

УДК 581.1:582.475:581.45

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.61

## ДИНАМИКА ВОДООБМЕНА ХВОИ СОСНЫ В РАЗНЫХ ПОДЗОНАХ ТАЙГИ

*С.Н. Сенькина, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.*

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, ул. Коммунистическая, д. 28, г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167610; e-mail: senkina@ib.komisc.ru

Одним из параметров, который управляет продукционным процессом и формированием древостоев таежной зоны, является влагообеспеченность. Комплексная оценка водообмена включает в себя ряд показателей, характеризующих содержание и дефицит влаги в хвое, а также интенсивность расхода воды посредством транспирации. Рассмотрены результаты наблюдений за водным режимом хвои деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в сфагновых сосняках средней и северной подзон тайги. Установлены закономерности временной организации процессов водного обмена, выявлены взаимосвязи с другими физиологическими процессами и факторами внешней среды. Исследования водного режима сосны на территории Республики Коми проводились ранее только в сосняках зеленомошной группы типов леса средней подзоны тайги. Целью данной работы было изучить и дать сравнительную характеристику водообмена заболоченных сосняков сфагновых. Исследования выполняли с 2008 г. по 2011 г. Показатели водного режима хвои сосны измеряли с помощью традиционных методов полевых экофизиологических исследований с применением газоанализатора Li-Cor 6400. В период, когда проводили суточные наблюдения (июль), процесс транспирации не прекращался в течение суток. В сосняке сфагновом в ночное время отмечается невысокая зависимость интенсивности транспирации от освещенности, в то время как в сосняке осоково-сфагновом (северная тайга) между данными параметрами есть тесная корреляция. Это связано с тем, что в северной тайге вегетационный период отстает примерно на 2 недели. В это время здесь наблюдаются «белые ночи», и сумма солнечной радиации в ночные часы превышает таковую в средней подзоне тайги почти в 2 раза. В течение суток в средней подзоне тайги разброс коэффициентов транспирации (отношение интенсивности транспирации к интенсивности фотосинтеза) имеет более широкий диапазон, чем в северной, что свидетельствует о тесной зависимости этих процессов от внешних факторов в сосняке сфагновом (средняя тайга). Оводненность хвои в исследуемых сосняках близка к полной ее влагоемкости. Водный дефицит хвои в сосняках обоих типов находится в пределах 16...18 %. В целом фотосинтетический аппарат сосны обыкновенной в заболоченных сосновых фитоценозах характеризуется стабильным содержанием влаги и небольшим водным дефицитом. Изменения интенсивности транспирации и фотосинтеза в течение суток в них аналогичны.

*Ключевые слова:* Европейский Север, хвойные фитоценозы, хвоя сосны, интенсивность транспирации, экологические факторы.

Устойчивость лесных сообществ в условиях Севера во многом определяется динамикой физиологических процессов, которые протекают в древесных рас-

тениях и зависят от лесорастительных условий места произрастания. Никакой другой фактор не играет такой важной роли в жизни растений и формировании растительного покрова, как влага [25, 26]. Основные факторы внешней среды, влияющие на интенсивность водного обмена при достаточной почвенной влагообеспеченности, – активность солнечной радиации, температура и влажность воздуха [17, 21, 22]. По степени значимости и информативности одним из главных показателей водного обмена является транспирация, как важнейшее звено в цепи обменных процессов, играющих существенную роль в формировании древостоев таежной зоны [1, 8].

На Европейском Северо-Востоке сосновые леса занимают четвертую часть лесопокрытой площади и стоят на втором месте после ельников. В средней подзоне тайги сфагновые типы сосновых лесов составляют 26,3 %, в северной – 37,3 % [4, 5, 16].

Исследования водного режима сосны на территории Республики Коми проводились нами ранее только в сосняках зеленомошной группы типов леса средней подзоны тайги, развитых на автоморфных подзолистых почвах [24]. В связи с этим целью работы было исследовать и дать сравнительную характеристику водообмена заболоченных (сфагновых) сосняков средней и северной подзон тайги.

#### *Материалы и методы*

Исследования проводили на территории Ляльского (62°17' с.ш. и 50°40' в.д.) и Зеленоборского (64°30' с.ш. и 55°30' в.д.) стационаров Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Ляльский стационар находится на территории Княжпогостского района Республики Коми. И.В. Забоевой [11] здесь выделены подзолистые (занимают почти 80,0 %), болотно-подзолистые и торфяно-болотные типы почв. Гидротермические свойства почв обеспечивают активную жизнедеятельность корней в верхнем (60 см) слое. Влагозапасы теплого периода держатся в доступной форме [12]. Периодическое снижение влажности в верхней части органического горизонта почвы не оказывает отрицательного влияния на водный режим ввиду значительных запасов влаги в минеральной части почвы.

