

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
НАУК

Государственный научный центр РФ
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениводства им. Н.И. Вавилова

На правах рукописи

Чернобровкина Надежда Петровна

**ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ АЗОТА СОСНОЙ ОБЫКНОВЕННОЙ**

03.00.12 – физиология растений

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург, 1999

Работа выполнена в Институте леса Карельского научного центра РАН.

Научный консультант – доктор биологических наук, профессор З.Г. Евстигнеева, Институт биохимии им. А.Н. Баха РАН.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Н.Д. Алехина,
доктор биологических наук, профессор С.Н. Дроздов,
доктор биологических наук, профессор С.С. Медведев.

Ведущая организация – Институт биологии Коми НЦ УрО РАН.

Защита диссертации состоится 18 февраля 2000 г. в 10 час. на заседании Диссертационного совета Д 020.18.02 при Государственном научном центре РФ – Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова по адресу: 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 44.

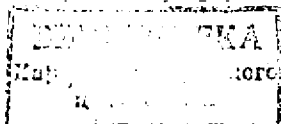
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Государственного научного центра РФ – Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова.

Автореферат разослан "30" декабря 1999 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
доктор биологических наук,
профессор



Э.А. Гончарова



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Из всех элементов минерального питания азот является самым важным для жизни растений, и он же является, как правило, самым дефицитным, и, следовательно, самым лимитирующим рост растений элементом. Эти обстоятельства обусловили большой интерес отечественных и зарубежных исследователей к проблеме азотного питания растений, в частности хвойных, и прежде всего наиболее распространенной породы — сосны (Судницына, 1972; Baker et al., 1974; Новицкая, Чикина, 1980; Прокушкин, 1982; Melin, Nommik, 1983; Новицкая и др., 1985; Аката, 1986; Шлейнис, 1986; Судачкова и др., 1990; Медведева и др., 1994; Федорец, 1997). Обширный литературный материал нуждался в анализе, обобщении, дополнении экспериментальными данными с использованием современных методов, а также в сравнении древесных и травянистых растений с целью выявления общебиологических закономерностей использования азота растениями.

Недостаточное обеспечение азотом растений, в том числе хвойных, особенно в северных регионах, вызывает необходимость проводить агротехнические мероприятия, способствующие повышению содержания азота в почве. В практике лесного хозяйства применяют различные способы повышения уровня азота в почвенном субстрате. Одним из способов фиксации атмосферного азота и вовлечения в биологический круговорот является использование биологических мелiorантов в культурах хвойных пород, в частности лопина многолетнего (Beets, Madgwick, 1988; Соколов, 1994). Однако в условиях таежной зоны европейского Севера приживаемость лопина бывает низкой из-за неблагоприятных химических свойств почвы, ингибирующих развитие азотфиксирующих бактерий. Внесение азота в почву лесных посадок в форме органических удобрений более эффективно в сочетании с минеральными (Мочалов, 1988; Четвериков, 1989). В настоящее время применение азота в форме минеральных удобрений является важнейшим приемом повышения продуктивности лесных насаждений (Набатов, Макашин, 1999). В зарубежных странах, в Белоруссии, Прибалтике составляются специальные программы по повышению продуктивности лесов путем применения минеральных удобрений (Победов, 1986; Ingestad, 1987). Проведение подкормок азотными удобрениями улучшает рост сеянцев и саженцев в 1,5 - 2 раза, повышает их приживаемость, стимулирует плодоношение сосны, в

спелых сосняках увеличивает текущие приросты по биомассе до 50 - 70% (Сизов, Цветков, 1986; Габукова, Ивонис, 1993). Под влиянием азотных удобрений формируется мощный ассимиляционный аппарат, за счет чего в течение 7 - 9 лет сохраняются более высокие приросты в высоту и по диаметру (Новицкая, Габукова, 1986). Способность хвойных к многократному использованию азота выгодно отличает их от травянистых растений и повышает эффективность удобрений.

Однако азотные соединения быстро теряются из системы, и следует применять меры для повышения доли закрепляемого растениями азота, что предусматривает наличие данных о путях трансформации внесенного в почву элемента. Трансформация азота в компонентах экосистем очень сложна. Сведения о динамике внесенного в лесные экосистемы элемента фрагментарны и получены либо с применением биохимических методов, которые не позволяют достоверно проследить "судьбу" элемента (Куликова и др., 1972; Чикина, 1973; Коржицкий, Куликова, 1974; Новицкая и др., 1974; Коржицкий, 1977; Медведева и др., 1994), либо получены не для целой лесной экосистемы (Melin et al., 1983; Шлейпис, 1986; Nonnik, Larsson, 1989; Hogberg, 1991). Для успешного и целенаправленного применения азотных удобрений в хвойных насаждениях нужны сведения о путях трансформации азота в хвойном растении. Литературные данные по этим вопросам также получены с применением биохимических методов, или в вегетационных опытах на сеянцах сосны, или с учетом отдельных частей древесного организма (Судницына, 1972; Baker et al., 1974; Новицкая, Чикина, 1980; Gezelius et al., 1981; Melin et al., 1983; Новицкая и др., 1985; Шлейпис, 1986; Akama, 1986; Hogberg, 1991; Судницына, 1998). Применение методов изотопной индикации в сочетании с биохимическими методами с учетом всех компонентов лесной экосистемы и всех органов древесного растения дает возможность исследовать пути трансформации внесенного в почву элемента в лесной экосистеме и в древесном организме, позволяет выявить закономерности использования азота на уровне биогеоценоза и отдельного растения.

В настоящее время остается несовершенной и диагностика минерального, в том числе азотного, питания хвойных растений. Существующие способы диагностики не позволяют в конкретный период и в конкретных условиях применять точные дозы элементов питания.

Исследование поступления, транспорта, распределения и реутилизации азота у сосны представляет научный интерес с точки зрения выявления закономерностей роста, развития и адаптации хвойного растения к условиям среды. Особое значение в связи с недостаточной изученностью и большой значимостью для продуктивности хвойных растений имеет исследование использования азота во взаимосвязи с углеродом и в онтогенезе.

Цель исследований – выявить закономерности использования азота сосной обыкновенной в посадках и естественных древостоях в зависимости от физиологического состояния растения и действия факторов внешней среды.

Задачи исследований:

- показать особенности поступления, транспорта, распределения и реутилизации азота у сосны обыкновенной;
- выявить закономерности сезонной ритмичности поступления азота, изменения азотного и углеводного статусов в корнях сосны различного возраста;
- исследовать влияние азотного питания на фотосинтез и дыхание сосны;
- проанализировать взаимосвязь азотного обеспечения, азотного статуса и роста у сосны;
- определить состояние и перспективы развития методов диагностики азотного питания сосны;
- показать особенности использования внесенного в почву азота в лесном питомнике и хвойном лесу;
- определить пути снижения потерь азотных удобрений в лесных насаждениях;
- выявить отличительные особенности использования азота сосной в сравнении с другими древесными и травянистыми растениями.

Научная новизна. В таежной зоне европейского Севера России с использованием метода изотопной индикации и биохимических методов исследованы закономерности поступления, транспорта, распределения и реутилизации азота у сосны обыкновенной в посадках и в естественных древостоях. Установлено влияние условий внешней среды (температура, минеральное питание) и физиологического состояния растения (фенофаза, этап онтогенеза, азотный статус) на поступление и трансформацию азота у сосны. Определены фракции белков тканей корней, хвоя и коры побегов, в результате гидролиза которых происходит обеспечение азотом растущих почек, побегов и молодой

хвон. Показана взаимосвязь поступления азота в корни, транспорта элемента в надземные органы и оттока метаболитов из надземной части в корневую систему. Установлена определенная независимость азотного статуса корней деревьев сосны от надземной части.

В онтогенезе сосны выделяются деревья на имматурном этапе повышенным уровнем азотных соединений, дисахаридов и фосфолипидов в тонких корнях в начале роста и в период глубокого покоя. В начале роста в корнях деревьев сосны с возрастом снижается содержание крахмала. Процесс адаптации корней к осенне-зимнему периоду протекает по единой схеме изменения их углеводного статуса.

Установлено, что низкий уровень азотного питания, особенно в форме нитратов, снижает интенсивность фотосинтеза и чувствительность фотосинтеза и дыхания к изменению температуры. Низкий и высокий уровни азота в аммонийной и нитратной формах, ингибирующие рост, повышают интенсивность дыхания семян сосны.

Обнаружена прямая связь интенсивности роста молодых побегов и хвон деревьев сосны с содержанием азотных соединений в ксилемном соке и ее зависимость от температуры окружающей среды. Установлено, что корреляция азотного статуса органов сосны и интенсивность их роста зависят от причин, вызывающих изменение скорости роста и от физиологического состояния древесного организма. Для интенсивного роста сосны, индуцированного оптимизацией азотного обеспечения, характерно накопление свободных аминокислот и растворимых белков в органах.

Проведен сравнительный анализ распределения внесенного в почву азота (^{15}N) и почвенного азота в компонентах лесного питомника при выращивании сеянцев сосны в год внесения азота и в компонентах 15-летнего сосняка брусничного в течение трех вегетационных периодов. На основании проведенных экспериментальных исследований и литературных данных представлено сравнение закономерностей использования азота древесными и травянистыми растениями.

Практическая значимость. Усовершенствована диагностика азотного питания сосны с учетом потребности растения в элементе по удельной активности фермента — глутаминсинтетазы. Для питомников Карелии предложены рекомендации по применению микроэлементов, которые необходимо вносить вместе с азотно-фосфорно-калийными удобрениями для стимуляции роста и развития сеянцев, а также для повышения коэффициента использования азотных удобрений. Установленные закономерности использования азота в различные

фенофазы и по этапам онтогенеза позволяют проводить агротехнические мероприятия с учетом фенофазы и возраста растения. Выявление сезонной динамики накопления запасных веществ в семяпочках хвойных на примере сосны вносит определенный вклад в разработку научных основ управления обилием семеношения хвойных древесных растений.

Результаты исследований включены в Методические указания "Подкормка сеянцев сосны микроэлементами в питомниках Карелии" (1990) и в "Методические указания по системам применения удобрений на лесохозяйственных объектах" (1991). Они используются в практике лесовосстановления в Карелии.

Положения, выносимые на защиту:

1. Поступление и трансформация азота у сосны обыкновенной обусловлены физиологическим состоянием растения — фенофазой, этапом онтогенеза, интенсивностью роста, содержанием метаболитов в органах и условиями внешней среды — температурой, минеральным питанием.

2. Обеспечение азотом растущих почек, побегов, молодой хвои сосны осуществляется за счет реутилизации элемента — весной, в начале лета — в результате гидролиза преимущественно неэкстрагируемых белков хвои, коры побегов, корней, осенью — неэкстрагируемых белков, глутелинов и альбуминов хвои, луба, глутелинов и альбуминов корней.

3. Недостаточное азотное обеспечение понижает фотосинтетическую активность хвои сеянцев сосны, снижает чувствительность фотосинтеза и дыхания к изменению температуры. Неблагоприятные условия азотного питания повышают интенсивность дыхания сеянцев.

4. Интенсивность роста молодых побегов и хвои деревьев сосны коррелирует с содержанием азотных соединений в клеточном соке, температура оказывает влияние на эту взаимосвязь. Наличие корреляции азотного статуса органов сосны и интенсивности их роста обусловлено физиологическим состоянием древесного организма и условиями азотного питания.

5. Диагностику азотного питания сосны эффективно проводить по ферментативному тесту — удельной активности глутаминсинтетазы в органах.

6. В хвойном лесу внесенный азот медленнее теряется из почвы, чем на лесном питомнике. Снизить потери азота удобрений из лесной

экосистемы можно при внесении дефицитных микроэлементов, в частности бора в условиях Карелии.

