

УДК 582.632.1: 581.1

ВЛИЯНИЕ СООТНОШЕНИЙ N : P : K В СРЕДЕ НА МИНЕРАЛЬНЫЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ РОДА *BETULA*

В. Б. Придача, С. В. Позднякова, Т. А. Сазонова

Институт леса Карельского научного центра РАН

Проведено исследование минерального состава семян березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) при разной обеспеченности питательной среды основными элементами минерального питания. Выявлены «биологический» и «хозяйственный» оптимумы N : P : K и их сходство у исследуемых форм берез. Показаны внутривидовые особенности распределения биомассы растения в условиях разной обеспеченности среды макроэлементами. Обсуждаются возможные причины этих различий.

Ключевые слова: *Betula pendula* var. *pendula*, *Betula pendula* var. *carelica*, морфометрические показатели, «биологический» и «хозяйственный» оптимумы N : P : K.

V. B. Pridacha, S. V. Pozdnyakova, T. A. Sazonova. EFFECT OF AMBIENT N : P : K RATIOS ON THE MINERAL NUTRIENT COMPOSITION IN *BETULA* PLANTS

Investigation of the elemental composition was carried out in common silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and curly (Karelian) birch (*Betula pendula* var. *carelica*) seedlings at early stages in the ontogeny against the background of variation in the availability of major mineral nutrients in the substratum. The «biological» and «commercial» N : P : K optimums and their similarity in the birch forms in question were determined. Intraspecific variation of the structural organization of the plants under the conditions of different availability of macroelements is demonstrated. Probable causes of the distinctions are discussed.

Key words: *Betula pendula* var. *pendula*, *Betula pendula* var. *carelica*, morphometric parameters, «biological» and «commercial» N : P : K optimums.

Введение

Древесные виды рода *Betula* имеют широкий ареал и являются основными лесообразующими видами на Северо-Западе России, наряду с растениями родов *Pinus* и *Picea*. Особый интерес для исследователей представляет карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet Ahti) в связи с выявлением механизмов формирования структурных аномалий [Любавская, 1978; Барильская, 1979;

Коровин и др., 2002; Новицкая, 2008 и др.]. Согласно концепции Л. Л. Новицкой [2008], карельская береза является экологической формой березы повислой (*Betula pendula* Roth), естественный ареал которой занимает очень небольшую часть ареала березы повислой.

Вопрос о роли воздействия факторов среды на формирование узорчатой древесины карельской березы широко обсуждается в литературе [Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989; Ветчинникова, 2004; Новицкая, 2008 и др.].

Важную роль в комплексе внешних факторов, индуцирующих аномальный рост, отводят уровню почвенного плодородия, в частности, азотного питания [Новицкая, 2008]. В свою очередь, изменения структурной организации тканей ствола, вероятно, должны сказываться на процессах обмена, в частности, транспорте и метаболизме элементов минерального питания в растении. Анализ работ по изучению элементного состава древесных растений рода *Betula* в норме и при аномальном росте в зависимости от этапа онтогенеза в естественных условиях среды показал слабую изученность и фрагментарный характер имеющихся в настоящее время данных для разных форм и видов [Ремезов и др., 1959; Комшилов, Селиванова, 1962; Казимиров и др., 1978; Ingestad, 1979; Ferm, Markkola, 1985; Margolis, Vezina, 1988; Wendler, Millard, 1996; Oleksyn et al., 2000 и др.], что не позволяет провести их сравнительную оценку.

В этой связи представляет интерес изучение минерального состава растения обычной березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) при разной обеспеченности питательной среды основными элементами минерального питания.

Материал и методы

Исследование проводили в камеральных условиях в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса КарНЦ РАН (ИЛ КарНЦ РАН). Вегетационные опыты были проведены на сеянцах березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica* (Merclin) Hämet Ahti), выращенных из сертифицированных семян от контролируемого опыления (Финляндия), в условиях песчаной культуры. Для этого семена березы повислой и карельской березы высевали в вегетационные сосуды с приготовленными на дистиллированной воде питательными средами согласно схеме опыта (табл. 1) и помещали в светоустановку. Питательную смесь вносили однократно перед посевом семян. В каждом сосуде, содержащем 4 кг кварцевого песка, выращивали по 100 растений при освещенности 15 клк, температуре воздуха +25 °С, относительной влажности воздуха 50 %, при поливе дистиллированной водой по массе до 60 % от полной влагоемкости. Плотность посадки 1 раст./см². Во всех вариантах питательной смеси за 100 % принимали суммарную концентрацию N+P+K в среде Ингестада для березы, равную 24,10 мг-атом/л

[Гродзинский, Гродзинский, 1973]. Таким образом, растения разных вариантов выращивали при одинаковой суммарной концентрации N+P+K, но разным соотношении N : P : K в среде [Вахмистров, Воронцов, 1994, 1997].

