

ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА НОВИЧОНОК

кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
enovichonok@inbox.ru

ВЛАДИСЛАВА БОРИСОВНА ПРИДАЧА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
pridacha@krc.karelia.ru

НАДЕЖДА НИКОЛАЕВНА НИКОЛАЕВА

кандидат биологических наук, ученый секретарь, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
nnikol@krc.karelia.ru

ДИАНА СЕРГЕЕВНА ИВАНОВА

старший биолог лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
dszapevalova@mail.ru

ТАТЬЯНА АРКАДЬЕВНА САЗОНОВА

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
alt@rambler.ru

РЕАКЦИЯ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ НА ВНЕСЕНИЕ АЗОТНЫХ УДОБРЕНИЙ*

Гипотеза о том, что формирование узорчатой древесины карельской березы связано с появлением избытка сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне ствола, подчеркивает значение плодородия почвы в этом процессе. Исследования структурно-функциональных показателей карельской березы проводили при воздействии азотокислого аммония на растениях карельской березы контрольной (без внесения азота) и опытной (40 г азота на дерево) групп. Показано, что в ответ на внесение азотных удобрений увеличиваются площадь листа и отношение надземной биомассы к подземной, вследствие чего возрастают транспирационные расходы растения. Для предотвращения развития водного стресса, обусловленного, вероятно, комплексным воздействием азотного удобрения и атмосферной засухи, происходит снижение устьичной проводимости и интенсивности транспирации. Одновременно с этим отмечается уменьшение интенсивности фотосинтеза, что, возможно, приведет к снижению количества поступающих сахаров и уменьшению их пула во флоэме и паренхиме и будет отрицательно сказываться на формировании узорчатой древесины карельской березы.

Ключевые слова: карельская береза, влияние азота, атмосферная засуха, показатели $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа, анатомическая структура листа, морфология листа

ВВЕДЕНИЕ

Карельскую березу (*Betula pendula* var. *carelica* [Merckl.] Hämet Ahti) считают экологической формой березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) [3]. Она широко известна благодаря высокодекоративной узорчатой текстуре ее древесины. Для древесины карельской березы характерно изменение в ориентации расположения всех прозенхимных структурных элементов. Формирование узорчатой древесины связано с интенсивным развитием паренхимы, уменьшением размеров трахеальных элементов и сокращением количества сосудов [3], [15].

В связи с высокой декоративной ценностью древесины карельской березы все большую значимость приобретает ее искусственное выращивание в коммерческих целях. Для успешного решения этой задачи важно понять степень и направление влияния факторов среды на формирование узорчатой древесины карельской березы.

Одна из наиболее актуальных и широко разрабатываемых сейчас гипотез формирования аномальной по строению древесины карельской березы связывает этот процесс с появлением избытка сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне ствола [1], [2], [3], [15], [18]. Поступление

сахаров напрямую зависит от скорости фотосинтеза, которая кроме всего прочего определяется уровнем освещения [6].

Хорошо известна положительная связь между скоростью фотосинтеза и содержанием азота в листе [7]. В то же время есть данные, показывающие, что повышение содержания азота в почве и/или листе растений не приводит к изменению скорости фотосинтеза или же при определенных условиях, в частности водном стрессе, она может даже снижаться [13], [20].

Невозможность использовать весь пул притекающей сахарозы в рамках нормального камбимального роста у карельской берескы связана с относительным дефицитом азота: имеет место значительное превышение количества поступающих в ствол сахаров над уровнем азотного питания [3]. Это предположение подтверждается тем, что ареал карельской берескы приурочен к зонам с относительно невысоким уровнем плодородия почвы. В зонах с высокоплодородными почвами она не встречается [3].

Таким образом, наблюдения за ареалом карельской берескы и положения представленной выше гипотезы указывают на важную роль эдификаических условий (в частности азотсодержащие соединения) в формировании аномального строения древесины карельской берескы.

