

УДК 582.632:581.132:581.52

ИССЛЕДОВАНИЕ CO₂-ГАЗООБМЕНА ДЕРЕВЬЕВ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В УСЛОВИЯХ НИЗКОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ В ПОСАДКАХ С РАЗНЫМ ПЛОДОРОДИЕМ ПОЧВЫ

В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Проведена сравнительная оценка CO₂-газообмена у листьев затененных ветвей карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) на двух культурах 40–50-летнего возраста при различных уровнях минерального питания. Для каждого из участков сравнивались также параметры CO₂-газообмена световых и теневых листьев. Характеристики CO₂-газообмена теневых листьев различались по своим показателям в зависимости от содержания основных минеральных веществ (N, P, K) в почве. При улучшении плодородия почвы средние величины фотосинтеза теневых листьев возрастали с 1,22 до 2,74 мкмоль CO₂·м⁻²·с⁻¹, темнового дыхания – с 0,43 до 0,69 мкмоль CO₂·м⁻²·с⁻¹. Величины фотосинтеза световых листьев существенно не различались ($p > 0,05$), а дыхание возрастало с –1,54 до –2,63 мкмоль CO₂·м⁻²·с⁻¹. По мере возрастания плодородия почвы изменялись и параметры моделей световых кривых фотосинтеза: уменьшались константа насыщения с 100–120 до 40–60 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, световой компенсационный пункт – с 12–20 до 6–8 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, что свидетельствует о более эффективной работе фотосинтетического аппарата при отсутствии лимитирования питательных веществ. Зафиксированы значимые различия всех величин у световых и теневых листьев на каждом из участков. Показатели использования ФАР при фотосинтезе у световых и темновых листьев участка с более высоким содержанием NPK составили соответственно 6,1 и 53,1 мкмоль CO₂·(ммоль фотонов)⁻¹, темнового дыхания –2,63 и –0,66 мкмоль CO₂·м⁻²·с⁻¹, светового компенсационного пункта 45,8 и 5,91 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Величины количества каротиноидов (*c*) и хлорофилла *Хл* (*a+b*) у теневых и световых листьев в пересчете на сырой вес не имели достоверных различий. Средние величины отношения *Хл* (*a+b*)/*c* у теневых листьев были достоверно в 1,5 раза больше, чем у световых. При расчете на единицу площади из-за уменьшения толщины теневых листьев *Хл* (*a+b*) ниже у теневых листьев по сравнению с растущими на свету. Оценка углеродного баланса нижних затененных ветвей на участках с относительно высоким плодородием почвы показала, что он оставался положительным при среднедневных значениях ФАР 25 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Карельская береза, растущая на почвах с относительно высоким плодородием, более эффективно использует низкие значения ФАР, чем на почвах с низким содержанием питательных веществ, и благодаря морфологическим и физиологическим адаптациям короткоствольные и кустовидные формы с узорчатой структурой древесины могут выживать в условиях сильного затенения.

Ключевые слова: *Betula pendula* var. *carelica*; CO₂-газообмен; дыхание; световые кривые фотосинтеза; хлорофилл.

V. K. Bolondinskii, L. M. Viliainen. A STUDY OF CO₂ GAS EXCHANGE IN KARELIAN BIRCH UNDER LOW SOLAR RADIATION CONDITIONS IN PLANTATIONS WITH DIFFERENT LEVELS OF SOIL FERTILITY

Comparative estimation of CO₂ gas exchange in leaves on shaded branches of Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) was carried out in two 40–50-year-old plantations with different levels of mineral nutrition. In both plantations, CO₂ gas exchange parameters were also compared between sunlit and shaded leaves. Characteristics of CO₂ gas exchange in shaded leaves varied depending on the content of mineral substances (N, P, K) in the soil. With increasing soil fertility, mean values of photosynthesis in shaded leaves increased from 1.22 to 2.74 mmol·m⁻²·c⁻¹, dark respiration – from 0.43 to 0.69 mmol·m⁻²·c⁻¹. Mean values of photosynthesis in sunlit leaves did not differ significantly ($p > 0.05$) between these two plantations, but respiration varied from –1.54 to –2.63 mmol·m⁻²·c⁻¹. The parameters of photosynthetic light response curves changed with an increase in soil fertility: the constant of saturation decreased from 100–120 to 20–60 mmol·m⁻²·c⁻¹, light compensation point – from 12–20 to 6–8 mmol·m⁻²·c⁻¹, which is evidence of more effective operation of the photosynthetic apparatus where nutrition was not a limiting factor. Significant differences in the parameters of photosynthetic light response curves were revealed between sunlit and shaded leaves in both plantations. In the plantation with a higher NPK level, the rate of photosynthetically active radiation (*PAR*) utilization for photosynthesis was 6.1 and 53.1 mmol CO₂·(mmol photons)⁻¹ in sunlit and shaded leaves, respectively. Dark respiration was –2.63 and –0.66 mmol m⁻²·c⁻¹, light compensation point – 45.8 and 5.91 mmol·m⁻¹·c⁻¹ for sunlit and shaded leaves, respectively. Based on fresh weight, the amounts of carotenoids (*c*) and chlorophyll *chl* (*a+b*) in the shaded and sunlit leaves had no significant differences. Mean values of the *chl* (*a+b*)/*c* ratio in shaded leaves were 1.5 times that of sunlit leaves. Based on leaf area, because of lower thickness of shaded leaves, the amount of *chl* (*a+b*) was 1.4 times lower in shaded leaves in comparison with sunlit leaves. Assessment of the carbon balance of the shaded branches showed that the balance remains positive when the daily mean values of photosynthetically active radiation are 18–25 mmol·m⁻²·s⁻¹. The Karelian birch trees growing on comparatively fertile soil utilize the low values of solar radiation more effectively than those growing on nutrient-poor soil, and owing to morphological and physiological adaptations the short-stemmed and shrubby birches with figured wood can survive in a very shaded environment.

Key words: *Betula pendula* var. *carelica*; CO₂ gas exchange; respiration; light response curve for net photosynthesis; chlorophyll.

Введение

Генофонд карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, обладающей высокоценной узорчатой древесиной, в природных условиях к настоящему времени в значительной степени утрачен [Ветчинникова и др., 2013]. Последние десятилетия большое значение придается искусственному разведению карельской березы. Хотя к 1986 году общая площадь лесных культур составляла в Карелии около 5,5 тыс. га, выход ценной древесины невелик, и республика вынуждена ее импортировать. Известно, что в культурах карельской березы, несмотря на сильное зарастание участков осиною, елью и другими сопутствующими породами, произрастающими на почвах с относительно высокой плодородностью, во втором ярусе встречаются экземпляры с узорчатой древесиной. В то же время в культурах на бедных почвах при ухудшении лесорастительных

условий короткоствольные формы усыхают, не достигая товарного вида [Любавская, 1978; Евдокимов, 1989]. Одна из причин этого – низкая эффективность работы фотосинтетического аппарата в условиях низкой освещенности, связанная с недостатком питательных веществ.

В насаждениях большинство форм карельской березы из-за ограничений роста не могут конкурировать с березой повислой и другими древесными видами и существуют в пределах своего ареала в довольно узкой экологической нише – на границе леса, в составе низкополнотных насаждений, на террасированных склонах [Любавская, 1978]. Являясь, как и береза повислая, светолюбивой породой, она в условиях умеренного затенения благодаря адапционным механизмам эффективно использует низкие значения освещенности и поддерживает CO₂-газообмен на приемлемом уровне [Болондинский, Виликайнен, 2014].

Высказано предположение, что ареал карельской березы привязан к средним по плодородию почвам. Формирование узорчатой древесины карельской березы происходит при условии поддержания в камбиальной зоне определенного C/N отношения, а именно при наличии избытка сахаров на фоне некоторого дефицита азотного питания [Новицкая, 2008].

