

УДК 574.23, 577.118, 581.192.1

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.132

СОДЕРЖАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ В ЛИСТЬЯХ БЕЛЫХ БЕРЕЗ В ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

В.Д. Горбунова, ст. инженер

С.Л. Менщиков, д-р с.-х. наук

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта, 202а,
г. Екатеринбург, Россия, 620144;

e-mail: botgarden.gor@yandex.ru, m.sergei1951@yandex.ru

Изучены особенности накопления, межвидовые отличия, индивидуальная изменчивость и соотношение элементов питания (азота (N), фосфора (P), калия (K), кальция (Ca), магния (Mg) и натрия (Na)) в листьях *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. в интразональных условиях высокогорья на Северном Урале. Исследования проводились в течение двух лет во всех горных поясах горы Конжаковский Камень – в контроле (высота 207 м н. у. м.), на нижней (высота 423 м н. у. м.) и верхней (высота 555 м н. у. м.) границе горно-лесного пояса, в подгольцовом (высота 830 м н. у. м.) и тундровом (высота 1117 м н. у. м.) поясах. Установлена противоположная направленность процесса накопления макроэлементов в листьях двух видов вдоль высотного градиента – достоверное увеличение содержания азота и фосфора в листьях *B. pubescens* с увеличением высоты произрастания и уменьшение у *B. pendula* (за оба года исследования). Полученные результаты изменения содержания макроэлементов в листьях *B. pubescens* и *B. pendula*, вероятно, связаны с различными механизмами адаптации данных видов к экстремальным факторам среды, что у более устойчивой к условиям высокогорья *B. pubescens* проявлялось в увеличении содержания макроэлементов. Несмотря на отличия двух видов в содержании общего азота и значительную погодичную изменчивость, соотношение азота к фосфору и калию в листьях берез достоверно не отличалось ни между видами, ни между годами. Таким образом, соотношение азота к фосфору и калию являлось достаточно стабильным параметром, который не изменялся по годам, несмотря на значительную разницу в общем содержании азота между годами, где в 2008 г. общее содержание азота достоверно превышало показатели 2006 г. Соотношение азота к фосфору и калию достоверно увеличивалось в высших точках и контроле, что показывает наличие зональной изменчивости, а при этом данный показатель стабилен только внутри горного пояса, т. к. погодичная изменчивость не выражена, что также подтверждают данные двухфакторного дисперсионного анализа.

Для цитирования: Горбунова В.Д., Менщиков С.Л. Содержание элементов питания в листьях белых берез в интразональных условиях на Северном Урале // Лесн. журн. 2019. № 6. С. 132–145. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.132

Ключевые слова: экология, биохимия, содержание макроэлементов в листьях, соотношение элементов питания, *Betula pendula*, *Betula pubescens*.

Введение

Проблемы роста и адаптации растений являются центральными в физиологии, агрономии и лесоводстве. От приспособленности растений к конкретным почвенно-климатическим условиям в основном зависит продуктивность древостоев. Важнейшим механизмом адаптации древесных растений в экстре-

мальных экологических условиях является совокупность многих перестроек в растительном организме. Физиолого-биохимические исследования позволяют всесторонне анализировать жизненное состояние древесных растений и являются важным индикатором их устойчивости к неблагоприятным условиям среды [13, 9].

Сложные взаимные влияния климатических, геохимических и связанных с ними биотических факторов обуславливают изменчивость химического состава растений (органические соединения и образующие их химические элементы), который, в свою очередь, дополнительно определяется и их видовой принадлежностью [11]. Представители рода *Betula* являются одной из основных лесообразующих пород России и занимают более половины всей площади, находящейся под листовыми древесными породами [4]. Благодаря широкому распространению виды березы являются хорошим объектом для изучения влияния экологических факторов на химический состав листьев. А изучение изменчивости биохимических и физиологических показателей вдоль высотного градиента может быть одним из подходов для выявления механизмов адаптации к условиям среды. Так, например, литературные данные показывают увеличение концентрации азота в листьях *B. pubescens* в высотном градиенте [19]. Предполагается, что повышенная концентрация азота в листьях высокогорных саженцев березы пушистой является генетически определенной и имеет адаптивное значение в холодной среде [20]. Показана положительная корреляция между концентрацией азота в листьях и скоростью нетто-фотосинтеза (наблюдаемого фотосинтеза) [16]. В исследованиях, проведенных с сеянцами березы повислой [14], был сделан вывод, что накопление и распределение сухой массы и азота зависит от режима снабжения питательными веществами. Известно, что недостаток азота и фосфора проявляется в снижении формирования побегов и листьев. Уменьшение доступности фосфора ведет к снижению экспорта сахаров из хлоропластов в цитозоль [17], а недостаток калия приводит к снижению фотосинтеза [18].

Литературные данные показывают взаимосвязь продуктивности древесных пород и содержания биофильных элементов в ассимилирующих органах растений, при этом наиболее важным критерием является не общее содержание элементов, а их соотношение [1]. Также можно увидеть, что соотношение *НРК* является не только показателем уровня минерального питания, но и характеризует функциональное состояние растений [2]. Известно, что из-за низких температур поступление из почвы в растения воды с растворенными минеральными солями сильно затруднено [3], а также известно, что в холодных почвах наблюдается уменьшение способности всасывания воды корнями растений, а следовательно, и растворенных веществ. Снижение температуры корнеобитаемого пространства задерживает поглощение зольных веществ, фосфора и азота [6], при этом сильнее всего задерживается поглощение фосфора и включение его в органические соединения.

Особый интерес представляет изучение популяций березы высокогорных областей. Жесткие климатические условия ставят горные экосистемы в один ряд с «крайними для существования жизни» зональными тундрами или арктическими пустынями и способствуют формированию сходных черт биоты высоких широт и высокогорий. Однако сведений по этому вопросу недостаточно.

В связи с вышеизложенным становится понятным и целесообразным проведение данного исследования.

