

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 582.632:581.132:581.52

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ И ВОЗДУХА НА РОСТ И CO₂-ГАЗООБМЕН САЖЕНЦЕВ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ

В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен, В. Б. Придача, Т. А. Сазонова

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В ходе вегетации изучали CO₂-газообмен и рост побегов у двух групп 3-летних саженцев березы повислой (*Betula pendula* Roth), произраставших в 10-литровых вегетационных сосудах с разной температурой почвы. При более высокой температуре почвы на первоначальном этапе наблюдалась активизация ростовых процессов и увеличение CO₂-газообмена по сравнению с саженцами на холодной почве. Зафиксировано также увеличение устьичной проводимости и более высокое содержание пигментов. По мере роста температуры воздуха и почвы у саженцев на холодных почвах наблюдали последовательное увеличение CO₂-газообмена и темнового дыхания. Суммарная площадь их листьев перед началом интенсивного роста была примерно в три раза меньше, чем у саженцев с повышенной температурой почвы. Температура воздуха до июля была недостаточно высока для запуска процессов интенсивного роста, поэтому значительная часть ассимилятов у саженцев с более теплой почвой откладывалась в запас. Отсутствие мощных аттрагирующих центров, характерных для фазы интенсивного роста, приводило к избытку ассимилятов и ограничению фотосинтеза. Обнаружена достоверная разница в величинах CO₂-газообмена и устьичной проводимости в начальный период вегетации у двух групп саженцев. В дальнейшем у саженцев с повышенной температурой почвы на фоне увеличения температуры воздуха рост CO₂-газообмена был незначительным. По мере прогрева почвы у саженцев, росших в условиях более низкой температуры, разница в величинах фотосинтеза нивелировалась. В период интенсивного роста в июле CO₂-газообмен у свободно растущих саженцев березы повислой был выше, чем у саженцев в вегетационных сосудах. Высказано предположение, что увеличение температуры почвы в ранние сроки вегетации приводит к росту концентрации сахарозы во флоэмном экссудате и способствует увеличению толщины коры. Этот процесс наиболее выражен у экологической формы березы повислой – карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet Ahti).

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet Ahti; CO₂-газообмен; рост; температура воздуха и почвы; хлорофилл.

**V. K. Bolondinskii, L. M. Vilikainen, V. B. Pridacha, T. A. Sasonova.
EFFECT OF THE SOIL TEMPERATURE AND AIR TEMPERATURE ON THE
GROWTH OF SILVER BIRCH SEEDLINGS AND THEIR GASEOUS CO₂
EXCHANGE**

Gaseous CO₂ exchange and shoot growth over a growing season were studied in 3-year-old seedlings of silver birch (*Betula pendula* Roth) growing in 10-litre pots with different soil temperatures. Initially, activation of growth and an increase of CO₂ exchange were observed in seedlings experiencing higher soil temperatures compared to seedlings growing in colder soil. Also, an increase in stomatal conductance and a higher pigment content were detected. In the seedlings growing in cold soil, a consistent rise of CO₂ exchange and dark respiration was observed as the air temperature and soil temperature were growing. In the period before intensive growth, the total leaf area in seedlings rooted in warmer soil was more than three times higher than that of seedlings in cold soil. Until July, air temperatures were not high enough to initiate intensive growth. Therefore, a great deal of assimilates in the seedlings growing under higher soil temperature were largely being deposited, particularly in roots and bark. In the absence of powerful attracting points, assimilates were in excess, and photosynthesis was inhibited. A significant difference in CO₂ exchange and stomatal conductance between the two groups of seedlings was seen at the beginning of the growing season. Later on, as the air temperature was rising, CO₂ exchange increased insignificantly in seedlings growing in soil of higher temperature. Warming up of the soil smoothed down the difference in CO₂ exchange between the two groups of seedlings. In the period of intensive growth in July, CO₂ exchange in seedlings growing naturally in the field was higher than in pot-grown seedlings. We suppose that the increase in soil temperature early in the growing season results in a rise in the concentration of sucrose in the phloem exudate, and promotes bark thickening. This process is quite pronounced in Karelian (curly) birch – an ecological form of silver birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet Ahti).

Key words: *Betula pendula* Roth; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet Ahti; gaseous CO₂ exchange; growth; soil temperature; air temperature; chlorophyll.

Введение

Температура почвы, как и температура воздуха, является одним из важнейших факторов, определяющих скорость роста растений. Температура почвы оказывает большое влияние на развитие корневой системы, активность почвенных микроорганизмов и усвоение фосфатов и нитратов растениями из почвы [Kozłowski, Pallardy, 1997]. В глубине почва прогревается позднее, чем на поверхности, причем запаздывание прямо пропорционально расстоянию от поверхности. Оптимальная температура для роста корневых систем ниже, чем для надземных органов. Практически у всех древесных видов оптимум для роста выше, чем для фотосинтеза [Larcher, 1995].

Изучать влияние температуры почвы на рост и фотосинтез деревьев в полевых условиях сложно, так как действие этого фактора трудно отделить от влияния температуры воздуха и фотопериода [Aphalo et al., 2006]. Отчасти этот факт объясняет небольшое количество работ о влиянии температуры почвы, выполненных для древесных растений в естественных условиях произрастания. Вместе с тем в боль-

шинстве работ, прогнозирующих поведение растений в условиях меняющегося климата, основным фактором является температура воздуха. Температуру почвы часто игнорируют, хотя она может оказывать влияние как на распределение видов, так и на их распространение [Karlsson, Nordell, 1996].

Низкая температура почвы может тормозить рост корней и, следовательно, формирование микоризы [Kozłowski, Pallardy, 1997], тем самым снижая площадь поверхности корней для поглощения воды и питательных веществ. Влияние на рост она может оказывать через несколько различных механизмов. Низкая температура снижает проницаемость корней для воды [Lambert et al., 1998] и увеличивает вязкость воды, замедляя ее движение как через почву, так и через корни [Kozłowski, Pallardy, 1997]. Липиды и протеины в плазматических мембранах клеток корней меняются под воздействием низкой температуры [Karlsson, Nordell, 1996], что влияет на транспортные свойства плазматических мембран [Isvari, Palta, 1989]. Результирующее снижение скорости поглощения воды может вызвать частичное закрывание устьиц и снижение фотосинтеза [Farquhar et al., 1989].

