

УДК 582.632: 581.132: 581.52

## ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ, ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА У РАСТЕНИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ

**В. К. Болондинский**

*Институт леса Карельского научного центра РАН*

В естественных условиях изучено влияние освещенности, температуры и влажности воздуха на фотосинтез карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) и березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*). Методами математического моделирования определены зоны светового и температурного оптимумов фотосинтеза, а также сочетания свето-температурных факторов, поддерживающих максимальные величины фотосинтеза. Показано, что поглощение CO<sub>2</sub> у карельской березы при атмосферной засухе ниже, чем у березы повислой. Выявленные закономерности можно рассматривать как первый шаг к созданию эколого-физиологических характеристик исследуемых пород.

Ключевые слова: *Betula* L.; карельская береза; CO<sub>2</sub>-газообмен; оптимумы фотосинтеза.

### **V. K. Bolondinskiy. RESEARCH OF DEPENDENCE OF PHOTOSYNTHESIS ON THE INTENSITY OF SOLAR RADIATION, AIR TEMPERATURE AND HUMIDITY IN KARELIAN (CURLY) AND SILVER BIRCH PLANTS**

The effect of light exposure, air temperature and humidity on photosynthesis in Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) and silver birch (*B. pendula* var. *pendula*) was studied under natural conditions. The zones of light and temperature optima of photosynthesis, as well as the combination of light and temperature factors supporting maximal rates of photosynthesis were found by mathematical modeling. It was shown that in the situation of atmospheric drought, CO<sub>2</sub> absorption by Karelian birch was lower than by silver birch. The patterns detected can be viewed as a first step to finding the ecophysiological characteristics of the species in question.

Key words: *Betula* L.; Karelian birch; gaseous CO<sub>2</sub> exchange; optimum of photosynthesis.

### **Введение**

Физиолого-биохимические исследования обменных процессов у узорчатых растений карельской березы (б. карельская) и обычной березы повислой (б. повислая) показали, что они

имеют свои особенности, в основном связанные с накоплением запасных форм метаболитов. Высказано предположение, что причиной расстройства нормальной ритмики камбиальной активности является избыток количества поступающей в ткани сахарозы [Новицкая,

2008]. Количество последней достаточно тесно связано с интенсивностью газообменных процессов в кроне дерева, так как ассимилянты, являющиеся субстратом для синтеза запасных питательных веществ, образуются в процессе фотосинтеза. С другой стороны, свилеватость структурных элементов древесины у карельской березы, значительное уменьшение числа сосудов, увеличение количества клеток запасающей паренхимы могут оказать влияние на скорость водного потока по ксилеме и, как следствие, ограничить проводимость устьиц для молекул  $\text{CO}_2$ . Такое взаимовлияние морфологических отклонений и фотосинтетической функции позволяет предположить, что процессы фотосинтеза б. карельской и б. повислой с нормальной древесиной могут различаться как в суточной динамике, так и в плане отклика на воздействие факторов окружающей среды.

При изучении  $\text{CO}_2$ -газообмена род *Betula*, хотя и значительно уступает родам *Pinus* и *Picea*, все-таки среди лиственных пород является достаточно популярным. Имеется несколько исследований на *Betula pendula* Rotch. [Matyssek et al., 1991; Ovaska et al., 1993; Wang et al., 1995; Valjakka et al., 1999 и др.]. В ряде работ одновременно исследовались различные виды березы [Ranney et al., 1991] или виды березы и других лиственных/хвойных пород [Молчанов, 1983; Mortensen, 1994]. Имеется довольно большое количество работ, выполненных в фитотронах и теплицах [Wang et al., 1998]. Однако влияние на  $\text{CO}_2$ -газообмен внешних факторов среды у карельской березы практически не исследовалось. В единственной работе [Дроздов и др., 1995], в которой проводился сравнительный анализ б. повислой и б. карельской по показателям  $\text{CO}_2$ -газообмена, не было обнаружено различий к температурному фактору, но у б. карельской прослеживалась большая требовательность к освещенности. В целом вопрос, имеются ли существенные отличия  $\text{CO}_2$ -газообмена у этих двух подвидов в естественных условиях, остается открытым.

