На правах рукописи

Придача Владислава Борисовна

СООТНОШЕНИЕ N:P:K КАК ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

03.00.16 - экология

03.00.12. – физиология и биохимия растений

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Петрозаводск – 2002

Работа выполнена в Институте леса Карельского научного центра Российской академии наук

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор Марковская Е.Ф.

кандидат биологических наук Сазонова Т.А.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор Кищенко И.Т.

кандидат биологических наук Лайдинен Г.Ф.

Ведущая организация: Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 10 апреля 2002 года в 14 часов на заседании Диссертационного совета 212.190.01 в Петрозаводском государственном университете по адресу: 185640, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета

Автореферат разослан 8 марта 2002

152076К

Ученый секретарь Диссертационного совета, кандидат биологических наук Узенбаев С.Д.

БИБЛИОТЕКА
Карельского научного центра РАН

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Проблема познания механизмов, обеспечивающих стабильное функционирование организма и растительного сообщества при варьировании различных условий внешней среды, является одной из наиболее актуальных в современных исследованиях. Эта стабилизация тесно связана с понятиями норма реакции (Зайцев, 1983; и др.) и гомеостаза (Юсуфов, 1983; Осмоловская, 1998; и др.), то есть способностью организма поддерживать жизнедеятельность в определенном диапазоне варьирования условий среды. Одним из направлений исследования является поиск гомеостатических показателей. В качестве такого показателя рассматривается соотношение основных элементов минерального питания N:P:K (Лавриченко, 1968; Журбицкий, Лавриченко, 1979; Вахмистров, Воронцов, 1997). Так, по данным ряда исследователей, соотношение N:P:K в растениях данного вида в условиях адаптации не зависит от географических и почвенно-климатических условий и является видовым генотипическим признаком (Лавриченко, Журбицкий, 1976; Ниловская, Арбузова, 1978; и др.). Известно, что соотношение элементов, поглощаемых растением, оказывает большее влияние на его рост, развитие и продуктивность, чем их концентрация (Журбицкий, Лавриченко, 1979; Вильямс и др., 1986; Вахмистров, Воронцов, 1994). Основываясь на этих представлениях, Д.Б.Вахмистров с соавторами (Вахмистров и др., 1986; Вахмистров, Воронцов, 1997) экспериментально доказали существование биологического (внутреннего) и хозяйственного оптимумов минерального питания, которые характеризуются определенными соотношениями N:P:K. Эти опыты, выполненные только на однолетних травянистых растениях, дали основу для поиска путей оптимизации использования удобрений при выращивании растений. Особую значимость это имеет при искусственном выращивании лесных культур (Мордась, Синькевич, 1974; Синников и др., 1986; и др.), где большое внимание уделяется использованию минеральных удобрений (Казимиров и др., 1972; Чернобровкина и др., 1990; Лукина, Никонов, 1999; и др.).

Усиление воздействия промышленных предприятий на лесные массивы (Тарабрин и др., 1986; Судачкова и др., 1997; Ярмишко, 1997; Лукина, Никонов, 1998; и др.) приводит к серьезным нарушениям, как на уровне организма, так и на уровне экосистемы. Существуют многочисленные исследования, посвященные влиянию промышленного загрязнения на содержание элементов минерального питания в ассимиляционном аппарате хвойных в природных условиях (Илькун, 1978; Prusinkiewicz et al., 1992; Габукова, Ивонис, 1994; Барахтенова, 1995; Rautio et al., 1998;

Сергейчик, 2001; и др.). Работы по исследованию гомеостатических показателей, в частности соотношения N:P:K, в техногенной среде нам не известны.

Цель и задачи исследования. Целью работы явилась экспериментальная разработка гипотезы о соотношении N:P:K как гомеостатическом показателе функционального состояния растительного организма на примере хвойных растений. В задачи работы входило: 1) опробовать современные методические подходы (Вахмистров, Воронцов, 1997) для разработки путей оптимизации минерального питания хвойных растений; 2) исследовать содержание и соотношение NPK в разных органах у сосны обыкновенной и ели европейской в онтогенезе; 3) исследовать влияние почвенно-климатических условий на содержание и соотношение NPK в разных органах у сосны обыкновенной и ели европейской; 4) исследовать влияние различного уровня промышленного загрязнения на содержание и соотношение NPK в хвое сосны обыкновенной и ели сибирской.