Апробация работы. Основные положения работы обсуждены на международных, всесоюзных и российских совещаниях, симпозиумах, съездах: "Стабильность и энергетическая эффективность высокопродуктивных лесных биогеоценозов" (Тарту, 1985), "Биологические проблемы Севера" (Якутск, 1986), "Проблемы лесовосстановления в таежной зоне СССР" (Красноярск, 1986), "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений" (Петрозаводск, 1989), "Анатомия, физиология и экология лесных растений" (Петрозаводск, 1991), "Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов" (Москва, 1991), "Экологическая физиология хвойных" (Абакан, 1991), "Root Ecology and its practical application" (Vienna, Austria, 1991), на Третьем съезде Всероссийского общества физиологов растений (Санкт-Петербург, 1993), "Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России на базе боров Среднего Поволжья" (Йошкар-Ола, 1995), "50 лет Карельскому научному центру РАН" (Петрозаводск, 1996), "Root demographics and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands, and forest ecosystems" (South Carolina, USA, 1996), "Физико-химические основы физиологии растений и биотехнология" (Москва, 1997), "Экология таежных лесов" (Сыктывкар, 1998), "Экологический мониторинг лесных экосистем" (Петрозаводск, 1999), "Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии" (Петрозаводск, 1999), на IV съезде общества физиологов растений, "Физиология растений – наука III тысячелетия" (Москва, 1999).

Публикации. Результаты исследований отражены в 45 публикациях, в их числе 1 монография.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем работы – 397 с., 83 иллюстрации и 48 таблиц.

Работа выполнена в Институте леса Карельского НЦ РАН в 1977-1999 гг. в соответствии с планом научно-исследовательских работ, включающим государственные задания и программы (№ гос. регистр. 81015023, 01.9.10037107, 01.85.0057199, 01.960007272). Автор являлся руководителем и ответственным исполнителем разделов тем.

1. ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ АЗОТА СОСНОЙ ОБЫКНОВЕННОЙ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

Литературные данные по использованию азота сосной в естественных лесных ценозах и особенно в искусственных лесных насаждениях не многочисленны. В условиях Карелии такие исследования проведены с применением химических методов, которые не позволяют достоверно проследить пути трансформации внесенного в лесную экосистему азота (Чикина, 1973; Коржицкий, 1977; Медведева и др., 1994). По данным расчетных методов на супесчаных почвах лесных питомников центральной части России семена усваивают до 50% внесенного в почву азота (Стебакова, Подрядчиков, 1980). Зарубежные работы в этом направлении проведены с использованием методов изотопной индикации. Установлено, что при дозе азота 120 кг га^{-1} в фитомассе 10-летних культур в год внесения закрепляется 8-17% азота удобрений, за три года – 11-17% (Шлейнис, 1986; Hogberg, 1991). При дозе 160 кг га^{-1} за два вегетационных периода 29-43-летние деревья усваивают до 36% внесенного азота, 120-140-летние сосны используют 12-28% (Melin et al., 1983; Nommik, Larsson, 1989). Количество азота, задерживаемого в подстилке и в минеральной почве на глубине до 32 см, колеблется в пределах 46-84%. Данных по систематическим исследованиям в течение нескольких лет с учетом всех основных компонентов лесной экосистемы и всех органов древесного растения в литературе нет.

Сосна может легко усваивать нитратную, аммонийную, амидную формы азота, а также в небольших количествах аминокислоты (Судницына, 1972; Прокушкин, 1992). Поступившие в растение нитраты почти полностью восстанавливаются в корнях. Активность НР в корнях сосны в 5-20 раз выше, чем в хвое (Margolis et al., 1988). Состав ферментов, участвующих в усвоении азота у хвойных, мало исследован (Scheronin, 1980; Громько, 1992; Margolis et al., 1988; Vezina, 1989). Поступивший в корни сосны азот транспортируется с ксилемным соком в форме аминокислот и амидов (Barnes, 1963; Кадушова, 1977). Поступление, распределение и реутилизация азота у сосны обусловлены фенофазой, возрастом, условиями среды (Судницына, 1972; Новицкая, Чикина, 1980; Melin, Nommik, 1983; Akama, 1986; Nommik, Larsson,

1989; Медведова и др., 1994). Несмотря на большое количество публикаций по данному вопросу в настоящее время нет целостного представления о путях поступления и трансформации азота у хвойного растения. Остаются открытыми и отдельные аспекты. Не будут ли накапливаться нитраты в органах сосны при выращивании в условиях высокого уровня нитратного питания? Какова зависимость состава азотных соединений в клеточном соке при транспорте азота из корней в надземные органы от фазы роста и условий среды?

Сосна обладает высокой по сравнению с другими древесными растениями реутилизационной способностью – у нее в осеннее время оттекает из хвои в другие органы 74% азота, у березы – 51%, а у ольхи – 2% (Zimka, Stachurski, 1976). В свежем опаде хвои у сосны содержится лишь 0,5% азота от сухой массы, в то время как в одно- двухлетней хвое – 1,3-1,5% (Судницына, 1967). Неоднократное использование азота у сосны подтверждается и биохимическими и изотопными методами (Судницына, 1972; Новицкая, Чикина, 1980; Gezelius et al., 1981; Новицкая и др., 1985; Акама, 1986). Детальные механизмы реутилизации азотных соединений у хвойных остаются не раскрытыми. Для решения этой проблемы эффективно применение наряду с методами изотопной индикации также методов нарушения морфофизиологических корреляций в древесном организме.

Отличительной особенностью древесных является то, что в результате многократно повторяющихся годовых циклов развития осуществляется процесс индивидуального развития растительного организма. У древесных растений он очень длителен и многогранен, поэтому его изучение относится к одной из самых сложных и трудно решаемых проблем физиологии растений. Особенности метаболизма хвойных растений в онтогенетическом аспекте остаются практически не исследованными (Осетрова, 1974). В частности, остаются не освещенными вопросы относительно изменения направленности обменных процессов при использовании азота у сосны с возрастом, относительно изменения с возрастом сезонной динамики обменных процессов основных метаболитов в органах.

Еще классическими работами Д.Н. Прянишникова (1899, 1925, 1945) показано тесное взаимодействие азотного метаболизма с углеводным обменом растений. У хвойных эта взаимосвязь также достаточно убедительно показана (Новицкая, Чикина, 1980; Новицкая и др., 1985; Судницына, 1998). Однако "несмотря на несомненную доказанность самого факта тесной взаимосвязи ассимиляции углерода и

азота, остается не изученным значение этой зависимости для продуктивности, для адаптации растений к воздействию различных факторов среды, в частности, высокого уровня азотного питания” (Андресва и др., 1998).

Анализ использования азота и углерода имеет неровостепенное значение при оценке интегрального показателя функционирования растительного организма – роста. В монографиях, посвященных различным аспектам физиологии сосны в условиях Карелии и Сибири, эти вопросы рассматриваются в тесной связи (Новицкая, Чикина, 1980; Новицкая и др., 1985; Судачкова и др., 1990). Можно выделить 4 аспекта взаимосвязи азотного обеспечения, азотного статуса и роста хвойного растения: 1 – обеспечение азотом и рост сосны; 2 – поступление, транспорт азотных соединений и рост растения; 3 – содержание азотных соединений в органах сосны и ее рост; 4 – азотный статус деревьев сосны, занимающих различное положение в пологе древостоя. Литературные данные об оптимальной для роста форме азотного питания противоречивы (Zajaczkowska, 1973; Melin et al., 1983; Agrawal, 1988; Nominik, Larsson, 1989; Kieliszewska-Robicka, 1991; Brockley, 1995). Не освещенным в литературе остается вопрос о зависимости транспорта азотных соединений из корней в надземные органы от интенсивности роста деревьев в различные фенофазы, о влиянии условий среды на эту зависимость. О содержании азота в органах сосны в связи с интенсивностью роста много литературы, которая в основном посвящена диагностике азотного питания. Сведения о корреляции содержания азота в органах сосны с интенсивностью роста не однозначны. Так, отмечается положительная корреляция содержания азота в хвое и интенсивности роста деревьев (Казимиров и др., 1977; Прокушкин, 1982). Имеются также сведения, что интенсивный рост деревьев сосны наблюдается при довольно широком диапазоне содержания азота в хвое (1,2-3,2% от сухой массы) (Прокушкин, Бузыкин, 1977).

Для интенсивного роста сосновые насаждения в условиях таежной зоны европейского Севера, как правило, бедны азотом. Необходимо его внесение в почву лесных питомников, культур и древостоев. Однако до настоящего времени нет еще надежных методов диагностики азотного питания хвойных растений. Существующие способы диагностики по анализу почвы и растений не позволяют определить необходимую для оптимального роста дозу азотной подкормки в конкретных фенофазах, условиях места произрастания и

климата (Gessel, Walker, 1959; Wehrmann, 1959, 1963; Wittich, 1958; Кошельков, Орлов, 1965; Слухай, 1966; Рийспере, 1968; Шумаков, Федорова, 1970; Костылева, 1972, 1973; Иванова, Лавриченко, 1975; Шлейнис, Рагоутис, 1976; Селезнев, 1977; Шумаков и др., 1977; Волчков, 1979; Морозова, Лазарева, 1979; Zinder, 1980; Fiedler, Hohne, 1984; Абражко, 1986; Кыдар, 1986; Бобкова, 1987; Гриненко, 1987; Schutz, Villiers, 1987; Рыбальченко и др., 1990; Стебакова, Буданцев, 1991; Edfast, 1997).

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Объекты, почвенно-климатические условия проведения экспериментов. Фенологическое развитие сосны обыкновенной

Основной объект исследования — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Использовали развивающиеся семена сосны от оплодотворения до полной зрелости, одно- и двухлетние сеянцы, деревья от 5-ти до старше 160-ти лет. Исследования проводили в условиях южной Карелии. На этой территории распространены подзолы и сильно-подзолистые почвы, которые принадлежат к грубым по механическому составу и бедным по содержанию элементов питания почвам с низким значением pH (3.4-4.4) (табл. 1). Характерно низкое содержание общего, минерального и гидролизуемого азота (табл. 2).

СХЕМЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

2.2. Исследование поступления азота (^{15}N) и его распределения в компонентах лесного питомника и 15-летнего сосняка брусничного

Объекты исследования — одно- и двухлетние сеянцы сосны на производственном поле лесного питомника. Подкормку сеянцев сосны начинали спустя 2 недели после появления всходов (1-я декада июля), затем удобрения вносили еще дважды с интервалом в 2 недели. В этот год азотно-фосфорно-калийные удобрения ($^{15}\text{N}_{60}\text{P}_{40}\text{K}_{60}$) под сеянцы второго года выращивания вносили в конце июня и в середине июля. На следующий год применяли трехразовую подкормку (III декада мая, II декада июня и июля) двухлетних сеянцев по двум вариантам опыта. В 1-м варианте опыта повторили испытанные в первый год дозы ($^{15}\text{N}_{60}\text{P}_{40}\text{K}_{60}$), во 2-м — вместе с $^{15}\text{N}_{60}\text{P}_{40}\text{K}_{60}$ внесли борную кислоту (B_2).

Таблица 1

Содержание макро- и микроэлементов в почве и хвое однолетних сеянцев сосны

Элемент питания	Содержание химических элементов, % от абсолютно сухой массы			
	в почве		в хвое	
	III декада сентября	I декада мая	III декада сентября	I декада мая
N	0,117	0,110	2,34	2,14
K*	2,990	3,480	0,43	0,43
P*	13,580	12,840	0,28	0,25
Ca	3,000	3,000	0,13	0,18
Mn	0,068	0,068	0,02	0,03
Zn	0,007	0,010	0,01	0,01
Cu	0,003	0,003	$85 * 10^{-5}$	$97 * 10^{-5}$
B	0,002	0,002	$58 * 10^{-5}$	$44 * 10^{-5}$
Co	0,001	0,001	$17 * 10^{-5}$	$22 * 10^{-5}$
Mo	0,0001	0,0001	$1 * 10^{-5}$	$13 * 10^{-5}$

Примечание : * - подвижные формы , мг / 100 г почвы

Таблица 2

Содержание различных форм азота в подзолистых почвах сосняков-брусничников и лесных питомников Карелии, % от общего азота почвы.