Большинство лесных почв северо-западной зоны крайне бедны питательными элементами, особенно аммиачным азотом, и не обеспечивают ими в нужном количестве древесные растения [Коновалов, Зарубина, 2011]. Минеральное питание влияет на фотосинтез как непосредственно, так и косвенно. При хорошей обеспеченности питательными элементами синтез хлорофилла в растении стимулируется, усиливается деятельность устьиц и увеличивается общая поверхность листьев. Неблагоприятные условия питания снижают эффективность работы единицы хлорофилла, поэтому решающее значение для оценки возможной активности фотосинтеза листа и растения в целом имеют концентрация фотосинтетических пигментов и размер ассимиляционной поверхности. Отмечается, что наибольшее влияние на содержание хлорофилла оказывает недостаток азота. Особенно четко это проявляется у нижних, старых листьев. Недостаток калия незначительно изменяет содержание пигментов в листьях. Исключение фосфора из питательной смеси приводит, как правило, к повышению содержания пигментов. Вероятно, недостаток фосфора сильно угнетает рост листовых пластинок, но почти не отражается на биосинтезе хлорофилла. Дефицит N и P сокращает общий размер листа на 15–30 %, недостаток K – до 50 % [Жакоте, 1974].

В работе [Hoogesteger, 2006], выполненной на березе повислой, скорость фотосинтеза коррелировала с концентрацией азота в листьях. Различия в концентрации азота в листьях были пропорциональны различиям в скоростях фотосинтеза, что приводило к примерно одинаковой фотосинтетической продукции на единицу листовых азота или фосфора во всех вариантах обработки. Похожие данные по азоту и фотосинтезу при дефолиации саженцев березы приводятся в работе [Ovaska et al., 1993].

В работе [Wang et al., 1998] на саженцах березы бумажной (*Betula papyrifera* Marsh.), адаптированных к определенным условиям температуры, водного режима и фотопериода, измеряли нетто-фотосинтез, устьичную проводимость, эффективность использования воды и эффективность использования азота при различных режимах

водообеспечения и содержания питательных веществ в почве. При высокой обеспеченности влагой и питательными веществами фотосинтез был в пределах от 8,5 до 9,9 мкмоль $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot c$. Фотосинтез деревьев при низкой влажности почвы и высокой обеспеченности питательными веществами составлял около 45 % от величин в прежнем варианте.

Такие характеристики, как продолжительность жизни листа, относительная скорость роста, нетто-фотосинтез и темновое дыхание, удельная листовая поверхность (отношение площади проекции листовой к массе листовой), играют большую роль в адаптации растения к местам обитания с высокими и низкими ресурсами [Reich et al., 1992]. Пластичность этих характеристик в значительной мере связана с содержанием азота в листьях и корнях [Reich et al., 1996].

В работе, где исследование CO_2 -газообмена у березы повислой проводилось на протяжении вегетационного сезона, показано, что интенсивность дыхания листа быстро снижалась в течение первых шести недель развития листьев [Oleksyn et al., 2000]. За этот период времени рассчитанное на площадь дыхание, приведенное к 20 °C, снижалось примерно в 10 раз – от 2,7 до 0,3 мкмоль $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot c^{-1}$. После достижения своей нижней точки в середине июня дыхание листа увеличивалось до конца ростовых процессов. Основные изменения максимального фотосинтеза, светового компенсационного пункта (СКП) и других параметров световых кривых, а также темнового дыхания происходят во время формирования листа. За этот период CO_2 -газообмен увеличивался с 3,5 до 9,1 мкмоль $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot c^{-1}$, СКП снижался более чем в 10 раз – от 196 до 18 мкмоль $m^{-2} \cdot c^{-1}$. Различия в этих параметрах в течение периода фотосинтетической зрелости до появления первых визуальных симптомов старения были относительно малы.

Считается, что все виды приспособляются к росту в условиях низкого света путем уменьшения дыхания, что теоретически должно снизить потери углерода в бедных ресурсами условиях [Muraoka, Koizumi, 2005]. Фотосинтетическая способность листовой площади увеличивается в соответствии с увеличением поглощения света в разных местах в пологе [Niinemets, Tenhunen, 1997]. Это может рассматриваться как адаптационная реакция, максимизирующая фотосинтез всего полога. Изменение фотосинтетической способности листовой площади по световому градиенту не только увеличивает прирост углерода в пологе, но и подразумевает увеличение возможности

благополучно рассеять потенциально разрушительную энергию возбуждения через фотосинтез при увеличении уровня света. В условиях с ограниченными ресурсами (например, азота) высокая фотосинтетическая способность листьев сопряжена со значительными энергетическими затратами на построение аппарата, включающего комплексы гашения.

Связь между поступлением азота из почвы и его концентрацией в листе достаточно сложна и опосредована внешними факторами среды, например влажностью воздуха [Sellin et al., 2013]. При низкой влажности воздуха, вызывающей прикрытие устьиц, транспирационный поток, с которым поступают питательные вещества, снижается, что наряду с уменьшением устьичной проводимости является причиной уменьшения фотосинтеза. При таких условиях даже на богатых азотом участках в листьях содержалось меньше N и P, и они были фотосинтетически менее активны [Godbold et al., 2014]. Снижение фотосинтетической способности при повышенной влажности воздуха зафиксировано только в дождливое лето [Niglas et al., 2014].

В целом в литературе содержатся довольно противоречивые сведения о влиянии содержания почвенного азота и других минеральных веществ на процессы CO_2 -газообмена у древесных растений, и работ, где бы исследовалась карельская береза, практически нет. Проведенные нами измерения CO_2 -газообмена у саженцев на участках с разными дозами внесенных минеральных удобрений не показали достоверных различий в средних величинах фотосинтеза [Болондинский, 2014]. Причины этого коренятся в неравномерном распределении доз, перехватывании части подкормки травянистым покровом, вымывании удобрений дождями и т. д. Более значимые результаты могут быть получены на сформировавшихся древостоях с различными лесорастительными условиями. В нашу задачу входило исследование световой зависимости фотосинтеза у деревьев карельской березы в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания.

Материалы и методы

Характеристика объектов

На территории Агробиологической станции КарНЦ РАН, расположенной на южной окраине г. Петрозаводска, где в 1950–70-е годы на бывших сельскохозяйственных угодьях были заложены плантации карельской березы, нами были выбраны два участка, отличающиеся по

плодородию почвы. Участок 1 – пологий склон площадью примерно 0,35 га. Карельская береза была высажена здесь в начале 60-х годов. После неоднократных прореживаний к 80-м годам остались березы с визуально проявившимися признаками «карелистости». В 2010-е годы березы прямоствольной формы с древесной, имевшей очень слабо выраженную узорчатость, достигли высоты 18–20 м и среднего диаметра на уровне груди 22 см. Кроны начались на высоте 8–10 м. Тридцать лет назад под их пологом еще оставались березы кустообразной, шаровидной и других форм, многие из которых имели ярко выраженные признаки узорчатости. По мере ухудшения радиационных условий от периферии к центру участка эти деревья усыхали, не достигнув товарного вида. В данный момент деревья с признаками «карелистости» остались лишь на периферии участка, в основном по юго-восточному и частично по осветленному северо-западному краю. В 15–20 м от краев участка и далее к центру все низкорослые деревья карельской березы к настоящему времени погибли.

