

Научная статья
УДК 630*1(581.5:581.8)
DOI: 10.37482/0536-1036-2024-4-92-105

Особенности роста и структуры древесины сосны на вырубке и под пологом древостоя в условиях Республики Карелии

В.Б. Придача, канд. биол. наук; *ResearcherID*: [C-7354-2013](https://orcid.org/0000-0002-4031-0690),

ORCID: [hhttps://orcid.org/0000-0002-4031-0690](https://orcid.org/0000-0002-4031-0690)

А.Н. Пеккоев[✉], канд. с.-х. наук; *ResearcherID*: [U-7771-2018](https://orcid.org/0000-0002-7881-1140),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7881-1140>

Я.А. Неронова, канд. с.-х. наук, мл. науч. сотр.;

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3703-0898>

Институт леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910; pridacha@krc.karelia.ru, pek-aleksei@list.ru[✉], neronovaya@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 08.08.22 / Одобрена после рецензирования 30.11.22 / Принята к печати 01.12.22

Аннотация. Оценена внутривидовая изменчивость анатомических и гидравлических характеристик ксилемы у подростка сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в ходе естественного возобновления на вырубке и под пологом среднетаежного черничного сосняка в условиях Европейского Севера (Республика Карелия). Выявлено влияние условий местообитания на формирование структурных элементов клеток древесины. На вырубке, в условиях более высоких освещенности, температуры воздуха и почвы, переход подростка сосны в категорию крупного с высотой более 1,5 м происходит в возрасте 6 лет, тогда как под пологом спелого древостоя подрост достигает данной категории не ранее 15 лет. При этом в 1-е десятилетие роста в условиях вырубки прирост сосны по диаметру в 4 раза превышает показатель у сосны под пологом спелого древостоя вследствие формирования большего числа рядов трахеид в ранней и поздней зонах. Кроме того, у подростка сосны на вырубке отмечены наибольшая потенциальная гидравлическая проводимость ксилемы и, напротив, наименьшие удельная плотность трахеид, базисная плотность древесины и содержание поздней древесины относительно подростка сосны под пологом древостоя. У подростка под пологом леса показано достоверное снижение структурно-функциональных характеристик древесины, за исключением толщины клеточных оболочек поздних трахеид. В межгодовой динамике более строгие линейные регрессионные зависимости показателей ранних и поздних трахеид отмечены у подростка сосны под пологом леса. Полученные результаты свидетельствуют о большем соответствии условий внешней среды на вырубке оптимуму для роста и формирования древесины молодых деревьев сосны относительно условий под пологом спелого черничного сосняка. Угнетение ростовой активности подростка под пологом возникает вследствие высокой внутривидовой конкуренции со стороны господствующего соснового древостоя за свет, влагу и почвенное питание.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, ксилема, ширина годичных колец, толщина клеточной стенки, диаметр люмена, плотность древесины, гидравлическая проводимость, условия внешней среды

Благодарности: Исследование осуществлялось за счет средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) при финансовой поддержке РФФИ (грант № 17-04-01087-а).

Для цитирования: Придача В.Б., Пеккоев А.Н., Неронова Я.А. Особенности роста и структуры древесины сосны на вырубке и под пологом древостоя в условиях Республики Карелии // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 4. С. 92–105. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-4-92-105>

Original article

Features of the Growth and Structure of Pine Wood in the Felling Area and Under the Canopy of a Tree Stand in the Conditions of the Republic of Karelia

Vladislava B. Pridacha, Candidate of Biology; ResearcherID: [C-7354-2013](https://orcid.org/0000-0002-4031-0690),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4031-0690>

Alexey N. Pekkoev[✉], Candidate of Agriculture; ResearcherID: [U-7771-2018](https://orcid.org/0000-0002-7881-1140),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7881-1140>

Yana A. Neronova, Candidate of Agriculture; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3703-0898>

Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the RAS, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910, Russian Federation; pridacha@krc.karelia.ru, pek-aleksei@list.ru[✉], neronovaya@krc.karelia.ru

Received on August 8, 2022 / Approved after reviewing on November 30, 2022 / Accepted on December 1, 2022

Abstract. The intraspecific variability of the anatomical and hydraulic characteristics of xylem in the undergrowth in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) has been assessed during natural regeneration in the felling areas and under the canopy of a middle taiga blueberry pine forest in the conditions of the European North (Republic of Karelia). The influence of habitat conditions on the formation of structural elements of wood cells has been revealed. In felling areas under conditions of higher illumination, air and soil temperatures, the transition of pine undergrowth to the category of large with a height of more than 1.5 m occurs at the age of 6 years, whereas under the canopy of a mature stand the undergrowth reaches this category no earlier than 15 years. At the same time, in the 1st decade of growth under felling conditions, the growth of pine in diameter has been 4 times higher than that of pine under the canopy of a mature stand due to the formation of a larger number of rows of tracheids in the early and late zones. In addition, the pine undergrowth in the felling area has the highest potential hydraulic conductivity of the xylem, and, on the contrary, the lowest specific density of tracheids, the basic wood density and late wood content relative to the pine undergrowth under the canopy of the stand. The latter exhibited a significant decrease in the structural and functional characteristics of wood, with the exception of the thickness of the cell membranes of late tracheids. In the interannual dynamics, more stringent linear regression dependencies between the indices of early and late tracheids have been observed in pine undergrowth under the forest canopy. The results obtained indicate a greater correspondence of the environmental conditions in the felling area to the optimum for the growth and formation of wood of young pine trees relative to the conditions under the canopy of a mature blueberry pine forest. Inhibition of the growth activity of undergrowth under the canopy occurs due to high intraspecific competition from the dominant pine stand for light, moisture and soil nutrition.

Keywords: Scots pine, xylem, annual ring width, cell wall thickness, lumen diameter, wood density, hydraulic conductivity, environmental conditions

Acknowledgements: The research was funded from the federal budget for the fulfillment of the state assignment of the Karelian Research Centre of the RAS (Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the RAS) with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (grant no. 17-04-01087-a).

