

УДК 582.632:581.132:581.52

ИССЛЕДОВАНИЕ СВЕТОВОЙ ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ В УСЛОВИЯХ РАЗНОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ЭЛЕМЕНТАМИ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен

Институт леса Карельского научного центра РАН

Проведена сравнительная оценка CO_2 -газообмена у листьев березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) при разных уровнях минерального питания. После подкормки саженцев, растущих в вегетационных сосудах, наблюдали при высокой освещенности увеличение средних величин CO_2 -газообмена в 1,4 раза. Темновое дыхание у березы повислой выросло в 2,3 раза и стало почти в 2 раза выше, чем у карельской березы. За исключением этого показателя достоверных различий между двумя формами берез получить не удалось. У удобренных саженцев, адаптированных к низким значениям ФАР, наблюдали достоверные различия параметров световых кривых: светового компенсационного пункта и константы насыщения. Более низкие значения этих показателей у карельской березы свидетельствуют об эффективном использовании ею низкой ФАР, позволяющем выживать в условиях сильного затенения.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Betula* L., карельская береза, CO_2 -газообмен, дыхание, световые кривые фотосинтеза.

V. K. Bolondinskii, L. M. Vilikainen. RESEARCH OF PHOTOSYNTHESIS LIGHT DEPENDENCE IN KARELIAN BIRCH AND COMMON (SILVER) BIRCH IN DIFFERENT MINERAL NUTRIENT AVAILABILITY SETTINGS

A comparative estimation of CO_2 gas exchange in leaves of common (silver) birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) was carried out at different levels of mineral nutrition. After an additional fertilizing, saplings growing in pots under high insolation showed the 1.4-fold increase in average rates of CO_2 gas exchange. Dark respiration in common birch increased 2.3-fold and became almost twice that of Karelian birch. Except for this parameter, no significant differences between the two forms of birch were revealed. Fertilized saplings adapted to low levels of solar radiation showed significant differences in the parameters of light response curves: the light compensation point and the saturation constant. Lower values of these parameters in Karelian birch indicate its effective utilization of low values of solar radiation, allowing it to survive under the conditions of strong shadow.

K e y w o r d s: *Betula* L., Karelian birch, CO_2 gas exchange, respiration, light response curve for net photosynthesis.

Введение

Связь между усвоением углерода и азота сложна и многообразна. Хорошо известно, что азотный метаболизм оказывает влияние на процессы газообмена. При этом поступление неорганического азота в растение, как и поглощение углекислоты, зависит от светового фактора [Андреева, 1982]. Азот, фосфор и другие элементы необходимы для формирования фотосинтетического аппарата. В то же время избыток азота у растений не только приводит к усилению накопления азота в листьях, но вызывает также подавление активности ферментов хлоропластов, связанных как с транспортом электронов, так и с фиксацией CO_2 [Чиков и др., 2012].

Наличие в хлоропластах собственных белок-синтезирующих систем обеспечивает эндогенную регуляцию фотосинтеза с помощью дополнительного синтеза регуляторных ферментов и дает возможность растению быстро реагировать на изменение внешних условий, прежде всего света [Бухов, 2004]. Эффективная работа фотосинтеза в значительной степени определяется способностью к быстрым адаптационным перестройкам в соответствии с условиями окружающей среды.

Проведение измерений CO_2 -газообмена на участках с разными дозами внесенных минеральных удобрений часто не показывает достоверных различий в средних величинах фотосинтеза. Причины этого коренятся в неравномерном распределении доз, перехватывании части подкормки травянистым покровом, вымывании удобрений дождями и т. д. Эти факторы не проявляют себя, если эксперименты проводятся на растениях, пересаженных в вегетационные сосуды. В отличие от березы повислой (*БП*) CO_2 -газообмен карельской березы (*БК*) в естественных условиях почти не исследовался. Данные о световом режиме фотосинтеза *БК* приводятся в монографии Ю. Л. Цельникер [1978], где саженцы *БК* были взяты в качестве замены саженцев *БП*, так как семена последней часто имеют гибридное происхождение (*B. pendula* × *B. pubescens*) и в первом поколении растения обнаруживают расщепление признаков. В результате приводилось сравнение *БК* с другими древесными породами, за исключением березы повислой.

