

МЕЖВИДОВЫЕ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ПРИЗНАКИ ВОДНОГО РЕЖИМА ХВОИ ЕЛИ (*PICEA ABIES* (L.) KARST. × *P. OBOVATA* (LEDEB.))

Н.А. Прожерина^{1✉}, Е.Н. Наквасина²

¹ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврёва Уральского отделения Российской академии наук» (ФИЦКИА УрО РАН), Россия, 163020, г. Архангельск, Никольский пр-кт, д. 20

²ФГАОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова» (САФУ), 163002, Россия, г. Архангельск, Набережная Северной Двины, д. 17

pronad1@yandex.ru

Представлены результаты изучения показателей водного режима однолетней хвои (содержание воды в хвое, уровень реального водного дефицита, скорость водоотдачи изолированной хвои) у 27 происхождений ели сибирской (*Picea obovata* (Ledeb.), ели европейской (*P. abies* (L.) Karst.) и их межвидовых гибридов в коллекции географических культур Архангельской области (62°54' с. ш., 40°24' в. д.). Выявлена невысокая изменчивость параметров водного обмена хвои у происхождений ели разных видов и исходных мест произрастания. В испытываемой коллекции климатипов ели в большей степени проявляются видовые различия, необусловленные местоположением исходных популяций. Сделан вывод о меньшей экологической пластичности вида ели сибирской по сравнению с елью европейской и интрогрессивными гибридами с ее участием. У менее экологически пластичного вида ели сибирской *P. obovata* (Ledeb.) выявлен несколько повышенный уровень реального водного дефицита и увеличение скорости водоотдачи хвои у происхождений на фоне выровненного уровня содержания воды в хвое. Интрогрессивная гибридизация ели сибирской и европейской привела к изменению позиций, связанных с водным режимом, у их гибридных форм, закрепленных наследственно. Показано, что адаптационная пластичность популяций ели, отличающихся географическим происхождением, и особенность водного режима ее хвои, могут быть связаны с эволюцией вида и историей послеледникового расселения на территории Восточно-Европейской равнины и произрастанием двух видов в зоне интрогрессивной гибридизации — *P. abies* (L.) Karst. и *P. obovata* (Ledeb.) и их гибридных форм.

Ключевые слова: ель сибирская, ель европейская, географические культуры, внутривидовая и межвидовая изменчивость, оводненность, водный дефицит

Ссылка для цитирования: Прожерина Н.А., Наквасина Е.Н. Межвидовые и внутривидовые признаки водного режима хвои ели (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)) // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2025. Т. 29. № 2. С. 5–17. DOI: 10.18698/2542-1468-2025-2-5-17

Возрастающая концентрация парниковых газов в атмосфере обуславливает существенные глобальные изменения климата и оказывает сильное воздействие на окружающую среду [1]. Особое экологическое значение при этом приобретает способность видов лесобразующих пород развивать устойчивость к этим изменениям благодаря их обширным ареалам, генетическому разнообразию и адаптационному потенциалу [2, 3].

В России для решения проблем лесосеменного районирования в 1970-е годы была создана сеть географических культур. В настоящее время опыты с происхождениями стали основным полигоном для моделирования реакции древесных пород на глобальные изменения климата. Географические культуры дают возможность

изучить краткосрочный отклик основных лесобразующих пород на данные изменения климата с учетом внутривидовых особенностей популяции, позволяют частично устранить фенотипическую вариабельность, вызванную окружающей средой, и изучить взаимодействие генотипа и окружающей среды в фенотипической реакции вида на воздействие окружающей среды [4, 5].

Особенность географических опытов с елью в России заключается в произрастании двух видов ели — *Picea abies* (L.) Karst. и *P. obovata* (Ledeb.) на востоке ее европейского ареала, расселение которых связано с исторической миграцией в послеледниковый период. Эти два вида часто взаимодействовали и гибридизировались [6, 7]. В области соприкосновения их ареалов выделяется зона интрогрессивной гибридизации [8]. Однако при изучении популяционного разнообразия в лесоводственных

целях современные исследователи [9] рассматривают ель, произрастающую на Восточно-Европейской равнине, с точки зрения изменчивости одного комплексного вида (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)).

Ель по сравнению с лиственными породами и пихтой более чувствительна к воздействию сильной засухи, хотя способна также переносить умеренную засуху, как и лиственные породы [10]. Устойчивость растений к недостатку почвенной влаги обусловлена наследственно [11–13], у хвойных пород летом она выше, чем весной. Зимой водоудерживающая способность хвои повышается преимущественно вследствие изменения агрегатного состояния протоплазмы мезофилла хвои в результате изменения структуры и свойств коллоидов протоплазмы [14]. Увеличение или уменьшение водного дефицита в хвое может быть следствием изменения гидрофильности сухого вещества [15]. Адаптационные способности видов к условиям окружающей среды можно оценить по изменчивости критерия содержания воды в ассимиляционном аппарате [16]. Уровень испытываемого водного дефицита, т. е. разницы в содержании воды между донасыщенным листом и листом в природных условиях, обусловлен способностью листьев поглощать воду главным образом благодаря наличию низкомолекулярных веществ [17, 18] и образованию комплексов белковой и небелковой природы, что, по сути, регулирует соотношение связанной и свободной воды в клетке [19]. Потеря клетками половины общего содержания воды близка к пороговым значениям уровня обезвоженности. Этот показатель — критерий t_{50} — М.М. Котов [12] предложил использовать в качестве критерия стабильности оводненности тканей растения.

Ель европейская обладает высокой фенотипической пластичностью, что позволяет ей компенсировать рост и развитие в стрессовых условиях жаркого и засушливого лета вследствие более длительного вегетационного периода весной и осенью [20]. Ранее нами были показаны существенные различия в отклике роста различных видов ели на изменения условий произрастания, меньшая экологическая пластичность ели сибирской по сравнению с елью европейской, что связано, вероятно, с историей расселения этих двух видов в послеледниковом периоде [21–23].

Цель работы

Цель работы — выявление особенностей межвидовой и внутривидовой изменчивости водного режима хвои ели (*Picea abies* (L.)

Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)), произрастающей в 39-летних географических культурах Архангельской области.

Объекты и методы исследования

Объектом исследований послужили географические культуры ели, расположенные в Плесецком районе Архангельской области (62°54' с. ш., 40°24' в. д.) [24]. Культуры были заложены в 1977 г. Территория относится к подзоне средней тайги с умеренно-континентальным климатом. Куратор географических культур — Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства (ФБУ «СевНИИЛХ», г. Архангельск).

Для изучения водного режима хвои ели были исследованы 27 происхождений ели в возрасте 39 лет. Вид ели и гибридную форму определяли по форме семенных чешуй шишек материнских насаждений [8], отраженную в паспортах государственной регистрации географических культур, и уточняли по шишкам, появившимся в потомстве.

В анализ была взята однолетняя хвоя ели у 20 деревьев каждого происхождения (табл. 1).