Целью нашего исследования было получение эколого-физиологических характеристик  $\text{CO}_2$ -газообмена и листьев березы повислой при нормальном и аномальном развитии проводящих тканей стебля и выявление механизмов адаптации процесса фотосинтеза к изменяющимся условиям внешней среды. Такого рода информация может быть полезной как для понимания причин, способствующих образованию аномальной древесины, так и для объяснения ограничений ареала распространения б. карельской по сравнению с б. повислой.

## Материалы и методы

Работу проводили на территории Агробиологической станции КарНЦ РАН, расположенной в 2 км к югу от г. Петрозаводска. Четырехлетние саженцы березы в мае 2007 г. были перенесены в торфянистый грунт на месте бывшей теплицы. Измерения проводили с начала июля до середины сентября. Для регистрации  $\text{CO}_2$ -газообмена (нетто-фотосинтеза) побега березы с несколькими листьями нами использовалась автоматическая установка на базе инфракрасного газоанализатора Infralyt-4 (VEB Junkalor Dessau, Германия), позволяющая измерять в течение длительного времени процесс газообмена при минимальном нарушении естественных условий жизнедеятельности растения.

Сигнал с газоанализатора регистрировался каждые 48 с электронным потенциометром КСП-04. Объемная скорость воздуха через ассимиляционную камеру – около 80 л/ч, поступающего в газоанализатор – 40 л/ч. Примерно 1 раз в час в течение 3–5 мин осуществлялся контроль нуля, когда в измерительную камеру и кювету сравнения газоанализатора подавался один и тот же воздух из пространства у ассимиляционной камеры. Расчет интенсивности газообмена производили по формуле  $R = \Delta[\text{CO}_2] \cdot \rho \cdot V / S$ , где  $\Delta[\text{CO}_2]$  – изменение концентрации  $\text{CO}_2$ ,  $\rho$  – плотность углекислого газа (при нормальных условиях = 1,977 г/л),  $V$  – скорость прокачки воздуха в газометрической системе,  $S$  – площадь листьев в ассимиляционной камере. Точность измерений составляла около 12 %. Микрометеорологические исследования у объектов проводили по стандартным методикам.

Кроме этого, в августе – сентябре 2007 г. осуществлялись исследования  $\text{CO}_2$ -газообмена на однолетних сеянцах с помощью переносного газоанализатора LI 6200 (фирма Li-Cor, USA). Температура листа и воздуха, фотосинтетически активная радиация (ФАР) и другие параметры измерялись датчиками Li-Cor. Погрешность измерений  $\text{CO}_2$ -газообмена при стабильной освещенности (при отсутствии облаков) не превышала 2 %. К началу эксперимента четырехлетние деревья имели высоту 1,5 м, однолетние – 0,5 м.

## Результаты и обсуждение

Данные наших экспериментов на однолетних сеянцах позволили получить численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений взаимосвязей (моделей) скорости нетто-фотосинтеза (в дальнейшем «нетто» опущено) с освещенностью и температурой, учитывая действие и взаимодействие света и температуры.

$P_n = b_0 + b_1 I + b_2 T + b_3 I T + b_4 I^2 + b_5 T^2$ ,  
 где  $P_n$  – нетто-фотосинтез,  $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ;  
 $I$  – ФАР,  $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ;  $T$  – температура,  $^{\circ}\text{C}$ ;  
 $b_0$ – $b_5$  – численные коэффициенты.

Расчеты проводились для простейшего случая, когда  $\text{CO}_2$ -газообмен является функцией отклика на интенсивность солнечной радиации и температуры воздуха. Поверхности функции отклика  $P_n$ , построенные в координатах XYZ, и 10 проекций срезов этой поверхности плоскостями, перпендикулярными оси Z (рис. 1), позволяют для каждой допустимой комбинации радиации и температуры ( $I, T$ ) получить соответствующую этому сочетанию факторов скорость фотосинтеза. Наибольший интерес представляет последний срез, выше которого располагается примерно 10 % наблюдений. В эту область, ограниченную линией проекции сре-

за, называемую зоной оптимума [Larcher, 1995; Дроздов, Курец, 2003], попадают точки, имеющие значения более 90 % от максимального фотосинтеза.