Целью нашей работы было оценить влияние внесения азотных удобрений на физиологические, морфологические и анатомические признаки листа карельской берескы. Полученные результаты помогут лучше понять закономерности формирования аномальной древесины, могут иметь практическую ценность для подбора и корректировки почвенных условий при искусственном выращивании карельской берескы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в условиях лесного питомника «Вилга» (южная Карелия, 61°83'N, 34°15'E). Объектом исследования служили 8-летние деревья карельской берескы (*B. pendula* Roth var. *carelica*), произрастающие на двух участках: 1) контроль – без внесения удобрений, 2) опыт – с внесением азотокислого аммония (NH_4NO_3). Внесение NH_4NO_3 в количестве 40 г (N) на дерево проводили однократно в последнюю декаду июня 2013 и 2014 годов. Удобрения вносили в приствольный круг радиусом 50 см в виде 8 л раствора. Под контрольные растения вносили такое же количество воды. Супесчаные почвы экспериментальных участков характеризовались оптимальной для роста древесных растений кислотностью (рНводн. 5,3) и невысоким содержанием питательных элементов [4].

В начале эксперимента (май 2013 года) все растения имели сходные биометрические показатели. Средняя высота деревьев составила

$354,9 \pm 77,9$ см, диаметр ствола у основания – $38,6 \pm 10,4$ мм.

Измерение биометрических показателей деревьев

В начале (май) и конце (сентябрь) вегетационного периода у деревьев измеряли высоту ствола. Прирост лидирующего побега за сезон определяли как разницу между высотой ствола, измеренной в начале и конце вегетационного периода. Для определения распределения биомассы по фракциям (корни, ветви, ствол и почки) деревья выкапывали в конце вегетационного сезона 2014 года. После высушивания при 80°C до абсолютно сухой массы проводили взвешивание каждой фракции.

Измерение показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа

Измерения проводили в июле 2014 года в окончательное время (с 11 до 14 часов) на неотделенных листьях в средней части кроны дерева. Устьичную проводимость (g_s , моль $\text{m}^{-2} \text{с}^{-1}$), интенсивность фотосинтеза (A , мкмоль $\text{m}^{-2} \text{с}^{-1}$) и транспирации (E , ммоль $\text{m}^{-2} \text{с}^{-1}$), внутриклеточную концентрацию CO_2 (C_i , мкмоль CO_2 моль воздуха $^{-1}$) измеряли с помощью портативной фотосинтетической системы Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc., США). Наблюдения проводили по единой методике в стандартной листовой камере с источником света Li-Cor 6400-02B LED (Li-Cor Inc.) при освещенности 1600 мкмоль $\text{m}^{-2} \text{с}^{-1}$, концентрации CO_2 400 мкмоль моль $^{-1}$, температуре воздуха 23°C и интенсивности потока воздуха 400 мкмоль с^{-1} .

Метеорологические параметры внешней среды регистрировали с помощью системы Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc.) и регистратора температуры и относительной влажности воздуха ТРВ-2 (ООО НПО «Спектр», Россия). В период проведения измерений окончательные значения интенсивности ФАР, температуры и дефицита давления водяного пара в воздухе в среднем составили 1600 мкмоль $\text{m}^{-2} \text{с}^{-1}$, 27°C и 1,93 кПа соответственно (рис. 1). Полевая влажность почвы корнеобитаемого слоя (0–20 см), вычисленная по отношению массы воды к массе сухой почвы, составила 16–20 %.

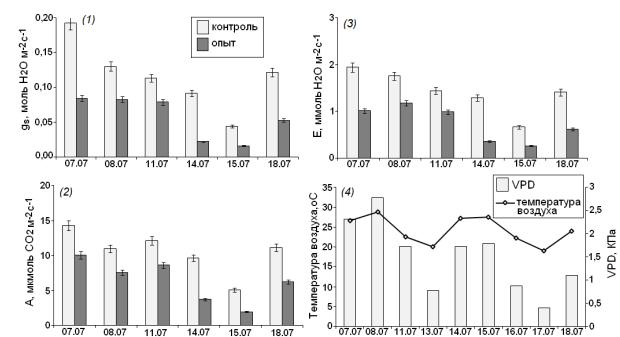


Рис. 1. Динамика устьичной проводимости (1), интенсивности фотосинтеза (2) и транспирации (3) листьев контрольных и опытных растений карельской берескы, полуденных значений температуры воздуха и дефицита давления водяных паров (4) в отдельные дни наблюдений