В ходе анализа коллекции рассматривалось место произрастания исходных насаждений относительно зон/подзон лесорастительного районирования [25]. Реальный водный дефицит (РВД) определяли как разность между содержанием воды в изолированной донасыщенной хвое и содержанием воды в хвое в момент определения [26]. Водоудерживающую способность хвои характеризовали по скорости водоотдачи изолированной хвои и оценивали по количеству потерянной воды за 24 и 48 ч, и критериям t_{40} и t_{50} — времени потери 40 и 50 % воды [12]. Для возможности оценить внутривидовую изменчивость водного режима хвои ели в коллекции географических культур рассматриваемые показатели были выражены в единицах стандартного отклонения и распределены на четыре группы: I — ниже $-0,5$; II — $-0,5 \dots 0$; III — $0 \dots 0,5$; IV — выше $0,5$. При статистическом анализе данных использовали корреляционный [27] и однофакторный дисперсионный методы анализа. Уровень изменчивости показателей оценивали по С.А. Мамаеву [28].

Результаты и обсуждение

У исследованных климатипов ели *содержание воды в хвое* составляло от 37,3 у климатипа ели № 27 происхождением из Костромской области до 62,3 % у климатипа № 28 из Кировской области (табл. 2, 3).

Т а б л и ц а 1

Характеристика местоположения и климатических условий происхождений ели в географических культурах Архангельской области (в соответствии с Реестром государственной регистрации географических культур)

Characteristics of location and climatic conditions of spruce origin in provenance trials of the Arkhangelsk region (according to the Register of State Registration of Geographical Crops)

Номер кли-маги-па	Местоположение	Лесорастительная зона/подзона [25]	Географические координаты	Длительность вегетационного периода, сут.	Среднегодовая температура, °С	Сумма температур выше +5 °С	Годовая сумма осадков, мм
<i>Ель сибирская (Picea obovata (Ledeb.))</i>							
1	Мурманская обл., Мончегорский р-н	Северная подзона тайги	67°51' с. ш. 32°57' в. д.	90	-1,5	1220	460
20	Архангельская обл., Пинежский р-н	То же	64°45' с. ш. 43°14' в. д.	137	0,4	1660	510
23	Архангельская обл., Холмогорский р-н	«→»	64°14' с. ш. 41°38' в. д.	137	0,4	1660	510
25	Республика Коми, Корткеросский р-н	Средняя подзона тайги	61°41' с. ш. 51°31' в. д.	141	-0,1	1720	550
26	Республика Коми, Сосногорский р-н	То же	63°27' с. ш. 53°55' в. д.	155	0,4	2000	700
38	Пермский край, Красновишерский р-н	«→»	60°12' с. ш. 57°08' в. д.	155	1,1	2000	800
39	Пермский край, Добрянский р-н	Южная подзона тайги	58°16' с. ш. 56°25' в. д.	155	1,7	2000	500
40	Свердловская обл., Карпинский р-н	Средняя подзона тайги	59°51' с. ш. 60°00' в. д.	150	-0,6	1926	525
41	Свердловская обл., Нижне-Тагильский р-н	Южная подзона тайги	57°54' с. ш. 60°00' в. д.	150	-0,6	1926	525
42	Свердловская обл., Тавдинский р-н	То же	58°04' с. ш. 65°18' в. д.	156	0,7	2106	438
<i>Гибридная ель с преобладанием ели сибирской (Picea obovata (Ledeb.))</i>							
1а	Республика Карелия, Медвежьегорский р-н	Средняя подзона тайги	62°54' с. ш. 34°27' в. д.	150	2,0	1800	600
2	Республика Карелия, Сегежский р-н	То же	63°40' с. ш. 34°23' в. д.	140	1,5	1600	500
19	Архангельская обл., Плесецкий р-н	«→»	62°59' с. ш. 40°24' в. д.	148	1,0	1810	530
22	Архангельская обл., Котласский р-н	«→»	61°15' с. ш. 46°54' в. д.	148	1,0	1810	530
28	Кировская обл., Слободской р-н	Южная подзона тайги	58°49' с. ш. 50°06' в. д.	137	1,3	1800	500
31	Нижегородская обл., Шарангский р-н	Зона смешанных лесов	57°11' с. ш. 46°39' в. д.	170	2,7	2400	325
35	Удмуртская Республика, Ижевский р-н	Южная подзона тайги	56°50' с. ш. 53°10' в. д.	150	2,1	2500	450
<i>Гибридная ель с преобладанием ели европейской (Picea abies (L.) Karst)</i>							
3	Республика Карелия, Пряжинский р-н	Средняя подзона тайги	61°40' с. ш. 33°33' в. д.	150	2,0	1800	600
4	Республика Карелия, Пудожский р-н	То же	61°40' с. ш. 36°40' в. д.	150	2,0	1800	600
24	Вологодская обл., Череповецкий р-н	Южная подзона тайги	59°07' с. ш. 37°57' в. д.	160	2,3	2020	580
27	Костромская обл., Галичский р-н	То же	58°24' с. ш. 42°20' в. д.	160	3,1	2100	500

Окончание табл. 1

Номер климата	Местоположение	Лесорастительная зона/подзона [25]	Географические координаты	Длительность вегетационного периода, сут.	Среднегодовая температура, °С	Сумма температур выше +5 °С	Годовая сумма осадков, мм
29	Московская обл., Солнечногорский р-н	Зона смешанных лесов	56°10' с. ш. 36°58' в. д.	160	3,6	2300	530
Ель европейская (<i>Picea abies</i> (L.) Karst)							
5	Ленинградская обл., Тосненский р-н	Южная подзона тайги	59°30' с. ш. 30°52' в. д.	160	5,0	1900	650
7	Псковская обл., Великолуцкий р-н	Зона смешанных лесов	56°23' с. ш. 30°30' в. д.	165	5,9	1950	530
8	Эстонская Республика, уезд Вильяндимаа	То же	58°24' с. ш. 25°38' в. д.	180	4,8	2200	600
10	Латвийская Республика, Аугшдаугавский край	«—»	56°10' с. ш. 26°30' в. д.	180	5,3	2500	630
30	Тверская обл., Нелидовский р-н	«—»	56°14' с. ш. 32°48' в. д.	150	3,2	2200	500

Т а б л и ц а 2

Показатели водного обмена хвои ели в географических культурах Архангельской области
Indicators of spruce needles water exchange in the provenance trial in the Arkhangelsk region