Анализ рассчитанных уравнений позволил определить условия и уровни потенциальных максимумов и границы областей оптимумов фотосинтеза б. карельской и б. повислой. Температура воздуха изменялась днем в момент измерений в сентябре в пределах 9–15  $^{\circ}\text{C}$ , но ночные температуры часто были близки к нулю, и происходила акклимация процесса  $\text{CO}_2$ -газообмена к пониженным температурам. Нужно отметить, что массовое пожелтение листьев у взрослых берез началось в начале сентября, а листопад – 20–22 сентября. Большая часть листьев второго поколения исследуемых саженцев сохраняла высокую фото-

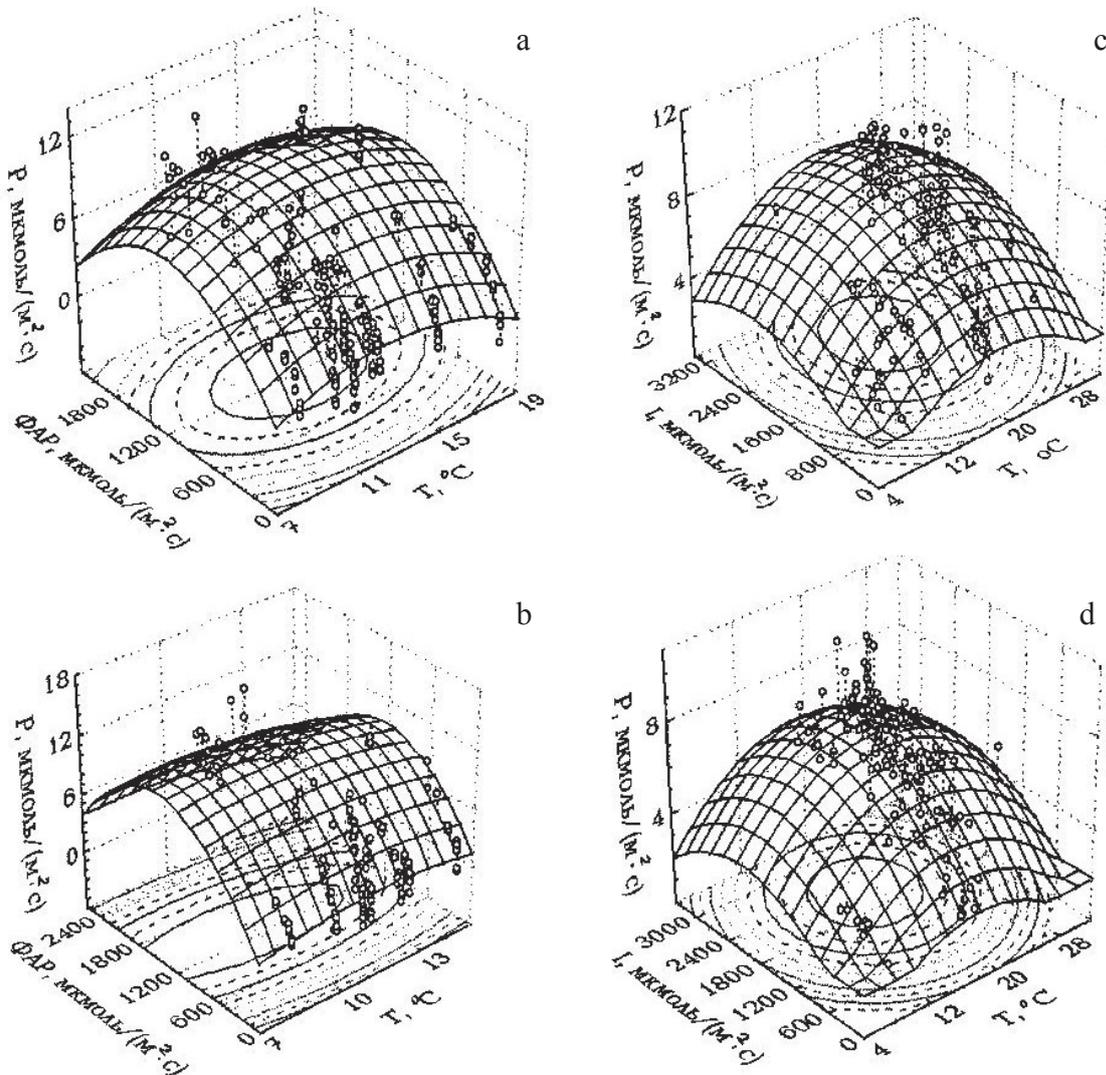


Рис. 1. Поверхность квадратичной функции  $P(I, T)$  и контуры срезов на плоскости температура воздуха ( $T$ ) – освещенность ( $I$ ). Контур верхнего среза показывает световые-температурные условия потенциальных максимумов и границ оптимумов фотосинтеза ( $P$ ): а, б – измерения на листьях березы повислой и карельской березы соответственно с 15 августа по 26 сентября 2007 г., с, д – измерения на побегах березы повислой и карельской березы соответственно с 13 июля по 31 августа 2007 г.

синтетическую активность до конца сентября. Практически все листья исследуемых однолетних сеянцев находились до 20 сентября в прекрасном состоянии. Часть листьев активно поглощали  $\text{CO}_2$  вплоть до сильных заморозков в середине октября.

Рассчитанный по модели потенциальный максимум фотосинтеза у однолетних саженцев б. повислой достигался при температуре около  $13^\circ\text{C}$  и ФАР  $1200 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , у б. карельской –  $10^\circ\text{C}$  и  $1400 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  (рис. 1, а, б). Б. повислая имеет область оптимума по ФАР  $800\text{--}1650 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , б. карельская –  $900\text{--}1800 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ . Для б. повислой оптимальные температуры лежат в области  $9,5\text{--}17^\circ\text{C}$ . У б. карельской нижняя граница температурного оптимума находится в пределах  $5\text{--}6^\circ\text{C}$ , а верхняя граница – около  $14^\circ\text{C}$ .