Участок 2, вытянутый с востока на запад и имевший в ширину около 35 м, представлял собой смешанный древостой карельской березы с примесью черемухи, осины и ивы, в том числе и в подлеске. На этом участке как на опушке, где деревья освещены в течение нескольких часов солнечными лучами, так и в тени произрастает много карельских берез 40-летнего возраста с ярко выраженными признаками «карелистости». У прямоствольных берез участка 2, достигающих высоты 15 м, в отличие от берез участка 1, нижние ветви кроны росли в 1,5–2,5 м от поверхности земли, то есть существовали, как и короткоствольные березы, при очень низкой освещенности. Развитие древостоя участка 2 шло так же, как на участке 1, однако усыхание карельской березы под пологом леса не носило такого массового характера, как на участке 1, и к настоящему времени сохранилось значительное число особей с узорчатой структурой высотой от 3 до 8 м и диаметром ствола у корневой шейки до 20 см.

Исследования CO_2 -газообмена проводили в 2009–2015 гг. на участке 1 на листьях в нижней части кроны 15-метровых деревьев, растущих в центре, а также на короткоствольных березах на его юго-восточной границе, где эти изогнутые, наклоненные к свету березы освещались солнцем в течение 4–5 часов. На участке 2 исследовались короткоствольные березы (средний диаметр у корневой шейки 12,5 см, высота 2,8–3,2 м), растущие в тени, и березы на южной опушке, частично освещенные солнцем

в дневное время. Кроме того, фотосинтез измерялся на нижних затененных ветвях доминирующего дерева высотой около 15 м, с диаметром ствола у корневой шейки 34 см, на уровне груди – 24 см. Небольшие (до 1 м) ветви начались в 1,5 м от земли. Признаки аномальности у доминирующего дерева были выражены гораздо ярче, чем у длинноствольных деревьев участка 1, но в меньшей степени, чем у короткоствольных берез.

Измерение солнечной радиации

Для определения усредненных величин фотосинтетически активной радиации (*ФАР*) под пологом древостоя у исследуемых ветвей берез нами использовался датчик *ФАР*, входящий в систему LI-6200, который перед измерениями CO_2 -газообмена в течение 3 минут медленно передвигали в пространстве над объектом. За это время снималось около 90 значений *ФАР*. Во время измерений CO_2 -газообмена также измерялось среднее значение *ФАР*, попадавшей на лист во время фиксации фотосинтеза. Распределение *ФАР* рядом с исследуемыми объектами дополнительно изучалось при различных сценариях погоды в промежутках между измерениями фотосинтеза.

Вплоть до последнего десятилетия корректное измерение солнечной радиации в межкروновом пространстве являлось сложной технической задачей [Цельникер, 1978; Palva et al., 2001]. В последнее время такого рода исследования проводятся с использованием современных ИТ-технологий. Для более точного измерения солнечной радиации у измеряемых объектов нами было разработано устройство [Болондинский, Яковлев, 2013], состоящее из пластмассовой штанги длиной 210 см, на которой на одинаковом расстоянии (40 см) располагались фоточувствительные элементы. Мы использовали фотосопротивления типа GL5528, которые в области низких значений радиации имели в логарифмических координатах практически линейную характеристику. Датчики проводами соединялись с микроконтроллером, сигнал с них записывался на карту MicroSD, которая периодически извлекалась из блока для копирования в компьютер.

Градуировку датчиков проводили в ясную погоду с использованием эталонной пары «пиранометр Янишевского – гальванометр», а также люксметра (Ю-116). *ФАР* измеряли датчиком системы LI-6200 (Лайкор, США). Используя градуировочные кривые, рассчитывали величины интегральной солнечной радиации и *ФАР*. В условиях затененности погрешность

измерений общей радиации под пологом леса составляла 12–15 %, а *ФАР* – 8–10 %.

Штангу с датчиками передвигали в течение трех минут на разных высотах в центре участка 1 с достаточно однородной освещенностью, а также на его опушке, где освещенность претерпевала сильные колебания. Скорость перемещения составляла примерно один метр в секунду. Аналогичную процедуру проделывали у опытных деревьев на участке 2. С датчиков на штанге снималось около 500 показаний в минуту. Датчиком Лайкора фиксировали только по 27 значений в минуту.

Измерения CO_2 -газообмена

Измерения CO_2 -газообмена проводились в 2009–2015 гг. в период активных ростовых процессов с помощью портативной фотосинтетической системы Li-6200 (LiCor, USA). Камеру с листом ориентировали прямо на солнце и покрывали разным количеством слоев ткани или тканями разной плотности. После каждого уменьшения освещенности измеряли все показатели, регистрируемые прибором (*ФАР*, CO_2 -газообмен, концентрация CO_2 в камере, температура и влажность воздуха в камере и т. д.). Эксперименты в основном проводили в безоблачные дни в дневной динамике с 10 до 16 часов.

Световую кривую фотосинтеза моделировали с помощью нелинейного регрессионного анализа гиперболой (функция Микаэлиса – Ментен):

$$P(I(t)) = a_1 + b_1 \times I(t) / (I(t) + b_2),$$

где a_1 – параметр, характеризующий CO_2 -газообмен при $I(\text{ФАР}) = 0$, т. е. уровень дыхания (R); b_1 – величина фотосинтеза при насыщающих значениях *ФАР* (P_{\max}); b_2 (константа насыщения) – параметр, равный величине I , при которой $P = 0,5P_{\max}$ и является характеристикой скорости насыщения световой кривой; t – время. Все параметры модели имеют определенный физиологический смысл. Формально b_1 – теоретически возможный максимум фотосинтеза при освещенности, стремящейся к бесконечности. Обычно он близок к величине скорости фотосинтеза при максимально возможной в природе величине освещенности. Световой компенсационный пункт (*СКП*) – интенсивность света, при которой суммарный CO_2 -газообмен ($P(I(t))$) равен нулю, – определяли по формуле: $I_{P=0} = -a_1 \cdot b_2 / (a_1 + b_1)$. Рассчитывался также показатель использования *ФАР* при фотосинтезе – количество $\mu\text{моль CO}_2 \cdot (\text{ммоль фотонов})^{-1}$ [Лархер, 1978].

Содержание хлорофиллов и суммы каротиноидов в ацетоновой вытяжке определяли спектрофотометрически (СФ-2000, ОКБ «Спектр», Россия). Навеску свежего растительного материала готовили в 80%-м ацетоне. Формулы для расчета содержания пигментов подбирали исходя из используемого растворителя (80% ацетон) и максимумов поглощения, выявленных нами по спектрам. Расчет пигментов проводился по формулам Lichtenthaler [1987], приводимым у Гавриленко, Жигалова [2003]. Расчет содержания пигментов производили в мг на грамм сырого веса листа.

Содержание азота в 5–15-сантиметровом слое почвы (N) определяли титриметрическим методом по Кьельдалю [Методическое руководство..., 1990], калия (K) – методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-7000 (Shimadzu, Япония), фосфора (P) – спектрофотометрическим методом с молибденовой синью (СФ-2000). Определение содержания азота (N) в листьях выполняли с помощью элементарного анализатора PE-2410 (Perkin Elmer, США). Данные представлены в процентах от сухого веса образцов. Повторность проб трехкратная. Данные были получены с использованием оборудования ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН.

Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента при 5-процентном уровне значимости.

Результаты и обсуждение

Исследование основных элементов минерального питания в почве, выполнявшееся в июле–августе каждый год за время проведения эксперимента, показало, что среднее содержание азота в почве на участках 1 и 2 составило соответственно 0,19 и 0,42 % (рис. 1). Максимальные величины у некоторых деревьев доходили соответственно до 0,25 и 0,56 %, но в центре участка 1 отклонения от среднего были менее значительными. Вариабельность показаний на участке 2 была выше, чем на участке 1. Содержание фосфора составило соответственно 0,11 и 0,16 %, калия – 0,04 и 0,06 %. На опытном участке, находящемся в 30 м выше участка 2, получены близкие величины содержания азота и других элементов [Мошкина, 2012].

