

3. Коровин В.В., Новицкая Л.О., Курносоев Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: Изд-во Московского государственного университета леса, 2003. 280 с.
4. Боярских И.Г., Шитов А.В. Внутрипопуляционная изменчивость *LONICERA CAERULEA* L. в связи с особенностями геологической среды (на примере Горного Алтая) // Система "Планета Земля": 15 лет междисциплинарному научному семинару. 1994—2009. М. 2009. С. 206–209.
5. Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 157 с.
6. Савицкий А.В., Титов В.К., Мельников Е.К. Уран, торий, калий в горных породах Карелии и вопросы радиоэкологии // Геология и охрана недр Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 1992. С. 99–113.
7. Ветчинникова Л.В. Карельская береза: ареал, разнообразие, охрана и перспективы воспроизводства // Труды КарНЦ РАН. Петрозаводск. 2004. Вып. 6. С. 3–27.
8. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 143 с.
9. Александров А.Г., Савицкий А.В. К проблеме изучения радоноопасности Карелии // Геология и охрана недр Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 1992. С. 7–11.
10. Кожухов С.А., Белашев Б.З., Савицкий А.И. Методические аспекты мониторинга радона территории Карелии // Матер. XIV междунар. конф. «Связь поверхностных структур земной коры с глубинными». Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2008. Ч.1. С. 272–274.

RESEARCH OF LIGHT DEPENDENCE OF PHOTOSYNTHESIS IN THE BIRCH SEEDLINGS IN NORMAL CONDITION AND IN CONDITIONS OF SOIL DROUGHT

Bolondinskii V.K., Vilikainen L.M.

Forest Research Institute of Karelian Research Center of RAS, 11 Pushkinskaya S., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russia, Office tel. +7 (8142)768160, E-mail: bolond@krc.karelia.ru

Abstract. In the conditions of long atmospheric drought the CO₂-exchange of seedlings of silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) was investigated. Values of photosynthesis of the Karelian birch and silver birch were similar. A substantial difference was found in the parameters of the light response curves of photosynthesis during a soil drought. The Karelian birch more intensively took up CO₂ in condition of soil water deficit during an atmospheric drought, and the low light intensity, and this was reflected in the higher slopes of the light response curves of photosynthesis. Effective absorption of CO₂ early in the morning and in cloudy and dark weather in the conditions of atmospheric drought allows to support carbon balance at the acceptable level and increase competitive ability of Karelian birch.

ИССЛЕДОВАНИЕ СВЕТОВОЙ ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У САЖЕНЦЕВ БЕРЕЗЫ В НОРМЕ И В УСЛОВИЯХ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ

Болондинский В.К., Виликайнен Л.М.

Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пушкинская 11, 185910, Факс: (8142)768160, тел. (8142)768160, E-mail: bolond@krc.karelia.ru

Показатели CO₂-газообмена листьев часто используются для сравнительного анализа различных видов и разновидностей. Считается, что величина максимальной скорости фотосинтеза генетически у вида детерминирована [4]. Ранее нами были выявлены некоторые различия в зависимостях фотосинтеза и дыхания у березы повислой (*БП*) и карельской березы (*БК*) от факторов внешней среды [1]. Была обнаружена у *БК* и тенденция к более эффективному использованию низких значений солнечной радиации [2]. Такого рода адаптационная особенность делает *БК* конкурентоспособной с *БП* на опушках леса, по берегам водоемов, на скалах и других освещенных местах произрастания. В Карелии, Финляндии карельская береза часто растет на скалах, где в засуху недостаток влаги ощущается особенно остро, и где *БП* оказывается нежизнеспособной. В нашей работе в рамках более общей задачи исследования влияния на CO₂-газообмен двух древесных пород факторов внешней среды изучались световые кривые фотосинтеза у 1–2-летних саженцев *БК* и *БП* при раз-

ной оводненности почвы. Нами ставилась задача проанализировать изменения параметров световых кривых у *БК* и *БП* в условиях близких к оптимальным, а также в атмосферную засуху.