Таким образом, у б. карельской область температурного оптимума незначительно шире, чем у б. повислой, но сдвинута в область более низких температур, что совпадает с модельными расчетами, полученными методом многофакторного планируемого эксперимента [Дроздов и др., 1995]. С оптимумами по ФАР ситуация несколько иная. В нашем эксперименте в естественных условиях границы оптимума по ФАР у б. карельской сдвинуты в область более высоких значений, а величины диапазона примерно одинаковы. В целом полученные данные подтверждают наши выводы, сделанные из анализа световых кривых, о повышенном светолюбии сеянцев карельской березы по сравнению с сеянцами березы повислой [Болондинский, Виликайнен, 1987]. Светового насыщения фотосинтеза у б. карельской иногда не наблюдалось и при значениях ФАР, максимальных в наших условиях, –  $2200\text{--}2300 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ . Потенциальный максимум фотосинтеза у б. карельской практически такой же, как у б. повислой, хотя в цитируемой работе указано их существенное различие – более чем в 4 раза ( $9,8$  и  $2,7 \text{ мг CO}_2\cdot\text{дм}^{-2}\cdot\text{ч}^{-1}$  для б. повислой и б. карельской соответственно). В нашем эксперименте при освещенности, близкой к насыщающей ( $600 < \text{ФАР} < 2100 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ), зафиксированные максимальные значения фотосинтеза составляли соответственно  $17,3$  и  $16,0 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  у б. повислой и б. карельской, а средние –  $8,9$  и  $9,1 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ . Последние различия незначимы по критерию Стьюдента как при 5%-м, так и при 10%-м уровне значимости.