Номер климата (см. табл. 1)	Реальный водный дефицит, %	Содержание воды в хвое, %	Критерий, ч		Потери воды, %	
			t_{40}	t_{50}	за 24 ч	за 48 ч
1	18,08 ± 2,44	59,29 ± 5,94	5,30 ± 1,43	10,60 ± 2,85	40,68 ± 10,95	47,62 ± 12,82
1a	10,01 ± 1,25	56,44 ± 2,54	7,70 ± 1,48	14,20 ± 2,73	41,06 ± 7,89	46,63 ± 8,97
2	7,88 ± 3,59	44,85 ± 3,71	7,40 ± 2,07	13,20 ± 3,69	39,27 ± 10,99	47,86 ± 13,39
3	8,75 ± 2,82	50,52 ± 3,00	11,40 ± 3,63	19,10 ± 6,08	33,05 ± 10,51	44,31 ± 14,10
4	9,70 ± 0,49	45,23 ± 2,43	11,20 ± 3,46	19,50 ± 6,02	34,60 ± 10,67	43,12 ± 13,30
5	14,92 ± 1,29	54,46 ± 1,70	13,00 ± 4,02	21,60 ± 6,68	35,01 ± 10,83	43,97 ± 13,60
7	8,62 ± 0,84	51,47 ± 1,17	10,70 ± 4,36	18,20 ± 5,37	37,04 ± 10,93	46,91 ± 13,85
8	13,15 ± 5,76	56,57 ± 4,37	6,80 ± 1,64	12,10 ± 2,92	43,73 ± 10,55	51,18 ± 12,34
10	11,98 ± 0,86	44,94 ± 1,76	9,20 ± 2,87	16,00 ± 4,98	32,62 ± 10,16	45,09 ± 14,04
19	10,34 ± 1,84	47,65 ± 5,41	10,60 ± 2,90	18,20 ± 4,98	33,31 ± 9,12	45,00 ± 12,32
20	12,47 ± 5,20	46,52 ± 1,62	10,10 ± 2,42	17,60 ± 4,22	38,47 ± 9,22	44,73 ± 10,72
22	9,36 ± 1,28	56,21 ± 3,16	15,10 ± 4,74	26,10 ± 8,20	27,72 ± 8,70	37,27 ± 11,70
23	12,44 ± 0,92	54,90 ± 1,06	16,40 ± 3,93	28,70 ± 6,88	36,78 ± 8,81	45,29 ± 10,85
24	12,93 ± 0,44	50,66 ± 4,99	9,90 ± 2,47	17,00 ± 4,24	36,35 ± 9,07	48,28 ± 12,05
25	15,08 ± 2,49	44,73 ± 1,54	12,50 ± 3,66	22,30 ± 6,53	30,35 ± 8,89	42,93 ± 12,57
26	15,65 ± 7,37	49,03 ± 1,85	7,50 ± 1,79	13,30 ± 3,18	35,22 ± 8,43	46,96 ± 11,24
27	15,45 ± 2,62	37,26 ± 1,10	10,20 ± 2,45	18,50 ± 4,44	36,05 ± 8,65	44,50 ± 10,67
28	5,86 ± 0,60	62,32 ± 1,89	8,10 ± 2,00	15,00 ± 3,71	31,43 ± 7,78	37,35 ± 9,24
29	9,57 ± 2,35	53,33 ± 1,46	12,00 ± 3,17	20,30 ± 5,37	31,74 ± 8,39	39,11 ± 10,34
30	11,92 ± 2,20	58,80 ± 3,27	9,90 ± 2,13	17,20 ± 3,71	39,84 ± 8,58	48,51 ± 10,45
31	13,26 ± 1,07	53,96 ± 4,48	10,90 ± 2,57	18,80 ± 4,42	34,87 ± 8,21	43,97 ± 11,42
35	21,92 ± 2,53	51,87 ± 1,16	10,30 ± 2,20	17,20 ± 3,68	37,32 ± 7,99	48,08 ± 9,41
38	11,39 ± 1,88	53,73 ± 2,52	10,00 ± 2,07	17,20 ± 3,57	36,66 ± 7,61	45,11 ± 9,97
39	13,19 ± 4,22	41,15 ± 1,72	9,20 ± 2,21	12,40 ± 2,98	32,80 ± 7,89	39,61 ± 10,85
40	14,81 ± 2,15	45,98 ± 3,65	10,50 ± 2,83	19,30 ± 4,74	32,68 ± 8,03	40,72 ± 9,73
41	8,35 ± 0,67	59,93 ± 6,20	8,70 ± 1,82	15,10 ± 3,15	38,11 ± 7,96	48,94 ± 8,51
42	22,49 ± 7,81	53,31 ± 3,39	5,40 ± 1,02	9,80 ± 1,85	41,77 ± 7,87	52,54 ± 9,22

Т а б л и ц а 3

Общие показатели водного обмена хвои ели в географических культурах Архангельской области

General indicators of spruce needles water exchange in the provenance trials in the Arkhangelsk region

Общие показатели по климатипам	Реальный водный дефицит, %	Содержание воды в хвое, %	Критерий, ч		Потери воды, %	
			t_{40}	t_{50}	за 24 ч	за 48 ч
Среднее значение	12,4	51,1	10,2	17,6	35,7	44,9
Стандартное отклонение	3,9	6,1	2,4	4,2	3,7	3,9
Коэффициент вариации	31,4	12,0	23,9	23,7	10,5	8,6

Т а б л и ц а 4

Коэффициент корреляции показателей водного обмена хвои ели, растущей в географических культурах Архангельской области, с географическими и климатическими характеристиками мест произрастания исходных насаждений

Correlation coefficient of water metabolism parameters of spruce needles growing in the provenance trials in the Arkhangelsk region with geographical and climatic characteristics of the original plantation sites

Географические координаты и климатические показатели исходных насаждений	Показатели водного обмена					
	Содержание воды в хвое, %	Реальный водный дефицит, %	Критерий, ч		Потери воды, %	
			t_{40}	t_{50}	за 24 ч	за 48 ч
Северная широта	-0,106	-0,005	-0,046	0,026	0,228	0,016
Восточная долгота	-0,380	0,329	-0,043	-0,083	-0,182	-0,131
Вегетационный период, сут.	-0,099	-0,089	0,115	0,051	-0,107	0,079
Среднегодовая температура, °С	0,256	-0,171	0,093	0,053	-0,036	0,070
Средняя температура января, °С	0,263	-0,260	0,001	0,016	0,175	0,134
Средняя температура июля, °С	-0,002	0,046	-0,268	-0,331	-0,045	0,037
Сумма температур выше +5, °С	0,056	0,249	0,051	-0,016	-0,111	0,104
Среднегодовое количество осадков, мм	-0,131	-0,219	0,042	0,037	0,026	0,004
Гидротермический коэффициент	-0,260	-0,219	0,066	0,106	0,240	0,192
Континентальность климата, %	0,001	0,289	0,058	-0,028	-0,370	-0,237

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены коэффициенты значимые при уровне выше 0,05.

Достоверного влияния климатических характеристик места происхождения климатипа, как и лесорастительной подзоны, выявлено не было ни корреляционным (табл. 4), ни однофакторным дисперсионным методом анализа.

Разные виды ели практически не различались по содержанию воды в хвое. Данные по группам, где значения оводненности хвои выражены в единицах стандартного отклонения (табл. 5, рисунок), свидетельствуют о достаточно равномерном распределении по группам I–IV изученных климатипов.

Отсутствие зависимости оводненности хвои от вида ели подтверждается и результатами, полученными в ходе однофакторного дисперсионного анализа влияния вида ели на оводненность хвои ($F = 2,56$, $P = 0,078$). Коэффициент изменчивости содержания воды в хвое ели со-

ставлял 11 % (см. табл. 2), что характеризует коллекцию ели в географических культурах как выровненную по показателю оводненности хвои. Это, вероятно, происходит вследствие произрастания географических культур ели в благоприятных для вида условиях водообеспеченности в Архангельской области.

