

УДК 582.632:581.132:581.52

СО₂-ГАЗООБМЕН РАСТЕНИЙ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ, ВЫРАЩИВАЕМЫХ В УСЛОВИЯХ РАЗНОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ АЗОТОМ

В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен

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

Проведена сравнительная оценка СО₂-газообмена у листьев 5–6-летних саженцев двух форм березы повислой (*Betula pendula* и *Betula pendula* var. *carelica*) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh., 1789), выращиваемых при различных уровнях азотного питания. Исследования проводились на Агробиологической станции КарНЦ РАН, расположенной на южной окраине г. Петрозаводска на пяти площадях (контрольный сектор, три сектора с внесением разных доз азотного удобрения NH₄NO₃ и сектор с комплексным удобрением). Как в контрольном секторе (содержание азота 0,23 ± 0,04 %), так и на большей части удобряемых участков не было получено значимой разницы в средних величинах фотосинтеза между березой повислой и карельской березой для всего диапазона ФАР и для ФАР > 1400 мкмоль м⁻² с⁻¹. Подкормка азотными удобрениями благотворно сказалась на росте и величинах СО₂-газообмена исследуемых объектов. Рассчитанные параметры моделей световых кривых фотосинтеза показали повышение эффективности работы фотосинтетического аппарата после внесения удобрений. При низких значениях ФАР она была значительно выше у карельской березы, чем у березы повислой, и возрастала при увеличении дозы азота. При почвенной засухе не было получено достоверных различий содержания хлорофилла в листьях у удобренных и неудобренных растений. Количество каротиноидов было в 1,3–1,5 раза выше в листьях неудобренных растений относительно удобренных. Внесение даже небольших доз азотного удобрения (20 г на дерево) благоприятно сказывалось на оводненности листьев растений в засушливый период. На второй год внесения удобрений значительно усилилась полуденная депрессия фотосинтеза, особенно в секторах с высокими дозами внесения азота. Тогда как на контрольном участке снижение фотосинтеза с 13 до 16 часов при отсутствии атмосферной засухи и при хорошей оводненности почвы составляло 20–25 %, на удобряемых участках скорость фотосинтеза уменьшалась более чем в три раза. Данное обстоятельство приводило к тому, что во вторую половину вегетации в солнечные дни суточная продуктивность фотосинтеза у удобренных растений была ниже, чем у неудобренных. В первый год внесения удобрений сильной полуденной депрессии не наблюдалось и подкормка азотом способствовала поглощению углекислоты как в пасмурные, так и в солнечные дни.

Ключевые слова: *Betula pendula* var. *carelica*; СО₂-газообмен; дыхание; световые кривые фотосинтеза; хлорофилл; азотное питание.

V. K. Bolondinskii, L. M. Vilikainen. GASEOUS CO₂ EXCHANGE IN SILVER BIRCH SAPLINGS GROWING UNDER DIFFERENT LEVELS OF NITROGEN SUPPLY

A comparative assessment of gaseous CO₂ exchange in leaves of 5–6 years old saplings of two forms of silver birch (*Betula pendula* and *Betula pendula* var. *carelica*) and downy

birch (*Betula pubescens* Ehrh., 1789) growing under different levels of nitrogen nutrition was done. The study was carried out in five plots (control sector, three sectors fertilized with different doses of NH_4NO_3 , and a sector with NPK fertilization) at the Agrobiological Research Station of the Karelian Research Centre RAS located at the southern outskirts of Petrozavodsk. Both in the control sector (where the content of nitrogen was $0.23 \pm 0.04\%$) and in most of the fertilized sectors, there was no significant difference between the mean values of photosynthesis in *B. pendula* and *B. pendula* var. *carelica* either for the entire PhAR range or for $\text{PhAR} > 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{c}^{-1}$. Nitrogen fertilization had a beneficial effect on the growth and the magnitude of gaseous CO_2 exchange of the studied objects. The calculated parameters of light response curves for net photosynthesis have shown an improved performance of the photosynthetic apparatus upon fertilization. Where PhAR values were low, its efficiency in Karelian birch was much higher compared with silver birch (*B. pendula*), and increased with the elevation of the nitrogen dosage. In the conditions of soil moisture shortage, there was no significant difference between chlorophyll content in leaves of fertilized and non-fertilized plants. The carotenoid content in the leaves of non-fertilized plants was 1.3–1.5-fold that of fertilized plants. Even a small dose of nitrogen fertilizer (20 g per tree) had a favorable effect on the water content of leaves in a dry period. In the second year of fertilization, the midday depression of photosynthesis increased considerably, especially in the sectors with high doses of nitrogen fertilizer. In the control sector, the decrease in photosynthesis in the absence of air drought and with sufficient soil moisture content was 20–25 %, and in fertilized plots there was a more than three-fold decrease in photosynthesis from 13:00 to 16:00. As a result, on sunny days in the second part of the growing season daily photosynthetic production in fertilized plants was lower compared to non-fertilized ones. In the first year of fertilization, there was no strong midday depression of photosynthesis, and nitrogen fertilization promoted CO_2 uptake on both cloudy and sunny days.

Key words: *Betula pendula* var. *carelica*; gaseous CO_2 exchange; respiration; light response curve for net photosynthesis; chlorophyll; nitrogen nutrition.

Введение

Вопросы влияния азота и других элементов минерального питания на ростовые процессы и газообмен растений важны как в научном, так и в практическом значении, особенно при изучении древесных видов на ранних этапах их развития. На различных видах берез выполнено довольно много работ, в которых исследуется связь фотосинтеза и минерального питания [Wendler, Millard, 1996; Wang et al., 1998 и др.]. На карельской березе такие исследования появились только в последнее время [Болондинский, Виликайнен, 2014; Pridacha et al., 2017; Придача и др., 2018].