Расчеты, подобные описанным выше, были проведены также по данным измерения  $\text{CO}_2$ -газообмена у веток березы с помощью установки на базе газоанализатора Инфралит-4. Полиэтиленовая камера надевалась на побег

на несколько часов и сразу же снималась после отключения идущего через нее потока воздуха на измерительную систему. На ветке б. карельской росло 4 листа общей площадью  $118,8 \text{ см}^2$ , на б. повислой – 5 листьев площадью  $170,6 \text{ см}^2$ . Ввиду того что в камере происходило взаимозатенение листьев, фотосинтез был на 10–20 % снижен по сравнению с фотосинтезом отдельных, перпендикулярно ориентированных на солнце листьев в камере Лайкора.

Для построения модели был выбран период измерений с середины июля до конца августа. Сентябрьский период не включался, так как процесс старения приводил к уменьшению фотосинтетической активности листьев. Области оптимума фотосинтеза – проекция последнего среза на плоскость  $I - T$  – представлены овальными линиями, близкими к эллипсу (рис. 1, с, d). Формы световых кривых фотосинтеза изменяются с ростом температуры и температурных кривых – при изменении облученности. Небольшой загиб световых кривых в области высоких значений солнечной радиации можно объяснить тем, что данные значения соответствуют полуденным часам, когда наблюдалась депрессия фотосинтеза. У б. карельской она была более ярко выражена, особенно при температуре воздуха  $25\text{--}28^\circ\text{C}$ .

Зоны температурного оптимума у б. карельской и б. повислой составляли соответственно  $13\text{--}24,5$  и  $14\text{--}27^\circ\text{C}$ . Как верхняя, так и нижняя граница оптимального интервала у б. карельской несколько ниже, чем у б. повислой. Нижняя граница светового оптимума у двух пород практически одинакова –  $1350 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , а верхняя – выше у б. повислой –  $3300 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  (у б. карельской –  $2850 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ). Расчеты сделаны для величин интегральной солнечной радиации. При пересчете в ФАР получим: нижняя граница светового оптимума –  $740 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , а верхняя –  $1570$  и  $1820 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  у б. карельской и б. повислой соответственно.

Сравнение этих величин с диапазонами оптимумов однолетних сеянцев показало, что у последних границы температурного оптимума сдвинуты в область более низких температур. Такое изменение может иметь место, когда происходит акклимация фотосинтетического аппарата к изменяющимся внешним условиям среды [Künstle, Mitcherli, 1975]. Наши исследования зависимости фотосинтеза от внешних факторов среды, проведенные на сосне обыкновенной в течение нескольких периодов вегетации, также наглядно демонстрировали смещение границ температурных и световых оптимумов по мере потепления в весенний период и при похолодании осенью [Болондинский,

Кайбияйнен, 2003]. Измерение фотосинтеза на ветвях четырехлетних саженцев происходило в теплый летний период, тогда как у однолетних сеянцев – в сентябре при более низких температурах. Однако у тех и других нижние границы оптимумов б. карельской имеют меньшие значения, чем у б. повислой.

Верхняя граница светового оптимума у б. карельской для однолетних сеянцев выше, чем у б. повислой, а для четырехлетних саженцев – наоборот. Этот факт находится в соответствии с тем, что при высоких значениях ФАР фотосинтез у однолетних сеянцев б. карельской выше, чем у б. повислой, а для четырехлетних саженцев – ситуация обратная. Нужно отметить, что разница в значениях, особенно в нижних границах оптимумов, не такая уж существенная, и для того чтобы говорить о какой-то четкой закономерности, требуются дополнительные исследования.

Третий основной фактор внешней среды – влажность воздуха – также может оказывать влияние на процесс фотосинтеза. Относительная влажность воздуха (Н), представляющая отношение упругости водяного пара (Е) к насыщающей упругости водяного пара над водой ( $E_w$ ) при данной температуре (Т), выраженное в процентах или дробях, по ряду причин не совсем удобный показатель при моделировании [Бихеле и др., 1980]. Чаще используется дефицит давления водяного пара в воздухе (D) [Цельникер и др., 1998]:

