

УДК 630.181:574.24

**ПАРАМЕТРЫ CO₂/H₂O-ОБМЕНА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
КАК ИНСТРУМЕНТ МОНИТОРИНГА
И ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ**

¹Придача В.Б., ²Ольчев А.В., ¹Сазонова Т.А., ¹Тихова Г.П.

¹*Институт леса, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, e-mail: pridacha@krc.karelia.ru;*

²*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, e-mail: aoltche@gmail.com*

Представлены результаты экспериментальных и модельных исследований составляющих углеродного и водного обмена древесных растений таежной зоны европейской территории России, а также оценки возможного отклика лесных экосистем региона на изменения климата в будущем. Для решения поставленных задач исследовано влияние абиотических факторов на суточную изменчивость составляющих CO₂/H₂O-обмена, а также водного потенциала сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) на протяжении вегетационного периода в среднетаежном сосняке черничном свежем (Южная Карелия). Программа измерений параметров CO₂-газообмена в полевых условиях включала получение углекислотных и световых кривых фотосинтеза при разных температурах воздуха и температурных зависимостей темнового дыхания. В ходе измерений выявлено сходство влияния абиотических факторов на величину водного потенциала хвойных и лиственных видов, в частности в июле – фотосинтетически активной радиации (ФАР), в августе – дефицита упругости водяного пара (VPD), в сентябре – температуры воздуха, что указывает на сходные механизмы адаптации систематически разных видов, произрастающих в одном климатическом регионе. Выявленные в июне межвидовые отличия доминирующего влияния факторов среды на водный обмен сосны (VPD) и березы (ФАР) обусловлены биологическими особенностями формирования побегов и листьев исследуемых видов в период интенсивного роста. Анализ показателей CO₂-газообмена выявил у сосны более низкие значения параметров фотосинтеза по сравнению с березой, что, вероятно, обусловлено более эффективной работой фотосинтетического аппарата лиственных пород в условиях Карелии. Полученные результаты изменчивости составляющих CO₂/H₂O-обмена древесных растений были использованы для модельного исследования возможного отклика CO₂/H₂O-обмена сосновых лесов Карелии на будущие климатические изменения, показавшего тенденцию к увеличению интегрального CO₂ обмена и эвапотранспирации сосняков при сценарии климата, имитирующем умеренный рост температуры воздуха в регионе к концу 21 века (A1B).

Ключевые слова: сосна обыкновенная, береза повислая, водный потенциал, устьичная проводимость, фотосинтез, изменения климата, CO₂/H₂O-обмен таежных лесов

**PARAMETERS OF CO₂/H₂O-EXCHANGE IN WOODY
PLANTS AS AN INSTRUMENT TO MONITOR
AND EVALUATE ENVIRONMENTAL CONDITIONS**

¹Pridacha V.B., ²Olchev A.V., ¹Sazonova T.A., ¹Tikhova G.P.

¹*Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Science,
Petrozavodsk, e-mail: pridacha@krc.karelia.ru;*

²*M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, e-mail: aoltche@gmail.com*

The results of experimental and modeling studies of the components of carbon and water exchange in woody plants of the taiga zone of European Russia, as well as assessment of the possible response of the region's forest ecosystems to future climate change are presented. To achieve the main objective of the study the possible effects of various abiotic factors on the daily variation of CO₂/H₂O exchange and the water potential of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and silver birch (*Betula pendula* Roth) trees during a growing season in a fresh bilberry pine forest in middle taiga (South Karelia) were researched. During the field measurements the main attention was paid to the response of the leaf photosynthesis to incoming solar radiation and air temperature, as well as of the influence of the air temperature upon dark respiration variation. The results of the field measurements revealed a similar effect of different abiotic factors upon water potential of both coniferous and deciduous species: PAR rate mainly influenced the water potential in July, water vapor deficit – in August, and air temperature – in September. It suggests that taxonomically different species growing in the same climatic region may have similar adaptation mechanisms. The discovered interspecies differences in the response of water exchange to environmental factors in June that are manifested in the prevailed influence of water vapor deficit on the water exchange of pine and PAR on the water exchange of birch occur due to biological traits of the formation of shoots and leaves (needles) the trees during the period of their intensive growth. Analysis of key CO₂ exchange parameters revealed lower photosynthesis rates of pine needles in comparison to birch leaves, probably due to higher photosynthetic efficiency of leaves of deciduous tree species in Karelia. Analysis of the possible response of the CO₂/H₂O exchange of the Karelian pine forests to future climate change showed that increased air temperature and precipitation accompanied by decreased incoming solar radiation (SRES A1B scenario) may result in increase in net CO₂ exchange and evapotranspiration rate of Karelian pine forests by the end of the 21st century.