В целом наибольший *дефицит воды* испытывали происхождения ели сибирской. У этих же происхождений чаще всего встречается показатель РВД IV группы, выраженный в единицах стандартного отклонения (см. табл. 5). Ель из Архангельской области, в частности, местного плесецкого (№ 19) и котласского (№ 22) происхождений, наряду с елью из Карелии (климатипы № 1а, 2–4) не испытывают водного дефицита, относятся к группе I, вероятнее всего, по причине произрастания материнских

Т а б л и ц а 5

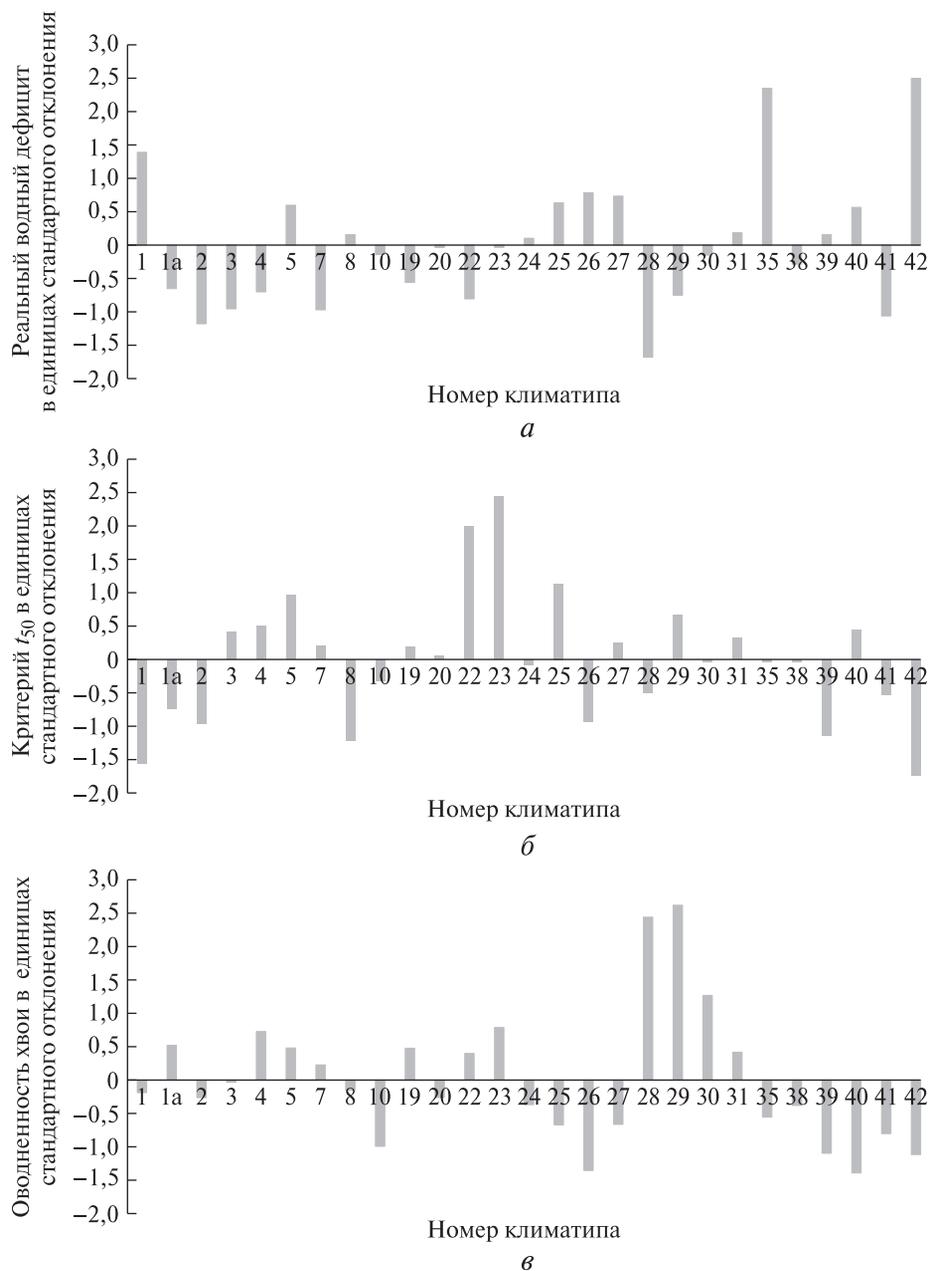
Группы по показателям водного режима хвои ели, произрастающей в географических культурах Архангельской области, выраженным в величинах стандартного отклонения
Groups according to water regime indicators of spruce needles growing in provenance trials of the Arkhangelsk region, expressed in standard deviation values

Номер климатического типа (см. табл. 1)	Местоположение	Реальный водный дефицит, %	Содержание воды в хвое в насаждениях, %	Критерий, ч		Потери воды, %	
				t_{40}	t_{50}	24 ч	48 ч
Зона с господством популяций ели сибирской (<i>Picea obovata</i> (Ledeb.))							
1	Мурманская обл., Мончегорский р-н	IV	IV	I	I	IV	IV
20	Архангельская обл., Пинежский р-н	II	I	II	III	II	III
23	Архангельская обл., Холмогорский р-н	II	IV	IV	IV	IV	III
25	Республика Коми, Корткеросский р-н	IV	I	IV	IV	I	II
26	Республика Коми, Сосногорский р-н	IV	II	I	I	III	IV
38	Пермский край, Красновишерский р-н	II	III	II	II	III	III
39	Пермский край, Добрянский р-н	III	I	II	I	I	I
40	Свердловская обл., Карпинский р-н	IV	I	III	III	I	I
41	Свердловская обл., Нижне-Тагильский р-н	I	IV	I	I	IV	IV
42	Свердловская обл., Тавдинский р-н	IV	III	I	I	IV	IV
Зона с господством популяций гибридной ели с преобладанием ели сибирской (<i>Picea obovata</i> (Ledeb.))							
1a	Республика Карелия, Медвежьегорский р-н	I	IV	I	I	IV	III
2	Республика Карелия, Сеgezский р-н	I	I	I	I	IV	IV
19	Архангельская обл., Плесецкий р-н	I	I	III	III	II	III
22	Архангельская обл., Котласский р-н	I	IV	IV	IV	I	I
28	Кировская обл., Слободской р-н	I	IV	I	I	I	I
31	Нижегородская обл., Шарангский р-н	II	III	III	III	II	II
35	Удмуртская Республика, Ижевский р-н	IV	III	II	II	III	IV
Зона с господством популяций гибридной ели с преобладанием ели европейской (<i>Picea abies</i> (L.) Karst)							
3	Республика Карелия, Пряжинский р-н	I	II	III	III	II	II
4	Республика Карелия, Пудожский р-н	I	I	III	III	III	II
24	Вологодская обл., Череповецкий р-н	II	II	II	II	III	IV
27	Костромская обл., Галичский р-н	IV	I	III	III	II	II
29	Московская обл., Солнечногорский р-н	I	III	IV	IV	I	I
Зона с господством популяций ели европейской (<i>Picea abies</i> (L.) Karst)							
5	Ленинградская обл., Тосненский р-н	III	IV	IV	IV	II	II
7	Псковская обл., Великолукский р-н	I	III	III	III	III	IV
8	Эстонская Республика, уезд Вильяндимаа	II	IV	I	I	IV	IV
10	Латвийская Республика, Аугшдаугавский край	II	I	II	II	II	III
30	Тверская обл., Нелидовский р-н	II	IV	II	II	III	IV

насаждений в благоприятных условиях водообеспеченности, их водный режим максимально адаптирован к данным условиям.

