

УДК 630*221+630*232.322.4

DOI: 10.37482/0536-1036-2020-4-77-94

**ТРАНСПОРТ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПОТРЕБЛЕНИЕ
¹⁴С-АССИМИЛЯТОВ У СОСНЫ И ЕЛИ
В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ
ПРИ РАЗЛИЧНОМ СВЕТОВОМ И АЗОТНОМ ПИТАНИИ**

В.Н. Коновалов¹, д-р с.-х. наук, проф.

Л.В. Зарубина², д-р с.-х. наук, проф.; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3834-0521>

¹Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, наб. Северной Двины, д. 17, г. Архангельск, Россия, 163002; e-mail: v.konvalov@narfu.ru

²Вологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина, ул. Шмидта, д. 2, с. Молочное, г. Вологда, Россия, 160555;

e-mail: liliya270975@yandex.ru

Одним из направлений повышения продуктивности северных лесов является рациональная система рубок и минерального питания растений, сохранение при рубках подростов хвойных пород. Применяемые в лесоводстве физиологические методы исследований и, прежде всего, изучение донорно-акцепторных отношений позволяют для подростов сосны и ели достаточно быстро (в течение 1–2 лет) получать необходимую информацию об уровне эффективности проводимых в насаждениях лесохозяйственных мероприятий, не дожидаясь конечного результата в виде прироста побегов. У подростов ели и молодняков сосны в древостоях разного породного состава и возраста изучена динамика накопления, передвижения и распределения углерода ¹⁴C в органах и тканях дерева под действием выборочной рубки и дозы азота. Объектами исследования служили: ельники и березняки черничных типов лесорастительных условий с разной интенсивностью рубки; сосняки лишайниковые, сформировавшиеся из подростов сосны, сохраненного при рубке леса. Установлено, что под пологом ельников и березняков в летний период освещенность не превышает 8...10 % от открытого места и не соответствует биологической норме для ели. Недостаток солнечной радиации и почвенного азота у подростов этих древесных пород приводит к снижению интенсивности фотосинтеза и нарушению донорно-акцепторных взаимосвязей, задерживает эвакуацию из листа ассимилятов и поступление их в активные зоны, подавляет ростовую активность и связанный с ней «запрос», посылаемый в листья на энергопластические вещества, ухудшает жизненное состояние растений. Из-за слабой выработки ассимилятов и нарушения системы их распределения ухудшается функциональная деятельность корневой системы, задерживается формирование нового ассимиляционного аппарата, нарушаются ростовые процессы вегетативных органов. Вносимый в насаждения азот и выборочные рубки у подростов активизируют синтетическую и поглотительную деятельность корневой системы, улучшают работу ассимиляционного аппарата, усиливают донорно-акцепторные связи между надземными и подземными органами дерева, значительно ускоряют отток из листа продуктов фотосинтеза, положительно влияют на ростовые процессы. Выявлено, что по уровню активности донорно-акцепторной системы для подростов сосны и ели в течение 1–2 лет можно установить такие системы рубок и дозу вносимого в древостой азота, которые в наибольшей мере соответствуют потребностям этих пород.

Для цитирования: Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Транспорт, распределение и потребление ¹⁴С-ассимилятов у сосны и ели в северотаежных фитоценозах при различном световом и азотном питании // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020. № 4. С. 77–94. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-4-77-94

Ключевые слова: подрост сосны, подрост ели, освещенность, сосняк лишайниковый, ельник черничный, березняк черничный, донорно-акцепторные взаимодействия, выборочные рубки, азотные удобрения.

Введение

Добиться повышения продуктивности лесов в условиях Севера невозможно без рациональной системы рубок, сохранения при рубках хвойного молодняка, химической мелиорации [19]. Важное место в установлении эффективности применяемых мероприятий занимают физиологические методы, которые позволяют достаточно быстро выявлять наиболее интенсивные их уровни, сокращать сроки принятия необходимых решений, не прибегая к длительным наблюдениям за внешним ростом растений [2–4, 8, 10, 12]. Среди физиологических методов центральное место в решении вопросов повышения продуктивности растений занимают взаимосвязи фотосинтеза и роста, скорости оттока и снабжения акцепторных зон (точек роста) энергетическими материалами (ассимилятами). На уровне целого дерева эти связи реализуются через систему донорно-акцепторных отношений, формирование и функционирование которых определяется генотипом растения и влиянием внешних условий [2–5, 18, 20, 21, 24]. Показано, что количество образующихся в нем ассимилятов сильно влияет на фотосинтетический аппарат, обеспечение аттрагирующих органов продуктами фотосинтеза. Блокирование оттока ассимилятов в результате нарушения работы этих органов приводит к повышению содержания в листе растворимых углеводов, что вызывает резкое снижение интенсивности фотосинтеза в результате «перекорма», усиливает активность фото- и темнового дыхания, нарушает деструкцию хлорофилла, уменьшает «запрос» и вызывает переориентацию части потока ассимилятов с одних потребляющих органов на другие функционирующие системы в ущерб общей продуктивности растения [8, 16, 20, 24]. Снижение уровня минерального питания и недостаток света усиливают эти тенденции [3, 10, 12, 18, 26]. Основная роль в функционировании донорно-акцепторной системы дерева принадлежит акцепторным зонам (точкам роста), которые являются основными потребителями биологических и минеральных веществ [4, 6, 8, 9, 12, 13, 15], а также биологическим соединениям – ассимилятам, фитогормонам, активность которых определяется условиями местопроизрастания растения [1, 18, 21, 29]. Удобрения и рубки в лесах – важный регуляторный механизм, влияющий на интенсивность фотосинтеза и жизнедеятельность корневой системы, на скорость и направленность донорно-акцепторных отношений, на продуктивность растений [3–5, 7, 11–15, 26, 30].

Литературные сообщения [11, 22] свидетельствуют, что многие лесные почвы северной таежной зоны крайне бедны минеральными элементами, особенно азотом, и не обеспечивают ими древесные растения в нужном количестве и соотношении. Однако исследований, которые могли бы у сосны и ели характеризовать особенности функционирования донорно-акцепторной системы при формировании нового ассимиляционного аппарата и его деятельность при различном световом и корневом питании, за исключением небольшого количества [4, 11, 12, 15], в условиях Севера нет. В то же время такие исследования необходимы. Они представляют значительный интерес как с познавательной, научной точки зрения на развитие самого растения, так и в связи с прикладными проблемами регулирования светового и минерального

питания в лесных сообществах. Они крайне важны также для изучения метаболизма, определяющего особенности ростовых процессов у древесного растения и продуктивность древостоев в экосистемах в зависимости от условий их местопроизрастания. В предыдущей работе [12] нами было рассмотрено влияние выборочных рубок на донорно-акцепторную систему у сосны и ели.

Цель настоящего исследования – изучение динамики накопления, оттока и передвижения углерода ^{14}C у подростка ели и молодняка сосны, оценка эффективности применяемых для ускорения роста деревьев в лесных экосистемах Севера выборочных рубок и минеральных удобрений, выявление закономерностей распределения ^{14}C -продуктов с последующим отслеживанием радиоактивной метки в органах и тканях древесного растения в течение периода активного развития молодой хвои текущего года.

Объекты и методы исследования

Объектом исследований в Архангельской области (северотаежная зона) служили 53- и 59-летние березняки черничные – ПП 1 (Левашское лесничество, кв. 23 и 96); 127-летний ельник черничный – ПП 2 (Усть-Пинежское лесничество, кв. 24, м/о «Воджером»), в которых проведена выборочная рубка разной интенсивности; 25-летний сосняк лишайниковый – ПП 3 (Вожгорское лесничество). Количество подростка ели в березняках и ельнике составляет 2,8...4,5 тыс. экз./га.

В 59-летнем березняке и 127-летнем ельнике выборочная рубка деревьев проведена по узкопосечной технологии с вырубкой 52 и 48 % запаса древесины соответственно. В каждом древостое перед началом вегетационного периода на контрольных и опытных секциях было внесено азотное удобрение (мочевина – 46 % по действующему веществу (д. в.)) в дозах азота 180 и 270 кг/га по д. в. В 25-летнем сосняке лишайниковом действие азота на рост и физиологическое состояние сосны изучено в дозах 120, 180 и 240 кг/га по д. в. Удобрения вносили вручную путем равномерного разбрасывания по поверхности почв.