Общий азот составляет 0,1 % от сухой почвы в лесу и питомниках

Формы азота	Сосняк-брусничник	Лесной питомник
Негидролизующий	90 - 97	90 - 95
Гидролизующий (по Корнфиду)	3 - 10	4 - 5
Минеральный	0,5 - 3,5	2 - 3
Аммонийный	0,4 - 3,1	2 - 3
Нитратный	0,1 - 0,4	следы

Указаны дозы элемента в одну подкормку. Обогащение ^{15}N - 47,6 ат%. Биомассу однолетних сеянцев в контрольных и опытных вариантах определяли в октябре, двухлетних — ежемесячно с мая по август и в октябре. Образцы растительного материала для биохимических анализов отбирали в те же сроки. Одновременно отбирали пробы почвы пахотного и подпахотного горизонтов и лизиметрической поды с помощью специальных лизиметров (Чернобровкина, 1988). Для исследования распределения внесенного в почву азота в компонентах сосняка брусничного, меченый по азоту сульфат аммония с обогащением ^{15}N 18,5 ат% в дозе $120 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ д. в. был внесен в III декаде июня под 15-летнюю сосну в естественном подросте сосняка брусничного. В течение летне-осеннего периода трижды отбирали почвенные образцы, в которых определяли количество общего и меченого азота, в последующие два года анализ проводили в осенний период.

2.3. Выявление взаимосвязи поступления азота и содержания азотных соединений у сосны с ростом и ее зависимость от условий среды

Для исследования зависимости азотного статуса у сосны от интенсивности роста и от положения дерева в древостое был выбран 40-летний сосняк лишайниковый V класса бонитета. Исследовали 20 деревьев, которые занимали господствующее и подчиненное положение в пологе древостоя. Исследовали зависимость поступления азота в органы сосны и ее азотного статуса от температуры окружающей среды, от обеспечения макро- и микроэлементами, от интенсивности роста растений и от положения дерева в древостое. Для определения зависимости транспорта азотных соединений в надземную часть растения от интенсивности роста и температуры окружающей среды проводили анализ азотных соединений пасоки 25-летних деревьев сосны в сосняке черничном. Исследования проводили в мае-июне. Температуру воздуха измеряли круглосуточно с помощью термографа. Ежедневно измеряли длину растущих побегов.

Испыгивали различные дозы и сочетания элементов минерального питания при выращивании сеянцев сосны на втором году жизни в лесном питомнике в 22 вариантах опыта, включая контроль. Удобрения вносили трехкратно: в мае (III декада), июне (III декада) и июле (II декада). В каждую подкормку вносили аммиачную селитру,

карбамид (30, 60, 120 кг*га⁻¹ д.в.), суперфосфат двойной (20, 40, 80 кг*га⁻¹ д.в.), калий хлористый (30, 60, 120 кг*га⁻¹ д.в.), а также сульфаты марганца (7 кг*га⁻¹ д.в.), цинка (2, 4, 8 кг*га⁻¹ д.в.), меди (2,5 кг*га⁻¹ д.в.), борную кислоту (1, 2, 4 кг*га⁻¹ д.в.), нитрат кобальта (2,1 кг*га⁻¹ д.в.), молибденовокислый аммоний (5,7 кг*га⁻¹ д.в.). Для выявления нитратов в органах (корнях и хвос) двухлетних сеянцев сосны примесляли Ca (NO₃)₂ в дозах: 10, 30, 60, 80, 100 и 120 кг*га⁻¹ азота в сочетании P₄₀K₆₀B₂ трижды за сезон. В контроле удобрения не применяли.

2.4. Определение зависимости активности ГС в органах сеянцев сосны от фенофазы и азотного обеспечения

Определяли активность ГС в органах сеянцев сосны второго года выращивания в условиях лесного питомника в зависимости от обеспечения их азотом в различные фазы роста.

2.5. Постановка опытов по исследованию донорно-акцепторных отношений у сосны в процессе поступления, распределения и реутилизации азота

Для выявления направленности путей передвижения азотсодержащих соединений, особенностей перераспределения между органами и тканями в зависимости от активности процессов роста и поступления азота у сосны применяли методы изотопной индикации (¹⁵N), анализировали аминокислотный состав ксилемного сока, а также применяли способы экспериментального нарушения морфофизиологических корреляций в дереве: удаление почек, надземной части, странгуляцию и кольцевание.

2.6. Исследование влияния азотного обеспечения на фотосинтез и дыхание сосны

Для исследования влияния азотного питания на фотосинтез и дыхание сосны при различных температурах однолетние сеянцы сосны из питомника были пересажены по 1 растению в полиэтиленовые сосуды с песчаной почвой. Подкормку элементами питания, содержащими азот аммиачной — (NH₄)₂SO₄ или нитратной — Ca(NO₃)₂ форм и обеспечивающими дозы азота 10 (0,04 мг*сосуд⁻¹) 60 (0,24

мг*сосуд) и 120 (0,48 мг*сосуд⁻¹) кг*га⁻¹, проводили трижды в сезоне — в третьей декаде мая, июня и во второй — июля. Вместе с азотом вносили также другие элементы питания: фосфор в форме Са(Н₂РO₄)₂ в дозе 40 кг*га⁻¹ д.в. (0,16 мг*сосуд⁻¹), калий — в форме КСl в дозе 60 кг*га⁻¹ д.в. (0,24 мг*сосуд⁻¹), а также бор в виде Н₃ВO₃ в дозе 2 кг*га⁻¹ д.в. (0,08 мг*сосуд⁻¹). В августе первого и июле второго года в условиях фитотрона проводили исследование СО₂-газообмена целых сеянцев при варьировании температуры от +10°С до +35°С.

2.7. Исследование содержания азотных соединений и углеводов у сосны на разных этапах онтогенеза в различные фенофазы

Объектами исследования были семена сосны от оплодотворения до полной зрелости, 1-2-летние сеянцы, деревья в возрасте от 5-ти до старше 160-ти лет. С июля по сентябрь собирали развивающиеся семена с деревьев сосны в возрасте 20-25 лет. Проводили гистохимический анализ белков, нуклеиновых кислот, углеводов и липидов в семенах. Поглощение азота корнями 1-2-летних сеянцев и 15-летних деревьев сосны и распределение азота по органам исследовали методами изотопной индикации (¹⁵N). В начале роста, в период интенсивного роста и глубокого покоя определяли содержание азотных соединений, углеводов и липидов в тонких корнях сосны.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Определение общего азота и различных форм его в тканях органов сосны проводили по общепринятым методам (Щетинина, Бутенко, 1957; Куркаев, 1959), модифицированным для хвойных растений (Чикина, 1985). Нитраты в тканях сосны определяли ионоселективным методом. Анализ ¹⁵N в растительных образцах проводили по модифицированной для хвойных растений методике (Воронкова, 1985; Чернобровкина, Успенская, 1987). Поглощенный растениями азот почвы находили по разнице между накопленным общим азотом и азотом удобрений.

Выделение свободных и белковых аминокислот из растительного материала и приготовление буферных растворов проводили по методу Плешкова (1976). Содержание аминокислот определяли на автоматическом аминокислотном анализаторе марки ААА-339.

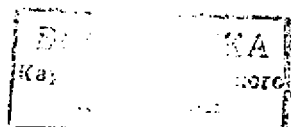
Для определения активности ГС в органах семян сосны использовали метод, основанный на способности ГС катализировать реакцию синтеза γ -ГТК. Содержание γ -ГТК определяли по калибровочной кривой, построенной с использованием синтезированного препарата (Евстигнеева и др., 1971). За единицу активности ГС принимали количество фермента, катализирующее синтез 1 мкМоля γ -ГТК за 1 мин. Удельную активность выражали числом единиц активности на 1 мг белка. Активность фермента определяли в трехкратной биологической и четырехкратной аналитической повторностях. Количество белка в растительном материале рассчитывали по содержанию азота растворимых белков.

Для гистохимического исследования накопления белков, нуклеиновых кислот, углеводов и липидов в семенах сосны использовали фиксированные образцы, фиксаторы — смеси Навашина, Карнуа, Левицкого (Дженсен, 1965). Органические соединения окрашивали различными красителями (Пирс, 1962; Дженсен, 1965; Иванов, Литвинская, 1967).

Определение содержания углеводов в корнях сосны проводили по методике, модифицированной в лаборатории Софроновой и соавторами (1978) для тканей хвойных растений. Интенсивность фотосинтеза и дыхания целых семян исследовали методом МФПЭ (Многофакторный планируемый эксперимент в эколого-физиологических исследованиях, 1986). Использовали метод моделирования с применением системы уравнений, описывающих взаимосвязь температуры, прироста сухой биомассы, видимого фотосинтеза и содержания углеводов в растениях (Gent, Epoch, 1983).

Агрохимический анализ почвы проводили по общепринятым методам. Содержание гумуса в почве определяли по методу Тюрина, азота — Кельдаля (Агрохимические методы..., 1975), фосфора и калия — по Кирсанову (Радов и др., 1978). Анализ ^{15}N в почве и лизиметрической воде проводили по методике Воронковой (1985). Определяли фосфор в растительных образцах по методу Конарева, Тютерева (1970), калия — спектрофотометрически на пламенном фотометре. Микроэлементы в растениях и почве анализировали методом атомно-абсорбционного поглощения или колориметрически (Методические указания..., 1983).

В таблицах и на рисунках приведены средние значения из 3-6 биологических повторностей и их стандартные ошибки. Достоверность



различий между вариантами определяли по критерию Стьюдента (Зайцев, 1984).

3. ПОСТУПЛЕНИЕ, ТРАНСПОРТ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РЕУТИЛИЗАЦИЯ АЗОТА У СОСНЫ

3.1. Поступление азота в корни и первичная метаболизация азотных соединений у сосны

Поступившие в растение нитраты почти полностью восстанавливаются в корнях. При различных дозах нитратного питания нитраты не накапливаются в органах двухлетних сеянцев сосны. Аммиачный азот может ассимилироваться в корнях и может без изменения поступать в надземные органы, где и вовлекаться в обмен. Фермент первичного усвоения аммонийного азота — ГС в период вегетации у двухлетних сеянцев сосны активна и в корнях, и в хвое, но в корнях ее активность выше, чем в хвое.

3.2. Ксилемный транспорт азотных соединений у сосны

В ксилемном соке сосны обнаружено 18 аминокислот, а также этаноламин и аммоний, превалирует содержание глутамина (46,0-56,6% от суммы аминокислот). Качественный и количественный состав азотных соединений в ксилемном соке сосны зависит от фенофазы и интенсивности роста растения.

3.3. Распределение азотных соединений в органах сосны

У двухлетних сеянцев сосны обыкновенной в год внесения азота (^{15}N) в почву на питомнике к осени в корнях задерживается от 10,1 до 16,5% от поступившего в растения элемента (рис. 1). Эти величины близки к аналогичным показателям для стеблей — 16,5- 21,3%, но значительно ниже по сравнению с хвоей — до 66,2 %. Накопление азота единицей сухой биомассы двухлетних сеянцев сосны в вегетационный период происходит ритмично.

У 15-летней сосны поступивший в корни азот в первый вегетационный период здесь не накапливается, а поступает преимущественно в хвою, большей частью в двухлетнюю, в меньшем количестве — в трех-, четырехлетнюю и в стебли побегов старше года.