Таблица 1. Содержание и соотношение NPK в питательной среде

Вариант	Концентрация, мг-ат./кг			Соотношение N : P : K, %
	N	P	K	
1	0,96	11,57	11,57	4 : 48 : 48
2	3,61	11,57	8,92	15 : 48 : 37
3	6,27	16,87	0,96	26 : 70 : 4
4	8,19	7,95	7,95	34 : 33 : 33
5	9,88	9,64	4,58	41 : 40 : 19
6	11,57	6,27	6,27	48 : 26 : 26
7	11,57	8,92	3,61	48 : 37 : 15
8	11,57	11,57	0,96	48 : 48 : 4
9	14,22	3,62	6,27	59 : 15 : 26
10	14,22	6,27	3,61	59 : 26 : 15

Содержание остальных макро- (г/л) и микроэлементов (мг/л) в питательных средах соответствовало среде Ингестада для березы: 0,30 – CaCO₃, 0,49 – MgSO₄·7H₂O; 13,50 – FeCl₃·6H₂O, 1,50 – MnSO₄, 0,15 – CuSO₄, 0,25 – ZnSO₄, 2,80 – H₃BO₃, 0,02 – (NH₄)₂MoO₄ [Гродзинский, Гродзинский, 1973]. По окончании опытов через 10 недель определяли сухую массу отдельных органов (корни, стебли, листья) и проводили их химический анализ. Сухой вес листьев, стеблей и корней определяли после высушивания до абсолютно сухого веса в термостате при температуре 105 °С. Систематизацию данных проводили для отдельного органа и целого растения. Биологическая повторность трехкратная.

Среднее содержание элемента в целом растении (C) рассчитывали по формуле:

$$C = \frac{\sum(c_o m_o)}{m_{\Sigma}}$$

где c_o – концентрация элемента в отдельном органе (% на сухой вес), m_o и m_{Σ} – сухая масса этого органа и целого растения, соответственно (мг/растение).

Химический анализ растительных образцов проводили в аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН. Определение содержания азота (N) выполняли с помощью элементного анализатора PE-2410 (Perkin Elmer, США), калия (K) – методом атомно-эмиссионной и атомно-абсорбционной спектрофотометрии на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu, Япония), фосфора (P) – спектрофотометрическим методом с молибденовой синью (Методическое руководство..., 1990). Ошибка определения 5–10 %. Аналитическая повторность трехкратная.

Оптimum $N : P : K$ определяли методом корреляционного зондирования купола отклика «соотношение питательных элементов в среде – рост растений» [Вахмистров и др., 1986; Вахмистров, Воронцов, 1994]. Отклонения (разность между двумя соотношениями $N : P : K$) выражали как корень квадратный из суммы квадратов разностей долей отдельных элементов: $\Delta_y = \sqrt{\Delta_N^2 + \Delta_P^2 + \Delta_K^2}$ [Вахмистров, Воронцов, 1994].

Для обработки результатов использовали методы вариационной статистики [Ивантер, Коросов, 2003]. Результаты наблюдений представлены в таблицах в виде средней арифметической величины и ошибки средней. Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента при 5%-м уровне значимости.

Результаты и обсуждение

Структурные характеристики. Анализ распределения биомассы сеянцев по органам березы повислой и карельской березы (рис. 1) показал, что наибольшей ростовой активностью во всех вариантах обладают листья и корни исследуемых форм берез. Стебель по всем вариантам опыта уступает в скорости нарастания корням и листьям. Диапазон изменений относительной массы листьев, стеблей и корней для березы повислой составил 44–58, 11–20 и 24–42 % соответственно, для карельской березы – соответственно 43–69, 16–22 и 15–41 %.

Следует отметить, что при рассмотрении всех вариантов эксперимента достоверной зависимости распределения биомассы от условий обеспеченности субстрата макроэлементами обнаружено не было ни для березы повислой, ни для карельской березы. Однако в результате кластерного анализа распределения биомассы исследуемых форм берез были выявлены две группы (рис. 2), соответственно варианты 1–5 и 6–10, для которых была установлена зависимость накопления биомассы от доли N в соотношении $N : P : K$ в среде. Так, при увеличении доли N в среде с 4 до 41 % (варианты 1–5) происходит снижение массы листа ($r = -0,96$, $R^2 = 0,93$, $p < 0,05$) и увеличение массы корня ($r = 0,96$, $R^2 = 0,92$, $p < 0,05$) как для березы повислой, так и для карельской, соответственно с 58 до 44, с 28 до 40 и с 69 до 43, с 15 до 41 %. Однако при дальнейшем увеличении доли N в среде с 48 до 59 % (варианты 6–10) ответные реакции исследуемых форм берез различаются. Если у березы повислой также происходит снижение массы листа с 58

до 51 % ($r = -0,89$, $R^2 = 0,79$, $p < 0,05$) и увеличение массы корня с 25 до 33 % ($r = 0,90$, $R^2 = 0,81$, $p < 0,05$) с ростом доли N в среде, то для карельской березы обнаружена некоторая стабилизация отношения надземной и подземной частей растения. Причиной большего накопления массы корней у березы повислой при увеличении N в питательной среде, вероятно, может быть усиленный отток питательных веществ в корни по сравнению с карельской березой, у которой, напротив, происходит более активное потребление ассимилятов в надземных органах.