Содержание азота на участке 2 у освещенных листьев второй генерации в фазу завершения роста составило $3,27 \pm 0,18$ %, у затененных – $3,91 \pm 0,42$ %. Известно, что свет влияет и на уровень фермента нитратредуктазы.

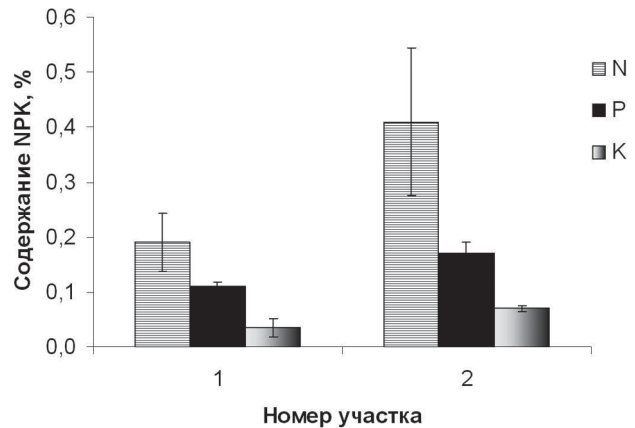


Рис. 1. Содержание в почве азота, фосфора и калия на двух участках с посадками карельской березы 1960–70-х гг.

Показано, что при низкой освещенности активность фермента снижается и нитраты накапливаются в клетке [Larcher, 1995]. У освещенных листьев участка 1 содержание азота в фазу роста листьев составляло $2,27 \pm 0,10$ % [Придача, Позднякова, 2010], что указывает на определенную корреляцию содержания азота в листьях и почве. На плодородных почвах содержание азота в листьях выше, чем на бедных, что влияет на метаболизм процессов. В целом ряде работ показано воздействие минеральных элементов, и прежде всего азота, на активацию блокирования многочисленных ферментных систем, ответственных за фотосинтетическое фотофосфорилирование, восстановление углекислоты при фотохимических реакциях в хлоропластах [Чернобровкина, 2001]. Наиболее ярко это проявляется при лимитировании одного или нескольких факторов среды, например освещенности.

Измерение солнечной радиации, проведенное с помощью штанги датчиками в центре участка 1, показало слабое возрастание освещенности по мере приближения штанги от земли к кронам деревьев. В пространстве у нижних ветвей кроны экспериментального дерева средние значения ΦAP в полдень были на уровне $50 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (табл. 1). В 1,5 м от поверхности земли средняя суммарная освещенность составляла $108 \pm 22 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, а ΦAP – $45 \pm 13 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. При измерении штангой под кронами у нижних веток датчики попадали на прямое солнце за 3 минуты в 5–7 % измерений, то есть количество бликов было достаточно велико и они могли значительно увеличить поглощение CO_2 листьями. В то же время между бликами ΦAP составляло под кронами $30\text{--}35 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. В значительной степени нижние ветви существовали благодаря солнечным бликам.

Таблица 1. Средние значения факторов внешней среды и величин CO₂-газообмена у деревьев карельской березы на участках 1 и 2

	H	T	D	ФАР	Ph	R	K _p
	%	°C	Па	мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹			
участок 1							
Затененные нижние ветви деревьев, растущих в центре участка							
M	60	20	1078	47	1,22	-0,43	43,4
σ	12,5	3,9	214	15	0,43	0,12	18,2
Освещенные ветви деревьев, растущих на ю-з границе участка							
M	58	19	1102	1453	7,17	-1,54	6,4
σ	2,3	2,1	170	180	0,95	1,02	1,5
участок 2							
Затененные ветви короткоствольных деревьев в нижнем ярусе							
M	58	15,5	796	65	2,31	-0,66	53,1
σ	5	4,8	337	35	1,23	0,12	24,2
Затененные нижние ветви доминирующего дерева							
M	58	15,5	796	60	2,74	-0,69	59,3
σ	5	4,8	337	31	1,11	0,14	22,1
Освещенные ветви деревьев, растущих на южной границе участка							
M	54	21	1142	1771	8,16	-2,63	6,1
σ	1	3,1	157	18	0,95	1,55	1,4

Примечание. H, T, D – относительная влажность, температура и дефицит водяного пара воздуха соответственно; Ph и R – нетто-фотосинтез и темновое дыхание листа; K_p – показатель использования ФАР при фотосинтезе (мкмоль CO₂/ммоль фотонов). Здесь и далее M – среднее значение, σ – стандартное отклонение.

В 20 м от юго-восточного края участка в солнечный день освещенность была выше, чем в центре, особенно на высоте 7 м. При этом кроны деревьев начинались примерно на 0,5 м ниже, чем в центре участка. Короткоствольные березы, а также отставшие в росте прямоствольные усохли здесь позднее, чем в центре участка. Освещенность участка 1 с северо-западной стороны в 20 м от края была очень близка к освещенности в центре участка. Под кронами освещенность мало изменялась с высотой и на уровне земли составляла примерно 94 % от освещенности непосредственно под кронами. По юго-западному краю участка у низкоствольных деревьев карельской березы верхние ветви освещались солнечными лучами в течение пяти часов, нижние ветви частично затенялись находившимся перед ними ольшаником. При попадании их в тень ФАР большую часть времени колебалась в диапазоне 150–250 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ (табл. 1), что составляет 8–12 % от максимально возможной ФАР.

В наиболее темных местах участка 2 ФАР в солнечный день не превышала 40 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Некоторые листья находились большую часть дня при ФАР 25–30 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. На листья большинства короткоствольных деревьев в глубине участка солнечные блики попадали достаточно редко.

При ФАР = 50 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ CO₂-газообмен в нижней части кроны деревьев в центре

участка 1 составил 2,6 мкмоль CO₂·м⁻²·с⁻¹, у затененных нижних ветвей короткоствольного и доминирующего дерева участка 2 – соответственно 3,6 и 4,5 мкмоль CO₂·м⁻²·с⁻¹. Приведение к определенному значению ФАР в диапазоне 40–100 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ допустимо, поскольку в начальной части световой кривой зависимость фотосинтеза носила практически линейный характер. Из-за очень большой вариабельности освещенности на различных ветвях короткоствольного дерева участка 2 значимых различий получить не удалось (p > 0,05). На плодородной почве солнечная радиация используется теневыми листьями более эффективно, и скорость фотосинтеза коррелировала с концентрацией азота в почве и в листьях, как это отмечается в целом ряде работ [Ovaska et al., 1993; Hoogesteger, 2006 и др.].

Измерения проводились в основном при хорошей оводненности почвы, при температуре и относительной влажности воздуха, близких к оптимальным. При почвенной засухе на участке 1 фотосинтез у ветвей в нижней части кроны снижался более чем в два раза. На участке 2 снижение было значительно меньшим (на 20–30 %). Этому способствовали прежде всего почвенные условия: более мощный гумусовый слой на суглинистом грунте. Доминирующее дерево на участке 2 имело мощную корневую систему, достигающую водоносных слоев, и снижение CO₂-газообмена его нижних ветвей

не превышало 10 %. Таким образом, при высокой обеспеченности питательными веществами уменьшение фотосинтеза при низкой влажности почвы было менее значительным, чем у растений, произраставших на бедной почве. Наблюдаемое в некоторых работах в подобной ситуации [Wang et al., 1998] снижение устьичной проводимости и транспирации говорит об увеличении эффективности использования воды при достаточном количестве азота, что повышает жизнеспособность карельской березы в экстремальных условиях.