Изучение CO_2 -газообмена саженцев (целиком, вместе с почвой), проведенное С. Н. Дроздовым с соавт. [1995] в климатической камере, выявило большую требовательность карельской березы к освещенности, чем березы повислой. Как показали наши предыдущие исследования [Болондинский, 2010, Болондинский, Холопце-

ва, 2013], при изучении этих двух экологических форм березы современными эколого-физиологическими методами в природных условиях можно получать важную информацию об адаптационных механизмах, позволяющих *БК* в достаточной узкой экологической нише быть конкурентоспособной с *БП* и другими видами древесных растений.

В нашу задачу входило исследование световой зависимости фотосинтеза у саженцев карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания.

Материалы и методы

Работу проводили в июле–августе 2012 г. на территории Агробиологической станции КарНЦ РАН, расположенной в 2 км от г. Петрозаводска. При оптимальных внешних условиях и хорошей оводненности почвы исследовали CO_2 -газообмен листьев у 3-летних саженцев, растущих в 10-литровых вегетационных сосудах. Пять из них были выращены из семян березы повислой и шесть – из семян карельской березы. В июне – первой половине июля листья у саженцев были в основном мелкие (не более 7 см^2), что характерно для листьев первой генерации [Николаева, Новицкая, 2006]. После резкого повышения температуры 30–31 июля начался интенсивный рост побегов и листьев, при этом площадь листьев в ряде случаев достигла $25\text{--}30 \text{ см}^2$. До августа подкормки не вносились. 24–26 июля были проведены первые измерения CO_2 -газообмена. Затем 2 августа по три саженца каждой формы березы были удобрены аммофоской (NPK 12:15:15) – 10 г на сосуд. Через 10 дней после этого и до конца августа мы проводили на них измерения.

Измерения CO_2 -газообмена с 3-кратной повторностью проводили на интактных сформированных листьях с помощью портативной фотосинтетической системы Li-6200 (LiCor, USA). Всего было проведено около 800 измерений фотосинтеза. Фотосинтетически активная радиация (*ФАР*) и другие параметры измерялись датчиками Li-Cor, температура и относительная влажность воздуха – стандартными метеорологическими приборами. Рассчитывались показатель использования *ФАР* при фотосинтезе (*P*) – количество $\mu\text{моль CO}_2$ / $\mu\text{моль фотонов}$ (K_p) и коэффициент эффективности или экономический коэффициент фотосинтеза (E_p), равный отношению брутто-фотосинтеза к темновому дыханию (*R*). $E_p \approx (P + R)/R$ и характеризует максимально возможную эффективность газообмена [Лархер, 1978].

Для снятия световых кривых камеру с листом ориентировали прямо на солнце и за 1 минуту перед измерением покрывали слоями марли или тканью разной плотности. После каждого уменьшения освещенности измеряли все показатели, регистрируемые прибором (ФАР, CO_2 -газообмен, концентрация CO_2 в камере, температура и влажность воздуха в камере и т. д.). Эксперименты в основном проводили в дневной динамике с 10 до 16 часов. Старались выбирать ясные безоблачные дни.

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

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

где a_1 – параметр, характеризующий CO_2 -газообмен при I (ФАР) = 0, т. е. уровень дыхания (R); b_1 – величина фотосинтеза при насыщающих значениях ФАР (P_{\max}); b_2 (константа насыщения) – параметр, равный величине I , при которой $P = 0,5P_{\max}$, и является характеристикой скорости насыщения световой кривой; t – время; x – переменная, характеризующая положение листа в пространстве. Формально b_1 – теоретически возможный максимум фотосинтеза при освещенности, стремящийся к бесконечности. Обычно он близок к величине скорости фотосинтеза при максимально возможной в природе величине освещенности. Максимальный фотосинтез у *Betula pendula* наблюдается чаще всего после завершения формирования листа по площади и биомассе [Oleksyn et al., 2000].

Из уравнения Микаэлиса–Ментен рассчитывали ряд дополнительных параметров:

а) световой компенсационный пункт (СКП) – интенсивность света, при которой суммарный CO_2 -газообмен ($P(I(x,t))$) равен нулю. СКП, имеющий размерность освещенности, рассчитывался по формуле $I_{P=0} = -a_1 \cdot b_2 / (a_1 + b_1)$;

б) тангенс угла наклона световой кривой при низких интенсивностях освещения ($tg \alpha$). Его размерность – мкмоль CO_2 /мкмоль фотонов. Рассчитывался как производная $P(I(x,t))$ в точке $I_{P=0}$ (СКП) по формуле $tg \alpha = b_1 \cdot b_2 / (I_{P=0} + b_2)^2$.