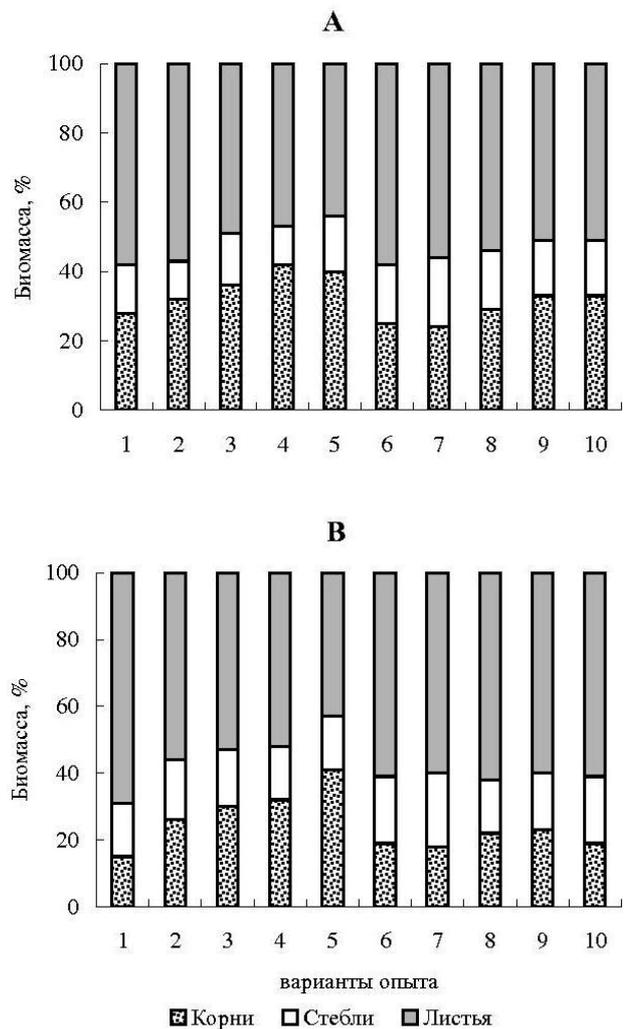


Рис. 1. Распределение биомассы по органам сеянцев березы повислой (А) и карельской березы (В) (абсолютно сухой вес выражен в относительных процентах; варианты опыта здесь и на рис. 2 и 3 смотри в табл. 1)

Сравнительный анализ соотношения подземной (корни) и надземной массы (листья и стебли) также выявил различия для исследуемых форм берез (рис. 3). Так, во всех вариантах опыта меньшие значения соотношения

подземной и надземной массы были у карельской березы. Диапазон изменения соотношения по всем вариантам опыта составил для березы повислой и карельской березы 0,36–0,76 и 0,15–0,61 соответственно, средние значения показателя в эксперименте – соответственно 0,49 и 0,32. Этот факт, вероятно, свидетельствует о более интенсивном развитии подземной части сеянцев березы повислой и, напротив, надземной части сеянцев карельской березы. Ранее мы также отмечали в период интенсивного роста более активное развитие ассимиляционной поверхности карельской березы по сравнению с березой повислой [Придача, Позднякова, 2010]. Исключение составил вариант 5, в котором при соотношении $N : P : K$ в среде 41 : 40 : 19 соотношения подземной и надземной массы исследуемых форм берез были близки и составили 0,66 и 0,61 соответственно.

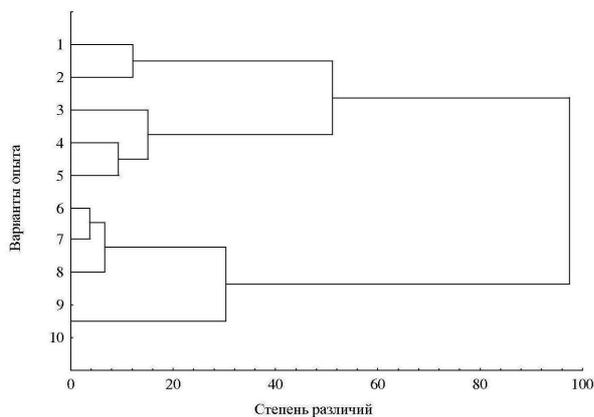


Рис. 2. Результаты кластерного анализа распределения биомассы исследуемых форм берез

Минеральный состав. Сопоставление данных по содержанию и соотношению основных элементов минерального питания в питательной среде и сеянцах исследуемых форм берез

показало, что они существенно различаются (табл. 1 и 2). Максимальные и минимальные значения содержания N , P , K в питательной среде по вариантам опыта различались соответственно в 15, 4 и 12 раз, тогда как в целом растении березы повислой – в 1,5, 1,6 и 1,7 раза соответственно. Для карельской березы было отмечено двукратное изменение содержание макроэлементов по вариантам опыта. При этом диапазон варьирования доли N , P , K в тройном соотношении в среде составил (4–59) : (15–70) : (4–48), которому соответствовал более узкий диапазон варьирования долей элементов в растении березы повислой и карельской березы (47–64) : (13–21) : (20–32) и (50–68) : (12–28) : (14–28) соответственно.