При одинаковой температуре воздуха величины темного дыхания у теневых листьев двух участков различались незначительно. Более значимые различия получены при сравнении затененных и освещенных солнцем листьев на каждом из участков. Эффективность использования света возрастала по мере ухудшения световых условий. Дыхание же, напротив, снижалось и в диапазоне ΦAP 20–50 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ составляло 0,5–0,7 $\text{мкмоль}\text{CO}_2\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, в то время как в диапазоне 1200–1800 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ было в несколько раз выше (табл. 1).

Наиболее тщательно обследованы деревья на участке 2. Измерения фотосинтеза, проведенные на листьях нижних ветвей высоких деревьев и короткоствольного дерева карельской березы в условиях сильной затененности, показали, что они были способны поглощать углекислоту при очень малых значениях ΦAP . Листья у них имели положительный CO_2 -газообмен даже при ΦAP , равной 10 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Эта величина составляла менее 0,5 % от значений, получаемых при освещении датчика прямыми солнечными лучами. У некоторых листьев при ΦAP , равной 7 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, мы фиксировали фотосинтез около 0,5 $\text{мкмоль}\text{CO}_2\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Интенсивность освещения вокруг опытных деревьев оценивали при разных сценариях погоды: в солнечный день без облаков, при переменной облачности, при сплошной высокой облачности и при низкой облачности. Средняя величина ΦAP в условиях тени у опытных объектов в солнечный день составила 47 ± 23 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Однако с северо-восточной стороны опытного низкорослого дерева карельской березы среднее значение ΦAP было 78 ± 11 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Малая изменчивость последней величины обусловлена небольшим просветом с северной стороны. Фотосинтез у таких листьев был на 30–40 % выше, чем у листьев, находившихся на противоположной стороне дерева в тени при 20–25 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Возможно, это была одна из причин, позволяющих данному дереву существовать в столь стесненных световых условиях.

При средних максимальных значениях ΦAP , составлявших у исследуемых ветвей 65 ± 35 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, средние величины фотосинтеза были невелики – $2,31 \pm 1,23$ $\text{мкмоль}\text{CO}_2\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (табл. 1). При этом коэффициент K_p (показатель использования ΦAP при фотосинтезе) имел очень большое значение – $53,1 \pm 24,2$ $\text{мкмоль}\text{CO}_2\cdot(\text{ммоль фотонов})^{-1}$, что более чем в 8 раз превышало подобный коэффициент у саженцев карельской березы на открытых участках [Болондинский, Виликайнен, 2014]. У деревьев, которые росли на границе участка 2 и некоторое время хорошо освещались, K_p составил 6,1 $\text{мкмоль}\text{CO}_2\cdot(\text{ммоль фотонов})^{-1}$. Эта величина характерна для большинства объектов на открытых местах, которые мы исследовали ранее [Болондинский, Виликайнен, 2011]. Теневые листья характеризовались и гораздо более низкими величинами темного дыхания – 0,66 $\text{мкмоль}\text{CO}_2\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, в то время как у освещенных солнцем листьев на краю участка оно составляло 2,63 $\text{мкмоль}\text{CO}_2\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. В результате, хотя освещенность различалась более чем в 30 раз, брутто-фотосинтез у теневых листьев был всего в 3,7 раза ниже, чем у освещенных. Подобные адаптации к свету характерны для теневыносливых растений [Larcher, 1995].

Модели световых кривых фотосинтеза у карельских берез, построенные по начальному участку световой кривой (табл. 2), подтверждают высокую способность карельской березы использовать малые дозы солнечной радиации. Адаптационным признаком являлось низкое значение коэффициента a , характеризующего темное дыхание. Значение асимптоты гиперболы (b_1) – максимально возможный фотосинтез при очень больших значениях ΦAP – составило 12,8 $\text{мкмоль}\text{CO}_2\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. Это почти в 2,3 раза меньше, чем максимальные величины, полученные нами у саженцев, растущих на открытом месте в период интенсивного роста [Болондинский, 2014]. Такое снижение отчасти обусловлено тем, что модельные расчеты сделаны по данным, полученным в первую половину августа, когда интенсивный рост исследуемых деревьев закончился.

Все параметры световых кривых имеют тесную связь с уровнем солнечной радиации, при которой произрастали деревья. Особенно ярко это проявлялось на участке 2, где по мере ухода с открытого места в глубь леса уменьшались все параметры и их производные, например, компенсационный пункт (рис. 2).

Световой компенсационный пункт (СКП) у теневых листьев был очень низок – в пределах 5,91–8,83 $\text{мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, в то время как

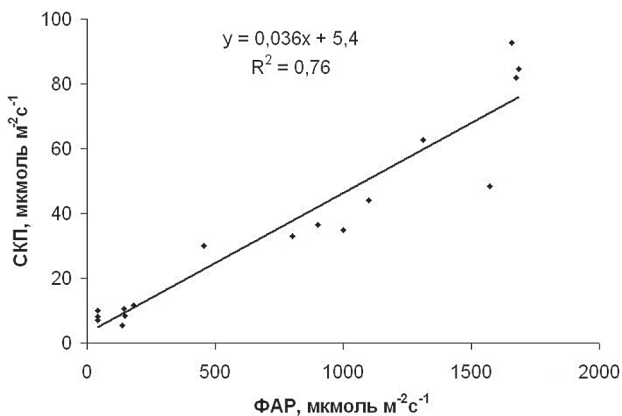


Рис. 2. Зависимость светового компенсационного пункта (СКП) от уровня ФАР, при котором произрастают деревья карельской березы, на участке 2

у контрольных деревьев на свету его средняя величина в июле–августе достигала 52 ± 14 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Снижение светового компенсационного пункта до очень низких значений является важным адаптационным признаком карельской березы, позволяющим ей существовать под пологом леса достаточно длительное время. Пластичность этой и других характеристик в значительной мере связана с содержанием азота в почве, корнях и листьях [Reich et al., 1996].

Проведенное нами ранее [Болондинский, Виликайнен, 2014] сравнение параметров световых кривых у березы повислой и карельской березы выявило целый ряд различий. Фотосинтетический аппарат саженцев карельской березы при переносе их с открытого места в тень лучше адаптировался к низкой освещенности, чем у саженцев березы повислой. Были получены достоверные различия величин светового компенсационного пункта и константы насыщения. У карельской березы наблюдалась повышенная по сравнению с березой повислой способность переносить затенение.

Хотя и не удалось показать значимых различий, содержание пигментов у теневых листьев березы повислой было больше, чем у карельской березы. В работе Ю. Л. Цельникер [1978], где исследовался фотосинтез саженцев ряда пород (осины, дуба, ивы, ели, карельской березы), растущих под пологом леса, было обнаружено, что угол наклона световых кривых при расчете фотосинтеза на 1 мг хлорофилла у карельской березы был примерно в 2 раза выше, чем у других лиственных пород. Это увеличение происходило за счет возрастания числа фотосинтетических единиц на 1 дм² площади листа, а не за счет большего поглощения ФАР.