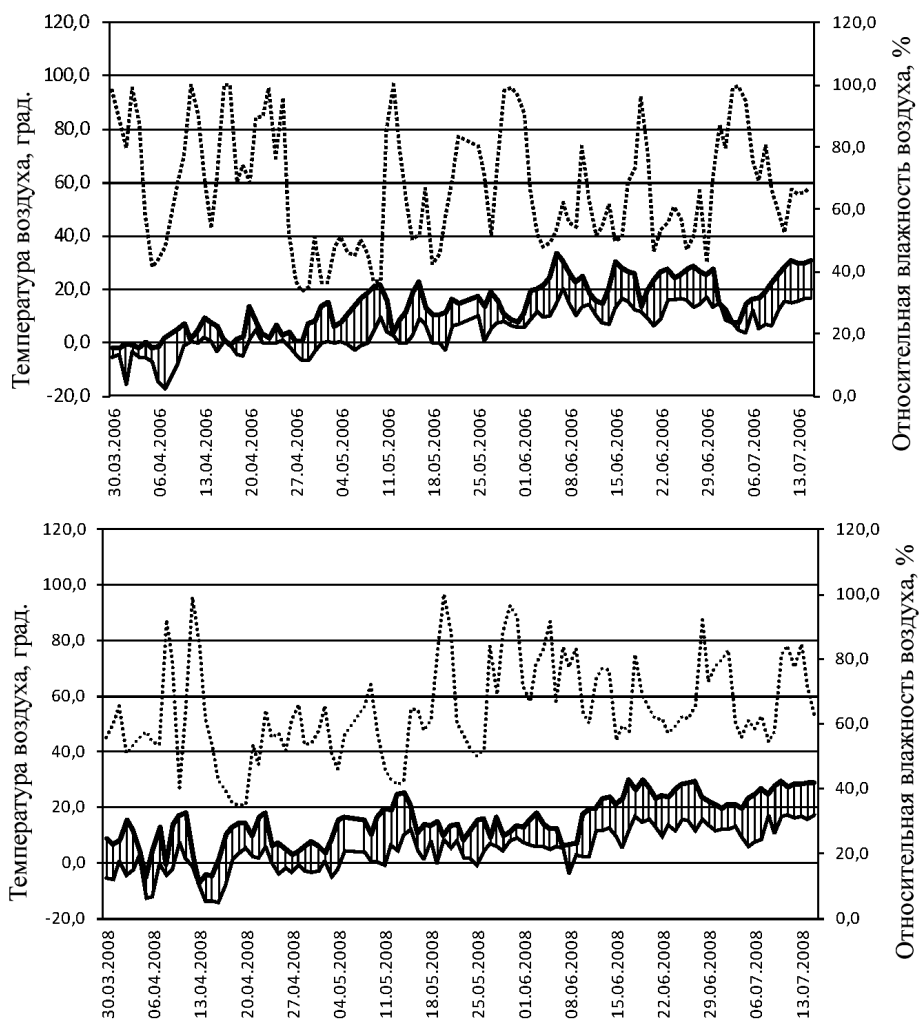
Цель наших исследований – изучение особенностей содержания и соотношения азота (N), фосфора (P), калия (K), кальция (Ca), магния (Mg) и натрия (Na) в листьях *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. в зависимости от поясной зональности в условиях высокогорья на примере Северного Урала.

Объекты и методы исследования

Конжаковский Камень (59°37'9" с. ш., 59°8'11" в. д.) – высочайшая точка южной части Северного Урала (1569 м). Климат района является холодным, избыточно влажным и характеризуется коротким и умеренно теплым летом, длинной и холодной зимой, очень ранним установлением снежного покрова (с конца сентября). Годовое количество осадков в горно-таежном поясе – 500...700 мм, а в выше лежащих поясах увеличивается и достигает 1200 мм. Горно-лесной пояс поднимается до высоты 850...900 м н. у. м., где преобладают темнохвойные леса, от 900 до 1000 м расположен подгольцовый пояс. Широко распространенная в горных лесах береза пушистая заменяется близкородственным видом – березой извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.). Верхнюю часть гор (выше 1000 м) занимает горно-тундровый пояс [12]. В хвойных лесах подгольцового пояса почва прогревается хуже, чем в горной тундре на открытом месте. Вегетационный период в высокогорной области Урала значительно короче, чем в горно-таежном поясе [3]. Распределение максимальных и минимальных температур воздуха и относительной влажности за сутки в период с 30 марта по 15 июля 2006 и 2008 гг. представлены на рис. 1.

Для анализа климатических и погодных зависимостей использовали данные по метеостанции г. Серова, расположенной в 78 км восточнее от горы Конжаковский Камень на высоте 134 м н. у. м. (www.rp5.ru), с 2006 по 2008 г. В целом, хотя в 2008 г. положительные температуры воздуха были отмечены с конца марта, они сопровождались непродолжительными заморозками до начала мая и заморозками в начале июня. В 2006 г. средние положительные температуры воздуха более +5 °С начались с 1 мая и до середины июля не снижались до минусовых температур, при этом влажность воздуха была выше, чем в 2008 г., если учитывать период с конца апреля. Средняя температура за период с 30 марта по 15 июля зафиксирована 9,9 °С в 2006 г. и 10,1 °С в 2008 г., относительная влажность воздуха – 66,5 % в 2006 и 65,5 % в 2008 г. По литературным данным, начало вегетации для белых берез Сибири происходит при температуре +9,2 °С [7].

Исследования проводились в течение двух лет во всех горных поясах горы Конжаковский Камень и контроле (наиболее типичный для данной области тип леса). Растительный материал был собран в 2006 и 2008 гг., во второй половине июля. Для изучения индивидуальной изменчивости образцы брались с каждого из 15 деревьев двух видов с нижней трети кроны с южной экспозиции во всех горных поясах. Листья *B. pubescens* отбирались в контроле (высота 207 м н. у. м.), на нижней (высота 423 м н. у. м.) и верхней (высота 555 м н. у. м.) границе горно-лесного пояса, в подгольцовом (высота 830 м н. у. м.) и тундровом (высота 1117 м н. у. м.) поясах, *B. pendula* в контроле и на нижней и в верхней границе горно-лесного пояса.