Таким образом, за счет избирательности поглощения диапазон варьирования содержания и соотношения основных элементов минерального питания NPK в сеянцах как березы повислой, так и ее формы – карельской березы уменьшился в несколько раз. Аналогичные данные ранее нами были получены для саженцев сосны [Сазонова, Придача, 2002]. Такие результаты поддерживают гипотезу Д. Б. Вахмистрова [1966] о двух видах избирательной способности. Абсолютная избирательность обеспечивает различие между содержанием элементов в среде и растении и заключается в том, что при изменении концентрации элемента в среде в определенное число раз его поглощение изменяется в меньшее число раз. Относительная избирательность проявляется в способности растений поглощать и накапливать элементы минерального питания в соотношении, более близком к оптимальному для их жизнедеятельности и отличном от соотношения элементов в наружной среде, что и следует из полученных результатов.

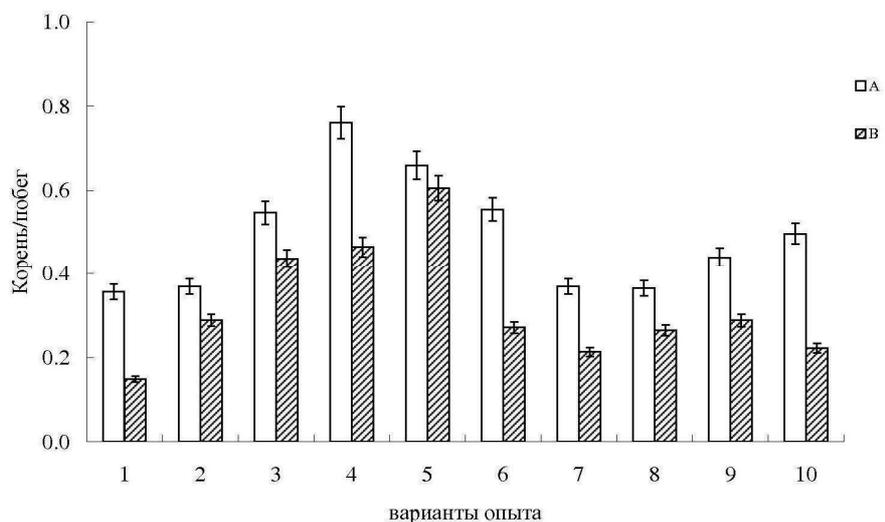


Рис. 3. Соотношение подземной и надземной массы березы повислой (А) и карельской березы (В) в условиях разной обеспеченности основными элементами минерального питания $N : P : K$

Таблица 2. Содержание и соотношение NPK в сеянцах березы повислой (над чертой) и карельской березы (под чертой)

Вариант	Содержание, мг-ат./г сухой массы			Соотношение N : P : K, %
	N	P	K	
1	<u>31,6</u>	<u>14,1</u>	<u>22,0</u>	<u>47 : 21 : 32</u>
	24,3	11,9	12,0	50 : 25 : 25
2	<u>29,1</u>	<u>10,5</u>	<u>16,5</u>	<u>52 : 19 : 29</u>
	34,4	13,5	18,9	52 : 20 : 28
3	=	=	=	=
	31,4	16,4	11,8	52 : 28 : 20
4	<u>40,6</u>	<u>9,6</u>	<u>23,3</u>	<u>55 : 13 : 32</u>
	40,5	13,6	16,7	57 : 19 : 24
5	<u>41,8</u>	<u>15,4</u>	<u>16,2</u>	<u>57 : 21 : 22</u>
	45,2	13,1	10,7	65 : 19 : 16
6	=	=	=	=
	41,1	9,4	9,4	68 : 16 : 16
7	<u>42,8</u>	<u>13,5</u>	<u>14,4</u>	<u>61 : 19 : 20</u>
	46,2	12,6	9,6	68 : 18 : 14
8	=	=	=	=
	41,4	12,4	12,6	62 : 19 : 19
9	=	=	=	=
	44,5	8,2	14,0	67 : 12 : 21
10	<u>44,2</u>	<u>10,9</u>	<u>13,6</u>	<u>64 : 16 : 20</u>
	46,2	10,0	11,6	68 : 15 : 17

Примечание. Прочерк – нет данных.

Далее для выявления оптимальных соотношений N : P : K березы повислой и карельской березы были использованы методические подходы [Вахмистров и др., 1986; Вахмистров, Воронцов, 1994, 1997], разработанные для расчета соотношений основных элементов минерального питания в среде, которые соответствуют биологическому и хозяйственному оптимумам растения.

Хозяйственный оптимум N : P : K определяли методом корреляционного зондирования купола отклика «соотношение питательных элементов в среде – рост растений» [Вахмистров и др., 1986; Вахмистров, Воронцов, 1994], выбрав в качестве параметра оптимизации сухую массу растения. Принцип метода основан на том, что чем ближе к оптимуму соотношение макроэлементов в среде, тем сильнее будет тормозиться рост растений при отклонении от него и, следовательно, тем выше будет коэффициент отрицательной корреляции между ростом и отклонениями от этого соотношения. Сухая масса сеянцев исследуемых форм берез, выращенных при разных соотношениях N : P : K в питательной среде, приведена в табл. 3. Найденное с помощью метода корреляционного зондирования оптимальное соотношение N : P : K оказалось одинаковым (рис. 4) как для березы повислой, так и для карельской березы и составило 59 : 26 : 15, $r = -0,86$ ($p < 0,05$). Для подтверждения оптимальности соотношения построили график зависи-

мости (рис. 5) изменения биомассы сеянцев берез от отклонений долей N, P и K в среде от оптимального соотношения 59 : 26 : 15. Как и ожидали, по мере удаления соотношений N : P : K в опытных вариантах от оптимума общая биомасса растений снижается.