Основной целью нашей работы было комплексное исследование влияния температуры почвы и воздуха на рост и CO_2 -газообмен саженцев березы повислой, а также выявление эколого-физиологических механизмов, участвующих при действии этих факторов.

Материалы и методы

Исследования проводили в течение нескольких вегетационных периодов (май–июль) 2009–2019 гг. на экспериментальных участках Агробиологической станции Карельского научного центра РАН в окрестностях города Петрозаводска (N61°45', E34°20'). Объектами исследований были растения березы повислой (*Betula pendula* Roth).

Эксперимент осуществлялся в основном на саженцах в вегетационных сосудах с мая по июль 2010 г. Однако последние 10 лет проводились дополнительные измерения роста побегов и листьев у двух групп саженцев берез, произраставших в естественных условиях на двух площадях с разным уровнем грунтовых вод. В мае и июне температура почвы на них в корневой зоне различалась соответственно на 6–8 и 3–5 градусов Цельсия.

В 2009 г. двухлетние сеянцы березы повислой в июле были пересажены в 10-литровые вегетационные сосуды высотой 27 см, где с ними в 2009–2010 гг. проводились различные эксперименты [Болондинский и др., 2010, Болондинский, Виликайнен, 2011]. Состав набивки: 0–4 см – галька, 3–10 см – мелкозернистый песок, 10–25 см – почва с пахотного слоя (~ 80 %), перемешанная с почвой с дернового горизонта (~ 20 %). Следует отметить, что среди саженцев обычной березы повислой имелось несколько экземпляров ее экологической формы – карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet Ahti). Поскольку для сравнения этих форм материала было недостаточно, за исключением редких случаев внутривидового разделения не проводили. Чтобы избежать повреждения морозами корневой системы саженцев березы зимой, в конце октября вегетационные сосуды с растениями закопали в почву на глубину 30–35 см. В середине мая следующего года 7 сосудов (группа 1) были выкопаны и помещены на подстил, а остальные 5 сосудов (группа 2) остались в почве.

Кроме саженцев в сосудах рост и CO_2 -газообмен исследовался на 4-летних саженцах, растущих на плодородной почве на хорошо освещенной возвышенности небольшого склона (группа 3). В начале мая 2010 г. высота саженцев в сосудах (группы 1 и 2) и свободно

растущих саженцев составляла соответственно 30–40 и 150–180 см. В весенний период грунтовые воды поднимались до дна закопанных сосудов с саженцами, что было связано с залеганием после 30–40-см торфяной подстилки мощного слоя глины, не пропускавшего талые воды. Хотя в сухую летнюю погоду уровень грунтовых вод находился на уровне 4–5 метров, весной, а также в дождливую погоду вода задерживалась на поверхности.

Измерение показателей CO_2 -газообмена берез проводили с конца 3-й декады мая с 11 до 16 часов в солнечную погоду на неотделенных листьях с помощью портативных фотосинтетических систем Li-Cor 6200 и Li-Cor 6400XT (фирма Li-Cor, США). Сравнение результатов определения показателей CO_2 -газообмена листа с помощью приборов старого и нового поколения показало хорошую сходимость. Температура листа и воздуха, фотосинтетически активная радиация ($\Phi_{\text{АР}}$) и другие параметры измерялись датчиками Li-Cor. В ряде экспериментов проводили оценку устьичной проводимости листа. Портативная система LI 6400XTP (Li-Cor, США) использовалась с середины июля 2010 г. Метеорологические параметры регистрировали с помощью системы Li-Cor 6200 и Li-Cor 6400XT.

В ходе эксперимента растения не испытывали недостатка почвенной влаги. Содержание влаги в сосудах контролировали их взвешиванием. Для определения площади листьев побег с листьями фотографировали и после обработки с помощью компьютерных программ определяли как площадь отдельных листьев, так и суммарную площадь на ветвях и дереве. Температуру воздуха контролировали с помощью термогигрометра серии ИВТМ-7, а также стандартным термографом. Температуру почвы определяли на глубине 20 см. Использовали почвенный термометр АМ-6 и специальные термометры для определения минимальной и максимальной температуры.

Содержание хлорофиллов и суммы каротиноидов в ацетоновой вытяжке определяли на спектрофотометре СФ-2000 (ЛОМО, Россия) согласно общепринятым методикам [Гавриленко, Жигалова, 2003]. Расчет пигментов проводили по формулам Lichtenthaler [1987]. Расчет содержания пигментов производили в мг на грамм сырого веса листа. Аналитическая повторяемость трехкратная.

Проверку статистических гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента при 5%-м уровне значимости. Измерения фотосинтеза проводили в 3-кратной

биологической повторности. Данные на графиках и в таблицах представляют средние значения из трех биологических повторностей.

Результаты и обсуждение

Сокодвижение у берез в 2010 году началось в конце апреля. У саженцев в сосудах, находившихся в это время в почве (группа 2), оно запоздало на 2–3 дня по сравнению с саженцами группы 3. В первую очередь это было связано с более низкой температурой почвы экспериментального участка. Температура почвы на дне сосудов была близка к нулю, в то время как у саженцев группы 3 на глубине 20 см она составляла 2–3 °С (табл. 1).