For citation: Pridacha V.B., Pekkoiev A.N., Neronova Ya.A. Features of the Growth and Structure of Pine Wood in the Felling Area and Under the Canopy of a Tree Stand in the Conditions of the Republic of Karelia. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2024, no. 4, pp. 92–105. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-4-92-105>

Введение

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одной из главных лесообразующих пород в Российской Федерации. Лесные сообщества с преобладанием хвойных в Республике Карелии занимают 87,5 % площадей, покрытых лесом [4]. Распределение лесов по породному составу в республике неравномерное вследствие более высокой эксплуатации среднетаежных лесов, а также особенностей лесовосстановительных процессов и лесорастительных условий средне- и северо-таежной подзон республики.

Одним из основных факторов воздействия на лесные экосистемы на большей части таежных территорий является деятельность по заготовке древесины [15]. Экологические последствия антропогенного воздействия на лесной покров довольно широки. На вырубках меняются климатические условия среды и преобразуется структура элементов биоразнообразия [1], в частности, может происходить нежелательная смена ценных хвойных древостоев лиственными сообществами. Предотвратить эту негативную динамику способны эффективные традиционные меры содействия естественному возобновлению хвойных пород, а также создание лесных культур. Эти мероприятия обеспечивают повышение продуктивности и хозяйственной ценности формирующихся насаждений [15].

Высокая вариабельность направления динамических процессов, происходящих на вырубках под влиянием естественных факторов, делает их значимым опытным объектом для изучения реакции растений на изменение условий внешней среды [27]. Рост и развитие молодого поколения хвойных пород на вырубке и под пологом взрослого насаждения зависят от интенсивности освещения, обеспеченности почвы минеральными элементами, содержания углекислого газа в воздухе, температурно-влажностного режима приземного слоя почвы, особенностей формирования кроны, внутри- и межвидовой конкуренции [5, 15, 32]. Выживаемость растений, их рост и продуктивность также во многом обусловлены эффективностью функционирования клеток ксилемы [22]. Ксилема, являющаяся водопроводящей тканью у древесных пород, обеспечивает фотосинтетические и растущие ткани растений водой и растворенными в ней минеральными веществами [21, 28]. Ранее нами в естественных условиях произрастания были выявлены диапазоны колебаний показателей водного, углеродного и минерального обмена сосны обыкновенной [8–10, 13], характерных для условий достаточного освещения и увлажнения почвы. Кроме того, было установлено влияние температуры воздуха и интенсивности освещения на фотосинтез сосны в условиях дефицита воды в растении [12]. Изучение

ростовых процессов, макроструктуры и анатомического строения древесины в лесах бореальной зоны, испытывающих антропогенное воздействие, позволяет более глубоко понять физиологические процессы, происходящие у древесных растений в разных экологических условиях [5, 6, 25].

Цель данного исследования – оценка внутривидовой изменчивости анатомических и гидравлических характеристик ксилемы у подростка сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в ходе естественного лесовозобновления на вырубке и под пологом спелого черничного сосняка в условиях Карельского таежного района.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования и условия местопроизрастания древостоев. Исследование проводили в 2019 г. в Карельском таежном районе на постоянных пробных площадях (ПП), заложенных на сплошной вырубке 10-летней давности ($62^{\circ}10'28,1''$ с. ш. $33^{\circ}59'58,8''$ в. д.) и в 95-летнем черничном сосняке ($62^{\circ}10'10,8''$ с. ш. $34^{\circ}00'05,4''$ в. д.). Подробная характеристика ПП представлена нами ранее [27].

Объектом исследования стало молодое поколение сосны обыкновенной I класса возраста на вырубке и под пологом спелого сосняка (рис. 1). Почвы на участках относятся к альфегумусовым песчаным подзолам. Основная масса корней деревьев на ПП расположена в почвенном слое до 25 см.



a

б

Рис. 1. Подрост сосны обыкновенной на вырубке (*a*) и под пологом спелого черничного свежего сосняка (*б*)

Fig. 1. The Scots pine undergrowth in the felling area (*a*) and under the canopy of a mature blueberry pine forest (*б*)

В процессе рубки древостоя на участке были приняты меры содействия естественному возобновлению леса – минерализация поверхности почвы и оставление до 10 шт./га семенных деревьев сосны. Сформировавшийся на вырубке молодняк характеризуется доминированием сосны в составе (7СЗБ+Ос) и имеет густоту 5510 шт./га (табл. 1).

Таблица 1

**Таксационная характеристика подроста сосны на вырубке
и под пологом черничного сосняка**
**The inventory characteristics of pine undergrowth in the felling area
and under the canopy of a blueberry pine forest**

Местообитание	Средняя высота, м	Количество подроста сосны по крупности, тыс. шт./га			Густота*, тыс. шт./га
		Мелкий	Средний	Крупный	
Вырубка	2,3	0	1,20	4,55	5,51
Под пологом леса	1,4	0,27	1,23	0,59	1,71

*Для пересчета мелкого (высотой до 0,5 м) и среднего (0,6–1,5 м) подроста в крупный использовали общепринятые коэффициенты – 0,5, 0,8 соответственно.

В составе материнского полога спелого черничного сосняка преобладает сосна (9С1Б). Средняя высота деревьев и диаметр стволов на высоте 1,3 м составляют 27,5 м и 30,5 см для сосны и 20,5 м и 17,3 см для березы соответственно. Сосновый древостой имеет высокую производительность (I класс бонитета) при относительной полноте 0,6 и запасе древесины 304 м³/га. Сосновый подрост, сформировавшийся под пологом спелого древостоя, в основном объединяется в группы, располагающиеся в окнах в пологе материнского древостоя. Густота подроста составляет 1710 шт./га.