Таблица 3. Зависимость общего сухого веса растения березы повислой (над чертой) и карельской березы (под чертой) от соотношений N : P : K в питательной среде

Вариант	Доля в сумме N+P+K, ат. %			Сухой вес, мг/растение	t-Student ($t_{0,05} = 4,30$)
	N	P	K		
1	4	48	48	<u>15,80 ± 0,60</u>	1,35
				18,05 ± 1,30	
2	15	48	37	<u>14,76 ± 0,90</u>	1,43
				17,70 ± 1,50	
3	26	70	4	<u>14,25 ± 0,25</u>	7,10*
				16,95 ± 0,45	
4	34	33	33	<u>17,60 ± 1,10</u>	2,81
				21,60 ± 0,90	
5	41	40	19	<u>28,20 ± 1,80</u>	1,65
				22,70 ± 1,60	
6	48	26	26	<u>26,35 ± 1,10</u>	0,86
				25,10 ± 1,70	
7	48	37	15	<u>24,35 ± 1,80</u>	1,52
				31,70 ± 2,10	
8	48	48	4	<u>33,05 ± 1,55</u>	2,06
				29,70 ± 0,90	
9	59	15	26	<u>33,40 ± 1,90</u>	0,68
				30,35 ± 2,10	
10	59	26	15	<u>38,20 ± 2,20</u>	2,10
				44,70 ± 2,30	

Примечание. Сумма N+P+K во всех вариантах одинакова и равна 24,10 мг-ат./кг; * – различия достоверны.

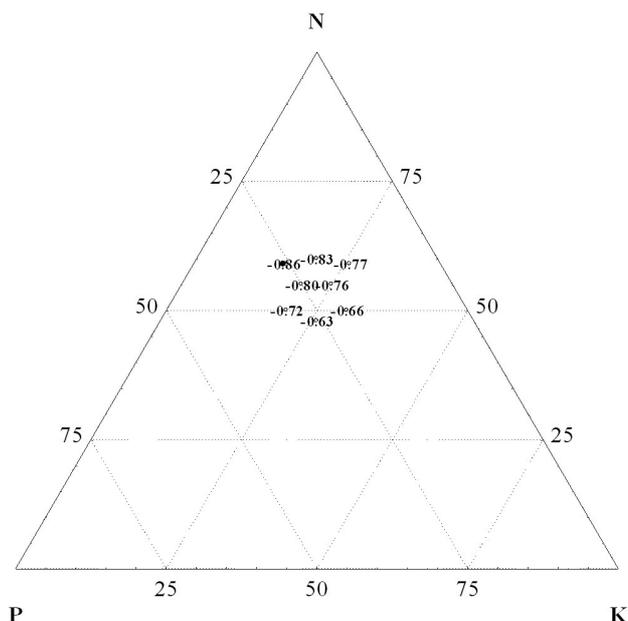


Рис. 4. Результаты корреляционного зондирования купола отклика «сухая масса растений – соотношение N : P : K в среде»; черная точка – оптимум N : P : K (59 : 26 : 15, $r = -0,86$, $p < 0,05$)

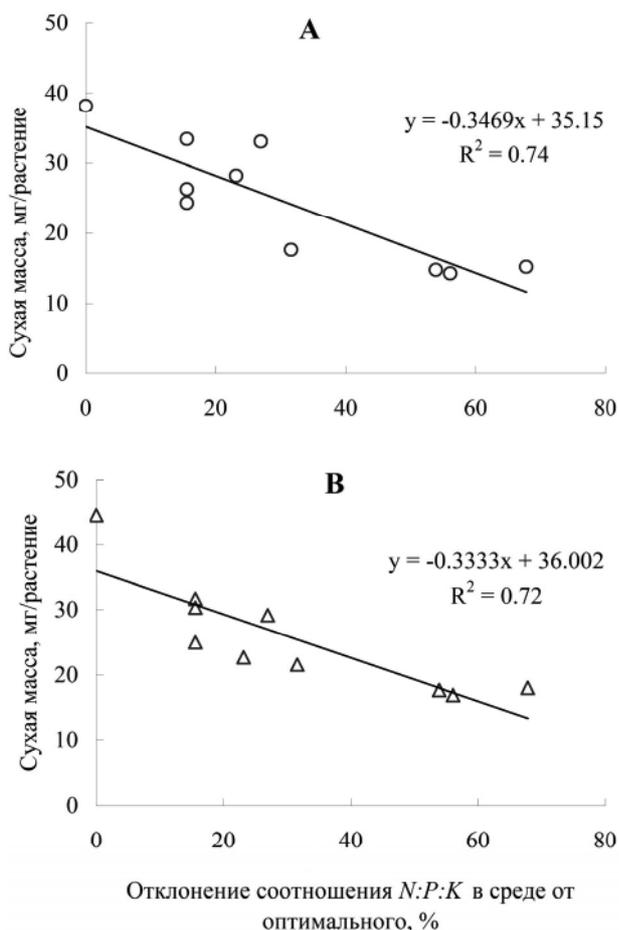


Рис. 5. Изменение сухой массы семян березы повислой (А) и карельской березы (В) по мере отклонения соотношений $N : P : K$ в среде от оптимального (59 : 26 : 15)