Рост побегов начался во вторую декаду мая, когда среднесуточная температура воздуха превысила 10 °С, а максимальные дневные температуры воздуха доходили до 20 °С. Несмотря на то что в конце декады температура воздуха в дневное время иногда превышала 20 °С, рост побегов и листьев происходил крайне медленно. Наиболее заметен был рост брахистов, а также первых двух листьев ауксистовет, которые к концу второй декады имели площадь 3–4 см². Площадь остальных листьев не превышала 2 см². В третью декаду мая, когда сосуды с саженцами были уже разделены на две группы, максимальная длина ауксистовет берез в сосудах оставалась меньше 5 см (табл. 2). Длина побегов группы 3 составляла 6–7 см. Несмотря на то что температура почвы в выкопанных сосудах (группа 1) достигала 13 °С и превышала температуру почвы закопанных сосудов (группа 2) на 6–7 °С, в первые

дни после помещения их на настил это мало сказалось на приросте и увеличении площади листьев (табл. 2). Лишь в первую декаду июня, когда рост побегов активизировался, изменения стали заметны. Средняя температура воздуха в это время была на 3–4° ниже, чем в предыдущие декады мая. В этот период наименьший прирост наблюдался у саженцев группы 2. Хотя разница температур почвы в группах 1 и 2 не превышала 5 °С, прирост в группе 1 был выше, чем в группе 2, а площадь листьев на генеральном побеге была почти в два раза выше (табл. 2). Различия ростовой активности саженцев березы в вегетационных сосудах двух опытных групп начали сглаживаться лишь в первую декаду июля при существенном росте температуры воздуха, когда сосуды группы 2 находились рядом с сосудами группы 1. Таким образом, некоторое отставание в росте побегов и листьев саженцев группы 2, которое наблюдалось в первую декаду июля, нивелировалось во вторую декаду. Средние максимальные температуры воздуха в июле существенно превышали среднегодовые значения, температура почвы на глубине 20 см в сосудах достигала 23 °С, а в группе 3 – 20 °С (табл. 1).

Вместе с тем саженцы группы 3 имели более высокий прирост по сравнению с таковыми в группе 2 до конца второй декады июля (соответственно 45 и 39 см), хотя температура почвы в сосудах у последних в этот период превышала температуру почвы у группы 3. Такая тенденция сохранялась до середины августа. Если первоначально прирост саженцев в группе 1 был выше, чем у свободно растущих саженцев (группа 3), то начиная со второй декады июля

Таблица 1. Температурный режим воздуха и почвы у исследуемых деревьев

Table 1. The air and soil temperature conditions of the trees under study

Даты Date	Температура воздуха The air temperature			Температура почвы The soil temperature					
	°С			группа 1 group 1		группа 2 group 2		группа 3 group 3	
	T _m	T _{min}	T _{max}	T _m	T _{max}	T _m	T _{max}	T _m	T _{max}
01–10.05	6,8 ± 1,3	3,2	10,8	-	-	1,2 ± 0,5	3,5	2,1 ± 0,3	4,1
11–20.05	15,3 ± 2,8	10,8	19,8	12,1 ± 2,1	15,2	3,3 ± 0,6	5,5	5,3 ± 0,6	7,2
21–31.05	12 ± 2,3	8,3	15,2	11,7 ± 1,9	13,1	5,7 ± 0,8	7,4	7,2 ± 0,8	9,5
01.10.06	10,7 ± 2,1	6,3	13,9	9,8 ± 1,8	12,3	6,1 ± 0,9	7,6	8,5 ± 1,1	11
11–20.06	12,7 ± 2,5	9,2	15,9	12 ± 2,0	14	9,5 ± 1,1	11,1	10 ± 1,2	12,1
21–30.06	16,3 ± 2,9	11,4	19,9	15,3 ± 2,6	17,4	11 ± 1,3	14,3	12 ± 1,3	15
01.10.07	21,6 ± 3,5	16,7	25,5	20,6 ± 2,9	24	-	-	18 ± 1,8	20,2
11–20.07	23,2 ± 3,6	18,2	27,5	23,1 ± 3,0	25,9	-	-	20 ± 1,9	22
21–31.07	22,1 ± 3,1	17,9	25,9	22,5 ± 2,8	25,1	-	-	21 ± 1,7	23,3

Примечание. T_m, T_{min} и T_{max} – соответственно средняя, минимальная и максимальная температура за декаду.

Note. T_m, T_{min} and T_{max} – respectively, mean temperature, minimum temperature, and maximum temperature per ten-day periods.

Таблица 2. Показатели роста лидирующих побегов саженцев
Table 2. Growth parameters of the leading shoots of the seedlings

Даты Date	группа 1 group 1		группа 2 group 2		группа 3 group 3	
	L, см cm	S, см ² cm ²	L, см cm	S, см ² cm ²	L, см cm	S, см ² cm ²
31.05	5.1 ± 1,2	20,5 ± 1,5	3,4 ± 0,9	12,3 ± 1,1	4,8 ± 1,0	16,7 ± 1,2
10.06	10.2 ± 2,4	26 ± 1,7	8,5 ± 1,8	13,2 ± 1,3	9,7 ± 2,1	19,5 ± 1,4
18.06	17.1 ± 2,9	29,2 ± 1,8	13,6 ± 2,2	15,1 ± 1,2	14,1 ± 2,4	25,9 ± 1,7
24.06	20.2 ± 3,1	34,3 ± 2,3	16,2 ± 2,7	18,7 ± 1,5	18,8 ± 2,7	29,2 ± 1,7
8.07	34,6 ± 4,3	88 ± 3,6	27,1 ± 3,1	62,4 ± 2,9	29 ± 3,5	69,4 ± 2,8
14.07	42,3 ± 4,7	126 ± 5,8	38,6 ± 4,1	99,5 ± 3,8	45 ± 6,3	117 ± 5,1
22.07	55,2 ± 4,9	178 ± 9,7	49,0 ± 4,3	165 ± 7,4	61 ± 4,6	189 ± 10,6

Примечание. L, S – средняя величина соответственно длины побегов и площади листьев на них.
Note. L, S – respectively, mean length and foliage area of the shoots.

ситуация изменилась и лидировали саженцы группы 3 – 61 и 55 см соответственно (табл. 2).