..... относительная влажность (%) на высоте 2 м над поверхностью земли
 ————— максимальная температура воздуха (градусы Цельсия) за прошедший период (не более 12 часов)
 ————— минимальная температура воздуха (градусы Цельсия) за прошедший период (не более 12 часов)

Рис. 1. Максимальные и минимальные температуры воздуха и относительная влажность воздуха за сутки в период с 30 марта по 15 июля 2006 и 2008 гг. по данным метеостанции г. Серова

Fig. 1. Maximum and minimum air temperatures and relative air humidity per day in the period since March 30 till July 15, 2006 and 2008 according to the data from meteorological station in town of Serov

Определение содержания общего азота выполняли с помощью автоматического анализатора азота по Кьельдалю UDK 152 (Velp scientifica), калия, кальция, магния, натрия и фосфора – из одной навески мокрым озолением и последующим определением элементов на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-300, фосфора – спектрофотометрическим методом с молибденовой синью [10]. Результаты пересчитывались в соотношение элементов. Соотношение *НПК* рассчитывалось как доля азота, фосфора и калия в общей сумме элементов. Полученный материал был проанализирован с помощью метода статистического анализа в программе Statistica 6.0.

Результаты исследования и их обсуждение

Выявлены особенности накопления основных макроэлементов в листьях берез двух исследованных видов, индивидуальная изменчивость содержания макроэлементов вдоль высотного градиента горы Конжаковский Камень, а также межвидовые отличия (рис. 2).

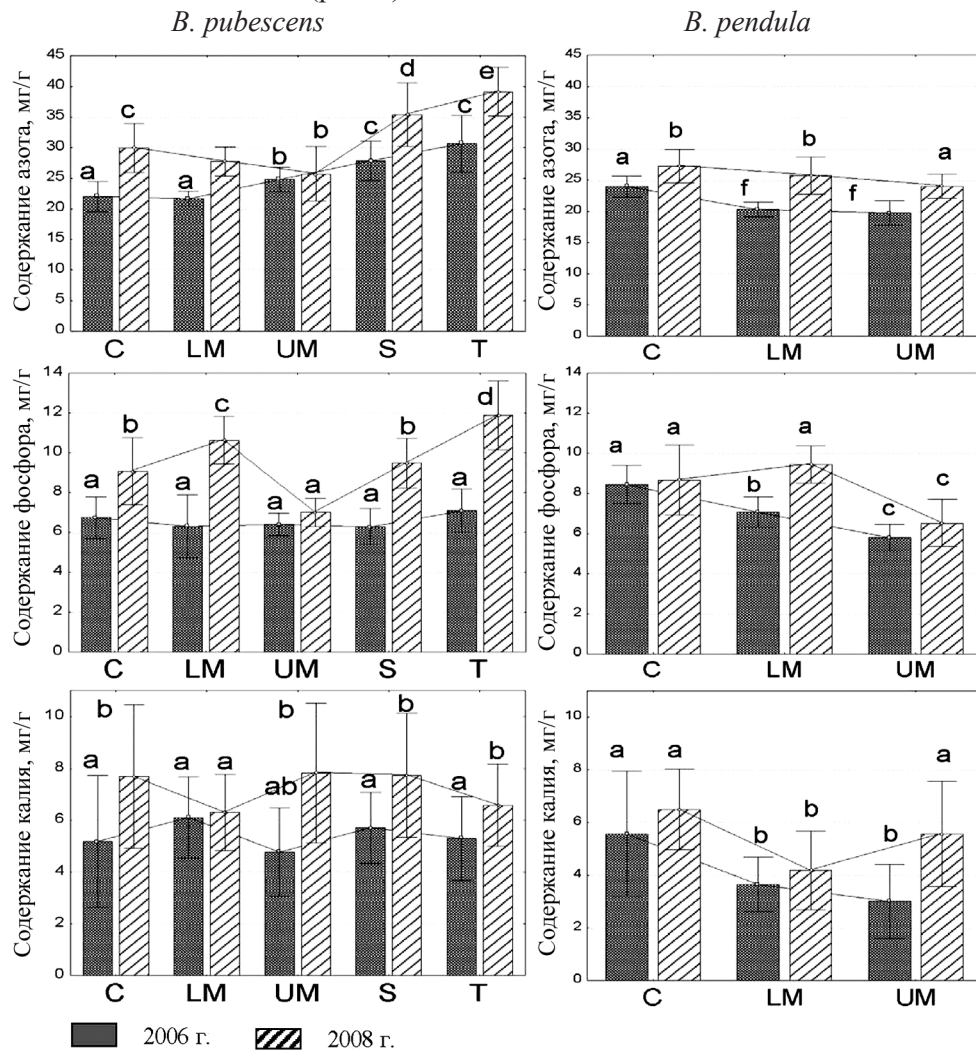


Рис. 2. Содержание общего азота, фосфора и калия в листьях *B. pubescens* и *B. pendula* вдоль высотного градиента горы Конжаковский Камень: С – контроль; LM – нижняя граница горно-лесного пояса; UM – верхняя граница горно-лесного пояса; S – подгольцовый; T – тундра. Разные буквы над столбцами обозначают статистически значимые отличия (при F-критерии Фишера при 5 %-м уровне значимости; $n = 15$). Вертикальные линии обозначают стандартное отклонение (SD), индивидуальную изменчивость из 15 деревьев

Fig. 2. Content of total nitrogen, phosphorus and potassium in the leaves of *B. pubescens* and *B. pendula* along the altimetric gradient of the Konzhakovskiy Kamen' mountain: C – reference control mark; LM – lower boundary of the mountain forest belt; UM – upper boundary of the mountain forest belt; S – sub-golets; T – tundra. The letters above the columns imply the statistically significant differences (F – Fisher's tests at 5 % significance level; $n = 15$). The vertical lines denote standard deviation (SD), individual variation from 15 trees

Обнаружена различная направленность двух видов в изменении химического состава листьев с увеличением высоты произрастания.

Наиболее значимые тенденции связаны с изменением содержания азота, фосфора и калия. Содержание азота в листьях *B. pubescens* увеличивалось вдоль высотного градиента от контроля к тундре за оба года исследования. Несмотря на значительную погодичную изменчивость тенденции сохранялись в 2006 и 2008 гг. В 2006 г. содержание азота в листьях *B. pubescens* увеличивалось вдоль высотного градиента с $22,04 \pm 0,78$ мг/г в контроле, до $30,7 \pm 1,5$ мг/г в тундре, где достигло максимального значения.