Показатели структуры древесины. Для определения показателей структуры ксилемы в конце августа 2019 г. на каждой ПП с 7 модельных деревьев на высоте 0,2 м заготавливали поперечные спилы древесины ствола. На спилах отмечали стороны света. Из каждого спила отбирали 2 образца, с северной и южной сторон, которые фиксировали в 70%-м растворе этилового спирта. С каждого образца на замораживающем микротоме Frigomobil 1205 (R. Jung, Германия) изготавливали тонкие поперечные срезы древесины, толщиной 15–20 мкм, с последующим окрашиванием 1%-м водным раствором сафранина. Для приготовления временных препаратов в качестве монтирующей среды использовали глицерин. Микрофотографии срезов получали на световом микроскопе AxioImager A1 (Carl Zeiss, Германия) с помощью камеры ADF PRO03 и программы для обработки фотоизображений ADF Image Capture (ADF Optics, Китай) при 10-кратном увеличении.

Анатомическое исследование древесины проводили согласно общепринятым методическим рекомендациям [18, 24]. Для исследования выбрали серию из 4 последовательных годовых колец, сформированных в период 2016–2019 г. На микрофотографиях с помощью программы ImageJ v. 1.50 (NIH, США) измеряли годичный прирост древесины, толщину клеточных стенок и радиальный диаметр люмена клеток ксилемы. Для ранней и поздней зоны прироста подсчитывали число рядов и количество трахеид на единицу площади. Установление показателей макро- и микроструктуры древесины проводили отдельно для северной и южной стороны ствола, затем данные объединяли для каждого дерева. Повторность измерения каждого из показателей составила 50 для 1 дерева. Базисную плотность образцов древесины устанавливали по методике О.И. Полубояринова путем определения выталкивающей силы [7].

Потенциальную гидравлическую проводимость рассчитывали согласно закону Хагена–Пуазейля [29]:

$$K_n = (\pi \rho_g / 128 \eta) N D_c^4,$$

где ρ_g – плотность воды при 20 °С, $\rho_g = 998,2$ кг/м³; η – вязкость воды при 20 °С, $\eta = 1,002 \cdot 10^{-3}$ Па·с; N – плотность трахеид на единицу площади ксилемы, шт./мм²; D_c – гидравлический диаметр трахеид, мкм.

Гидравлический диаметр рассчитывали как [31]

$$D_c = \left[(\sum d^4) / n \right]^{1/4},$$

где d – диаметр трахеиды, мкм; n – количество измеренных трахеид, шт.

Статистический анализ полученных данных проводили с использованием программы Statistica 10 (StatSoft Inc., США). Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$. Для оценки достоверности различий применяли критерий Тьюки.

Результаты исследования и их обсуждение

Меры содействия естественному лесовозобновлению при рубке древостоя оказали положительное влияние на появление подроста сосны последующей генерации. К концу 1-го десятилетия на вырубке сформировался сосново-березовый молодняк с участием сосны 70 %. Для травяно-злаковых вырубок Ленинградской области также получены данные, свидетельствующие о благоприятном воздействии оставления семенных деревьев в сочетании с частичной минерализацией почвы на накопление достаточного количества жизнеспособного подроста сосны, которого к концу 1-го десятилетия после сплошной рубки было 6,6–9,1 тыс. шт./га при средней высоте деревьев до 1,5 м [3]. Также в ряде работ отмечена перспективность мероприятий по минерализации почвы для получения необходимого нормативного числа подроста главных древесных пород при возобновлении участков леса, пройденных сплошными и выборочными рубками [11, 14, 17].

Общеизвестно, что рост по высоте и диаметру являются интегральными показателями интенсивности процессов жизнедеятельности растения, его приспособленности к условиям внешней среды. В ходе предыдущего исследования [27], выполненного на тех же объектах, нами были показаны существенные различия фитоценологических условий между вырубкой и ненарушенным сосняком, что отразилось, в частности, как в 1,5–2 раза меньшая обеспеченность органического горизонта нарушенных почв вырубки общими углеродом, азотом, калием, кальцием и магнием относительно почв сосняка. Микроклиматические условия вырубки в июле за анализируемый период (2016–2019 гг.) отличались более высокими среднедневными интенсивностью фотосинтетически активной радиации (в 5 раз), дефицитом упругости водяного пара (в 1,7 раза), температурами воздуха и почвы (в 1,2 раза) относительно ненарушенного сосняка (240 мкмоль/(м²·с), 1,3 кПа, 22,4 и 13,8 °С соответственно) и схожей влажностью почвы корнеобитаемого слоя на данных участках (10,3–10,5 %). Проведенный нами сравнительный анализ динамики радиального и апикального приростов ствола у подроста сосны в антропогенно трансформированной и естественной среде сосняка показал (рис. 2), что на вырубке, в условиях хорошей освещенности и более высоких температур воздуха и почвы, происходит более интенсивный

рост сосны в высоту, которая уже в 6-летнем возрасте перешла в категорию крупного подростка, достигнув высоты более 1,5 м. Подрост под пологом 95-летнего сосняка возможно было включить в данную категорию лишь в 15 лет. Диаметр стволиков подростка сосны на вырубке на высоте 0,2 м на момент исследования более чем в 2 раза превосходил данный показатель у подростка сосны под пологом материнского древостоя.