Работу проводили на территории Агробиологической станции КарНЦ РАН, расположенной в 2 км к югу от г. Петрозаводска. Однолетние саженцы березы, пересаженные в вегетационные сосуды в июле 2009 г., хорошо прижились, их рост продолжался, и до конца сентября они активно поглощали углекислоту. В начале октября сосуды были зарыты в траншею, перезимовали и к июлю 2010 г. находились в отличном состоянии. В начале засухи (5 июля) сосуды были помещены под прозрачный навес, и влажность почвы в них регулировалась поливом. Два-три раза в неделю проводили измерения CO_2 -газообмена. Содержание влаги в сосудах контролировали их регулярным взвешиванием. Измерения CO_2 -газообмена с 30-кратной повторностью проводили на интактных сформировавшихся листьях 10 саженцев с помощью портативного газоанализатора LI 6200 (фирма Li-Cor, USA). Температура листа (T_l) и воздуха (T_a), фотосинтетически активная радиация (ΦAP) и другие параметры измеряли датчиками Li-Cor. Для снятия световых кривых фотосинтеза ассимиляционную камеру Li-Cor покрывали тканями разной плотности. Поскольку ассимиляционная камера нашего прибора, в отличие от камеры газоанализаторов следующего поколения (LI 6400), не имела источника внешнего освещения, исследование световой зависимости проводили только в солнечные безоблачные дни, и это ограничивало возможности эксперимента.

Моделирование световых кривых производили методом нелинейного регрессионного анализа с помощью функции Микаэлиса-Ментен:

$$P(I(x,t)) = a + bI \cdot I(x,t)/(I(x,t) + b2),$$

где a – параметр, характеризующий CO_2 -газообмен при $I(\Phi AP) = 0$, т. е. уровень дыхания (R); $b1$ – величина фотосинтеза при насыщающих значениях ΦAP ; $b2$ – параметр, равный величине I , при которой $P = 0,5b1$, и является характеристикой скорости насыщения световой кривой; t – время. Все параметры модели имеют определенный физиологический смысл, связанный с максимальной скоростью процесса фотосинтеза и обобщенной характеристикой темнового дыхания. Формально $b1$ – теоретически возможный максимум фотосинтеза при освещенности, стремящийся к бесконечности. Обычно он близок к величине скорости фотосинтеза при максимально возможной в природе величине освещенности.

Рассчитывали также коэффициент эффективности или экономический коэффициент фотосинтеза (E_p), равный отношению брутто-фотосинтеза к темновому дыханию (R). Если считать, что дыхание в темноте приблизительно равно дыханию на свету, $E_p \approx (P+R)/R$ и характеризует максимальную возможную эффективность газообмена [5].

Наши предыдущие исследования световых кривых фотосинтеза [3] показали, что параметры световых кривых фотосинтеза могут изменяться в зависимости от температуры и максимальной освещенности в данный момент, дефицита водяных паров в воздухе ($ДВП$), содержания воды в почве и других факторов. Происходят также изменения в течение дня, и более медленные – в зависимости от состояния и фазы растения. Фотосинтез имеет большие значения при наличии мощных аттрагирующих центров в период роста побегов и корней. Наоборот, в отсутствии значительной потребности в ассимилятах интенсивность фотосинтеза снижается [6].

При первом снятии световых кривых, 7 августа 2009 г., влажность почвы в сосудах была близка к полевой влагоемкости. В период измерения $ДВП$ составлял 1,6 кПа, $T_a = 22^\circ\text{C}$. Значения P_{max} двух пород не превышали $15 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (табл. 1). Рост побегов и листьев продолжался, но носил не интенсивный характер. Параметры световых кривых $b1$ составляли у карельской березы и березы повислой $17,1 \pm 3,3$ и $15,8 \pm 3,3 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, коэффициенты $b2$ были значительны, но мало различались ($314,6 \pm 93,6$ и $315,4 \pm 103,1 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, соответственно). Фотосинтетический аппарат листьев как у березы повислой, так и у карельской березы был адаптирован к высоким значениям ΦAP . Параметры a также не имели существенных различий – $-2,46 \pm 0,33$ и $-2,35 \pm 0,42 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Коэффициент эффективности фотосинтеза был достаточно высок ($5,80 \pm 0,77$ и $6,52 \pm 2,08$ у *БК* и *БП*, соответственно). Таким образом, при оптимальных условиях в фазу неинтенсивного роста наблюдался достаточно стабильный газообмен, и различия в средних величинах параметров световых кривых двух пород были не значимыми. Этот вывод подтвердился в целом и в других экспериментах осени 2009 г.

В 2010 г. было произведено несколько экспериментов со снятием световых кривых. В середине июля при $ДВП=2,6$ кПа, $T_a=29^\circ\text{C}$ и высокой влажности почвы были зафиксированы как у карельской березы, так и у березы повислой, значительные величины фотосинтеза (до $20 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$).

