



УДК 630*161.4:631.811.1

В.Н. Коновалов¹, Л.В. Зарубина²

¹Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова

²Вологодская государственная молочнохозяйственная академия имени Н.В. Верещагина

Коновалов Валерий Николаевич родился в 1940 г., окончил в 1965 г. Архангельский институт, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и защиты леса (Арктического) федерального университета. Имеет около 120 печатных работ в области физиологического обоснования эффективности лесоосушения на Севере, подсадки и просмоления древесины, применения минеральных удобрений в лесных экосистемах, изучения природы лесов Крайнего Севера, сезонного роста древесных пород и др.
Тел.: 8(8182) 21-61-58



лесотехнический
Северного
эколого-
прижизненного
способов рубок,

Зарубина Лилия Валерьевна родилась в 1975 г., окончила в 1997 г. Архангельский технический университет, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры Вологодской государственной молочнохозяйственной академии. Имеет 30 печатных работ физиологии осушаемых лесов, биологии рубок, вопросам минерального питания и др.
Тел.: 8-921-684-31-56



государственный
лесоводства
по экологии и

ВЛИЯНИЕ ДОЗЫ АЗОТА ПРИ ПОДКОРМКАХ НА ОТТОК ¹⁴C-АССИМИЛЯТОВ У СОСНЫ В СОСНЯКАХ ЛИШАЙНИКОВЫХ

Показано влияние дозы азота при внесении минеральных удобрений на скорость ассимиляции атмосферной CO₂ и отток ¹⁴C-ассимилятов у сосны в сосняках лишайниковых. Выявлено, что повышенная доза азота в первый год у сосны нарушает ассимиляцию CO₂, отток из хвои, передвижение по дереву углеродных продуктов и в целом ведет к снижению продуктивности деревьев.

Ключевые слова: сосна, сосняки лишайниковые, азот, доза, отток, ¹⁴C-ассимиляты.

Среди физиологических проблем, связанных с продуктивностью растений, центральное место отводится интеграции фотосинтеза и роста, которая на уровне целого реализуется через систему донорно-акцепторных взаимоотношений, опосредованных процессами транспорта ассимилятов [7, 10–12]. Продукты фотосинтеза являются основным источником для синтеза важнейших органических соединений, используемых растением на рост. Поэтому создание благоприятных условий для их биосинтеза и ускоренного выхода из фотосинтезирующей клетки служит одним из главных условий повышения продуктивности растений. Часто вследствие нарушения работы корней ассимиляционный аппарат бывает перегружен крахмалом и другими продуктами ассимиляции, тогда как содержание их в других частях растений бывает пониженным, не обеспечивающим их нормальную работу. Напротив, ускоренное освобождение ассимиляционного аппарата от продуктов фотосинтеза позволяет значительно повысить работоспособность самого ассимиляционного аппарата [2, 7, 12], способствует усилению роста, поглощению корнями из почвы питательных элементов и воды. Удобрения способны значительно интенсифицировать эти процессы.

Нами в 25-летнем сосняке лишайниковом у сосны, наряду с другими физиологическими процессами, было изучено влияние дозы азотного удобрения (N180, N240, контроль) на скорость оттока, передвижения и распределения изотопа углерода ¹⁴C. Удобрения в виде карбамида были внесены в почву в первой декаде июня. Подкормка трех верхушечных мутовок радиоактивной углекислотой (¹⁴CO₂ + CO₂ (4 МБк/л)) проведена при ясном безоблачном небе через три недели после внесения удобрений. Можно отметить, что при отсутствии верхнего затеняющего полога и небольших размерах деревьев (1,8...2,0 м) все экземпляры были одинаково хорошо освещены, почва увлажнена.

Перед подкормкой и неделю после нее стояла сухая жаркая погода (дневная температура – 28...32 °С, ночная – 19...23 °С). У сосны шло активное формирование прироста апикальных и латеральных побегов, началось появление и развитие на побегах молодой хвои. В день подкормки

длина молодой хвои составляла 1,0...1,5 см. Образцы хвои, древесины и корней для анализа отбирали через 0,5; 6; 24 и 192 ч. Результаты исследований приведены в таблице.