Фотосинтетическую эффективность использования воды (*WUE*) вычисляли по отношению интенсивности фотосинтеза к транспирации [19]. Водный потенциал (Ψ , МПа) облиственных побегов определяли с использованием камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Для определения содержания воды в листе (*CB*) и водного дефицита листа (*ВД*, %) отрезанные листья взвешивали для измерения их свежей массы (W_f), затем ставили на насыщение и определяли массу при насыщении (W_s). Далее листья высушивали до постоянной массы и вычисляли сухую массу листьев (W_d). *ВД* и *CB* определяли по формулам:

$$\begin{aligned} ВД &= (W_s - W_f) / (W_s - W_d) * 100; \\ CB &= (W_f - W_d) / (W_s - W_d) * 100. \end{aligned}$$

Измерение содержания азота, морфологических и анатомических показателей листа

Листья были отобраны с трех деревьев в каждой группе в последней декаде июля 2014 года. Концентрацию азота в листе определяли с помощью метода Кельдаля. Измерения были проведены в 3-кратной аналитической повторности.

Для определения площади листа и удельной листовой поверхности (*SLA*) с каждого растения было взято по 20 листьев. Площадь листа определяли на отсканированных изображениях с помощью программы ImageJ. *SLA* рассчитывали по отношению площади листа к его сухой массе.

Девять листьев с трех деревьев каждой группы были отобраны для изучения анатомической структуры. Отбирали завершившие рост первый, третий и пятый листья от основания удлиненного побега в 3-кратной повторности. Материал заливали эпоксидной смолой. Поперечные срезы получали на ультратоме (LKB-Ultrotome IV, Швеция). Изображения структуры листьев были получены с помощью светового микроскопа AxioImager A1 (Carl Zeiss, Германия) с камерой ProgRes C10plus (Jenoptic, Германия) и обработаны с помощью программного обеспечения ImageJ в 10 повторностях. Определяли толщину листа, толщину верхнего и нижнего эпидермиса, толщину палисадного и губчатого мезофилла, площадь ксилемы и флоэмы центральной жилки листа.

Статистическая обработка данных

Однофакторный дисперсионный анализ был проведен для определения влияния внесения NH_4NO_3 на структурно-функциональные показатели листа карельской бересклеты. Для определения взаимосвязи параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа был проведен корреляционный анализ. Множественный регрессионный анализ был проведен для исследования влияния физиологических показателей листа на скорость фотосинтеза. Достоверность различий средних арифметических оценивали с помощью критерия *t* Стьюдента. Анализ данных проводился с использованием программы STATISTICA (StatSoft Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прирост лидирующего побега за вегетационный сезон в среднем составил $33,5 \pm 2,0$ см у контрольных деревьев и $28,7 \pm 3,1$ см у опытных деревьев. Внесение азотных удобрений привело:

- к увеличению содержания азота в листе у опытных растений по сравнению с контрольными на 36 %.
- содержание азота в листе у контрольных растений в среднем составило $1,82 \text{ г м}^{-2}$, у опытных – $2,48 \text{ г м}^{-2}$;
- к изменению соотношения биомассы различных органов деревьев карельской бересклеты. У опытных деревьев увеличилась доля надземной фракции. У контрольных деревьев отношение надземной биомассы к подземной составило 2,3, у опытных – 3,2. При этом наблюдалось увеличение массы ветвей в основном за счет снижения массы корней (рис. 2).

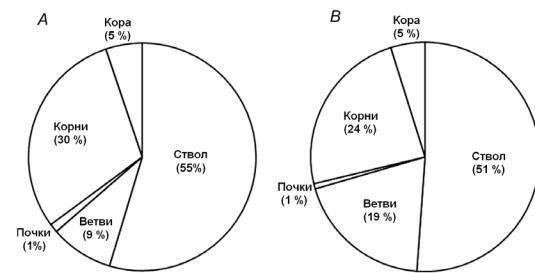


Рис. 2. Распределение биомассы по фракциям у деревьев карельской бересклеты в контроле (A) и опыте (внесение NH_4NO_3) (B)

Внесение азотсодержащих удобрений оказало влияние на *A*, *E*, *gs* и Ψ (см. рис. 1, табл. 1). В среднем у опытных деревьев по сравнению с контрольными значения *A* снизились на 38 %, *E* – на 44 %, *gs* – на 47 %. Значения Ψ при экспериментальном воздействии, напротив, увеличились на 8 %. Значения показателей оводненности листа (*CB*, *ВД*) и *Ci* не изменились при внесении азотных удобрений (см. табл. 1).