Интенсивность солнечной радиации (освещенности) измерялась в июне–августе на высоте 1,5 м с помощью 2 люксметров Ю-116М по 30–35 постоянным точкам, закрепленным в природе деревянными кольшками, в околополуденные часы (13.00) одновременно в лесу и на открытом месте [27]. Измерение скорости фотосинтеза и оттока ассимилятов проводилось радиометрическим методом. Для опыта готовилась замкнутая система, состоящая из газгольдера в виде 10-литровой полиэтиленовой канистры и камеры, изготовленной из оргстекла для регистрации интенсивности фотосинтеза, смонтированным в нее термометром. Во избежание перегрева побегов в жаркие солнечные дни камера с побегами помещалась в ванну с холодной водой. Для изучения оттока ^{14}C -ассимилятов камера готовилась из прочной полиэтиленовой пленки в виде 5-литрового пакета. Камеры, через которые прокачивалась газовая радиоактивная смесь в виде $^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$, с помощью резиновых шлангов герметично соединялись с газгольдером. При изучении фотосинтеза в камеру укладывалось по 3 образца побегов каждого возраста одновременно со всех объектов (всего до 30 образцов), что обеспечивало для побегов, кроме прочих равных условий, однородность световых условий. При изучении оттока ассимилятов в камеру помещались верхние 3-4 мутовки дерева. Удельная радиоактивность газовой смеси в замкнутой системе при изучении

фотосинтеза составляла 0,2 МБк/л, при изучении оттока ассимилятов – 8,0 МБк/л, продолжительность прокачки радиоактивной смеси через камеру – 10 и 30 мин соответственно. Одновременно над камерой через каждые 2 мин замерялась освещенность. Сроки отбора растительных образцов (хвоя разных возрастов, корни, древесина) при изучении оттока ассимилятов в каждом конкретном опыте определялись в соответствии с принятым регламентом опыта. Собранный и абсолютно высушенный растительный радиоактивный материал измельчался медным пестиком в медной ступке с ребристой нарезкой. Замеры радиоактивности собранных образцов (учет количества распадов ядер ^{14}C поглощенного радиоуглерода – имп./мин) проводились на низкофоновом радиометре Б-3 со счетчиком β -частиц МСТ-17.

Данные в таблицах и на графике представлены в виде средних арифметических показателей, полученных из 6–8 повторных определений для каждого образца растительной ткани. Прирост верхушечных побегов замерялся с помощью линейки и штангенциркуля не менее чем у 10–12 деревьев для получения среднего показателя.

Результаты исследования и их обсуждение

Результаты исследований освещенности показали, что в летний период максимальное количество солнечного света поступает под полог 25-летнего сосняка лишайникового (89,6 % от полной освещенности), которое полностью соответствует биологической норме для сосны [28]. Подрост ели ограниченное количество света (не более 12,0 % от полного освещения) получает в ельниках и спелых березняках черничных (табл. 1).

Таблица 1

Освещенность на объектах исследования

ПП	Дата проведения опыта	Тип условий местопрорастания	Возраст, лет	Вид рубки	Процент рубки по запасу	Освещенность	
						тыс. лк	%
1	20 июня 1988 г.	Ельник черничный	127	Контроль	0	7,7	13,2
				Выборочная	48	14,8	25,6
				Открытое место	100	58,3	100,0
2	6 июня 2001 г.	Березняк черничный	59	Контроль	0	8,8	11,6
				Выборочная	52	35,6	47,5
				Открытое место	100	75,9	100,0
3	9 июня 1981 г.	Сосняк лишайниковый	25	Опыт	0	58,8	89,6
				Открытое место	100	65,6	100,0

Примечание: ПП – пробная площадь; контроль – древостой; опыт – участок с удобрениями; открытое место – не покрытый лесом участок.

Такого количества солнечной энергии ели явно не хватает для успешного функционирования, активации хлоропластных фотосинтетических ферментов и выхода ассимилятов из мест производства [28]. Согласно нашим опытными данным и научным сообщениям [5, 7, 12, 13], после вырубki в березняке 52 %, а в ельнике 48 % запаса древесины освещенность стала полностью соответствовать установленной для ели норме.

Первый опыт по изучению скорости оттока ^{14}C -ассимилятов у подростка ели нами был заложен 20.VI.1988 г. в 127-летнем ельнике черничном. Состав древостоя – 8Е1Б1Ос, полнота – 0,79, высота ели – 15,7 м, количество подростка ели – 2,8 тыс. экз./га. Почва – среднесплодный песчаный иллювиально-гумусовый подзол, развивающийся на песке. В подстилочном горизонте содержится 22,3 мг подвижного фосфора и 86,0 мг подвижного калия на 100 г почвы, 0,7 % азота. В минеральных горизонтах азота отмечено не более 0,03 %, подвижных соединений фосфора и калия – 0,8 и 36,0 мг на 100 г почвы. За 2 года до начала опыта на площади 17 га была проведена выборочная рубка крупномерных деревьев ели и березы (48 % по запасу и 23 % по числу стволов) с применением узкопосечной технологии. В июне стояла прохладная с переменной облачностью погода (дневная температура 15...16 °С), в июле температура повысилась до 23...25 °С. Освещенность в контроле не превышала 13,2 % от полной, после вырубki 48 % запаса она увеличилась до 26,0 % от полной. Для контрольного древостоя и опытных вариантов было взято по 2 модели подростка ели средней высоты, характеризующиеся интенсивным ростом побегов, 4 верхние мутовки которых были подкормлены радиоуглекислотой ($^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$). Результаты экспериментов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Влияние выборочной рубки и внесения азота на скорость оттока и распределения углерода ^{14}C ($\text{R} \cdot 10^3$ имп./мин на 1 г абс. сух. массы) у подростка ели в 127-летнем ельнике черничном

Хвоя, корни	Время после экспозиции, ч							
	0,5	24	192	1728	0,5	24	192	1728
	<i>Контрольный древостой</i>				<i>Участок древостоя с рубкой</i>			
Хвоя в возрасте, лет:								
1	8,8	24,2	62,4	26,2	27,3	51,9	66,9	19,8
2	52,3	44,1	20,9	5,6	78,9	50,2	19,5	4,0
3	41,5	32,0	20,3	5,1	69,8	50,9	23,3	4,8
4	24,2	19,8	13,5	3,4	46,6	31,7	17,4	2,9
<i>Всего</i>	126,8	120,1	116,7	40,3	222,6	184,7	127,1	31,5
Корни	0	0	0,40	1,31	0	1,27	2,20	0,50
	<i>Контрольный древостой + N₁₈₀</i>				<i>Опытный участок + N₁₈₀</i>			
Хвоя в возрасте, лет:								
1	9,8	29,9	64,7	27,1	36,9	57,6	60,6	13,7
2	60,6	48,4	26,4	4,2	92,3	65,4	24,4	3,9
3	54,4	39,9	21,2	5,4	79,2	64,2	23,7	2,3
4	27,0	21,2	14,8	3,7	48,4	31,0	14,8	2,0
<i>Всего</i>	151,8	139,4	127,1	40,4	256,8	218,2	123,5	21,9
Корни	0	0,21	1,23	1,43	0	1,92	3,54	0,66

Самая высокая интенсивность фотосинтеза у подростка ели отмечена на прореженных участках древостоя с внесенным в них азотом. В контрольной секции без рубки из-за низкой освещенности у подростка 1–4-летней хвоей из газовой смеси суммарно было ассимилировано $126,8 \cdot 10^3$ имп./мин радио-

углерода, на делянке с внесенным азотом – $151,8 \cdot 10^3$ имп./мин, в контроле прореженной секции – $222,6 \cdot 10^3$ имп./мин, на делянке с комплексным уходом (рубка + азот) – $256,8 \cdot 10^3$ имп./мин. Более активному фотосинтезу у подростка на делянках с выборочной рубкой и комплексным уходом способствовала высокая поглотительная и синтетическая работоспособность его корней, которая была связана с улучшенным экспортом в них продуктов фотосинтеза из листа [6, 7, 10, 30]. Такое заключение следует также из данных табл. 2. Максимальное количество радиоуглерода на всех делянках было ассимилировано хвоей 2-го года вегетации. Хвоей 3-го и 4-го годов вегетации за время фотосинтеза было ассимилировано в 1,1–2,1 раза меньше радиоуглерода, чем 2-летней хвоей. Хвоя текущего года к началу опыта была еще не полностью сформирована. За время подкормки при фотосинтезе ею из радиоактивной смеси было извлечено в 3–6 раз меньше углерода ^{14}C , чем хвоей 2-го года вегетации. Наиболее активно молодой хвоей из газовой смеси радиоуглерод поглощался у растений на делянках с комплексным уходом и с одной рубкой – $36,9 \cdot 10^3$ и $27,3 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно (в контроле без рубки и внесения азота – $8,8 \cdot 10^3$ имп./мин).

