

УДК 630*161.032.3:630*17:582.475.4
DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.83

ВОДОУДЕРЖИВАЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ ХВОИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ В ЛЕСАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ СИБИРИ

*Н.А. Тихонова*¹, канд. биол. наук; *ResearcherID*: [R-4349-2019](#),
ORCID: [0000-0003-3922-5031](#)

*И.В. Тихонова*², канд. биол. наук; *Researcher ID*: [V-3735-2017](#),
ORCID: [0000-0001-6929-9491](#)

¹Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, д. 50/28, г. Красноярск, Россия, 660036; e-mail: ntihonova@ksc.krasn.ru

²Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН, ул. Жуковского, д. 100/1, а/я 45, г. Новосибирск, Россия, 630082; e-mail: selection@ksc.krasn.ru

Исследованы пределы индивидуальной изменчивости деревьев по водоудерживающей способности хвои в популяциях лесообразующих видов хвойных (сосны обыкновенной, сосны сибирской кедровой, ели сибирской, пихты сибирской), произрастающих в условиях горной, средней и северной тайги Средней и Восточной Сибири. Установлено, что из сравниваемых вечнозеленых видов сосна обыкновенная и сосна сибирская кедровая характеризуются наибольшей внутривидовой изменчивостью по скорости дегидратации хвои, ель сибирская и пихта сибирская – по влагоемкости хвои. При этом в выборках двух последних видов доля деревьев с низкой скоростью потери воды достаточно велика даже во влажных местообитаниях. У более устойчивых к засухе видов сосен меньшую часть выборки составляют деревья, быстро испаряющие влагу, с высокой влагоемкостью хвои, у ели сибирской и пихты сибирской – менее устойчивые к обезвоживанию деревья с низкой влагоемкостью хвои. Выявлены существенные различия между видами в смешанных насаждениях и между географическими популяциями видов по водоудерживающей способности хвои. Самые высокие значения этого показателя получены для сосны обыкновенной и ели сибирской из Якутии, а также для старовозрастных деревьев сосны сибирской кедровой с Западного Саяна. Подчеркивается необходимость сохранения старовозрастных насаждений и деревьев, особенно влаголюбивых темнохвойных видов в условиях меняющегося климата, отличающихся наибольшей засухоустойчивостью хвои. Полученные данные и корреляции между использованными признаками позволяют примерно оценить одну из составляющих засухоустойчивости таежных популяций хвойных видов и их внутривидовое разнообразие.

Для цитирования: Тихонова Н.А., Тихонова И.В. Водоудерживающая способность хвои в популяциях основных лесообразующих видов хвойных в лесах таежной зоны Сибири // Лесн. журн. 2019. № 5. С. 83–94. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.83

Финансирование: Работа выполнена в рамках бюджетного проекта ФГБНУ ЗСО ИЛ СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН (проект № 0346-2016-0301) при частичной финансовой поддержке РФФИ, правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда науки в рамках научного проекта № 18-44-240002.

Ключевые слова: лесообразующие виды хвойных, смешанные леса, засухоустойчивость, Сибирь.

Введение

В условиях Сибири периодические засухи (не только летние, но и весенние, вызванные сочетанием высоких температур воздуха в феврале-марте при замерзшей почве) являются одним из основных абиотических факторов, снижающих устойчивость лесов к разным повреждающим воздействиям, в том числе к вредителям и болезням. В условиях нестабильного климата [3, 12] оценка потенциальной устойчивости популяций видов к засухе особенно важна для многолетних хвойных древесных видов, широко распространенных и являющихся основными лесообразователями бореальных лесов, участвующих в регуляции климата, водного режима рек [9, 10, 13, 20]. Как известно, в последние десятилетия наблюдается повсеместное усыхание хвойных лесов бореальной зоны в разных природно-климатических условиях, причины которого не выяснены (от климатических изменений, снижения уровня грунтовых вод, загрязнений воздуха, распространения вредителей и болезней до естественных сукцессий) [8, 16, 19]. В большей степени, предположительно от засухи и загрязненности воздуха, пострадали темнохвойные леса [6, 12, 14, 15, 18], особенно пихтарники в связи с ослаблением деревьев и распространением новых видов вредителей [1]. Данное исследование необходимо для оценки способности древесных видов адаптироваться к засухе, установления популяционно-биологических и экологических факторов устойчивости видов к изменениям условий произрастания. Поскольку исследуемые темно- и светлохвойные виды существенно различаются по экологическим характеристикам, определенный интерес представляет сравнение индивидуальной изменчивости деревьев в популяциях разных видов по устойчивости к засухе, произрастающих совместно на одном экологическом фоне в смешанных хвойных насаждениях таежной зоны.

Цель данной работы – сравнение пределов изменчивости нескольких ценопопуляций видов хвойных (сосны обыкновенной, сосны сибирской кедровой, ели сибирской, пихты сибирской) по водоудерживающей способности хвои и оценка возможности их селекции по данному показателю.

Объекты и методы исследования

Исследования проводили в четырех местообитаниях: на юге Средней и Восточной Сибири – в горно-таежном поясе Западного (хр. Ергаки) и Восточного (хр. Тункинские гольцы) Саяна; на севере – в северной (г. Туруханск) и средней (р. Оросу, Якутия) тайге. Координаты и характеристики мест сбора образцов приведены в табл. 1.