Увеличение суммарной площади листьев в середине июля на главных побегах большинства исследуемых растений достигало 30 см² в сутки, что было больше, чем за весь первый месяц вегетации. Наибольшие по площади листья (до 55 см²) наблюдались у саженцев группы 1, однако общая площадь листьев на генеральных побегах в конце июля была на 30–40 % выше у группы 3. Этот факт, вероятно, обусловлен тем, что с середины июля наряду с сильным повышением температуры воздуха значительно повысилась и температура почвы в вегетационных сосудах, что вызывало быстрое иссушение верхнего почвенного слоя. Кроме того, корневые системы саженцев берез в сосудах находились в ограниченном пространстве. В начальный период вегетации при хорошем поливе это не вносило существенной погрешности в эксперимент. Однако уже во вторую половину июня невозможность нормального развития корней оказывала влияние как на рост побегов, так и на фотосинтез. В конце июля – начале августа наблюдалось значительное замедление роста главного побега саженцев в сосудах по сравнению с группой 3 (соответственно 64 и 85 см).

Интенсивный рост побегов начинался, когда средние температуры воздуха устойчиво превышали 18 °С, а температура почвы на глубине 20 см – 15 °С. Обычно это происходило в начале июля. Однако наблюдения за ростом 3–5-летних саженцев пробных площадей Агробиологической станции на протяжении 2009–2019 гг. показали, что в некоторые сезоны интенсивный рост мог начаться и в середине июня, когда температурные показатели были близки к этим величинам. Так, во время длительного

потепления (16–24 июня 2019 г.), когда средние температуры воздуха превысили 18 °С, а максимальные достигали 27 °С, начался интенсивный рост саженцев березы практически на всех опытных участках. Листья, выросшие в этот период, имели среднюю величину площади 40–45 см², а на одном из саженцев – до 60 см². Затем наступило похолодание – средняя температура воздуха с 27 июня по 3 июля не превышала 12 °С, а ночью температура опускалась до 8–10 °С. Рост как побегов, так и листьев сильно замедлился. Вторичное сильное похолодание (7–15 июля) с ночными температурами до 3 °С привело к тому, что рост побегов прекратился. Немногочисленные листья, выросшие во время этого похолодания, имели конечную величину площади от 7,5 до 9 см². Средние значения температуры почвы составляли при этом 8–12 °С. Затем с повышением температуры (17–28 июля) интенсивный рост возобновился, и площадь новых листьев снова достигла значительных величин (35–40 см²). Наибольшие прирост и площадь листьев наблюдались у саженцев, растущих на участках с хорошо прогреваемой почвой. Сроки наступления почти всех фаз отставали на 3–5 дней у саженцев, растущих на более холодных почвах (с высоким уровнем грунтовых вод в весенний период).

Исследования CO₂-газообмена проводили на саженцах в сосудах начиная с 3-й декады мая, а в группе 3 – с середины июня. CO₂-газообмен в основном измеряли на первых двух листьях ауксисластов, достигших размера 7–9 см². Площадь остальных листьев не превышала 4 см². При измерении фотосинтеза на побегах длиной до 7 см, когда в ассимиляционную камеру помещали 4–5 листьев меньшей площади, получали более низкие значения

фотосинтеза, чем на первых двух листьях. Сопоставление величин CO_2 -газообмена листьев саженцев берез опытных групп показало, что в первую декаду июня низкая температура почвы у саженцев группы 2 уменьшала поглощение углекислоты на 30–40 % по сравнению с наблюдаемым у групп 1 и 3. Отмеченная тенденция сохранялась на протяжении первой декады июня (рис.). Вместе с тем между группами 1 и 3 в июне значимых различий CO_2 -газообмена выявлено не было ($p > 0,05$). Некоторое ограничение CO_2 -газообмена в этот период происходило и из-за сравнительно низкой температуры воздуха (9–11 °C). Так, например, даже у саженцев группы 1 с более высокой температурой почвы в сосудах по сравнению с таковой у двух других экспериментальных групп максимальные величины фотосинтеза не превышали $13 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$.

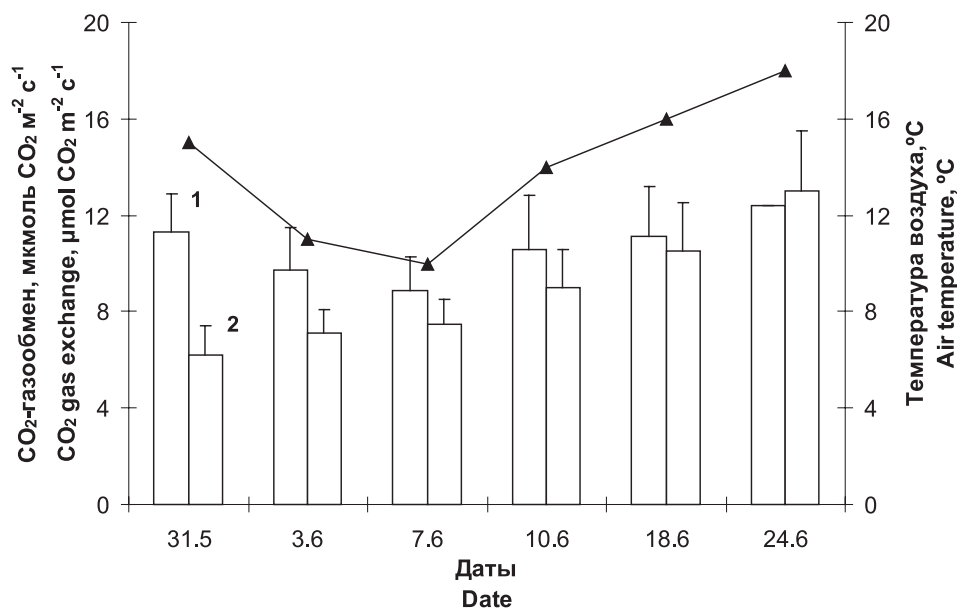
В отдельные дни повышение температуры воздуха приводило к увеличению CO_2 -газообмена у саженцев группы 1 и 3 и практически не сказывалось на группе 2. Температура почвы в диапазоне 5–10 °C ограничивала CO_2 -газообмен, что, вероятно, было связано с малой проводимостью устьиц, которая при возрастании температуры воздуха в полуденные часы может в таких ситуациях уменьшаться [Larcher, 1995].