После окончания подкормки, в результате возникшего «запроса» на ассимилянты со стороны формирующихся органов (молодой хвои, корней), синтезированные 2–4-летней хвоей радиоуглеродные метаболиты начали активно перемещаться в места их использования. Известно, что основной транспортной формой углеводов в растении является сахароза. Скорость передвижения ее по ситовидным трубкам флоэмы составляет 40...150 см/ч [20, 24]. В нашем опыте за 1 сут из общего количества накопленных у подростка ели 2–4-летней хвоей ассимилятов в другие органы было перемещено: в контроле – $6,7 \cdot 10^3$ имп./мин; на делянках с выборочной рубкой – $37,9 \cdot 10^3$ имп./мин; на делянках с комплексным уходом – $38,6 \cdot 10^3$ имп./мин. Больше всего ассимилятов поступало в хвою текущего года. За 1 сут в нее дополнительно поступило: в общем контроле (без рубки и удобрений) – $15,4 \cdot 10^3$ имп./мин; на делянках с комплексным уходом – $24,6 \cdot 10^3$ имп./мин. За счет дополнительного притока ассимилятов радиоактивность хвои текущего года за 1 сут в контроле увеличилась в 3,1 раза, на делянках с азотом – в 1,9 раза, на делянках с комплексным уходом – в 1,6 раза. Часть радиоактивных метаболитов ($(6,7...37,9) \cdot 10^3$ имп./мин) растениями за этот период израсходовалась на дыхание для поддержания активной жизнедеятельности и была полностью утрачена при ^{14}C -дыхании. Причем у подростка на делянках с уходами таких метаболитов на дыхание было израсходовано значительно больше, чем в контроле. За 7 сут (с 21 по 28 июня) радиоактивность хвои текущего года в контроле еще увеличилась на 61 %, на опытных делянках – на 5...54 %. В этот период особенно мало (5 %) радионуклидов в формирующуюся хвою поступило у подростка на делянке с комплексными уходами. Эти данные свидетельствуют о том, что к указанному сроку молодой ассимиляционный аппарат у подростка на участке с рубкой и азотом уже полностью перешел на питание собственными ассимилятами и стал донором их для ствола. На других опытных участках, и особенно в контроле, переход нового молодого ассимиляционного аппарата на самостоятельное углеродное питание из-за недостатка света и азотного питания значительно задержался.

Отток ^{14}C -ассимилятов из хвои прошлых лет, а позднее также из молодой хвои, у подростка продолжался до окончания вегетационного периода. В конце срока наблюдений (сентябрь) остаточная радиоактивность 2–4-летней

хвои в мутовках узла введения не превышала $(8,2 \dots 14,1) \cdot 10^3$ имп./мин. Через 72 дн. (1728 ч), перед окончанием вегетационного периода, в хвое контрольных растений, несмотря на их низкую исходную радиоактивность, таких метаболитов по отношению к первоначальному периоду оставалось значительно больше, чем у елочек на делянках с уходами. Эти данные доказывают, что на Севере выборочные рубки в ельниках черничных за счет увеличения освещенности и последующего через 2 года дополнительного внесения в разреженные древостой азота позволяют значительно сокращать у подроста ели период формирования нового ассимиляционного аппарата и обеспечивают более ранний переход его на полное собственное углеродное питание.

После окончания подкормки, в результате возникшего «запроса», часть ассимилятов из 2–4-летней хвои по системе ближнего и дальнего транспорта, кроме молодой хвои, перетекла также в корневую систему. Причем максимальное количество радиоуглеродных метаболитов у подроста в корневую систему поступило на делянках с рубкой и комплексным уходом. На контрольном участке за 1-е сутки меченый углерод в корни подроста еще не поступил. Радиоактивная метка в его корнях была обнаружена только на 8-е сутки. Известно, что средняя скорость внутриклеточного транспорта органических веществ (сахарозы) в листьях растений составляет 2,0...4,5 см/ч, в ситовидных трубках флоэмы – 40...150 см/ч [20, 24]. Следовательно, выборочные рубки и азот у подроста ели в ельниках черничных ускоряют передвижение органических соединений. На разреженных участках эти метаболиты у подроста значительно раньше поступают в места их использования (в хвою текущего года и корни), чем в неухоженных насаждениях, способствуя их более активному росту.

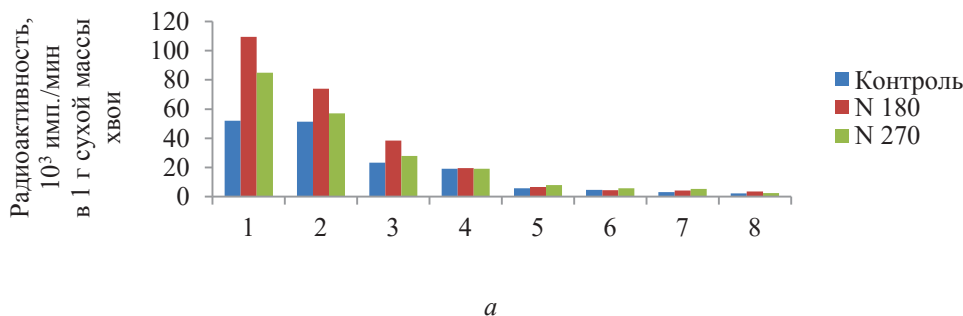
Считается [18, 20, 21], что после переработки некоторое количество поступивших в корни ассимилятов в виде корневых метаболитов по ксилеме вместе с поглощенными корнями минеральными веществами и водой вновь возвращается в надземную часть дерева, где используется для синтеза сложных органических соединений и на ростовые процессы вегетативных органов. Из данных табл. 2 видно, что у подроста ели на разреженных участках, особенно на участках с комплексным уходом, переработка поступивших в корни ассимилятов протекает более активно, и они раньше, чем у ели на контрольных участках, в виде корневых метаболитов вновь возвращаются в надземную часть дерева. У подроста на контрольной делянке за весь период (72 дн.) в корни поступило $1,31 \cdot 10^3$ имп./мин, на делянке с комплексным уходом – $3,54 \cdot 10^3$ имп./мин. За это время у контрольных растений весь объем поступившего в корни углерода ^{14}C сохранился на исходном уровне. На делянке с комплексным уходом большая часть поступивших в корни радиоуглеродных соединений за этот период после их переработки вновь возвратилась в надземную часть дерева, где, по-видимому, участвовала в формировании прироста. В результате остаточная радиоактивность корней у подроста на делянке с комплексным уходом не превышала $0,66 \cdot 10^3$ имп./мин (в контроле – $1,31 \cdot 10^3$ имп./мин). Наблюдающееся у подроста на делянках с выборочной рубкой и с комплексным уходом ускоренное и увеличенное поступление ассимилятов в корни, их последующий после переработки быстрый возврат в надземную часть дерева должны были способствовать повышению поглотительной и синтетической деятельности его корневой системы и лучшему росту всего дерева. Об этом свидетельствуют результаты исследований многих авторов [2–7, 9–15]. Считается, что формирование урожая (запасание продуктов фотосинтеза в хозяйственно важных органах) определяется уровнем фотосинтеза донорных листьев,

который, в свою очередь, зависит от «запроса» со стороны акцептора ассимилятов [8, 20, 21, 24, 30]. Проведенные нами через 6 лет замеры побегов показали, что среднепериодический прирост верхушечных побегов у среднего подроста ели в общем контроле, на делянках с рубкой и на делянках с комплексными уходами составил $3,4 \pm 0,5$; $5,3 \pm 0,7$; $6,5 \pm 0,8$ см, через 10 лет – $3,3 \pm 0,5$; $6,7 \pm 1,0$; $8,1 \pm 0,8$ см соответственно.