Одним из признаков карельской березы является свилеватость структурных элементов древесины, а также уменьшение числа сосудов, увеличение количества клеток запасающей паренхимы в ксилеме. Все эти факторы увеличивают сопротивление движению влаги в стволе, что отражается в уменьшении скорости водного потока по ксилеме и, как следствие, ограничении проводимости устьиц для молекул CO_2 . В результате процессы фотосинтеза карельской березы и березы повислой с нормальной древесиной могут различаться как в суточной динамике, так и в отклике на воздействие

факторов окружающей среды. Адаптационная стратегия карельской березы направлена на оптимизацию процесса поглощения углекислоты. Растение использует весь арсенал физиологических возможностей, чтобы максимизировать процесс фотосинтеза и повысить поглощение углекислоты. Для их реализации требуется достаточное количество азота и других питательных веществ в почве. Однако дополнительное азотное питание в определенных условиях может привести у отдельных экземпляров карельской березы к еще большему увеличению сопротивления ствола и в конечном итоге к устьичному ограничению фотосинтеза [Придача и др., 2018].

Лесные почвы евроазиатской лесной области крайне бедны питательными элементами, особенно аммиачным азотом, и не обеспечивают ими в нужном количестве древесные растения [Паавилайнен, 1983]. Во многих работах показано многообразное воздействие азота на активность или блокирование физиологических процессов у древесных растений [Зарубина, Коновалов, 2014; Лебедев, 2015 и др.]. Причиной усиления роста и дыхания корней у подростка под влиянием азота являлось ускоренное и усиленное снабжение корней ассимилятами, поступающими к ним из кроны.

Количество корней на площадках с удобрениями было на 32–65 % больше, чем в контроле [Зарубина, Коновалов, 2014]. Обычно скорость фотосинтеза коррелирует с концентрацией азота в листьях березы [Wang et al., 1998; Hoogesteger, 2006], но 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.

Многие работы выполнялись на 1–2-летних саженцах, выращиваемых преимущественно в вегетационных сосудах. Очень мало работ, где бы исследования CO_2 -газообмена, транспирации и роста березы и других древесных пород осуществлялись на 1–2-метровых саженцах, растущих на плантации. На практике саженцы обычно не удобряют, так как от этого активно развивается травянистый покров, который заглушает посадочный материал. Практически все исследования проводятся на деревьях начиная с 15–20-летнего возраста, после смыкания крон, когда травянистый покров оказывается в тени и перехватывает лишь малую часть вносимого азота.

Задачей нашего исследования было выявление зависимости фотосинтеза и дыхания от внешних факторов среды у 5–6-летних саженцев карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания.

Материалы и методы

Основные исследования проводились на Агробиологической станции КарНЦ РАН (64°45' с. ш. 34°20' в. д.) на четырех площадках (контрольный сектор и три участка с внесением разных доз азотного удобрения). Небольшая часть экспериментов проводилась на пятой площадке, где вносилось комплексное удобрение. 2–3-летние саженцы карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, 1984), березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *Pendula*) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh., 1789) были высажены в 2010 г. рядами (с размещением на расстоянии 1,5 м между рядами и 1,5 м в ряду) на поле (20×80 м), имевшем небольшой уклон с запада на восток. С 10 до 15 часов большинство саженцев не попадали в тень от больших деревьев.

Поле было разбито на пять площадей (секторов). В нижней части находился контрольный сектор (К), который не удобрялся, но под каждое дерево в круг диаметром 1 метр с деревом посередине вливалось ведро чистой воды в момент внесения в других секторах удобрений, растворенных в 10 л воды. Выше по склону следовали сектора с различными дозами вносимых удобрений: N20 – вносился азот из расчета 20 г (58 г NH_4NO_3 на одно растение за сезон), N40 – азот из расчета 40 г (116 г NH_4NO_3 на одно растение за сезон), N60 – азот из расчета 60 г (174 г NH_4NO_3 на одно растение за сезон), NPK – комплекс NPK из расчета соотношения веществ 100 : 10 : 50, азот по дозе внесения 40 г/сезон.

В секторе NPK вносился азот в виде NH_4NO_3 , фосфор в виде P_2O_5 , калий в виде K_2CO_3 (в итоге N : P : K = 40 : 4 : 20). Растения удобряли 4 раза с 31 мая по 15 июля 2013 г. и 4 раза с 3 июня по 14 июля в 2014 г. Измерения проводили через 5–6 дней после полива растений питательной смесью. На границе участков были вырыты траншеи глубиной 60–70 см, в которые закладывались листы линолеума, предотвращающие миграцию питательных элементов. В ходе эксперимента все участки поля выкашивали не менее трех раз за сезон.

Измерения CO_2 -газообмена проводились в течение двух месяцев на березе повислой и карельской березе с помощью портативной фотосинтетической системы Li-6200 (LiCor, USA). На березе пушистой было проведено ограниченное количество исследований, в основном в секторах К и N60. Главное внимание уделялось двум формам березы повислой. В каждом секторе выбирали три дерева, на каждом из которых измерения проводили на 3–4 листьях, растущих на хорошо освещенных ветвях.

Для снятия световых кривых камеру с листом ориентировали прямо на солнце и покрывали разным количеством слоев ткани или тканью разной плотности. После каждого уменьшения освещенности измеряли все показатели, регистрируемые прибором (ΦAP , 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):

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

где a_1 – параметр, характеризующий CO_2 -газообмен при $I(\Phi\text{AP}) = 0$ мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, т. е. уро-

вень дыхания (R); b_1 – величина фотосинтеза при насыщающих значениях ΦAP (P_{max}); b_2 (константа насыщения) – параметр, равный величине I , при которой $P = 0,5 P_{max}$, и являющийся характеристикой скорости насыщения световой кривой; t – время; x – переменная, характеризующая положение листа в пространстве. Из уравнения Микаэлиса – Ментен рассчитывали световой компенсационный пункт (СКП) и тангенс угла наклона световой кривой ($\text{tg } \alpha$). Все параметры модели имеют определенный физиологический смысл, и их можно интерпретировать как потенциальную эколого-физиологическую характеристику изучаемого вида. Между ними существуют определенные взаимосвязи, изменяющиеся в процессе вегетации. Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента при 5%-м уровне значимости (p).