У теневых листьев карельской березы на участке 1 содержание хлорофилла было

несколько повышенным, а каротиноидов – заниженным по сравнению с хорошо освещенными саженцами, высаженными на поле, где сумма Хл (a+b) составила 1,47 мг·г⁻¹, а каротиноидов – 0,35 мг·г⁻¹. Лишь на южной части участка, где деревья в течение нескольких часов находились на солнце, сумма Хл (a+b) составила 1,54 мг·г⁻¹, что было близко к открытому участку. На участке 2 величины Хл a и Хл b увеличивались по сравнению с участком 1. При этом величины Хл (a+b) были высокими для деревьев, растущих как по южному краю участка и освещенных солнцем, так и в глубине участка, где инсоляция не превышала 2 % от полного освещения – соответственно 1,71 и 1,95 мг·г⁻¹. Содержание Хл a в этих двух вариантах было на уровне 1,3–1,4, а содержание Хл b все-таки было меньше у освещенных деревьев. Столь небольшое увеличение суммы Хл (a+b) у карельской березы при произрастании в условиях очень низкой освещенности не вполне ясно. У большинства хвойных и некоторых лиственных пород содержание хлорофилла у теневых листьев, по литературным данным, увеличивается иногда в 1,8–2,1 раза [Larcher, 1995]. В какой-то мере причина столь небольших изменений содержания хлорофиллов, особенно Хл a, может быть объяснена тем, что вес единицы площади листьев в условиях тени был на 30–40 % меньше по сравнению с хорошо освещенными листьями. На саженцах, произраставших на открытых участках, где вносили удобрения, он был даже в два раза выше. Уменьшение толщины листьев можно рассматривать как своего рода адаптационный эффект в условиях очень низкой освещенности. Если бы мы рассчитывали содержание хлорофилла не на сырой вес, а на единицу площади, то оно было бы ниже у теневых листьев. Если СО₂-газообмен измерять не на площадь, а на 1 мг хлорофилла, как это делалось в уже упомянутой работе [Цельникер, 1978], то фотосинтез у теневых листьев значительно увеличился бы и разница между световыми и теневыми листьями стала бы не столь существенной. Ответ на вопрос, является ли это специфической адаптацией карельской березы или присуще другим лиственным породам, требует дополнительных исследований.

Для участков 1 и 2 получены высокие величины отношения Хл (a + b) / с – 8,4 и 9,4 мг·г⁻¹ соответственно. Это примерно в полтора раза превышает значения для саженцев, растущих в поле. При возрастании содержания хлорофиллов количество каротиноидов несколько снижалось, что вело к увеличению отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам. Это вполне объяснимо, так как каротиноиды в первую

Таблица 2. Средние значения параметров моделей световых кривых фотосинтеза у деревьев карельской березы, растущих в тени и на границе участков

	a_1	b_1	b_2	r^2	I_{\max}	R_{\max}	P_{\max}	СКП
	мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹			%	мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹			
участок 1								
Затененные нижние ветви деревьев, растущих в центре участка								
М	-0,51	6,4	114,3	90,7	67	-0,51	1,9	12,1
σ	0,18	2,47	32,6	5,3	43	0,12	0,27	1,92
Освещенные ветви деревьев, растущих на ю-з границе участка								
М	-1,7	10,4	210	91,6	1550	-1,6	7,2	41,2
σ	0,19	2,14	49,6	4,4	151	0,07	0,84	5,83
участок 2								
Затененные ветви короткоствольных деревьев в нижнем ярусе								
М	-0,57	9,3	42,1	94,8	80	-0,43	2,9	5,91
σ	0,15	2,18	15,8	5,3	42	0,13	0,51	1,77
Затененные нижние ветви доминирующего дерева								
М	-0,62	7,19	95,4	92,9	85	-0,71	2,79	8,83
σ	0,16	2,23	35,6	4,3	52	0,02	0,34	1,83
Освещенные ветви деревьев, растущих на южной границе участка								
М	-1,8	12,8	280	94,1	1805	-2,4	8,4	45,8
σ	0,21	2,49	45,6	4,7	82	18	0,94	3,83

Примечание. a_1 , b_1 , b_2 – значения параметров моделей световых кривых (см. объяснения в тексте); r^2 – коэффициент детерминации; I_{\max} , P_{\max} , R_{\max} – соответственно максимальные значения ФАР, фотосинтеза и абсолютной величины дыхания в момент снятия световой кривой, СКП – световой компенсационный пункт.

очередь играют защитную роль при избыточной солнечной радиации. В теневых условиях листья в такого рода защите нуждались мало, однако концентрация каротиноидов уменьшалась всего на 10–15 %, что говорит о важности этих пигментов для листьев, растущих при пониженной освещенности.

Проведенное параллельно с исследованием CO_2 -газообмена теневых листьев на участке 2 измерение выделения углекислоты с поверхности ветвей [Болондинский, Виликайнен, 2015] показало, что оно, так же как и дыхание листьев, значительно ниже, чем у деревьев, растущих на свету. Приблизительная оценка баланса CO_2 у ветвей, находящихся в тени, выявила, что он достаточно напряженный по сравнению с балансом ветвей, находящихся на свету. При низкой освещенности поглощение ветвью углекислоты становится сравнимо с ее выделением.

Средняя интенсивность дыхания ветвей составила в начале июля $1,1 \pm 0,3$ мкмоль $\text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Среднедневная величина фотосинтеза составляла около 2 мкмоль $\text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Ветвь с 23 листьями общей площадью 184 см², толщиной у основания 1,2 см за сутки поглощала 2119 мкмоль CO_2 . Листья за ночь выделяли 158 мкмоль CO_2 , а скелетная часть за сутки – около 1356 мкмоль CO_2 . Баланс такой ветки составлял с точностью около 10 % 604 мкмоль CO_2 . Выделялось примерно 71 % от

поглощенного CO_2 . Таким образом, ветвь довольно значительную часть вырабатываемых листьями сахаров отдавала на нужды дерева. Рассчитанные величины баланса в период белых ночей являются максимальными для данной ветви. В конце июля при неизменных средних величинах дыхания и фотосинтеза в связи с уменьшением длины дня доля выделения CO_2 от величины поглощения возросла до 80 %, а в конце августа до 85 %. При этом учитывалось снижение как средних величин фотосинтеза, так и дыхания. Таким образом, ветвь, находящаяся при 40–45 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ ФАР, имела всегда положительный баланс и могла поставлять некоторое количество сахаров на нужды дерева. В целом величины оттекающих сахаров невелики, и дерево существует в основном за счет более освещенных ветвей. При еще меньшей освещенности ($\text{ФАР} < 25$ мкмоль·м⁻²·с⁻¹) средние величины фотосинтеза будут меньше 1,5 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ и выделение углекислоты будет очень близко к величине поглощения (>90 %). В этом случае баланс ветви становится близок к нулю и возникает опасность ее усыхания, что мы часто и наблюдали.

Имеется еще одна причина усыхания ветвей. В том случае, если фитофаги (березовый северный пилильщик, березовая пяденица и др.) уничтожат в конце июня хотя бы 25 % листы нашей ветви, величина баланса при неизменности средних величин фотосинтеза и дыхания

составит $114 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2}$, а выделение – 92 % от величины поглощения. В этом случае положение в июле станет критическим, и если ветвь не восстановит хотя бы часть потерянных листьев, она может засохнуть.

Заключение

В силу аномальности ростовых процессов большинство форм карельской березы не могут выдержать конкуренции с прямостоячей формой березы и оказываются во втором ярусе, в стесненных световых условиях. Существует определенная взаимосвязь между содержанием в почве доступного азота и других минеральных веществ и порогом освещенности, до которого низкорослые формы могут расти, развиваться и в конечном счете давать товарную узорчатую древесину. Это возможно благодаря морфологическим адаптациям, основной из которых является уменьшение толщины листа по мере ухудшения лесорастительных условий. Но на первом месте стоят физиологические адаптации, которые наиболее ярко проявились в посадках с относительно высоким содержанием в корнеобитаемом слое почвы основных минеральных веществ, прежде всего азота (на уровне 0,5 %). По мере снижения освещенности возрастало количество хлорофилла на 1 г сырого веса листа. Средние величины отношения $chl(a + b) / c$ у теневых листьев были достоверно в 1,5 раза больше, чем у световых. Показатели использования ФАР при фотосинтезе у световых и темновых листьев участка с более высоким содержанием NPK составили соответственно 6,1 и 53,1 $\text{ммоль} \text{CO}_2$ (ммоль фотонов) $^{-1}$, темнового дыхания – 2,63 и –0,66 $\text{ммоль} \text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, светового компенсационного пункта 45,8 и 5,91 $\text{ммоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$.