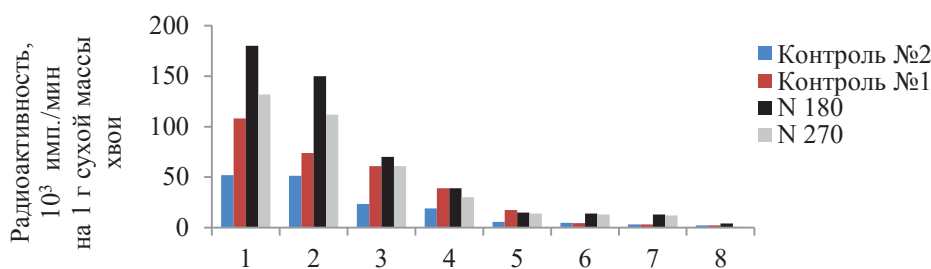
На Севере влияние интенсивности рубки и азота на скорость оттока и передвижения ассимилятов у подроста ели в березняках черничных до последнего времени не изучалось. Нами в 59-летнем березняке черничном IV класса бонитета со вторым ярусом и подростом ели (на контроле и на секциях с разной интенсивностью рубки) 6 июня 2001 г., через 2 нед. после внесения в него азота, для опыта у среднего подроста ели 5 верхушечных мутовок были подкормлены радиоуглекислотой ($^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$). Площадь участка 65 га, рельеф равнинный. Состав первого яруса древостоя – 7Б3Ос+С, второго – 10Е. Высота березы – 6,1 м, диаметр – 14, 2 см, класс бонитета – III. Сомкнутость полога при полном облиствлении березы и осины составляет 1,0. Подрост ели – 4,3 тыс. экз./га. Почва слабоподзолистая свежая, развивающаяся на тяжелом суглинке. В подстилке содержится 0,78 % общего азота, 33,1 мг подвижного фосфора, 77,1 мг подвижного калия на 100 г почвы. Вниз по почвенному профилю азота выявлены сотые доли процента (0,04 %), подвижные фосфор и калий – в количестве 7,2 и 5,2 мг на 100 г почвы. На площади 20 га в осенне-зимний период 1998–1999 гг. промышленным способом на базе машин харвестер (софит-х) + форвардер (софит-6ф) проведена выборочная вырубка лиственных пород с вывозкой сортиментов. Сохранность подроста ели после рубки составила 76...90 %, состояние хорошее и удовлетворительное. На участке были подготовлены секции с разной интенсивностью рубки (35; 52 и 70 %) и контрольная. Во время эксперимента стояла теплая солнечная погода с дневной температурой 23,6 °С. Освещенность на контрольной секции – 12 %, на секциях с рубкой – 19...87 % от полной. Длина распускающихся молодых побегов у подроста ели на всех секциях небольшая (0,5 см).

Результаты анализа образцов радиоактивной хвои показали, что за время подкормки у подроста ели на секции без рубки хвоей текущего года (в расчете на 1 г абс. сухой массы) в контроле было ассимилировано $4,1 \cdot 10^3$ имп./мин радиоуглерода, на делянках с азотом (N_{180} , N_{270}) – $8,0 \cdot 10^3$ и $3,4 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно. Хвоей 2-го года поглощено в 13–25 раз больше, чем молодой хвоей, а 3-летней хвоей – на 6...11 % меньше, чем 2-летней. На долю 2–3-летней хвои пришлось почти 95 % всего поглощенного растениями радиоуглерода. Всего за время фотосинтеза 1–3-летней хвоей в контроле и на опытных площадках (N_{180} , N_{270}) контрольной секции было ассимилировано $103,6 \cdot 10^3$; $215,1 \cdot 10^3$; $162,4 \cdot 10^3$ имп./мин радиоуглерода, а на секции с рубкой (52 %) – соответственно $213,3 \cdot 10^3$; $349,8 \cdot 10^3$; $257,7 \cdot 10^3$ имп./мин, или в 1,5–2 раза больше (см. рисунок).

Высокому фотосинтезу у контрольных и опытных (N_{180} и N_{270}) елочек на секции с рубкой в этот период способствовало достаточно активное дыхание корней ($1,08 \pm 0,13$; $1,39 \pm 0,14$; $1,46 \pm 0,18$ мг CO_2 /(г·ч) соответственно), в 1,9–2,3 раза превышавшее дыхание контрольных и удобренных азотом елочек в неухоженном древостое [6–9, 12, 13]. Повышенная доза азота в данный период несколько снизила фотосинтетическую и донорно-акцепторную активность у подроста. На площадках с дозой N_{270} на контрольной секции и на секции с рубкой 1–3-летней хвоей из газовой смеси было поглощено в 1,4 раз меньше углерода ^{14}C , чем на площадках с дозой N_{180} .



a



б

Влияние дозы азота и выборочной рубки на скорость оттока ^{14}C - ассимилятов из 2-летней хвои у подростка ели в 59-летнем березняке черничном: *a* – контрольная секция; *б* – секция с выборочной рубкой (контроль № 1 – участок древостоя с выборочной рубкой; контроль № 2 – участок без рубки и удобрений); 1 – 8 – сроки отбора образцов после подкормки (1 – 0,5 ч; 2 – 1 сут; 3 – 8 сут; 4 – 16 сут; 5 – 45 сут; 6 – 70 сут; 7 – 95 сут; 8 – 1 год)

The effect of nitrogen dose and selective cutting on the outflow rate of ^{14}C -assimilate from 2-year-old needles of spruce undergrowth in 59-year-old blueberry birch forest: *a* – control section; *б* – section with selective cutting (control No. 1 – stand with selective cutting; control No. 2 – stand without cutting and fertilizers); 1–8 – timing of sampling after top dressing (1 – 0.5 h; 2 – 1 d; 3 – 8 d; 4 – 16 d; 5 – 45 d; 6 – 70 d; 7 – 95 d; 8 – 1 yr)

Молодая хвоя на участке с рубкой к началу опыта (6 июня), несмотря на улучшенные световые условия, оставалась еще не полностью сформированной и продолжала быть активным акцептором ассимилятов, поступающих к ней из хвои старших возрастов, за счет которых и осуществлялось ее первоначальное формирование. Только за первые сутки радиоактивность молодой хвои у контрольных и опытных (N_{180} , N_{270}) растений на секции без рубки увеличилась в 20 раз (с 4,1 тыс. до 81,2 тыс. имп./мин), на секции с рубкой – в 28 раз. Радиоактивность 2-летней хвои через сутки у контрольных растений на секции без рубки сохранилась на первоначальном уровне, на секции с рубкой в результате оттока из нее радионуклидов уменьшилась на 31 %, а на делянках с внесенным азотом и рубкой не превышала 18 % от первоначальных значений. В этот период радиоактивность 2-летней хвои у контрольных и опытных (N_{180} , N_{270}) елочек на секции с рубкой составляла $74,4 \cdot 10^3$; $149,3 \cdot 10^3$; $112,0 \cdot 10^3$ имп./мин, на секции без рубки – $51,5 \cdot 10^3$; $74,4 \cdot 10^3$; $57,0 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно. Радиоактивность 3-летней хвои за сутки сократилась на 21...32 %. В дальнейшем отток ассимилятов из хвои у контрольных (без рубки) и опытных елочек на секции с рубкой также протекал более интенсивно, чем у контрольных.