Найдены достоверные отличия в содержании азота между контролем, нижней границей горно-лесного пояса и верхней границей горно-лесного пояса, подгольцовым и тундровым поясами ($p < 0,05$). В 2008 г. максимальное содержание азота, обнаруженного в тундровом поясе, – $39,1 \pm 1,0$ мг/г, что достоверно отличалось от остальных поясов высотного ряда. На нижней границе горно-лесного пояса оказалось наименьшее содержание азота в листьях – $27,7 \pm 0,6$ мг/г, достоверных отличий между этой точкой и контролем не выявлено.

Погодичная изменчивость проявилась в повышенном содержании азота в 2008 г. по сравнению с 2006 г. Содержание азота в листьях в 2008 г. было выше, чем в 2006 г., и достоверно отличалось во всех поясах высотного ряда, за исключением верхней границы, где данный параметр не изменялся ($p > 0,05$). Содержание азота в тундровой зоне по сравнению с контролем увеличивалось на 26 % в 2006 и на 21 % в 2008 г.

В отличие от *B. pubescens* у *B. pendula* наблюдается тенденция уменьшения содержания изучаемых макроэлементов в листьях с увеличением высоты произрастания. За оба года исследования содержание азота в листьях *B. pendula* уменьшалось вдоль высотного градиента от контроля до верхней границы горно-лесного пояса (рис. 2). Максимальное содержание азота в 2006 г. обнаружено в контроле – $24 \pm 0,5$ мг/г, что достоверно не отличается от березы пушистой ($p > 0,05$), наименьшее – на верхней ($19,7 \pm 0,6$ мг/г) и нижней ($20,3 \pm 0,4$ мг/г) границе горно-лесного пояса. Данный показатель в 2008 г. составлял $27,2 \pm 0,7$ мг/г в контроле, уменьшился до $25,7 \pm 0,8$ мг/г на нижней границе горно-лесного пояса и до $24,0 \pm 0,5$ мг/г на верхней границе горно-лесного пояса. Тенденции изменения содержания общего азота в листьях берез вдоль высотного градиента сохранялись за два года, несмотря на значительную погодичную изменчивость. Во всех точках исследования содержание азота в 2008 г. было выше, чем в 2006 г., что, вероятно, связано с температурой и влажностью воздуха и почвы за вегетационный период исследования.

В отличие от содержания азота содержание фосфора в листьях березы пушистой не показало определенных тенденций. У березы пушистой в 2006 г. достоверных различий между поясами не обнаружено, в 2008 г. содержание фосфора флуктуировало, выявлены различия данного показателя среди горных поясов (рис. 2). Обнаружено максимальное содержание фосфора в тундровом поясе ($11,9 \pm 0,4$ мг/г), что достоверно отличается от контроля ($9,1 \pm 0,4$ мг/г), нижней ($10,6 \pm 0,3$ мг/г) и верхней ($6,8 \pm 0,2$ мг/г) границы горно-лесного пояса и подгольцового пояса ($9,5 \pm 0,3$ мг/г). При изучении погодичной изменчивости обнаружены достоверные различия по содержанию фосфора во всех точках высотного ряда. Во всех случаях содержание фосфора в 2008 г. достоверно выше ($p < 0,05$), чем в 2006 г.

У березы повислой обнаружена тенденция уменьшения содержания фосфора с увеличением высоты произрастания в отличие от березы пушистой (рис. 2). У *B. pendula* в 2006 г. содержание фосфора уменьшалось от контроля ($8,4 \pm 0,3$ мг/г) до верхней границы горно-лесного пояса ($5,8 \pm 0,2$ мг/г) и достоверно отличалось между горными поясами. В 2008 г. содержание фосфора также снижалось к верхней границе горно-лесного пояса и составило $6,5 \pm 0,3$ мг/г, что достоверно отличалось от остальных поясов. Изменения за два года были найдены только в нижней границе горно-лесного пояса, где в 2008 г. содержание фосфора было значительно выше, чем в 2006 г., в остальных точках различия между годами были недостоверны.

Изменение содержания калия в листьях березы пушистой и повислой повторяло тенденции изменения фосфора. Содержание калия в листьях березы пушистой было стабильно во всех точках высотного ряда за оба года исследования, при этом уровень калия в 2008 г. превышал уровень 2006 г. практически во всех точках, что также повторяет тенденции содержания фосфора (рис. 2). Хотя уровень индивидуальной изменчивости калия был значительно выше – больше 28 %, по сравнению с фосфором – меньше 11 %.

В отличие от березы пушистой в листьях *B. pendula* есть тенденция снижения содержания калия от контроля к верхней границе горно-лесного пояса (рис. 3), а также высокий уровень индивидуальной изменчивости – от 29 до 43 %. В 2006 г. контроль был достоверно выше верхней и нижней границы горно-лесного пояса. Однако в контроле при межвидовом сравнении исследуемых берез различий не было ($p > 0,05$), различий по годам также выявлено не было.

Отмечена тенденция уменьшения содержания кальция в листьях *B. pubescens* вдоль высотного градиента за оба года (рис. 3). Найдены достоверные отличия ($p < 0,05$) между нижними и верхними точками высотного ряда. Достоверные отличия между годами обнаружены во всех поясах, за исключением подгольцового и тундрового.

Содержание кальция у березы повислой также достоверно снижалось с увеличением высоты, что повторяет тенденцию березы пушистой (рис. 3). При этом за оба года исследования контроль достоверно отличался от верхней и нижней границы горно-лесного пояса. Содержание кальция уменьшалось на 38,6 и 45,5 % у березы пушистой и на 19,2 и 31,7 % у березы повислой в 2006 и 2008 гг. соответственно. Уровень индивидуальной изменчивости в 2006 г. варьирует от 11 до 17 % у березы пушистой; от 9 до 17 % у березы повислой; в 2008 г. – от 11 до 24 % у березы пушистой, от 15 до 30 % у березы повислой.