Таблица 1

Результаты однофакторного дисперсионного анализа: влияние удобрения азотом (NH_4NO_3) на показатели $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа карельской бересклеты и средние значения (± стандартная ошибка) этих показателей у контрольных и опытных растений

Параметры	F	p	η^2	Контроль	Опыт
g_s [моль H_2O м^{-2} с^{-1}]	11,0	***	47,8	$0,12 \pm 0,004$	$0,06 \pm 0,002$
<i>E</i> [ммоль H_2O м^{-2} с^{-1}]	13,2	***	52,3	$1,4 \pm 0,03$	$0,8 \pm 0,03$
<i>A</i> [мкмоль CO_2 м^{-2} с^{-1}]	10,0	***	45,4	$10,7 \pm 0,2$	$6,7 \pm 0,2$
<i>Ci</i> [мкмоль CO_2 моль $^{-1}$]	2,2	ns	15,6	$218,8 \pm 2,01$	$194,1 \pm 3,08$
Ψ [МПа]	14,2	***	54,1	$-1,33 \pm 0,2$	$-1,22 \pm 0,2$
<i>ВД</i> [%]	0,4	ns	3,5	$18,5 \pm 0,8$	$19,3 \pm 0,7$
<i>CB</i>	0,3	ns	2,6	$1,86 \pm 0,04$	$1,89 \pm 0,05$
<i>WUE</i> [мкмоль CO_2 ммоль $^{-1}$ H_2O]	2,6	ns	17,9	$7,5 \pm 0,07$	$8,6 \pm 0,14$

Примечание. Здесь и далее в табл. 2, 3, 4 приведены: * ($p < 0,05$), ** ($p < 0,01$), *** ($p < 0,001$), ns – не значимо ($p > 0,05$).

Анализ зависимости показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа между собой у контрольных растений показал наличие достоверной связи между следующими показателями: $A - g_s$, $A - Ci$, $A - E$, $E - g_s$, $E - Ci$ and $g_s - Ci$. Однако у опытных растений отсутствует достоверная зависимость A , E и g_s от Ci (табл. 2). Результаты множественного регрессионного анализа показали зависимость A от g_s в контроле и от g_s и WCD в опыте (табл. 3).

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между показателями $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа контрольных и опытных (внесение NH_4NO_3) растений карельской берескы

Параметры	Коэффициент корреляции	
	Контроль	Опыт
$A - g_s$	0,96*	0,94*
$A - Ci$	0,74*	-0,02 ^{ns}
$A - E$	0,94*	0,87*
$A - \Psi$	0,06 ^{ns}	-0,15 ^{ns}
$A - ВД$	0,09 ^{ns}	0,77*
$A - CB$	-0,13 ^{ns}	-0,57 ^{ns}
$E - g_s$	0,93*	0,97*
$E - Ci$	0,76*	0,28 ^{ns}
$E - \Psi$	0,19 ^{ns}	-0,11 ^{ns}
$E - ВД$	-0,0 ^{ns}	0,46 ^{ns}
$E - CB$	-0,34 ^{ns}	-0,66 ^{ns}
$g_s - \Psi$	0,24 ^{ns}	-0,13 ^{ns}
$g_s - ВД$	0,07 ^{ns}	0,56 ^{ns}
$g_s - CB$	-0,30 ^{ns}	-0,64 ^{ns}
$g_s - Ci$	0,87*	0,26 ^{ns}
$Ci - \Psi$	0,29 ^{ns}	-0,01 ^{ns}
$Ci - ВД$	-0,03 ^{ns}	-0,55 ^{ns}
$Ci - CB$	-0,33 ^{ns}	-0,18 ^{ns}

Таблица 3

Результаты множественного регрессионного анализа взаимосвязи A с g_s , Ci , Ψ , $ВД$ и CB

		g_s	Ci	Ψ	$ВД$	CB
Контроль						
R	0,99					
В-коэффициент	115,428	-0,133	4,077	-0,935	11,257	
β -коэффициент	1,841	-0,845	0,681	-0,887	0,851	
p -уровень		*	ns	ns	ns	
Опыт						
R	0,98					
В-коэффициент	77,069	-0,004	0,351	0,411	0,975	
β -коэффициент	0,744	-0,058	0,060	0,357	0,082	
p -уровень		*	ns	ns	*	ns

Примечание. R – множественный коэффициент корреляции, В – стандартизованный, β – нестандартный регрессионные коэффициенты.