Материал собирали в 2014–2016 гг. Выборки составляли 30...40 деревьев в каждой ценопопуляции, всего обследовано 353 дерева четырех хвойных видов. Выбирали деревья старше 60 лет (до 100...120 лет, на хр. Ергаки – до 420 лет). Состояние всех деревьев оценивалось как хорошее и удовлетворительное. У каждого дерева отбирали в конце августа по 20 хвоинок (пар хвоинок, пучков) с побегов 2-летнего возраста с южной стороны кроны, образцы взвешивали с точностью $\pm 0,001$ г. Хвою перевозили в холодильнике. В двух пунктах (хр. Ергаки и г. Якутск) с помощью возрастного бурава сверлили керны для определения точного возраста деревьев.

Таблица 1

Краткая характеристика пунктов сбора образцов

Пункт	Тип леса	Состав древостоя	Высота над ур. м.	Координаты
Туруханск, р. Байкалиха	Смешанный лиственнично-березово-елово-кедрово-сосновый бруснично-моховый	3С2Б2К2Е1Л ед. Ос, полнота 0.7, в подросте ель, пихта А = 80...120 лет	50	65° 32' 25" с. ш. 87° 36' 36" в. д.
хр. Тункинские гольцы, Восточный Саян	Смешанный осиново-березово-лиственнично-сосново-кедровый рододендроново-осочково-разнотравный	3К3С 2Л1Б1Ос ед. Е, полнота 0.9, в подросте сосна, ель, кедр А = 60...90 лет	970	51° 55' 24" с. ш. 102° 25' 47" в. д.
р. Оросу, г. Якутск	Смешанный лиственнично-елово-березовый кустарниковый мохово-разнотравный Сосняк мертвопокровный местами мохово-бруснично-разнотравный	5Б4Е1Л, полнота 1.0, в подросте ель А = 50...170 лет 10С, полнота 0.7, в подросте сосна А = 40...150 лет	90	61° 50' 13" с. ш. 129° 30' 57" в. д.
хр. Ергаки, Западный Саян	Смешанный елово-кедрово-пихтовый бруснично-чернично-зеленомошный	5П4К1Е, полнота 0.7, в подросте кедр, ель, пихта А = 50...350 лет	1200	52° 45' 55" с. ш. 93° 21' 02" в. д.

Примечание. А – возраст деревьев.

Для оценки засухоустойчивости деревьев использовали методику М.М. Котова с соавторами [5]. С этой целью определяли водоудерживающую способность хвои (ВУС) – один из основных физиологических показателей, характеризующих устойчивость растений к обезвоживанию. Критериями количественной оценки ВУС служили время потери 50 % воды (t_{50}), близкое к критическому обезвоживанию [5], и скорость потери 50 % воды за 1 ч (V_{50}) [7]. Для этого образцы хвои высушивали при температуре 25 °С и взвешивали два раза в день в течение первых 5 дней, в последующем – 1 раз в день до полного высыхания. Также определяли влагоемкость хвои (ВЛ) – количество воды, которую способна поглотить хвоя (в процентах от массы хвои). Для этого хвою взвешивали сначала после 24 ч замачивания, затем после полного высыхания. В предыдущем нашем исследовании, проведенном в лесостепных популяциях сосны обыкновенной [11], была показана прямая зависимость признака t_{50} от размеров (площади) поверхности хвои (коэффициент корреляции $r = 0,59-0,62$), сухой массы хвои ($r = 0,43-0,59$) и массы воды в хвое ($r = 0,52-0,64$). При этом дополнительно был использован относительный показатель, исключаящий влияние различий по массе хвои, $t_{50\text{вер}}$ – время потери 50 % влаги образца хвои массой 1 г. На межвидовом уровне различия между размерами хвои еще заметнее, поэтому для уточнения различий между

видами, выявленных по абсолютным значениям t_{50} , были предложены относительные признаки (V_{50} и $t_{50\text{вер}}$). Последний рассчитывали по следующей формуле:

$$t_{50\text{вер}} = \frac{m \cdot C_{\text{ср}}}{(100 - C) \cdot 2V_{50}},$$

где $m_{\text{ср}}$ – средняя масса хвои; C – влажность хвои.

Данные анализировали в программах Excel и Statistica [2] с использованием критериев χ^2 и t , а также корреляционного и регрессионного анализов.

Результаты исследования и их обсуждение

Необходимо отметить, что исследуемые местообитания охватывают большой диапазон условий произрастания хвойных видов и существенно различаются по тепло- и влагообеспеченности территорий. Относительно теплые и умеренно влажные условия складываются для ценопопуляций с хр. Тункинские гольцы, прохладные и избыточно увлажненные – с хр. Ергаки, холодные и сухие – из г. Якутск. Анализ изменчивости климатических данных с ближайших к местам сбора образцов метеостанций (расстояние – от 3 км до 37 км) показал, что среднегодовые (1960–2013 гг.) температуры хр. Тункинские гольцы (метеостанция Тунка) и Якутска различались на 9,3 °С, годовые суммы осадков по метеостанциям Якутск и Оленья Речка (хр. Ергаки) – на 1010 мм (рис. 1).