Внутренний (биологический) оптимум – такое соотношение $N : P : K$ в среде, при котором основные элементы минерального питания будут поглощаться и накапливаться в растениях в том же самом соотношении [Вахмистров, Воронцов, 1997]. Для определения внутреннего (биологического) оптимума рассмотрели зависимость доли каждого элемента в соотношении $N : P : K$ в сеянцах исследуемых форм берез от доли того же элемента в среде, независимо от вариации внешних долей двух других элементов.

Для доли азота (1), фосфора (2) и калия (3) в соотношении $N : P : K$ в сеянцах березы повислой (а) и карельской березы (в) такая зависимость удовлетворительно аппроксимируется уравнением линейной регрессии ($p < 0,05$):

$$N_y = 46,20 + 0,2926N_x \quad R^2 = 0,97 \quad (1a)$$

$$N_y = 46,55 + 0,3756N_x \quad R^2 = 0,86 \quad (1b)$$

$$P_y = 8,45 + 0,2513P_x \quad R^2 = 0,48 \quad (2a)$$

$$P_y = 8,18 + 0,2793P_x \quad R^2 = 0,87 \quad (2b)$$

$$K_y = 13,20 + 0,4260K_x \quad R^2 = 0,80 \quad (3a)$$

$$K_y = 15,28 + 0,2079K_x \quad R^2 = 0,43 \quad (3b)$$

где N_y, P_y, K_y – расчетные доли в соотношении $N : P : K$ в растениях, N_x, P_x, K_x – заданные в эксперименте доли в их тройном соотношении в среде (%), R^2 – коэффициент детерминации.

По данным этого опыта доли N, P, K в соотношении макроэлементов для березы повислой и карельской березы составили 65, 12, 23 и 68, 12, 20 %, соответственно. Сумма этих величин в обоих случаях равна 100 %. Адекватность моделей подтверждается данными рис. 6. Разность между соотношениями была незначительной и составила всего 4 %. Т. А. Шуляковская с соавторами [2010] также отмечает сходство физиолого-биохимических показателей, в частности липидного, жирнокислотного состава, и азотсодержащих соединений для растений березы повислой и карельской березы на ранних этапах онтогенеза.

Таким образом, в результате расчета оптимальных соотношений питательной среды мы установили, что для сеянцев березы повислой и ее формы – карельской березы соотношения макроэлементов во внешней среде, соответствующие внутреннему оптимуму, были близкими и составили 65 : 12 : 23 и 68 : 12 : 20 соответственно. Соотношение $N : P : K$ во внешней среде, обеспечивающее максимальный рост растений, было одинаковым для исследуемых форм берез – 59 : 26 : 15. Сопоставление биологического и хозяйственного оптимумов березы повислой и карельской березы показало, что они значительно различаются. Различие между ними составило 17 % ($p < 0,05$). Для удовлетворения собственных биологических потребностей (внутренний оптимум) растений березы повислой и ее формы – карельской березы по сравнению с максимальным накоплением ими биомассы (хозяйственный оптимум) требуется несколько более высокая доля N в тройном соотношении в среде, соответственно, 65–68 и 59 %. Кроме того, равновесное соотношение $N : P : K$ отличается также в 1,5 раза большей долей K в сумме трех основных элементов минерального питания. Однако доля P в «хозяйственном» оптимуме исследуемых форм берез была выше в 2 раза, чем в равновесном соотношении, отражающем биологический оптимум. Различие по продуктивности (сухой массе) между этими соотношениями различалось и составило 10 %.

Можно было бы предположить, что причиной более высокой доли P в «хозяйственном» оптимуме является ювенильный возраст опытных растений. Однако аналогичная тенденция ранее была обнаружена как для травянистых растений, выращенных в песчаной культуре до полного созревания [Вахмистров и др., 1986;