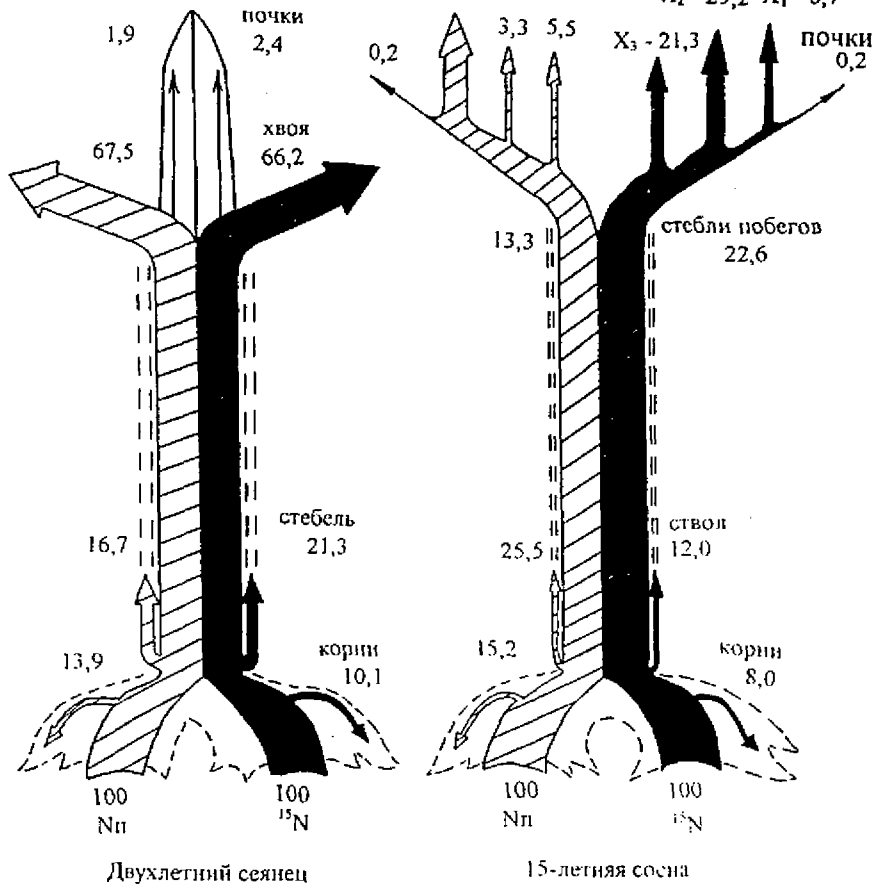


Рис. 1 Схема распределения почвенного (Nп) и внесенного в почву (¹⁵N) азота в двухлетнем сеянце и в 15-летнем дереве сосны по окончании одного вегетационного периода.

Примечание. За 100 принято количество поступившего азота в растение за сезон.

X₁, X₂, X₃ - хвоя первого, второго, третьего и старше годов жизни

Другие органы и ткани поглощают в первый год значительно меньше азота. В течение второго и особенно третьего вегетационных периодов происходит отток элемента из двухлетней хвои, которая становится в конце следующего вегетационного периода трехлетней. Одновременно отмечается интенсивный приток элемента в однолетнюю хвою, именуемую по окончании следующего вегетационного периода двухлетней. Молодые и старые стебли побегов постепенно накапливают азот. Значительное количество поглощенного азота концентрируется в ксилеме ствола на второй год после внесения элемента в почву и особенно на третий год, когда его уровень достигает и несколько превышает таковой в двухлетней хвое. Результаты показывают, что двухлетняя хвоя сосны подобна механизму, перекачивающему азот из почвы в другие органы и ткани, а ксилема является в итоге основным акцептором азота.

Из всех органов сосны различного возраста в различные фенофазы максимум поступившего из почвы азота фиксируется в первый год в хвое, затем в убывающем порядке располагаются стебли, корни, почки. Самые высокие аттрагирующие возможности у тканей почек. Низкий процент поступления азота в них по сравнению с другими органами объясняется незначительной биомассой их.

3.4. Состав азотных соединений в органах сосны

Общее содержание азота в сухом веществе различных органов у сосны колеблется от 0,40 (в ксилеме ствола) до 4,6% (в почках). В хвое содержание азота варьирует в широких пределах — от 0,95 до 3,2% от сухого вещества. На долю белков в органах сосны приходится до 90%, а в отдельные сроки до 99% азота. Все известные для растений фракции белков присутствуют в органах и тканях сосны. В максимальном количестве, до 50% от суммы белков, представлены неэкстрагируемые белки. Их количество значительно изменяется в годичном цикле — от 22 (в мае, в период роста почек) до 80% (в сентябре, октябре, в период глубокого покоя). Неэкстрагируемые или белки плотного остатка являются в основном белками структурных компонентов клетки. Среди растворимых белков важное место занимают щелочерастворимые (глобулины). Они составляют в органах сосны в среднем до 40% от суммы белков, в годичном цикле их содержание может изменяться от 15 (в августе) до 70% (в мае). Водорастворимые белки в органах сосны

составляют 5-10% от суммы белков, спирторастворимые - до 2% от суммы белков.

Принципиальных отличий в количественном содержании общего, белкового и небелкового азота, а также в соотношении белковых фракций в органах сосны и в органах других представителей хвойных — ели, лиственницы (Кудашова, 1974), а также травянистых растений (Курдунян, 1967) не наблюдается. В составе белковых аминокислот органов сосны преобладают глутаминовая, аспарагиновая кислоты, лейцин, в отдельные сроки может накапливаться аргинин (рис. 2). Эти аминокислоты преобладают и в составе белков других древесных и травянистых растений (Благовещенский, 1958; Кудашова, 1974; Чернобровкина, Иванова, 1978; Брей, 1986). Среди свободных аминокислот в органах сосны значительно преобладает содержание глутаминовой и γ -аминомасляной кислот. Судя по транспорту аммония из корней в надземную часть растения, уровень аммония в органах сосны может значительно изменяться. Нитраты в органах и тканях сосны содержатся в очень небольших количествах.

3.5. Реутилизация азотных соединений в органах сосны

Эксперименты по нарушению морфофизиологических корреляций в дереве в целях раскрытия закономерностей перераспределения азота у сосны и роли запасенного азота в росте органов растения показали, что в весеннее время, когда почва еще не оттаяла и поступления почвенного азота в растение нет, а почки уже начинают расти, основным поставщиком азота для роста почек является хвоя (рис. 3). Исследование электрофореграмм белков хвои и растущих почек, молодых побегов доказывает возможность участия хвои в обеспечении многообразия белков у растущих почек и молодых побегов. Обеспечение азотом почек весной и летом в период роста, а также после его окончания происходит в результате гидролиза главным образом неэкстрагируемых белков хвои, коры однолетних побегов. У деревьев сосны в июне отток азота из тканей корней в растущие побеги осуществляется в результате гидролиза преимущественно неэкстрагируемых белков, а в сентябре, в период затухания роста корней, происходит перенос азота в надземные органы в результате гидролиза глутелинов и альбуминов.

Из опытов с кольцеванием и странгуляцией следует, что для активного притока в хвою азотных соединений из корней по силеме

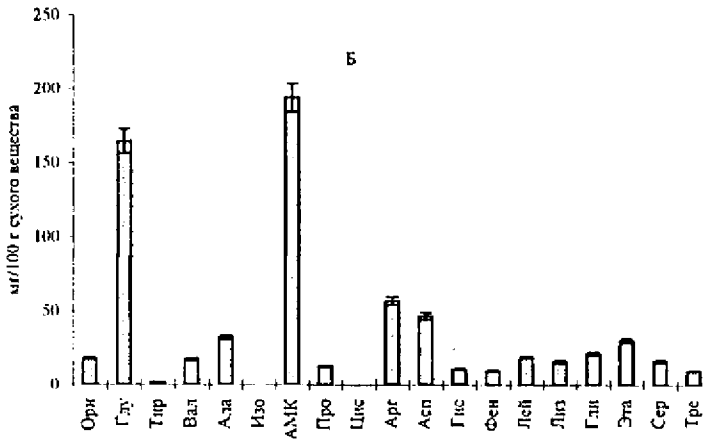
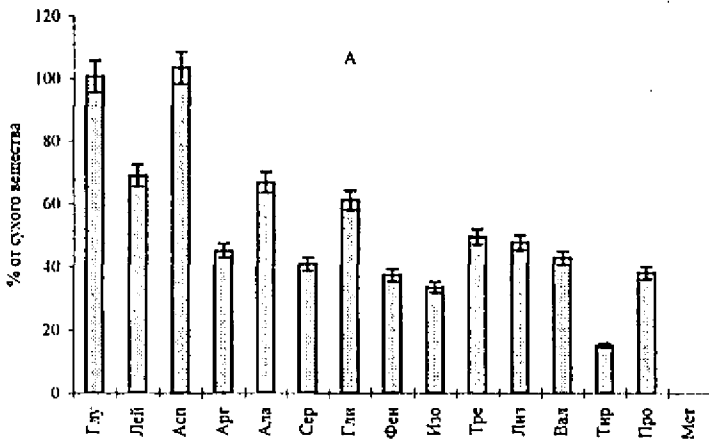


Рис. 2. Содержание белковых (А) и свободных (Б) аминокислот в корнях двухлетних сеянцев сосны в шоне

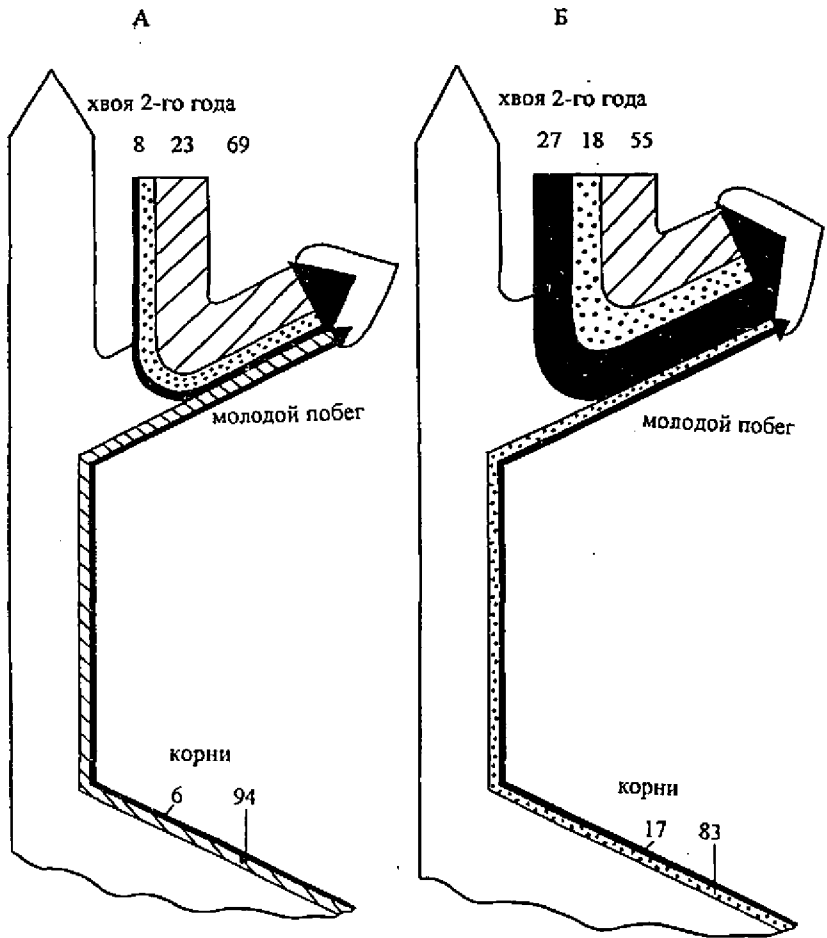


Рис. 3. Схема обеспечения азотом молодых побегов 20-летней сосны в период интенсивного роста (А) и окончания роста (Б) в результате гидролиза белковых фракций корней и хвои.

Примечание. За 100 принято общее количество оттекающего из органа азота.

▨ - азот незэкстрагируемых белков; ▤ - азот глютелинов; ■ - азот альбуминов

необходима “замкнутая” транспортная цепь, должен происходить отток метаболитов из надземных органов, иначе клетки хвоя перенасыщаются органическими веществами, особенно углеводами. Как следствие, тормозится приток в хвою азотных соединений из корней (рис. 4). В связи с ослаблением притока азота из корней в органы, расположенные выше кольца, наблюдается усиленный приток азота в хвою и почки ниже кольца, что создает условия для более интенсивного роста побегов, расположенных ниже кольца. Таким образом, древесное растение проявляет себя как целостная биологическая система, в которой в случае нарушения функционирования одной части, другая — мобилизует резервы для выживания и восполнения потери. При ослаблении в результате кольцевания притока метаболитов из надземных органов в корни происходит торможение оттока азота из корней в надземные органы.