Из данных таблицы видно, что внесение азота изменило интенсивность ассимиляции CO₂ сосной. Результаты радиометрического анализа показали, что за время экспозиции (0,5 ч) в атмосфере ¹⁴CO₂ + CO₂ у растений на контрольной и опытных (N180, N240) площадках в процессе фотосинтеза (в расчете на 1 г абс. сухой массы) хвоей текущего года было ассимилировано радиоуглерода соответственно 61,4·10³; 71,3·10³ и 56,6·10³ имп./мин. За этот же период хвоей второго года вегетации было ассимилировано в 4,8–5,0 раз больше, чем только что вышедшей из-под почечных чешуек. Следует отметить, что в этот период активному поглощению ¹⁴CO₂ сосной способствовала достаточно высокая интенсивность дыхания корней (1,2...2,1 мг CO₂/(г·ч) – мелкие, 0,8...1,2 мг CO₂/(г·ч) – ростовые корни).

**Влияние дозы азота на скорость оттока и распределения ¹⁴C-ассимилятов
(R·10³, имп./мин на 1 г абс. сухого вещества) у сосны**

Объект	Контроль				N180				N240			
	Время наблюдений, ч											
	0,5	6	24	192	0,5	6	24	192	0,5	6	24	192
Хвоя:												
текущего года	61	124	313	289	71	112	341	196	57	99	274	243
второго года	325	235	86	27	364	311	70	27	278	210	65	28
<i>Всего хвои</i>	386	359	399	316	435	423	411	223	335	309	339	271
Корни	0	0	0,3	1,5	0	0	0,6	2,1	0	0	0,3	1,2

Дальнейшие исследования показали, что к моменту подкормки (30 июня) молодая хвоя оставалась еще довольно активным акцептором молодых ассимилятов, за счет которых и шло ее формирование. На это указывает достаточно быстрое повышение радиоактивности ее уже после подкормки. Через 6 ч после экспозиции в токе ¹⁴CO₂ + CO₂ радиоактивность молодой хвои в контроле дополнительно к уже имеющейся увеличилась еще на 51 %. Как показали опыты П.И. Юшкова [15], в этот период в молодой хвое происходит интенсивное включение радионуклидов в полимерные соединения и их закрепление в конституционных структурах клеточных стенок. Согласно данным [14], в этот период молодая хвоя сосны является также активным потребителем почвенного азота. В то же время содержание радиоуглерода в прошлогодней хвое после проведенной подкормки начало быстро снижаться в результате его оттока. За 6 ч радиоактивность этой хвои по сравнению с первоначальными показателями уменьшилась на 51 %, а радиоактивность хвои третьего года вегетации за этот же период – на 79 %.

В течение первых суток от начала подкормки радиоактивность молодой хвои в контроле возросла по сравнению с первоначальными показателями на 81 % и составляла 313,0·10³ имп./мин. Только к 8 июля молодая хвоя, достигнув половины (1,6 см – в контроле, 2,4...2,7 см – в опыте) своего максимального размера, перешла на самостоятельное углеродное питание и стала активным донором углеродистых соединений. На это указывает значительное снижение ее радиоактивности, которая в этот период сократилась по сравнению с максимальными значениями на 11...43 %. У двухлетней хвои этот показатель уменьшился в 9,8–13,4 раза и составил в контроле 26,0·10³ против 289,0·10³ имп./мин, на опытных площадках – соответственно (27,2...28,3)·10³ против (195,7...234,4)·10³ имп./мин. Опыты показали, что развитие молодой хвои и обеспечение ее продуктами текущего фотосинтеза по достижению половины максимального размера происходило преимущественно за счет метаболитов, поступающих из хвои старших возрастов, радиоактивность которой в этот период быстро сокращалась.

Известно, что вырабатываемые в процессе фотосинтеза молодые ассимиляты вследствие их высокой лабильности и возникающих со стороны активных акцепторных центров (молодой хвои, камбия, корней) запросов на них достаточно быстро по системе ближнего и дальнего транспорта экспортируются к зонам активного потребления, где используются для осуществления различных синтезов и процессов жизнедеятельности [7, 5, 10–12].