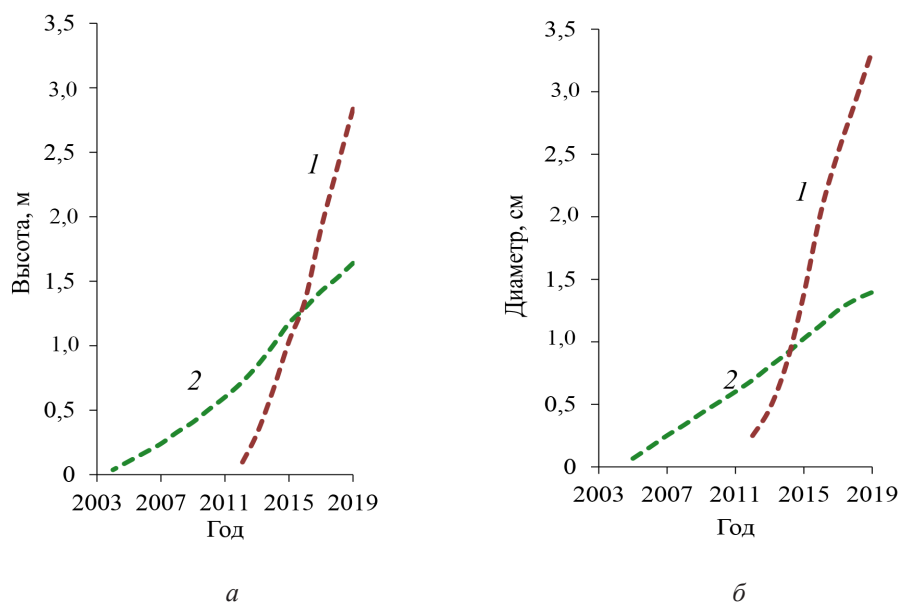


Рис. 2. Ход роста модельных деревьев сосны обыкновенной по высоте (а) и диаметру на высоте у шейки корня (0,2 м) (б) на 10-летней вырубке (1) и под пологом 95-летнего черничного сосняка (2)

Fig. 2. The growth course of sample Scots pine trees in height (a) and diameter at the height of the root collar (0.2 m) (б) in a 10-year-old felling area (1) and under the canopy of a 95-year-old blueberry pine forest (2)

Этот факт, очевидно, обусловлен высокой камбиальной активностью [31] вследствие достаточной обеспеченности дифференцирующихся клеток древесины фотоассимилятами, поступающими из физиологически активной части кроны, что хорошо согласуется с нашими данными о максимальных интенсивности фотосинтеза и транспирации, а также повышенной устьичной проводимости у подростка сосны на вырубке за анализируемый период [27]. При этом у подростка сосны под пологом леса отмечены меньшие устьичная проводимость, интенсивность фотосинтеза и транспирации – на 45, 25 и 39 % соответственно. Вероятно, угнетение ростовой активности подростка сосны под пологом леса в целом связано с более высокой внутривидовой конкуренцией за свет, почвенную влагу и питательные вещества со стороны господствующего полога соснового древостоя. Свидетельством этого также могут служить зафиксированные нами ранее [27] меньшие коэффициенты биологического поглощения азота, калия, кальция и магния в хвое подростка сосны под пологом леса относительно вырубки.

Сопоставление структурных характеристик древесины, сформировавшейся в 2016–2019 гг., у молодого поколения сосны, произрастающего на вырубке и

под пологом спелого сосняка, выявило значительное воздействие условий местообитания на камбиальную активность и формирование элементов ксилемы. Так, на вырубке у подростка сосны за исследуемый период ширина годичных колец была в 5 раз больше (табл. 2), чем у молодого соснового поколения под пологом леса. Кроме того, у сосны, растущей на освещенной открытой вырубке, число рядов трахеид ранней и поздней древесины было выше соответственно в 8 и 3 раза по сравнению с подростом сосны, сформировавшимся под пологом леса. Это послужило причиной увеличения ширины годичных колец у сосны в условиях антропогенно трансформированного фитоценоза. При этом уменьшение ширины годичного кольца у деревьев под пологом леса вследствие угнетения энергии прироста клеток ксилемы приводит, напротив, к повышению доли поздней древесины (43 %) относительно доли таковой на вырубке (33 %).

Таблица 2

Средние многолетние (\pm ошибка) за период наблюдений показатели ксилемы ствола подростка сосны на вырубке и под пологом черничного сосняка
The average long-term (\pm error) values of the xylem of pine undergrowth stem over the observation period in the felling area and under the canopy of a blueberry pine forest

Показатель	Вырубка	Полог леса
Ширина годичного слоя, мм	2,4 \pm 0,3	0,5 \pm 0,1
Число рядов ранних трахеид, шт.	45,8 \pm 1,5	5,9 \pm 0,2
Число рядов поздних трахеид, шт.	23,7 \pm 0,5	7,7 \pm 0,3
Доля поздней ксилемы, %	33 \pm 0,5	43 \pm 0,4
Базисная плотность древесины, кг/м ³	359 \pm 10,5	529 \pm 8,9
Потенциальная гидравлическая проводимость, кг/(м·МПа·с)	161,4 \pm 3,4	83,0 \pm 2,2

Примечание: Средние значения каждого признака на исследуемых ПП статистически достоверно различаются внутри вида.

Условная плотность древесины у подростка на вырубке была в 1,5 раза ниже в сравнении с подпологовым подростом, но в целом такое соотношение характерно для роста сосны в ювенильном периоде развития [2, 16]. Вместе с тем меньшие доля поздней древесины и плотность древесины у деревьев на вырубке обеспечивают им превосходящую гидравлическую эффективность ксилемы, свидетельством которой является в 2 раза более высокая потенциальная гидравлическая проводимость. Эти данные соответствуют ранее полученным нами сведениям о хороших интенсивности транспирации и устьичной проводимости у сосны на вырубке по сравнению с сосной под пологом материнского древостоя [27].