Показатель скорости водоотдачи рассматривается в качестве критерия отбора и метода диагностики по неблагоприятным факторам окружающей среды [29–31]. В проведенных нами исследованиях изменчивость показателя скорости потери воды в течение 1 и 2 сут. была невысокой — коэффициент изменчивости не превышал 10 %, и значения этих показателей колебались в пределах 28...41 % за 24 ч экс-

перимента и 37...52 % — за 48 ч (см. табл. 2). Какой-либо статистически значимой взаимосвязи скорости водоотдачи за 1 и 2 сут. эксперимента с климатическими характеристиками мест произрастания исходных происхождений, видом и гибридной формой ели, а также лесорастительной подзоны мест произрастания материнских насаждений выявлено не было. В то же время использование критериев t_{40} и t_{50} показало, что наименьший период достижения критического уровня обезвоженности наблюдался у происхождений ели сибирской —



Показатели водного режима хвои ели, выраженные в единицах стандартного отклонения, в географических культурах Архангельской области: а — реальный водный дефицит; б — критерий t_{50} ; в — оводненность хвои

Water exchange parameters of spruce needles in the provenance trials in the Arkhangelsk region expressed in standard deviation values: а — real water deficit; б — t_{50} criterion; в — water content of needles

у мурманского (№ 1) и свердловского (№ 42) климатипов. Их генотип сформировался в условиях недостатка годовой суммы осадков (см. табл. 1), количество которых было минимальным среди других мест произрастания рассмотренных нами происхождений ели сибирской. Эти же оба происхождения относятся к группе наихудшего роста, как было показано нами ранее [21].

Уровень достаточности насыщения водой хвои ели в естественных условиях роста оценивали по показателю *реального водного дефицита*. Значения этого показателя варьировали в пределах от 5,9 % у ели из Кировской области (№ 28) до 22,5 % у ели из Свердловской области (№ 42).

Данные по скорости дегидратации хвои, выраженные в единицах стандартного откло-

нения, были также распределены по четырем группам в единицах стандартного отклонения (см. табл. 5, см. рисунок). У ели сибирской скорость потери воды в целом была выше, чем у ели европейской и гибридов двух видов ели (с преобладанием ели европейской и ели сибирской). Эти происхождения попали в группу I с наименьшим значением критериев t_{40} и t_{50} . Максимальное время 26 и 29 ч, до достижения критического уровня дегидратации 50 % было отмечено у происхождений из Архангельской области — соответственно Котласского (№ 22) и Холмогорского (№ 23) районов.

Таким образом, при анализе данных по водному обмену хвои двух видов ели и их гибридных форм, произрастающих в географических культурах Архангельской области, было установлено, что уровень изменчивости параметров водного обмена у потомств ели европейской и интрогрессивных гибридов с ее участием был ниже, чем у ели сибирской. У происхождений ели сибирской наблюдался несколько более высокий уровень водного дефицита и повышенной скорости водоотдачи. Ранее нами также было отмечено увеличение скорости водоотдачи у сосны и ели восточного происхождения, генотип которой сформировался в условиях резкоконтинентального климата [32]. В условиях Республики Коми было установлено, что при оптимальных условиях почвенного водоснабжения хвоя местной ели характеризуется довольно устойчивой обводненностью при более изменчивом показателе водного дефицита [15].

Проведенные нами ранее исследования по оценке экологической пластичности ели [21–23] на примере коллекций географических культур на Европейском севере России показали, что потомство локальных насаждений ели европейской (*Picea abies* L. Karst) и ее гибридных форм проявляет повышенную экологическую пластичность при выращивании в климатических условиях Севера за пределами ареала произрастания вида, несмотря на дальность перемещения. Установленная низкая экологическая пластичность ели сибирской, вероятно, может быть обусловлена особенностями водного обмена ее хвои — низкой водоудерживающей способностью и повышенным уровнем водного дефицита на фоне выровненного уровня обводненности хвои. Передача части аллелей ели европейской при интрогрессивной гибридизации с елью сибирской способствует изменению параметров водного режима и повышению устойчивости у ее гибридных форм, что может быть связано с исторической миграцией видов ели в пределах Восточно-Европейской равнины и комбинацией генов у отдельных видов.

Расселение ели в северном направлении Восточно-Европейской равнины шло в голоцене за счет миграции из сибирских и европейских рефугиумов. Ель *Picea abies* (L.) Karst перемещалась на север с юго-запада, ель *P. obovata* (Ledeb.) — перемещалась в сторону Восточно-Европейской равнины через Урал из Сибири [9]. Рефугиум, из которого в голоцене шло расселение ели, в том числе и на северо-восток Восточно-Европейской равнины, согласно генетическим исследованиям, представленным в работе [33], тяготеет к территории Беловежской Пущи. Современные молекулярные исследования доказывают наличие генетических различий между елью европейской и елью сибирской [34, 35]. У ели сибирской наблюдается низкое генетическое разнообразие в популяциях в отличие от ели европейской, что свидетельствует о ее большей уязвимости к изменениям климата в прошлом, чем ели европейской [35]. Все это и могло повлиять на снижение фенотипической пластичности ели сибирской и особенности ее водного режима, закрепленные наследственно.

Выводы

В коллекции географических культур Архангельской области выявлена невысокая изменчивость параметров водного обмена хвои у происхождений ели разных видов и исходных мест произрастаний, что позволяет оценить экологическую пластичность видов ели и их межвидовых гибридов. В испытываемой коллекции климатипов ели в большей степени проявляются видовые различия, необусловленные местоположением исходных популяций. У менее экологически пластичного вида ели сибирской *Picea obovata* (Ledeb.) наблюдались несколько повышенный уровень реального водного дефицита и увеличение скорости водоотдачи на фоне выровненного уровня содержания воды в хвое в благоприятных условиях для произрастания вида ели в средней подзоне тайги Архангельской области. Интрогрессивная гибридизация ели сибирской и европейской привела к изменению позиций, связанных с водным режимом, у их гибридных форм, закрепленных наследственно.

Экологически более пластичная ель европейская (*P. abies* (L.) Karst) при интрогрессивной гибридизации с елью сибирской внесла большой вклад в изменение водного режима популяции. Экологическая пластичность популяций, в том числе и особенность водного режима хвои, возможно, связана с эволюцией вида ели и историей ее послеледникового

расселения на территории Восточно-Европейской равнины. Подобные особенности водного режима видов ели и их гибридов, необходимо учитывать при рассмотрении вопросов, связанных с адаптацией вида к климатическим изменениям.

Исследования выполнены в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврёрова УрО РАН по теме «Исследование устойчивости лесных экосистем на приарктических территориях Европейского Севера России», № 125021902596-8.