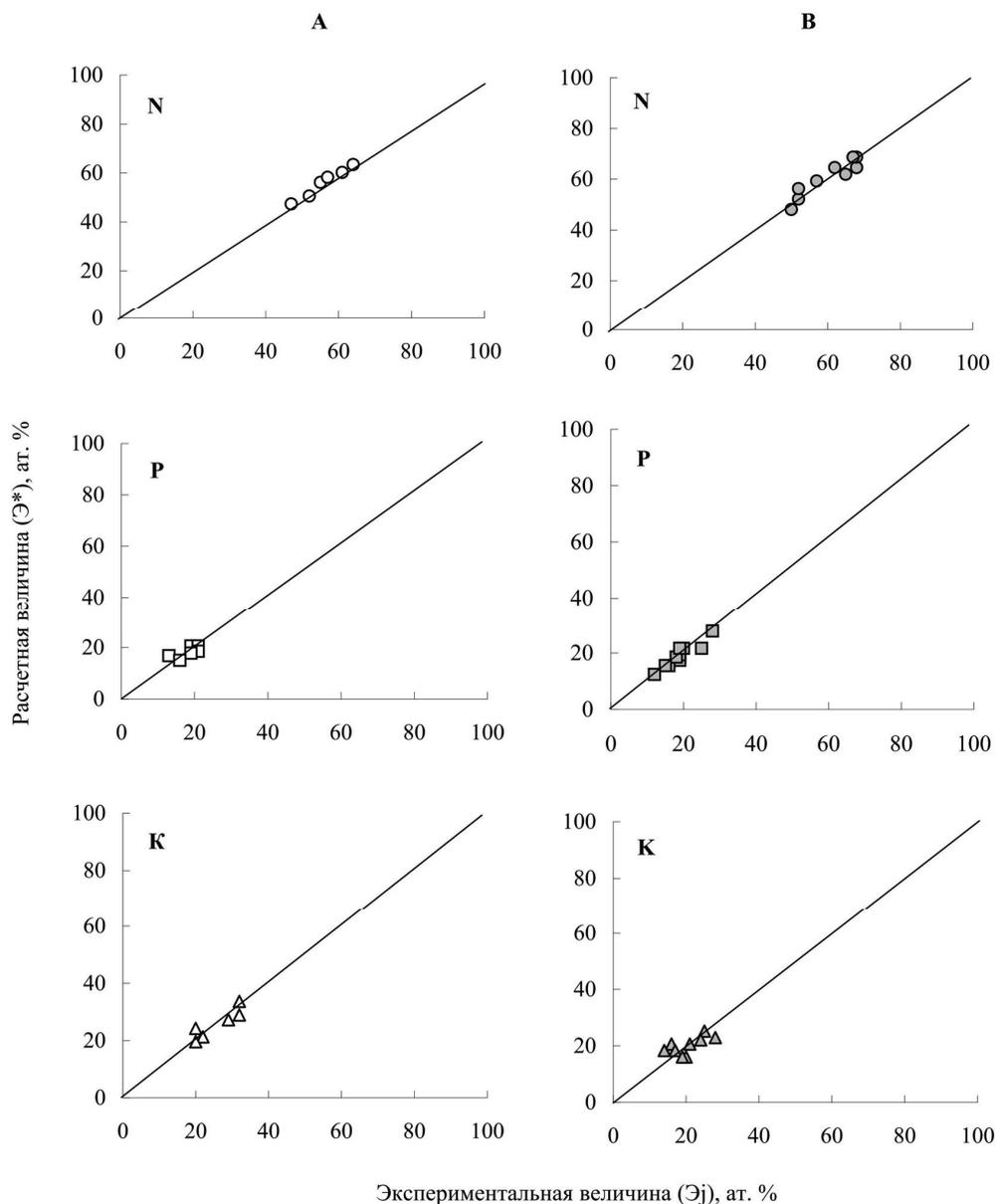


Рис. 6. Соответствие долей каждого из трех элементов в соотношении $N : P : K$ в сеянцах березы повислой (А) и карельской березы (В), рассчитанных по уравнениям (1), (2) и (3) (\mathcal{E}^*), их экспериментальным величинам (\mathcal{E}_j) (прямые – биссектрисы прямого угла)

Вахмистров, Воронцов, 1997], так и для саженцев хвойных растений [Сазонова, Придача, 2002]. Такой результат может быть связан с рядом причин. Известно, что оптимальная обеспеченность растений P способствует высокой интенсивности физиологических процессов, в частности, возрастает сопряженность процессов окисления и фосфорилирования, происходит интенсификация процессов фотосинтеза, а также стимуляция оттока сахаров из мезофилла в проводящие пути и к корням и, как следствие, повышение продукционного процесса [Сабинин, 1971; Курсанов, 1976; Мокронос, Гавриленко, 1992 и др.]. Кроме того, наиболее чувствительными к недостатку P оказываются рост и развитие растений – процессы, тесно

связанные с обменом нуклеиновых кислот. Также отмечают, что недостаток в среде этого макроэлемента практически не компенсируется поглощением других анионов, в то время как уровень P во многом определяет устойчивость равновесия катионов в системе корень – питательный раствор [Барбер, 1988; Marschner, 1995; Schachtman et al., 1998]. При этом считают, что именно P следует вносить в 2–3 раза больших количествах по сравнению с его относительным содержанием в растениях [Вахмистров и др., 1986]. Объясняют это как свойствами питательной среды, где фосфат-ионы в нейтральной среде образуют трудно-растворимые соли с двухвалентными катионами, что уменьшает их доступность для расте-

ний, так и свойствами самого поглотительного аппарата корневых клеток, которые поглощают фосфат менее эффективно, чем другие элементы питания. В этом случае повышенный относительный уровень P в среде будет компенсировать дефицит его поглощения растениями. Таким образом, все вышеизложенное позволяет нам предположить, что именно высокая доля P в хозяйственном оптимуме обеспечивает наибольшее накопление биомассы и максимальный рост, поскольку ростовые процессы требуют высоких энергетических затрат.

