в августе – 69 мм, т. е. осадков в июне было на 14 % больше среднегодовой нормы, в июле – на 10 % меньше, в августе их количество было в пределах среднегодовой нормы.

В разных типах леса интенсивность транспирации у сосны составляет от 4 до 16 %, у ели она лежит в пределах 5 % (табл. 4). Ранее было установлено, что хвоя сосны использует на этот процесс в час до 33 % содержащейся в ней влаги, в то время как ель – только 16 % [11].

Для оценки влияния температуры воздуха на интенсивность транспирации был проведен анализ корреляционных связей. Для этого отобраны годы, когда преобладала погода с температурой выше среднегодовой нормы, но с повышенным количеством осадков – тепло, дождливо; прохладная, но с дождями – холодно, дождливо; а также погода с сочетаниями «тепло, сухо»; «холодно, сухо» (табл. 5). Корреляционные зависимости между интенсивностью транспирации и температурой воздуха в разные по погодным условиям годы показали, что связь является тесной в теплые и сухие годы. При других сочетаниях погодных факторов значения корреляции между этими показателями варьируют от 0,2 до 0,5. В литературе встречается и противоположное мнение, что лесным растениям присуще усиление транспирации во влажные и холодные годы [7, 12].

Таблица 4

**Интенсивность транспирации сосны и ели в регионе исследования  
в разные по погодным условиям годы  
The transpiration rates of pine and spruce in the study region  
in years with different weather conditions**

Тип леса	Год	Интенсивность транспирации, мг/(г·ч)
<i>Сосна</i>		
Сосново-еловый черничный	1981	242,0±25,7
	1982	168,0±17,0
	1983	193,6±11,7
	1984	193,6±13,3
Сосняк черничный	1982	163,0±14,4
	1983	187,1±9,4
	1984	153,5±11,2
Сосняк сфагновый	2010	192,2±23,1
<i>Среднее</i>		186,6±15,7
<i>Ель</i>		
Сосново-еловый черничный	1981	98,4±8,2
	1982	124,1±14,9
	1983	86,7±5,1
	1984	83,3±9,0
Ельник черничный	1994	76,0±6,3
	1995	74,1±8,8
	2002	92,3±5,2
	2003	87,6±5,2
	2004	135,4±21,0
	2008	174,5±19,5
	2012	52,6±6,0
2013	137,1±22,8	
<i>Среднее</i>		101,8±11,0

При высокой температуре воздуха интенсивность транспирации древесных растений возрастает, что связано с нарушением водного баланса, которое, в свою очередь, приводит к изменениям некоторых физиологических процессов. Вследствие недостатка влаги происходит сбой нормального обмена веществ, из-за этого у растений может высыхать и осыпаться хвоя. По нашим данным, повышение температуры воздуха в теплые и сухие годы от 16 до 29 °С увеличивает интенсивность транспирации сосны со 182,2 до 304,1 мг/(г·ч), т. е. более чем в 1,5 раза.



Таблица 5

**Корреляционные коэффициенты интенсивности транспирации  
с температурой воздуха для региона исследования**  
**The correlation coefficients of transpiration rates with air temperatures  
for the study region**

Сочетание температуры и осадков	Годы	Коэффициент корреляции ± ошибка	
		Сосна	Ель
Тепло, дождливо	1981, 1994, 2003, 2012	0,4±0,2	0,2±0,05
Холодно, дождливо	1982	0,4±0,1	0,4±0,2
Тепло, сухо	1983, 2002, 2004, 2008, 2010, 2013	0,7±0,1	0,9±0,1
Холодно, сухо	1984, 1995	0,5±0,2	0,4±0,1

У ели в этих же условиях при повышении температуры от 14 до 28 °С интенсивность транспирации меняется с 88,6 до 298 мг/(г·ч), т. е. растет примерно в 3 раза. Известно, что устьица у данного вида особенно быстро реагируют на изменения внешних условий, что определяется повышенной чувствительностью хвои к условиям влагообеспеченности [15, 19].

*Выводы*

1. Установлено, что тесная положительная зависимость между интенсивностью транспирации хвои сосны и ели и температурой воздуха проявляется в годы с повышенной температурой и малым количеством осадков. При других сочетаниях погодных условий корреляционная зависимость между этими показателями слабая.