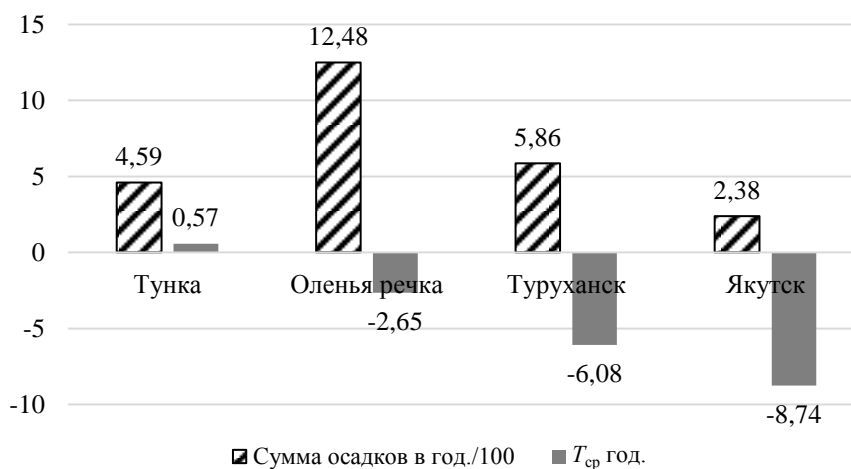


Рис. 1. Тепло- и влагообеспеченность сравниваемых местообитаний по среднегодовой за 50 лет температуре воздуха $T_{\text{ср}}$ (°С) и годовой сумме осадков, деленной на 100 (мм)

Fig. 1. The heat and moisture supply of the compared habitats by the long-term average annual air temperature $T_{\text{ср}}$ (°С) over 50 years and the annual total precipitation divided by 100 (mm)

Например, в Якутске за последние 50 лет сумма осадков менее 250 мм за год наблюдалась 29 лет, в г. Туруханске за тот же период засушливыми были 4 года (1969, 1982, 2005, 2012 гг.), в Тунке – только один (1988 г.) с суммой осадков 164 мм, на хр. Ергаки засушливых сезонов не было. Таким образом, из перечисленных местообитаний влиянию засухи наиболее подвержены

популяции хвойных из Якутии. Условия вегетации в период проведения исследований были относительно благоприятными, на уровне среднемноголетних значений. Поэтому засухоустойчивость хвои деревьев в данных условиях можно рассматривать не как потенциально возможную при постепенном развитии засухи и акклиматизации к ней деревьев, а преадаптивную для случаев внезапной сильной и длительной засухи, следовавшей за влажными и теплыми весной и началом лета.

Установлено, что в исследуемых местообитаниях в относительно благоприятные по увлажнению годы формирования и сбора образцов существенно больше времени требовалось для потери 50 % воды хвоей с деревьев сосны сибирской (средние значения 106...259 ч, индивидуальные пределы – 48...486 ч), на втором месте была сосна обыкновенная (соответственно 61...89 ч и 22...174 ч), затем ель сибирская (28...70 ч и 12...180 ч) и пихта сибирская (одна выборка, 41 ч и 20...76 ч).

Как было показано нами ранее [11], внутри популяций сосны обыкновенной по сочетанию используемых показателей выделяются 2 группы устойчивых к засухе деревьев: деревья, способные добывать влагу с помощью развитых корневых систем (у них больше длина хвои, показатели t_{50} и V_{50} , но меньше $t_{50\text{вер}}$), и деревья, лучше удерживающие влагу, с большим $t_{50\text{вер}}$ и меньшей V_{50} . После исключения влияния различий по массе хвоинок на ВУС хвои при расчете $t_{50\text{вер}}$ распределение видов по ВУС хвои осталось прежним (табл. 2).

Таблица 2

Средние значения признаков ВУС хвои для ценопопуляций хвойных видов

Ценопопуляция	t_{50} , ч	ВЛ, %	V_{50} , мг/ч	$t_{50\text{вер}}$
<i>г. Туруханск, р. Байкалиха</i>				
Сосна обыкновенная	82,2±6,04***	66,2±0,63*	4,5±0,48**	42,9±3,48***
Ель сибирская	27,5±2,11***	63,4±1,29**	3,1±0,23**	16,6±2,45***
Сосна сибирская	106,3±7,30***	66,5±0,43	4,2±0,40	56,7±3,54***
<i>хр. Тункинские гольцы, Восточный Саян</i>				
Сосна обыкновенная	60,5±4,31***	59,9±0,59***	5,5±0,60***	33,2±2,88***
Ель сибирская	37,9±4,26***	63,5±1,08**	2,0±0,16***	19,9±1,91***
Сосна сибирская	159,4±9,48***	66,6±0,45***	3,3±0,23***	82,1±5,30***
<i>Якутия, р. Оросу</i>				
Сосна обыкновенная	89,0±4,42**	63,0±0,25***	4,4±0,34***	47,5±2,55
Ель сибирская	69,5±7,10**	66,3±0,99***	2,0±0,21***	43,5±6,96
<i>хр. Ергаки, Западный Саян</i>				
Сосна сибирская	258,7±15,93*** при А = 100 лет 168,4±14,51***	64,7±0,51 при А = 100 лет 67,4±0,46	2,7±0,23***	146,0±11,91***
Ель сибирская	60,8±5,49***	66,5±1,09	1,2±0,11*	35,1±3,98***
Пихта сибирская	40,7±2,37***	67,2±1,14	1,6±0,14*	22,8±1,82***

*Уровень достоверности при сравнении ценопопуляций видов внутри местообитаний – $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