$$D = E_w - E = E_w(1 - Н/100).$$

$E_w$  мы рассчитывали, используя Т и Н по эмпирической формуле, приведенной в «Психрометрических таблицах» [1972]. Размерность D в единицах давления позволяет «привязать» его к общей системе уравнений, описывающей водные отношения в дереве. Недостаток дефицита насыщения водяного пара в абсолютных единицах характеризует атмосферную засуху и в зависимости от температуры при одинаковом значении Н может различаться более чем в два раза. Для аппроксимации зависимости потенциального фотосинтеза от дефицита давления водяного пара в воздухе P(D) мы использовали функцию, приводимую в работе Ю. Л. Цельникер и др. [1998], и вычисляли зависимость  $CO_2$ -газообмена от D по формуле:

$$P = a_1 / (1 + a_2 \cdot D),$$

где  $a_1 = P_{D=0} = P_{max}$ ,  $a_2$  – параметр, имеющий размерность 1/Па.

Для б. карельской уравнение, рассчитанное методом нелинейного регрессионного анализа, имеет вид:  $P = 11,05 / (1 + 0,000549 \cdot D)$ , для б. повислой:  $P = 10,95 / (1 + 0,000231 \cdot D)$ .

Рассчитанные кривые удовлетворительно описывают зависимость потенциально-

го фотосинтеза от D (рис. 2). Коэффициенты детерминации ( $r^2$ ) при использовании гиперболической зависимости невысоки, однако применение для аппроксимации других зависимостей не дает кардинально лучшего результата. Обычно низкие значения дефицита влажности воздуха характерны для ночных часов, когда  $CO_2$ -газообмен отрицательный. В ясное утро утренний максимум фотосинтеза достигался через 5–10 мин после попадания солнечных лучей на лист. При этом относительная влажность воздуха еще близка к 100 % и значения D очень малы. Поскольку в ранние утренние часы измерения не проводились, при малых значениях D на график попадают только точки, снятые в дневное время в дождливую пасмурную погоду при высокой относительной влажности воздуха. Значения фотосинтеза, измеренные ближе к полудню при D в интервале 100–1000 Па, обычно меньше, чем величины утренних максимумов при низких значениях D. Именно наличие в реальности высоких значений фотосинтеза при низких величинах дефицита водяного пара в воздухе побудило нас искать зависимость этих двух переменных в виде гиперболической модели.

Значения фотосинтеза, близкие к оптимальным, определены у б. карельской в интервале 70–1500 Па, у б. повислой – 80–1900 Па. У б. карельской снижение фотосинтеза с ростом дефицита водяного пара в воздухе более значительное, чем у б. повислой. В атмосферную засуху в середине августа (2000 Па) значения фотосинтеза уменьшились почти в два раза, в то время как у б. повислой – на 20–25 % (рис. 2). У б. карельской коэффициент  $a_2$  выше, чем у б. повислой, т. е. модельная кривая имеет большую крутизну. Описанные эффекты, вероятно, являются следствием того, что при значениях D начиная с 1400–1500 Па у б. карельской в большей мере начинает сказываться устьичное ограничение фотосинтеза. У б. повислой в интервале 1400–1800 Па это тоже имеет место, но эффект выражен гораздо слабее. Таким образом, б. карельская более чувствительна к обезвоживанию и стремится уменьшить потери влаги, ограничивая транспирацию и, как следствие, фотосинтез во время атмосферной засухи. За исключением этих редких периодов с высоким дефицитом водяного пара в воздухе, реакция  $CO_2$ -газообмена на влажность воздуха у б. повислой и б. карельской примерно одинаковая. Это в какой-то мере подтверждает факт близких значений оводненности листьев исследуемых пород в летний период [Николаева, 2004].