Список литературы

- [1] Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. СПб.: Научно-технические ведомости СПбГПУ, 2022. 124 с.
- [2] Seidel H., Menzel A. Above-ground dimensions and acclimation explain variation in drought mortality of Scots Pine seedlings from various provenances // *Frontiers in Plant Science*, 2016, v. 7, pp. 1014. DOI 10.3389/fpls.2016.01014
- [3] Nakvasina E.N., Prozherina N.A. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) reaction to climate change in the provenance tests in the north of the Russian plain // *Folia Forestalia Polonica, Series A*, 2021, t. 63, no. 2. pp. 138–149.
- [4] Huang J-G., Bergeron Y., Berninger F., Zhai L., Tardif J.C., Denneler B. Impact of future climate on radial growth of four major boreal tree species in the Eastern Canadian boreal forest // *PLoS ONE*, 2013, v. 8 (2), art. e56758. DOI 10.1371/journal.pone.0056758
- [5] Gömöry D., Ditmarová L., Hrivnák M., Jamnická G., Konôpková A., Krajmerová D., Kurjak D., Marešová J. Inconsistent phenotypic differentiation at physiological traits in Norway spruce (*Picea abies* Karst.) provenances under contrasting water regimes // *Central European Forestry J.*, 2023, v. 69, pp. 214–223. DOI 10.2478/forj-2023-0010
- [6] Tsuda Y., Chen J., Stocks M., Källman T., Sønstebo J.H., Parducci L., Semerikov V., Sperisen C., Politov D., Ronkainen T., Välijärvi M., Vendramin G.G., Tollefsrud M.M., Lascoux M. The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*Picea abies*): cryptic refugia as stepping stones to the west? // *Molecular Ecology*, 2016, v. 25, iss. 12, pp. 2773–2789. DOI 10.1111/mec.13654
- [7] Nota K., Klaminder J., Milesi P., Bindler R., Nobile A., van Steijn T., Bertilsson S., Svensson B., Hirota S.K., Matsuo A., Gunnarsson U., Seppä H., Välijärvi M.M., Wohlfarth B., Suyama Y., Parducci L. Norway spruce postglacial recolonization of Fennoscandia // *Nature Communications*, 2022, v. 13, art. 1333. DOI 10.1038/s41467-022-28976-4
- [8] Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с.
- [9] Попов П.П. Ель европейская и сибирская. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.
- [10] Bottero A., Forrester D.I., Cailleret M., Kohnle U., Gessler A., Michel D., Bose A.K., Bauhus J., Bugmann H., Cuntz M., Gillerot L., Hanewinkel M., Lévesque M., Ryder J., Sainte-Marie J., Schwarz J., Yousefpour R., Zamora-Pereira J.-C., Rigling A. Growth resistance and resilience of mixed silver fir and Norway spruce forests in central Europe: Contrasting responses to mild and severe droughts // *Global Change Biology*, 2021, v. 27, pp. 4403–4419. DOI 10.1111/gcb.15737
- [11] Патлай И.Н. Селекционно-экологические основы семеноводства и выращивания высокопродуктивных культур сосны обыкновенной, дуба черешчатого и ясеня обыкновенного в равнинной части Украинской ССР: автореф. дис. ... д-ра. с.-х. наук. Киев, 1984. 45 с.
- [12] Котов М.М. Интеграция генетических систем и структура популяций сосны обыкновенной // *Лесоведение*, 1996. № 5. С. 19–26.
- [13] Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Эффективность отбора плюсовых деревьев. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородской ГСХА, 2016. 464 с.
- [14] Новицкая Ю.Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое ели и побегах ели в условиях Севера. Л.: Наука, 1971. 116 с.
- [15] Сенькина С.Н. Дневная динамика водообмена хвои ели в старовозрастных ельниках // *Вестник Института биологии*, 2007. № 5. С. 13–15.
- [16] Алексеенко Л.Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1976. 200 с.
- [17] Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесная пром-сть, 1983. 464 с.
- [18] Судачкова Н.Е., Шейн И.В., Романова Л.И., Милюткина И.Л., Кудашова Ф.Н., Варахина Т.Н., Степень Р.А. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск: Наука, 1997. 176 с.
- [19] Новицкая Ю.Е., Чикина П.Ф., Софронова Г.И., Габукова В.В., Макаревский М.Ф. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: Наука, 1985. 156 с.
- [20] Liepe K.J., van der Maaten E., van der Maaten-Theunissen M., Liesebach M. High phenotypic plasticity, but low signals of local adaptation to climate in a large-scale transplant experiment of *Picea abies* (L.) Karst. in Europe // *Frontiers in Forests and Global Change*, 2022, v. 5, art. 804857. DOI 10.3389/ffgc.2022.804857
- [21] Nakvasina E.N., Volkov A.G., Prozherina N.A. Evaluation of survival and growth of *Picea abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) provenances in the North of Russia // *J. of Forest Science*, 2017, v. 63(9), pp. 401–407. DOI 10.1515/ffp-2017-0023
- [22] Nakvasina E., Demina N., Prozherina N., Demidova N. Assessment of phenotypic plasticity of spruce species *Picea abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) on provenances tests in European North of Russia // *Central European Forestry J.*, 2019, v. 65, pp. 121–128. DOI 10.2478/forj-2019-0012
- [23] Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А. Оценка отклика на изменение климата в опытах с происхождениями *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) на севере Русской равнины // *Известия вузов. Лесной журнал*, 2023. № 1. С. 22–37. DOI 10.18698/2542-1468-2023-4-36-46

- [24] Наквасина Е.Н. Юдина О.А., Прожерина Н.А., Камалова И.И., Минин Н.С. Географические культуры в ген-экологических исследованиях на европейском Севере. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2008. 310 с.
- [25] Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование. М.: Наука, 1973. 203 с.
- [26] Бобровская Н.И. О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Каракумы // Ботанический журнал, 1971. Т. 56. № 3. С. 361–368.
- [27] Баврина А.П., Борисов И.Б. Современные правила применения корреляционного анализа // Медицинский альманах, 2012. № 3(68). С. 70–79.
- [28] Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1971. 283 с.
- [29] Петров С.А. Исследование внутривидовой изменчивости признаков древесных растений в связи с вопросами лесной селекции: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Свердловск, 1975. 54 с.
- [30] Котов М.М., Лебедева Э.П., Прохорова Е.В. Вододерживающая способность хвои как диагностический признак для оценки объектов единого генетико-селекционного комплекса // ИзВУЗ Лесной журнал, 2002. № 4. С. 59–65.
- [31] Тихонова Н.А., Тихонова И.В. Вододерживающая способность хвои в популяциях основных лесообразующих видов хвойных в лесах таежной зоны Сибири // ИзВУЗ Лесной журнал, 2019. № 5. С. 83–94. DOI 10.17238/issn0536-1036.2019.5.83
- [32] Прожерина Н.А., Гвоздухина О.А., Наквасина Е.Н. Показатели водного обмена ели (*Picea abies* × *obovata* Ledeb) как критерии адаптации в изменяющихся условиях среды // ИзВУЗ Лесной журнал, 2006. № 6. С. 7–11.
- [33] Dering M., Lewandowski A. Postglacial re-colonization of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) in Poland based on molecular markers // Proceedings of conference session abstracts «Norway Spruce in the Conservation of Forest Ecosystems in Europe». Organized by: IUFRO W.P. S 2.02.11. 2007. Warszawa–Malinówka–Białystok–Warszawa, September 3–5, 2007, p. 37.
- [34] Tollefsrud M.M., Kissling R., Gugerli F., Johnsen Ø., Skrøppa T., Cheddadi R., van der Knaap W.O., Latalowa M., Terhürne-Berson R. Litt T., Geburek T., Brochmann C., Sperisen C. Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen // Molecular Ecology, 2008, v. 17, iss. 18, pp. 4134–4150. DOI 10.1111/j.1365-294X.2008.03893.x
- [35] Tollefsrud M.M., Latalowa M., van der Knaap W.O., Brochmann C., Sperisen C. Late Quaternary history of North Eurasian Norway spruce (*Picea abies*) and Siberian spruce (*Picea obovata*) inferred from macrofossils, pollen and cytoplasmic DNA variation // J. of Biogeography, 2015, v. 42, iss. 8, pp. 1431–1442. DOI 10.1111/jbi.12484

Сведения об авторах

Прожерина Надежда Александровна  — канд. биол. наук, ст. науч. сотр., ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврёрова Уральского отделения Российской академии наук» (ФИЦКИА УрО РАН), pronad1@yandex.ru

Наквасина Елена Николаевна — д-р с.-х. наук, профессор, ФГАОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова» (САФУ), e.nakvasina@narfu.ru

Поступила в редакцию 01.03.2024.