При возрастании содержания азота в 5–15-см слое почвы с 0,19 до 0,42 % средние величины фотосинтеза теневых листьев возрастали с 1,22 до 2,74 $\text{ммоль} \text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, темнового дыхания – с 0,43 до 0,69 $\text{ммоль} \text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Величины фотосинтеза световых листьев существенно не различались ($p > 0,05$), а дыхание возрастало с –1,54 до –2,63 $\text{ммоль} \text{CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. По мере возрастания плодородия почвы изменялись и параметры моделей световых кривых фотосинтеза: уменьшались константа насыщения со 100–120 до 40–60 $\text{ммоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, световой компенсационный пункт с 12–20 до 6–8 $\text{ммоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. В результате на почвах с содержанием азота 0,16–0,18 % карельская береза начинала усыхать, не достигнув товарной зрелости, при средних уровнях ФАР от 100 до 120 $\text{ммоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. При

содержании азота 0,40–0,50 % деревья сохраняли свою жизнеспособность при ФАР 50–60 $\text{ммоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Стареют эти деревья раньше, чем доминирующие, но, как правило, их ранняя гибель происходит не из-за отрицательного углеродного баланса, а по другим причинам. Возможность ассимиляционного аппарата эффективно использовать слабый свет позволяет им поддерживать углеродный баланс на приемлемом уровне при постепенном ухудшении световых условий. Однако неспособность в таких условиях создавать достаточные запасы ассимилятов повышает вероятность гибели этих деревьев, например, в теплую зиму, когда имеют место оттепели и высокие потери на дыхание.

Таким образом, благодаря морфологическим и физиологическим адаптациям на почвах с относительно высоким плодородием в нижнем ярусе длительное время могут произрастать и достигать товарного вида короткоствольные формы карельской березы с плотно-узорчатой структурой древесины.

Авторы выражают глубокую благодарность Н. А. Галибиной, С. М. Шредерс, И. Н. Софроновой, Т. Г. Баишниковой за помощь в подготовке образцов и проведение химических анализов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (тема № 0220-2014-0001).

Литература

Болондинский В. К. Исследование зависимости CO_2 -газообмена от интенсивности солнечной радиации у карельской березы и березы повислой // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира: материалы междунауч. конф. Минск, 2014. С. 170–174.

Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование дыхания ветвей и стволов карельской березы и березы повислой // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 6. С. 66–79. doi: 10.17076/eb249

Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование световой зависимости фотосинтеза у карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 207–213.

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., Яковлев В. В. Измерение фотосинтетически активной радиации в лесном ценозе // Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной

среде: материалы всерос. конф. Иркутск, 2013. С. 452–454.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.

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

Евдокимов А. П. Биология культуры карельской березы. Л.: Изд-во Лен. ун-та, 1989. 224 с.

Жакоте А. Г. Минеральное питание и активность фотосинтетического аппарата растений. Кишинев: Штиинца, 1974. 156 с.

Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск: С(А)ФУ, 2011. 338 с.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.

Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 157 с.

Методическое руководство по ускоренному анализу золы растений и определению азота. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1990. 45 с.

Мошкина Е. В. Оценка свойств дерново-подзолистой почвы под посадками березы в опыте с применением минеральных удобрений // Ресурсный потенциал растениеводства – основа обеспечения продовольственной безопасности: Труды международной заочной научно-практической конференции. Петрозаводск: ПетрГУ, 2012. С. 124–127

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

Придача В. Б., Позднякова С. В. Метрические параметры листьев и биохимические особенности *Betula pendula* var. *pendula* и *B. pendula* var. *carelica* и их сезонная динамика // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 11. С. 1595–1605.

Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. Л.: Наука, 1978. 215 с.

Чернобровкина Н. П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 172 с.

Godbold D., Tullus A., Kupper P. et al. Elevated atmospheric CO₂ and humidity delay leaf fall in *Betula pendula*, but not in *Alnus glutinosa* or *Populus tremula* × *tremuloides* // Annals of Forest Science. 2014. Vol. 71. P. 831–842.

Hoogesteger J. Tree ring dynamics in mountain birch // Licentiate thesis, Faculty of Natural Resources and Agricultural Sciences Report from the Department of Crop Production Ecology (VPE) Swedish University of Agricultural Sciences (SLU) Uppsala, 2006. No. 5. P. 1–33.

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

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

Muraoka H., Koizumi H. Photosynthetic and structural characteristics of canopy and shrub trees in a cool-temperate deciduous broadleaved forest: Implication to the ecosystem carbon gain // Agricultural and Forest Meteorology. 2005. Vol. 134. P. 39–59.

Niglas A., Kupper P., Tullus A., Sellin A. Responses of sap flow, leaf gas exchange and growth of hybrid aspen to elevated atmospheric humidity under field conditions // AoB PLANTS 2014. 6: plu021. doi: 10.1093/aobpla/plu021

Niinemets U., Tenhunen J. D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum* // Plant, Cell and Environment. 1997. Vol. 20. P. 845–866.

Oleksyn J., Zytowski R., Reich P. B. et al. Ontogenetic patterns of leaf CO₂ exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees // Trees. 2000. Vol. 14. P. 271–281.

Ovaska J., Ruuska S., Rintamäki E., Vapaavuori E. Combined effects of partial defoliation and nutrient availability on cloned *Betula pendula* saplings. II. Changes in net photosynthesis and related biochemical properties // J. Exp. Bot. 1993. Vol. 44. P. 1395–1402.

Palva L., Markkanen T., Siivola E. et al. Tree scale distributed multipoint measuring system of photosynthetically active radiation // Agricultural and Forest Meteorology. 2001. Vol. 106. P. 71–80.

Reich P. B., Walters M. B., Ellsworth D. S. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems // Ecological Monographs. 1992. Vol. 62. P. 365–392.

Reich P. B., Oleksyn J., Tjoelker M. G. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots pine populations from a broad latitudinal range: a common garden test with field-grown trees // Functional Ecology. 1996. Vol. 10. P. 768–776.

Sellin A., Tullus A., Niglas A. et al. Humidity-driven changes in growth rate, photosynthetic capacity, hydraulic properties and other functional traits in silver birch (*Betula pendula*) // Ecological Research. 2013. Vol. 28. P. 523–535. doi: 10.1007/s11284-013-1041-1

Wang J. R., Hawkins C. D. B., Letchford T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes // Forest Ecol. Manag. 1998. Vol. 112, no. 3. P. 233–244.

Поступила в редакцию 01.11.2016

References

Bolondinskij V. K. Issledovanie zavisimosti SO₂-ga-zoobmena ot intensivnosti solnechnoj radiacii u karel'skoj berezy i berezy povisloj [Study of SO₂ gas exchange response to solar radiation intensity in the

Karelian birch and the silver birch]. Sovremennoe sostojanie, tendencii razvitija, racional'noe ispol'zovanie i sohranenie biologicheskogo raznoobrazija rastitel'nogo mira: materialy mezhdunarodnoj nauchnoj konferencii

[Current State, Development Trends, Rational Use, and Conservation of Flora Biodiversity: Proceed. of the Int. Sci. Conf.]. Minsk, 2014. P. 170–174.

Bolondinskij V. K., Jakovlev V. V. Izmerenie fotosinteticheski aktivnoj radiacii v lesnom cenoze [Measurement of photosynthetically active radiation in forest cenosis]. Faktory ustojchivosti rastenij v jekstremal'nyh prirodnyh uslovijah i tehnogennoj srede: materialy vserossijskoj konferencii [Factors of Plant Resistance under Extreme Conditions in Technogenic Environment: Proceed. of the All-Russian Conf.]. Irkutsk, 2013. P. 452–454.