Эффективность водопроводящей функции древесины зависит как от длины проводящего элемента и диаметра его люмена, так и от количества и структурных особенностей пор, связывающих трахеиды [30, 33]. При большей длине проводящего элемента вода проходит через поры меньшее количество раз, что снижает общее гидравлическое сопротивление ксилемы [20]. Однако с увеличением диаметра проводящих элементов у хвойных и лиственных пород повышается риск эмболии [19, 23] – причины снижения конкурентоспособности деревьев с большими проводящими элементами во время заморозков

и продолжительных периодов водного дефицита. Древесина хвойных пород относительно лиственных имеет более универсальное строение, характеризующееся крупными тонкостенными трахеидами ранней древесины, выполняющими эффективный гидравлический транспорт, и более мелкими толстостенными трахеидами поздней древесины, определяющими в большей степени ее механическую прочность [22]. Есть предположение, что различия в размерах ранних и поздних трахеид обеспечивают хвойным видам адаптацию к различным условиям окружающей среды, особенно к заморозкам и засухе [34]. Важно отметить, что в районе проведения исследования в течение 4 вегетационных периодов (2016–2019 гг.) почвенных засух не наблюдалось. Условия увлажнения в эти отрезки времени отличались чередованием влажных (490 мм) и более засушливых периодов (250 мм). Относительно засушливые условия наблюдали в начале вегетационных периодов 2018 и 2019 гг. [27]. Температурный режим вегетационного периода 2016–2019 гг. отличался чередованием ($0,9 \leq \Delta T \leq 2,1$, ΔT – средняя температура, °C) более теплых (2016 и 2018 гг.) и холодных (2017 и 2019 гг.) сезонов.

Проведенный нами сравнительный анализ характеристик ранних и поздних трахеид ксилемы для 4 последовательных годовичных колец, сформированных в период 2016–2019 гг., выявил их схожие изменения (рис. 3, 4).

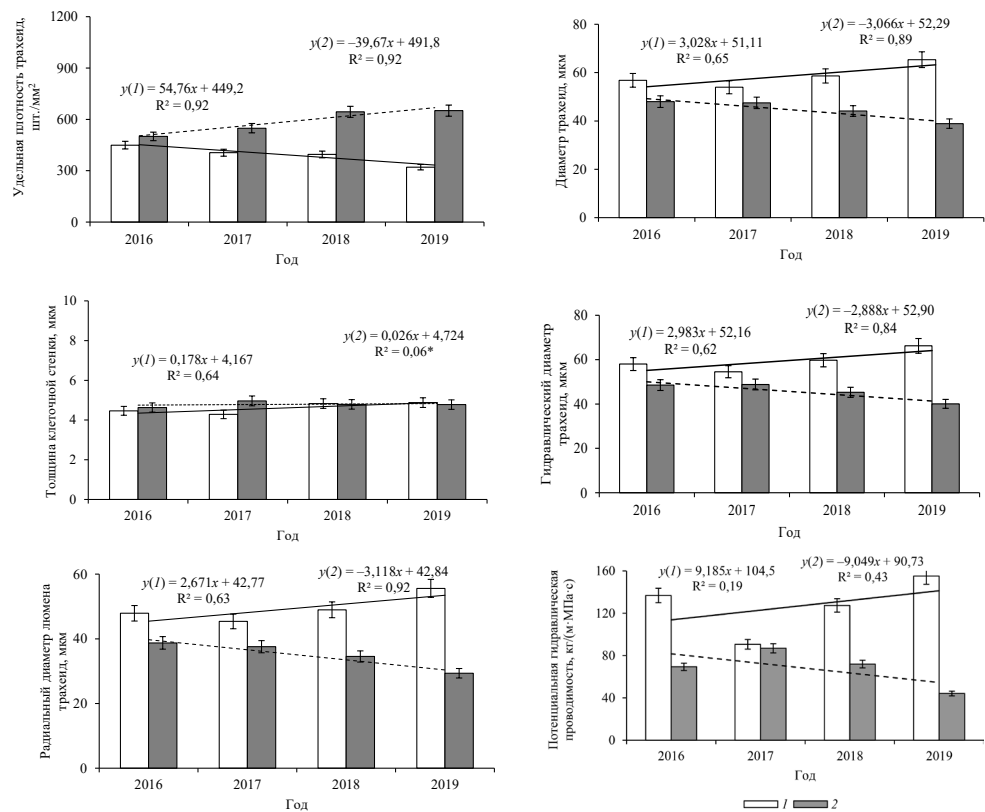


Рис. 3. Межгодовая изменчивость структурно-функциональных характеристик ранней древесины ствола модельных деревьев сосны на вырубке (1) и под пологом спелого черничного сосняка (2) (* – зависимость незначительна, $p > 0,05$)

Fig. 3. The interannual variability of the structural and functional characteristics of early wood of the stems of sample Scots pine trees in the felling area (1) and under the canopy of a mature blueberry pine forest (2) (* – the dependency is insignificant, $p > 0,05$)

Так, у сосны на вырубке выявлено существенное снижение плотности на единицу площади ксилемы как ранних ($R^2 = 0,92$, $p < 0,05$), так и поздних ($R^2 = 0,54$, $p < 0,05$) трахеид в серии годовичных колец за отмеченный 4-летний период. У молодого поколения сосны под пологом леса, напротив, установлено ощутимое увеличение плотности ранних ($R^2 = 0,92$, $p < 0,05$) и поздних ($R^2 = 0,94$, $p < 0,05$) трахеид. Однако в остальных случаях у подростка сосны под пологом сосняка как для ранних, так и для поздних клеток ксилемы отмечено снижение диаметра трахеид ($R^2 = 0,89-0,93$), диаметра люмена ($R^2 = 0,92-0,94$), гидравлического диаметра ($R^2 = 0,84-0,92$) и потенциальной гидравлической проводимости ($R^2 = 0,43-0,85$), при $p < 0,05$ для каждого значения. Факт снижения перечисленных показателей в зоне как ранней, так и поздней древесины у подростка сосны под пологом леса, вероятно, свидетельствует об угнетении ростовой активности в целом вследствие отмеченной ранее высокой внутривидовой конкуренции. При этом у деревьев сосны на вырубке, на фоне достоверного увеличения диаметров люмена и трахеид, гидравлического диаметра и потенциальной гидравлической проводимости в зоне ранних трахеид, происходит некоторое снижение отмеченных показателей в зоне поздней древесины, что свидетельствует об ожидаемом доминировании механической функции трахеид над водопроведением в зоне поздней древесины [22].