Одобрено после рецензирования 27.11.2024.

Принята к публикации 31.01.2025.

INTERSPECIFIC AND INTRASPECIFIC CHARACTER OF SPRUCE NEEDLES (*PICEA ABIES* (L.) KARST. × *P. OBOVATA* (LEDEB.)) WATER REGIME

N.A. Prozherina^{1✉}, E.N. Nakvasina²

¹N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 20, Nikolsky av., 163020, Arkhangelsk, Russia

²Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, 17, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 163002, Arkhangelsk, Russia

pronad1@yandex.ru

The article studies water regime parameters of annotinous needles (water content in needles, level of real water deficit, water release rate of isolated needles) in 27 Siberian spruces (*Picea obovata* (Ledeb.), European spruce (*P. abies* (L.) Karst.) and their interspecific hybrids in the collection of geographical cultures within the Arkhangelsk region (62°54'N, 40°24'E). A low variability of parameters of water exchange in spruce needles of different species and initial growing sites was revealed. In the tested collection of spruce climatypes, species differences unrelated to the location of source populations are more evident. It is concluded that the ecological adaptation of Siberian spruce species is lower than that of European spruce and introgressive hybrids with its participation. In the less ecologically adaptive species of Siberian spruce *P. obovata* (Ledeb.), a slightly increased level of real water deficit and an increase in the rate of needle water retention in the origins against the background of a levelled water content in the needles were revealed. Introgressive hybridisation of Siberian spruce and European spruce resulted in a change of positions related to water regime in their hybrid forms fixed hereditarily. It is shown that the adaptive ability of spruce populations differing in geographical origin and the peculiarity of the water regime of its needles may be related to the evolution of the species and the history of postglacial dispersal on the territory of the East European Plain and the growth of two species in the zone of introgressive hybridisation — *P. abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) and their hybrid forms.

Keywords: Siberian spruce, European spruce, geographic crops, intraspecific and interspecific variability, water content, water deficit

Suggested citation: Prozherina N.A., Nakvasina E.N. *Mezhvidovye i vnutrividovye priznaki vodnogo rezhima khvoi eli (Picea abies (L.) Karst. × P. obovata (Ledeb.))* [Interspecific and intraspecific character of spruce needles (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)) water regime]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2025, vol. 29, no. 2, pp. 5–17. DOI: 10.18698/2542-1468-2025-2-5-17

Reference

- [1] *Tretiy otsenochnyy doklad ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiyskoy Federatsii. Obshchee rezюме* [Third Assessment Report on Climate Change and its Impacts on the Territory of the Russian Federation. General summary]. St. Petersburg: Naukoemkie tekhnologii, 2022, 124 p.
- [2] Seidel H., Menzel A. Above-ground dimensions and acclimation explain variation in drought mortality of Scots Pine seedlings from various provenances. *Frontiers in Plant Science*, 2016, v. 7, p. 1014. DOI 10.3389/fpls.2016.01014
- [3] Nakvasina E.N., Prozherina N.A. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) reaction to climate change in the provenance tests in the north of the Russian plain. *Folia Forestalia Polonica, Series A*, 2021, t. 63, no. 2. pp. 138–149.
- [4] Huang J-G., Bergeron Y., Berninger F., Zhai L., Tardif J.C., Denneler B. Impact of future climate on radial growth of four major boreal tree species in the Eastern Canadian boreal forest. *PLoS ONE*, 2013, v. 8 (2), art. e56758. DOI 10.1371/journal.pone.0056758
- [5] Gömöry D., Dítmarová L., Hrivnák M., Jamnická G., Konôpková A., Krajmerová D., Kurjak D., Marešová J. Inconsistent phenotypic differentiation at physiological traits in Norway spruce (*Picea abies* Karst.) provenances under contrasting water regimes. *Central European Forestry J.*, 2023, v.69, pp. 214–223. DOI 10.2478/forj-2023-0010
- [6] Tsuda Y., Chen J., Stocks M., Källman T., Sønstebo J.H., Parducci L., Semerikov V., Sperisen C., Politov D., Ronkainen T., Väiliranta M., Vendramin G.G., Tollefsrud M.M., Lascoux M. The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*Picea abies*): cryptic refugia as stepping stones to the west? *Molecular Ecology*, 2016, v. 25, iss. 12, pp. 2773–2789. DOI 10.1111/mec.13654
- [7] Nota K., Klaminder J., Milesi P., Bindler R., Nobile A., van Steijn T., Bertilsson S., Svensson B., Hirota S.K., Matsuo A., Gunnarsson U., Seppä H., Väiliranta M.M., Wohlfarth B., Suyama Y., Parducci L. Norway spruce postglacial recolonization of Fennoscandia. *Nature Communications*, 2022, v. 13, art. 1333 DOI 10.1038/s41467-022-28976-4
- [8] Pravdin L.F. *El' evropeyskaya i el' sibirskaya v SSSR* [European spruce and Siberian spruce in the USSR]. Moscow: Nauka, 1975, 178 p.
- [9] Popov P.P. *El' evropeyskaya i sibirskaya* [European and Siberian spruce]. Novosibirsk: Nauka, 2005, 231 p.
- [10] Bottero A., Forrester D.I., Cailleret M., Kohnle U., Gessler A., Michel D., Bose A.K., Bauhus J., Bugmann H., Cuntz M., Gillerot L., Hanewinkel M., Lévesque M., Ryder J., Sainte-Marie J., Schwarz J., Yousefpour R., Zamora-Pereira J.-C., Rigling A. Growth resistance and resilience of mixed silver fir and Norway spruce forests in central Europe: Contrasting responses to mild and severe droughts. *Global Change Biology*, 2021, v. 27, pp. 4403–4419. DOI 10.1111/gcb.15737