При этом наименьшая скорость потери воды хвоей (с поправкой на массу хвои) отмечена у пихты и ели, средняя – у кедра, большая – у сосны. Следовательно, наименьшие значения признака t_{50} у ели и пихты в большей степени обусловлены не высокой скоростью испарения влаги, а меньшими размерами

хвои этих видов и большей суммарной испаряющей поверхностью образцов относительно их массы. Самыми высокими значениями показателей ВУС хвои отличались ценопопуляции сосны обыкновенной и ели сибирской из Якутии, что объясняется засушливостью климата. Необычайно высокие значения признаков ВУС хвои зафиксированы и для деревьев, выросших в гумидном климате на хр. Ергаки, особенно для сосны сибирской. Так как в этой ценопопуляции сосны сибирской большую часть выборки составляли деревья старше 120 лет, то во всех выборках с хр. Ергаки, особенно у сосны сибирской, для уточнения влияния возраста деревьев на исследуемые признаки был проведен регрессионный анализ (всего у 110 деревьев). Корреляции с возрастом были выявлены только в выборке деревьев сосны сибирской по признакам t_{50} и ВЛ (рис. 2) с довольно большим разбросом значений. С увеличением возраста деревьев сосны сибирской возрастала ВУС хвои и снижалась ВЛ.

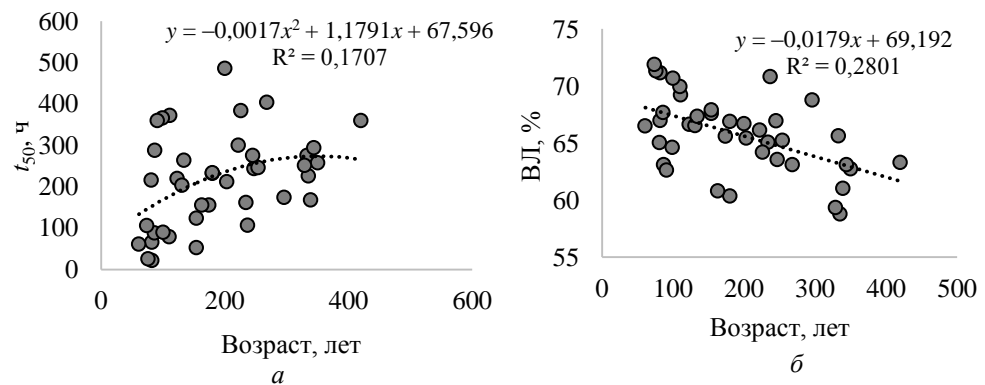


Рис. 2. Зависимость t_{50} (а) и ВЛ (б) хвои от возраста деревьев сосны сибирской в выборке с хр. Ергаки

Fig. 2. Dependence of needles dehydration (50 %) time t_{50} (a) and needles water capacity ВЛ (б) on age of Siberian pine trees in a sample from the Ergaki ridge

С учетом полученных зависимостей была рассчитана поправка по двум признакам на примерный средний возраст деревьев выборки – 100 лет (рис. 3). В результате индивидуальные пределы значений выборки по t_{50} составили 24...377 ч, по ВЛ – 61,7...73,5 %. Однако даже после исключения влияния возрастных различий ВУС хвои сосны сибирской с хр. Ергаки осталась самой высокой, хотя вид считается одним из особенно влаголюбивых [4], но при этом он сохраняет устойчивость хвои к засухе.

Как видно из табл. 2, внутри фитоценозов различия между всеми сительным признакам ВУС хвои, включая расчетные значения, с поправкой на возраст для сосны сибирской с хр. Ергаки. По влагоемкости хвои различия между видами менее заметны, но тоже достоверны в каждом из 3 пунктов. Необходимо отметить, что существенно различались по t_{50} и $t_{50\text{вер}}$ и ценопопуляции одного вида из разных местообитаний: все выборки сосны обыкновенной ($P < 0,001-0,000$), ели сибирской ($P < 0,010-0,000$), сосны сибирской ($P < 0,001-0,000$). У всех видов большинство ценопопуляций достоверно различались по влагоемкости хвои, с максимальными индивидуальными пределами для ели сибирской (51...90 %) и пихты сибирской (55...81 %), с меньшими для сосны обыкновенной (55...75 %) и сосны сибирской (59...72 %). Достоверные различия получены также для ценопопуляций ели сибирской и сосны сибирской по скорости дегидратации хвои V_{50} .