Научная новизна. Впервые установлены значения соотношения основных элементов минерального питания N:P:K для сосны обыкновенной, соответствующие понятию хозяйственного и внутреннего (биологического) оптимумов. Показано, что различие по продуктивности растений (сухой массе) между этими двумя соотношениями составляет 15 %. Впервые показано, что соотношение основных элементов минерального питания у сосны и ели изменяется в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои и с ухудшением категории состояния в условиях загрязнения. Выявлены две группы сосновых фитоценозов, различающиеся по гидротермическому режиму почв, у которых отмечаются различия по соотношению N:P:K в хвое. Установлено, что соотношение N:P:K у сосны и ели не зависит от возраста дерева. Показана стабильность соотношения N:P:K для хвойных растений, произрастающих в различных географических условиях. Получены значения соотношения N:P:K для сосны и ели, значимо не различающиеся в условиях градиента загрязнения.

Практическая значимость работы. Знание биологической и "хозяйственной" потребности растений в основных элементах минерального питания дает возможность оптимизации использования удобрений, особенно при искусственных условиях выращивания, а также может быть использовано как диагностический признак оптимального уровня питания насаждения. Определение соотношения N:P:K в норме и условиях антропогенной нагрузки позволяет оценить физиологическое состояние дерева с целью прогнозирования того уровня неблагоприятных последствий техногенного загрязнения среды, который может привести к необратимым изменениям в растительном организме.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на IV молодежной научной конференции "Актуальные проблемы биологии и экологии" (Сыктывкар, 1999), международной научной конференции молодых ученых "Лес, наука, молодежь" (Гомель, 1999), IV и V Пущинской конференции молодых ученых (Пущино, 1999, 2001), международной конференции "Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии" (Петрозаводск, 1999), всероссийском совещании "Экологический мониторинг лесных экосистем" (Петрозаводск, 1999), на международной конференции "Физиология растений – наука III тысячелетия" в рамках IV съезда Общества физиологов растений России (Москва, 1999), всероссийском совещании "Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды" (Иркутск, 2000), VII молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2000), международной конференции "Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке" (Сыктывкар, 2001), совещании "Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы" (Москва, 2001).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 14 работ, включая 1 статью.

Личный вклад автора. Все работы по полевым и камеральным исследованиям выполнены лично автором или при его непосредственном участии.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 158 страницах машинописного текста, содержит 13 таблиц и 22 рисунка. Список цитируемой литературы включает 298 наименований, в том числе 74 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую и искреннюю благодарность научным руководителям Е.Ф.Марковской и Т.А.Сазоновой за всестороннюю помощь, ценные советы и рекомендации. Глубокую признательность за участие в проведении химических анализов, помощь и ценные советы автор выражает всем сотрудникам лаборатории физиологии и цитологии древесных растений и аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра Российской академии наук.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объекты исследования - ель европейская (Picea abies (L.) Karst.), ель сибирская (Picea obovata Ledeb.) и сосна обыкновенная (Pinus sylvestris L.). Работа включала вегетационные и полевые исследования.

Вегетационные опыты. Исследование соотношения N:P:K в среде и растениях было выполнено на проростках сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса КарНЦ РАН. Растения сосны обыкновенной выращивали методом песчаной культуры. Семена проращивали на влажной фильтровальной бумаге под светоустановкой при 25° С в течение трех суток. Наклюнувшиеся проростки высаживали в вегетационные сосуды с приготовленными на дистиллированной воде питательными средами согласно схеме опыта (табл. 1) и выставляли под светоустановку при освещенности 15 клк, температуре воздуха +23° С, относительной влажности воздуха 52 %. В каждом сосуде, содержащем 4.5 кг кварцевого песка, выращивали по 100 растений, при поливе дистиллированной водой по массе до 60 % от полной влагоемкости. Плотность посадки 1 раст./см^2. Во всех вариантах питательной смеси за 100 % принимали суммарную концентрацию N+P+K в среде Ингестада, равную 6.75 мг-атом/л (Гродзинский, Гродзинский, 1973). Содержание остальных макро- (г/л) и микроэлементов (мг/л) в питательных средах соответствовало среде Ингестада: 0.10 - $CaCO_3$, 0.15 – $MgSO_4*7H_2O$; 4.50 – $FeCl_3*6H_2O$, 0.5 – $MnSO_4$, 0.05 – $CuSO_4$, 0.05 – $ZnSO_4$, 0.96 - H_3BO_3, 0.006 – $(NH_4)_2MoO_4$. По окончании опытов, через 11 недель после посадки определяли сухую массу отдельных органов (корни, стебли, хвоя) и проводили их химический анализ. Сухой вес хвои, стеблей и корней определяли после высушивания до абсолютно сухого веса в термостате при температуре 105° С.