Переход молодой хвои на самостоятельное углеродное питание у подростка на секции с рубкой произошел 13 июня, после того, как она достигла половины своего максимального размера (0,6 см – в контроле; 0,7 см – у опытных елочек). К 21 июня ее радиоактивность у контрольных и опытных (N_{180} , N_{270}) елочек на этой секции уменьшилась на $87,8 \cdot 10^3$; $109,9 \cdot 10^3$; $98,1 \cdot 10^3$ имп./мин и составила соответственно $110,1 \cdot 10^3$; $208,0 \cdot 10^3$; $160,2 \cdot 10^3$ имп./мин. На контрольной секции переход хвои текущего года на самостоятельное углеродное питание произошел только к 21 июня, т. е. на неделю позже, чем у подростка на секции с выборочной рубкой. К этому сроку радиоактивность молодой хвои у контрольных растений данной секции по отношению к 13 июня дополнительно выросла еще в 2,3 раза, на делянках с N_{180} – на 72 %, на делянках с N_{270} превышала контроль на 22 % ($220,6 \cdot 10^3$ имп./мин). Из этого следует, что выборочные рубки и внесение азота у подростка ели в березняках черничных значительно ускоряют формирование нового ассимиляционного аппарата и способствуют более раннему переходу его на самостоятельное углеродное питание. Через год у контрольных и опытных елочек радиоактивность молодой хвои на обеих секциях не превышала $(1,4 \dots 2,4) \cdot 10^3$ имп./мин, 2–3-летней хвои – $(1,3 \dots 4,0) \cdot 10^3$ имп./мин.

В корнях следы радиоуглерода были обнаружены лишь на вторые сутки и только у опытных растений на секции с рубкой. На контрольной секции радиоуглерод в корни подростка в этот период еще не поступил. Через 8 сут на секции с выборочной рубкой радиоактивность корней в контроле составляла $1,96 \cdot 10^3$ имп./мин, на опытных площадках (N_{180} , N_{270}) – $2,42 \cdot 10^3$ и $1,58 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно. На секции без рубки радиоактивность корней была в 1,5–3,0 раза ниже, чем на секции с рубкой, но при максимальных значениях ее у опытных растений. Радиоактивность коры, луба и древесины ствола у контрольных и опытных моделей на контрольной секции во все сроки оставалась существенно ниже, чем на секции с рубкой [6–8, 12].

Сопоставление действия на ель разных концентраций азота между собой показало, что повышенная доза азота у подростка ели как на контрольной, так и на опытной секции отрицательно повлияла на передвижение и распределение углерода ^{14}C , на донорно-акцепторные отношения. Эта доза азота у подростка ели привела к затовариванию листьев ассимилятами и снижению фотосинтеза. Результатом негативного действия повышенной дозы азота явилась значительная потеря подростом дополнительного прироста. Так, ширина годичного кольца у среднего подростка за 3 года внесения азота в контроле и на опытных делянках (N_{180} , N_{270}) на секции без рубки составляла $0,41 \pm 0,02$; $0,69 \pm 0,03$; $0,54 \pm 0,03$ мм, на секции с выборочной рубкой – $0,63 \pm 0,03$; $2,14 \pm 0,06$; $1,74 \pm 0,03$ мм соответственно. Аналогичные результаты действия азота у подростка ели ранее нами были получены и в 53-летнем березняке черничном на секциях с разными интенсивностью рубки и дозами внесенного в них азотного удобрения [6–9, 13].

Следующий опыт был заложен нами в 25-летнем сосняке лишайниковом, в котором у сосны изучалось действие разных доз азота (N_{120} , N_{180} , N_{240}) на скорость передвижения и распределения C^{14} . Состав древостоя – 10С, высота сосны – 1,9 м, сомкнутость полога – 0,5, почва – подзол иллювиально-железистый песчаный. В его подстилочном горизонте содержится 0,36 % азота, 5,6 мг подвижного фосфора и 50,0 мг подвижного калия на 100 г почвы. Остальные горизонты бедны азотом (следы). Содержание в них подвижных форм калия – не более 4,0 мг, фосфора – 1,9...15,0 мг на 100 г почвы. В насаждение мочевины внесена 9 июня 1981 г. в дозах N_{120} , N_{180} и N_{240} д. в. Ввиду небольшой высоты (1,8...2,5 м) и отсутствия затеняющего полога в виде материн-

ских деревьев все опытные деревья были хорошо и равномерно освещены. Поэтому их физиологическая активность определялась лишь условиями почвенного питания. Подкормка 3 верхушечных мутовок радиоактивной углекислотой ($^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$) проведена 30 июня, через 3 недели после внесения удобрений. Перед подкормкой и в последующие дни стояла сухая жаркая погода с дневными температурами 24...26 °С и ночными температурами 17...19 °С. У сосны наблюдалось активное формирование прироста апикальных и латеральных побегов, на молодых побегах стала появляться новая хвоя. В день подкормки длина молодой хвои составляла 1,0...1,5 см. В каждом опытном варианте и в контроле радиоуглекислотой было подкормлено по 2 дерева. Образцы растительных тканей для анализа отбирались через 0,5; 6; 24; 192 ч. Поскольку эффективность действия дозы N_{120} для сосны в нашем опыте оказалась малоэффективной, здесь ограничились лишь данными, полученными с дозами N_{180} и N_{240} . Результаты опытов приведены в табл. 3.

Таблица 3

**Влияние дозы азота на скорость оттока и распределения углерода ^{14}C
($R \cdot 10^3$ имп./мин на 1 г сух. вещества) в хвое сосны в сосняке лишайниковом**

Хвоя, корни	Срок наблюдений, ч											
	0,5	6	24	192	0,5	6	24	192	0,5	6	24	192
	Контроль				N_{180}				N_{240}			
Хвоя: 1-го года	61	124	313	289	71	112	341	196	57	99	274	243
2-го года	325	235	86	27	364	311	70	27	278	210	65	28
<i>Всего</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

Всего за время экспозиции (0,5 ч) молодой хвоей сосны во время фотосинтеза на контрольной и опытных (N_{180} , N_{240}) делянках из радиоактивной смеси было ассимилировано $61,4 \cdot 10^3$; $71,3 \cdot 10^3$; $56,6 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно, хвоей 2-го года вегетации – в 5 раз больше. Активному фотосинтезу в это время способствовала достаточно высокая интенсивность дыхания мелких микоризных корней ($1,2...2,1$ мг CO_2 / (г · ч)) размером до 1,5 мм и ростовых корней ($0,8...1,2$ мг CO_2 / (г · ч)) размером 1,5...3,0 мм) [9, 11].

Исследования показали, что у сосны к началу подкормки (30 июня) молодая хвоя продолжала оставаться активным акцептором ассимилятов, поступающих к ней из хвои прошлых лет, за счет которых и шло ее первоначальное формирование. На это указывает дальнейшее достаточно быстрое повышение ее радиоактивности уже после подкормки. Через 6 ч после подкормки радиоактивность молодой хвои дополнительно увеличилась еще на 51 %, а через сутки возросла почти в 5 раз. Опыты П.И. Юшкова [25] показывают, что в период формирования в молодой хвое происходят интенсивное включение ассимилированных радионуклидов в полимерные соединения и их закрепление в конституционных структурах клеточных стенок. Подтверждением служат и наши более ранние исследования, проведенные с елью в сосняках осушаемом кустарничково-сфагновом и лишайниковом [11, 15]. Согласно данным Н.П. Чернобровкиной [23], в этот период молодая хвоя сосны также является активным потребителем почвенного азота.