У опытных деревьев по сравнению с контрольными отмечалось увеличение площади и толщины листа (табл. 4). Параллельно с последним увеличилась толщина нижнего эпидермиса, палисадной и губчатой паренхимы. Но при этом у опытных деревьев уменьшилась толщина верхнего эпидермиса. Также у опытных деревьев увеличилось отношение палисадной к губчатой паренхиме. Значения SLA и площади ксилемы и флоэмы центрального проводящего пучка листа не изменились при внесении азотных удобрений (см. табл. 4).

Таблица 4

Средние значения (\pm стандартная ошибка) морфологических и анатомических показателей листа карельской берескы у контрольных и опытных (внесение NH_4NO_3) растений

Показатель	Контроль	Опыт
SLA [$\text{см}^2 \text{г}^{-1}$]	$198,4 \pm 10,3$	$199,4 \pm 7,3^{ns}$
Площадь листа [см^2]	$10,9 \pm 0,4$	$15,4 \pm 0,5^*$
Толщина листа [мм]	$138,9 \pm 0,8$	$159,4 \pm 1,0^*$
Толщина верхнего эпидермиса [мкм]	$13,5 \pm 0,2$	$12,3 \pm 0,2^*$
Толщина нижнего эпидермиса [мкм]	$8,6 \pm 0,1$	$9,6 \pm 0,1^*$
Толщина палисадной паренхимы [мкм]	$46,7 \pm 0,5$	$57,6 \pm 0,6^*$
Толщина губчатой паренхимы [мкм]	$60,2 \pm 0,7$	$70,8 \pm 0,8^*$
Отношение палисадной паренхимы к губчатой	$0,80 \pm 0,01$	$0,84 \pm 0,01^*$
Площадь ксилемы [$\text{мкм} \times 10^3$]	$21,8 \pm 1,2$	$23,4 \pm 1,2^{ns}$
Площадь флоэмы [$\text{мкм} \times 10^3$]	$21,4 \pm 1,1$	$25,3 \pm 1,7^{ns}$

ОБСУЖДЕНИЕ

Внесение азотных удобрений привело к увеличению площади листа и отношения надземной биомассы к подземной. Эти изменения способствовали увеличению транспирационных расходов и, на фоне атмосферной засухи, отмеченной в период проведения измерений, усилиению напряжения водного статуса дерева. При этом напряжение водного статуса, вероятно, усугубляется вследствие характерного для карельской берескы аномального строения проводящих тканей осевых органов, которое проявляется в свилеватости структурных элементов древесины, значительном уменьшении количества сосудов и волокнистых трахеид [3]. Эти особенности строения проводящих тканей затрудняют транспорт воды по растению. Для предотвращения развития водного стресса, обусловленного воздействием азотного удобрения на фоне атмосферной засухи, происходит снижение устьичной проводимости. Регуляция потерь воды через изменение gs является одним из основных механизмов поддержания водного баланса растений [17], [20]. На увеличение напряжения водного статуса у деревьев при внесении удобрений также указывает тенденция к увеличению WUE . Хорошо известно, что повышение WUE является

адаптацией к ограничению доступности воды в почве [8]. Ранее было показано увеличение *WUE* у растений *Betula papyrifera* как при водном стрессе, так и при увеличении содержания азота в почве [19]. Параллельно со снижением *gs* у опытных деревьев было отмечено снижение транспирации.