2. При повышенной температуре воздуха и малом количестве осадков интенсивность транспирации сосны увеличивается более чем в 1,5 раза.

3. У ели интенсивность транспирации растет примерно в 3 раза. Это связано, вероятно, с особенно быстрой реакцией устьиц ели на изменение внешних условий из-за повышенной чувствительности хвои к условиям влагообеспеченности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. *Абрашко В.И.* Водный режим сообществ еловых лесов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1998. 46 с.

*Abrazhko V.I.* *Water Regime in Spruce Forest Communities: Doc. Biol. Sci. Diss. Abs.* St. Petersburg, 1998. 46 p. (In Russ.).

2. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. 278 с.

*Bioproduction Process in Forest Ecosystems of the North.* Eds.-in-chief K.S. Bobkova, E.P. Galenko. St. Petersburg, Nauka Publ., 2001. 278 p. (In Russ.).

3. *Бобкова К.С.* Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 156 с.

*Bobkova K.S.* *Biological Productivity of Coniferous Forests of the European North-East.* Leningrad, Nauka Publ., 1987. 156 p. (In Russ.).

4. Веретенников А.В. Физиология растений. 2-е изд., перераб. Воронеж: ВГЛТА, 2002. 272 с.

Veretennikov A.V. *Plant Physiology*: 2nd ed., revised. Voronezh, Voronezh State Forest Engineering Academy Publ., 2002. 272 p. (In Russ.).

5. Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями / отв. ред. Н.С. Петин. Казань: Казан. ун-т, 1978. 392 с.

*Water Regime of Plants in Connection with Different Environmental Conditions*. Ed.-in-chief N.S. Petinov. Kazan, Kazan University Publ., 1978. 392 p. (In Russ.).

6. Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботан. журн. 1950. Т. 35, № 2. С. 171–185.

Ivanov L.A., Silina A.A., Tselniker Yu.L. On the Rapid Weighing Method for Determining Transpiration in Natural Conditions. *Botanichesky zhurnal*, 1950, vol. 35, no. 2, pp. 171–185. (In Russ.).

7. Козлова Л.Н. Расход воды на транспирацию лесными фитоценозами Красноярско-Ачинской лесостепи // Средообразующая роль лесных экосистем Сибири: сб. ст. / АН СССР. Сиб. отд-ние. Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева; отв. ред. В.В. Протопопов. Красноярск, 1982. С. 46–58.

Kozlova L.N. Water Consumption for Transpiration by Forest Phytocenoses of the Krasnoyarsk-Achinsk Forest-Steppe. *The Environment-Forming Role of Forest Ecosystems in Siberia*: Collected Works. USSR Academy of Sciences, Sib. Department, Institute of Forest and Wood named after. V.N. Sukachev. Ed.-in-chief V.V. Protopopov. Krasnoyarsk, 1982, pp. 46–58. (In Russ.).

8. Коренные еловые леса Севера: Биоразнообразие, структура, функции / отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 338 с.

*Indigenous Spruce Forests of the North: Biodiversity, Structure, Functions*. Eds.-in-chief K.S. Bobkova, E.P. Galenko. St. Petersburg, Nauka Publ., 2006. 338 p. (In Russ.).

9. Лакин Г.Ф. Биометрия. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.

Lakin G.F. *Biometrics*: 3rd ed., revised and enlarged. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1980. 293 p. (In Russ.).

10. Программа и методика биогеоценологических исследований / под ред. акад. В.Н. Сукачёва и д-ра биол. наук Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1966. 334 с.

*Program and Methodology of Biogeocenological Research*. Ed. by acad. V.N. Sukachev and doc. of biol. N.V. Dylis. Moscow, Nauka Publ., 1966. 334 p. (In Russ.).

11. Сенькина С.Н. Водный режим сосны и ели в фитоценозах Севера. Екатеринбург: УрО РАН, 2013. 104 с.

Sen'kina S.N. *Water Regime of Pine and Spruce in Phytocenoses of the North*. Ekaterinburg, Ural Branch of the RAS, 2013. 104 p. (In Russ.).