Радиоактивность прошлогодней хвои в результате оттока из нее радиоактивных метаболитов уже после окончания подкормки начала быстро сокращаться. За 6 ч она уменьшилась на 14...25 %. В дальнейшем радиоактивность ее также продолжала снижаться, как и радиоактивность 2-летней хвои, а радиоактивность молодой хвои в связи с продолжающимся притоком к ней радиоуглеродных соединений возрастала. В течение первых суток радиоактивность молодой хвои по сравнению с первоначальными показателями увеличилась на 79...81 %, а радиоактивность 2- и 3-летней хвои уменьшилась на 74...81 %. 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 питание собственными ассимилятами и стала их активным донором для органов дерева. На это указывает начавшееся значительное снижение ее радиоактивности в этот период, что согласуется с данными наших более ранних исследований [10–12, 14, 15] и данными других авторов [17, 23, 29]. И.С. Малкина [17] с помощью анализа радиоактивных образцов установила, что у сосны молодая хвоя, достигнув 25 % от окончательной величины, для своего роста начинает использовать собственные ассимиляты, а хвоя длиной 50 % от окончательной величины способна уже полностью обеспечивать себя ассимилятами и в дальнейшем экспортировать их в другие органы. Т.К. Головки [2] отмечает, что прежде, чем лист станет экспортером ассимилятов, он должен достигнуть достаточно высокой фотосинтетической активности для того, чтобы количество образовавшихся в нем ассимилятов смогло превысить его собственные потребности на рост и поддержание жизнедеятельности. Исходя из наших экспериментальных данных, можно полагать, что в лишайниковых сосняках арктической зоны такой период у молодой хвои сосны наступает не раньше первой декады июля. До этого срока формирование нового ассимиляционного аппарата у сосны в основном осуществляется за счет импорта метаболитов, поступающих к нему из хвои старших возрастов. Согласно нашим исследованиям, к 8 июля радиоактивность хвои текущего года сократилась по сравнению с ее максимальными значениями на 11...43 %, 2-летней хвои – в 9,8–13,4 раза. В этот период радиоактивность молодой и 2-летней хвои в контроле составляла $289 \cdot 10^3$ и $26 \cdot 10^3$ имп./мин, на опытных делянках (N_{180} , N_{240}) – соответственно $(195,7...234,3) \cdot 10^3$ и $(27,2...28,3) \cdot 10^3$ имп./мин.

В корнях следы радиоуглерода были обнаружены лишь на вторые сутки, а спустя 8 суток радиоактивность корней уже достигла $(1,11...2,07) \cdot 10^3$ имп./мин. Однако концентрация радиоуглерода в корнях оставалась в десятки раз ниже, чем в хвое подкормленной верхушечной мутовки деревьев.

В период интенсивного роста молодых побегов в боковых ветвях мутовки, расположенной ниже подкормленной, радиоуглерод нами был также обнаружен, но в очень ограниченном количестве. Его содержание в хвое текущего года данной мутовки не превышало $4,0 \cdot 10^3$ имп./мин, в хвое 2-го года вегетации – $2,3 \cdot 10^3$ имп./мин. Появление радиоактивной метки в стебле ниже донорного участка отмечалось и у травянистых растений [2, 8]. По лабораторным исследованиям П.И. Юшкова [25], радиоактивные продукты фотосинтеза у сосны в мутовки, расположенные ниже подкормленной, вообще не поступают. Обнаруженный нами факт появления радиоактивной метки в молодой формирующейся хвое ниже узла введения, вероятно, можно объяснить усилением акцепторной активности ветвей такой мутовки в результате их недоразвития к этому сроку.

Азотные удобрения в древостоях являются одним из действенных экзогенных регуляторов, оказывающих у сосны и ели влияние на состояние донорно-акцепторных отношений, фотосинтез и активность ростовых процессов [11, 13, 14, 18, 26, 27, 29, 30]. Анализ результатов наших исследований на деревьях, подкормленных разными дозами азота, показал, что за период подкормки больше всего радиоуглерода из газовой смеси было ассимилировано деревьями на делянках с дозой азота 180 кг/га. На делянках с повышенной дозой азота (240 кг/га) меченого углерода растениями было поглощено на 23 % меньше, чем на площадках с N_{180} . Эта доза азота у сосны нарушила нормальную работу корневой системы, а в верхних слоях почвы привела даже к гибели части мелких корневых окончаний [13]. За время подкормки у контрольных растений 1–2-летней хвоей радиоуглерода из газовой смеси было ассимилировано $397,0 \cdot 10^3$ имп./мин, у опытных растений (N_{180} , N_{240}) – соответственно $434,8 \cdot 10^3$ и $334,3 \cdot 10^3$ имп./мин. Больше всего меченого углерода было поглощено хвоей 2-го года вегетации. Молодой хвоей, только что освободившейся от покровных чехликов, радиоактивного углерода из газовой смеси было ассимилировано в 5,5 раза меньше, чем 2-летней хвоей. Повышенная доза азота (N_{240}) у сосны задержала развитие нового ассимиляционного аппарата и существенно снизила его акцепторную способность по поглощению $^{14}\text{CO}_2$.

Наибольшее количество радиоуглеродных соединений в транспортную сеть за сутки поступило у растений на делянке с дозой N_{180} . У контрольных растений под действием этой дозы за первые 6 ч из 2-летней хвои в другие органы перетекло $90,8 \cdot 10^3$ имп./мин, у опытных растений (N_{180} и N_{240}) – $52,1 \cdot 10^3$ и $68,2 \cdot 10^3$ имп./мин, за сутки – соответственно $240,0 \cdot 10^3$; $293,1 \cdot 10^3$ и $213,2 \cdot 10^3$ имп./мин.

Основная масса оттекающих радионуклидов поступила в молодую хвою, где использовалась на формирование нового ассимиляционного аппарата. За первые сутки из суммарного количества поступивших в транспортную сеть ассимилятов у контрольных растений в молодую хвою перетекло $251,6 \cdot 10^3$ имп./мин, у опытных (N_{180} и N_{240}) – соответственно $217,4 \cdot 10^3$ и $269,9 \cdot 10^3$ имп./мин. Эти данные показывают, что у сосны в сосняках лишайниковых доза азота 180 кг/га ускоряет, а повышенная доза этого элемента (N_{240}), как и его недостаток, задерживает отток ассимилятов из хлоропластов и формирование нового ассимиляционного аппарата.

К окончанию срока наблюдений (8 июля) радиоактивность молодой хвои у всех моделей сосны начала постепенно сокращаться, что указывало на начало перехода молодой хвои на самостоятельное углеродное питание. К этому сроку ее радиоактивность уменьшилась: в контроле – на 8 %, на опытных площадках (N_{240} и N_{180}) – на 11 и 43 % соответственно. Радиоактивность хвои 2-го года в течение этого периода также продолжала снижаться. За 8 суток из нее в транспортную сеть больше всего ассимилятов поступило у растений на площадках с дозой N_{180} ($336,3 \cdot 10^3$ имп./мин), минимальное их количество – с дозой N_{240} ($249,4 \cdot 10^3$ имп./мин). В контроле за 8 суток из хвои 2-го года в другие органы было аттрагировано $299,0 \cdot 10^3$ имп./мин.

Наблюдаемая у сосны на делянках с N_{180} ускоренная и увеличенная эвакуация ассимилятов дает основание полагать, что она обусловлена повышенными запросами на ассимиляты со стороны аттрагирующих органов (молодой хвои, камбия, корней), которые после улучшения корневого питания стали

активными потребителями их. Об этом свидетельствуют также результаты наших более ранних опытов в других древостоях [4, 10, 11, 14].

Известно, что вырабатываемые хлоропластами ассимилянты в листе долго не задерживаются, а по системе ближнего и дальнего транспорта переносятся в места потребления, где используются растением для выработки важнейших биологических соединений и образования дополнительного прироста [2, 9, 12, 20, 21]. В нашем опыте количество меченых продуктов, поступивших у сосны в корни, оказалось тесно связанным с условиями корневого питания. Проведенный анализ радиоактивных образцов показал: больше всего меченого углерода поступило в корни растений на делянках с дозой азота 180 кг/га ($2,1 \cdot 10^3$ имп./мин – в мелкие корни, $1,2 \cdot 10^3$ имп./мин – в проводящие), что на 40 % больше, чем в контроле, и на 52 % значительнее, чем на площадках с N_{240} . Наиболее активно ассимилянты поступали в мелкие корни. Радиоактивность проводящих корней была на 40 % ниже.