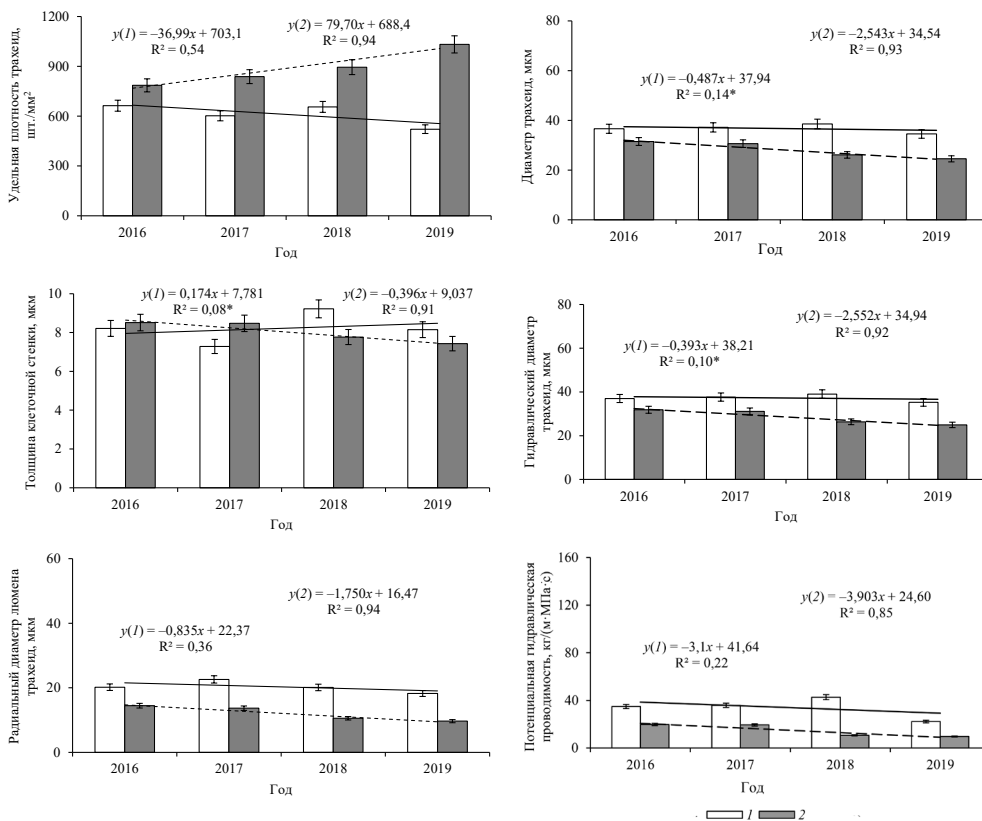


Рис. 4. Межгодовая изменчивость структурно-функциональных характеристик поздней древесины ствола молодого поколения сосны на вырубке (1) и под пологом спелого черничного сосняка (2) (* – зависимость не достоверна, $p > 0,05$)

Fig. 4. The interannual variability of the structural and functional characteristics of late wood of the stem of a young generation of pine in the felling area (1) and under the canopy of a mature blueberry pine forest (2) (* – the dependency is insignificant, $p > 0.05$)

В большинстве случаев в межгодовой динамике более строгие линейные регрессионные зависимости структурных характеристик для ранних и поздних трахеид отмечены у деревьев сосны под пологом леса относительно деревьев на вырубке. Исключение составила толщина клеточной стенки ранних трахеид ксилемы деревьев сосны под пологом леса, для которой не выявлено значимых изменений ($R^2 = 0,06$, $p > 0,05$).

Несмотря на полифункциональность древесины, ее основным назначением является снабжение тканей и органов дерева водой и растворенными в ней веществами [26]. Увеличение диаметра люмена ранних клеток ксилемы сосны на вырубке при интенсивной освещенности, очевидно, связано с активизацией процессов роста клеток растяжением [22, 32]. Более высокое по сравнению с условиями на вырубке количество клеток ксилемы на единицу площади древесины у сосны под пологом леса можно объяснить реакцией компенсаторного характера на снижение гидравлической проводимости древесины. Способность растений к регуляции числа и диаметров элементов ксилемы играет важную роль в адаптации организма к условиям произрастания. Более широкие структурные элементы ксилемы лучше выполняют водопроводящие функции, в то время как более мелкие трахеиды меньше подвержены эмболии [22, 34]. В целом увеличение гидравлической проводимости древесины ствола сосен на вырубке оказывает положительное влияние на $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмен хвои, что хорошо согласуется с ранее полученными нами данными [27]. Этот факт, очевидно, свидетельствует о большем соответствии условий внешней среды на вырубке оптимуму для роста и развития молодых деревьев сосны по сравнению с условиями под пологом спелого соснового древостоя.

Заключение

Результаты проведенного исследования показывают, что меры содействия естественному возобновлению леса посредством оставления семенных деревьев и частичной минерализации почвы в условиях зеленомошной группы типов леса в среднетаежных сосняках с лесоводственной точки зрения являются эффективным способом лесовозобновления на вырубках ценными хвойными породами. Уже к концу 1-го десятилетия происходит формирование покрытой лесом площади с преобладанием в составе молодняков соснового элемента леса, отличающегося активным ростом по высоте и диаметру. Анализ внутривидовой изменчивости анатомических и гидравлических характеристик ксилемы сосны в ходе естественного лесовосстановления на вырубке выявил высокую адаптацию исследуемых признаков к изменениям факторов внешней среды. Полученные значения структурно-функциональных характеристик древесины сосны обыкновенной могут быть применены как параметрические входные данные для имитационного математического моделирования продукционного процесса и водного цикла сосновых сообществ таежной зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ананьев В.А., Карпин В.А., Кравченко А.В., Курхинен Ю.П., Левина М.С., Литинская Н.Л., Мошиников С.А., Петров Н.В., Потахин С.Б., Предтеченская О.О., Преснухин Ю.В., Руоколайнен А.В., Сазонов С.В., Тимофеева В.В., Туонен А.В., Шорохова Е.В., Kerkelä L. Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части таежной зоны России / под ред. А.Н. Громцева. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 190 с.