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 [Кайбеяйнен, 2009].

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

Результаты и обсуждение

Измерения проводили преимущественно в солнечные дни при умеренной температуре воздуха (18–20 °С). Растения регулярно поливались и не испытывали недостатка почвенной влаги. Содержание в почве NPK до внесения удобрений составляло: N = 0,19 ± 0,09 %; P = 0,11 ± 0,05 %; K = 0,05 ± 0,02 %. Фотосинтез (P) измеряли в солнечные дни на плато световой кривой, и небольшие различия в ФАР не приводили к существенным искажениям результатов. Были рассчитаны для разных вариантов эксперимента средние значения фотосинтеза и параметров внешней среды. Для этого отбирались максимальные значения P и R , полученные во время снятия световой кривой. К ним присоединяли отдельные измерения фотосинтеза и дыхания, сделанные в солнечную погоду. Величины CO_2 -газообмена были близки к полученным нами ранее у свободно растущих саженцев при хорошей оводненности почвы, умеренных температуре и дефиците водяных паров воздуха [Болондинский, 2010; Болондинский, Холопцева, 2013].

После внесения удобрений наблюдали изменения показаний CO_2 -газообмена у всех экспериментальных деревьев. У БК нетто-фотосинтез вырос в среднем в 1,34, брутто-фотосинтез – в 1,32 раза, у БП – соответственно в 1,47 и 1,52 раза. Достоверность различий в CO_2 -газообмене БП и БК установить не удалось. Если до внесения подкормки средние величины нетто-фотосинтеза у БК и БП различались в 1,19 раза, то после – в 1,09 раза, то есть разница в значениях CO_2 -газообмена нивелировалась. В некоторой степени это связано с тем, что после подкормки ростовые процессы побегов и листьев у БП носили более интенсивный характер, чем у БК. Средняя температура июля была ниже нормы, и листья росли медленнее, чем в предыдущие годы. Значительная стимуляция роста произошла 30–31 июля, когда температура воздуха достигла 30 °С. Интенсивный рост продолжался и далее при температуре 19–20 °С. Это отразилось на величинах темнового дыхания листьев (табл. 1).

Как показали наши предыдущие исследования [Болондинский, 2010], темновое дыхание у листьев карельской березы в среднем на 15–20 % выше, чем у березы повислой, в широком диапазоне факторов внешней среды. До внесения удобрений темновое дыхание БК и БП составляло соответственно $1,6 \pm 0,4$ и $1,1 \pm 0,3$ мкмоль $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$, после – $1,7 \pm 0,06$ и $2,5 \pm 0,9$ мкмоль $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$. Если дыхание у БК практи-

Таблица 1. Средние значения величин CO_2 -газообмена у саженцев карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания

	<i>H</i>	<i>T</i>	<i>D</i>	<i>ФАР</i>	<i>NP</i>	<i>R</i>	<i>BP</i>	<i>K_p</i>
	%	°C	Па	мкмоль м ⁻² с ⁻¹				*
Карельская береза, контроль								
<i>M</i>	65	15,2	617	1583	16	-1,6	17,6	12,1
<i>σ</i>	1	0,4	22	306	3,9	0,4	4,2	5
Карельская береза, подкормка								
<i>M</i>	57	16,5	827	1722	21,5	-1,7	23,2	13,6
<i>σ</i>	9	1,8	236	204	2,6	0,6	2,6	1,5
Береза повислая, контроль								
<i>M</i>	58	15,5	749	1437	13,5	-1,1	14,6	14,3
<i>σ</i>	7	2,2	207	721	4,5	0,3	4,7	10,7
Береза повислая, подкормка								
<i>M</i>	60	15,7	716	1817	19,8	-2,5	22,3	12,3
<i>σ</i>	8	0,8	191	125	1,4	0,9	0,8	0,8

Примечание. *H*, *T*, *D* – относительная влажность, температура и дефицит водяного пара воздуха соответственно; *NP*, *BP* и *R* – нетто-фотосинтез, брутто-фотосинтез и темновое дыхание листа; *K_p* – показатель использования *ФАР* при фотосинтезе (* – мкмоль CO_2 /ммоль фотонов); *M* – среднее значение, *σ* – стандартное отклонение.