Вегетационный период в этом районе длится приблизительно 142 дня. В течение мая–сентября выпадает почти половина годовой нормы осадков (332 из 693 мм). Коэффициент увлажнения равен 1,6. Средняя месячная температура января составляет –15,2 °С, июля – +16,3 °С [4, 10].

Зеленоборский стационар расположен в южной части Печорского административного района Республики Коми, в подзоне северной тайги. Территория стационара входит в Ижмо-Печорский округ северотаежной подзоны глеево-подзолистых почв [3]. В условиях северной тайги почвы полностью оттаивают в первой-второй декадах июня, однако их прогревание происходит медленно. В сфагновых сосняках верхние слои почвы обычно большую часть вегетационного периода находятся в зоне затопления [5].

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоев								
Тип леса (подзона)	Состав древостоя	Возраст, лет	Количество деревьев, шт./га	Бонитет	Полнота	Средние		Тип почвы
						диаметр, см	высота, м	
Сосняк сфагновый (средняя)	10Сед.Б	50...60	700	III	0,7	24	16	Торфянисто-подзолисто-глеевая Торфяно-глеевая иллювиально-гумусово-железистая на песках, подстилаящая суглинками [9]
	9С1Е+Б	70	1933	V	0,8	11	10	
	С	40	87			10	10	

Вегетационный период длится приблизительно 121 дн. Количество осадков в среднем за год составляет 642 мм, из них 417 мм выпадает в теплый период (апрель–октябрь). Коэффициент увлажнения 2,4. Средняя температура января составляет  $-17,9^{\circ}\text{C}$ , июля –  $+14,6^{\circ}\text{C}$  [10].

Исследования проводили с 2008 г. по 2011 г. В качестве объектов исследования выступали деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающие в сфагновых типах леса средней и северной подзон тайги. Таксационная характеристика древостоев приведена в табл. 1. Травяно-кустарничковый ярус на изучаемом объекте в средней тайге представлен черникой, брусникой, осокой, единично встречаются морозка и хвощ. Моховой покров почти сплошь образован сфагновыми мхами, встречается также кукушкин лен (*Polytrichum commune* Hedw.). В северной тайге видовой состав травяно-кустарничкового яруса отличается большим разнообразием: черника, брусника, голубика, клюква, багульник, водяника, морозка, осока, кассандра. Из мхов преобладают сфагновые, встречаются также пятна плеурициума (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) и *Polytrichum commune* Hedw.

Измерение транспирации проводили с помощью газоанализатора Li-Cor 6400 на интактных побегах с хвоей второго года жизни из средней части кроны дерева. Этим же прибором фиксировали температуру и влажность воздуха, солнечную радиацию, устьичную проводимость и интенсивность фотосинтеза. Общее содержание воды в хвое определяли термовесовым методом, посредством высушивания ее в сушильном шкафу при температуре  $100...105^{\circ}\text{C}$  в течение 24 ч. Оводненность выражали в процентном отношении к общей сырой массе образца. Повторность опытов 2–3-кратная. Водный дефицит хвои определяли как разность между наибольшим содержанием воды после насыщения и реальным ее содержанием в хвое. Водный потенциал измеряли компенсационным методом [18] с помощью рефрактометра марки УРЛ. Устьичное сопротивление оценивали расчетным путем [23]. Полученные данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов [14], а также компьютерных программ MS OFFICE EXCEL и STATISTICA.

*Результаты и их обсуждение*

В течение суток наиболее высокие значения интенсивности транспирации хвой сосны в средней подзоне тайги выявлены в период с 14 до 18 ч., в северной тайге – с 13 до 16 ч. (42,7 и 35,1 ммоль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> соответственно). Ночью интенсивность процесса значительно снижалась и составляла соответственно 12 и 8 % от дневной. Транспирация находится в тесной зависимости от таких факторов внешней среды, как солнечная радиация, температура и влажность воздуха. На рис. 1 хорошо видно, что в течение суток кривые изменения транспирации следуют за кривыми изменения перечисленных факторов, причем они практически идентичны в сосняках сфагновом и осоково-сфагновом.