Anan'yev V.A., Karpin V.A., Kravchenko A.V., Kurkhhin Yu.P., Levina M.S., Litinskaya N.L., Moshnikov S.A., Petrov N.V., Potakhin S.B., Predtechenskaya O.O., Presnukhin Yu.V., Ruokolainen A.V., Sazonov S.V., Timofeeva V.V., Tuyunen A.V., Shorokhova E.V., Kerkelä L. *Forest and Their Multipurpose Use in the North-West of the European Part of the Taiga Zone of Russia*. Ed. By A.N. Gromtsev. Petrozavodsk, Karelian Research Centre of the RAS Publ., 2015. 190 p. (In Russ.).

2. Бахшиева М.А., Чубинский А.Н. Анализ строения и свойств ювенильной древесины на качество пиломатериалов // Изв. СПбЛТА. 2016. Вып. 215. С. 202–214.

Bakhshieva M.A., Chubinsky A.N. Analysis of Juvenile Wood Structure and Properties Influence upon Lumber Quality. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*, 2016, iss. 215, pp. 202–214. (In Russ.). <https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.215.202-214>

3. Беляева Н.В., Нойкина А.М. Успешность естественного возобновления сосны на вырубках в зависимости от типа леса // Актуал. проблемы лесн. комплекса. 2008. № 21-3. С. 6–13.

Beliaeva N.V., Noikina A.M. The Success of Natural Regeneration of Pine in Cleared Areas Depending on the Forest Type. *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2008, no. 21-3, pp. 6–13. (In Russ.).

4. Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2020 г. / М-во природ. ресурсов и экологии Респ. Карелия. Ред. кол.: А.Н. Громцев (гл. ред.), О.Л. Кузнецов, А.Е. Курило, Е.В. Веденцова. Петрозаводск, 2021. 277 с.

State Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2020. Ministry of Natural Resources and Ecology of the Republic of Karelia. Ed. Board: A.N. Gromtsev (ed.-in-chief), O.L. Kuznetsov, A.E. Kurilo, E.V. Vedentsova. Petrozavodsk, 2021. 277 p. (In Russ.).

5. Мелехов В.И., Бабич Н.А., Корчагов С.А. Качество древесины сосны в культурах. Архангельск: АГТУ, 2003. 110 с.

Melekhov V.I., Babich N.A., Korchagov S.A. *Quality of Pine Wood in Crops*. Arkhangel'sk, ASTU Publ., 2003. 110 p. (In Russ.).

6. Неронова Я.А. Микроструктура древесины культур сосны различной исходной густоты на осушенной торфяной почве после применения удобрений и гербицидов // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020. № 4. С. 68–76.

Neronova Ya.A. Wood Microstructure of Pine Plantations with Different Initial Stocking Rate on Drained Peat Soil upon Fertilization and Herbicide Treatments. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2020, no. 4, pp. 68–76. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-4-68-76>

7. Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 160 с. Poluboyarinov O.I. *Wood Density*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1976. 160 p. (In Russ.).

8. Придача В.Б., Ольчев А.В., Сазонова Т.А., Тихова Г.П. Параметры CO₂/H₂O-обмена древесных растений как инструмент мониторинга и оценки состояния природной среды // Успехи соврем. естествознания. 2019. № 11. С. 25–30.

Pridacha V.B., Olchev A.V., Sazonova T.A., Tikhova G.P. Parameters of CO₂/H₂O-Exchange in Woody Plants as an Instrument to Monitor and Evaluate Environmental Conditions. *Uspekhi sovremenno ego estestvoznaniya = Advances in Current Natural Sciences*, 2019, no. 11, pp. 25–30. (In Russ.).

9. Придача В.Б., Сазонова Т.А. Возрастные изменения содержания и соотношения азота, фосфора и калия в органах *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (Pinaceae) // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 9. С. 1486–1496.

Pridacha V.B., Sazonova T.A. Age Changes and Ratio of Nitrogen, Phosphorus and Potassium Contents in the Organs of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (Pinaceae). *Botanicheskij Zhurnal*, 2004, vol. 89, no. 9, pp. 1486–1496. (In Russ.).

10. Придача В.Б., Тихова Г.П., Сазонова Т.А. Влияние абиотических факторов на водообмен хвойного и лиственного растений // Тр. КарНЦ РАН. 2018. № 12. С. 76–86.

Pridacha V.B., Tikhova G.P., Sazonova T.A. The Effect of Abiotic Factors on Water Exchange in Coniferous and Deciduous Plants. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* = Transactions of KarRC RAS, 2018, no. 12, pp. 76–86. (In Russ.). <https://doi.org/10.17076/eb878>

11. Рай С.А., Беляева Н.В., Наквасина Е.Н. Формирование древесного яруса и напочвенного покрова на вырубках с разной технологией лесовосстановления в Кировской области // Изв. СПбЛТА. 2020. Вып. 230. С. 36–53.

Rai S.A., Beliaeva N.V., Nakvasina E.N. The Initial Stages of Succession in Cutting Areas with Different Technologies for Reforestation in the Kirov Region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*, 2020, iss. 230, pp. 36–53. (In Russ.).

12. Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Влияние водного дефицита хвои сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения // Лесоведение. 2017. № 4. С. 311–318.

Sazonova T.A., Bolondinskij V.K., Pridacha V.B. The Effect of Water Deficit in Needles on Photosynthesis of the Scots Pine under Normal Soil Moistening. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2017, no. 4, pp. 311–318. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0024114817040076>

13. Сазонова Т.А., Придача В.Б. Содержание минеральных элементов в органах сосны и ели при варьировании почвенных условий // Лесоведение. 2005. № 5. С. 25–31.