Эксперименты с удалением всей надземной части дерева показывают, что корни сосны обладают определенной автономностью — независимостью обменных процессов от надземной части. В начале вегетационного периода в корнях без надземной части дерева происходит накопление азота, особенно фракции неэкстрагируемых белков, а осенью, в период замедления и окончания роста корней без надземной части, происходит накопление преимущественно растворимых в слабой щелочи белков и альбуминов. Сходство в азотном статусе корней сосны в опытах с удалением почек и всей надземной части свидетельствует об определяющей роли почек и растущего побега во влиянии всей надземной части на метаболизм корней. Об определенной автономии функционирования корней свидетельствуют и данные по углеводам — в корнях без надземной части сохраняется сезонная динамика углеводов на фоне крайне низкого их содержания (Софронова, 1991).

4. СЕЗОННАЯ РИТМИЧНОСТЬ ПОСТУПЛЕНИЯ АЗОТА, ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ АЗОТНЫХ СОЕДИНЕНИЙ И УГЛЕВОДОВ У СОСНЫ РАЗЛИЧНОГО ВОЗРАСТА

Процессы поступления и усвоения азота у хвойных в течение вегетационного периода протекают ритмично, о чем свидетельствуют ритмичное изменение активности ГС в корнях и ритмичное изменение количества накапливаемого азота растениями. Активность ГС в корнях и хвост сеянцев сосны при выращивании на лесном питомнике в

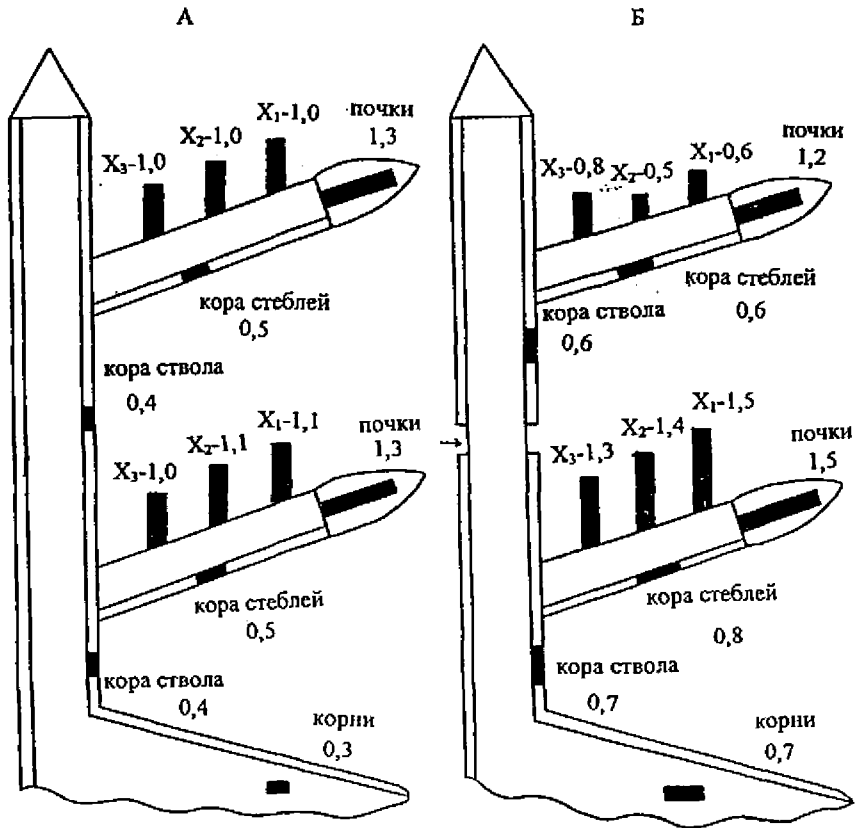


Рис. 4. Схема, характеризующая взаимосвязь ксилемного транспорта азота и флоэмного транспорта метаболитов у 20-летних деревьев сосны в опыте с кольцеванием.

Примечание. Показано содержание азота в органах контрольных (А) и окольцованных (Б) деревьев в % от сухого вещества. X₁, X₂, X₃ - хвоя первого, второго, третьего и старше годов жизни; → - кольцо

условиях Карелии не высока в мае, повышается в третьей декаде июня и несколько снижается в июле. Аналогичная динамика активности ГС прослеживается в корнях и хвое 15-летней ели в условиях центральной части России (Громыко и др., 1992).

Самое высокое количество поглощенного сеянцами элемента приходится на август и сентябрь. Однако абсолютные величины накопления азота растениями не являются показателями удельной активности процессов поступления и усвоения азота растениями, так как с увеличением биомассы растений повышается и количество поглощенного элемента при одинаковой скорости поступления в корни. Пересчет количества поглощенного азота на единицу сухой массы сеянцев показал, что самая высокая активность поглощения и усвоения азота у них наблюдается в июне.

В связи с изменением интенсивности поступления азота и других элементов минерального питания в хвойное растение по фенофазам и этапам онтогенеза и в связи с прохождением фенофаз в годичном цикле и этапах онтогенеза происходит изменение и статуса основных метаболитов в органах. Однако у деревьев сосны в результате ярко выраженной реутилизации азота, и в связи с пространственной удаленностью акцептора элемента и его использования для ростовых и формообразовательных процессов не наблюдается прямой корреляции между поступлением азота в растение и содержанием его в органах. Так в мае, при низкой интенсивности поступления азота из почвы в корнях отмечается высокое содержание азота. Далее в июне, несмотря на высокую интенсивность поглощения азота корнями, концентрация элемента в них резко падает. Это объясняется усиленным оттоком азотных соединений в надземные органы и ускоренным расходом его на рост самих корней.

В онтогенезе у сосны на имматурном этапе (5-7-летние сосны) отмечается повышенное содержание общего азота, белков, свободных аминокислот, дисахаридов, а также фосфолипидов в корнях в начале роста и после его окончания, в период глубокого покоя (рис. 5). Это обеспечивает корням молодых деревьев более высокий строительный и энергетический потенциал для начала роста в летний период и для адаптации к неблагоприятным условиям внешней среды в осенне-зимний. В период интенсивного роста уровни метаболитов в тонких корнях деревьев всех возрастных групп выравниваются, что указывает на мобилизацию возможностей растительного организма независимо от возраста реализовывать важнейшую функцию роста корневых

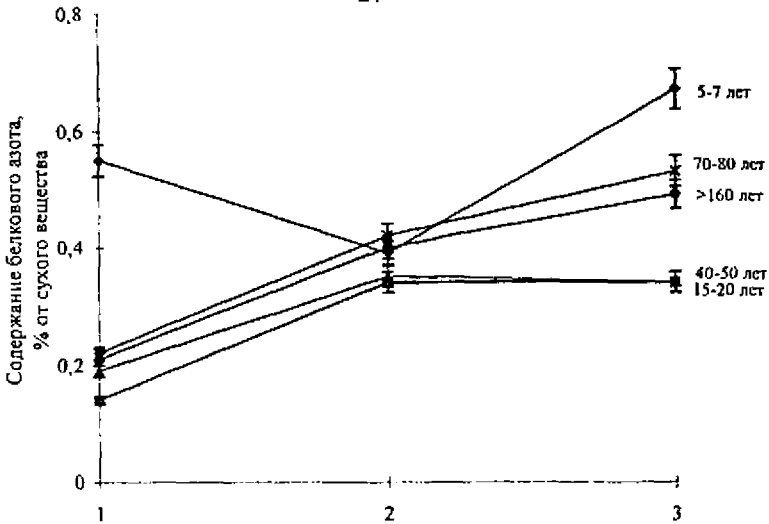


Рис. 5. Зависимость содержания белкового азота в корнях сосны от возраста растения и фенофаз.

Примечание. Возраст сосны: 5 - 7, 15 - 20, 40 - 50, 70 - 80, > 160 лет.
1 — начало роста побегов; 2 — интенсивный рост побегов; 3 — глубокий покой

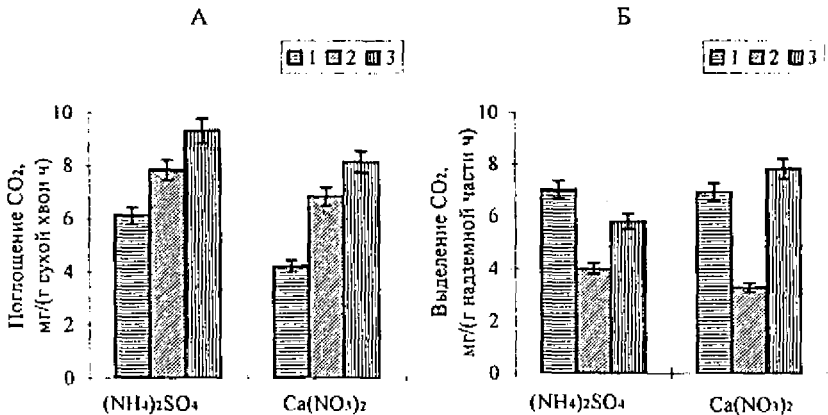


Рис. 6. Влияние азотного обеспечения на интенсивность фотосинтеза (А) и дыхания (Б) двухлетних сеянцев сосны

Примечание 1, 2, 3 - низкая, оптимальная, высокая доза азота

окончаний в летний период. С увеличением возраста сосны прослеживается тенденция снижения содержания крахмала в тонких корнях в начале роста, что можно связать с возрастным ограничением экспорта в корни фотоассимилятов в эту фазу. Независимо от возраста в тонких корнях сосны к осеннему периоду снижается содержание крахмала и повышается уровень дисахаридов и лабильных гемицеллюлоз. Процесс адаптации корней сосны различного возраста к осенне-зимнему периоду протекает по единой схеме изменения их углеводного статуса.

Особого внимания заслуживает вопрос относительно изменений в процессах распределения азотных и других соединений у древесного организма, связанных с репродуктивной функцией. С середины июля и в течение августа формирующиеся семена аттрагируют значительное количество метаболитов дерева. Это отражается на снижении поступления их в другие органы и ткани у плодоносящих деревьев в период вегетации в годичном цикле и в онтогенезе. В онтогенезе сосны наиболее заметны различия в содержании различных метаболитов в органах между молодыми неплодоносящими и половозрелыми деревьями (Шуляковская и др., 1996). У плодоносящих деревьев ниже уровень азота в вегетативных органах.

5. ВЛИЯНИЕ АЗОТНОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ СОСНЫ

Недостаточное азотное обеспечение, приводящее к ингибированию роста сеянцев, по сравнению с оптимальным уровнем азотного питания, понижает фотосинтетическую активность хвон сеянцев сосны (рис. 6). Это можно объяснить пониженным содержанием общего азота и почти всех его форм у растений, что отражается на биосинтезе фотосинтетических структур, активности ферментов, участвующих в фотосинтетических процессах. Высокие дозы азотного питания, ингибирующие рост сеянцев, в первый вегетационный период повышают интенсивность фотосинтеза хвон. В условиях нитратного питания, особенно в низких дозах, интенсивность фотосинтеза ниже, чем в условиях аммонийного. Низкие и высокие дозы азота обеих форм по сравнению с оптимальными повышают интенсивность дыхания, что может быть одной из причин снижения скорости роста сеянцев при неблагоприятных условиях азотного питания.

CO₂-газообмен растений, обусловленный их фотосинтезом и дыханием, достаточно термолабилен. Азотное обеспечение влияет на зависимость фотосинтеза и дыхания семян сосны от температуры окружающей среды. При недостаточном азотном обеспечении реакции фотосинтеза и дыхания у семян на изменение температуры в первый год снижена, во второй — практически отсутствует. При недостаточном азотном обеспечении повышается температура, при которой отмечается оптимум интенсивности фотосинтеза хвои (+12 ÷ +14⁰C и +17 ÷ +23⁰C соответственно при оптимальном и недостаточном азотном питании). Можно заключить, что дефицит азотного питания снижает чувствительность фотосинтеза и дыхания семян сосны к изменению температуры.

6. АЗОТНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ, АЗОТНЫЙ СТАТУС И РОСТ СОСНЫ

Азоту принадлежит определяющая роль в процессах накопления биомассы органами сосны. При совместном применении других дефицитных макроэлементов — фосфора и калия внесение дефицитного азота оказывает даже несколько меньший стимулирующий рост эффект на сеянцы сосны. Аммонийная форма азота более благоприятна для роста сеянцев, чем нитратная. Внесение в почву вместе с NPK дефицитного микроэлемента, в условиях Карелии — бора или цинка, значительно повышает интенсивность роста сеянцев. Совместное внесение нескольких микроэлементов оказывает меньший эффект на накопление биомассы сеянцами, чем применение одного дефицитного для роста микроэлемента. При внесении азота под сеянцы сосны они используют в первый вегетационный период почти половину внесенного элемента, при этом их биомасса повышается на 96% по сравнению с контролем. 15-летние деревья сосны в первый год используют 7,5% внесенного в почву азота, во второй — 5,8%, в третий — 4,2%. При этом дерево сосны в первый год запасает азот, а на следующий год в основном реализует его на ростовые процессы — повышение биомассы дерева составляет по годам соответственно 2 и 16% по сравнению с контролем. Такая же закономерность отмечается и для 15-летних деревьев ели (Судницына, 1998).

С ритмом роста 20-летних деревьев сосны коррелирует содержание азота в клеточном соке: чем выше интенсивность ростовых процессов, тем более высокое содержание азотных соединений

отмечается в соке (рис. 7). Ритмичность ростовых процессов сосны отражается и на качественном составе аминокислот киселемного сока: перед началом роста побегов в нем содержатся помимо постоянно обнаруживаемых за период исследований аминокислот аспарагиновая кислота, треонин и серин. С началом роста молодой хвои в киселемном соке отмечаются также богатые азотом аминокислоты: орнитин, гистидин, аргинин. В период похолодания при временном затухании роста содержание азота за счет снижения уровня аминокислот в соке падает, в значительном количестве обнаруживается аммоний.

На вопрос о том, коррелирует ли содержание азота в органах сосны с интенсивностью роста растения нельзя ответить однозначно. Корреляция азотного статуса и интенсивности роста сосны зависит от причин, вызвавших изменение скорости роста и от физиологического состояния древесного организма. При увеличении интенсивности роста сеянцев и деревьев сосны в результате повышения уровня азотного питания содержание азотных соединений в органах в течение определенного периода повышается (рис. 8). Характеризующиеся различной интенсивностью роста господствующие и угнетенные деревья сосны одного возраста в одном древостое практически не различаются содержанием азотных соединений в органах, особенно в интенсивно растущих — почках, растущих побегах, молодой хвое (рис. 9). В случае повышения содержания азотных соединений в органах сеянцев сосны при увеличении уровня азотного питания в первый вегетационный период повышается главным образом содержание небелкового азота. А на второй год на фоне повышения содержания всех форм азота особенно значительно повышается содержание растворимых белков. Отмечается более значительная прямая корреляция уровня растворимых белков с интенсивностью роста сеянцев сосны, чем неэкстрагируемых. Эта зависимость прослеживается также в сезонной динамике роста и развития молодого побега, молодой хвои, отличающихся ростовой активностью частей хвоинки (Новицкая и др., 1985). Неэкстрагируемые белки накапливаются в органах сосны к осеннему периоду. Таким образом, накопление растворимых белков в тканях сосны сопутствует интенсивному росту, а неэкстрагируемых — подготовке к осенне-зимнему периоду. Это согласуется с данными Ю.В.Новицкой и соавт. (1985), согласно которым большую роль в адаптации хвои сосны к осенне-зимнему периоду имеет изменение ультраструктуры клеток мезофилла в сторону увеличения объема цитоплазмы и количества мембранных структур.

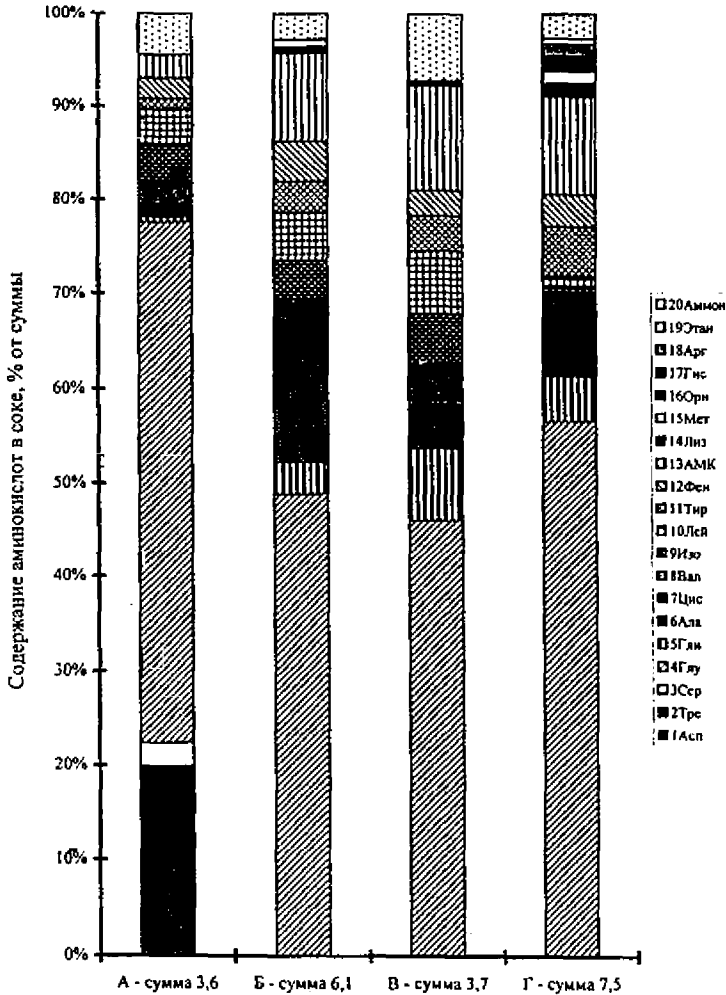


Рис. 7. Зависимость поступления азотных соединений из корней в надземные органы от фаз роста 20-летних деревьев сосны.
 Примечание. А — перед началом роста побегов; Б — начало роста побегов; В — затухание роста побегов при низкой температуре; Г — интенсивный рост побегов. Сумма аминокислот приведена в мг на 100 мл ксилемного сока

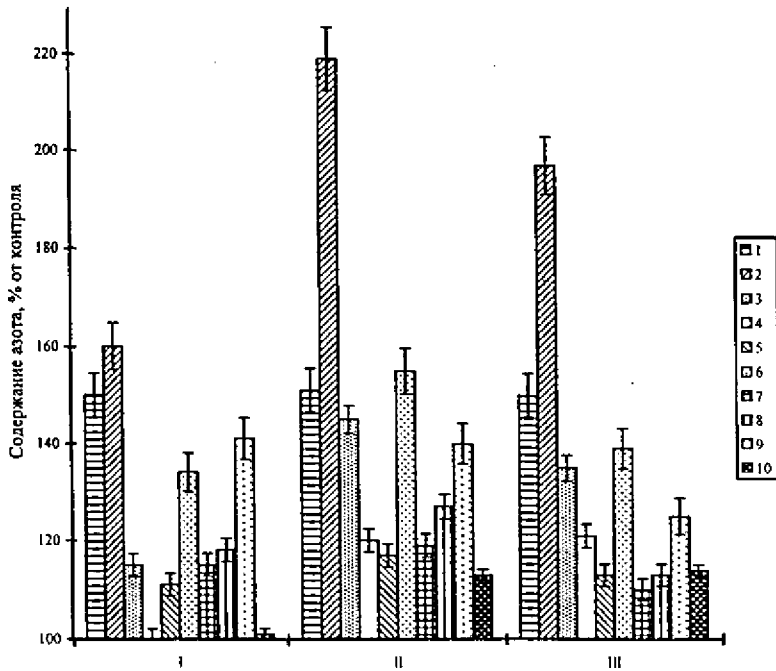


Рис. 8. Влияние внесения азота в почву сосняка брусничного на содержание элемента в органах и тканях 15-летней сосны на протяжении трех вегетационных периодов (I, II, III).
Примечание. Азот внесен в июне в форме $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ в дозе 120 кг/га.
1 - молодые корни диаметром < 3 мм; 2 - старые корни диаметром > 3 мм; 3 - кора ствола; 4 - ксилема ствола; 5 - стебли побегов старше одного года; 6 - стебли побегов до одного года; 7 - трех-четырёхлетняя хвоя; 8 - двухлетняя хвоя; 9 - однолетняя хвоя; 10 - почки

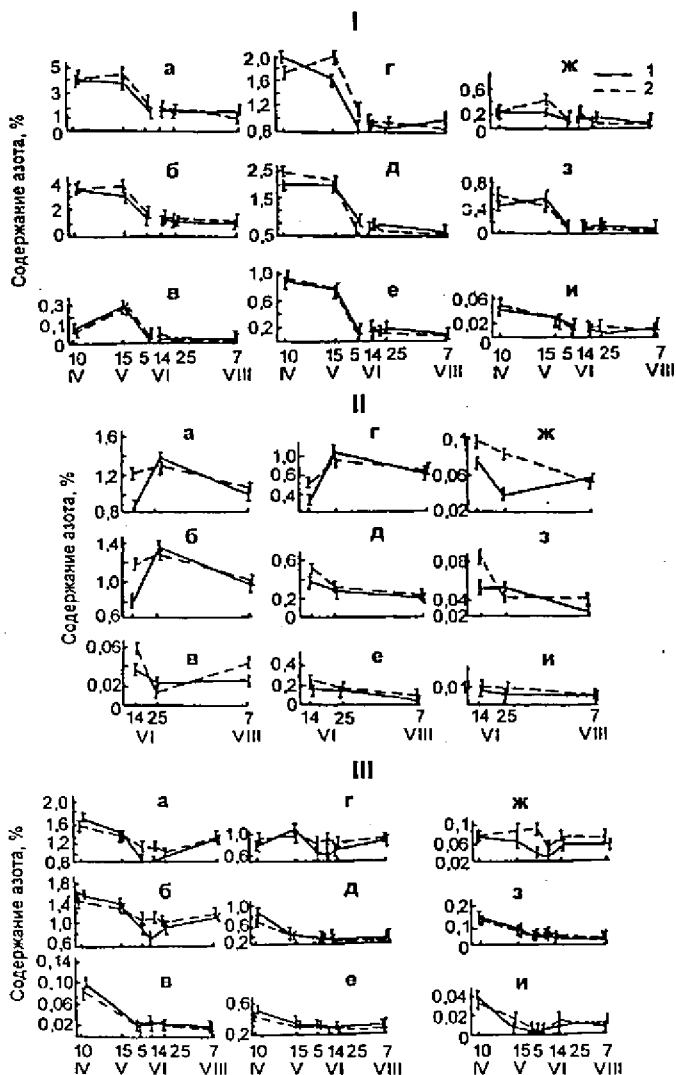


Рис. 9. Динамика содержания общего (а), белкового (б), небелкового (в) азота и азота неэкстратруемых белков (г), суммы растворимых белков (д), растворимых в слабой (е) и крепкой (ж) щелочи белков, альбуминов (з), проламинов (и) в почках и развивающихся из них органах сосны (I), в стеблях молодых побегов (II) и в однолетней хвое (III) сосны в весенне-летний период. 1 - господствующие, 2 - угнетенные деревья

7. ДИАГНОСТИКА АЗОТНОГО ПИТАНИЯ СОСНЫ

Наиболее рациональным способом определения необходимого для роста растений уровня азотного обеспечения является анализ возможности их усваивать максимальную дозу элемента из почвы в период активного роста. По уровню удельной активности фермента усвоения аммонийного азота — ГС в корнях и хвое сеянцев и саженцев сосны можно определить дозу азотной подкормки, необходимую для самого интенсивного роста растений в определенную фазу развития их в конкретных климатических и экологических условиях (табл. 3). В настоящее время этот способ диагностики азотного питания молодых древесных растений можно считать самым приемлемым и перспективным.

8. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВНЕСЕННОГО В ПОЧВУ АЗОТА В ЛЕСНОМ ПИТОМНИКЕ И ХВОЙНОМ ЛЕСУ

Двухлетние сеянцы в лесном питомнике в год внесения используют 29,7% внесенного в почву азота, 1,6% — перехватывает сорная растительность, 0,1% — теряется с лизиметрической водой, 23,4% — закрепляется почвой и 45,2% — составляют неучтенные потери (рис. 10). Внесение микроэлемента бора вместе с NPK способствует повышению использования внесенного в почву азота сеянцами сосны до 48,3%.

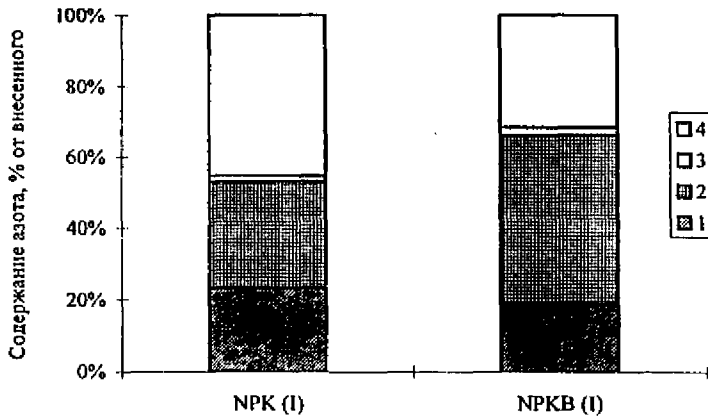
15-летние деревья сосны используют в год внесения азота в почву 7,5% его, растения напочвенного покрова (в основном брусника и мох) накапливают 5,7% элемента, в опаде закрепляется до 1,0% внесенного азота, в почве — 67,0%, неучтенные потери составляют 18,9%. Сеянцы и деревья используют больше почвенный азот, чем азот удобрений. Внесение дополнительного азота в почву в первый вегетационный период стимулирует мобилизацию почвенного азота сеянцами и растениями напочвенного покрова в лесу в первый вегетационный период, деревьями — лишь на второй и третий вегетационные периоды. Сопоставление данных, характеризующих использование внесенного в почву азота сеянцами сосны в лесном питомнике, сельскохозяйственными культурами на полях и деревьями в хвойном лесу показывает, что при определенных условиях сеянцы в первый год поглощают близкий процент азота удобрений с сельскохозяйственными культурами (до 50%) (Гамзиков и др., 1985), но значительно больше,

Таблица 3

Удельная активность ГС в корнях и хвое сеянцев сосны второго года жизни в зависимости от дозы внесенного в почву азота на фоне $P_{40}K_{60}B_2$ трижды за вегетационный период, мкМ γ -ГГК/мин* mg^{-1} белка

Доза азота, $kg^{-1}ga^{-1}$	III декада мая		III декада июня		II декада июля	
	Корни	Хвоя	Корни	Хвоя	Корни	Хвоя
Контроль	0,05± 0,014	0,02± 0,006	0,10± 0,014	0,08± 0,014	0,03± 0,005	0,02± 0,007
20	0,07± 0,012	0,04± 0,007	0,13± 0,010	0,12± 0,010	0,07± 0,006	0,03± 0,003
40	0,17± 0,019	0,13± 0,017	0,18± 0,017	0,13± 0,010	0,18± 0,014	0,09± 0,017
60	0,13± 0,016	0,11± 0,010	0,33± 0,026	0,24± 0,014	0,25± 0,020	0,17± 0,015
80	0,11± 0,017	0,08± 0,014	0,26± 0,014	0,20± 0,013	0,20± 0,022	0,15± 0,021
100	0,09± 0,013	0,06± 0,008	0,21± 0,017	0,13± 0,014	0,14± 0,019	0,06± 0,010
120	0,08± 0,017	0,06± 0,014	0,17± 0,010	0,10± 0,013	0,09± 0,017	0,05± 0,012
160	0,04± 0,004	0,03± 0,007	0,05± 0,010	0,01± 0,001	0,04± 0,005	0,01± 0,002

А



Б

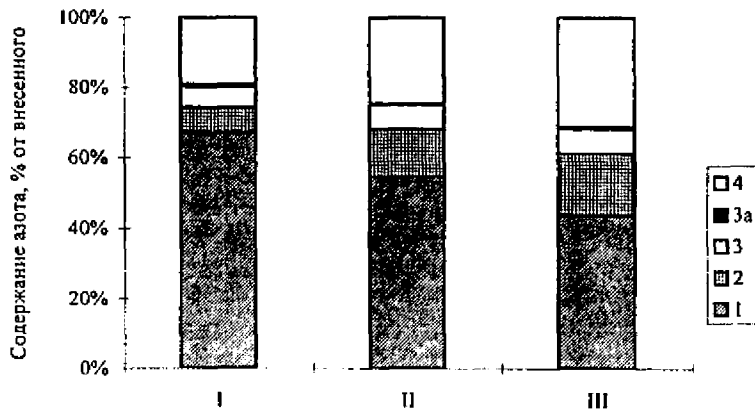


Рис. 10. Распределение внесенного в почву азота (^{15}N) в экосистемах лесного питомника (А) и сосняка брусничного (Б) по окончании одного-трех вегетационных периодов (I, II, III) при трехкратном внесении за сезон $\text{N}_{60}\text{P}_{40}\text{K}_{60}$ или $\text{N}_{60}\text{P}_{40}\text{K}_{60}\text{B}_2$ на питомнике и однократном в дозе азота 120 кг/га - в лесу

Примечание. 1 - почва, 2 - сеянцы, деревья; 3 - сорняки, започвенный покров; 3а - опад; 4 - потери азота

чем деревья, которые даже за 3 вегетационных периода используют меньше внесенного азота (17,5%), чем сеянцы в первый год. Однако потери азота удобрений в лесу меньше, чем в лесном питомнике и на полях, занятых сельскохозяйственными культурами. Потери азотных удобрений из системы "почва-растение" зависят от сроков внесения и доз удобрений. Одним из способов снижения потерь элемента в результате повышения коэффициента использования его растениями является внесение вместе с азотом дефицитных микроэлементов, в частности бора в условиях Карелии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема использования азота растениями всегда была в истории развития науки и остается в настоящее время одной из важнейших проблем в биологии. Особое место отводится проблеме использования азота различными видами, в частности древесными растениями со свойственной им спецификой метаболических процессов и взаимосвязи с окружающей средой. Необходимость проведения исследований использования азота древесными растениями, прежде всего хвойными, как наиболее ценными и широко распространенными породами, обусловлена теоретической и практической значимостью результатов, которые служат основой для выявления экофизиологических закономерностей использования азота древесными, в частности хвойными растениями, для разработки агротехнических мероприятий по интенсивному выращиванию хвойных лесов с высококачественной древесиной, а также в целях защиты окружающей среды от истощения лесными ресурсами и от загрязнения химикатами.

В литературе накоплен сравнительно большой экспериментальный материал, касающийся различных аспектов азотного обмена у хвойных в связи с минеральным питанием, продуктивностью и адаптацией к условиям среды. Литературные данные по проблеме нуждались в обобщении, анализе и дополнении результатами экспериментальных работ с использованием современных методов, в частности методов изотопной индикации. В связи с уникальной способностью сосны экономно утилизировать азот в ростовых процессах и расти в условиях различного режима минерального питания и климата выявлены закономерности использования элемента хвойным растением в насаждениях и естественных древостоях.

Более быстрыми темпами шло развитие представлений о закономерностях использования азота у травянистых растений, преимущественно у сельскохозяйственных культур, в связи с минеральным питанием, продуктивностью и адаптацией к неблагоприятным факторам среды. При выявлении общепланетических закономерностей использования азота растениями в результате сравнения данных по древесным и травянистым растениям не установлено принципиальных различий в содержании азотных соединений у растений разных видов.

ВЫВОДЫ

1. Аммонийная форма азота более благоприятна для роста сеянцев сосны, чем нитратная. При различных дозах нитратного питания нитраты не накапливаются в органах сеянцев. В процессе метаболизма аммония у сосны активное участие принимает фермент ГС. Транспортируется азот из корней в надземные органы в форме аминокислот, глутамина (до 68% азота сока) и аммония. Более половины поступившего азота в первый вегетационный период транспортируется в хвою, затем в убывающем порядке по величине аттрагируемого азота располагаются стебли, корни, почки.

2. Сеянцы в первый вегетационный период поглощают до половины внесенного в почву азота, который преимущественно транспортируется в хвою и в убывающем порядке располагается в стебле, корнях, почках. Почки обладают самой высокой мобилизирующей азот способностью. Деревья используют постепенно по годам внесенный в почву азот (7,5, 5,8 и 4,2%), а реализуют его на ростовые процессы преимущественно на второй год. При этом в первый вегетационный период азот поступает преимущественно в хвою, во второй год происходит перераспределение азота — из хвои старшего возраста в молодые побеги, молодую хвою, а также в ксилему ствола, которая на третий год становится важным акцептором азота.

3. До поступления почвенного азота в растение обеспечение элементом растущих почек и молодых побегов осуществляется в результате гидролиза преимущественно неэкстрагируемых белков хвои, коры побегов и корней. После окончания роста происходит транспорт азота в закончившие рост молодые побеги в результате гидролиза преимущественно неэкстрагируемых белков хвои, коры побегов, в

меньшей степени — глютелинов, альбуминов хвои, коры побегов, корней.

4. В опыте с кольцеванием при нарушении флоэмного транспорта метаболитов из верхней части дерева в нижнюю и в корни происходит торможение оттока азота из корней и ослабление притока азота в надземные органы выше кольца. При этом усиливается поступление азота в органы, ниже кольца. Древесное растение проявляет себя как целостная биологическая система, в которой в случае нарушения функционирования одной части, другая — мобилизует резервы для восполнения потери.

5. В онтогенезе у сосны на иматурном этапе в тонких корнях в начале роста и в период глубокого покоя отмечается повышенное содержание общего азота, белков, свободных аминокислот, дисахаридов и фосфолипидов. В период интенсивного роста уровни метаболитов в корнях деревьев всех возрастов выравниваются. Процесс адаптации корней сосны различного возраста к осенне-зимнему периоду протекает по единой схеме изменения их углеводного статуса.

6. Недостаточное азотное обеспечение понижает фотосинтетическую активность хвои. Дефицит азотного питания у сеянцев сосны снижает чувствительность фотосинтеза и дыхания к изменению температуры. Высокие дозы азотного питания, ингибирующие рост сеянцев, повышают интенсивность фотосинтеза хвои. В условиях нитратного питания интенсивность фотосинтеза ниже, чем в условиях аммонийного. Низкие и высокие дозы азота обеих форм повышают интенсивность дыхания.

7. С увеличением интенсивности ростовых процессов отмечается высокое содержание азота в кислом соке. Перед началом роста побегов в кислом соке содержатся, помимо постоянно обнаруживаемых за период исследований аминокислот, аспарагиновая кислота, треонин и серин. С началом роста молодой хвои в нем отмечаются также орнитин, гистидин, аргинин. В период похолодания при временном затухании роста содержание азота за счет снижения уровня аминокислот в соке падает, в значительном количестве обнаруживается аммоний.

8. Корреляция содержания азотных соединений в органах и интенсивности роста сосны зависит от причины, вызвавших изменение скорости роста и от физиологического состояния древесного организма. При увеличении интенсивности роста сеянцев и деревьев сосны в результате повышения уровня азотного питания содержание азотных

соединений в органах в течение определенного периода повышается. Характеризующиеся различной интенсивностью роста господствующие и угнетенные деревья сосны одного возраста в одном древостое практически не различаются содержанием азотных соединений в органах. Накопление растворимых белков в тканях сосны сопутствует интенсивному росту, а неэкстрагируемых — подготовке к осенне-зимнему периоду.