В условиях средней подзоны тайги в период с 19 до 10 ч., отмечается довольно тесная зависимость интенсивности транспирации от температуры воздуха, в дневное время суток – лишь заметная связь. В сосняке осоково-сфагновом достаточно тесная корреляция с температурой воздуха установлена с 6 до 22 ч., в ночные часы она ослабевает. Плотные корреляционные отношения интенсивности транспирации с освещенностью в обоих сосняках выявлены в утренние и вечерние часы. В сосняке сфагновом в ночное время отмечается невысокая зависимость интенсивности транспирации от освещенности, в то время как в сосняке осоково-сфагновом между интенсивностью транспирации и освещенностью есть тесная корреляция. Это можно объяснить тем, что в северной тайге вегетационный период отстает примерно на 2 недели, в это время здесь наблюдаются «белые ночи», и сумма солнечной радиации в ночные часы превышает таковую в средней подзоне тайги почти в 2 раза. Наибольшая связь между интенсивностью транспирации и дефицитом водяного пара в воздухе (влажность воздуха) отмечается в вечерние и ночные часы (табл. 2). В целом за все годы наблюдений в северной и средней подзонах тайги нами выявлены тесные связи с освещенностью (коэффициент корреляции  $R = +0,9 \pm 0,1$  и  $+0,8 \pm 0,1$ ) и температурой воздуха ( $R = +0,9 \pm 0,1$  и  $+0,7 \pm 0,2$ ). Зависимость интенсивности транспирации от влажности воздуха – средняя, причем в северной тайге она сильнее в 2 раза ( $R = +0,3 \pm 0,2$  и  $+0,6 \pm 0,2$ ), несмотря на то, что влажность воздуха в обоих сосняках в период наблюдений держалась на одном и том же уровне (56...73 %). Видимо, особое значение в суточном ходе транспирации играет как совокупное действие метеофакторов, так и внутренняя регуляция этого процесса самим растением.

Таблица 2

**Корреляция между интенсивностью транспирации и метеофакторами  
в течение суток**

Время суток	Температура воздуха	Влажность воздуха	Освещенность
6...10 ч. (утро)	1,0±0,001 / 0,7±0,3	0,1±0,4 / -0,5±0,3	0,9±0,1 / 0,9±0,1
11...18 ч. (день)	0,5±0,3 / 0,8±0,1	-0,2±0,3 / -0,6±0,2	0,5±0,3 / 0,4±0,3
19...22 ч. (вечер)	0,9±0,1 / 1,0±0,001	-0,8±0,2 / -1,0±0,02	0,9±0,1 / 1,0±0,01
23...5 ч. (ночь)	1,0±0,3 / 0,5±0,3	-0,8±0,2 / 0,8±0,2	-0,1±0,4 / 1,0±0,01

Примечание. В числителе приведены данные для сосняка сфагнового, в знаменателе – для осоково-сфагнового.