Keywords: scots pine, silver birch, water potential, stomatal conductance, photosynthesis, climate change, CO₂/H₂O exchange of boreal forests

Бореальные леса покрывают значительные площади поверхности суши северного полушария, оказывая существенное влияние на региональные и глобальные климатические условия [1]. На территории России сосредоточено более половины всех бореальных лесов планеты. В последнее время исследованию бореальных экосистем северного полушария уделяется повышенное внимание, поскольку для этой зоны прогнозируются наиболее значительные климатические изменения, сопровождаемые ростом температуры, изменением режима осадков и ростом повторяемости аномальных явлений погоды, что, как следствие, может привести к существенным изменениям в структуре и функционировании таежных экосистем. В этой связи особую актуальность получает задача исследования возможных ответных реакций наземной растительности на изменения условий внешней среды (температуру воздуха, газовый состав атмосферы, влагообеспеченность почвы и др.) [2, 3]. Метаболический отклик на воздействие факторов внешней среды у отдельных видов растений зависит как от интенсивности и направленности этих воздействий, так и от физиологических характеристик самих растений [4, 5]. Поэтому межвидовая оценка адаптивного потенциала растений представляет особый интерес при прогнозировании их возможного отклика на изменения природной среды и климата. Следует отметить, что отклик растений на изменения внешних условий проявляется в первую очередь в изменении интенсивности протекания их основных физиологических процессов, прежде всего углеродного и водного обмена. Для прогноза возможной реакции различных растительных сообществ на внешние воздействия необходимо оценить масштабы природной изменчивости, а также чувствительность этих процессов к различным внешним факторам. Полученные показатели могут быть использованы в качестве параметров в математических моделях продукционного процесса и водного цикла наземных экосистем [6, 7].

Цель нашей работы – определение количественных значений параметров углеродного и водного обмена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth), как наиболее широко представленных видов древесных растений в условиях среднетаежной зоны Северо-Запада России, и оценка возможных изменений потоков CO_2 и H_2O в сосновых лесных

экосистемах Карелии при изменении климатических условий в будущем по результатам модельных расчетов.

Материалы и методы исследования

Объекты и методика измерений $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена растений. Полевые исследования $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена проводились в сосняке черничном свежем европейской части средней тайги (Южная Карелия, $62^\circ 13' \text{N}$, $34^\circ 10' \text{E}$). Состав древостоя 9С1Б, где С – сосна, Б – береза, II–III класс бонитета – возник после беглого пожара в середине прошлого века. Почва – песчаный иллювиально-гумусово-железистый подзол. Основная масса корней сосредоточена в почвенной толще от 2 до 20 см. Грунтовые воды залегают на глубине 1,5–1,7 м [8].

Объектами исследования в зависимости от поставленных задач были подрост и деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) без внешних признаков угнетения. Исследования параметров углеродного и водного обмена деревьев сосны и березы проводились в течение вегетационных периодов 2007–2017 гг. Для измерения показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена растений в исследованиях использовалась фотосинтетическая система Li-6400XT (Li-Cor Inc., США) и камера давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Программа измерений параметров CO_2 -газообмена в полевых условиях включала получение углекислотных и световых кривых фотосинтеза при разных температурах воздуха и температурных зависимостей темнового дыхания [5]. Для исследования вегетационной динамики суточного ритма водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов сосны и березы отбор образцов проводили с интервалом в 1 час в течение суток с июня по сентябрь в дни с разными погодными условиями. В каждый срок наблюдения проводили для 6 деревьев; с каждого дерева отбирали по 3 побега со средней части кроны. Для регистрации интенсивности света, температуры и относительной влажности воздуха, дефицита упругости водяного пара использовали стандартные метеорологические приборы, систему Li-6400XT (Li-Cor Inc., США) и автономную систему непрерывной регистрации температуры и относительной влажности ТРВ-2 (Инженерные технологии, Россия). Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального иссле-

довательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Для обработки экспериментальных данных использовали корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы. Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента и критерия Фишера при 5%-ном уровне значимости. Статистическую обработку и анализ данных проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica v.10.

Описание модели и сценарии модельных экспериментов. Для проведения модельных экспериментов по оценке возможных изменений потоков CO_2 и H_2O в сосновых лесных экосистемах при изменении климатических условий была использована модель MixFog-SVAT [7]. Одномерная процесс-ориентированная математическая модель MixFog-SVAT была разработана для расчета потоков радиации, тепла, H_2O и CO_2 как в монодоминантных, так и в смешанных древостоях. В качестве основной концепции модели используется сопряженное описание физико-биологических процессов, протекающих в лесной экосистеме от уровня отдельного листа до уровня отдельного дерева, древостоя и всей экосистемы в целом. Модель состоит из тесно взаимосвязанных блоков, описывающих: перенос солнечной радиации; атмосферной турбулентности; транспирацию; испарение задержанных растительностью атмосферных осадков; испарение с поверхности почвы; фотосинтез, гетеротрофное и автотрофное дыхание растений и почвы; перенос тепла и влаги в почве. Основным преимуществом модели является ее способность не только определить интегральные потоки H_2O и CO_2 на уровне всей экосистемы, но также и адекватно оценить вклад почвы, лесной подстилки, а также деревьев разных пород в суммарные потоки парниковых газов с учетом их индивидуальной реакции на изменения условий внешней среды, фенологии, а также различий в структуре и биофизических свойствах [9].

Верификация модели была проведена в ходе многочисленных экспериментов, с использованием экспериментальных данных в различных типах лесных экосистем, и в том числе в сосняках автоморфного ряда в условиях Южной Карелии, и показала ее способность адекватно описывать атмосферные потоки и их изменчивость в лесных экосистемах в широком спектре метеорологических условий.

Для прогноза будущих климатических условий были использованы расчеты по глобальной климатической модели ECHAM5 для сценария A1B [10]. Модельные эксперименты были проведены для двух сценариев возможных изменений растительности. Первый сценарий предусматривал сохранение современной структуры древостоя в будущем. Второй сценарий предполагал изменение надземной и подземной биомассы деревьев (величины листового индекса LAI , диаметра стволов и плотности тонких корней деревьев), рассчитываемой в зависимости от изменения величины первичной нетто продуктивности (NPP) древостоя при будущих климатических условиях. Оба сценария предполагали наличие достаточного количества доступного почвенного азота как при современных условиях, так и в будущем.

Результаты исследования и их обсуждение

Параметры водного обмена. Проведенное исследование влияния интенсивности ФАР, температуры и дефицита упругости водяного пара на вегетационную динамику суточного ритма водного потенциала побегов хвойного и лиственного видов древесных растений в условиях сосняка черничного свежего позволило построить множественную регрессионную модель взаимосвязи водного потенциала сосны и березы от ключевых параметров внешней среды:

$$\Psi = a_0 + a_1 \cdot T + a_2 \cdot VPD + a_3 \cdot PAR,$$

где Ψ – водный потенциал (МПа); T – температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$); VPD – дефицит упругости водяного пара (кПа); PAR – интенсивность ФАР ($\text{мкмоль}/\text{м}^2 \cdot \text{с}$); a_0 – a_3 – коэффициенты модели (табл. 1).