Коэффициент b_2 изменялся от 150 до 270 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$, и средние величины его были примерно на 35 % меньше, чем в отсутствие атмосферной засухи (табл. 1). Эффективность поглощения углекислоты при более низких значениях ΦAP в условиях атмосферной засухи позволяла растениям березы более эффективно использовать утренние часы, когда транспирационные расходы невелики. Достоверных различий между *БК* и *БП* обнаружить не удалось.

Таблица 1. Параметры моделей световых кривых фотосинтеза у листьев карельской березы и березы повислой в отсутствие атмосферной засухи при хорошей оводненности почвы

№	n	время	a_1	b_1	b_2	r^2	I_{max}	R_{max}	P_{max}	E_p
Карельская береза										
4В	27	11:40	-2,23	17,7	204,3	98,8	1574	2,34	14,01	6,99
2В	24	12:14	-2,75	13,2	260,5	96,4	1551	2,39	9,15	4,82
4М	27	14:45	-2,11	14,3	334,6	96,8	1714	2,20	10,60	5,82
1М	24	15:10	-2,35	20,7	319,0	97,4	1896	3,06	14,26	5,66
3М	24	15:28	-2,86	19,7	454,4	98,4	1679	2,99	14,07	5,70
Средние значения			-2,46	17,1	314,6	97,6	1683	2,60	12,42	5,80
Стандартное отклонение			0,33	3,3	93,6	1,0	138	0,40	2,38	0,77
Береза повислая										
3В	27	12:38	-2,95	12,5	241,6	98,1	1623	3,00	8,35	3,79
1В	27	13:04	-1,96	18,0	296,6	98,1	1876	1,76	14,45	9,21
6М	33	13:29	-2,38	12,6	196,0	91,8	1881	2,31	9,74	5,21
2М	27	13:58	-1,96	16,1	417,2	96,3	1552	1,90	11,53	7,06
5М	24	14:21	-2,52	20,1	425,6	99,0	1611	2,22	14,07	7,33
Средние значения			-2,35	15,8	315,4	96,7	1709	2,24	11,63	6,52
Стандартное отклонение			0,42	3,3	103,1	2,9	157	0,48	2,66	2,08

Примечание: № – метка вегетационного сосуда, n – количество точек на световой кривой; a_1 , b_1 , b_2 – параметры моделей световых кривых (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, E_p – коэффициент эффективности фотосинтеза, $E_p=(P+R)/R$.

В период роста побегов в начале августа полив саженцев был прекращен, и содержание влаги в сосудах достаточно быстро уменьшалось за счет высокой транспирации. Уже на третий день после полива растения начинали испытывать недостаток в почвенной влаге, что выражалось в снижении максимальных величин фотосинтеза, небольшом повышении темнового дыхания, уменьшении коэффициента b_2 . При слабом водном стрессе почти в два раза снижались транспирация и устьичная проводимость. По мере усиления водного стресса интенсивность процессов уменьшалась, при этом проявились некоторые отличия между *БК* и *БП* [3].

Таблица 2. Параметры моделей световых кривых фотосинтеза у листьев карельской березы и березы повислой при атмосферной и почвенной засухе 17 августа 2010 г.

№	n	время	a_1	b_1	b_2	r^2	I_{max}	R_{max}	P_{max}	E_p
Карельская береза										
3М	27	12:12	-1,55	2,18	31,7	99,1	1137	1,37	3,89	3,84
3МУ	30	12:56	-1,55	2,18	31,7	97,3	1989	1,64	0,85	1,52
1М	30	15:16	-0,80	1,44	35,2	94,9	1650	0,89	0,76	1,86
1МУ	30	15:42	-1,77	2,38	25,4	94,2	1694	2,03	0,94	1,46
Средние значения			-1,42	2,05	31,00	96,38	1618	1,48	1,61	2,17
Стандартное отклонение			0,43	0,41	4,07	2,24	354	0,48	1,52	1,13
Береза повислая										
6М	30	11:33	-0,50	3,65	110,9	96,6	1910	0,92	2,84	4,09
6МУ	30	11:55	-1,30	2,14	37,8	97,4	1901	1,39	0,87	1,62
2М	30	13:22	-1,11	3,97	86,4	97,3	1819	1,27	3,07	3,42
2МУ	30	13:47	-2,22	5,16	99,1	98,4	1867	2,36	3,16	2,34
4М	30	14:20	-0,67	2,95	103,0	96,1	1871	0,90	2,58	3,87
4МУ	30	14:46	-2,02	5,23	91,9	98,7	1923	2,17	3,30	2,52
Средние значения			-1,30	3,85	88,2	97,40	1882	1,50	2,63	2,98
Стандартное отклонение			0,70	1,22	26,1	1,00	38	0,62	0,90	0,97

Примечание: Обозначения см. в таблице 1.