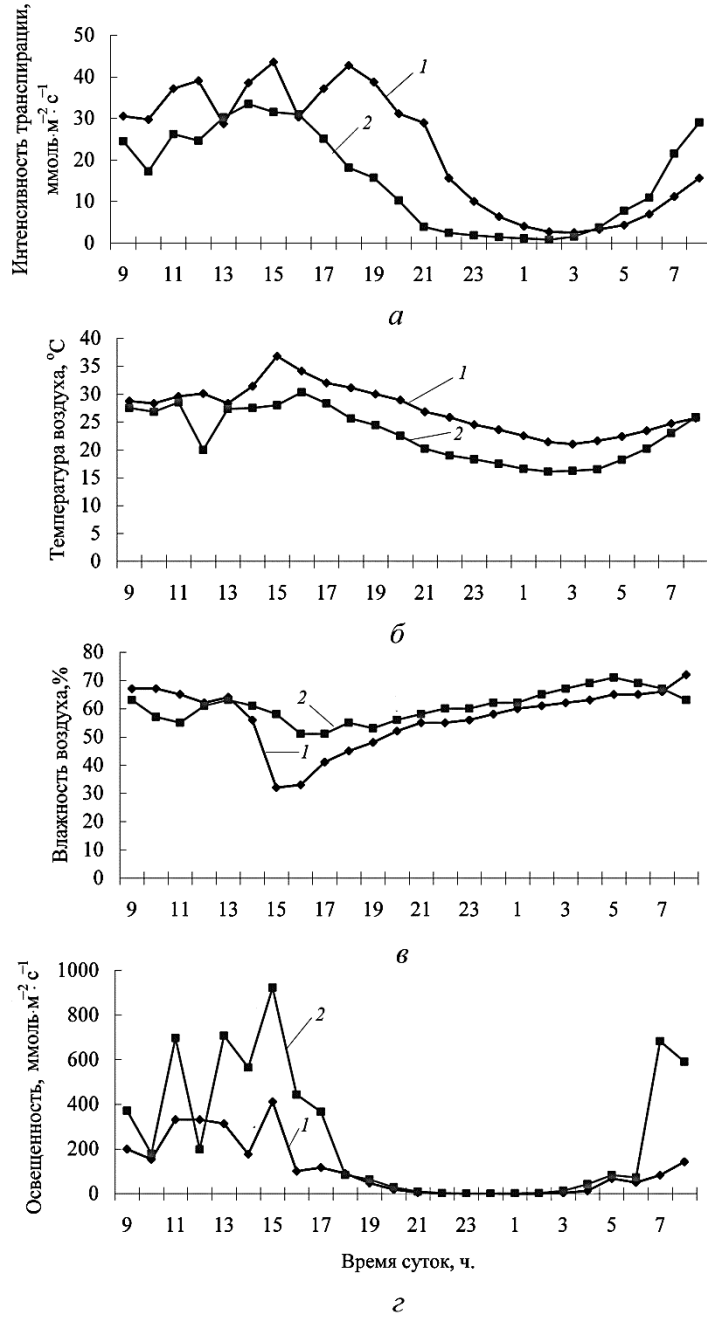


Рис. 1. Суточный ход интенсивности транспирации хвои сосны и основных метеофакторов: а – интенсивность транспирации; б – температура; в – влажность воздуха; г – освещенность; 1 – сосняк сфагновый; 2 – сосняк осоково-сфагновый

В растительных организмах для обеспечения оптимального функционирования физиологической системы создаются специфические механизмы, которые поддерживают их работу несмотря на изменение внешних условий [2]. Так, интенсивность транспирации во многом регулируется движением устьиц. Регуляция происходит на уровне целого растения. Результаты одновременного наблюдения за ходом транспирации, фотосинтеза, устьичной проводимости и устьичного сопротивления в течение суток показаны на рис. 2.

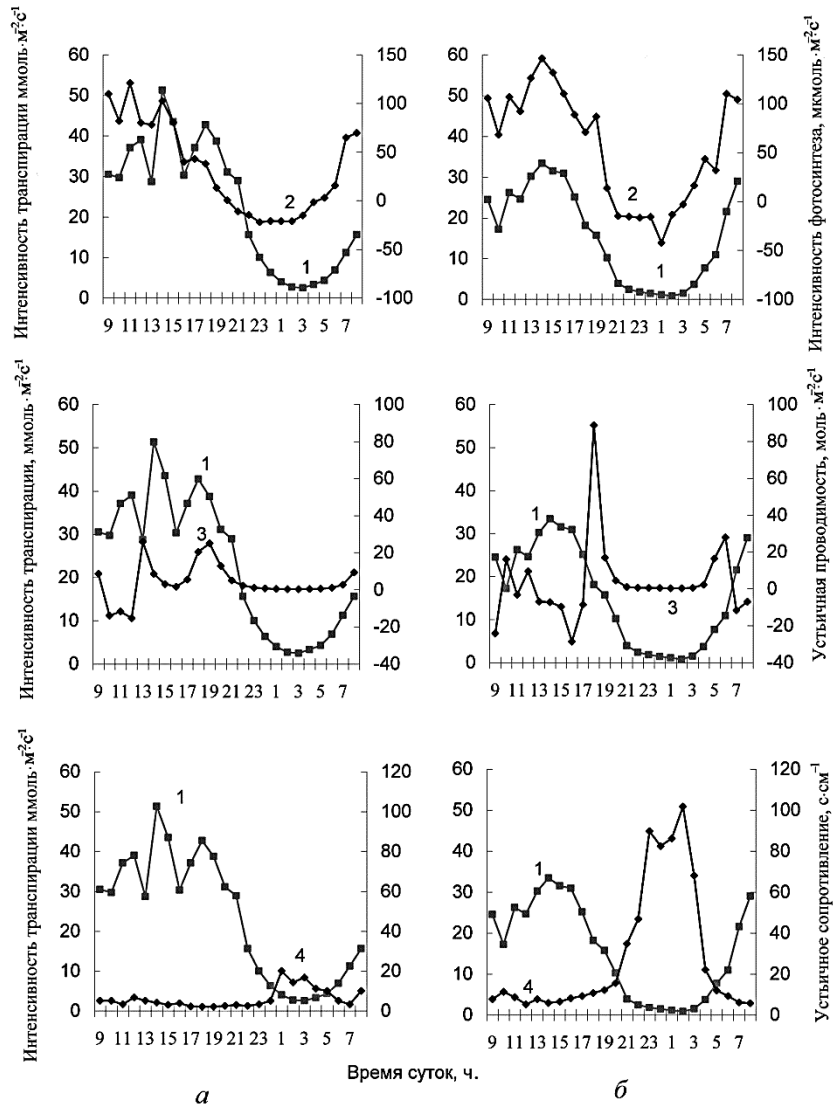


Рис. 2. Суточный ход интенсивности транспирации хвои сосны (1), интенсивности фотосинтеза (2), устьичной проводимости (3) и устьичного сопротивления (4): а – сосняк сфагновый; б – сосняк осоково-сфагновый