чески не изменилось, то у *БП* оно достоверно повысилось в 2,3 раза. Рост листьев после внесения удобрений у березы повислой имел более интенсивный характер, чем у березы карельской. Коэффициент использования *ФАР* при фотосинтезе (*K_p*) при значениях освещенности, соответствующих плато световой кривой, изменялся в малых пределах. Небольшие различия, имевшие место как после внесения удобрения, так и между двумя формами, были недостоверны. В разные периоды ростовой активности влияние подкормки на CO_2 -газообмен проявлялось неодинаково. Так, при похолодании в конце августа и затухании ростовых процессов CO_2 -газообмен у удобрённых саженцев был больше, чем у контрольных, всего на 12–15 %. Наиболее ярко различия проявлялись в относительно теплый период, когда наблюдался интенсивный рост побегов.

Существенное влияние оказывала подкормка и на изменение параметров световых кривых фотосинтеза. Анализ параметров моделей световых кривых подтвердил выводы, сделанные на основании отдельных измерений. Параметр *a₁*, характеризующий усредненный уровень дыхания листьев, первоначально был в 1,9 раза выше у *БК*, чем у *БП*. Подкормка саженцев несколько сгладила различия. Однако высокий уровень дыхания после внесения удобрений привел у березы повислой к росту величины светового компенсационного пункта (*СКП*) – до 25,9 мкмоль м⁻² с⁻¹. У *БК*, наоборот, *СКП* снизился и составил 17,4 мкмоль м⁻² с⁻¹. Это говорит о том, что при низкой освещенности лист *БК* поглощал углекислоту, в то время как у *БП* наблюдалось бы ее выделение. У карельской березы проявилась и тенденция к большему снижению константы насыщения (*b₂*), характеризующей крутизну световой кри-

вой. Тангенс угла наклона световой кривой при малых значениях освещенности также вырос, причем в большей степени у *БК*, чем у *БП*. Уровень плато световой кривой (*b₁*) увеличился после внесения удобрений у обеих форм березы (табл. 2). Достоверные различия у параметров световых кривых *ВК* и *ВР* были только у параметра *a₁*, до внесения удобрений.

Анализ изменений параметров световых кривых показал их тесную взаимосвязь. С учетом того, что $a_1 \ll b_1$, $СКП \cong b_2 \times (a_1 / b_1)$. У березы повислой после подкормки удобрениями эффект от увеличения *a₁* в 2,2 раза значительно более сильный, чем от умеренного роста *b₁* (в 1,3 раза) и уменьшения в 1,2 раза *b₂*, привел к росту *СКП*. У карельской же березы незначительное уменьшение *a₁* при примерно таком же, как у *БП*, изменении параметров *b₁* и *b₂* *СКП*, напротив, снизился. Менее активный рост листьев и побегов у *БК* по сравнению с *БП* при усилении азотного питания, отразившийся в умеренном темновом дыхании, дал ей определенные преимущества в поглощении CO_2 в условиях низкой освещенности.

Фотосинтетический аппарат растений настраивается на имеющийся в данный момент уровень освещенности [Oleksyn et al., 2000]. Наши эксперименты не выявили существенных различий у параметров световых кривых фотосинтеза между двумя формами, как это наблюдалось и в предыдущих экспериментах на саженцах 3–8 лет. Тогда некоторые различия проявились в стрессовых условиях, например, при атмосферной и почвенной засухе [Болондинский, Виликайнен, 2011а, б]. Условия же нашего эксперимента были очень комфортными для растений, которые не испытывали ни недостатка почвенной влаги,

Таблица 2. Средние значения параметров моделей световых кривых фотосинтеза у саженцев карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания

	a_1	b_1	b_2	r^2	I_{max}	R_{max}	P_{max}	СКП	$tg \alpha$
	мкмоль м ⁻² с ⁻¹			%	мкмоль м ⁻² с ⁻¹				*
Карельская береза, контроль									
М	-2,03	22,6	323,6	95,8	1810	-1,72	17,9	30,9	0,06
σ	0,64	5,0	16,7	2,3	94	0,38	3,7	1,9	0,01
Карельская береза, подкормка									
М	-1,85	26,4	260,7	97,3	1685	-1,80	22,0	17,4	0,10
σ	0,68	2,6	106,3	1,7	172	0,60	2,2	4,4	0,03
Береза повислая, контроль									
М	-1,16	19,5	288,6	94,2	1884	-1,35	16,5	17,7	0,06
σ	0,19	7,8	137,8	4,8	435	0,38	4,0	3,1	0,01
Береза повислая, подкормка									
М	-2,61	26,1	241,4	96,6	1917	-2,67	22,6	25,9	0,09
σ	0,91	1,3	55,8	1,0	38	0,77	1,9	8,2	0,01