Полевые опыты. Заповедная территория ботанического сада Петрозаводского государственного университета (ПетрГУ) находится на широте 61°47' и входит в состав среднетаежной подзоны южной Карелии. Климат умеренно-континентальный (Романов, 1961; Атлас Карельской АССР, 1989). Исследуемый сосняк черничник располагается на подзоле железисто-гумусовом. Состав древостоя 10С, III класс бонитета. Средний возраст 150 лет. Ельник черничный произрастает на подзоле иллювиально-гумусово-железистом. Состав древостоя 10Е, III класс бонитета. Средний возраст 120 лет. Изучение сезонной динамики содержания и соотношения NPK в разных органах сосны и ели проводили на деревьях сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) 10-, 30- и 120-летнего возраста и ели

Таблица 1

Абсолютное и относительное содержание азота, фосфора и калия в среде и растениях

Номер варианта	В среде					В растениях				
	концентрация, мг-ат./кг				соотношение N:P:K, ат.%	содержание, мг-ат./г сухой массы				соотношение N:P:K, ат.%
	N	P	K			N	P	K		
1	0.27	6.21	0.27		4:92:4	22.00±1.78	5.60±0.31	9.70±0.40		59:15:26
2	0.27	4.72	1.76		4:70:26	21.30±1.74	5.10±0.22	15.20±0.83		51:12:37
3	0.27	3.24	3.24		4:48:48	20.40±1.75	5.30±0.26	23.60±0.49		41:11:48
4	6.21	0.27	0.27		92:4:4	46.30±2.01	4.00±0.33	9.00±0.33		78:7:15
5	4.72	1.76	0.27		70:26:4	36.10±1.90	6.00±0.41	8.90±0.36		71:12:17
6	3.24	3.24	0.27		48:48:4	37.00±1.96	8.90±0.63	8.50±0.30		68:16:16
7	1.76	4.72	0.27		26:70:4	30.70±1.81	4.70±0.32	8.00±0.17		71:11:18
8	1.36	4.72	0.67		20:70:10	26.30±1.66	4.70±0.27	11.10±0.24		62:11:27
9	1.02	4.72	1.01		15:70:15	27.20±1.60	4.80±0.23	11.80±0.31		62:11:27
10	0.67	4.72	1.36		10:70:20	24.60±1.75	4.60±0.20	13.40±0.25		58:11:31
11	4.72	1.02	1.01		70:15:15	36.30±2.10	5.40±0.28	13.70±0.34		65:10:25
12	4.72	1.36	0.67		70:20:10	39.30±1.94	5.60±0.19	9.50±0.20		72:10:18
13	1.76	2.49	2.50		26:37:37	24.90±2.06	6.80±0.31	22.90±1.10		46:12:42
14	3.24	1.76	1.75		48:26:26	32.80±1.81	6.40±0.24	21.50±0.75		54:11:35
15	3.24	2.50	1.01		48:37:15	32.90±2.03	5.50±0.25	11.00±0.58		67:11:22
16	2.50	3.24	1.01		37:48:15	29.50±1.83	6.20±0.36	11.30±0.43		63:13:24
17	1.76	3.24	1.75		26:48:26	28.50±1.62	5.70±0.29	14.90±0.35		58:12:30
18	1.01	3.98	1.76		15:59:26	24.00±1.44	4.30±0.21	15.20±0.28		55:10:35
19	3.98	1.76	1.01		59:26:15	30.40±1.92	5.60±0.30	14.70±0.44		60:11:29
20	3.98	2.50	0.27		59:37:4	30.10±1.98	6.10±0.29	8.60±0.30		67:14:19
21	3.60	1.90	1.25		53:28:19	28.30±1.72	5.60±0.22	14.40±0.42		59:11:30