12. Силина А.А. О транспирации древесных пород Теллермановского лесничества // Физиология растений. 1955. Т. 2, № 4. С. 364–372.

Silina A.A. On the Transpiration of Tree Species of the Tellerman Forestry. *Fiziologiya rasteniy*, 1955, vol. 2, no. 4, pp. 364–372. (In Russ.).

13. Справочник по климату СССР. Вып. 1. Архангельская и Вологодская области, Карельская и Коми АССР. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 380 с.

*The USSR Climate Guide. Iss. 1: the Arkhangelsk and Vologda Regions, the Karelian and Komi ASSRs. Part 2: Air and Soil Temperatures*. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1965. 380 p. (In Russ.).

14. Справочник по климату СССР. Вып. 1. Архангельская и Вологодская области и Коми АССР. Ч. 4. Влажность воздуха, осадки, снежный покров. Л.: Гидрометеиздат, 1968. 342 с.

*The USSR Climate Guide. Iss. 1: the Arkhangelsk and Vologda Regions, the Karelian and Komi ASSRs. Part 4: Air Humidity, Precipitation, Snow Cover.* Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1968. 342 p. (In Russ.).

15. Факторы регуляции экосистем еловых лесов / под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 318 с.

*The Factors Regulating Spruce Forest Ecosystems.* Ed. by V.G. Karpov. Leningrad, Nauka Publ. (Leningrad Department), 1983. 318 p. (In Russ.).

16. Феклистов П.А., Гош Е.Ф. Динамика транспирации сосны и ее зависимость от внешних факторов // Проблемы экологии на Европейском Севере: сб. науч. тр. Архангельск, 1992. С. 52–54.

Feklistov P.A., Gosh E.F. Dynamics of Pine Transpiration and its Dependence on External Factors. *Environmental Problems in the European North: Collection of Scientific Papers.* Arkhangelsk, 1992, pp. 52–54. (In Russ.).

17. Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Кракхнер Ф., Онучин А.А. Переход к устойчивому управлению лесами России: теоретико-методические предпосылки // Сиб. лесн. журн. 2017. № 6. С. 3–25.

Shvidenko A.Z., Schepachenko D.G., Krahner F., Onuchin A.A. Transition to Sustainable Forest Management in Russia: Theoretical and Methodological Background. *Sibirskiy lesnoy zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*, 2017, no. 6, pp. 3–25. (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SJFS20170601>

18. *Climate Change: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Ed. by Core Writing Team, R.K. Pachauri, L.A. Meyer. Switzerland, Geneva, IPCC, 2014. 151 p.

19. Jones H.G. Stomatal Control of Photosynthesis and Transpiration. *Journal of Experimental Botany*, 1998, vol. 49, special issue, pp. 387–398. [https://doi.org/10.1093/jxb/49.Special\\_Issue.387](https://doi.org/10.1093/jxb/49.Special_Issue.387)

20. Varlagin A.V., Vygodskaya N.N., Kurbatova J.A. Influence of Extreme Soil Humidity Events on Transpiration, Evaporation and Carbon Balance of Boreal Forest in European Russia. *Climate Changes and Their Impact on Boreal and Temperate Forests (Ekaterinburg, June 5–7 2006): Abstracts.* Ekaterinburg, 2006, pp. 102–103.

21. Walter H. *Die Vegetation der Erde in Öko-Physiologischer Betrachtung. Band 1: Die Tropischen und Subtropischen Zonen = Vegetation of the Earth from an Eco-Physiological Perspective. Part 1: The Tropical and Subtropical Zones.* Jena, Gustav Fischer Verlag, 1964. 592 p. (In Germ.).

22. Walter H. *Die Vegetation der Erde in Öko-Physiologischer Betrachtung. Band 2: Die Gemäßigten und Arktischen Zonen = Vegetation of the Earth from an Eco-Physiological Perspective. Part 2: The Temperate and Arctic Zones.* Jena, Gustav Fischer Verlag, 1968. 1001 p. (In Germ.).

**Конфликт интересов:** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов

**Conflict of interest:** The author declares that there is no conflict of interest