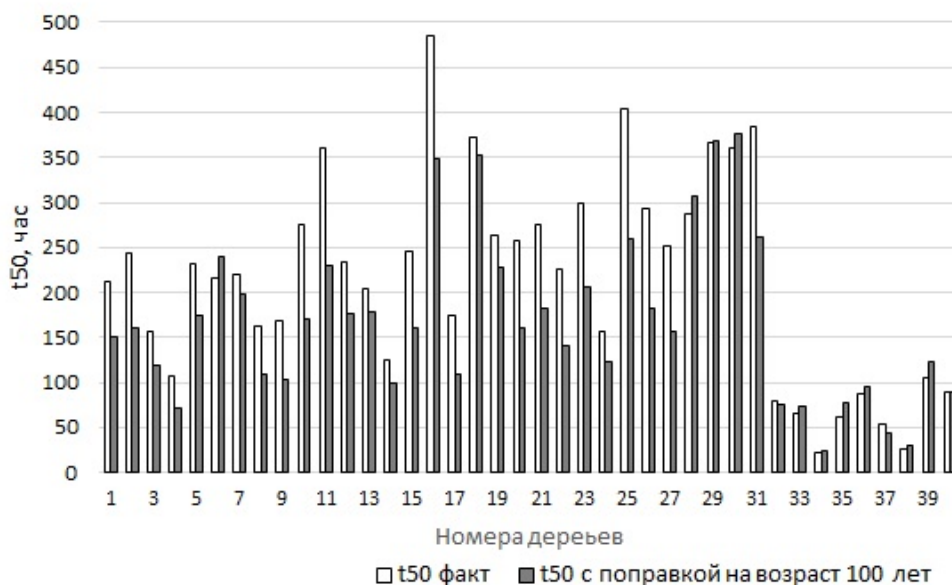


Рис. 3. Фактические и расчетные значения t_{50} для деревьев сосны сибирской с хр. Ергаки в их реальном возрасте (□) и с поправкой на возраст 100 лет (■)

Fig. 3. Actual and calculated values of t_{50} for Siberian pine trees from Ergaki ridge in their real age (□); and adjusted for the age of 100 years (■)

Для лучшего понимания полученных результатов был проведен корреляционный анализ взаимосвязей между всеми использованными признаками ВУС хвой. В большинстве выборок деревьев t_{50} и $t_{50\text{вер}}$, естественно, коррелированы со скоростью испарения воды V_{50} ($r = -0,74 \dots -0,88$), в выборках сосен обыкновенной и сибирской – с длиной и массой хвой ($r = 0,45-0,56$), в двух выборках ели сибирской и одной выборке пихты сибирской из влажных местообитаний (хр. Ергаки, г. Туруханск) – как с V_{50} ($r = -0,51; -0,63$), так и с полной ВЛ хвой ($r = 0,62-0,75$). В итоге абсолютное время потери 50 % воды (t_{50}), которое можно считать интегрирующим показателем разных (физиологических, анатомических и морфологических) механизмов засухоустойчивости хвой дерева, у сосен обыкновенной и сибирской больше связано со скоростью испарения воды с поверхности хвой и ее размерами, у ели сибирской – с полной влагоемкостью и массой поглощенной воды. Это свидетельствует о разных механизмах засухоустойчивости двух видов сосен, с одной стороны, и ели сибирской и пихты сибирской, с другой. В предыдущем нашем исследовании было показано, что в популяционных выборках известной своей высокой засухоустойчивостью сосны обыкновенной [17] встречаются деревья с разными способами адаптации к дефициту влаги: часть из них способна добывать ее с помощью развитой корневой системы (у них большие длина хвой, t_{50} и V_{50} , но меньше $t_{50\text{вер}}$), другие способны ее удерживать (у них большая $t_{50\text{вер}}$ и меньше V_{50}) [11], с непрерывным рядом переходов между ними. Подобный ряд можно составить для разных видов хвойных (от ксерофитов до гигрофитов), используя большее число признаков (ВУС и ВЛ хвой).

В результате анализа индивидуальной изменчивости признаков ВУС хвой было установлено, что в ценопопуляциях всех видов признаки t_{50} , $t_{50\text{вер}}$ и V_{50} варьируют на высоком и очень высоком уровнях (коэффициент вариации 27...89 %). Признак ВЛ оказался более стабильным в ценопопуляциях всех

сравниваемых видов (коэффициенты вариации более низкие для сосен сибирской и обыкновенной – 3...6 %, более высокие для выборок ели сибирской и пихты сибирской – 8...11 %). Внутри выборок деревья разных видов по ВУС хвои распределяются следующим образом (рис. 4).