Bolondinskij V. K., Vilikajnen L. M. Issledovanie dyhanija vetvej i stvolov karel'skoj berezy i berezy povisloj [Study of twigs and stems respiration in the Karelian birch and the silver birch]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2015. No. 6. P. 66–79. doi: 10.17076/eb249

Bolondinskij V. K., Vilikajnen L. M. Issledovanie SO₂-gazoobmena list'ev berezy povisloj i karel'skoj berezy v uslovijah zasuhi 2010 g. [Study of SO₂ gas exchange in the leaves of the silver birch and the Karelian birch under drought of 2010]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2011. No. 3. P. 12–15.

Bolondinskij V. K., Vilikajnen L. M. Issledovanie svetovoj zavisimosti fotosinteza u karel'skoj berezy i berezy povisloj v uslovijah raznoj obespechennosti jelementami mineral'nogo pitaniya [Study of photosynthesis light dependence in the Karelian birch and the silver birch in different mineral nutrient availability settings]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2014. No. 5. P. 207–213.

Cel'niker Ju. L. Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnyh rastenij [Physiological bases of woody plants shade tolerance]. Leningrad: Nauka, 1978. 215 p.

Chernobrovkina N. P. Jekofiziologicheskaja harakteristika ispol'zovaniya azota sosnoj obyknovnojoj [Ecophysiological characteristics of nitrogen use by the Scots pine]. St. Petersburg: Nauka, 2001. 172 p.

Evdokimov A. P. Biologija kul'tury karel'skoj berezy [Biology of the Karelian birch]. Leningrad: Izd-vo Len. un-ta, 1989. 224 p.

Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. Bol'shoj praktikum po fotosintezu [Practical course on photosynthesis]. Moscow: Akademija, 2003. 256 p.

Konovalov V. N., Zarubina L. V. Jekologo-fiziologicheskie osobennosti hvojnnyh na udobrennyh pochvah [Ecological and physiological features of the conifers in fertilized soils]. Arhangel'sk: S(A)FU, 2011. 338 p.

Larher V. Jekologija rastenij [Plant ecology]. Moscow: Mir, 1978. 384 p.

Ljubavskaja A. Ja. Karel'skaja bereza [The Karelian birch]. Moscow: Lesnaja promyshlennost', 1978. 157 p.

Metodicheskoe rukovodstvo po uskorennomu analizu zoly rastenij i opredeleniju azota [Methodology guidelines for express analysis of plant ashes and nitrogen identification]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1990. 45 p.

Moshkina E. V. Ocenka svojstv dernovo-podzolistoj pochvy pod posadkami berezy v opyte s primeneniem mineral'nyh udobrenij [Quality assessment of sod-podzolic soils for birch planting treated with mineral fertilizers as an experiment]. Resursnyj potencial rastnievodstva – osnova obespechenija prodovol'stvennoj

bezopasnosti: Trudy Mezhdunarodnoj zaochnoj nauchno-prakticheskoy konferencii [Resource Potential of Plant Cultivation – Base of Food Security: Proceed. of the Int. Remote Res. and Pr. Conf.]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2012. P. 124–127.

Novickaja L. L. Karel'skaja bereza: mehanizmy rosta i razvitija strukturnyh anomalij [The Karelian birch: mechanisms of growth and structural anomalies development]. Petrozavodsk: Verso, 2008. 143 p.

Pridacha V. B., Pozdnjakova S. V. Metricheskie parametry list'ev i biohimicheskie osobennosti *Betula pendula* var. *pendula* i *B. pendula* var. *carelica* i ih sezonnaja dinamika [Metric parameters of leaves and biochemical peculiarities of the *Betula pendula* var. *pendula* and *B. pendula* var. *carelica* and their seasonal dynamics]. *Botanicheskij zhurnal [Botanical Journal]*. 2010. Vol. 95, no. 11. P. 1595–1605.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznecova T. Ju. Karel'skaja bereza: biologicheskie osobennosti, dinamika resursov i vosproizvodstvo [The Karelian birch: biological peculiarities, resource dynamics, and reproduction]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2013. 312 p.

Zhakote A. G. Mineral'noe pitanie i aktivnost' fotosinteticheskogo apparata rastenij [Mineral nutrition and activity of plants photosynthetic apparatus]. Kishinev: Shtiinca, 1974. 156 p.

Godbold D., Tullus A., Kupper P., Söber J., Ostonen I., Godbold J. A., Lukac M., Ahmed I. U., Smith A. R. Elevated atmospheric CO₂ and humidity delay leaf fall in *Betula pendula*, but not in *Alnus glutinosa* or *Populus tremula* × *tremuloides*. *Annals of Forest Science*. 2014. Vol. 71. P. 831–842.

Hoogesteger J. Tree ring dynamics in mountain birch. Licentiate thesis, Faculty of Natural Resources and Agricultural Sciences Report from the Department of Crop Production Ecology (VPE) Swedish University of Agricultural Sciences (SLU) Uppsala, 2006. No. 5. P. 1–33.

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

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

Muraoka H., Koizumi H. Photosynthetic and structural characteristics of canopy and shrub trees in a cool-temperate deciduous broadleaved forest: Implication to the ecosystem carbon gain. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2005. Vol. 134. P. 39–59.

Niglas A., Kupper P., Tullus A., Sellin A. Responses of sap flow, leaf gas exchange and growth of hybrid aspen to elevated atmospheric humidity under field conditions. *AoB PLANTS* 2014. 6: plu021. doi: 10.1093/aobpla/plu021

Niinemets U., Tenhunen J. D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment*. 1997. Vol. 20. P. 845–866.

Oleksyn J., Zytковиak R., Reich P. B., Tjoelker M. G., Karolewski P. Ontogenetic patterns of leaf CO₂ exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees. *Trees*. 2000. Vol. 14. P. 271–281.

Ovaska J., Ruuska S., Rintamäki E., Vapaavuori E. Combined effects of partial defoliation and nutrient

availability on cloned *Betula pendula* saplings. II. Changes in net photosynthesis and related biochemical properties. *J. Exp. Bot.* 1993. Vol. 44. P. 1395–1402.

Palva L., Markkanen T., Siivola E., Garam E., Linnavuo M., Nevas S., Manoochehry F., Palmroth S., Rajala K., Ruotoistenmäki H., Vuorivirta T., Seppälä I., Vesala T., Hari P., Sepponen R. Tree scale distributed multipoint measuring system of photosynthetically active radiation. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001. Vol. 106. P. 71–80.

Reich P. B., Walters M. B., Ellsworth D. S. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*. 1992. Vol. 62. P. 365–392.

Reich P. B., Oleksyn J., Tjoelker M. G. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots pine

populations from a broad latitudinal range: a common garden test with field-grown trees. *Functional Ecology*. 1996. Vol. 10. P. 768–776.

Sellin A., Tullus A., Niglas A., Öunapuu E., Karusion A., Lõhmus K. Humidity-driven changes in growth rate, photosynthetic capacity, hydraulic properties and other functional traits in silver birch (*Betula pendula*). *Ecological Research*. 2013. Vol. 28. P. 523–535. doi: 10.1007/s11284-013-1041-1

Wang J. R., Hawkins C. D. B., Letchford T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes. *Forest Ecol. Manag.* 1998. Vol. 112, no. 3. P. 233–244.

Received November 01, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болондинский Виктор Константинович

научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: bolond@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Виликайнен Людмила Матвеевна

физик
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vilikainen@mail.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Bolondinskii, Viktor

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

Vilikainen, Lyudmila

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