Рассчитанные стандартизированные коэффициенты регрессионной модели были сопоставлены друг с другом для последующего ранжирования соответствующих им факторов по значимости воздействия на исследуемую переменную. Анализ модельных данных показал, что вклады выделенных внешних факторов в изменчивость величины Ψ для сосны и березы хорошо сопоставимы, и межвидовые различия незначительны. Так, например, установлено сходство доминирования ведущих факторов для обоих видов, в частности в июле – интенсивности ФАР, августе – дефицита влажности воздуха, сентябре – температуры воздуха. Однако в июне нами были выявлены

значимые межвидовые отличия ($p < 0,05$) вклада средообразующих факторов в формирование величины Ψ , которые зависели у сосны и березы от VPD и PAR соответственно. Этот факт, вероятно, обусловлен биологическими особенностями роста побегов и развития хвои сосны и листьев березы, в частности формирования ассимиляционной и транспирирующей поверхности в период интенсивного роста растений.

по сравнению с сосной ($-0,6 \dots -0,95$ МПа). Также анализ наших многолетних данных суточной динамики водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов хвойного и лиственного видов показал постоянство диапазонов их предрассветных ($\Psi_{\text{ноб. max}}$) и дневных ($\Psi_{\text{ноб. min}}$) значений, которые составили для сосны $-0,3 \dots -0,7$ и $-0,65 \dots -1,5$ МПа и березы $-0,1 \dots -0,45$ и $-0,5 \dots -1,6$ МПа соответственно.

Таблица 1

Коэффициенты регрессионной модели взаимосвязи водного потенциала побегов сосны обыкновенной (над чертой) и березы повислой (под чертой) с параметрами внешней среды

Месяц	a_0	a_1	a_2	a_3	R^2
Июнь	$-1,631^{***}$	$0,017^{***}$	$0,011^{***}$	$-0,375^{***}$	$0,89^*$
	$-0,664^{***}$	<i>ns</i>	$0,004^{***}$	$-0,330^{***}$	$0,87^*$
Июль	$-0,604^{***}$	$-0,012^{***}$	$0,004^{***}$	$-0,349^{***}$	$0,85^*$
	$-0,115^{***}$	$-0,009^{***}$	<i>ns</i>	$-0,384^{***}$	$0,86^*$
Август	$-1,951^{***}$	$0,017^{***}$	$0,014^{***}$	$-0,305^{***}$	$0,82^*$
	$-2,664^{***}$	<i>ns</i>	$0,025^{***}$	$-0,287^{***}$	$0,81^*$
Сентябрь	$-1,130^{***}$	$0,017^{***}$	$0,006^{***}$	$-0,231^{***}$	$0,79^*$
	$-0,880^{***}$	$0,017^{***}$	$0,005^{***}$	$-0,309^{***}$	$0,74^*$

Примечание: R^2 – коэффициент детерминации; * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, *ns* – неизвестно ($p > 0,05$).

Следует также отметить некоторую инертность отклика водного потенциала исследуемых растений на резкие изменения абиотических факторов в течение суток, что обусловлено механизмом эндогенной регуляции водного обмена. Так, при определенной величине Ψ начинается устьичное ограничение процесса транспирации, что снижает интенсивность дегидратации водопроводящих путей. Степень и интенсивность такой гидравлической регуляции варьирует среди видов и зависит от возраста, структуры и функционального типа растения [4, 3]. Критический порог потери влаги также связывают с величиной Ψ , индуцирующего потерю гидравлической проводимости ксилемы ствола хвойных и лиственных древесных растений на 50 и 80% соответственно [11]. Согласно нашим данным [8] у сосны обыкновенной ограничение транспирационных расходов влаги посредством закрытия устьиц начинается при значениях $\Psi -1,0 \dots -1,1$ МПа. Снижение оводненности ствола у березы повислой происходит при более высоких значениях Ψ облиственного побега [12], поскольку диапазон величин Ψ , которому соответствует максимальная скорость водного потока у березы, сдвинут в сторону более высоких значений ($-0,4 \dots -0,6$ МПа)

Параметры CO_2 -газообмена. Для характеристики CO_2 -газообмена листа мы использовали классический подход Фаркхара [13], предполагающий, что нетто фотосинтез листа зависит от скорости карбоксилирования рибулозобифосфаткарбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О) (Vc_{max}), скорости транспорта электронов при световом насыщении для регенерации акцептора рибулозо-бифосфата (J_{max}), темнового дыхания (R_d) и фактора, характеризующего доступность внутренних неорганических фосфатов для цикла Кальвина (TPU).