Аналогичное явление ранее нами было отмечено у сосны обыкновенной [Сазонова и др., 2011], когда во вторую декаду мая значительное

повышение температуры воздуха, до 25 °C днем и 19 °C ночью, активизировало ростовые процессы и привело к увеличению CO_2 -газообмена в первый день, а затем к его снижению в последующие дни. Этот факт обусловлен 3-кратным снижением устьичной проводимости для ограничения транспирационных расходов влаги и уменьшения интенсивности дегидратации ксилемы ствола [Сазонова и др., 2017]. Сильного снижения CO_2 -газообмена частично удалось избежать за счет увеличения мезофильной проводимости [Болондинский, 2012], вследствие чего произошла кратковременная активизация роста побегов, прекратившаяся из-за последующего понижения температуры.

Темновое дыхание листьев в течение всего июня у растений группы 2 было ниже, чем у остальных групп саженцев. У саженцев группы 1 темновое дыхание в июне при температуре воздуха 12–15 °C и почвы 10–13 °C было сравнимо с дыханием закончивших рост листьев в июльский период (1,2–1,5 $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$). Однако у быстро растущих листьев саженцев в сосудах в июле оно достигало максимальных за сезон величин – до 6 $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. В середине июня максимум дыхания приходился на первые листья медленно растущих ауксипластов – 3,5 $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Величина темнового дыхания зависела от скорости роста листа в большей степени, чем от температуры почвы и воздуха.

Содержание зеленых пигментов, в частности их суммы $X_l (a+b)$, составляло в первую декаду



Средние величины температуры воздуха и CO_2 -газообмена листьев саженцев групп 1 и 2

Mean values of the air temperature and CO_2 gas exchange of the leaves in groups 1 and 2

июня у листьев первого поколения в 1 и 2 группе саженцев соответственно 1,26 и 1,01 мг/г, а в конце третьей декады – 1,47 и 1,39 мг/г. Второе измерение хлорофилла проводили, когда сосуды группы 2 были выкопаны из почвы, при примерно одинаковой температуре почвы в сосудах группы 1 и 2. Сравнительно невысокие значения CO_2 -газообмена у саженцев группы 2 отчасти могут быть обусловлены более низким содержанием пигментов в первых двух листьях ауксисластов по сравнению с таковым у саженцев группы 1. В группе 3 содержание пигментов было на 10–15 % ниже, чем в группе 1.

После повышения температуры почвы у саженцев группы 1 в середине мая активизировался рост ауксисластов. К концу мая наблюдались достоверные различия в длине побегов ($p = 0,046$) и площади листьев ($p = 0,047$) саженцев групп 1 и 2 (табл. 2). Это привело к более быстрому росту побегов и листьев. В результате во вторую и третью декаду июня общая площадь листьев превышала на 30–40 % площадь листьев саженцев, находившихся в холодной почве (табл. 2). Несмотря на достаточно высокую температуру почвы с середины июня у саженцев группы 1 (табл. 1), интенсивный рост не наступал из-за низкой температуры воздуха (12–14 °C). Поэтому можно предположить, что у них в определенные моменты наблюдался избыток ассимилятов, часть которых откладывалась в запас. Подобное явление наблюдалось у сосны обыкновенной в последние недели перед фазой интенсивного роста [Кайбияйнен, Софронова, 2003]. Избыток концентрации сахарозы мог привести к репрессивному воздействию на фотосинтетический аппарат, что вызывало ограничение поглощения углекислоты [Мокроносов, 1981].

В первую декаду июня, когда температура почвы у саженцев группы 1 на 5–8 °C превышала температуру почвы у группы 2, средняя величина поглощения углекислоты у них составляла соответственно 11,6 и 5,9 мкмоль $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ ($p = 0,023$). В последующие дни, хотя ростовые процессы у саженцев группы 1 носили более интенсивный характер, чем в группе 2, поглощение углекислоты у них практически не увеличивалось (рис.). В то же время у саженцев группы 2 наблюдался непрерывный рост фотосинтеза на протяжении всего июня, и в конечном счете величина CO_2 -газообмена у них превысила величину, наблюдаемую у саженцев группы 1. Хотя достоверные различия были зафиксированы только для первых измерений в начале июня, в дальнейшем наблюдалась тенденция уменьшения поглощения углекислоты у саженцев группы 1 и, напротив, его увеличение у са-

женцев группы 2 по мере прогревания почвы. У саженцев группы 3 в середине июня поглощение углекислоты было меньше, чем в группе 1 (10,1 и 11,6 мкмоль $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ соответственно), однако с конца первой декады июля оно превысило величины, наблюдаемые у саженцев в сосудах.

Устьичная проводимость, измеренная в начале июня, составила у саженцев групп 1 и 2 соответственно 0,081 и 0,052 моль $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ ($p = 0,046$), что являлось, вероятно, основной причиной повышенных значений фотосинтеза в группе 1 и более активного роста ауксисластов. Устьичная проводимость, измеренная во вторую декаду июня у саженцев групп 1 и 2, составила соответственно 0,076 и 0,084 моль $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ ($p = 0,058$). К этому времени разница температуры почвы в сосудах двух групп не превышала 3 °C и приросты площади листьев практически сравнялись. Вплоть до середины июля площадь листьев на лидирующих побегах группы 1 была больше по сравнению с группой 2 (табл. 2), а значит, и отток ассимилятов был выше. Близкие значения устьичной проводимости на саженцах березы повислой при температуре почвы 5 и 10 °C приводят финские исследователи [Aphalo et al., 2006]. При 20 °C на 70-й день после пересадки саженцев (середина июля) она достигала 0,39 моль $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$.