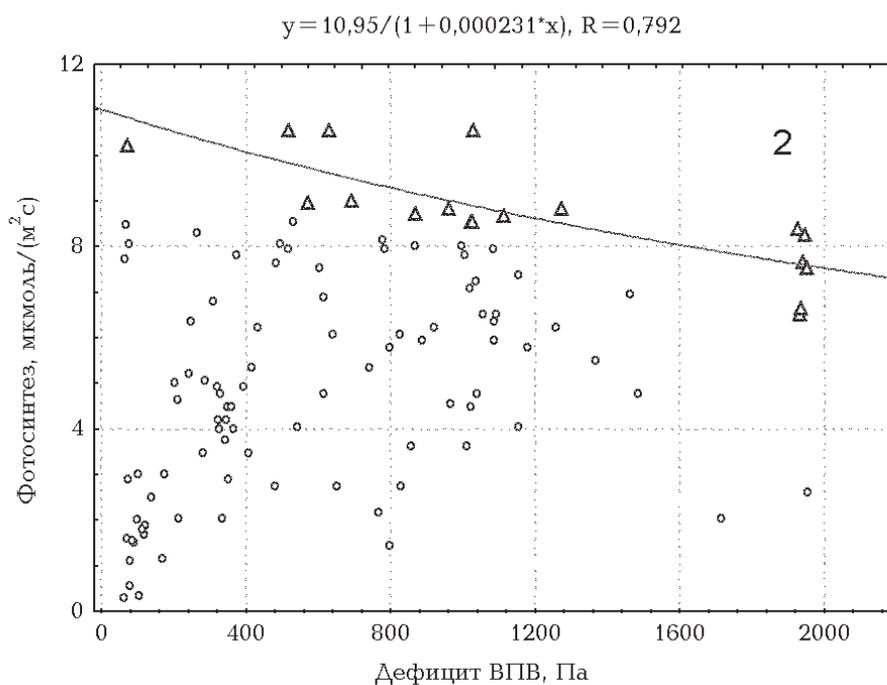
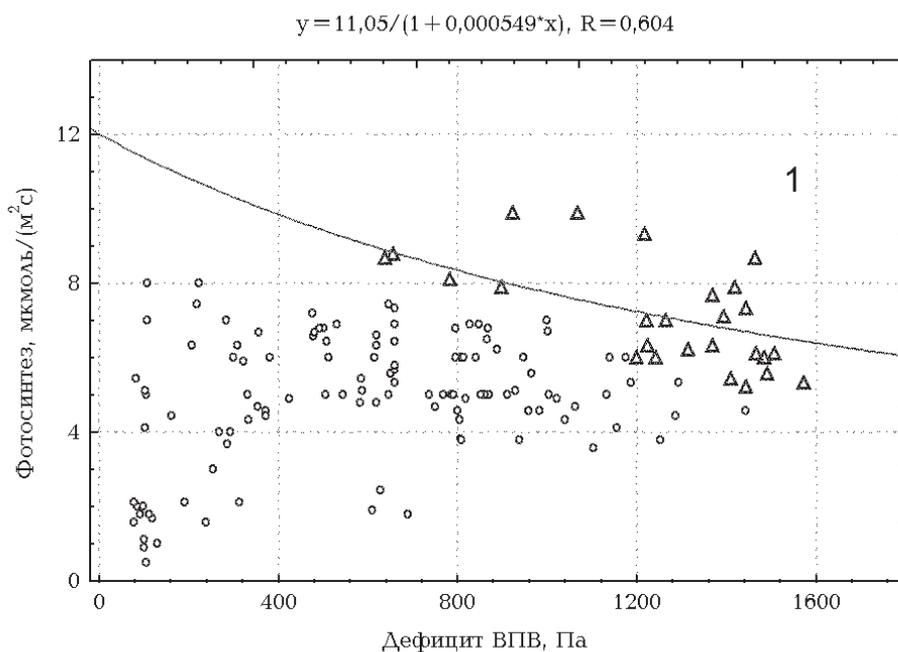


Рис. 2. Моделирование экологической зависимости фотосинтеза карельской березы (1) и березы повислой (2) от дефицита водяного пара в воздухе (ВПВ). Точки для расчета кривой ( $\Delta$ ) отбирались из всего множества значений по критерию попадания в интервал 10%  $P_{\max}$  вдоль верхней границы диаграммы рассеяния. 15.07–31.08.2007

### Выводы

Эксперименты, проведенные на сеянцах и саженцах березы, показали, что отображение функции отклика фотосинтеза на температуру и освещенность в трехмерной системе координат имеет форму выпуклой поверхности с максимумом в верхней точке. Проведенная ме-