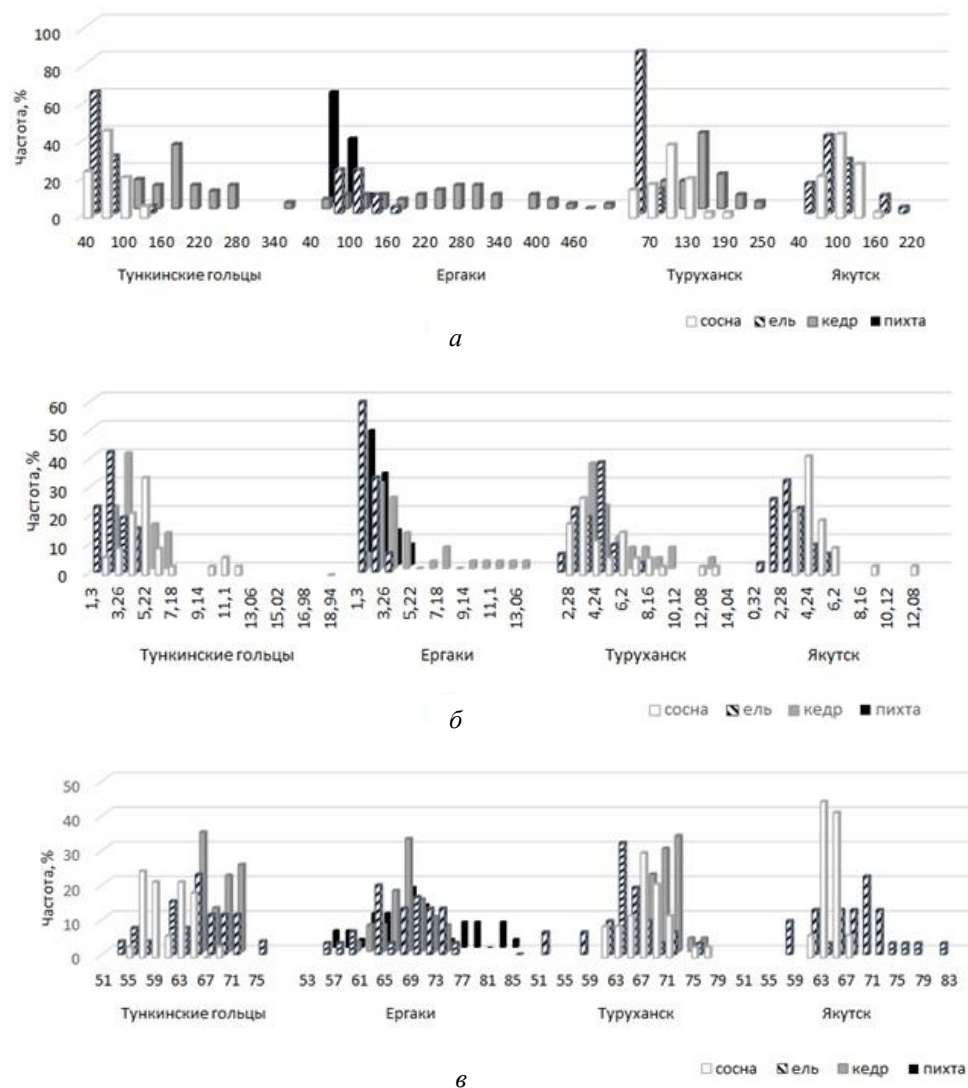


Рис. 4. Распределение деревьев в популяционных выборках по признакам t_{50} , ч (а), V_{50} , мг/ч (б), ВЛ, % (в)

Fig. 4. Distribution of trees in the population samples according to the characteristics t_{50} , h (a), V_{50} (needles dehydration (50 %) rate), mg/h (б), ВЛ, % (в)

В выборках максимальное значение превышало минимальное в 3,3–8,2 раза по t_{50} и $t_{50\text{вер}}$, в 3,8–10,1 раза по V_{50} и только в 1,1–1,8 раза по ВЛ. Среди сравниваемых видов наибольший размах значений внутри выборок по V_{50} был выявлен для сосен обыкновенной и сибирской, по ВЛ – для ели сибирской и пихты сибирской, по t_{50} – для отдельных ценопопуляций сосны сибирской, ели сибирской и сосны обыкновенной.

Заключение

В результате предварительных исследований, проведенных в смешанных древостоях горной, средней и северной тайги Средней и Восточной Сибири, были установлены индивидуальные пределы изменчивости в ценопопуляциях 4 вечнозеленых видов хвойных по водоудерживающей способности хвои. Отмечено, что сравниваемые виды характеризуются наибольшим размахом значений внутри выборок по скорости дегидратации хвои – у сосны обыкновенной и сосны сибирской, по влагоемкости хвои – у ели сибирской и пихты сибирской. При этом засухоустойчивость хвои у сосен обыкновенной и сибирской больше связана с размерами хвои и скоростью испарения воды с ее поверхности, у ели сибирской – с полной влагоемкостью и массой поглощенной воды. Поэтому можно предположить, что в целом более узкие пределы изменчивости хвойных видов по способности к поглощению воды хвоей (влагоемкости) по сравнению с водоудерживающей способностью могут быть одной из причин большей чувствительности ели сибирской и пихты сибирской к засухе.

Сведения о различиях по абсолютным и относительным значениям водоудерживающей способности хвои и их коррелированности позволяют примерно оценить относительное положение таежных ценопопуляций хвойных видов на шкале засухоустойчивости. Например, была выявлена высокая водоудерживающая способность хвои не только у известного ксерофита – сосны обыкновенной, но и у значительной части выборок влаголюбивых сосны сибирской и ели сибирской даже из влажных местообитаний. Это свидетельствует о способности части деревьев в популяциях видов гигрофитов и ксерофитов адаптироваться к нетипичным для них условиям водного режима. Однако эти данные получены хотя и для большого диапазона внешних условий произрастания, но в относительно благоприятные по увлажнению сезоны. Дальнейшие исследования в тех же местообитаниях в засушливые вегетационные сезоны позволят иметь более полные сведения о реакции хвойных видов на засуху.