европейской (Picea abies (L.) Karst.) 10-, 50- и 150-летнего возраста. Отбор образцов на пробных площадях проводили в соответствии с фенологическим развитием сосны и ели. Каждую возрастную категорию характеризовали пятью деревьями. Образцы хвои и почек отбирали и анализировали отдельно для каждого дерева.

Зона действия комбината "Североникель" находится в Мончегорском районе Кольского полуострова в северной подзоне восточноевропейской тайги и входит в атлантико-арктическую климатическую зону умеренного пояса. Для исследуемого района зональными являются северно-таежные маломощные подзолистые иллювиально-гумусово-железистые и торфяно-подзолистые глеевые почвы (Раменская, 1983).

Основными компонентами выбросов медно-никелевого комбината «Североникель» являются диоксид серы, тяжелые металлы – никель, медь, марганец, цинк и окислы азота (Крючков, Макарова, 1989; Лукина и др., 1994). По степени загрязнения и состоянию растительности район действия комбината разделяют на несколько зон (Крючков, Макарова, 1989). На расстоянии 5-10 км от источника загрязнения – зона полного разрушения экосистем (техногенная пустошь), где ежегодное выпадение сульфатной серы на 1 км^2 составляет 20-30 тыс. кг, сумма металлов - 60 тыс. кг/км^2, концентрация SO_2 в воздухе - 0.6-1.0 мг/м^3. На расстоянии 30 км - зона начальной стадии деградации экосистем. Годовое выпадение сульфатной серы 1000-2000 кг/км^2, сумма металлов 50-500 кг/км^2; концентрация SO_2 в воздухе - 0.07 мг/м^3. В фоновой зоне концентрация SO_2 в воздухе составляет 0.0009 мг/м^3.

Исследование влияния загрязнения на содержание и соотношение NPK в хвое сосны и ели проводили на деревьях сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) в сосняках кустарничково-лишайниковых и ели сибирской (Picea obovata Ledeb.) в ельниках кустарничково-зеленомошных. Отбор образцов проводили в августе с учетом деревьев разной категории жизненности (Алексеев, 1990; Ярмишко 1997) с трех пробных площадей: в 10 км от источника загрязнения - зоне разрушения экосистем (пр. пл. 1), в 30 км от комбината - зоне начальной стадии деградации экосистем (пр. пл. 2), в 60 км от комбината - зоне, являющейся условно фоновой (пр. пл. 3). На участке 30 км отбирали деревья сосны и ели 1 – 4 категории состояния. Каждую исследуемую категорию характеризовали тремя деревьями. Образцы хвои анализировали отдельно для каждого дерева.

Химический анализ проводили в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений и аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН. Содержание азота, фосфора, калия (% на сухой вес) в растительных образцах (почки, хвоя, стебли, корни) определяли в одной пробе

после мокрого озоления согласно "Методическому руководству по ускоренному анализу золы растений и определению азота" (1990). Повторность проб трехкратная. Среднее содержание элемента в целом растении (C) рассчитывали по формуле:

$$C = (\Sigma(c_o m_o))/m_\Sigma$$

где c_o – концентрация элемента в отдельном органе (% на сухой вес), m_o и m_Σ – сухая масса этого органа и целого растения, соответственно (мг на растение).

Обработка экспериментальных данных методами корреляционного и регрессионного анализов проводилась с использованием пакета программ Statistica for Windows 5.0 на ПЭВМ. Результаты экспериментов представлены в виде средней арифметической величины и стандартной ошибки. Оптимум N:P:K определяли методом корреляционного зондирования купола отклика «соотношение питательных элементов в среде – рост растений» (Вахмистров, Воронцов, 1994). Отклонения (разность между двумя тройными соотношениями) выражали как корень квадратный из суммы квадратов разностей долей отдельных элементов: $\Delta_\Sigma = \sqrt{\Delta^2_N + \Delta^2_P + \Delta^2_K}$ (Вахмистров, Воронцов, 1994). Полученные данные анализировались со степенью надежности 95 % ($P<0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение основных элементов минерального питания в среде и сеянцах сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.)