Найдена определенная тенденция увеличения содержания магния в листьях березы пушистой в верхних поясах. За оба года исследования содержание магния в контроле достоверно снижалось. Изучение погодичной изменчивости показало достоверные отличия между годами, при этом содержание магния в 2008 г. превышало показатели 2006 г. Анализ содержания магния не показал определенных тенденций изменения этого элемента в листьях березы повислой. Погодичная изменчивость проявилась в повышении содержания магния во всех точках высотного ряда в исследовании 2008 г.

Индивидуальная изменчивость содержания натрия была максимальная среди изученных макроэлементов – от 35 до 71 %, характеризуется высоким уровнем, достоверных отличий между годами и между горными поясами не обнаружено. Достоверных отличий не обнаружено ни между горными поясами, ни между годами исследования (рис. 3).

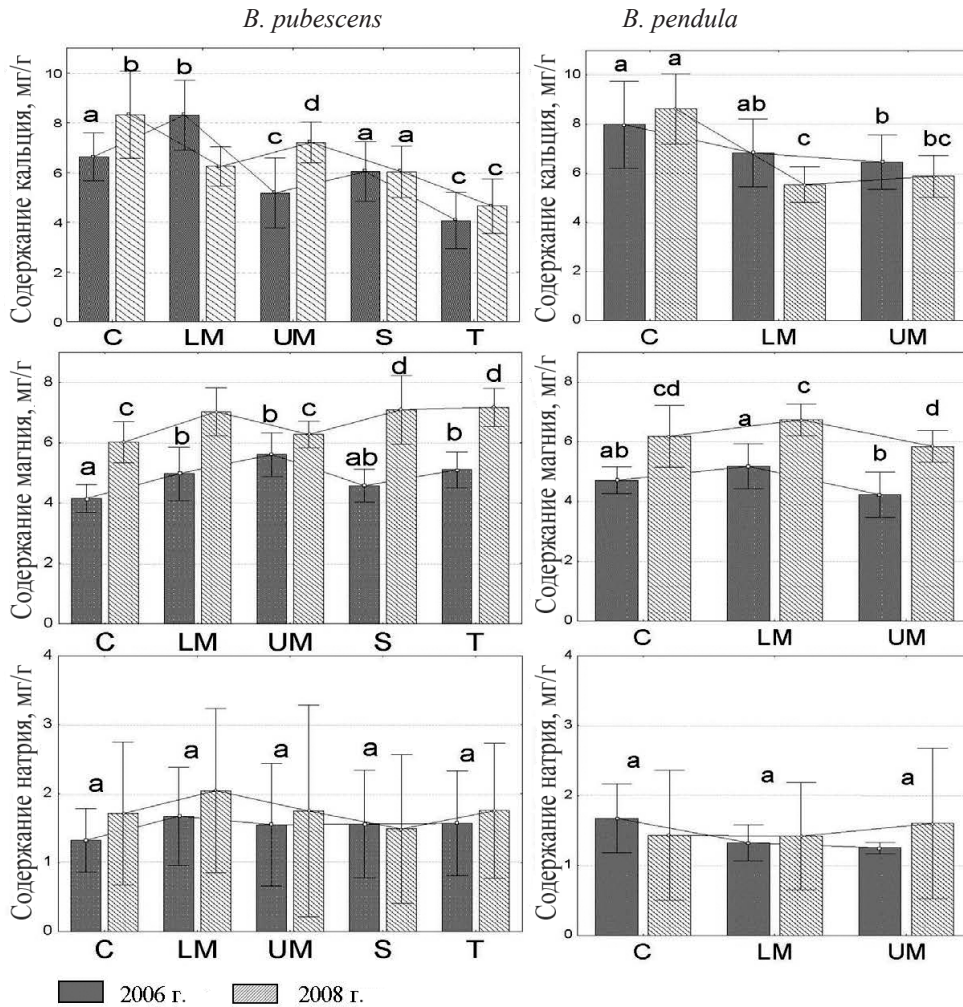


Рис. 3. Содержание общего кальция, магния и натрия в листьях *B. pubescens* и *B. pendula* вдоль высотного градиента горы Конжаковский Камень: С – контроль; LM – нижняя граница горно-лесного пояса; UM – верхняя граница горно-лесного пояса; S – подгольцовый; Т – тундра. Разные буквы над столбцами обозначают статистически значимые отличия (при F-критерии Фишера при 5 %-м уровне значимости, $n = 15$). Вертикальные линии обозначают стандартное отклонение (SD), индивидуальную изменчивость из 15 деревьев

Fig. 3. Content of total calcium, magnesium and sodium in the leaves of *B. pubescens* and *B. pendula* along the altimetric gradient of the *Konzhakovskiy Kamen* 'mountain: C – reference control mark; LM – lower boundary of the mountain forest belt; UM – upper boundary of the mountain forest belt; S – sub-golets; T – tundra. The letters above the columns imply the statistically significant differences, (F – Fisher's tests at 5 % significance level; $n = 15$). The vertical lines denote standard deviation (SD), individual variation from 15 trees

Содержание натрия в листьях березы повислой, как у березы пушистой, не показало достоверных отличий между высотами и годами, при этом индивидуальная изменчивость была также на высоком уровне.

В табл. 1 показаны результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания макроэлементов в листьях березы пушистой. Содержание азота, фосфора, кальция было тесно связано с климатическими условиями текущего

года и высотного пояса, в то время как содержание магния и калия зависело только от года исследования и не зависело от высотного профиля, содержание натрия не зависело ни от года, ни от высоты произрастания (см. рис. 4).