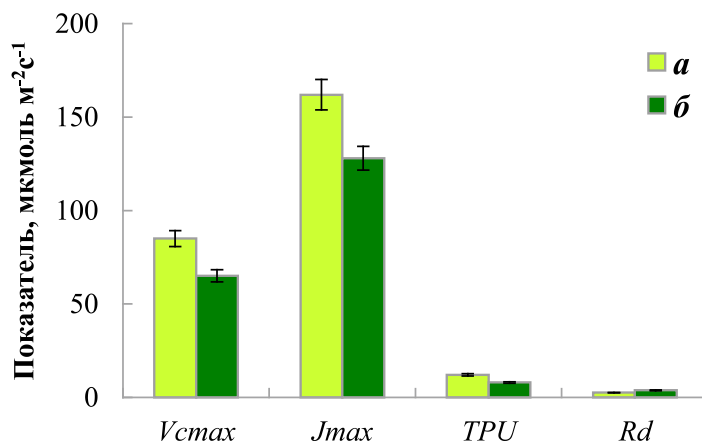
На основе полученных в ходе измерений углекислотных кривых CO_2 -газообмена согласно методике, описанной Шаркей с соавторами [14], были рассчитаны значения максимальной скорости карбоксилирования РБФК/О, скорости транспорта электронов для регенерации акцептора РБФ при световом насыщении и скорости утилизации триозофосфатов. Температурные зависимости Vc_{max} , J_{max} и TPU были получены путем статистического анализа множества значений параметров фотосинтеза и дыхания при разных температурах листа. На основании температурных зависимостей были получены значения Vc_{max} , J_{max} и TPU для выбранной референтной температуры 25 °С. Результаты расчета параметров фотосинтеза показали,

что хвоя сосны характеризуется более низкими значениями $V_{c\max}$, J_{\max} и TPU по сравнению с листом березы (рисунок). В качестве рабочей гипотезы можно сделать предположение, что более высокие значения скорости фотосинтеза у лиственных пород могут быть связаны с более эффективной работой их фотосинтетического аппарата.

Оценка потоков CO_2 и H_2O в лесных экосистемах при будущих изменениях климата. Результаты полевых исследований составляющих CO_2/H_2O -обмена хвойных и лиственных видов древесных растений в разных условиях произрастания [8, 12, 15] были использованы для параметризации скорости фотосинтеза, дыхания и устьичной проводимости сосны и березы в модели MixFog-SVAT и проведения расчетов возможных изменений потоков CO_2 и H_2O в сосновых лесных экосистемах Карелии при изменении климатических условий в будущем (табл. 2).

Результаты модельных экспериментов показали, что прогнозируемый рост температуры и увеличение количества осадков, сопровождаемое возможным изменением

видового состава и общей фитомассы растительности может оказать существенное влияние на величины нетто экосистемного обмена CO_2 (NEE), валовой первичной продукции (GPP), нетто первичной продукции (NPP) древостоев и экосистемного дыхания (RE) в условиях Северо-Запада России. На фоне роста GPP , RE и NEE прогнозируемое относительное увеличение годового испарения (E), несмотря на прогнозируемый рост температуры и количества осадков, будет довольно незначительным. Это может быть обусловлено прогнозируемым снижением приходящей солнечной радиации, которое, несмотря на увеличение продолжительности вегетационного периода и температуры, может вызвать даже незначительное снижение транспирации (TR) древостоя. Прогнозируемое увеличение влагосодержания почвы и поверхностного стока, за счет роста к концу XX в. количества осадков и незначительного изменения испарения, может также привести к снижению влияния атмосферных засух на лесные экосистемы.