Как показал анализ, признаки водоудерживающей способности хвои, особенно по верхнему и нижнему пределам значений, тесно коррелированы с возрастом деревьев, поэтому для проведения селекционного отбора на устойчивость к обезвоживанию в природных популяциях необходимо уточнять возраст дерева с точностью до 2-го классов возраста (40...50 лет). В связи с этим, к разрешению спора между лесоводами о необходимости рубки всех спелых древостоев в лесах бореальной зоны был сделан еще один важный вывод о необходимости сохранения старовозрастных насаждений и деревьев, особенно влаголюбивых темнохвойных видов, отличающихся наибольшей засухоустойчивостью хвои, на случай более резких колебаний климата. Поскольку доля высокоустойчивых деревьев в выборках относительно невелика, данные насаждения должны сохраняться на значительной площади во всех лесосеменных районах, учитывая также установленные существенные межпопуляционные различия внутри видов по водоудерживающей способности хвои. При этом необходимо отметить, что высокая способность хвои удерживать влагу является только одним из факторов устойчивости дерева к засухе наряду с развитием корневой системы и микоризы, с особенностями фенологии. Комплексной характеристикой устойчивости дерева к засухе может быть оценка состояния кроны дерева наряду со сведениями о водоудерживающей способности хвои в засушливые годы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов А.Н., Кривец С.А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Вестн. МГУЛ–Лесн. вестн. 2011. № 4. С. 78–81. [Baranchikov Y.N., Petko V.M., Astapenko S.A., Akulov E.N., Krivets S.A. *Polygraphus proximus* – A New Aggressive Invasive Pest of Firs in Siberia. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik* [Forestry Bulletin], 2011, no. 4, pp. 78–81].
2. Боровиков В.П. STATISTICA: Искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Питер, 2003. 688 с. [Borovikov V.P. *STATISTICA: The Art of Analyzing Data on a Computer*. Saint Petersburg, Piter Publ., 2003. 688 p.].
3. Изменение климата и биоразнообразии российской части Алтае-Саянского экорегиона / под ред. Н.Н. Михайлова. Красноярск: Город, 2013. 328 с. [*Climate Change and Biodiversity in the Russian Part of the Altai-Sayan Ecoregion*. Ed. by N.N. Mikhaylov. Krasnoyarsk, Gorod Publ., 2013. 328 p.].
4. Кедровые леса Сибири / отв. ред. А.С. Исаев. Новосибирск: Наука, 1985. 256 с. [*Cedar Forests of Siberia*. Ed. by A.S. Isayev. Novosibirsk, Nauka Publ., 1985. 256 p.].
5. Котов М.М., Лебедева Э.П., Прохорова Е.В. Вододерживающая способность хвои как диагностический признак для оценки объектов единого генетико-селекционного комплекса // Лесн. журн. 2002. № 4. С. 59–65. (Изв. высш. учеб. заведений). [Kotov M.M., Lebedeva E.P., Prokhorova E.V. Water-Retention Ability of Needle as Diagnostic Indication for Assessment of Objects of Common Genetic-Selection Complex. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2002, no. 4, pp. 59–65]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/339/33925062b51facaafc48ead21d5aa6f0.pdf>
6. Манько Ю.И., Гладкова Г.А. О факторах усыхания пихтово-еловых лесов на Дальнем Востоке // Лесоведение. 1995. № 2. С. 3–12. [Man'ko Yu.I., Gladkova G.A. On the Factors of Fir and Spruce Forests Drying in the Far East. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1995, no. 2, pp. 3–12].
7. Наквасина Е.Н. Дегидратация хвои сосны обыкновенной в географических культурах Архангельской области // Лесн. журн. 2002. № 6. С. 16–21. (Изв. высш. учеб. заведений). [Nakvasina E.N. Dehydration of Scots Pine Needles in Geographical Cultures of Arkhangelsk Region. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2002, no. 6, pp. 16–21]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/313/313440315a4bb5d54f2888a8d1d1de32.pdf>
8. Павлов И.Н. Биосферная роль дереворазрушающих грибов *Heterobasidion annosum* S.L. и *Armillaria mellea* S.L. (на примере кедровых лесов Западного Саяна) // Вестн. Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. 2013. Т. 18, вып. 4. С. 1270–1273. [Pavlov I.N. Biosphere Role of Tree Devastating Mushrooms *Heterobasidion annosum* S.L. and *Armillaria mellea* S.L. (On the Example of Cedrine Forests of West Sayana). *Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences], 2013, vol. 18, no. 4, pp. 1270–1273].
9. Протопопов В.В. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука, 1975. 327 с. [Protopopov V.V. *The Habitat Forming Role of Dark Coniferous Forest*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1975. 327 p.].
10. Рахманов В.В. Гидроклиматическая роль лесов. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 240 с. [Rakhmanov V.V. *Hydroclimatic Role of Forests*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1984. 240 p.].
11. Тихонова Н.А., Тихонова И.В. Индивидуальная изменчивость сосны обыкновенной по признакам засухоустойчивости в лесостепных борах Южной Сибири // Сиб. лесн. журн. 2016. № 5. С. 114–124. [Tikhonova N.A., Tikhonova I.V. Individual Variability of Scots Pine by the Drought Resistance Features in Forest-Steppe Pine Forests of South Siberia. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* [Siberian Journal of Forest Science], 2016, no. 5, pp. 114–124]. DOI: [10.15372/SJFS20160512](https://doi.org/10.15372/SJFS20160512)
12. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Venetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R.,

Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. A Global Overview of Drought and Heat-Induced Tree Mortality Reveals Emerging Climate Change Risks for Forests. *Forest Ecology Management*, 2010, vol. 259, iss. 4, pp. 660–684. DOI: [10.1016/j.foreco.2009.09.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001)

13. Davin E.L., de Noblet-Ducoudré N. Climatic Impact of Global-Scale Deforestation: Radiative Versus Nonradiative Processes. *Journal of Climate*, 2010, vol. 23, pp. 97–112. DOI: [10.1175/2009JCLI3102.1](https://doi.org/10.1175/2009JCLI3102.1)

14. *Forest Decline in the Atlantic and Pacific Region*. Ed. by R.F. Huettl, D. Mueller-Dombois. Berlin, Springer, 1993. 366 p. DOI: [10.1007/978-3-642-76995-5](https://doi.org/10.1007/978-3-642-76995-5)