Содержание хлорофиллов и суммы каротиноидов в ацетоновой вытяжке определяли спектрофотометрически (СФ-2000, «ОКБ Спектр», Россия). Расчет содержания пигментов производили в мг на г сырого веса листа. Содержание азота в 5–15-см слое почвы (N) определяли титриметрическим методом по Кьельдалю [Методическое..., 1990]. Результаты представлены в процентах от сухого веса образцов. Повторность проб трехкратная. Данные получены с использованием оборудования ЦКП Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Почва контрольного сектора была умеренно плодородия. Содержание азота в почвенном слое 5–15 см, измеренное вблизи опытных деревьев в первый год эксперимента через месяц после последнего внесения удобрений, составило 0,18–0,33 %. В других секторах оно было выше: сектор N60 – 0,21–0,50 %, сектор N40 – 0,29–0,39 %, сектор N20 – 0,25–0,36 %, сектор NPK – 0,27–0,52 %.

Значительная часть измерений фотосинтеза проведена при пониженной освещенности. При этом значения фотосинтеза, измеряемые в пасмурные дни или при солнце в облаках, были выше, чем при той же освещенности во время принудительного снижения освещенности листьев в процессе измерения световых кривых фотосинтеза. Все эти факторы являлись причиной очень высокой вариабельности фотосинтеза. За период измерений в 2013–2014 гг. внешние условия были благоприятными и не наблюдалось ни сильной засухи,

ни больших температурных колебаний. Небольшая почвенная засуха в конце июня – первой половине июля 2013 г., сопровождавшаяся умеренной температурой воздуха, повлияла на процессы CO_2 -газообмена, особенно в контрольном секторе, снизив в среднем величины поглощения CO_2 листьями на 20–25 %. В других секторах снижение фотосинтеза не превышало 15–18 %. При этом полуденная депрессия фотосинтеза не носила ярко выраженного характера, в том числе и на контрольном участке. Не было получено достоверных различий содержания хлорофилла в листьях у удобренных и неудобренных растений. Количество же каротиноидов в листьях неудобренных растений возрастало в 1,3–1,5 раза, что выразилось в появлении у них желтого оттенка. После дождей наблюдалось восстановление фотосинтетической способности до прежнего уровня. Даже небольшие дозы азотного удобрения (20 г на дерево) благоприятно сказывались на оводненности листьев удобренных растений в засушливый период. Листья контрольного участка имели выцветший, склерофильный (жестколистный) вид. Признаки склерофильности присутствовали и у удобренных растений, но носили менее выраженный характер. Удобрения вносились, когда в почве было еще достаточно влаги, и способствовали развитию корневой системы. В дальнейшем это сказало на снабжении растений влагой и на том, что у удобренных саженцев устьичное ограничение фотосинтеза было не таким сильным, как у саженцев контрольного сектора.

Сильной атмосферной засухи в 2013–2014 гг. не наблюдалось. Лишь в течение одного дня измерений дефицит водяных паров в воздухе (D) превысил 2000 Па, а средние величины этого показателя во время измерений фотосинтеза были все время ниже 1250 Па. В диапазоне $\Phi AP > 1400$ мкмоль $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ средние величины D составляли 970 ± 40 Па. Даже при легкой почвенной засухе такие величины D не приводят к устьичному ограничению фотосинтеза [Болондинский, 2010]. Температурный фактор в период измерений также не оказывал существенного влияния на процесс фотосинтеза. Температура воздуха в период измерений колебалась в пределах 16–25 °С. Средние величины составили $20,5 \pm 2,1$ °С и являлись оптимальными для фотосинтеза. В большей степени температура влияла на темновое дыхание. В ряде случаев понижение температуры всего на 5–6 °С вело к уменьшению абсолютной величины дыхания на 80–100 %.

При сравнении средних величин фотосинтеза двух секторов учитывали, имеются ли досто-

Таблица 1. Средние величины фотосинтеза и дыхания в июле–августе 2013 г. у *B. pendula* var. *carelica* (БК), *B. pendula* var. *pendula* (БП) и *B. pubescens* (БПуш) в контрольном секторе (К) и в секторе N60 в первый год внесения удобрений

Table 1. Mean values of photosynthesis and respiration of *B. pendula* var. *carelica* (БК), *B. pendula* var. *pendula* (БП) and *B. pubescens* (БПуш) in the control sector (К) and in the N60 sector in the first year of applying fertilizers

	К			N60		
	$P_{PhAR>0}$	$P_{PhAR>1400}$	R	$P_{PhAR>0}$	$P_{PhAR>1400}$	R
БК	8,0 ± 0,7	12,6 ± 1,1	-2,6 ± 0,2	11,3 ± 1,0*	14,2 ± 0,9*	-3,4 ± 0,3*
БП	8,0 ± 0,7	12,5 ± 1,0	-2,7 ± 0,2	8,4 ± 0,7	11,7 ± 1,1	-3,0 ± 0,2
БПуш	9,0 ± 1,1	15,6 ± 1,4	-2,7 ± 0,2	12,4 ± 1,1*	16,5 ± 1,0	-3,3 ± 0,3

Примечание. $PhAR$ – ФАР (мкмоль фотонов $m^{-2}c^{-1}$), $P_{PhAR>0}$ – фотосинтез (мкмоль $CO_2 m^{-2}c^{-1}$) для всего диапазона ФАР, $P_{PhAR>1400}$ – фотосинтез в мкмоль $CO_2 m^{-2}c^{-1}$ для ФАР > 1400 мкмоль фотонов $m^{-2}c^{-1}$, R – дыхание (мкмоль $CO_2 m^{-2}c^{-1}$). *Отличия от исходного уровня (К) достоверны при $p \leq 0,05$.