На предотвращение развития водного стресса направлены изменения анатомической структуры листа, которые отмечались у опытных растений: увеличение толщины листа и толщины нижнего эпидермиса, увеличение отношения палисадной к губчатой паренхиме. В литературе отмечается, что увеличение толщины нижнего эпидермиса направлено на защиту тканей листа от водного стресса [5]. Увеличение отношения палисадной к губчатой паренхиме было связано в основном с большей степенью увеличения толщины палисадного мезофилла. Эти изменения в анатомической структуре листа также связаны с повышением устойчивости к водному стрессу [5]. Компактное расположение слоев палисадного мезофилла приводит к усиленной механической прочности паренхимы и защищает листья от лишней потери воды [5], [12], [16].

Таким образом, ответная реакция карельской берес (снижение *gs*, *E* и изменения анатомии листа) направлена на сохранение водного статуса дерева. Сходный ответ на внесение азотсодержащих удобрений в почву на фоне низкой почвенной влажности был показан для *Betula pendula* с нормальным строением древесины ствола [20].

Усиление устьичного контроля и снижение транспирационных расходов привело к сохранению оводненности тканей: у опытных деревьев значения показателей *ВД* и *СВ* в листе были сходными с таковыми у контрольных деревьев. Поддержанием оводненности листьев на постоянном уровне у опытных и контрольных растений может быть объяснено отсутствие зависимости между *A*, *E*, *gs*, *Ci* и показателями оводненности листьев (*Ψ*, *СВ*, *ВД*) (исключение составляет зависимость между *A* и *СВ*, отмеченная для опытных растений). Поддержанию оводненности тканей листа карельской бересы может способствовать дополнительный пул воды, который накапливается в массивной паренхиме коры [15].

Увеличение содержания азота в листе и/или почве потенциально должно увеличивать интенсивность фотосинтеза за счет увеличения количества фотосинтетических белков (в том числе RuBisCO и фотосинтетических пигментов), поскольку большая часть азота листа инвестируется в фотосинтетический аппарат [9]. Кроме этого, отмеченные нами изменения анатомической структуры листа, вызванные внесением удобрения, свидетельствуют о более высоком фото-

синтетическом потенциале опытных растений по сравнению с контрольными. Более толстые листья у опытных деревьев обладают большим фотосинтетическим потенциалом и потенциально способны иметь более высокую интенсивность фотосинтеза на единицу площади листа [10], [14]. Увеличение доли палисадной паренхимы в структуре листа и соответственно отношения толщины палисадной к губчатой паренхиме у опытных деревьев также свидетельствует о более высоком фотосинтетическом потенциале листа, так как при таких изменениях увеличивается плотность хлоропластов на единицу листового объема [11]. Однако этот потенциал у опытных деревьев не реализуется вследствие снижения устьичной проводимости в условиях экспериментального воздействия на фоне атмосферной засухи, что, в свою очередь, вызывает уменьшение интенсивности фотосинтеза. Множественный регрессионный анализ показал, что основным фактором, оказывающим влияние на *A* как у контрольных, так и опытных деревьев, является *gs*. При этом у опытных деревьев *A* зависит также от *СВ*. Это связано с усилением водного напряжения деревьев, получающих азотное питание.

Ранее было высказано предположение, что формирование узорчатой древесины карельской бересы происходит только при определенном соотношении поступающих сахарозы (образуется в процессе фотосинтеза) и азотистых соединений (поступают из почвы) [3]. Формирование аномальной древесины связано с появлением избытка сахарозы в проводящей флюэме на фоне недостаточного поступления элементов азотного питания. Высокие концентрации сахарозы приводят к изменениям в развитии клеток камбимальной зоны, вызывая образование клеток запасающей паренхимы. Избыточное накопление ассимилятов в тканях ствола способствует образованию аномальной древесины [3]. В соответствии с вышеизложенным и на основе полученных нами данных можно предположить, что внесение азотных удобрений в почву будет отрицательно сказываться на формировании рисунка древесины карельской бересы. Отмеченное нами снижение интенсивности фотосинтеза при внесении азота на фоне атмосферной засухи приведет к уменьшению синтеза сахаров и, возможно, снижению избытка сахарозы во флюэме и камбимальной зоне. Однако для получения более точных выводов необходимы длительные полевые эксперименты по внесению азотных удобрений в почву с последующим анализом изменения структуры древесины. Полученные результаты могут иметь практическую значимость для корректировки условий произрастания карельской бересы при ее искусственном выращивании.

* Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (проект № 0220-2017-0002) и частично при финансовой поддержке РФФИ (проект 17-04-01087-а). Исследования проведены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мошенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской берескы в период камбияльного роста // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 3. С. 410–419.
- Мошенская Ю. Л., Галибина Н. А., Топчиева Л. В., Новицкая Л. Л. Экспрессия генов, кодирующих изоформы сахарозосинтазы, в ходе аномального ксилогенеза карельской берескы // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 4. С. 301–310.
- Новицкая Л. Л. Карельская береска: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
- Чернобровкина Н. П., Робонен Е. В., Николаева Н. Н. Влияние обеспеченности бором на рост *Betula pendula* var. *carelica*, *Betula pendula* var. *pendula*, *Betula pubescens* // Известия вузов. Лесной журнал. 2011. № 6. С. 7–16.
- Bacelar E., Correia C., Moutinho-Pereira J., Gonçalves B. C., Lopes J. I., Torres-Pereira J. M. Sclerophyll and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiol.* 2004. Vol. 24. P. 233–239.
- Boardman N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol.* 1977. Vol. 28. P. 355–77.
- Evan J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*. 1989. Vol. 78. P. 9–19.
- Field C., Merino J., Mooney H. A. Compromises between water use efficiency and nitrogen use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*. 1983. Vol. 60. P. 384–389.
- Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *J. Plant Res.* 2004. Vol. 117. P. 481–494.
- Jinwen L., Jingping Y., Pinpin F., Junlan S., Dongsheng L., Changshui G., Wenyue C. Responses of rice leaf thickness, SPAD readings and chlorophyll a/b ratios to different nitrogen supply rates in paddy field. *Field Crop Res.* 2009. Vol. 114. P. 426–432.
- Kröber W., Heklau H., Bruehlheide H. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biol.* 2015. Vol. 17. P. 373–383.
- Marchi S., Tognetti R., Minnoccia A., Borgi M., Sebastiani L. Variation in mesophyll anatomy and photosynthetic capacity during leaf development in a deciduous mesophyte fruit tree (*Prunus persica*) and an evergreen sclerophyllous Mediterranean shrub (*Olea europaea*). *Trees*. 2008. Vol. 22. P. 559–571.
- Munger G. T., Rodney E. W., Borders B. E. Effects of competition control and annual nitrogen fertilization on gas exchange of different-aged *Pinus taeda*. *Can. J. Forest Res.* 2003. Vol. 33. P. 1076–1083.
- Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*. 2001. Vol. 82. P. 453–469.
- Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The Role of Sucrose in Regulation of Trunk Tissue Development in *Betula pendula* Roth. *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25. P. 18–29.
- Oliveira I., Meyer A., Afonso S., Gonçalves B. Compared leaf anatomy and water relations of commercial and traditional *Prunus dulcis* (Mill.) cultivars under rain-fed conditions. *Sci. Hortic.* 2018. Vol. 229. P. 226–232.
- Pereira J. S., Chaves M. M., Fonseca F., Araújo M. C., Torres F. Photosynthetic capacity of leaves of *Eucalyptus globulus* (Labill.) growing in the field with different nutrient and water supplies. *Tree Physiol.* 1992. Vol. 11. P. 381–389.
- Tarelkina T. V., Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species. *IAWA J.* 2018. P. 1–21.
- 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. P. 233–244.
- Wendler R., Millard P. Impacts of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics of *Betula pendula*. *Tree Physiol.* 1995. Vol. 16. P. 153–159.

Novichonok E. V., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Pridacha V. B., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nikolaeva N. N., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Ivanova D. S., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Sazonova T. A., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

KARELIAN BIRCH RESPONSIVENESS TO NITROGEN TREATMENT*

The hypothesis that the formation of the figured pattern in Karelian birch wood is related to excess sucrose in the conducting phloem and cambial zone of the trunk highlights the significance of soil fertility in this process. The present studies were conducted on Karelian birch plants grown under two different regimes of nitrogen treatment (0 and 40 g N tree⁻¹). The fertilization resulted in an increase in leaf area and the above ground to below ground biomass ratio. The development of water stress, probably due to the combined effect of nitrogen treatment and atmospheric drought, is prevented through a decrease in stomatal conductance and transpiration rate. At the same time, there is a decrease in the rate of photosynthesis, which leads to a decrease in the amount of produced sucrose. In this regard, we assume that the nitrogen treatment of the soil will have a negative impact on figured wood formation in Karelian birch.