Причина отсутствия роста CO_2 -газообмена во вторую декаду июня у саженцев группы 1 связана, вероятнее всего, с ограничениями устьичной проводимости. В то же время в работе [Aphalo et al., 2006] установлено, что C_i (внутриклеточная концентрация CO_2) заметно не снижалась. Это говорит о том, что фотосинтез подавлялся только частично устьичным закрыванием, а частично через некоторые другие механизмы, такие как влияние температуры на гормональную регуляцию или на доступность питательных веществ почвы. DeLucia с соавт. [1991] высказали предположение на основании поведения семян *Pinus sylvestris*, что гормональный сигнал из корневой системы может вызывать устьичное закрывание при низких температурах почвы.

Хотя ростовые процессы в группе 1 носили более активный характер, чем в группах 2 и 3, они были во много раз меньше, чем в период интенсивного роста в июле. В это время максимальные температуры воздуха не превышали 15 °C, а средние колебались в диапазоне 10–12 °C. Начало интенсивного роста у растений контролируется как температурой воздуха, так и температурой почвы [Larcher, 1995]. Сравнительно небольшая интенсивность роста и незначительная мощность аттрагирующих

центров могла приводить к избытку ассимилятов у саженцев группы 1, следствием чего было уменьшение устьичной проводимости и фотосинтеза.

Вариабельность значений CO_2 -газообмена в группе 1 была значительно выше, чем в группах 2 и 3. В группе 2 наряду с саженцами березы повислой имелись два дерева карельской березы. Каких-либо заметных отличий между двумя формами как в ростовых, так и газометрических параметрах выявить не удалось. В группе 1 присутствовали три карельские березы. Ростовые показатели у них были примерно такие же, как у березы повислой. Однако со второй декады июня значения фотосинтеза у двух саженцев карельской березы почти в 1,4 раза превосходили величины фотосинтеза березы повислой ($13,7$ и $9,6$ $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$). Это приводило к увеличению стандартного отклонения, снижению достоверности различий групп 1 и 2, а также завышало среднюю величину поглощения углекислоты у саженцев группы 1.

Как показали наши исследования [Болондинский, Виликайнен, 2018], у карельской березы, несмотря на более высокие концентрации сахарозы во флоэмном экссудате, фотосинтез сохраняется практически на таком же уровне, как у березы повислой. Один из способов утилизации сахаров связан с запасанием питательных веществ в коре и с увеличением ее размеров [Новицкая, 2008]. И оптимизацию процесса поглощения углекислоты, и утолщение коры можно рассматривать как адаптационную стратегию карельской березы, позволяющую ей выживать в сложных условиях с ограниченной освещенностью. Не исключено, что увеличение температуры почвы в период перед фазой интенсивного роста может приводить к усиленному росту коры у карельской березы. Доказательства увеличения за две декады толщины коры у карельской березы по сравнению с березой повислой получить не удалось. Эти предположения требуют дополнительной проверки. В июле, когда начался интенсивный рост побегов, существенных различий в фотосинтезе карельской березы и березы повислой зафиксировано не было.

В ходе интенсивного роста побегов к середине июля разница в метрических показателях двух групп стала несущественной. Максимальные величины фотосинтеза составили соответственно у первой и второй групп $21,1$ и $20,1$ $\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, а устьичная проводимость для паров воды – $0,65$ и $0,52$ $\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Высокие значения поглощения углекислоты приходились на дневные часы, когда температу-

ра воздуха доходила до $28\text{--}30$ $^{\circ}\text{C}$, почвы – до 26 $^{\circ}\text{C}$, а ФАР на горизонтальную поверхность составляла $1400\text{--}1500$ $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Это приводило к очень высоким ростовым показателям. Суммарная площадь листьев на главных побегах саженцев за одни сутки увеличивалась на $36\text{--}41$ см^2 , в то время как за целый месяц начала вегетации (20 мая – 24 июня) она достигла у саженцев с повышенной температурой почвы $32\text{--}35$ см^2 , а на холодной почве не превышала 20 см^2 (табл. 2).

Если в начальный период интенсивного роста площадь листьев у саженцев в сосудах увеличивалась быстрее, чем у саженцев группы 3, то начиная с середины июля рост побегов свободно растущих саженцев опережал таковой у саженцев в сосудах. В одной из редких отечественных работ, в которой изучалось влияние температуры почвы на фотосинтез двухлетних интактных сеянцев березы повислой [Холопцева и др., 2012], в регулируемых условиях среды наибольший потенциальный максимум нетто-фотосинтеза ($4,3$ $\text{мг CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$) у сеянцев березы повислой наблюдался при температуре почвы $15,0$ $^{\circ}\text{C}$, воздуха $20,6$ $^{\circ}\text{C}$ и освещенности $34,6$ клк. Нужно учесть, что наши большие величины ($20\text{--}22$ $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$) получены в период интенсивного роста, когда растения испытывали значительную потребность в ассимилятах. Устьица были максимально открыты, что обеспечивало значительный приток углекислоты к реакционным центрам. Перед началом интенсивного роста (3 декада июня) мы получали показатели, близкие к приводимым в указанной статье. Это еще раз подтверждает, что в исследованиях нужно учитывать фазу развития растения.

Заключение

Рост первых двух листьев ауксипластов начинался при температуре воздуха $10\text{--}12$ $^{\circ}\text{C}$ и низкой температуре почвы (до 5 $^{\circ}\text{C}$) за счет запасов прошлого года. На этой стадии их рост контролировался температурой и при низкой температуре мог растягиваться во времени. Далее, если температура воздуха повышалась, как это часто наблюдалось в мае, а температура почвы росла очень медленно, рост листьев второго поколения происходил с низкой скоростью.

У саженцев с более высокой температурой почвы в начальный период вегетации зафиксировано достоверное увеличение CO_2 -газообмена, устьичной проводимости и содержания хлорофилла у первых двух листьев ауксипластов. Более активный рост побегов

и листьев в конце мая – начале июня способствовал увеличению площади листовой, поглощающей на 50–60 % углекислоты больше, чем у саженцев на холодной почве. Это обеспечивало значительный поток сахаров во флоэмном экссудате, который из-за сравнительно низкой температуры воздуха не мог полностью использоваться на рост побегов и листьев. В результате у саженцев на более теплой почве происходило снижение интенсивности фотосинтеза вплоть до третьей декады июня. И далее, несмотря на потепление, он рос очень медленно вплоть до фазы интенсивного роста.