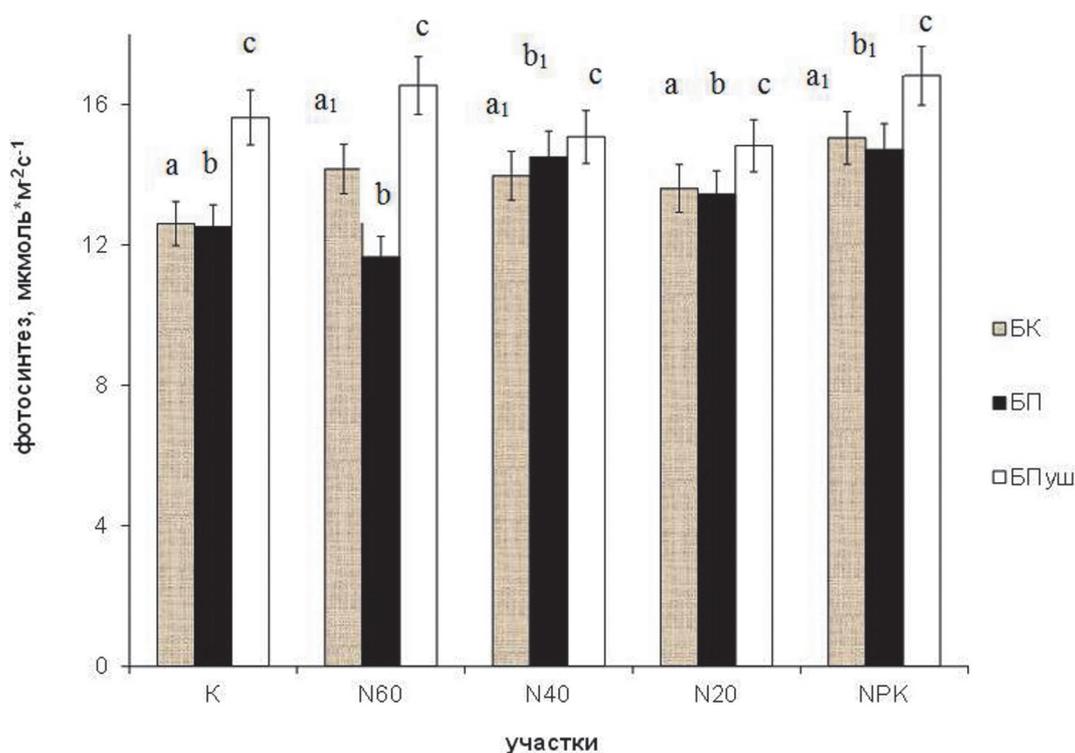
Note. $PhAR$ – photosynthetic active radiation ($\mu mol photon m^{-2}c^{-1}$), $P_{PhAR>0}$ – photosynthesis ($\mu mol CO_2 m^{-2}c^{-1}$) for the whole range of $PhAR$, $P_{PhAR>1400}$ – photosynthesis ($\mu mol CO_2 m^{-2}c^{-1}$) for $PhAR > 1400 \mu mol photon m^{-2}c^{-1}$, R – respiration ($\mu mol CO_2 m^{-2}c^{-1}$). *Statistically significant differences were set at $p \leq 0,05$.

верные различия в средних величинах ФАР – основного фактора, влияющего на фотосинтез. Сравнение проводилось только в том случае, если достоверность различий средних значений ФАР отсутствовала. Сравнение средних величин фотосинтеза проводили как для всего диапазона ФАР, так и для ФАР > 1400 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$, когда световая кривая фотосинтеза выходит на плато (табл. 1). Фотосинтез, как правило, достигает своих максимальных значений при ФАР 2000 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$. Такие высокие значения ФАР регистрируются при высокой прозрачности атмосферы и наличии небольшого количества облаков, отражение от которых вносит дополнительный вклад в освещенность. Обычно датчик, направленный на солнце, показывал ФАР в зависимости от времени суток, года, наличия облаков от 1400 до 1900 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$. Исследование световых кривых фотосинтеза у березы [Болондинский, Виликайнен, 2014] показало, что при значениях ФАР выше 1400 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$ фотосинтез достигал $90 \pm 5 \%$ от своих максимальных величин.

Исследования в контрольном секторе показали, что при ФАР > 0 и ФАР > 1400 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$ значимые различия средних величин фотосинтеза березы повислой и карельской березы отсутствовали (табл. 1). В наших предыдущих исследованиях, проводившихся на меньшем статистическом материале, всегда имелись небольшие, хотя и незначимые различия [Болондинский, Холопцева, 2013; Болондинский, Виликайнен, 2014]. В контрольном секторе было проведено более 700 измерений фотосинтеза. Это большое количество измерений дало почти полное совпадение средних значений фотосинтеза как для всего диапазона ФАР, так и для ФАР > 1400 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$ (табл. 1). Столь высокая точность совпадений средних величин фотосинтеза у двух форм березы повислой подтверждает бытующее в на-

стоящий момент мнение, что береза повислая и карельская береза являются одним видом. Не было различий и между максимальными значениями фотосинтеза, а также значениями темнового дыхания. У карельской березы значения фотосинтеза, превышающие 20 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$, наблюдали чаще, чем у березы повислой. Значимые различия в контрольном секторе были получены при сравнении березы пушистой с карельской березой и березой повислой ($p = 0,02$). При этом исследуемые деревья березы пушистой росли на северной границе сектора, самой бедной по содержанию азота.

Средние величины темнового дыхания мало различались у всех трех пород. Как и в прежних наших исследованиях [Болондинский, Виликайнен, 2014], максимальное по абсолютной величине темное дыхание было зафиксировано у карельской березы. Это наблюдалось как в контрольном, так и в других секторах. После внесения удобрения в секторе N60 величины дыхания выросли у всех пород на 10–12 %, а максимальные – на 60–70 % (табл. 1), что свидетельствовало об активизации обменных процессов в листьях. В секторе N60 при ФАР > 0 все различия в средних величинах фотосинтеза между породами были незначимы. При этом средняя величина фотосинтеза у березы пушистой была несколько выше (12,4 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$), чем у карельской березы (11,3 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$), а различия в максимальных величинах были еще выше – 29,4 и 24,4 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$ соответственно. При сравнении с контрольным сектором максимальные значения фотосинтеза двух форм березы повислой несколько снизились, а у березы пушистой выросли почти на 10 %. В секторе N60 при ФАР > 1400 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$ фотосинтез карельской березы превосходил фотосинтез березы повислой в среднем на 25 % ($p = 0,002$). Различия в ФАР были незначимыми ($p = 0,08$), то есть основной при-



Средние величины фотосинтеза в июле–августе 2013 г. у карельской березы – а (БК), березы повислой – b (БП) и березы пушистой – c (БПуш) в секторах К, N60, N40, N20, NPK при $\Phi AP > 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Нижний индекс 1 указывает на достоверность различий ($p < 0,05$) средних значений фотосинтеза у контрольного и удобренного участка

Mean values of photosynthesis of *Betula pendula* var. *carelica* (БК), *Betula pendula* var. *pendula* (БП), and *Betula pubescens* (БПуш) in sectors K, N60, N40, N20 and NPK. $\Phi AP > 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Subscript 1 indicates significant differences between mean values of photosynthesis in control and fertilized plots ($p < 0,05$)

чиной увеличения фотосинтеза у саженцев карельской березы явилось улучшение азотного питания. Значимые различия средних величин фотосинтеза березы повислой и карельской березы с березой пушистой в секторе N60 сохранились. У березы повислой реакция на удобрения была меньше как при $\Phi AP > 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, так и для всего диапазона ΦAP (рис.).