Выше отмечалось, что ассимилянты в корнях после переработки вновь возвращаются в надземные органы в виде продуктов корневой деятельности. Поэтому можно полагать, что у растений с дозой N_{180} в надземную часть корневых метаболитов возвращается значительно больше, чем в контроле и на площадке с N_{240} . Об этом свидетельствует достаточно быстрое снижение радиоактивности корней у сосны на делянках с этой дозой азота. Доза азота N_{180} у сосны обеспечивала активный рост не только всех ее вегетативных органов, но и рост массы всего дерева [16].

Заключение

В ходе проведенного исследования установлено, что у подростка ели и молодняка сосны в северотаежных фитоценозах до конца июня почти все ассимилянты, вырабатываемые хвоей прошлых лет, расходуются на формирование нового ассимиляционного аппарата и поддержание дыхания, лишь их небольшая часть оттекает в ствол и корни. Выборочные рубки и внесение азота в благоприятных дозах у подростка ели усиливают ассимиляцию атмосферного CO_2 , способствуют более активному перемещению меченых ассимилятов из донорной хвои к точкам роста. Недосток солнечной радиации и повышенные дозы азота у сосны и ели нарушают нормальные донорно-акцепторные отношения, приводят к «затовариванию» хвои ассимилятами. Ранее показано [8, 20, 21], что избыточное накопление ассимилятов в листе при нарушении донорно-акцепторных отношений может провоцировать гормональную переориентацию клеток листа с экспортной функции сахаров на акцепторную – на использование ассимилятов клетками для собственного роста в ущерб общей продуктивности растения. Имеющиеся в литературе [18, 20, 24, 29] данные указывают на то, что азот в корнях и листьях стимулирует синтез эндогенных фитогормонов. Последние выступают в качестве важного регуляторного механизма транспорта ассимилятов, способствуют активному перемещению их из листа к потребляющим органам [1, 2, 20, 21, 29]. Эти положения подтверждены и результатами данного исследования, в ходе которого установлено, что по уровню активности донорно-акцепторной системы уже в течение 1–2 лет для сосны и ели в древостоях можно подобрать такие систему рубок и дозу вносимого в них азота, которые в наибольшей мере будут соответствовать их потребностям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Борзенкова Р.А., Зорина М.В. Влияние кинетина и абцизовой кислоты на фотосинтез, отток и распределение С-ассимилятов у растений картофеля // Физиология растений. 1990. Т. 37, вып. 3. С. 146–154. [Borzenkova R.A., Zorina M.V. Effect of Kinetin and Abscisic Acid on Photosynthesis, Outflow and Distribution of C-Assimilates in Potato Plants. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1990, vol. 37, iss. 3, pp. 146–154].
2. Головки Т.К. Дыхание растений. Физиологические аспекты. СПб.: Наука, 1999. 204 с. [Golovko T.K. *Respiration of Plants. Physiological Aspects*. Saint Petersburg, Nauka Publ., 1999. 204 p.].
3. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Влияние рубок на фотосинтез и отток ¹⁴С-ассимилятов у подростка ели в березняках черничных // Вестн. ПГУ. Сер.: Естеств. науки. 2011. № 3. С. 49–54. [Zarubina L.V., Konovalov V.N. Influence of Thinning on Photosynthesis and the Outflow of ¹⁴C-Assimilates of Spruce Undergrowth in Bilberry Birch Forests. *Vestnik Pomorskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye nauki* [Vestnik of Pomor University. Series “Natural and Exact Sciences”], 2011, no. 3, pp. 49–54].
4. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных. Архангельск: Изд-во САФУ, 2014. 378 с. [Zarubina L.V., Konovalov V.N. *Ecological and Physiological Features of Spruce in Bilberry Birch Forests*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2014. 378 p.].
5. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Эколого-физиологические особенности ели в северотаежных фитоценозах (состояние, антропогенное влияние). Архангельск: Изд-во САФУ, 2015. 186 с. [Zarubina L.V., Konovalov V.N. *Ecological and Physiological Features of Spruce in Northern Taiga Phytocenoses (Condition and Anthropogenic Impact)*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2015. 186 p.].
6. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели // Изв. вузов. Лесн. журн., 2016. № 1. С. 100–114. [Zarubina L.V., Konovalov V.N. Influence of Thinning and Nitrogen on Seasonal Dynamics of Pine and Spruce Root Respiration. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2016, no. 1, pp. 100–114]. DOI: [10.17238/issn0536-1036.2016.1.100](https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.1.100), URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/260/zarubina.pdf>
7. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н., Феклистов П.А., Клевцов Д.Н. Динамика дыхания корней сосны и ели в северотаежных фитоценозах // Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2014. № 2. С. 52–60. [Zarubina L.V., Konovalov V.N., Feklistov P.A., Klevtsov D.N. Dynamics of Roots Respiration of Pine and Spruce Trees of Northern Taiga Plant Communities. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki* [Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Series “Natural Sciences”], 2014, no. 2, pp. 52–60].
8. Киризи Д.А., Франтийчук В.В., Стасик О.О. Содержание растворимых углеводов и старение флагового листа пшеницы при экспериментальном блокировании оттока ассимилятов // Физиология растений и генетика. 2015. Т. 47, № 2. С. 136–146. [Kiriziy D.A., Frantiychuk V.V., Stasik O.O. Content of Soluble Carbohydrates and Senescence of Wheat Flag Leaf Induced by Experimental Assimilates Outflow Interruption. *Fiziologiya rasteniy i genetika* [Plant Physiology and Genetics], 2015, vol. 47, no. 2, pp. 136–146].
9. Климович С.В., Трунова Т.И., Мокронос Т.И. Механизм адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды через изменение донорно-акцепторных отношений // Физиология растений. 1990. Т. 37, вып. 5. С. 1024–1035. [Klimovich S.V., Trunova T.I., Mokronosov T.I. The Mechanism of Plant Adaptation to Unfavorable Environmental Conditions through a Change in Donor-Acceptor Interactions. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1990, vol. 37, iss. 5, pp. 1024–1035].
10. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск: Изд-во САФУ, 2011. 338 с. [Konovalov

V.N., Zarubina L.V. *Ecological and Physiological Features of Conifers on Fertilized Soils*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2011. 338 p.].

11. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Влияние дозы азота при подкормках на отток ^{14}C -ассимилятов у сосны в сосняках лишайниковых // Изв. вузов. Лесн. журн. 2012. № 1. С. 7–13. [Konovalov V.N., Zarubina L.V. Impact of Nitrogen Dose on the ^{14}C -Assimilates Outflow in Pine Trees at the Lichen Pine Forests. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2012, no. 1, pp. 7–13]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/b50/xnxx1.pdf>

12. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Отток и распределение ^{14}C -ассимилятов у ели при выборочных рубках в северотаежных фитоценозах // Изв. вузов. Лесн. журн. 2019. № 2. С. 40–55. [Konovalov V.N., Zarubina L.V. Outflow and Distribution of Spruce ^{14}C -Assimilates after Selective Felling in the Northern Taiga Phytocenosis. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2019, no. 2, pp. 40–55]. DOI: [10.17238/issn0536-1036.2019.2.40](https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.2.40), URL: http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/a87/40_55.pdf

13. Коновалов В.Н., Листов А.А. Влияние условий минерального питания на дыхание корней сосны обыкновенной // Изв. вузов. Лесн. журн. 1989. № 4. С. 15–19. [Konovalov V.N., Listov A.A. Influence of Mineral Nutrition Conditions on Respiration of Scots Pine Roots. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 1989, no. 4, pp. 15–19].

14. Коновалов В.Н., Садкова А.Н., Зарубина Л.В. Биология и рост сосны обыкновенной в северотаежных фитоценозах // Архангельск: Изд-во САФУ, 2017. 175 с. [Konovalov V.N., Sadkova A.N., Zarubina L.V. *Biology and Growth of Scots Pine in Northern Taiga Phytocenoses*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2017. 175 p.].