9. По уровню удельной активности фермента усвоения аммонийного азота — глутаминсинтетазы в корнях и хвое сеянцев и саженцев сосны можно определить дозу азотной подкормки, необходимую для интенсивного роста растения в определенную фазу развития в конкретных климатических и экологических условиях.

10. Использование внесенного азота сеянцами значительно больше, чем деревьями. Потери азота в лесу меньше, чем в питомнике. Одним из способов снижения потерь азота в результате повышения коэффициента его использования хвойным растением является внесение вместе с NPK также дефицитных для роста микроэлементов, в частности бора в условиях Карелии. Загрязнения окружающей среды от внесения азотных удобрений под лесные насаждения практически не происходит — с лизиметрической водой теряется незначительная часть азота.

Основное содержание диссертации изложено в следующих публикациях:

1. Чернобровкина Н.П., Иванова Р.П. Исследование аминокислотного состава семян и почек березы карельской в осенне-зимне-весенний период // Лесоведение. 1978, № 4. С. 47-52.

2. Чернобровкина Н.П. Исследование аминокислотного состава семян и почек березы карельской // Тез. докл. конф. "Исследования в области химии древесины". Рига, 1978. С. 33-34.

3. Чернобровкина Н.П. К вопросу о механизмах устойчивости семян и почек березы карельской к экстремальным факторам среды // Тез. докл. VIII Симпоз. "Физиологические проблемы Севера". Апатиты, 1979. С. 94-95.

4. Тренин В.И., Чернобровкина Н.П. Эмбриогенез и качество семян в культурах лиственницы сибирской // Лесоведение. 1984, № 2. С. 84-88.

5. Чернобровкина Н.П. Гистохимическое исследование женского гаметофита лиственницы сибирской // Тез. докл. II Всесоюз. симпозиум. "Половое размножение хвойных растений". Новосибирск, 1985. С. 45.

6. Чернобровкина Н.П., Успенская Л.Н. Сравнительное изучение азотного обмена деревьев сосны обыкновенной с различной интенсивностью роста // Тез. докл. Всесоюз. совещ. "Стабильность и энергетическая эффективность высокопродуктивных лесных биогеоценозов". Тарту, 1985. С. 159-160.

7. Чернобровкина Н.П., Новицкая Ю.Е., Успенская Л.Н. Исследование роли белковых фракций хвон сосны в процессах роста и адаптации к осенне-зимнему периоду при использовании метода декапитации // Тез. докл. V Всесоюз. симпозиум. "Биологические проблемы Севера". Якутск, 1986. С. 174-175.

8. Чернобровкина Н.П., Новицкая Ю.Е., Успенская Л.Н. Влияние кольцевания и странгуляции на азотный обмен сосны обыкновенной // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1987. С. 70-77.

9. Чернобровкина Н.П., Макаревский М.Ф. Аминокислотный состав киселемного сока сосны в связи с интенсивностью роста // Лесоведение. 1988. № 3. С. 66-69.

10. Чернобровкина Н.П., Успенская Л.Н. Динамика форм азота в органах сосны обыкновенной различной интенсивности роста // Лесоведение. 1988. № 6. С. 76-79.

11. Чернобровкина Н.П., Макаревский М.Ф., Успенская Л.Н. Влияние удаления почек на рост и обеспечение азотистыми веществами органов сосны // Физиология растений. 1988. № 6. С. 1123-1132.

12. Чернобровкина Н.П., Габукова В.В. Использование удобрений для выращивания сеянцев сосны в питомниках Карелии // Тез. докл. Всесоюз. конф. "Проблемы лесовосстановления в таежной зоне СССР". Красноярск, 1988. С. 249-251.

13. Чернобровкина Н.П., Макаревский М.Ф. Влияние декапитации, кольцевания и странгуляции на содержание азотных соединений у сосны // Тез. докл. III Всесоюз. конф. "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений". Петрозаводск, 1989. С. 139-141.

14. Чернобровкина Н.П., Успенская Л.Н. Аминокислотный состав глотелинов почек и развивающихся из них органов сосны // Тез. докл. III Всесоюз. конф. "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений". Петрозаводск, 1989. С. 141-142.

15. Стриганова Б.Р., Козловская Л.С., Кудряшева И.В., Чернобровкина Н.П. Пищевая активность дождевых червей и содержание аминокислот в темно-серой лесной почве // Почвоведение. 1989. № 5. С. 44-51.

16. Чернобровкина Н.П., Васильева Э.С., Успенская Л.Н. Влияние подкормок минеральными удобрениями на рост и элементный химический состав семян сосны // Применение отходов ЦБК в лесных питомниках. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1990. С. 58-67.

17. Чернобровкина Н.П., Успенская Л.Н., Леонтьева Р.В., Васильева Э.С. Подкормка семян сосны микроэлементами в питомниках Карелии // Методические указания Института леса КНЦ РАН. Петрозаводск: Изд-во КНЦ Р АН, 1990. 14 с.

18. Чернобровкина Н.П., Ивонис И.Ю. Влияние микроэлементов на рост и развитие сосны обыкновенной // Тез. докл. Второй Всесоюз.-техн. конф. "Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов". М., 1991. С. 161-162.

19. Попов Э.Г., Курец В.К., Таланов А.В., Табукова В.В., Чернобровкина Н.П. Действие и последствие температуры на CO_2 -газообмен сосны // Тез. докл. Междунар. симпоз. "Экологическая физиология хвойных". Абакан, 1991. С. 116.

20. Chernobrovkina N.P., Gabukova V.V. Role of roots and mycorrhiza in the nitrogen (^{15}N) assimilation by *Pinus sylvestris* // "Root ecology and its practical application": 3 Symp. Viena, Austria, 1991. P. 126.

21. Методические указания по системам применения удобрений на лесохозяйственных объектах/ Казимиров Н.И., Медведева В.М., Морозова Р.М., Чернобровкина Н.П., Синькевич С.М., Федорев Н.Г. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1991. 46 с.

22. Метаболизм сосны в связи с интенсивностью роста/ Габукова В.В., Ивонис И.Ю., Козлов В.А., Болондинский В.К., Софронова Г.И., Чернобровкина Н.П. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1991. (Монография). 162 с.

23. Чернобровкина Н.П., Габукова В.В., Успенская Л.Н. Азотный обмен сосны в связи с интенсивностью роста и минеральным питанием // Анатомия, физиология и экология лесных растений: Материалы XXVI сес. комис. им. Л.А.Иванова. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1992. С. 193-196.

24. Попов Э.Г., Курец В.К., Таланов А.В., Чернобровкина Н.П. CO_2 -газообмен сосны и ели // Анатомия, физиология и экология лесных

растений: Материалы XXVI сес. комис. им. Л.А.Иванова, Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1992. С. 158-162.

25. Чернобровкина Н.П., Габукова В.В., Успенская Л.Н. Влияние подкормок макро- и микроэлементами на рост сеянцев сосны в Карелии // Лесоведение. 1992. № 5. С. 10-18.

26. Chernobrovkina N.P., Gabukova V.V. Role of roots and mycorrhiza in the nitrogen (^{15}N) assimilation by *Pinus sylvestris* // "Root ecology and its practical application" International Society of root research. 3 Symp. Vienna, Austria, 1991. Klagenfurt, 1992. P. 593-596.

27. Чернобровкина Н.П., Габукова В.В., Успенская Л.Н., Кокунова Т.А. Распределение ^{15}N в органах сеянцев сосны // Лесоведение. 1993. № 4. С. 31-40.

28. Чернобровкина Н.П., Габукова В.В. Адаптация сосны к условиям азотного питания // Тез. докл. Третьего съезда Всерос. о-ва физиологов растений. СПб., 1993. С. 761.

29. Чернобровкина Н.П., Габукова В.В., Успенская Л.Н. Поступление, распределение и реутилизация азота у сосны обыкновенной // Тез. докл. Третьего съезда Всерос. о-ва физиологов растений. СПб., 1993. С. 450.

30. Чернобровкина Н.П. Усвоение и распределение азота по органам у 15-летней сосны обыкновенной // Физиология растений. 1994. Т. 41. № 3. С. 338-343.

31. Чернобровкина Н.П., Федорев Н.Г., Габукова В.В., Успенская Л.Н., Кокунова Т.А. Баланс азота (^{15}N) сульфата аммония в компонентах 15-летнего сосняка брусничного в южной Карелии // Структурно-функциональная организация лесных почв среднетасажной подзоны Карелии. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1994. С. 101-116.

32. Чернобровкина Н.П. Динамика содержания белков, нуклеиновых кислот, углеводов и липидов в формирующихся семенах сосны обыкновенной // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1994. С. 133-141.

33. Евстигнеева З.Г., Чернобровкина Н.П., Успенская Л.Н., Громыко Е.А., Шабалина Н.И. Определение дозы азотных удобрений по уровню активности глутаминсинтетазы для подкормки двухлетних сеянцев сосны обыкновенной // Тез. докл. Всерос. н.-техн. конф. "Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России на базе боров Среднего Поволжья". Йошкар-Ола, 1995. С. 54-55.

34. Чернобровкина Н.П., Успенская Л.Н. Участие азота (^{15}N) в синтезе белков корней и хвоя сосны обыкновенной // Тез. докл. 2-й Междунар. н.-практ. конф. Пермь, 1995. С. 139-140.

35. Шуляковская Т.А., Чернобровкина Н.П., Ивонис И.Ю. Особенности метаболизма сосны обыкновенной на разных этапах онтогенеза // Тез. докл. на юбил. конф. КНЦ РАН "50 лет КНЦ РАН". Петрозаводск, 1996. С. 202-204.

36. Chernobrovkina N. P., Shulyakovskaya T.A. Peculiarities of metabolism in scotch pine roots at various stages of ontogenesis and phenophase // Fifth symposium international society of root research. South Carolina, USA, 1996. P. 95.

37. Чернобровкина Н.П., Таланов А.В., Евстигнеева З.Г., Сазонова Т.А. Влияние азотного питания на рост, азотный метаболизм и CO_2 -газообмен сеянцев сосны обыкновенной при различных температурах // Тез. докл. 3-его ежегодного симпози. "Физико-химические основы физиологии растений и биотехнология. М., 1997. С. 105.

38. Чернобровкина Н.П., Евстигнеева З.Г., Громыко Е.А., Успенская Л.Н., Шабалина Н.И. Определение дозы азотных удобрений при подкормке сеянцев сосны обыкновенной в Карелии // Лесоведение. 1998. № 3. С. 49-57.

39. Chernobrovkina N.P., Shulyakovskaya T.A. Metabolic characteristics of growing and dormant Scotch pine roots in the course of tree development // Plant and Soil. 1998. V. 200. N 1. P. 357-367.

40. Чернобровкина Н.П. Фотосинтез и дыхание сеянцев сосны в связи с дефицитом и избытком азота в почве и колебаниями температуры // Тез. докл. Междунар. конф. "Экология таежных лесов". Сыктывкар, 1998. С. 103-104.

41. Чернобровкина Н.П. Распределение азота удобрений и почвы в компонентах лесного питомника и хвойного леса // Тез. докл. Междунар. конф. "Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии". Петрозаводск, 1999. С. 204-205.

42. Чернобровкина Н.П. Диагностика азотного питания сосны обыкновенной // Тез. докл. Междунар. конф. "Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии". Петрозаводск, 1999. С. 205.

43.Чернобровкина Н.П. Экофизиологические особенности использования азота сосной обыкновенной // Тез. докл. Всерос. совещ. "Экологический мониторинг лесных экосистем". Петрозаводск, 1999. С. 107.

44.Чернобровкина Н.П. Сезонная и онтогенетическая ритмичность поступления азота и изменения содержания азотных соединений в корнях сосны обыкновенной // Тез. докл. IV съезда о-ва физиологов растений России. Междунар. конф. "Физиология растений - наука III тысячелетия" М., 1999. С. 199.

45.Чернобровкина Н.П. Азотное обеспечение, азотный статус и рост сосны обыкновенной // Тез. докл. IV съезда о-ва физиологов растений России. Междунар. конф. "Физиология растений - наука III тысячелетия" М., 1999. С. 199-200.

Чернобровкина