тодом математического моделирования оценка температурных и световых оптимумов фотосинтеза показала, что у сеянцев карельской березы максимальные величины процесса реализуются при более низких температурах, чем у березы повислой. Этот вывод справедлив и для четырехлетних деревьев. Верхняя грани-

ца зоны светового оптимума выше у саженцев березы повислой, т. е. карельская береза лучше переносит небольшое затенение, чем береза повислая, что подтверждается практикой ее выращивания. Этот факт тесно связан с ограничениями водного режима, которые испытывает карельская береза из-за свилеватости древесных волокон и особенностей метаболизма. При высоком дефиците водяного пара в воздухе на ярком солнце происходит уменьшение устьичной проводимости и, как следствие, снижение фотосинтеза. На протяжении сезона наблюдалось смещение как свето-температурных условий внешней среды, обеспечивающих потенциальный максимум нетто-фотосинтеза, так и границ зон световых и температурных оптимумов, отражающее акклимацию фотосинтетического аппарата к изменяющимся факторам среды. Полученные данные свидетельствуют о том, что несмотря на внутривидовую общность между двумя породами, в процессе поглощения углекислоты проявляются различия в адаптивной стратегии, позволяющие карельской березе существовать в условиях слабой затененности и, возможно, лучше переносить засушливые периоды.

## Литература

- Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 223 с.
- Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Фотосинтез сосны обыкновенной в различных типах леса // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 77–85.
- Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 172 с.
- Дроздов С. Н., Попов Э. Г., Курец В. К. и др. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *Betula pendula* var. *pendula* и *Betula pendula* var. *carelica* (*Betulaceae*) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 3. С. 60–64.
- Молчанов А. Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 135 с.
- Николаева Н. Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth.) с разной текстурой древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 25 с.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 143 с.
- Психрометрические таблицы / Составители: Д. П. Беспалов, В. Н. Козлов, Л. Т. Матвеев. Л.: Гидрометеоиздат, 1972. 234 с.
- Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Корзухин М. Д. Применение обобщенной модели Рабиновича для анализа зависимости фотосинтеза ели от света, температуры и влажности воздуха // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 4. С. 601–613.
- Künstle E., Mitscherlich G. Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald. I. Photosynthese // Allg. Forst- u. J.-Ztg. 1975. Bd. 146. S. 45–63.
- Larcher W. Physiological plant ecology. 3rd Edn. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 506 p.
- Matyssek R., Gunthardtgoerg M. S., Keller T., Scheidegger C. Impairment of gas-exchange and structure in birch leaves (*Betula pendula*) caused by low ozone concentrations // Trees – Structure and Function. 1991. Vol. 5, N 1. P. 5–13.
- Mortensen L. M. Effects of carbon-dioxide concentration on assimilate partitioning, photosynthesis and transpiration of *Betula pendula* Roth. and *Picea abies* (L) Karst. seedlings at 2 temperatures // Acta Agr. Scand. B-S P. 1994. Vol. 44, N 3. P. 164–169.
- Ovaska J., Ruuska S., Rintamaki E., Vapaavuori E. Combined effects of partial defoliation and nutrient availability on cloned *Betula pendula* saplings. 2. Changes in net photosynthesis and related biochemical-properties // J. Exp. Bot. 1993. Vol. 44, N 265. P. 1395–1402.
- Ranney T. G., Bir R. E., Skroch W. A. Comparative drought resistance among 6 species of birch (*Betula*) – influence of mild water-stress on water relations and leaf gas-exchange // Tree Physiol. 1991. Vol. 8, N 4. P. 351–360.
- Valjakka M., Luomala E. M., Kangasjarvi J., Vapaavuori E. Expression of photosynthesis- and senescence-related genes during leaf development and senescence in silver birch (*Betula pendula*) seedlings // Physiologia Plantarum. 1999. Vol. 106, N 3. P. 302–310.
- 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, N 3. P. 233–244.
- Wang T. L., Tigerstedt P. M. A., Viherä-Aarnio A. Photosynthesis and canopy characteristics in genetically defined families of silver birch (*Betula pendula*) // Tree Physiol. 1995. Vol. 15, N 10. P. 665–671.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

### 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

### Bolondinskii, Viktor

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