17 августа в последний день засухи, продлившейся более 40 дней, было произведено снятие световых кривых фотосинтеза, когда растения испытывали недостаток почвенной влаги. Влажность почвы в сосудах в среднем составила 10 %. Погодные условия в этот день, несмотря на высокие значения ΦAP , были менее напряженными ($T=30^{\circ}\text{C}$, $ДВП=2,6$ кПа), чем в самые жаркие дни конца июля, в связи с чем средние величины фотосинтеза были несколько выше. P_{max} у листьев (без дифференцировки по возрасту; индекс «у» у метки сосуда в табл. 2 означает, что использовался не до конца сформировавшийся лист) $БК$ и $БП$ составил, соответственно, $1,61\pm 1,52$ и $2,63\pm 0,90$ $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, дыхание – $1,48\pm 0,48$ и $1,50\pm 0,62$ $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Вариабельность показаний, особенно P_{max} , была очень велика и обусловлена, в первую очередь, разбросом в величинах влагосодержания воды в сосудах. Если после полива влажность почвы во всех сосудах была близка полевой влагоемкости, хотя содержание воды в них и отличалось из-за разного состава почвы, в дальнейшем из-за разницы транспирационных расходов деревьев отличия во влагосодержании сосудов возрастали. Деревья, имеющие большую площадь листы, начинали испытывать водный стресс раньше, чем растения меньших размеров.

Уменьшение параметров световых кривых по сравнению с параметрами в табл. 1 у $БК$ и $БП$ составило в среднем, соответственно, у a в 1,7 и 1,8 раз, b_1 – в 8,3 и 4,1 раз, b_2 – в 10,1 и 3,6 раз. У $БК$ и $БП$ происходило не только очень сильное снижение b_2 , характеризующего скорость насыщения световой кривой, но изменялось их соотношение. Если при оптимальных условиях средние величины коэффициентов b_2 велики и примерно равны, теперь они составляли $31,0\pm 4,07$ и $88,2\pm 26,1$ $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, и различия значимы с 95 % вероятностью. Значимых различий между другими параметрами, максимальными величинами и E_p получить не удалось. При анализе всей совокупности световых кривых, полученных в различных условиях, проявлялась лишь тенденция большего a и b_1 у карельской березы по сравнению с березой повислой.

Следующие измерения фотосинтеза, проведенные через 3 дня после обильного полива растений, при умеренной температуре и дефиците водяных паров воздуха показали, что растения не до конца оправались после стресса. Несмотря на высокие значения ΦAP , значения b_1 увеличились в среднем всего в 2,4 раза и были значительно меньше, чем у растений в оптимальных условиях (табл. 2). В прохладный облачный день 24 августа из-за низких значений ΦAP (150–300 $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$) модели рассчитывались по начальному этапу световой кривой, что не всегда давало адекватный результат даже при высоких коэффициентах детерминации (r^2). Средние значения параметра b_1 у $БК$ и $БП$ составили, соответственно, $34,4\pm 20,8$ и $180,7\pm 84,1$ $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ и различия были значимы с 95 % вероятностью. В пасмурную погоду у $БК$ наблюдалась хорошая корреляция между максимальными значениями ΦAP в момент измерения и b_2 . Еще более сильная корреляция обнаружена у двух пород между значениями ΦAP и тангенсом угла наклона начальной части световой кривой. Минимальное значение b_2 у карельской березы при $I_{max} = 110$ $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ составило 11 $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ – менее 0,4 % от максимально возможной ΦAP на нашей широте.

Факт лучшего использования ΦAP саженцами карельской березы имел место и в осенний период, 9 сентября, при повышении температуры воздуха до 25°C . В условиях, близких к оптимальным, растения снова активно поглощали CO_2 на уровне $14\text{--}15$ $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Коэффициент b_2 составил в среднем у карельской березы и березы повислой $145,7$ и $226,3$ $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, соответственно.