Предполагаем, что избыток ассимилятов, который, возможно, имел место у саженцев с более теплой почвой, уходил в запас, прежде всего в корни и кору. Данное обстоятельство могло стимулировать рост коры у этой группы саженцев. Поскольку поглощение углекислоты у карельской березы ограничивалось в меньшей степени, чем у березы повислой, нарастание коры у данной экологической формы могло быть более значительным, чем у березы повислой.

По мере прогрева почвы разница в значениях CO_2 -газообмена у саженцев всех исследуемых групп сглаживалась. Максимальные величины фотосинтеза у саженцев в сосудах составляли $21,1 \text{ моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Столь значительным показателем способствовала высокая устьичная проводимость (до $0,65 \text{ моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$). Максимальные значения поглощения углекислоты приходились на дневные часы, когда температура воздуха доходила до $28\text{--}30^\circ\text{C}$, а почвы – до 26°C . Это приводило к очень высоким ростовым показателям.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0220-2014-0010) и при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).

Литература

Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование CO_2 -газообмена листьев березы повислой и карельской березы в условиях засухи 2010 г. // Труды КарНЦ РАН. 2011. № 3. С. 12–15.

Болондинский В. К., Придача В. Б., Позднякова С. В., Виликайнен Л. М. Исследование газообмена у листьев карельской березы и березы повислой в anomalно жаркое лето 2010 г. // Растение и стресс: Тез. докл. Всерос. симпозиума. М., 2010. С. 66–67.

Болондинский В. К. Регуляция CO_2 -газообмена у сосны обыкновенной в период интенсивного роста

побегов // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты: КНЦ РАН, 2012. С. 35–39.

Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование CO_2 -газообмена растений березы повислой, выращиваемых в условиях разной обеспеченности элементами азотного питания // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 12. С. 99–109. doi: 10.17076/eb885

Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 256 с.

Кайбияйнен Л. К., Софронова Г. И. Роль транспортной системы в регуляции донорно-акцепторных отношений у *Pinus sylvestris* L. // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 1. С. 136–143.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 143 с.

Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Влияние водного дефицита хвои сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения // Лесоведение. № 4. 2017. С. 311–318. doi: 10.7868/S0024114817040076

Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск: Verso, 2011. 210 с.

Холопцева Е. С., Болондинский В. К. Особенности регуляции газообмена древесных растений в период интенсивного роста // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира: Матер. междунар. науч. конф. (Минск – Нарочь, 23–26 сент. 2014 г.). Минск: Эксперспектива, 2014. С. 271–275.

Холопцева Е. С., Дроздов С. Н., Сазонова Т. А., Хилков Н. И. Влияние температуры почвы и других факторов среды на фотосинтез сеянцев березы // Уч. зап. ПетрГУ. Сер. Естественные и технические науки. 2012. № 8(129). С. 28–32.

Aphalo P. J., Lahti M., Lehto T., Repo T., Rummukainen A., Mannerkoski H., Finér L. Responses of silver birch saplings to low soil temperature // *Silva Fennica*. 2006. Vol. 40(3). P. 429–442.

Clarkson D. T., Earnshaw M. J., White P. J., Cooper H. D. Temperature dependent factors influencing nutrient uptake: an analysis of response at different levels of organization // Long S. P., Woodward F. I. (eds.). *Plants and temperature*. The Company of Biologists, Cambridge. 1988. Vol. 42. P. 281–309.

DeLucia E. H., Day T. A., Oquist G. The potential for photoinhibition of *Pinus sylvestris* L. seedlings exposed to high light and low soil temperature // *J. Exp. Bot.* 1991. Vol. 42. P. 611–617.

Farquhar G. D., Wong S. C., Evans J. R., Hubick K. T. Photosynthesis and gas exchange // H. G. Jones, T. J. Flowers, M. B. Jones (eds.). *Plants under stress*. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. Vol. 39, ch. 4. P. 47–69.

Iswari S., Palta J. P. Plasma membrane H^+ -ATPase as a site of functional alteration during cold acclimation and freezing injury // P. H. Li (ed.). *Low tempera-*

ture stress physiology in crops. Boca Raton: CRC Press, 1989. P. 123–137.

Karlsson P. S., Nordell K. O. Effects of soil temperature on the nitrogen economy and growth of mountain birch seedlings near its presumed low temperature distribution limit // *Ecoscience*. 1996. Vol. 3. P. 183–189.

Kozłowski T. T., Pallardy S. G. Physiology of woody plants. 2nd edn. San Diego: Academic Press, 1997. 478 p.

Kramer P. J. Water relations of plants. New York: Academic Press, 1983. 462 p.

References

Bolondinskii V. K., Vilikainen L. M. Issledovanie CO₂-gazoobmena list'ev berezy povisloi i karel'skoi berezy v usloviyakh zasukhi 2010 g. [Investigation of CO₂ exchange in leaves of silver birch and Karelian birch during drought]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2011. No. 3. P. 12–15.

Bolondinskii V. K., Pridacha V. B., Pozdnyakova S. V., Vilikainen L. M. Issledovanie gazoobmena u list'ev karel'skoi berezy i berezy povisloi v anomal'no zharkoe leto 2010 g. [Study of gas exchange in leaves of Karelian birch and silver birch in abnormally hot summer of 2010]. *Rastenie i stress: Tez. dokl. vseros. simpoziuma* [Plants under stress: Proceed. All-Russ. Symp.]. Moscow, 2010. P. 66–67.

Bolondinskii V. K. Regulyatsiya CO₂-gazoobmena u sosny obyknovЕННОй v period intensivnogo rosta pobegov [Regulation of CO₂-gaseous exchange of *Pinus sylvestris* during intensive growth of shoots]. *Ekol. problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya* [Ecol. problems of Northern region and ways of their solution]. Apatity: KNTs RAN, 2012. P. 35–39.