Фотосинтез и транспирация – взаимосвязанные процессы, зависящие от диффузионного сопротивления листа. Любой фактор внешней среды, ускоряющий газообмен листа, одновременно ускоряет и транспирацию. Обычно взаимосвязь фотосинтеза и транспирации выражают через коэффициент транспирации, т. е. отношение интенсивности транспирации к интенсивности фотосинтеза [11, 15]. Подсчитанные коэффициенты транспирации в двух типах сосняков показывают, что в течение суток в средней подзоне тайги разброс коэффициентов имеет более широкий диапазон (0,1...3,0), чем в северной (0,03...0,9). Это свидетельствует о более тесной зависимости данных процессов от внешних факторов в сосняке сфагновом. Устьичное сопротивление является практически единственной характеристикой, объясняющей механизм биологической регуляции переноса водяного пара от растения в атмосферу. Основным фактор, влияющий на устьичное сопротивление, – степень открытости устьичных отверстий, которая контролируется в значительной мере интенсивностью света и водным потенциалом листьев, в меньшей – влажностью воздуха и концентрацией углекислого газа ( $\text{CO}_2$ ) [6, 13]. Как видно из рис. 2, в сосняке сфагновом с 9 до 22 ч. наблюдается многовершинный характер интенсивности транспирации, кривая фотосинтеза имеет более сглаженный характер. Устьичная проводимость в этот период времени варьирует от 1,6 до 25,9 моль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>, причем с 10 до 12 ч. значения были отрицательными, возможно, за счет повышенной влажности воздуха. Устьичное сопротивление колеблется от 1,5 до 6,7 с·см<sup>-1</sup>. В период с 23 до 8 ч. кривые транспирации и фотосинтеза плавные, без видимых пиков. Интенсивность транспирации снижается до 3 ч., затем увеличивается, не достигая нулевых значений. Интенсивность фотосинтеза с 21 до 4 ч. утра имеет отрицательные значения, возможно, в это время происходит процесс дыхания. Проводимость устьиц незначительная, она начинает увеличиваться к 8 ч. утра. Устьичное сопротивление также невелико, исключением является период с 1 до 4 ч. (11...20 с·см<sup>-1</sup>). В условиях северной тайги в сосняке осоково-сфагновом кривые интенсивности транспирации и фотосинтеза в течение суток идентичны. Процесс транспирации происходит круглосуточно, дыхание приходится на период с 21 до 3 ч. Устьичная проводимость с 7 до 17 ч. имеет отрицательные значения, однако интенсивность транспирации в это время выше, чем в то время, когда проводимость была положительной. С устьичным сопротивлением связь более выраженная: при маленьком сопротивлении интенсивность транспирации выше, с повышением устьичного сопротивления интенсивность транспирации снижается. В северной подзоне тайги коэффициенты корреляции транспирации хвой сосны составили: с фотосинтезом –  $R = +0,8 \pm 0,2$ , с устьичной проводимостью –  $R = -0,3 \pm 0,3$ , с устьичным сопротивлением –  $R = -0,8 \pm 0,2$ , в средней подзоне – соответственно  $+0,7 \pm 0,1$ ;  $+0,3 \pm 0,2$ ;  $-0,6 \pm 0,2$ .

Недостаток влаги в растении изменяет характер многих протекающих в нем физиологических процессов. Оводненность хвой второго года жизни в сосняке сфагновом колеблется от 47 до 58 %, в сосняке осоково-сфагновом – от 52 до 54 %, при этом влагоемкость хвой в обоих сосняках примерно одинакова и составляет порядка 57 %.

Таким образом, средняя оводненность хвои в исследуемых сосняках близка к полной ее влагоемкости. Значения водного дефицита хвои, который отражает количество свободной воды, расходуемой на транспирацию, в сосняках обоих типов находится в пределах 16...18 %. Для сравнения, в зеленомошном сосняке черничном средней подзоны тайги оводненность хвои второго года жизни составляет 50...55 %, водный дефицит – 15...20 %. Было установлено, что коэффициенты корреляции между оводненностью и интенсивностью транспирации, температурой и влажностью воздуха низкие и составляют от  $+0,1 \pm 0,01$  до  $+0,5 \pm 0,1$ , т. е. связь между ними умеренная. Водный дефицит характеризуется более существенной зависимостью от перечисленных выше факторов:  $R$  варьирует от  $+0,2 \pm 0,1$  до  $+0,8 \pm 0,2$ .