Примечание. Здесь и в табл. 3: М, – средние значения и стандартные отклонения соответственно, a_1, b_1, b_2 – значения параметров моделей световых кривых (см. методику), r^2 – коэффициент детерминации, $I_{max}, P_{max}, R_{max}$ – соответственно максимальные значения ФАР, фотосинтеза и абсолютной величины дыхания в момент снятия световой кривой, СКП – световой компенсационный пункт, $tg \alpha$ – тангенс угла наклона световой кривой к оси абсцисс в точке СКП (* – мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹ / мкмоль фотонов м⁻² с⁻¹).

ни стресса из-за высокой температуры. Внешние условия были близки к оптимальным [Болондинский, 2009].

Как показали наблюдения за посадками разных лет на Агробиологической станции КарНЦ РАН, 40-летние деревья карельской березы лучше адаптированы к низким значениям освещенности, чем деревья березы повислой, и могут расти там, где последняя гибнет. Механизм, способствующий выживанию карельской березы в таких условиях, вероятно, связан с более эффективным использованием фотосинтетическим аппаратом малых доз солнечной радиации. Для проверки этого предположения во второй половине августа сосуды с саженцами были помещены под навес, где в малооблачный день ФАР изменялась в пределах 100–130 мкмоль м⁻² с⁻¹. После пяти дней нахождения в таких условиях замеры фотосинтеза показали, что у исследуемых растений при значениях ФАР 120–130 мкмоль м⁻² с⁻¹, средние величины фотосинтеза составляли у карельской березы и у березы повислой соответственно 5,9 ± 1,2 и 6,6 ± 1,9 мкмоль м⁻² с⁻¹ (табл. 3).

Таблица 3. Средние значения параметров моделей световых кривых фотосинтеза у удобренных саженцев карельской березы и березы повислой, акклиматизированных к низким значениям ФАР

	a_1	b_1	b_2	r^2	I_{max}	R_{max}	P_{max}	СКП	$tg \alpha$
	мкмоль м ⁻² с ⁻¹			%	мкмоль м ⁻² с ⁻¹				
Карельская береза, подкормка									
М	-0,82	9,7	74,7	91,3	125	-0,88	5,9	10,4	0,081
σ	0,18	2,6	26,3	2,7	42	0,16	1,2	1,4	0,019
Береза повислая, подкормка									
М	-1,02	10,1	128,4	93,6	129	-1,07	6,6	18,9	0,073
σ	0,17	1,3	35,8	1,9	37	0,17	1,9	2,2	0,017

При этом коэффициенты K_p (показатель использования ФАР при фотосинтезе) увеличились по сравнению с показателями, когда растения находились на солнце, более чем в 3,5 раза. У растений, находившихся в тени, листья характеризовались и более низкими величинами темнового дыхания – 0,88 ± 0,16 и 1,07 ± 0,17 мкмоль м⁻² с⁻¹ у БК и БП соответственно. Это привело и к снижению СКП у исследуемых растений – 10,4 ± 1,4 и 18,9 ± 2,2 мкмоль м⁻² с⁻¹ у БК и БП соответственно. При этом различия были значимыми (p < 0,05). Растения, выращенные из семян БК, могли поглощать углекислоту при очень низких значениях освещенности. Подобное явление мы наблюдали и у взрослых деревьев БК, растущих под пологом леса в условиях еще более жестких, чем в нашем эксперименте. СКП у них был еще ниже – 6–8 мкмоль м⁻² с⁻¹, что обеспечивало положительный баланс листьев нижних ветвей. Подобные адаптации к свету характерны для теневыносливых растений [Larcher, 1995]. Снижение светового компенсационного пункта до очень низких значений является важным адаптационным признаком карельской березы, позволяющим ей существовать под пологом леса при относительно высоком плодородии почвы достаточно длительное время.