Bolondinskii V. K., Vilikainen L. M. Issledovanie CO₂-gazoobmena rastenii berezy povisloi, vyrashchiyaemykh v usloviyakh raznoi obespechennosti elementami azotnogo pitaniya [CO₂-gaseous exchange in silver birch saplings growing under different levels of nitrogen supply]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 12. P. 99–109. doi: 10.17076/eb885

Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. Bol'shoi praktikum po fotosintezu [Large workshop on photosynthesis]. Moscow: Akademiya, 2003. 256 p.

Kaibiyainen L. K., Sofronova G. I. Rol' transportnoi sistemy v regulyatsii donorno-aktseptornykh otnoshenii u *Pinus sylvestris* L. [The Role of the transport system in the control of the source-sink relations in *Pinus sylvestris* L.]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2003. Vol. 50, no. 1. P. 136–143.

Mokronosov A. T. Ontogeneticheskii aspekt fotosinteza [Ontogenetic aspect of photosynthesis]. Moscow: Nauka, 1981. 196 p.

Novitskaya L. L. Karel'skaya bereza: mekhanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalii [Karelian birch: Mechanisms of growth and development of structural abnormalities]. Petrozavodsk: Verso, 2008. 143 p.

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Vliyanie vodnogo defitsita khvoi sosny obyknovЕННОй na fotosintez v usloviyakh dostatochnogo pochvennogo uvlazhneniya [The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil

Lambers H., Chapin F. S., Pons T. L. Plant physiological ecology. New York: Springer, 1998. 389 p.

Larcher W. Physiological plant ecology, 3rd edn. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 506 p.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membranes // *Methods Enzymol*. 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Поступила в редакцию 13.09.2019

moistening]. *Lesovedenie* [Forest Sci.]. 2017. No. 4. P. 311–318. doi: 10.7868/S0024114817040076

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Ekologo-fiziologicheskaya kharakteristika sosny obyknovЕННОй [Ecological and physiological characteristics of Scots pine]. Petrozavodsk: Verso, 2011. 210 p.

Kholoptseva E. S., Bolondinskii V. K. Osobenosti regulyatsii gazoobmena drevesnykh rastenii v period intensivnogo rosta [Features of regulation of gas exchange of woody plants in the period of intensive growth]. *Sovr. sostoyanie, tendentsii razvitiya, ratsional'noe ispol'zovanie i sokhranenie biol. raznoobraziya rastitel'nogo mira: Mater. mezhdunar. nauch. konf. (Minsk – Naroch', 23–26 sent. 2014 g.)* [Current state, growth tendency, rational use and conservation of biol. diversity of plants: Proceed. int. conf. (Minsk-Naroch, Sept. 23–26, 2014)]. Minsk: Ekoperspektiva, 2014. P. 271–275.

Kholoptseva E. S., Drozdov S. N., Sazonova T. A., Khilkov N. I. Vliyanie temperatury pochvy i drugikh faktorov sredy na fotosintez seyantsev berezy [Effect of soil temperature on light-thermal characteristics of birch seedlings *Betula pendula*]. *Uch. zap. PetrGU Ser. Estestvennye i tehnichestkie nauki* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ. Nat. and Tech. Sci.]. 2012. No. 8(129). P. 28–32.

Aphalo P. J., Lahti M., Lehto T., Repo T., Rummukainen A., Mannerkoski H., Finér L. Responses of silver birch saplings to low soil temperature. *Silva Fennica*. 2006. Vol. 40(3). P. 429–442.

Clarkson D. T., Earnshaw M. J., White P. J., Cooper H. D. Temperature dependent factors influencing nutrient uptake: an analysis of response at different levels of organization. Long S. P., Woodward F. I. (eds.). *Plants and temperature. The Company of Biologists*, Cambridge. 1988. Vol. 42. P. 281–309.

DeLucia E. H., Day T. A., Oquist G. The potential for photoinhibition of *Pinus sylvestris* L. seedlings exposed to high light and low soil temperature. *J. Exp. Bot.* 1991. Vol. 42. P. 611–617.

Farquhar G. D., Wong S. C., Evans J. R., Hubick K. T. Photosynthesis and gas exchange. Jones H. G., Flowers T. J., Jones M. B. (eds.). *Plants under stress*. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. Vol. 39, ch. 4. P. 47–69.

Iswari S., Palta J. P. Plasma membrane H⁺-ATPase as a site of functional alteration during cold acclimation and freezing injury. P. H. Li (ed.). *Low temperature stress physiology in crops*. Boca Raton: CRC Press, 1989. P. 123–137.

Karlsson P. S., Nordell K. O. Effects of soil temperature on the nitrogen economy and growth of mountain birch seedlings near its presumed low temperature distribution limit. *Ecoscience*. 1996. Vol. 3. P. 183–189.

Kozłowski T. T., Pallardy S. G. Physiology of woody plants. 2nd edn. San Diego: Academic Press, 1997. 478 p.

Kramer P. J. Water relations of plants. New York: Academic Press, 1983. 462 p.

Lambers H., Chapin F. S., Pons T. L. Plant physiological ecology. New York: Springer, 1998. 389 p.

Larcher W. Physiological plant ecology, 3rd edn. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 506 p.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membranes. *Methods Enzymol.* 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Received September 13, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болондинский Виктор Константинович

научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: bolond@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Виликайнен Людмила Матвеевна

физик
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vilikainen@mail.ru
тел.: (8142) 768160

Придача Владислава Борисовна

заведующая лаб. физиологии и цитологии древесных
растений, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: pridacha@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Сазонова Татьяна Аркадьевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sazonova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Bolondinskii, Viktor

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: bolond@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Vilikainen, Ludmila

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vilikainen@mail.ru
tel.: (8142) 768160

Pridacha, Vladislava

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: pridacha@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Sazonova, Tatiana

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160