- [11] Patlai I.N. *Selektsionno-ekologicheskie osnovy semenovodstva i vyrashchivaniya vysokoproduktivnykh kul'tur sosny obyknovennoy, duba chereshchatogo i yasenya obyknovennogo v ravninnoy chasti Ukrainskoy SSR* [Selection and ecological bases of seed production and cultivation of high-yielding crops of common pine, petiole oak and common ash in the plain part of the Ukrainian SSR]. Avtoref. Dis. D-r Sci. (Agric.). Kiev, 1984, 45 p.
- [12] Kotov M.M. *Integratsiya genicheskikh sistem i struktura populyatsiy sosny obyknovennoy* [Integration of genetic systems and the structure of populations of Scots pine]. *Lesovedenie* [Forestry], 1996, no. 5, pp. 19–26.
- [13] Besschetnova N.N. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Effektivnost' otbora plyusovykh derev'ev* [Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Efficiency of selection of plus trees]. Nizhny Novgorod: Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, 2016, 464 p.
- [14] Novitskaya Yu.E. *Osobennosti fiziologo-biokhimicheskikh protsessov v khvoe eli i pobegakh eli v usloviyakh Severa* [Features of physiological and biochemical processes in spruce needles and shoots in the conditions of the North]. Leningrad: Nauka, 1971, 116 p.
- [15] Sen'kina S.N. *Dnevnyaya dinamika vodoobmena khvoi eli v starovozrastnykh el'nikakh* [Daytime dynamics of spruce needle water exchange in old-growth spruce forests]. *Vestnik Instituta biologii* [Bulletin of the Institute of Biology], 2007, no. 5, pp. 13–15.
- [16] Alekseenko L.N. *Vodnyy rezhim lugovykh rasteniy v svyazi s usloviyami sredy* [Water regime of meadow plants in connection with environmental conditions]. Leningrad: LSU, 1976, 200 p.
- [17] Kramer P.D., Kozlovskiy T.T. *Fiziologiya drevesnykh rasteniy* [Physiology of woody plants]. Moscow: Lesnaya promyshlennost, 1983, 464 p.
- [18] Sudachkova N.E., Shein I.V., Romanova L.I., Milyutina I.L., Kudashova F.N., Varaksina T.N., Stepen' R.A. *Biokhimicheskie indikatorы stressovogo sostoyaniya drevesnykh rasteniy* [Biochemical indicators of stress condition of woody plants]. Novosibirsk: Nauka, 1997, 176 p.
- [19] Novitskaya Y.E., Chikina P.F., Sofronova G.I., Gabukova V.V., Makarevsky M.F. *Fiziologo-biokhimicheskie osnovy rosta i adaptatsii sosny na Severe* [Physiological and biochemical bases of growth and adaptation of pine in the North]. Leningrad: Nauka, 1985, 156 p.
- [20] Liepe K.J., van der Maaten E., van der Maaten-Theunissen M., Liesebach M. High phenotypic plasticity, but low signals of local adaptation to climate in a large-scale transplant experiment of *Picea abies* (L.) Karst. in Europe. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2022, v. 5, art. 804857. DOI 10.3389/ffgc.2022.80485
- [21] Nakvasina E.N., Volkov A.G., Prozherina N.A. Evaluation of survival and growth of *Picea abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) provenances in the North of Russia. *J. of Forest Science*, 2017, v. 63(9), pp. 401–407. DOI 10.1515/ffp-2017-0023
- [22] Nakvasina E., Demina N., Prozherina N., Demidova N. Assessment of phenotypic plasticity of spruce species *Picea abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) on provenances tests in European North of Russia. *Central European Forestry Journal*, 2019, v. 65, pp. 121–128. DOI 10.2478/forj-2019-0012
- [23] Nakvasina E.N., Prozherina N.A. *Otsenka otklika na izmenenie klimata v opytakh s proiskhozhdeniyami Picea abies (L.) Karst. × P. obovata (Ledeb.) na severe Russkoy ravniny* [Assessment of the response to climate change in experiments with the origins of *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) in the northern Russian Plain]. *Izvestiya vuzov. Lesnoy zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2023, no. 1, pp. 22–37. DOI 10.18698/2542-1468-2023-4-36-46
- [24] Nakvasina E.N., Yudina O.A., Prozherina N.A., Kamalova I.I., Minin N.S. *Geograficheskie kul'tury v gen-ekologicheskikh issledovaniyakh na evropeyskom Severe* [Provenance test in gene-ecological research in the european North]. Arkhangelsk: AGTU, 2008, 310 p.
- [25] Kurnaev S.F. *Lesorastitel'noe rayonirovanie* [Forest zoning]. Moscow: Nauka, 1973, 203 p.
- [26] Bobrovskaya N.I. *O vodnom balanse drevesnykh i kustarnikovykh vidov peschanoy pustyni Karakumy* [On water balance of tree and shrub species of the Karakum sand desert]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Journal], 1971, t. 56, no. 3, pp. 361–368.
- [27] Bavrina A.P., Borisov I.B. *Sovremennyye pravila primeneniya korrelyatsionnogo analiza* [Modern rules of application of correlation analysis]. *Meditinskiy al'manakh* [Medical Almanac], 2012, no. 3(68), pp. 70–79.
- [28] Mamaev S.A. *Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinacea na Urale)* [Forms of intraspecific variability of woody plants (on the example of the Pinacea family in the Urals)]. Moscow: Nauka, 1971, 283 p.
- [29] Petrov S.A. *Issledovanie vnutripopulyatsionnoy izmenchivosti priznakov drevesnykh rasteniy v svyazi s voprosami lesnoy selektsii* [Study of intrapopulation variability of woody plant traits in connection with the issues of forest selection]. Dis. D-r Sci. (Biol.). Sverdlovsk, 1975, 54 p.
- [30] Kotov M.M., Lebedeva E.P., Prokhorova E.V. *Vodouderzhivayushchaya sposobnost' khvoi kak diagnosticheskiy priznak dlya otsenki ob'ektov edinogo genitiko-selektsionnogo kompleksa* [Water-holding capacity of needles as a diagnostic trait for evaluating the objects of a single genetic and breeding complex]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2002, no. 4, pp. 59–65.
- [31] Tikhonova N.A., Tikhonova I.V. *Vodouderzhivayushchaya sposobnost' khvoi v populyatsiyakh osnovnykh lesoobrazuyushchikh vidov khvoynykh v lesakh taezhnoy zony Sibiri* [Water-holding capacity of needles in populations of the main forest-forming conifer species in the forests of the taiga zone of Siberia]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2019, no. 5, pp. 83–94. DOI 10.17238/issn0536-1036.2019.5.83
- [32] Prozherina N.A., Gvozdukhina O.A., Nakvasina E.N. *Pokazately vodnogo obmena eli (Picea abies × obovata Ledeb) kak kriterii adaptatsii v izmenyayushchikhsya usloviyakh sredy* [Indicators of water metabolism of spruce (*Picea abies* × *obovata* Ledeb) as criteria of adaptation in changing environmental conditions]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2006, no. 6, pp. 7–11.

- [33] Dering M., Lewandowski A. Postglacial re-colonization of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) in Poland based on molecular markers. Proceedings of conference session abstracts «Norway Spruce in the Conservation of Forest Ecosystems in Europe». Organized by: IUFRO W.P. S 2.02.11. 2007. Warszawa–Malinówka–Białystok–Warszawa, September 3–5, 2007, p. 37.
- [34] Tollefsrud M.M., Kissling R., Gugerli F., Johnsen Ø., Skrøppa T., Cheddadi R., van der Knaap W.O., Latałowa M., Terhürne-Berson R. Litt T., Geburek T., Brochmann C., Sperisen C. Genetic consequences of glacial survival and post-glacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. *Molecular Ecology*, 2008, v. 17, iss. 18, pp. 4134–4150. DOI 10.1111/j.1365-294X.2008.03893.x
- [35] Tollefsrud M.M., Latałowa M., van der Knaap W.O., Brochmann C., Sperisen C. Late Quaternary history of North Eurasian Norway spruce (*Picea abies*) and Siberian spruce (*Picea obovata*) inferred from macrofossils, pollen and cytoplasmic DNA variation. *J. of Biogeography*, 2015, v. 42, iss. 8, pp. 1431–1442. DOI 10.1111/jbi.12484

The research was carried out within the framework of the state assignment of the Federal Research Centre for Integrated Arctic Studies named after Academician N.P. Lavyorov of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the theme «Study of the sustainability of forest ecosystems in the subarctic territories of the European North of Russia», № 125021902596-8.

Authors' information

Prozherina Nadezhda Aleksandrovna  — Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher of the Federal Center for Integrated Arctic Research named after N.P. Laverov, pronad1@yandex.ru

Nakvasina Elena Nikolaevna — Dr. Sci. (Agriculture), Professor of the Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, e.nakvasina@narfu.ru

Received 01.03.2024.

Approved after review 27.11.2024.

Accepted for publication 31.01.2025.

Вклад авторов: все авторы в равной доле участвовали в написании статьи

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article

The authors declare that there is no conflict of interest