Таблица 1

Влияние климатических факторов на содержание макроэлементов в листьях *B. pubescens* (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа)

Фактор	Азот	Фосфор	Кальций	Магний	Натрий	Калий
Год	***	***	*	***	н/д	***
Пояс	***	***	***	н/д	н/д	н/д
Взаимодействие факторов	**	***	*	***	н/д	н/д

Примечание: н /д – F-критерий недостоверен; * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

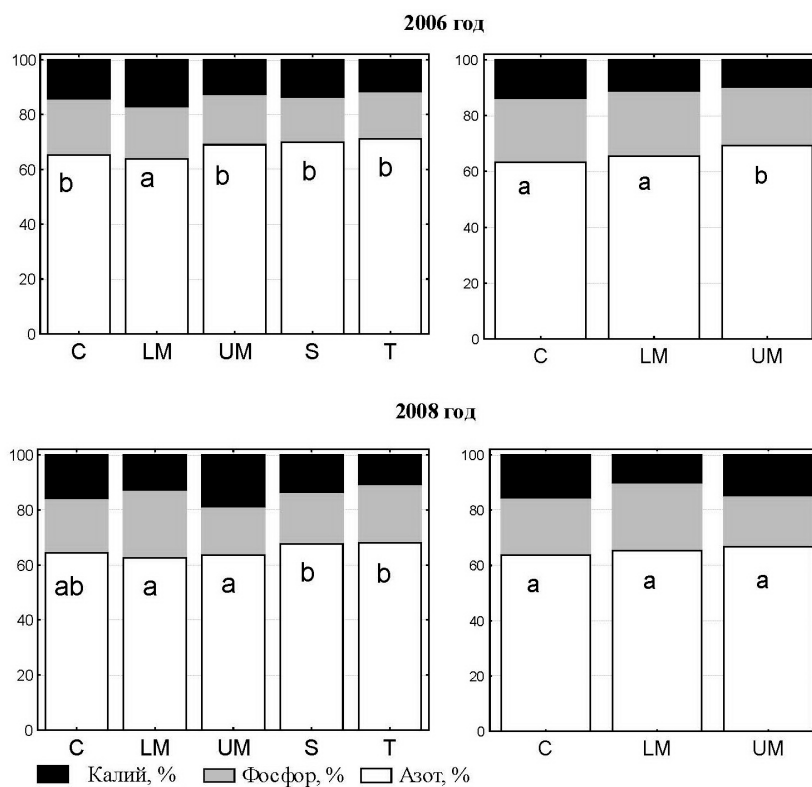


Рис. 4. Соотношение *NPK* (%) в листьях *B. pubescens* и *B. pendula* вдоль высотного градиента горы Конжаковский Камень: С – контроль; LM – нижняя граница горно-лесного пояса; UM – верхняя граница горно-лесного пояса; S – подгольцовый; Т – тундра. Разные буквы над столбцами обозначают статистически значимые отличия (при F-критерии Фишера при 5 %-м уровне значимости, $n = 15$)

Fig. 4. *NPK* (%) relationship in the leaves of *B. pubescens* and *B. pendula* along the altimetric gradient of the *Konzhakovskiy Kamen* 'mountain: C – reference control mark; LM – lower boundary of the mountain forest belt; UM – upper boundary of the mountain forest belt; S – sub-golets; T – tundra. The letters above the columns imply the statistically significant differences (F – Fisher's tests at 5 % significance level; $n = 15$). The vertical lines denote standard deviation (SD), individual variation from 15 trees

Оба вида отличались изменением соотношения *NPK* в сторону снижения содержания азотистых соединений только в горно-лесном поясе (63 и 64 % в 2008 г., 64 % в 2006 г.), при этом соотношение фосфора и калия в листьях снижалось (18 % фосфора, 18 % калия в 2006 г.; 24 % фосфора, 13 % калия и 17 % фосфора и 19 % калия в 2008 г.).

Сумма азота, фосфора и калия в высотном градиенте достоверно увеличивалась у березы пушистой и значительно снижалась у березы повислой, при этом разница за два года была достоверной и превышала в 2008 г. у двух видов. При этом процентное соотношение азота в контроле (65 % в 2006 г., 64 % в 2008 г.) не отличалось от верхних поясов, эта тенденция была выявлена как у березы пушистой, так и у березы повислой. Сравнивая березу пушистую и березу повислую, можно отметить отсутствие отличий между двумя видами по процентному соотношению азота (см. рис. 4).

Несмотря на обнаруженное у березы повислой достоверное уменьшение содержания общего азота в листьях с высотой произрастания, соотношение азота к фосфору и калию достоверно не отличалось от березы пушистой. Доля азота в листьях двух видов берез не изменялась, что может свидетельствовать о равной продуктивности двух видов в высотном градиенте, несмотря на значительное снижение общего содержания азота у березы повислой, т. к., по литературным данным, снижение продуктивности древесных пород сопровождается уменьшением в листьях или хвое доли азота при некотором увеличении (уменьшении) фосфора и калия [1]. Также нет достоверных отличий между двумя годами в каждой исследуемой точке высотного ряда.

Таким образом, процентное соотношение азота являлось достаточно стабильным параметром, который не изменялся по годам, несмотря на значительную разницу в общем содержании азота между годами, где в 2008 г. содержание азота достоверно выше, чем в 2006 г. Достоверно значимое увеличение данного параметра в высших точках и контроле показывает стабильность только в пределах горного пояса, что подтверждает наличие зональной изменчивости, при этом погодичная изменчивость не выражена, что также подтверждают данные двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 2).

Оценка влияния климатических факторов на соотношение *NPK* показана в табл. 2. На процентное соотношение азота, фосфора и калия не повлияли погодные условия двух лет исследования, на соотношение *NPK* оказало влияние высотная поясность горного профиля. Это подтверждают литературные данные, по которым соотношение *NPK* в растениях данного вида в условиях адаптации не зависит от географических и почвенно-климатических условий и является видовым генотипическим признаком [8].

Таблица 2

Влияние климатических факторов на соотношение *NPK* в листьях *B. pubescens* (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа)

Фактор	Азот, %	Фосфор, %	Калий, %	Сумма <i>NPK</i> , мг/г
Год	н/д	н/д	н/д	***
Пояс	**	***	**	***
Взаимодействие факторов	***	н/д	***	**

Примечание: н/д. – F-критерий недостоверен; * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Полученные результаты изменения содержания макроэлементов в листьях *B. pubescens* и *B. pendula*, вероятно, связаны с различными физиологическими механизмами адаптации растений к экстремальным факторам среды. Адаптация листа к неблагоприятным условиям у более устойчивой к условиям высокогорья березы пушистой проявлялась в увеличении содержания азота и фосфора. Высокую концентрацию азота в листьях объясняют тенденцией высокогорных растений запасать питательные вещества. Подобная стратегия предполагается как способ адаптации растений к среде с недостатком питательных веществ [15]. Высокая скорость развития фотосинтетического аппарата в условиях высокогорья, скорее всего, необходима для выживания и распространения при более коротком вегетационном периоде в горно-тундровой зоне.