Внесение даже небольших доз азота стимулировало синтез хлорофилла и повышало эффективность работы единицы хлорофилла. Хл ($a + b$) вырос в секторе N60 по сравнению с контрольным сектором на 15,6 %. Как было показано ранее [Болондинский, Холопцева, 2013], при достаточном количестве азота в почве в жаркие дни мезофильная проводимость листьев карельской березы увеличивается в большей степени, чем у березы повислой, компенсируя снижение устьичной проводимости. Не исключено, что это явилось причиной большего увеличения фотосинтеза у карельской березы в секторе N60, где фотосинтез в некоторые дни был больше, чем у березы повислой. Это и отразилось на средних значе-

ниях. При снижении дозы вносимых азотных удобрений (сектора N20, N40) почти все эффекты, отмеченные для сектора N60, сохранялись. Средние значения фотосинтеза выросли по сравнению с контрольным сектором, хотя и в меньшей степени, чем в секторе N60. Различий между секторами N20, N40 и N60 найти не удалось, но значимые различия удобренных секторов с контрольным иногда фиксировались. Очень близкими к значимым ($p = 0,056$) оказались различия средних значений фотосинтеза у березы повислой для секторов N40 и N60 при $\Phi AP > 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, составляя соответственно 14,5 и 11,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. У карельской березы средние значения фотосинтеза при этом практически не различались, составляя 14,0 и 14,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ соответственно. Не исключено, что в секторе N60 значения фотосинтеза у карельской березы могли бы быть выше, если бы саженцы обладали такой же энергией роста, как и в других секторах. Они еще при посадке отставали в росте от других саженцев, и в дальнейшем этот разрыв увеличивался. То, что эффект влияния азота на фо-

тосинтез карельской березы проявился даже на таком материале, показывает важность влияния азотного питания при выращивании саженцев карельской березы, причем не только однолетних [Евдокимов, 1989].

Для секторов К и N40 были получены значимые различия как для карельской березы, так и для березы повислой. Для сектора N20 значимость различий с контрольным сектором подтвердить не удалось ($p = 0,058$). Отсутствие различий в средних величинах фотосинтеза у березы повислой в секторах К и N60 в целом неясны. У березы пушистой не удалось получить достоверных различий между контрольным и удобренными участками. В секторе N60 различия были близки к достоверным ($p = 0,05$), а в секторе NPK разница между контрольным сектором и удобренным вполне могла быть обусловлена различиями в освещенности ($p = 0,04$).

В 2014 г. в основном из-за погодных условий у всех видов берез максимальные и средние значения фотосинтеза были ниже, чем в 2013 г. С третьей декады июля и до конца августа в секторах N60 и NPK начиная с 13 часов наблюдали увеличивающуюся с каждым часом сильную полуденную депрессию фотосинтеза. Депрессия проявлялась и в других секторах, где вносились удобрения в меньшем количестве. Небольшое снижение (10–15 %) после 14 часов было зафиксировано и на контрольном участке, но оно мало отличалось от значений полуденной депрессии, которые наблюдали в предыдущие годы [Болондинский, 2010]. С 10 до 13 часов в секторе N60 на протяжении нескольких дней в конце июля фотосинтез фиксировался на уровне 11–14 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$, медленно увеличиваясь с утра до полудня. Темновое дыхание также медленно увеличивалось с 2–3 до 3–4 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$. В 13 часов фотосинтез начинал уменьшаться и к 15 часам составлял всего 2–3 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$, дыхание при этом возрастало на 1–2 мкмоль $m^{-2}c^{-1}$. Ранее у саженцев березы полуденная депрессия наблюдалась в природных условиях достаточно редко [Болондинский, 2010], в основном в периоды почвенной или атмосферной засухи. У саженцев, растущих в вегетационных сосудах или на хорошо удобренной почве с относительно высоким уровнем грунтовых вод, снижение фотосинтеза с 13 до 16 часов было незначительным [Болондинский, Виликайнен, 2014].

Осадки в течение июля–августа 2014 г. были достаточно частыми. Измерения влажности почвы в начале августа в трех секторах, где вносился азот, показали, что она была на 10–15 % ниже, чем в первую декаду июля, но намного

выше значений, которые приводят к устьичному ограничению фотосинтеза [Wang et al., 1998]. Полуденная депрессия наблюдалась как на верхних ветвях 3–5-метровых деревьев, так и на нижних, где она была особенно глубокой. Снижение фотосинтеза начиналось на нижних ветвях, а в течение 30–40 минут значительно уменьшался фотосинтез и на верхушечных побегах. Хотя в секторах N60 и NPK средние величины фотосинтеза на второй год внесения удобрений в целом оставались выше, чем в контрольном секторе, в августе проявилась тенденция снижения суточной продуктивности фотосинтеза по сравнению с контрольным участком. Поскольку на контрольном участке уменьшение фотосинтеза в послеполуденные часы было заметно меньше, чем в секторах N60 и NPK, суточная продуктивность фотосинтеза в солнечные теплые дни в контрольном секторе была выше, чем на удобренных участках. Оценка суточной продуктивности фотосинтеза для секторов К и NPK показала, что она снижалась примерно на 30 %, а в некоторые дни снижение превышало 50 %. В пасмурные дни суточная продуктивность фотосинтеза была выше на удобренных участках. Однако во второй год измерений общая площадь листьев кроны значительно повысилась у удобренных деревьев по сравнению с контрольными и дерево в целом поглощало больше углекислоты на удобренных участках в солнечные дни. Это отразилось на росте деревьев.