Модели световых кривых фотосинтеза БК, построенные по начальному участку световой кривой (см. табл. 3), подтверждают высокую способность карельской березы использовать малые дозы солнечной радиации. Адаптационным признаком являлось низкое значение коэффициента a_1 , характеризующего темновое дыхание. Значения асимптот гипербол (b_1), характеризующих максимально возможный фотосинтез при очень больших значениях ФАР,

составили $9,7 \pm 2,6$ и $10,1 \pm 2,3$ мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ для БК и БП соответственно, что примерно в 2,5 раза меньше, чем у саженцев, растущих на открытом месте. Быстрые измерения фотосинтеза на саженцах, вынесенных из тени на солнце, давали величины, мало отличающиеся от этих значений. Однако уже через 2–3 минуты фотосинтез значительно возрастал. Данный факт говорит о том, что кратковременные солнечные блики, довольно часто попадающие на листья деревьев, растущих близко к кромке леса, хотя и увеличивают фотосинтез, но до значительно меньших величин, чем у листьев на солнце. Достоверной в теневых условиях оказалась и разница в константах насыщения (b_2). Сравнение величин тангенсов угла наклона световых кривых к оси абсцисс (см. табл. 3) показало, что световые кривые у БК более крутые, чем у БП, и это подтверждает наши выводы о более эффективном использовании березой карельской низких значений инсоляции.

Выводы

Средние величины CO_2 -газообмена березы повислой и карельской березы при высоком уровне освещенности близки друг к другу. Внесение 10 г аммофоски на сосуд повышало уровень CO_2 -газообмена у двух форм березы в среднем в 1,4 раза. Темновое дыхание у БК повышалось с 1,6 до 1,7, у БП – с 1,1 до 2,5 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$. В отличие от всех других величин разница в дыхании была достоверной.

Величины параметров световых кривых фотосинтеза зависели от того, в каких световых условиях находились растения перед проведением измерений.

У удобренных саженцев, произрастающих в условиях низкой освещенности, более чем в два раза снижалось темновое дыхание, уровень плато и константа насыщения световой кривой. Величины параметров световых кривых у БК уменьшались в большей степени, чем у БП. Получены достоверные различия средних величин светового компенсационного пункта и константы насыщения.

Сдвиг светового компенсационного пункта в область ФАР 10–12 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, более высокая крутизна световой кривой дают возможность фотосинтетическому аппарату карельской березы эффективно использовать низкую освещенность и позволяют, произрастая на плодородной почве, в условиях сильного затенения сохранять положительный углеродный баланс.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00827-а).

Литература

- Андреева Т. Ф. Азотный обмен растения // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 89–104.
- 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 саженцев березы в норме и в условиях почвенной засухи // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. Петрозаводск, 2011а. С. 38–42.
- Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование CO_2 -газообмена листьев березы повислой и карельской березы в условиях засухи 2010 г. // Труды КарНЦ РАН. 2011б. № 3. С. 12–15.
- Болондинский В. К., Холопцева Е. С. Исследование фотосинтеза и транспирации у карельской березы и березы повислой // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 3. С. 173–178.
- Бухов Н. Г. Динамическая световая регуляция фотосинтеза // Физиология растений. 2004. Т. 51. С. 825–837.
- Дроздов С. Н., Попов Э. Г., Курец В. К., Таланов А. В., Обшатко Л. А., Ветчинникова Л. В. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *Betula pendula* var. *pendula* и *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 3. С. 60–64.
- Кайбейнен Э. Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе вегетации // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 4. С. 490–499.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Николаева Н. Н., Новицкая Л. Л. Особенности весенних фаз развития карельской березы // Лесоведение. № 6. 2006. С. 59–65.
- Чиков В. И., Салыхова Г. А., Сафиуллина Г. Ф., Замалиева Ф. Ф. Фотосинтез, транспорт ассимилятов и продуктивность у растений картофеля, выращиваемых при разной освещенности // Сельскохозяйственная биология. 2012. № 1. С. 72–77.
- Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. Л.: Наука, 1978. 215 с.
- Larcher W. Physiological plant ecology, 3rd Edn. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 506 p.
- Oleksyn J., Zytkowski R., Reich P. B., Tjoelker M. G., Karolewski P. Ontogenetic patterns of leaf CO_2 exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees // Trees. 2000. Vol. 14. P. 271–281.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болондинский Виктор Константинович

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

Виликайнен Людмила Матвеевна

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

Bolondinskii, Victor

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