Key words: Karelian birch, nitrogen treatment, atmospheric drought, leaf CO₂/H₂O-exchange parameters, leaf anatomical structure, leaf morphology

* The study was carried out under state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (project No 0220-2017-0002). This study was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (project No 17-04-01087-a). The research was carried out using the equipment of the Core Facility of the RAS Karelian Research Centre.

REFERENCES

1. Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 62. P. 381–389. (In Russ.)
2. Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Topchieva V., Novitskaya L. L. Expression of genes encoding sucrose synthase isoforms during anomalous xylogenesis in Karelian birch. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2017. Vol. 64. P. 616–624. (In Russ.)
3. Novitskaya L. L. Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities. Petrozavodsk, Verso Publ., 2008. 144 p. (In Russ.)
4. Chernobrovkina N. P., Robonen E. V., Nikolaeva N. N. Effect of boron on the growth of *Betula pendula* var. *carelica*, *Betula pendula* var. *pendula*, *Betula pubescens*. *Lesnoy zhurnal*. 2011. Vol. 6. P. 7–16. (In Russ.)
5. Bacelar E., Correia C., Moutinho-Pereira J., Gonçalves B. C., Lopes J. I., Torres-Pereira J. M. Sclerophyll and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiol.* 2004. Vol. 24. P. 233–239.
6. Boardman N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol*. 1977. Vol. 28. P. 355–77.
7. Evan J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*. 1989. Vol. 78. P. 9–19.
8. Field C., Merino J., Mooney H. A. Compromises between water use efficiency and nitrogen use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*. 1983. Vol. 60. P. 384–389.
9. Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *J. Plant Res.* 2004. Vol. 117. P. 481–494.
10. Jinwen L., Jingping Y., Pinpin F., Junlan S., Dongsheng L., Changshui G., Wenyue C. Responses of rice leaf thickness, SPAD readings and chlorophyll a/b ratios to different nitrogen supply rates in paddy field. *Field Crop Res.* 2009. Vol. 114. P. 426–432.
11. Kröber W., Heklau H., Bruehlheide H. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biol.* 2015. Vol. 17. P. 373–383.
12. Marchi S., Tognetti R., Minnoccia A., Borghi M., Sebastiani L. Variation in mesophyll anatomy and photosynthetic capacity during leaf development in a deciduous mesophyte fruit tree (*Prunus persica*) and an evergreen sclerophyllous Mediterranean shrub (*Olea europaea*). *Trees*. 2008. Vol. 22. P. 559–571.
13. Munger G. T., Rodney E. W., Borders B. E. Effects of competition control and annual nitrogen fertilization on gas exchange of different-aged *Pinus taeda*. *Can. J. Forest Res.* 2003. Vol. 33. P. 1076–1083.
14. Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*. 2001. Vol. 82. P. 453–469.
15. Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The Role of Sucrose in Regulation of Trunk Tissue Development in *Betula pendula* Roth. *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25. P. 18–29.
16. Oliveira I., Meyer A., Afonso S., Gonçalves B. Compared leaf anatomy and water relations of commercial and traditional *Prunus dulcis* (Mill.) cultivars under rain-fed conditions. *Sci. Hortic.* 2018. Vol. 229. P. 226–232.
17. Pereira J. S., Chaves M. M., Fonseca F., Araújo M. C., Torres F. Photosynthetic capacity of leaves of *Eucalyptus globulus* (Labill.) growing in the field with different nutrient and water supplies. *Tree Physiol.* 1992. Vol. 11. P. 381–389.
18. Tarelkina T. V., Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species. *IAWA J.* 2018. P. 1–21.
19. 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. P. 233–244.
20. Wendler R., Millard P. Impacts of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics of *Betula pendula*. *Tree Physiol.* 1995. Vol. 16. P. 153–159.

Поступила в редакцию 24.09.2018