В ходе экспериментов установлено, что за счет дополнительного поступления ассимилятов доля участия молодой хвои в суммарной радиоактивности существенно возросла и в контроле через сутки составляла 65 % против 8 % сразу после подкормки. Из данных таблицы видно, что через сутки следы радиоуглерода были обнаружены и в корнях, а спустя 8 сут их радиоактивность уже достигла 1,5·10³ имп./мин. Однако концентрация радиоуглерода в корнях оставалась в десятки раз ниже, чем в верхушечной мутовке дерева.

В период интенсивного роста побегов в боковых ветвях мутовки, расположенной ниже узла введения, радиоуглерод был обнаружен нами в очень ограниченном количестве. Его содержание в молодой хвое не превышало $4,0 \cdot 10^3$, а в хвое второго года вегетации – $2,3 \cdot 10^3$ имп./мин. Однако исследования П.И. Юшкова [15] показали, что радиоактивные продукты фотосинтеза вообще не поступают в мутовки, расположенные ниже подкормленной, и в неподкормленные боковые ветви ниже узла введения. Обнаруженный нами факт появления радиоактивности в молодой хвое, формирующейся ниже узла введения, вероятно, можно отнести на счет возросшей акцепторной активности растущих ветвей этой мутовки и активизации корневой системы в период интенсивного роста хвои и побегов.

Минеральные удобрения являются одним из весьма действенных экзогенных регуляторных факторов, способных существенно изменять донорно-акцепторные взаимоотношения у растений [7]. Результаты наших опытов, проведенных на деревьях, подкормленных разными дозами азота (N180, N240, контроль), показывают, что для сосны содержание азота в почве играет существенную роль в скорости поглощения и передвижения радиоуглеродных соединений. Обе дозы минерального азота через три недели после внесения их в почву существенно изменили скорость ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ сосной и последующее передвижение радиоуглеродных метаболитов, но не изменили общий принцип распределения их между органами дерева.

Сравнивая показатели ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ у контрольных и опытных растений, необходимо отметить, что за период подкормки больше всего радиоуглерода было ассимилировано удобренными деревьями, особенно, на площадках с дозой азота 180 кг/га (N180). На площадках с дозой N240 1–2-летней хвоей было накоплено радиоактивного углерода на 23 % меньше. Как показывают наши опытные данные [4], эта доза азота у растений нарушила нормальную работу корней и привела к частичной гибели мелких корневых окончаний в верхних слоях почвы. Всего за время подкормки 1–2-летней хвоей у контрольных растений было ассимилировано $397,0 \cdot 10^3$, у опытных (N180, N240) – соответственно $434,8 \cdot 10^3$ и $334,3 \cdot 10^3$ имп./мин.

Во всех случаях в период активного роста побегов главным акцептором атмосферной $^{14}\text{CO}_2$ была хвоя второго года вегетации. Молодым формирующимся ассимиляционным аппаратом в начальный период освобождения его от покровных чешуек было ассимилировано в 5,0–5,5 раза меньше радиоуглерода, чем двухлетней хвоей. В общей суммарной массе поглощенного за время подкормки деревьями радиоуглерода доля молодой хвои в контроле и на опытных площадках (N180, N240) составляла соответственно 8, 16 и 17 %. Из этих данных следует, что в период формирования молодых побегов основную физиологическую нагрузку по ассимиляции атмосферной CO_2 принимает на себя хвоя прошлых лет вегетации. В этот период на ее долю у деревьев на удобренных площадках приходится почти 85 % всего поглощенного углерода. Молодая хвоя в начальный период своего развития (сразу после освобождения от почечных чешуек) даже несмотря на улучшение азотного питания продолжает оставаться активным акцептором молодых ассимилятов. При этом высокие дозы азота в период роста молодых побегов больше задерживают нормальное развитие молодого ассимиляционного аппарата, чем на контроле, снижая его фотосинтетическую активность.