Градиенты водного потенциала создают движущую силу во всей системе почва–растение–атмосфера. Как показали проведенные исследования, водный потенциал хвои второго года жизни сосны в сосняке сфагновом колеблется от  $-1,6$  до  $-1,8$  МПа, в сосняке осоково-сфагновом – от  $-1,8$  до  $-2,2$  МПа. Нужно отметить, что в зеленомошных сосняках значения этого показателя в средней тайге изменяются в тех же пределах, что и в сосняках сфагновых [20]. Для сравнения, в условиях Карелии водный потенциал хвои сосны составляет  $-0,7...-1,6$  МПа [19]. В таежной зоне водный потенциал хвои может варьировать от  $-1,5$  до  $-3,5$  МПа [7]. Ранее нами также было установлено, что между водным потенциалом и влажностью воздуха существует тесная обратная зависимость ( $R = -0,8 \pm 0,2$ ). С интенсивностью транспирации коэффициент корреляции положительный ( $R = +0,6 \pm 0,2$ ), что указывает на заметную связь между этими показателями.

#### Выводы

1. В течение суток период с наиболее интенсивной транспирацией в сосняке сфагновом (средняя подзона тайги) длится в течение 4 ч, в сосняке осоково-сфагновом (северная подзона тайги) он на 1 ч короче.
2. Максимальное значение интенсивности транспирации в средней подзоне тайги в 1,2 раза выше по сравнению с северной.
3. В обоих сосняках выявлены тесные связи интенсивности транспирации с температурой воздуха (0,7; 0,9) и освещенностью (0,8; 0,9).
4. В исследуемых сосняках процесс отдачи воды не прекращается круглосуточно и характеризуется высокими коэффициентами корреляции с фотосинтезом (0,7; 0,8) и устьичным сопротивлением ( $-0,6$ ;  $-0,8$ ).
5. Оводненность хвои в обоих типах сосняков имеет средние значения (53 %), которые близки к полной ее влагоемкости.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абрашко В.И.* Водный режим сообществ еловых лесов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1998. 46 с.
2. *Баевский Р.М., Геллер Е.С.* О роли колебательных процессов в механизмах адаптации биологических систем // Метеорологические вопросы биоклиматики. М.: Наука, 1974. С. 162–166.



3. *Беляев С.В., Верхоланцева Л.А., Попов В.А., Рубцов Д.М., Чебыкина Н.В.* Почвенно-географическое районирование Коми АССР // Изв. Коми филиала ВГО. 1960. Вып. 1. С. 21–35.
4. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. К.С. Бобковой, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. 280 с.
5. *Бобкова К.С.* Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
6. *Варлагин А.В., Выгодская Н.Н.* Влияние эколого-морфологических факторов на устьичное сопротивление ели европейской // Лесоведение. 1993. № 3. С. 48–60.
7. *Веретенников А.В.* Физиология растений с основами биохимии. Воронеж: ВГУ, 1987. 255 с.
8. *Веретенников А.В.* Физиология растений. Воронеж: ВГЛТА, 2002. 272 с.
9. *Верхоланцева Л.А., Бобкова К.С.* Влияние почвенных условий на корневые системы древесных пород в еловых насаждениях подзоны северной тайги // Науч. докл. 1972. Вып. 6. 54 с.
10. *Галенко Э.П.* Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 128 с.
11. *Забоева И.В.* Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1975. 344 с.
12. *Забоева И.В.* Почвенно-экологические условия еловых сообществ // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 112–131.
13. *Крамер П., Козловский Т.* Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 458 с.
14. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
15. *Леопольд А.* Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968. 496 с.
16. Леса Республики Коми / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. 332 с.
17. *Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.* Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-ть, 1974. 121 с.
18. *Максимов Н.А., Петин Н.С.* Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра // Докл. АН СССР. 1948. Т. 62, № 4. С. 537–540.
19. *Сазонова Т.А., Придача В.Б.,* Жизнедеятельность хвойных растений в условиях Северо-Запада России // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в.: материалы Всерос. конф. Петрозаводск: Изд-во Карел. НЦ, 2008. С. 102–104.
20. *Сенькина С.Н.* Водный режим сосны и ели в фитоценозах Севера. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2013. 102 с.
21. *Феклистов П.А., Гош Е.Ф.* Динамика транспирации сосны и ее зависимость от внешних факторов // Проблемы экологии на Европейском Севере: сб. науч. тр. Архангельск: Изд-во АГТУ, 1992. С. 52–54.
22. *Хашес Ц.М.* К физиологии дневного ритма транспирации древесных растений // Экология. 1971. № 6. С. 52–54.
23. *Цельникер Ю.Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 125 с.
24. Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов Европейского Северо-Востока / Под ред. К.С. Бобковой. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 1993. 174 с.
25. *Walter H.* Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Die tropischen und subtropischen Zonen. Jena: VEB Gustav Fischer, 1964. Band 1. 592 S.

26. Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Die gemäßigten und arktischen Zonen. Jena: VEB Gustav Fischer, 1968. Band 11. 1001 S.

Поступила 10.11.16

UDC 581.1:582.475:581.45

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.61

### **Dynamics of Water Exchange of Pine Needles in Different Taiga Subzones**

*S.N. Sen'kina, Candidate of Biological Sciences, Senior Research Officer*

Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167610, Russian Federation; e-mail: senkina@ib.komisc.ru.

One of the parameters controlling the production process and the formation of the taiga zone stands is the moisture content. The integrated assessment of water exchange includes a number of indicators describing the content and limited needles water, and the water flow rate by transpiration. The results of observations of water regime of Scots pine needles (*Pinus sylvestris* L.) growing in sphagnum pine forests of the middle and northern taiga subzone are presented in the article. The regularities of the temporal organization of the processes of water exchange, the relationship with the other physiological processes and environmental factors are identified. The study of the water regime of pine on the territory of the Republic of Komi previously was carried out only in the pine forests of the *Piceetum hylocomiosum* forest type groups of the middle taiga subzone. The work objective was to investigate and give a comparative description of water exchange of waterlogged sphagnum pine forests. The research was conducted from 2008 to 2011. The measurements of the water regime of pine needles were carried out by conventional methods of ecophysiological field studies using a gas analyzer Li-Cor 6400. In the period of daily observations (July), the process of transpiration did not stop during a day. We registered a low dependence of the intensity of transpiration on a shade density in a sphagnum pine forest at night, and a close correlation in a sedge-sphagnum pine forest (northern taiga) between these parameters. This is due to the fact that the vegetation period in the northern taiga is behind by about two weeks. At this time there is a period of “white nights”, and the amount of solar radiation at night exceeds than that in the middle taiga subzone of almost twice. During the day the variation of transpiration coefficients (the ratio of transpiration rate to the rate of photosynthesis) in the middle taiga subzone has a wider range than in the North. This indicates a stronger dependence of these processes from external factors in the sphagnum pine forests (middle taiga). Needles water content in the investigated pine stands is close to its maximum water-holding capacity. Needles water deficit in the pine forests of both types is in the range of 16...18 %. In general, the photosynthetic apparatus of Scots pine in the waterlogged pine plant communities is characterized by stable moisture content and low water deficit. Changes in the intensity of transpiration and photosynthesis during the day have the same character.

*Keywords:* European North, coniferous plant community, pine needles, transpiration rate, environmental factors.