Экологические различия двух видов проявляются в дальнейшем продвижении *B. pubescens* в подгольцовый и тундровый пояса, мы предполагаем, что в т. ч. из-за большей устойчивой к повышению влажности почвы, т. к. в выше лежащих поясах количество осадков увеличивается по сравнению с горно-таежным поясом. У *B. pendula* пределом распространения является горно-лесной пояс, что также, вероятно, отражается на химическом составе листьев. У *B. pendula* наблюдается тенденция уменьшения содержания макроэлементов в листьях, что, скорее всего, связано с экологическими особенностями вида. Отличия двух видов проявились в увеличении содержания азота и определенных тенденций увеличения содержания фосфора в листьях березы пушистой при снижении данных элементов в листьях березы повислой с увеличением высоты произрастания. Сходство двух видов – в тенденции уменьшения содержания кальция с высотой, хотя общее содержание элемента достоверно отличалось, а также в широком диапазоне индивидуальной изменчивости натрия и отсутствии отличий между видами и поясами. Основные элементы питания в листьях двух видов располагались в ряду по убыванию содержания азот > фосфор = кальций = калий > натрий.

Погодичная изменчивость проявилась в достоверном увеличении содержания азота, фосфора, калия, магния в листьях березы пушистой в 2008 г. по сравнению с 2006 г. и азота, фосфора и магния у березы повислой в 2008 г., что, вероятно, связано с температурой и влажностью воздуха и почвы за вегетационный период исследования. Возможно, более позднее начало вегетационного сезона в 2006 г., сопровождавшееся более высокой влажностью, оказало влияние на снижение содержания макроэлементов в листьях берез.

Заключение

Впервые изучены особенности накопления макроэлементов в листьях белых берез в интразональных условиях на Северном Урале, внутривидовые и межвидовые отличия и вариабельность внутри экотопа вдоль высотного градиента. Установлена противоположная направленность процесса накопления макроэлементов в листьях двух видов вдоль высотного градиента – достоверное увеличение содержания азота и фосфора в листьях *B. pubescens* с увеличением высоты произрастания и уменьшение у *B. pendula* (за оба года исследования). Полученные результаты изменения содержания макроэлементов в листьях *B. pubescens* и *B. pendula*, вероятно, связаны с различными механизмами адаптации данных видов к экстремальным факторам среды, что у более устойчивой

к условиям высокогорья *B. pubescens* проявлялось в увеличении содержания макроэлементов.

Несмотря на отличия двух видов в содержании общего азота и значительную погодичную изменчивость, соотношение азота к фосфору и калию в листьях берез достоверно не отличалось ни между видами, ни между годами. Таким образом, соотношение азота к фосфору и калию являлось достаточно стабильным параметром, который не изменялся по годам, несмотря на значительную разницу в общем содержании азота между годами, где в 2008 г. общее содержание азота достоверно превышало показатели 2006 г. Соотношение азота к фосфору и калию достоверно увеличивалось в высших точках и контроле, что показывает наличие зональной изменчивости, а при этом данный показатель стабилен только внутри горного пояса, т. к. погодичная изменчивость не выражена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Беляев А.Б., Щеглов Д.И. Листовая диагностика продуктивности древесных пород // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. 2012. № 2. С. 125–131. Серия: Химия. Биология. Фармация. [Belyaev A.B., Shcheglov D.I. Leaves Diagnostics of Tree Species Productivity. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Serii: Khimiya, Biologiya, Farmatsiya*, 2012, no. 2, pp. 125–131].

2. 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. [Vakhmistrov D.B., Vorontsov V.A. Electoral Ability of Plants is not Aimed at Ensuring Their Maximum Growth. *Fiziologiya rasteniy*, 1997, vol. 44, no. 3, pp. 404–412].

3. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с. [Gorchakovskiy P.L. *The Flora of the High Urals*. Moscow, Nauka Publ., 1975, 283 p.].

4. Дроздов С.Н., Холопцева Е.С., Сазонова Т.А. Свето-температурная характеристика семян березы пушистой *Betula pubescens* (Betulaceae) // Лесн. журн. 2014. № 1(337). С. 27–36. (Изв. высш. учеб. заведений). [Drozdov S.N., Kholoptseva E.S., Sazonova T.A. Light-Temperature Characteristics of Downy Birch Seedlings *Betula pubescens* (Betulaceae). *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2014, no. 1(337), pp. 27–36]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/b90/drozdov.pdf>

5. Кищенко И.Т. Влияние климатических факторов на сезонный рост деревьев лиственных лесообразующих видов в таежной зоне // Лесн. журн. 2017. № 1. С. 51–63. (Изв. высш. учеб. заведений). [Kishchenko I.T. The Influence of Climatic Factors on the Seasonal Growth of Trees of Deciduous Forest-Forming Species in the Taiga Zone. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2017, no. 1, pp. 51–63]. DOI: [10.17238/issn0536-1036.2017.1.51](https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.1.51); URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/cfl/kishchenko.pdf>

6. Коровин А.И., Сычева З.Ф., Барская Т.А. Влияние температуры почвы в онтогенезе растений на поглощение ими фосфора и азота // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений: сб. ст. / отв. ред. З.И. Журбицкий; Акад. наук СССР. Ин-т физиологии растений им. К.А. Тимирязева. М., 1964. С. 311–313. [Korovin A.I., Sycheva Z.F., Barskaya T.A. The Influence of Soil Temperature in the Ontogenesis of Plants on the Absorption of Phosphorus and Nitrogen by Them. *Rol' mineral'nykh elementov v obmene veshchestv i produktivnosti rasteniy*. Moscow, 1964, pp. 311–313].

7. Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л. Анализ распространения и чистой первичной продукции четырех лесных пород деревьев в России с помощью экофизиологической модели // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2009. Т. 22. С. 92–123. [Korzukhin M.D., Tselnicker Y. L. Analysis of The Distribution and Net Primary Production of Four Forest Tree Species in Russia Using an Ecophysiological Model. *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*. 2009, vol. 22, pp. 92–123].

8. Лавриченко В.М., Журбицкий З.И. Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое явление // *Агрохимия*. 1976. № 9. С. 135–141. [Lavrichenko V.M., Zhurbitsky Z.I. The Ratio of Nutrients in Plants as a Species Genotypic Phenomenon. *Agrokimiya*, 1976, no. 9, pp. 135–141].

9. Маракаев О.А., Смирнова Н.С., Загоскина Н.В. Техногенный стресс и его влияние на лиственные древесные растения (на примере парков г. Ярославля) // *Экология*. 2006. № 6. С. 410–415. [Marakaev O.A., Smirnova N.S., Zagoskina N.V. Technogenic Stress and Its Impact on Deciduous Woody Plants (for Example, Parks in Yaroslavl). *Ekologiya*, 2006, no. 6, pp. 410–415].

10. Методическое руководство по ускоренному анализу золы растений и определению азота. Петрозаводск: Карел. науч. центр АН СССР, 1990. 45 с. [*Methodological Guide to the Accelerated Analysis of Plant Ash and Nitrogen Determination*. Petrozavodsk, Nauchnyy tsentr AN USSR Publ., 1990. 45 p.].

11. Митрофанов Д.П. Химический состав лесных растений Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 120 с. [Mitrofanov D.P. *The Chemical Composition of Forest Plants of Siberia*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1977. 120 p.].

12. Моисеев П.А. и др. Динамика подгольцовых древостоев на склонах Серебрянского Камня (Северный Урал) в последние столетия // *Хвойные бореальной зоны*. 2008. Т. 25, № 1–2. [Moiseyev P.A. et al. Dynamics of Subgoltsy Stands on the Slopes of the Serebryansky Stone (Northern Urals) in Recent Centuries. *Khvoyniye boreal'noy zony*, 2008, vol. 25, no. 1–2].

13. Павлов И.Н. Древесные растения в условиях техногенного загрязнения. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского науч. центра СО РАН, 2006. 359 с. [Pavlov I.N. *Woody Plants in Conditions of Industrial Pollution*. Ulan-Ude: BNTS SB RAS Publ., 2006. 359 p.].

14. Alhalo P.J., Lehto T. Effect of Light Quality on Growth and N Accumulation in Birch Seedlings. *Tree Physiology*. 1997. vol.17, no. pp. 125–132.

15. Chapin et al. The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1990, vol. 21, pp. 423–447.

16. Evans J.R. Photosynthesis and Nitrogen Relationships in Leaves of C³-plant. *Oecologia*, 1989, vol. 78, pp. 9–19.

17. Erricsson T. Growth and Shoot: Root Ratio of Seedlings in Relation to Nutrient Availability, *Plant and Soil*. 1995, vol. 168-169, pp. 205–214.

18. Ingestad T., Agreen G.I. The Influence of Plant Nutrition on Biomass Allocation. *Ecological Applications*, 1991, no 1(2), pp. 168–174.

19. Karlsson P.S. Nordel K.O. Intraspecific Variation in Nitrogen Status and Photosynthetic Capacity within Mountain Birch Populations. *Holarct Ecol.*, 1988, vol. 11, pp. 293–297.

20. Martin Weih, P. Staffan Karlsson. Growth Response of Altitudinal Ecotypes of Mountain Birch to Temperature and Fertilization. *Oecologia*, 1999, vol. 119, pp. 16–23.

THE CONTENT OF NUTRIENTS IN LEAVES OF WHITE BIRCH TREES IN INTRAZONAL CONDITIONS IN THE NORTHERN URALS

V.D. Gorbunova, Senior Engineer;

S.L. Menshikov, Doctor of Agriculture;

The Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Botanic Garden, ul. 8 Marta, 202A, Yekaterinburg, 620144, Russian Federation;

e-mail: botgarden.gor@yandex.ru, m.sergei1951@yandex.ru

The content, individual variability and the ratio of nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca), magnesium (Mg) and sodium (Na) in the leaves of *Betula pendula* Roth.

and *Betula pubescens* Ehrh depending on the intrazonal conditions in the high altitude range of the Northern Urals (Konzhakovsky Kamen' mountain) were studied. Accumulation of the main macronutrients in the leaves of birch trees of the two studied species, the individual variability of the content of macronutrients along the altitude gradient of the Konzhakovsky Kamen' mountain, as well as interspecific differences were revealed. The differences of the two species in the opposite direction of accumulation of macronutrients along the altitudinal gradient were found. An increase in the nitrogen content of the *B. pubescens* leaves with an increase in the height of growth and a decrease in *B. pendula* for both years of the study were revealed. The obtained trends in the content of macronutrients in the leaves of *B. pubescens* and *B. pendula* are probably associated with different physiological mechanisms of plant adaptation to extreme environmental factors. It is assumed that the decrease in the content of macronutrients in *B. pendula* leaves with increasing height is associated with the ecological features of the species. Despite the differences between the two species in the content of total nitrogen and significant variability between years, the ratio of nitrogen to phosphorus and potassium in birch leaves did not significantly differ either between the species or between years. Thus, the percentage ratio of nitrogen was a fairly stable parameter, which did not change over the years, despite the significant difference in the total nitrogen content between the years, where 2008 was significantly higher than 2006. Significant increase in this parameter at higher points and control shows stability within one ecotope only, which indicates the presence of zonal variability, while the between years variability is not expressed, which is also confirmed by two-factor analysis of variance.

For citation: Gorbunova V. D., Menshikov S. L. The Content of Nutrients in Leaves of White Birch Trees in Intrazonal Conditions in the Northern Urals. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal] 2019, no. 6, pp 132–145. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.132

Keywords: nitrogen, ratio of nutrients, *Betula pendula*, *Betula pubescens*, ecological biochemistry.

Поступила 05.06.19 / Received on June 5, 2019