Кроме процессов накопления, при недостатке азотного питания существенные нарушения отмечены нами в динамике содержания и оттока из хвои радиоуглеродных соединений. В течение первых суток наибольшее количество радиоуглеродных соединений поступило в транспортную сеть растений на площадке с N180. Если за первые 6 ч из хвои второго года у контрольных растений оттекло $90,8 \cdot 10^3$, а у опытных (N180 и N 240) – $52,1 \cdot 10^3$ и $68,2 \cdot 10^3$ имп./мин, то в течение первых суток от момента подкормки эти показатели заметно изменились и составили соответственно $240,0 \cdot 10^3$; $293,1 \cdot 10^3$ и $213,2 \cdot 10^3$ имп./мин. За этот период практически вся оттекающая из хвои второго года масса ассимилятов поступила в молодую хвою, где использовалась на формирование нового ассимиляционного аппарата. В течение первых суток из суммарного количества транспортируемых в растениях ассимилятов в молодую хвою поступило: у контрольных растений – $251,6 \cdot 10^3$ имп./мин, у опытных растений (N240, N180) – $217,4 \cdot 10^3$ и $269,9 \cdot 10^3$ имп./мин. Из этих данных следует, что у сосны в год внесения азот в количестве 180 кг/га значительно ускоряет, а в количестве 240 кг/га задерживает формирование нового ассимиляционного аппарата также, как и его недостаток. Следовательно, доза N180 является оптимальной для сосны в этом возрасте и может быть рекомендована для улучшения условий питания и повышения роста молодых культур сосны в сосняках лишайниковых.

К концу 8 сут радиоактивность молодой хвои на всех участках стала уменьшаться, что свидетельствовало о переходе ее в этот период на самостоятельное углеродное питание, несмотря даже на незавершенность к этому моменту ее видимого роста. За этот период радиоактивность

молодой хвои уменьшилась: в контроле – на 8 %, на опытных площадках (N240, N180) – соответственно на 11 и 43 %. Радиоактивность хвои второго года в течение этого периода также продолжала снижаться. Через 8 сут после подкормки ее радиоактивность от первоначальных максимальных показателей составила: в контроле – 8 %, на опытных площадках (N240 и N180) – соответственно 10 и 8 %. За 8 сут в транспортную сеть больше всего ассимилятов ($336,3 \cdot 10^3$ имп./мин) поступило у растений на площадках с дозой N180, а минимальное количество ($249,4 \cdot 10^3$ имп./мин) – с дозой N240. В контроле хвоей второго года вегетации в молодую хвою и ствол за этот же период было аттрагировано $299,0 \cdot 10^3$ имп./мин.

Наблюдаемая у растений на площадках с N180 ускоренная и увеличенная эвакуация меченых ассимилятов из ассимиляционного аппарата дает основание полагать, что она обусловлена повышенными запросами на ассимиляты со стороны активных аттрагирующих центров – потребителей ассимилятов (молодая хвоя, камбий, корни), которые после улучшения корневого питания стали еще более активно их потреблять. На это указывают наши экспериментальные данные более ранних опытов [3].

Известно, что вырабатываемые листом ассимиляты по системе ближнего и дальнего транспорта передвигаются в ствол и дальше в корни, где используются растением при выработке важнейших биологических соединений для формирования нового прироста и поддержания жизнедеятельности. В нашем опыте количество меченых продуктов, поступивших в корни, оказалось зависимым от условий корневого питания. Как показали результаты радиохимического анализа, больше всего ассимилятов в корни ($2,1 \cdot 10^3$ имп./мин – в мелкие, $1,2 \cdot 10^3$ имп./мин – в проводящие) поступило у растений на площадках с дозой азота 180 кг. Это на 40 % больше, чем в контроле, и на 52 % больше, чем на площадках с N240. При этом наиболее активно ассимиляты накапливались в мелких корнях. Радиоактивность проводящих корней оказалось на 40 % ниже, чем мелких корневых окончаний.

Как известно, часть ассимилятов, поступивших в корни, после их корневой метаболизации вновь возвращается в надземные органы в виде продуктов корневой деятельности [7, 5]. Поэтому можно полагать, что у растений с дозой N180 в надземную часть возвращается их значительно больше, чем в контроле и на площадке с N240. Эта особенность метаболизма у сосны на площадках с N180 и обеспечила активную работу всех ее органов и более быстрый рост в этих условиях, что в дальнейшем было нами установлено [8].