REFERENCES

1. Abrazhko V.I. *Vodnyy rezhim soobshchestv elovykh lesov*: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk [Water Regime of Spruce Forest Communities: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs.]. St. Petersburg, 1998. 46 p.
2. Baevskiy R.M., Geller E.S. O roli kolebatel'nykh protsessov v mekhanizmax adaptatsii biologicheskikh sistem [On the Role of Oscillatory Processes in the Adaptation Mechanisms of Biological Systems]. *Meteorologicheskie voprosy biokibernetiki* [Meteorological Issues of Biocybernetics]. Moscow, 1974, pp. 162–166.
3. Belyaev S.V., Verkholtantseva L.A., Popov V.A., Rubtsov D.M., Chebykina N.V. Pochvenno-geograficheskoe rayonirovanie Komi ASSR [Soil and Geographical Regionalization of the Komi ASSR]. *Izvestiya Komi filiala VGO*, 1960, no. 1, pp. 21–35.
4. *Bioproduktsionnyy protsess v lesnykh ekosistemakh Severa* [Biological and Production Process in the Forest Ecosystems of the North]. Ed. by K.S. Bobkova, E.P. Galenko. St. Petersburg, 2001. 280 p.
5. Bobkova K.S. *Biologicheskaya produktivnost' khvoynykh lesov Evropeyskogo Severo-Vostoka* [Biological Productivity of Coniferous Forests of the European North-East]. Leningrad, 1987. 156 p.
6. Varlagin A.V., Vygodskaya N.N. Vliyanie ekologo-morfologicheskikh faktorov na ust'ichnoe soprotivlenie eli evropeyskoy [Influence of Ecological and Morphological Factors on the Stomatal Resistance of Norway Spruce]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1993, no. 3, pp. 48–60.
7. Veretennikov A.V. *Fiziologiya rasteniy s osnovami biokhimii* [Plant Physiology with the Fundamentals of Biochemistry]. Voronezh, 1987. 255 p.
8. Veretennikov A.V. *Fiziologiya rasteniy* [Plant Physiology]. Voronezh, 2002. 272 p.
9. Verkholtantseva L.A., Bobkova K.S. Vliyanie pochvennykh usloviy na kornevye sistemy drevesnykh porod v elovykh nasazhdeniyakh podzony severnoy taygi [Influence of Soil Conditions on Root Systems of Trees in Spruce Stands of the Northern Taiga Subzone]. *Nauch. dokl.* [Sci. Rep.], 1972, no. 6. 54 p.
10. Galenko E.P. *Fitoklimat i energeticheskie faktory produktivnosti khvoynogo lesa Evropeyskogo Severa* [Phytoclimate and Energy Factors of Productivity of Coniferous Forests of the European North]. Leningrad, 1983. 128 p.
11. Zaboeva I.V. *Pochvy i zemel'nye resursy Komi ASSR* [Soils and Land Resources of the Komi ASSR]. Syktyvkar, 1975. 344 p.
12. Zaboeva I.V. Pochvenno-ekologicheskie usloviya elovykh soobshchestv [Soil and Environmental Conditions of Spruce Communities]. *Bioproduktsionnyy protsess v lesnykh ekosistemakh Severa* [Biological and Production Process in the Forest Ecosystems of the North]. St. Petersburg, 2001, pp. 112–131.
13. Kramer P., Kozlovskiy T. *Fiziologiya drevesnykh rasteniy* [Physiology of Woody Plants]. Moscow, 1983. 458 p.
14. Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, 1980. 293 p.
15. Leopold A. *Rost i razvitie rasteniy* [The Growth and Development of Plants]. Moscow, 1968. 496 p.
16. *Lesy Respubliki Komi* [The Forests of the Republic of Komi]. Ed. by G.M. Kozubov, A.I. Taskaev. Moscow, 1999. 332 p.
17. Lir Kh., Pol'ster G., Fidler G. *Fiziologiya drevesnykh rasteniy* [Physiology of Woody Plants]. Moscow, 1974. 121 p.

18. Maksimov N.A., Petinov N.S. Opređenje sosushchey sily list'ev metodom kompensatsii s pomoshch'yu refraktometra [Determination of the Suction Force of the Leaves by the Compensation Method by a Refractometer]. *Dokl. AN SSSR* [Report of the USSR Academy of Sciences], 1948, vol. 62, no. 4, pp. 537–540.

19. Sazonova T.A., Pridacha V.B., Zhiznedeyatel'nost' khvoynykh rasteniy v usloviyakh Severo-Zapada Rossii [Vital Functions of Coniferous Plants in the North-West of Russia]. *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale 21 v. Materialy Vseros. Konf. Ch. 6* [Fundamental and Applied Problems of Botany at the Beginning of the 21st Century]. Proc. All-Rus. Conf. Part 6. Petrozavodsk, 2008, pp. 102–104.

20. Sen'kina S.N. *Vodnyy rezhim sosny i eli v fitotsenozakh Severa* [Water Regime of Pine and Spruce in the Plant Communities of the North]. Yekaterinburg, 2013. 102 p.

21. Feklistov P.A., Gosh E.F. Dinamika transpiratsii sosny i ee zavisimost' ot vneshnikh faktorov [The Dynamics of Transpiration of Pine and Its Dependence on External Factors]. *Problemy ekologii na Evropeyskom Severe* [Ecological Problems in the European North]. Arkhangelsk, 1992, pp. 52–54.

22. Khashes Ts.M. K fiziologii dnevnogo ritma transpiratsii drevesnykh rasteniy [By Physiology of the Diurnal Rhythm Transpiration of Woody Plants]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 1971, no. 6, pp. 52–54.

23. Tsel'niker Yu.L. *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rasteniy* [Physiological Basis of Woody Plants Shade Tolerance]. Moscow, 1978. 215 p.

24. *Ekologo-fiziologicheskie osnovy produktivnosti sosnovykh lesov Evropeyskogo Severo-Vostoka* [Ecological and Physiological Bases of Pine Forests Productivity of the European North-East]. Ed. by K.S. Bobkova. Syktyvkar, 1993. 174 p.

25. Walter H. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Die tropischen und subtropischen Zonen*. Jena, 1964. Band 1. 592 S.

26. Walter H. *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Die gemäßigten und arktischen Zonen*. Jena, 1968. Band 11. 1001 S.

Received on November 10, 2016

---