На все параметры световой кривой, особенно параметр b_2 , в большой степени влиял режим освещенности, при котором растение находилось последние несколько часов. В оптимальных условиях в солнечную погоду коэффициент b_2 сдвигался в область высоких значений ΦAP , вплоть до $300\text{--}400$ $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ (табл. 1). В пасмурную погоду b_2 имел низкие значения, причем у $БК$ наблюдалась хорошая корреляция между максимальными значениями ΦAP в момент измерения и b_2 . Еще более сильная корреляция обнаружена у двух пород между значениями ΦAP и тангенсом угла наклона начальной части световой кривой. Минимальное значение b_2 у карельской березы составило 11 $\mu\text{кмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ (табл. 2) – менее 0,4 % от максимально возможной ΦAP на нашей широте.

Таким образом, у саженцев березы карельской, несмотря на высокий уровень сахаров во флоэчном экссудате [7], фотосинтез поддерживался на уровне, близком к фотосинтезу березы повислой. У карельской березы, рельефнее проявляются адаптационные механизмы, оптимизирующие

поглощение углекислоты и способствующие выживанию данного подвида в условиях стресса. В период почвенной и атмосферной засухи карельская береза более эффективно по сравнению с березой повислой использовала низкую солнечную радиацию, что выразалось в высокой скорости насыщения световой кривой. Это же обнаружилось и в пасмурные дни при хорошей водообеспеченности. Активное поглощение углекислоты в ранние утренние часы и в пасмурную погоду, особенно в условиях атмосферной засухи, позволяет поддерживать углеродный баланс на приемлемом уровне, и повышает ее конкурентоспособность.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Болондинский В.К.* Исследование зависимости фотосинтеза от интенсивности солнечной радиации, температуры и влажности воздуха у растений карельской березы и березы повислой // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2010. № 2. С.3–10.
2. *Болондинский В.К., Виликайнен Л.М.* Моделирование световых кривых у берез *Betula pendula* Roth. (P) и *Betula pendula* Roth. f. *carelica* (C) // Математическое моделирование в экологии. Пущино, 2009. С. 43–44.
3. *Болондинский В.К., Придача В.Б., Позднякова С.В., Виликайнен Л.М.* Исследование газообмена у листьев карельской березы и березы повислой в аномально жаркое лето 2010 г. // Тез. докл. Всерос. симп. «Растение и стресс». М., 2010. С. 66–67.
4. *Заленский О.В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1977. 57 с.
5. *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 382 с.
6. *Мокронос А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
7. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 143 с.

POSSIBLE ENVIRONMENTAL INFLUENCES ON THE FORMATION OF THE BIRDSEYE ABNORMALITY IN SUGAR MAPLE (*ACER SACCHARUM* MARSH.)

Bragg D.C.

USDA Forest Service, Southern Research Station, P.O. Box 3516 UAM, Monticello, Arkansas, 71656 USA, +01-870-367-3464, dbragg@fs.fed.us

Abstract. Investigations on the birdseye grain abnormality in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) have lately focused on possible associations with environmental conditions. One theory attributes its formation to elevated stand density, suggesting that increased competition for resources triggers birdseye production. This hypothesis has received only mixed support in related research. Recent microanatomical examination of birdseye sugar maple found localized aggregations of bark fibers press into the cambium, thereby damaging the cambial initials and, consequently, altering wood formation. No proximate cause for this phellogenetic origin was given, but elevated levels of the plant hormone ethylene acting upon the cork cambium were suspected. Birdseye formation differs from the physiological response seen in Karelian birch, and may result from xylem growth suppression due to poor nutrient supply following physiological changes in tissue structure. Both birdseye maple and Karelian birch are examples of environmentally triggered metabolic disorders with promise for silviculturally-based propagation.

The birdseye abnormality in sugar maple has puzzled lumbermen and foresters for centuries. The beautiful patterns of this figured grain have long been ornamentally prized—there are records of ancient Romans using figured maple in tables and other prized objects [2, 13]. In North America, early woodworkers often crafted birdseye maple into fine furniture, gunstocks, and other specialty items [12, 21], a tradition that has continued to this day (Figure 1). Currently, many of the best birdseye maple logs harvested from the United States and Canada sell for thousands of dollars *each* and are shipped overseas to Asian and European manufacturers (e.g., [10]). Unfortunately, even with the tremendous commercial interest that birdseye maple has been known to bring, there has not been any conclusive research on the cause(s) of this abnormality.