Таким образом, результаты проведенного нами исследования свидетельствуют о значительном нарушении у сосны в северных сосняках лишайниковых также скорости фотосинтеза и задержки постфотосинтетического оттока из хвои продуктов углеродного метаболизма наряду с другими физиологическими процессами. Установлено, что до середины июля почти все ассимиляты, вырабатываемые хвоей прошлых лет, используются растениями на формирование нового ассимиляционного аппарата и лишь небольшая часть их оттекает в ствол и корни. Азот в благоприятных дозах усиливает ассимиляцию сосной атмосферной CO_2 , способствует накоплению и активному перемещению к активным зонам меченых ассимилятов. Повышенные дозы элемента нарушают эти процессы. В литературе имеются указания [9] на то, что азот стимулирует в корнях и листьях растений синтез эндогенных фитогормонов. Последние выступают в качестве важного регуляторного механизма транспорта ассимилятов, ускоряющего перемещение их к потребляющим зонам и органам [1, 6, 12, 13], что и отмечено в наших опытах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борзенкова Р.А., Мокронос А.Т. Роль фитогормонов в биосинтезе хлоропластов // Физиология растений. 1976. Т. 23, Вып. 3. С. 490–498.
2. Климович С.В., Трунова Т.И., Мокронос А.Т. Механизм адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды через изменение донорно-акцепторных отношений // Физиология растений. 1990. Т. 37, Вып. 5. С. 1024–1035.
3. Коновалов В.Н., Вялых Н.И., Коновалова Л.В. Эколого-физиологическое обоснование рубок главного пользования в лесах Европейского Севера // Антропогенное влияние на европейские таежные леса России. Архангельск: АИЛиЛХ, 1994. С. 38–52.
4. Коновалов В.Н., Листов А.А. Влияние условий минерального питания на дыхание корней сосны обыкновенной // Лесн. журн. 1989. № 4. С. 15–19. (Изв. высш. учеб. заведений).
5. Крамер П.Д., Козловский Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-ть, 1983. 484 с.
6. Кулаева О.Н. Цитокинины. Их структура и функции. М.: Наука, 1973. 263 с.
7. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука. 647 с.

8. *Листов А.А., Коновалов В.Н.* Влияние минеральных удобрений на сезонный рост сосны в высоту // Лесоведение. 1988. № 1. С. 33–42.
9. *Меняйло Л.Н.* Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. Новосибирск: Наука, 1987. 185 с.
10. *Мокроносков А.Т.* Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 235–250.
11. *Мокроносков А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
12. *Ронжина Е.С., Мокроносков А.Т.* Донорно-акцепторные отношения и участие цитокининов в регуляции транспорта и распределения органических веществ в растениях // Физиология растений. 1994. Т. 41, Вып. 3. С. 448–459.
13. *Соколова С.В., Балакишина П.О.* Влияние фитогормонов на транспорт и распределение ¹⁴C-сахарозы в срезанных листьях сахарной свеклы // Физиология растений. 1992. Т. 39, Вып. 6. С. 1088–1097.
14. *Чернобровкина Н.П.* Усвоение и распределение азота по органам у 15-летней сосны обыкновенной // Физиология растений. 1994. Т. 41, Вып. 1. С. 338–343.
15. *Юшков П.И.* Распределение продуктов фотосинтеза в сосне // Физиология и экология древесных растений: тр. Ин-та экологии. Вып. 43. Свердловск: Наука. Сиб. отд-ние, 1965. С. 17–23.

Поступила 16.12.10

V.N. Konovalov¹, L.V. Zarubina²

¹Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov

²Vologda State Dairy Academy named after N.V. Vereschagin

Impact of Nitrogen Dose on the ¹⁴C-Assimilates Outflow in Pine Trees at the Lichen Pine Forests

The nitrogen dose impact on the assimilation rate of the atmospheric CO₂ and on the outflow of ¹⁴C- assimilates in pine trees at the lichen pine stands is shown. It has been revealed that the nitrogen redundant dose in the first year of a pine tree disrupts the CO₂ assimilation, outflow from the needles, locomotion of the carbonic products in a tree, and decreases productivity of a stand. in a whole.

Keywords: pine, lichen pine stands, nitrogen, dose, outflow, ¹⁴C-assimilates.