Sazonova T.A., Pridacha V.B. Mineral Nutrient Contents in Pine and Spruce Organs under Different Soil Conditions. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2005, no. 5, pp. 25–31. (In Russ.).

14. Санников С.Н., Санников Д.С. Система рубок и возобновления сосновых лесов на эколого-генеогеографической основе // Сиб. лесн. журн. 2015. № 6. С. 3–16.

Sannikov S.N., Sannikov D.S. Felling-System and Regeneration of Pine Forests on Ecological-Genetic-Geographical Basis. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2015, no. 6, pp. 3–16. (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SJFS20150601>

15. Соколов А.И. Повышение ресурсного потенциала таежных лесов лесокультурным методом. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 178 с.

Sokolov A.I. *Increasing the Resource Potential of Taiga Forests Using the Silvicultural Method*. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2016. 178 p. (In Russ.).

16. Уголев В.Н. Древесиноведение с основами лесного товароведения. 4-е изд. М.: МГУЛ, 2001. 340 с.

Ugolev V.N. *Wood Science with the Basics of Forest Commodity Science*. 4th ed. Moscow, MSFU Publ., 2001. 340 p. (In Russ.).

17. Фетисова А.А., Грязькин А.В., Ковалев Н.В., Гуталь М. Оценка естественного возобновления хвойных пород на сплошных вырубках в условиях Рошинского лесничества // Изв. вузов. Лесн. журн. 2013. № 6. С. 9–18.

Fetisova A.A., Gryazkin A.V., Kovalev N.V., Gutal M. Assessment of Natural Conifer Regeneration in the Clear Cutting Area of the Roshchino Forestry. *Lesnoj Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2013, no. 6, pp. 9–18. (In Russ.).

18. Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: АН СССР, 1954. 337 с.

Yatsenko-Khmelevskiy A.A. *The Fundamentals and Methods of Wood Anatomical Examination*. Moscow, Leningrad, Academy of Sciences of the USSR Publ., 1954. 337 p. (In Russ.).

19. Bouche P.S., Larter M., Domec J.-C., Burlett R., Gasson P., Jansen S., Delzon S. A Broad Survey of Hydraulic and Mechanical Safety in the Xylem of Conifers. *Journal of Experimental Botany*, 2014, vol. 65, iss. 15, pp. 4419–4431. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru218>

20. Choat B., Cobb A.R., Jansen S. Structure and Function of Bordered Pits: New Discoveries and Impacts on Whole-Plant Hydraulic Function. *New Phytologist*, 2008, vol. 177, iss. 3, pp. 608–626. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02317.x>

21. Fonti P., Jansen S. Xylem Plasticity in Response to Climate. *New Phytologist*, 2012, vol. 195, iss. 4, pp. 734–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x>
22. *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Ed. by U.G. Hacke. Springer, Cham, 2015. 281 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
23. Hacke U.G., Spicer R., Schreiber S.G., Plavcová L. An Ecophysiological and Developmental Perspective on Variation in Vessel Diameter. *Plant Cell & Environment*, 2017, vol. 40, iss. 6, pp. 831–845. <https://doi.org/10.1111/pce.12777>
24. IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification. *IAWA Bulletin n.s.*, 1989, vol. 10(3), pp. 219–332.
25. Mörling T. Evaluation of Annual Ring Width and Ring Density Development Following Fertilisation and Thinning of Scots Pine. *Annals of Forest Science*, 2002, vol. 59, no. 1, pp. 29–40. <https://doi.org/10.1051/forest:2001003>
26. *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. Ed. by B.L. Gartner. San Diego, Academic Press, 1995. 440 p.
27. Pridacha V.B., Sazonova T.A., Novichonok E.V., Semin D.E., Tkachenko Yu.N., Pekkoev A.N., Timofeeva V.V., Bakhmet O.N., Olchev A.V. Clear-Cutting Impacts Nutrient, Carbon and Water Exchange Parameters in Woody Plants in an East Fennoscandian Pine Forest. *Plant and Soil*, 2021, vol. 466, pp. 317–336. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05058-w>
28. Steppe K., Sterck F., Deslauriers A. Diel Growth Dynamics in Tree Stems: Linking Anatomy and Ecophysiology. *Trends in Plant Science*, 2015, vol. 20, iss. 6, pp. 335–343. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.03.015>
29. Sterck F.J., Zweifel R., Sass-Klaassen U., Chowdhury Q. Persisting Soil Drought Reduces Leaf Specific Conductivity in Scots Pine (*Pinus sylvestris*) and Pubescent Oak (*Quercus pubescens*). *Tree Physiology*, 2008, vol. 28, iss. 4, pp. 529–536. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.4.529>
30. Sviderskaya I.V., Vaganov E.A., Fonti M.V., Fonti P. Isometric Scaling to Model Water Transport in Conifer Tree Rings across Time and Environments. *Journal of Experimental Botany*, 2021, vol. 72, iss. 7, pp. 2672–2685. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa595>
31. Tyree M.T., Zimmermann M.H. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. 2nd ed. Heidelberg, Springer Berlin, 2002. 284 p.
32. Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings. Images of Past and Future Environments*. Heidelberg, Springer-Verlag Berlin, 2006. 358 p. <https://doi.org/10.1007/3-540-31298-6>
33. Venturas M.D., Sperry J.S., Hacke U.G. Plant Xylem Hydraulics: What We Understand, Current Research, and Future Challenges. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2017, vol. 59, iss. 6, spec. iss.: Plant vascular biology (2), pp. 356–389. <https://doi.org/10.1111/jipb.12534>
34. Zheng J., Li Y., Morris H., Vandeloos F., Jansen S. Variation in Tracheid Dimensions of Conifer Xylem Reveals Evidence of Adaptation to Environmental Conditions. *Frontiers in Plant Science*, 2022, vol. 13, art. no. 774241. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.774241>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article