15. Коновалов В.Н., Тараканов А.М., Зарубина Л.В. Влияние рубок ухода на отток ^{14}C -ассимилятов у подростка ели на осушаемых землях // Наука – северному региону: сб. науч. тр. Архангельск: САФУ, 2010. Вып. 83. С. 10–15. [Konovalov V.N., Tarakanov A.M., Zarubina L.V. Influence of Improvement Thinning on Outflow of ^{14}C -Assimilates in Spruce Undergrowth on Drain in Lands. *Collection of Academic Papers "Science to the Northern Region"*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2010, iss. 83, pp. 10–15].

16. Листов А.А., Коновалов В.Н. Влияние минеральных удобрений на сезонный рост сосны в высоту // Лесоведение. 1988. № 1. С. 33–42. [Listov A.A., Konovalov V.N. Influence of Mineral Fertilizers on Seasonal Apical Growth of Pine. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1988, no. 1, pp. 33–42].

17. Малкина И.С. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной // Лесоведение. 1984. № 6. С. 29–33. [Malkina I.S. Gas Exchange and Formation of Assimilates in Uneven Needles of Scots Pine. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1984, no. 6, pp. 29–33].

18. Меняйло Л.Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. Новосибирск: Наука, 1987. 185 с. [Menyaylo L.N. *Hormonal Regulation of Xylogenesis in Conifers*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1987. 185 p.].

19. Моисеев Н.А. Леса и лесной сектор Архангельской области: историческая роль и место в национальной лесной политике России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2012. № 4. С. 7–15. [Moiseev N.A. Forests and Forest Sector of the Arkhangelsk Region: The Historical Role and Place in the Russian Forest Policy. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2012, no. 4, pp. 7–15]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/624/xzpa1.pdf>

20. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с. [Mokronosov A.T. *Ontogenetic Aspect of Photosynthesis*. Moscow, Nauka Publ., 1981. 196 p.].

21. Роньжина Е.С., Мокронос 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. [Ron'zhina E.S., Mokronosov A.T. Donor-Acceptor Interactions and Involvement of Cytokinins in Transport Regulation and Distribution of Organic Substances in Plants. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1994, vol. 41, iss. 3, pp. 448–459].

22. Федорец Н.Г. Трансформация азота в почвах лесных биогеоценозов Северо-Запада России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 41 с. [Fedorets N.G. *Transformation of Nitrogen in Soils of Forest Biogeocenoses in the Northwest of Russia*: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs. Saint Petersburg, 1997. 41 p.]

23. Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 175 с. [Chernobrovkina N.P. *Ecophysiological Features of Nitrogen Assimilation by Scots Pine*. Saint Petersburg, Nauka Publ., 2001. 175 p.]

24. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 186 с. [Chikov V.I. *Photosynthesis and Transport of Assimilates*. Moscow, Nauka Publ., 1987. 186 p.]

25. Юшков П.И. Распределение продуктов фотосинтеза в сосне // Физиология и экология древесных растений: Тр. Ин-та экологии АН СССР. Вып. 43. Свердловск: Наука, УрО, 1965. С. 17–23. [Yushkov P.I. Distribution of Photosynthesis Products in Pine. *Physiology and Ecology of Woody Plants: Academic Papers of the Institute of Ecology, AN SSSR*. Sverdlovsk, UrO, Nauka Publ., 1965, iss. 43, pp. 17–23].

26. Heinze M., Fiedler H.J. Wasserverbrauch, Ernährung und Wachstum von nsamlingen bei verschiedener Belichtung, und Düngung [Water Consumption, Nutrition and Growth of Pine Seedlings under the Conditions of Different Radiation Intensity, Watering and Fertilization]. *Flora*, 1980, vol. 169, iss. 1, pp. 89–103. DOI: [10.1016/s0367-2530\(17\)31167-2](https://doi.org/10.1016/s0367-2530(17)31167-2)

27. Konovalov V.N., Zarubina L.V., Goreva A.D. Peculiar Influence of Nitrogen on the Daily Growth and Photosynthesis of Scots Pine in the Far North. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, vol. 263, art. 012011. DOI: [10.1088/1755-1315/263/1/012011](https://doi.org/10.1088/1755-1315/263/1/012011)

28. Loeffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. Predicting and Managing Light in the Understory of Boreal Forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, vol. 29, no. 6, pp. 796–811. DOI: [10.1139/x98-165](https://doi.org/10.1139/x98-165)

29. Mannerkoski H., Miyazawa T. Growth Disturbances and Needle and Soil Nutrient Contents in a NPK-Fertilized Scots Pine Plantation on a Drained Small-Sedge Bog. *Communications Instituti Forestalis Fenniae*, 1983, no. 116, pp. 85–91.

30. Michniewicz M., Stopińska J. The Effect of Nitrogen Nutrition on Growth and on Plant Hormones Content in Scots Pine (*Pinus silvestris* L.) Seedlings Grown under Light of Different Intensity. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 1980, vol. 49, no. 3, pp. 221–234.

TRANSPORT, DISTRIBUTION AND CONSUMPTION OF PINE AND SPRUCE ¹⁴C-ASSIMILATES IN NORTHERN PHYTOCENOSES UNDER DIFFERENT ILLUMINATION AND NITROGEN NUTRITION

V.N. Konovalov¹, Doctor of Agriculture, Prof.

L.V. Zarubina², Doctor of Agriculture, Prof.; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3834-0521>

¹Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; e-mail: v.konovalov@narfu.ru

²Vologda State Dairy Farming Academy named after N.V. Vereshchagin, ul. Shmidta, 2, s. Molochnoe, Vologda, 160555, Russian Federation; e-mail: liliya270975@yandex.ru

A rational system of cuttings, mineral nutrition of plants, and preservation of softwood undergrowth during felling is one of the ways to increase the productivity of boreal forests. The physiological methods of research used in forestry and, first of all, the study of donor-acceptor interactions, allow obtaining the necessary information on the efficiency level of forestry measures in the stands of pine and spruce undergrowth quickly enough (within 1–2 years) without waiting for the final result in the form of an increment in shoots. The dynam-

ics of accumulation, transportation and distribution of ^{14}C in organs and tissues of a tree under the influence of selective cuttings and a nitrogen dose has been studied in spruce and pine undergrowth in stands of different species composition and age. The study objects have been: blueberry spruce and birch forests of the forest site types with varying intensity of cutting; lichen pine forests formed from pine undergrowth preserved during the cutting. It were found that, in the summer period under the canopy of spruce and birch forests, the illumination does not exceed 8–10 % of the open area and does not correspond to the biological norm for spruce. The lack of solar radiation and soil nitrogen in the undergrowth of these tree species leads to a decrease in the intensity of photosynthesis and the violation of donor-acceptor bonds, delays evacuation of assimilates from a leaf and their transportation to the active zones, suppresses the growth activity and the associated with it “demand” for macronutrients sent to the leaves declines the vitality of plants. The efficiency of the root system deteriorates, the formation of a new assimilation apparatus is delayed, and the growth processes of vegetative organs are violated due to the lack production of assimilates and the disruption of their distribution system. Nitrogen introduced into the stands and selective cuttings in pine and spruce undergrowth activate the synthetic and absorption activity of the root system, improve the functioning of the assimilation apparatus, strengthen the donor-acceptor interactions between the aboveground and underground organs of a tree, significantly accelerate the outflow of photosynthetic products from a leaf, and positively influence on the growth processes. It has been found that, according to the level of activity of the donor-acceptor system for the pine and spruce undergrowth, it is possible within 1–2 years to set up a system of felling and a dose of nitrogen introduced into the forest stands that most closely meet the needs of these species.

For citation: Konovalov V.N., Zarubina L.V. Transport, Distribution and Consumption of Pine and Spruce ^{14}C -Assimilates in Northern Phytocenoses under Different Illumination and Nitrogen Nutrition. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2020, no. 4, pp. 77–94. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-4-77-94

Keywords: pine undergrowth, spruce undergrowth, illumination, lichen pine forest, blueberry spruce forest, blueberry birch forest, donor-acceptor interactions, selective cutting, nitrogen fertilizers.

Поступила 29.05.19 / Received on May 29, 2019