В годы внесения удобрений и последующие 2 года наблюдался усиленный рост всех видов берез. В 2016 г. средний диаметр на уровне 1,5 м у березы повислой в секторах N20, N40, N60, NPK вырос по сравнению с контрольным участком на 15, 20, 27, 30 %, а максимальная высота деревьев – на 40, 60, 70 и 120 % соответственно. Значительно возросла площадь листьев кроны. Все это привело к увеличению потребности растений в воде. Плотность деревьев, отдельные экземпляры которых достигли во второй год внесения удобрений высоты 5 м, была очень высокой (1,5 м между растениями). Корневая конкуренция за воду среди саженцев возросла. Часть влаги, особенно после кратковременных дождей, перехватывал быстро возобновляющийся травянистый покров.

Известно, что влияние удобрений ведет к усилению роста и дыхания корней [Зарубина, Коновалов, 2014; Лебедев, 2015]. Развитие более мощной корневой системы на удобренных участках благоприятно сказалось во время июньской засухи в первый год эксперимента. Не исключено, что на второй год возник некоторый дисбаланс в листо-корневых отношениях.

Таблица 2. Средние значения параметров моделей световых кривых фотосинтеза у карельской березы и березы повислой в секторах К и N60

Table 2. Mean values of parameters of the photosynthetic light-curves models of *Betula pendula* var. *carelica* and *Betula pendula* var. *pendula* in the control sector (K) and in the N60 sector

	a_1	b_1	b_2	r^2	I_{max}	R_{max}	P_{max}	СКП	tg
	мкмоль м ⁻² с ⁻¹			%	мкмоль м ⁻² с ⁻¹				
<i>Betula pendula</i> Roth. var. <i>carelica</i> , K									
M	-2,5	22,6	419,8	93,0	1574	-2,8	17,0	52,2	0,19·10 ⁻⁴
σ	0,6	2,4	101,8	6,5	203	-0,7	3,3	12,3	0,02·10 ⁻⁴
<i>Betula pendula</i> Roth. var. <i>carelica</i> , N60									
M	-3,6	26,7	308,9	97,6	1774	-3,4	18,5	48,1	0,37·10 ⁻⁴
σ	0,1	1,8	78,8	0,5	45	0,2	1,4	11,7	0,06·10 ⁻⁴
<i>Betula pendula</i> Roth. var. <i>pendula</i> , K									
M	-3,0	18,3	411,2	94,0	1729	-3,1	16,1	80,6	0,068·10 ⁻⁴
σ	1,0	4,6	127,1	4,2	183	1,4	4,3	21,4	0,01·10 ⁻⁴
<i>Betula pendula</i> Roth. var. <i>pendula</i> , N60									
M	-3,1	20,8	341,2	96,4	1479	-3,4	17,8	59,8	0,17·10 ⁻⁴
σ	1,3	2,9	107,0	3,5	685	0,9	3,8	17,6	0,02·10 ⁻⁴

Примечание. M, σ – средние значения и стандартные отклонения соответственно; a_1, b_1, b_2 – значения параметров моделей световых кривых; r^2 – коэффициент детерминации; $I_{max}, P_{max}, R_{max}$ – соответственно средние максимальные значения ФАР, фотосинтеза и дыхания в момент снятия световой кривой; СКП – световой компенсационный пункт; tg – тангенс угла наклона световой кривой в точке компенсационного пункта.

Note. M, σ – mean values and standard deviations respectively; a_1, b_1, b_2 – parameters of the photosynthetic light-response curve models; r^2 – coefficient of determination; $I_{max}, P_{max}, R_{max}$ – the mean maximal values of PhAR, photosynthesis and respiration, respectively; СКП – light compensation point; tg – the tangent of the light curve slope at the point of the compensation point.

По всей вероятности, ограничение поступления влаги в ствол в дневные часы было связано с тем, что запасы воды в зоне, непосредственно прилегающей к тонким корням, оказывались к полудню в значительной мере исчерпанными. Снижение фотосинтеза, вероятнее всего, было обусловлено заметным снижением устьичной проводимости. Далее, в течение вечерних и ночных часов запасы влаги в прикорневой зоне и стволе восполнялись, и в утренние часы устьица снова широко открывались на несколько часов. При этом интересно, что описанный эффект полуденной депрессии проявился именно на второй год внесения удобрений. Как пишут в своей книге Hagqvist и Mikkola [2008], обобщая опыт финских лесоводов: «...К внесению удобрений следует относиться с осторожностью. Внесение азотного удобрения два года подряд вызывает явную задержку роста на два года. Листья березы становятся светло-желтыми и остаются мелкими, особенно на малогумусных лесных почвах. Напротив, единичное внесение удобрения вызывает положительный эффект. Избыточное внесение азотных удобрений может стимулировать длительный осенний рост и повреждение ветвей морозом и даже растрескивание стволов зимой». Описанные эффекты в нашем эксперименте отсутствовали, за исключением того, что хорошо удобренные деревья действительно росли дольше контрольных и полностью сбрасывали листья при-

мерно на две недели позднее. Особенно это касалось карельской березы. Исследования на различных видах березы показывают, что в условиях водного стресса высокие величины почвенного азота могут ограничивать рост и другие физиологические процессы [Wendler, Millard, 1996; Wang et al., 1998]. Авторы предполагают, что в условиях высокого содержания азота в почве ограничение устьичной проводимости и фотосинтеза, возможно, связано с увеличением гидравлического сопротивления ствола.