Параметры модели фотосинтеза ($V_{c\max}$ – скорость карбоксилирования РБФК/О, J_{\max} – скорость транспорта электронов для регенерации акцептора РБФ при световом насыщении, TPU – скорость утилизации триозофосфатов, R_d – скорость темного дыхания) березы повислой (а) и сосны обыкновенной (б) при температуре листа 25 °С

Таблица 2

Современная и спрогнозированная на конец XXI в. (ECHAM5, SRES A1B) годовая изменчивость E , TR , NEE , GPP , RE и NPP соснового леса подзоны средней тайги европейской территории России при современных и прогнозируемых будущих климатических условиях на конец XXI в.

	E	TR	NEE	GPP	RE	NPP
	(мм год ⁻¹)		(г С м ⁻² год ⁻¹)			
Современные условия	418,5	263,7	-312,9	1441,1	1128,2	599,1
Сценарий A1B	437,6	247,3	-433,7	1895,2	1461,5	787,8

Заключение

Проведенные эксперименты показали высокую чувствительность составляющих $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) к изменению факторов внешней среды, что позволило спрогнозировать возможные будущие изменения составляющих углеродного и водного баланса сосновых и березовых древостоев при разных сюжетных линиях климатических изменений в XXI в. Поддержание экологического равновесия растительного сообщества на фоне изменения CO_2 в атмосфере требует строго сбалансированного поступления и потребления элементов минерального питания, воды, света для продукционного процесса. Любой дисбаланс этого комплекса факторов может привести к нарушению устойчивости и повлиять на продуктивность растений. Это обуславливает важность проводимых исследований для построения более точных прогнозов динамики лесных экосистем в будущем и оценки роли лесов в глобальной климатической системе.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № 0220-2017-0002) и при финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).