Следует отметить, что эти закономерности были выявлены нами в модельной системе «среда – растение» в контролируемых условиях (освещенность, влажность, температура, доступность элементов минерального питания во внешней среде). Сравнение наших расчетных величин внутреннего оптимума ($65 : 12 : 23$ и $68 : 12 : 20$) с полученным ранее соотношением $N : P : K$ для березы ($68 : 9 : 23$) в результате листовой диагностики в естественных условиях произрастания [Морозова, 1991] показало их близость. Разность между расчетными и экспериментальными соотношениями макроэлементов составила 4 %. Этот факт свидетельствует о том, что оптимизация минерального питания в природе идет по пути стабилизации биологического оптимума, что согласуется с представлениями о стратегии развития растительного организма, которая ориентирована не на достижение максимальной продуктивности, а на поддержание некоторого устойчивого состояния, благоприятного для жизнедеятельности данного вида [Северцов, 1990; Яблоков, Юсуфов, 1998], в частности, максимальной надежности воспроизведения и сохранения вида [Вахмистров, Воронцов, 1997].

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 09-04-00299-а).

Литература

- Барбер С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. М.: Наука, 1988. 376 с.
- Барильская Л. А. Сравнительный структурный анализ древесины березы повислой и карельской березы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 24 с.
- Вахмистров Д. Б. О двух механизмах избирательности при поглощении растениями элементов минерального питания // Физиология растений. 1966. Т. 13, № 5. С. 807–813.
- Вахмистров Д. Б., Воронцов В. А. Соотношение элементов минерального питания в среде и рост растений. 2. Уточнение формы купола отклика // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 1. С. 64–69.
- Вахмистров Д. Б., Воронцов В. А. Избирательная способность растений не направлена на обеспечение их максимального роста // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 3. С. 404–412.
- Вахмистров Д. Б., Вильямс М. В., Шарма Г., Ягодин Б. А. Соотношение $N : P : K$ в среде и избирательная способность растений (теоретический анализ) // Физиология и биохимия культ. растений. 1986. Т. 18, № 4. С. 326–333.
- Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфофизиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1973. 591 с.
- Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л.: ЛГУ, 1989. 226 с.
- Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М., Куликова В. К. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука, 1978. 216 с.
- Комшилов Н. Ф., Селиванова Т. А. Химический состав древесины карельской березы // Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. М., 1962. С. 47–52.
- Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносков Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: Наука, 2002. 258 с.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
- Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
- Методическое руководство по ускоренному анализу золы растений и определению азота. Петрозаводск, 1990. 45 с.
- Мокроносков А. Т., Гавриленко В. Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: МГУ, 1992. 320 с.
- Морозова Р. М. Минеральный состав растений лесов Карелии. Петрозаводск, 1991. 99 с.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
- Придача В. Б., Позднякова С. В. Метрические параметры листьев и биохимические особенности *Betula pendula* var. *pendula* и *B. pendula* var. *carelica* // Ботан. журн. 2010. № 11. С. 1595–1605.
- Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. М.: МГУ, 1959. 284 с.
- Сабинин Д. А. Избранные труды по минеральному питанию растений. М.: Наука, 1971. 512 с.
- Сазонова Т. А., Придача В. Б. Оптимизация минерального питания хвойных растений // Агробиохимия. 2002. № 2. С. 23–30.
- Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: МГУ, 1990. 272 с.
- Шуляковская Т. А., Ильинова М. К., Репин А. В. и др. Физиолого-биохимические особенности особей *Betula pubescens* и *B. pendula* (*Betulaceae*) на ранних

этапах онтогенеза // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46, № 1. С. 57–66.

Яблоков А. Я., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1998. 336 с.

Ferm A., Markkola A. Nutritional variation of leaves, twigs and buds on *Betula pubescens* stands during the growing season // Folia For. 1985. Vol. 613. P. 1–28.

Ingestad T. Nitrogen stress in birch seedlings. II. N, P, K, Ca and Mg nutrition // Physiol. Plantarum. 1979. Vol. 45. P. 149–57.

Margolis H. A., Vezina L. P. Nitrate content, amino acid composition and growth of yellow birch seedlings in response to light and nitrogen source // Tree Physiol. 1988. Vol. 4. P. 245–253.

Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Acad. Press, 1995. 363 p.

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

Schachtman D. P., Reid R. J., Ayling S. M. Phosphorus uptake by plants: From soil to cell // Plant Physiol. 1998. Vol. 116. P. 447–453.

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

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Придача Владислава Борисовна

научный сотрудник, к. б. н.

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: pridacha@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 578216

Позднякова Светлана Васильевна

старший инженер

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: pridacha@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 578216

Сазонова Татьяна Аркадьевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: sazonova@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 578216

Pridacha, Vladislava

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: pridacha@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 578216

Pozdnyakova, Svetlana

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: pridacha@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 578216

Sazonova, Tatiana

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 578216