Анализ параметров световых кривых фотосинтеза показал, что они достаточно изменчивы и зависят как от внешних факторов среды, так и от времени вегетации и состояния листа и растения. В ряде случаев это было связано с возрастом листа, а также со световыми условиями роста. Несмотря на разброс значений фотосинтеза даже при одной и той же освещенности, получаемый при снятии ряда световых кривых, коэффициенты детерминации (r^2) моделей были высокими (93–98 %). Параметр a_1 , характеризующий темновое дыхание листа у карельской березы в секторе N60, достоверно был выше, чем у контрольных растений (табл. 2). У березы повислой его рост относительно контроля был менее значительным. Более выраженным у карельской березы был рост параметра b_1 : с $22,7 \pm 2,4$ до $26,7 \pm 1,8$ мкмоль м⁻² с⁻¹. Данный параметр повышался с $18,3 \pm 4,6$

до $20,8 \pm 2,9$ мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ и у березы повислой, но не так существенно, как у березы карельской. Особый интерес представляют изменения константы насыщения световой кривой (b_2). В целом ее значения были велики, так как фотосинтетический аппарат листьев как у березы повислой, так и у карельской березы был адаптирован к высоким значениям ФАР (табл. 2).

После внесения удобрений у карельской березы параметр b_2 достоверно снизился с $419,0 \pm 101,8$ до $308,9 \pm 78,8$ мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, что дало возможность растениям более эффективно использовать низкую инсоляцию, особенно в ранние утренние часы, когда транспирационные расходы невелики и устьица полностью раскрыты.

Внесение удобрений увеличило использование малых доз солнечной радиации у всех видов, но особенно у карельской березы. Также наблюдалось уменьшение светового компенсационного пункта (СКП). Причем СКП уменьшился не за счет снижения темнового дыхания, как это часто происходит, а из-за увеличения угла наклона световой кривой, что прежде всего связано с активизацией обменных процессов в листе. Световой компенсационный пункт, рассчитанный по параметрам моделей световых кривых, снижался после внесения удобрений во всех секторах, но особенно в N60 и NPK. Средние значения СКП составили для 20 опытных саженцев в секторах К, N60 и NPK соответственно 116,6; 72,4 и 54,1 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$. При этом как реальные средние значения темнового дыхания, так и значения параметра a_1 в секторе N60 и NPK были выше, чем в секторе К, что могло бы только увеличить СКП. Средние величины СКП у карельской березы и березы повислой составили соответственно в секторе К – 69 и 153, в секторе N60 – 49 и 86 и в секторе NPK – 47 и 54 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Это говорит о том, что эффективность работы фотосинтетического аппарата у карельской березы при низких значениях ФАР была существенно выше, чем у березы повислой, и эта эффективность возрастала при внесении минеральных удобрений. Рассчитанный тангенс угла наклона световой кривой для секторов К и NPK составил $0,19 \cdot 10^{-4}$ и $0,36 \cdot 10^{-4}$ мкмоль CO_2 (мкмоль квантов) $^{-1}$ соответственно, т. е. вырос примерно в два раза. В результате в диапазоне ФАР 20–200 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ мы имели для секторов N60 и NPK увеличение средних величин фотосинтеза на 50 %.

В пасмурную погоду низкие константы насыщения (b_2) получались, если лист с раннего утра находился при низкой освещенности. Если утро было солнечное, а затем набегали тучи и мы приступали к измерениям, настро-

енность фотосистемы на большую инсоляцию еще сохранялась и константа насыщения была достаточно высокой (150–200 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$). При низких значениях начальных уровней ФАР b_2 имел величины меньше 80 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Минимум b_2 у карельской березы составил 11 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, что менее 0,4 % от максимальных значений ФАР в нашем районе исследований. При этом на протяжении всего дня была очень низкая облачность, и фотосистема листа уже в утренние часы была настроена на эффективную работу при низкой инсоляции. Разумеется, при столь низких b_2 фотосинтез невысокий, но CO_2 -баланс листа оказывался в условиях низкой ФАР (40–50 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$) практически всегда положительным. Значения параметра b_2 при этом были ощутимо меньше значений световых компенсационных пунктов, полученных в солнечную погоду. Одна из причин этого в том, что темновое дыхание было в такие дни очень низкое даже в теплый период.

Заключение

Проведенная сравнительная оценка CO_2 -газообмена у листьев 5–6-летних саженцев двух форм березы повислой (*Betula pendula* и *Betula pendula* var. *carelica*), выращиваемых при различных уровнях азотного питания, показала, что средние величины фотосинтеза и темнового дыхания, как правило, возрастали по мере увеличения количества вносимого удобрения. Были получены достоверные различия величин фотосинтеза у карельской березы по сравнению с контролем для секторов N40, N60 и NPK, а у березы повислой – для секторов N40 и NPK. Достоверного влияния внесения азота в почву на скорость фотосинтеза березы пушистой получить не удалось, но была зафиксирована тенденция ее увеличения в секторах N60 и NPK. Средние величины фотосинтеза у березы пушистой в контрольном секторе более чем на 20 % превышали таковые у двух форм березы повислой, и это превосходство сохранялось, хотя и в меньшей степени, при разных уровнях внесения азота. На большом статистическом материале на почве умеренного плодородия контрольного сектора показано практически полное отсутствие разницы в средних величинах фотосинтеза у карельской березы и березы повислой ($p = 0,97$). Это отсутствие различий сохранялось во всех других секторах, за исключением сектора N60.

По мере увеличения доз вносимого удобрения активизировались рост растений и их репродуктивная деятельность. Значительно увеличилась площадь листьев крон. Эти явле-

ния наблюдались уже в конце первого года измерений. На второй год внесения удобрений проявился целый ряд эффектов, в частности, полуденная депрессия фотосинтеза, особенно в секторах с высокими дозами вносимых удобрений. С 13 до 16 часов при отсутствии атмосферной засухи и при достаточной оводненности почвы происходило снижение фотосинтеза более чем в три раза. Одной из причин этого была очень высокая плотность посадки саженцев и усиливающаяся по мере их роста корневая конкуренция за почвенную влагу. В контрольном секторе во время интенсивного роста на протяжении 3–4 недель суточная продуктивность фотосинтеза в солнечные теплые дни была выше, чем в секторах N60 и NPK. В пасмурные дни с высокой относительной влажностью воздуха наблюдалось обратное явление.