15. Gitlin A.R., Stultz C.M., Bowker M.A., Stumpf S., Paxton K.L., Kennedy K., Muñoz A., Bailey J.K., Whitham T.G. Mortality Gradients within and among Dominant Plant Populations as Barometers of Ecosystem Change during Extreme Drought. *Conservation Biology*, 2006, vol. 20, iss. 5, pp. 1477–1486. DOI: [10.1111/j.1523-1739.2006.00424.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00424.x)

16. Giuggiola A., Kuster T.M., Saha S. Drought-Induced Mortality of Scots Pines at the Southern Limits of Its Distribution in Europe: Causes and Consequences. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 2010, vol. 3, iss. 4, pp. 95–97. DOI: [10.3832/ifor0542-003](https://doi.org/10.3832/ifor0542-003)

17. Kozłowski T.T., Kramer P.J., Pallardy S.G. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. London, Academic Press, 2012. 678 p.

18. Lebourgeois F., Rathgeber C.B.K., Ulrich E. Sensitivity of French Temperate Coniferous Forests to Climate Variability and Extreme Events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science*, 2009, vol. 21, pp. 364–376. DOI: [10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x)

19. Park Williams A., Allen C.D., Macalady A.K., Griffin D., Woodhouse C.A., Meko D.M., Swetnam T.W., Rauscher S.A., Seager R., Grissino-Mayer H.D., Dean J.S., Cook E.R., Gangodagamage C., Cai M., McDowell N.G. Temperature as a Potent Driver of Regional Forest Drought Stress and Tree Mortality. *Nature Climate Change*, 2013, vol. 3, iss. 3, pp. 292–297. DOI: [10.1038/nclimate1693](https://doi.org/10.1038/nclimate1693)

20. Van Mantgem P.J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fulé P.Z., Harmon M.E., Larson A.J., Smith J.M., Taylor A.H., Veblen T.T. Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. *Science*, 2009, vol. 323, iss. 5913, pp. 521–524. DOI: [10.1126/science.1165000](https://doi.org/10.1126/science.1165000)

WATER-RETAINING CAPACITY OF NEEDLES IN POPULATIONS OF THE MAIN FOREST-FORMING CONIFEROUS SPECIES IN THE FORESTS OF THE TAIGA ZONE OF SIBERIA

*N.A. Tikhonova*¹, Candidate of Biology; ResearcherID: [R-4349-2019](https://orcid.org/0000-0003-3922-5031),
ORCID: [0000-0003-3922-5031](https://orcid.org/0000-0003-3922-5031)

*I.V. Tikhonova*², Candidate of Biology; ResearcherID: [V-3735-2017](https://orcid.org/0000-0001-6929-9491),
ORCID: [0000-0001-6929-9491](https://orcid.org/0000-0001-6929-9491)

¹Sukachev Institute of Forest SB RAS, Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation; e-mail: ntikhonova@ksc.krasn.ru

²West-Siberian Branch of Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, ul. Zhukovskogo, 100/1, Novosibirsk, 630082, Russian Federation; e-mail: selection@ksc.krasn.ru

The limits of individual variation of trees by the water-retaining capacity of needles in populations of forest-forming coniferous species (Scots pine, Siberian pine, Siberian spruce and Siberian fir) growing in the conditions of the mountainous, middle and northern taiga of Central and Eastern Siberia were studied. It is found that among the compared evergreen species, Scots pine and Siberian pine are characterized by the highest intrapopulation variation in the rate of needles dehydration; Siberian spruce and Siberian fir are characterized by greater

variability in the ability of needles to water absorption. However, in samples of the last two species, the share of trees with a low rate of water loss is quite large, even in wet habitats. In more drought-resistant pine species there is a smaller part of trees, which quickly evaporate moisture and have a high water capacity of needles. While a smaller part of trees of Siberian spruce and Siberian fir are less resistant to dehydration and differ by low water capacity of needles. While in Siberian spruce and Siberian fir a smaller part are trees less resistant to dehydration with low water capacity of needles. We revealed the significant differences between species in mixed stands and between geographic populations of species by water-retaining capacity of needles. The highest values of this indicator were obtained for Scots pine and Siberian spruce from Yakutia, as well as for old-growth trees of Siberian pine from the Western Sayan. The necessity of preserving old-growth stands and trees, characterized by the greatest drought resistance of needles, especially hygrophilous dark coniferous species in a changing climate is emphasized. The obtained data and correlations between the used features allow us to estimate one of the components of drought resistance of taiga populations of coniferous species and their intrapopulation diversity.

For citation: Tikhonova N.A., Tikhonova I.V. Water Retaining Capacity of Needles in Populations of the Main Forest-Forming Coniferous Species in the Forests of the Taiga Zone of Siberia. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2019, no. 5, pp. 83–94. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.83

Funding: The research is carried out within the framework of the budget project No. 0346-2016-0301 of the West-Siberian Branch of Sukachev Institute of Forest SB RAS and the Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS” with the partial financial support from the Russian Foundation for Basic Research, the Government of Krasnoyarsk Territory, and the Krasnoyarsk Regional Fund of Science in the framework of the research project No. 18-44-240002.

Keywords: forest-forming coniferous species, mixed forests, drought resistance, Siberia.

Поступила 26.03.19 / Received on March 26, 2019