Список литературы / References

- Crowther T.W., Glick H.B., Covey K.R., Bettigole C., Maynard D.S., Thomas S.M., Smith J.R., Hintler G., Duquid M.C., Amatulli G., Tuanmu M.N., Jetz W., Salas C., Stam C., Piotto D., Tavani R., Green S., Bruce G., Williams S.J., Wiser S.K., Huber M.O., Hengeveld G.M., Nabuurs G.J., Tikhonova E., Borchardt P., Li C.F., Powrie L.W., Fischer M., Hemp A., Homeier J., Cho P., Vibrans A.C., Umunay P.M., Piao S.L., Rowe S.W., Ashton M.S., Crane P.R., Bradford M.A. Mapping tree density at a global scale. *Nature*. 2015. V. 525. P. 201–205. DOI: 10.1038/nature14967.
- Bonan G.B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*. 2008. V. 320. P. 1444–1449. DOI: 10.1126/science.1155121.
- Faticchi S., Pappas C., Ivanov V. Modeling plant–water interactions: an ecophysiological overview from the cell to the global scale. *WIREs Water*. 2016. V. 3. P. 327–368. DOI: 10.1002/wat2.1125.
- Domec J.C., Schäfer K., Oren R., Kim H.S., McCarthy H.R. Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO_2 concentration. *Tree Physiology*. 2010. V. 30. P. 1001–1015. DOI: 10.1093/treephys/tpq054.
- Pridacha V.B., Bolondinskii V.K., Olchev A.V., Sazonova T.A. Structural and functional peculiarities of plants from the genus *Betula* L. at early stages of ontogenesis. *Biology Bulletin*. 2017. V. 44 (2). P. 144–149. DOI: 10.1134/S1062359017020157.
- Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л. Модельный анализ современных ареалов лесных древесных пород на территории России и их вариаций при возможных изменениях климата // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2010. Т. 23. С. 248–267.
- Korzukhin M.D., Tselniker Yu.L. Model analysis of present ranges for forest tree species in Russia and their changes under two climatic scenarios // *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*. 2010. V. 23. P. 248–267 (in Russian).
- Olchev A.V., Dëshcherevskaya O.A., Kurbatova Y.A., Molchanov A.G., Novenko E.Y., Pridacha V.B., Sazonova T.A. CO_2 and H_2O exchange in the forest ecosystems of southern taiga under climate change. *Doklady Biological Sciences*. 2013. V. 450. P. 173–176. DOI: 10.1134/S0012496613030216.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск: Verso, 2011. 207 с.
- Sazonova T.A., Bolondinskij V.K., Pridacha V.B. Ecophysiological characteristics of Scots pine. *Petrozavodsk: Verso*, 2011. 207 p. (in Russian).
- Ольчев А.В., Авилев В.К., Байбар А.С., Белотелов Н.В., Болондинский В.К., Иванов Д.Г., Кузьмина Е.В., Курбатова Ю.А., Левашова Н.Т., Мамкин В.В., Мангура П.А., Молчанов А.Г., Мухартова Ю.В., Никитин М.А., Новенко Е.Ю., Придача В.Б., Ривин Г.С., Розинкина И.А., Сазонова Т.А., Сандлерский Р.Б., Суркова Г.В., Холопцева Е.С. Леса Европейской территории России в условиях меняющегося климата. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 276 с.
- Olchev A.V., Avilov V.K., Bajbar A.S., Belotelov N.V., Bolondinskij V.K., Ivanov D.G., Kuz'mina E.V., Kurbatova Y.A., Levashova N.T., Mamkin V.V., Mangura P.A., Molchanov A.G., Muhartova Y.V., Nikitin M.A., Novenko E.Y., Pridacha V.B., Rivin G.S., Rozinkina I.A., Sazonova T.A., Sandlerskij R.B., Surkova G.V., Holopceva E.S. Forests of European Russia under climate changes. M.: *Tovarishstvo nauchnykh izdaniy KMK*, 2017. 276 p. (in Russian).
- Roeckner E., Bäuml G., Bonaventura L., Brokopf R., Esch M., Giorgetta M., Hagemann S., Kirchner I., Kornblüeh L., Manzini E., Rhodin A., Schlese U., Schulzweida U., Tompkins A. The atmospheric general circulation model ECHAM 5. PART I: Model description. Report 349. Hamburg, 2003. 127 p. DOI: 10.17617/2.995269.
- Martín-Gómez P., Aguilera M., Pemán J., Gil-Pelegrin E., Ferrio J.P. Contrasting ecophysiological strategies related to drought: the case of a mixed stand of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and a submediterranean oak (*Quercus subpyrenaica*). *Tree Physiology*. 2017. V. 37. P. 1478–1492. DOI: 10.1093/treephys/tpx101.
- Сазонова Т.А., Позднякова С.В., Придача В.Б. Особенности водного режима *Betula pendula* (Betulaceae) с нормальной и аномальной древесиной ствола в онтогенезе // Ботанический журнал. 2012. № 11. P. 1435–1447.
- Sazonova T.A., Pozdnyakova S.V., Pridacha V.B. Water regime features of *Betula pendula* (Betulaceae) with normal and abnormal trunk wood structure in the ontogeny // *Botanicheskiy Zhurnal*. 2012. № 11. P. 1435–1447 (in Russian).
- Farquhar G.D., Caemmerer S., Berry J.A. Models of photosynthesis. *Plant Physiology*. 2001. V. 125. P. 42–45. DOI: 10.1104/pp.125.1.42.
- Sharkey T.D., Bernacchi C.J., Farquhar G.D., Singaas E.L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves. *Plant, Cell and Environment*. 2007. V. 30. P. 1035–1040. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x.
- Придача В.Б., Новичонков Е.В., Сазонова Т.А. Влияние азота на водный и углеродный обмен листа *Betula pendula* и *B. pubescens* (BETULACEAE) // Растительные ресурсы. 2014. № 2. С. 194–204.
- Pridacha V.B., Novichonok E.V., Sazonova T.A. Effects of nitrogen on water and carbon exchange in the *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae) leaf // *Rastitel'nye Resursy*. 2014. № 2. P. 194–204 (in Russian).