Анализ параметров моделей световых кривых фотосинтеза показал, что внесение азота способствовало росту эффективности работы фотосинтетического аппарата. Получено достоверное снижение средних величин светового компенсационного пункта и константы насыщения у всех видов берез. Сдвиг светового компенсационного пункта в область низких значений ФАР, более высокая крутизна световых кривых дают возможность фотосинтетическому аппарату эффективнее использовать низкую освещенность в ранние утренние часы и пасмурные дни. Наиболее ярко это проявилось у карельской березы.

Внесение удобрений способствовало увеличению числа деревьев карельской березы с узорчатой древесиной, хотя выход таких экземпляров был крайне мал даже на хорошо удобренных участках. Большая часть деревьев карельской березы развивались по обычному пути, обгоняя в росте даже деревья березы повислой.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0220-2017-0002) и при финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).

Литература

Болондинский В. К. Исследование зависимости фотосинтеза от интенсивности солнечной радиации, температуры и влажности воздуха у растений карельской березы и березы повислой // Труды КарНЦ РАН. 2010. № 2. С. 3–10.

Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование световой зависимости фотосинтеза у карель-

ской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 207–213.

Болондинский В. К., Холопцева Е. С. Исследования фотосинтеза и транспирации у карельской березы и березы повислой // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 3. С. 173–178.

Евдокимов А. П. Биология культуры карельской березы. Л.: ЛГУ, 1989. 224 с.

Зарубина Л. В., Коновалов В. Н. Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных. Архангельск: САФУ, 2014. 378 с.

Лебедев Е. В. Фотосинтез, минеральное питание и биологическая продуктивность древостоев разных бонитетов сосны обыкновенной в Республике Беларусь в онтогенезе // Вестник РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2015. № 4. С. 37–45.

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

Паавилайнен Э. Применение минеральных удобрений в лесу: пер. с фин. М.: Лесн. пром-ть, 1983. 96 с.

Придача В. Б., Новичонок Е. В., Николаева Н. Н., Иванова Д. С., Сазонова Т. А. Влияние аммонийного азота на морфофизиологические показатели двух форм *Betula pendula* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2018. Т. 54, № 2. С. 213–235.

Haqqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 s.

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.

Pridacha V. B., Bolondinskii V. K., Olchev A. V., Sazonova T. A. Structural and functional peculiarities of plants from the genus *Betula* L. at early stages of ontogenesis // Biol. Bull. 2017. Vol. 44, no. 2. P. 144–149. doi: 10.1134/S1062359017020157

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

Wang J. R., Hawkins C. D., 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. P. 233–244.

Wendler R., Millard P. Impacts of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics of *Betula pendula* // Tree Physiol. 1996. Vol. 16. P. 153–159.

Поступила в редакцию 25.06.2018

References

Bolondinskii V. K. Issledovanie zavisimosti fotosinteza ot intensivnosti solnechnoi radiatsii, temperatury i vlazhnosti vozdukhа u rastenii karel'skoi berezy i berezy povisloi [Research of dependence of photosynthesis on the intensity of solar radiation, air temperature and humidity in Karelian (curly) birch and silver birch plants]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2010. No. 2. P. 3–10.

Bolondinskii V. K., Vilikainen L. M. Issledovanie svetovoi zavisimosti fotosinteza u karelskoi berezy i berezy povisloi v usloviyakh raznoi obespechennosti elementami mineral'nogo pitaniya [Research of photosynthesis light dependence in Karelian birch and common (silver) birch in different mineral nutrient availability settings]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2014. No. 5. P. 207–213.

Bolondinskii V. K., Kholoptseva E. S. Issledovaniya fotosinteza i transpiratsii u karel'skoi berezy i berezy povisloi [Research into the photosynthesis and transpiration in Karelian birch and silver birch]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2013. No. 3. P. 173–178.

Evdokimov A. P. Biologiya kul'tury karel'skoi berezy [Biology of Karelian birch culture]. Leningrad: LGU, 1989. 224 p.

Lebedev E. V. Fotosintez, mineral'noe pitanie i biologicheskaya produktivnost' drevostoev raznykh bonitetov sosny obyknovennoi v Respublike Belarus' v ontogeneze [Photosynthesis, mineral nutrition and biological productivity of pine stands of different yield class in the Republic of Belarus in ontogenesis]. *Vestnik RUDN. Ser. Ekol. i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti* [RUDN J. of Ecol. and Life Safety]. 2015. No. 4. P. 37–45.

Metodicheskoe rukovodstvo po uskorennomu analizu zoly rastenii i opredeleniyu azota [Methodical guide to the accelerated analysis of ash of plants and determination of nitrogen]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1990. 45 p.

Paavilaynen E. Primenenie mineral'nykh udobrenii v lesu [Use of mineral fertilizers in the forest]. Moscow: Lesn. prom., 1983. 96 p.

Pridacha V. B., Novichonok E. V., Nikolaeva N. N., Ivanova D. S., Sazonova T. A. Vliyaniye ammoniynogo azota na morfofiziologicheskie pokazateli dvukh form *Betula pendula* (Betulaceae) [Effects of ammonium nitrogen on morphophysiological parameters of two *Betula pendula* (Betulaceae) forms]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. Vol. 54, no. 2. 2018. P. 213–235.

Zarubina L. V., Konovalov V. N. Ekologo-fiziologicheskie osobennosti eli v bereznyakakh chernichnyikh [Ecological and physiological features of spruce in blueberry birch forests]. Arkhangel'sk: SAFU, 2014. 378 p.

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 p. (in Finnish).

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.

Pridacha V. B., Bolondinskii V. K., Olchev A. V., Sazonova T. A. Structural and functional peculiarities of plants from the genus *Betula* L. at early stages of ontogenesis. *Biol. Bull.* 2017. Vol. 44, no. 2. P. 144–149. doi: 10.1134/S1062359017020157

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*). *Ecol. Res.* 2013. Vol. 28. P. 523–535. doi: 10.1007/s11284-013-1041-1

Wang J. R., Hawkins C. D., 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. P. 233–244.

Wendler R., Millard P. Impacts of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics of *Betula pendula*. *Tree Physiol.* 1996. Vol. 16. P. 153–159.

Received June 25, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болондинский Виктор Константинович

старший 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

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, Lyudmila

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