Содержание и соотношение NPK в среде и растении. Сопоставление данных по содержанию и соотношению азота, фосфора, калия в питательной среде и растении (табл. 1) показало, что они существенно различаются. Так, изменение содержания в среде N, P, K по вариантам опыта составило 96, 96 и 92 %, тогда как в целом растении - 56, 55 и 66 %, соответственно. Соотношение N:P:K в среде изменяли (4-92):(4-92):(4-48). Однако в растении этот показатель включает значительно более узкий диапазон, и он составил (41-78):(7-16):(15-48). Полученные данные позволяют выбрать диапазон соотношения N:P:K в среде, который значительно уже экспериментального, соответственно (10-70):(15-70):(4-27), и обеспечивает относительную стабильность соотношения N:P:K в растении, соответственно (55-72):(10-16):(16-35). Приведенные данные показали, что за счет избирательности поглощения проростками сосны диапазон варьирования содержания, и, в большей степени, соотношения NPK в растениях уменьшился в несколько раз. Полученные результаты поддерживают гипотезу Д.Б.Вахмистрова (1966) о двух видах избирательной способности. Первая из них (абсолютная избирательность) обеспечивает

различие между содержанием элементов в среде и растении, а вторая (относительная избирательность) связана с поддержанием в определенных условиях стабильного соотношения N:P:K в растении, что и следует из экспериментальных данных опыта. Это дает нам основание предполагать, что именно во втором диапазоне условий минерального питания соотношение N:P:K относительно стабильно и поддерживается как гомеостатический показатель, свидетельствующий о равновесном соотношении основных метаболических процессов в растении.

Определение хозяйственного и биологического оптимума N:P:K. Для последующей обработки были использованы методические подходы, разработанные Д.Б.Вахмистровым с сотрудниками (Вахмистров, Федоров, 1982; Вахмистров и др., 1986; Вильямс и др., 1986; Вахмистров, Смирнова, 1991; Вахмистров, Воронцов, 1994, 1997) по расчету соотношений элементов, которые определяют получение хозяйственного и внутреннего (биологического) оптимума.

Хозяйственный оптимум N:P:K определяется как соотношение питательных элементов в среде, которое обеспечивает формирование максимальной биомассы растений (Вахмистров, Воронцов, 1994).

Полученные экспериментальные данные по сухой массе растений в различных вариантах были наложены на триангулярную матрицу Гиббса и оказалось, что наибольшие значения сконцентрированы в верхней трети треугольника (рис. 1). С помощью метода корреляционного зондирования купола отклика «соотношение N:P:K – рост растений» (Вахмистров, Воронцов, 1994) рассчитали оптимальное соотношение N:P:K в среде - хозяйственный оптимум, выбрав в качестве параметра оптимизации сухую массу растения. Найденное оптимальное соотношение N:P:K составило 53:28:19 ат.%, r = -0.49±0.18, p<0.05, что было далее подтверждено статистически.

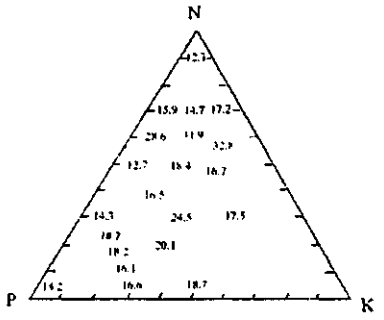

Рис. 1. Приблизительная картина купола отклика «соотношение N:P:K – рост растений» (числа – сухой вес растений (мг/растение), выращенных при разных соотношениях N:P:K в среде).

Биологический (внутренний) оптимум N:P:K - такое соотношение N:P:K в среде, при котором основные элементы минерального питания будут поглощаться и накапливаться в растениях в том же самом соотношении (Вахмистров, Воронцов, 1997). Вопрос о существовании баланса между содержанием элементов в среде и растении обсуждается в литературе (Сабинин, 1955; Ниловская, Арбузова, 1978; Ильин, 1985; Вильямс и др., 1986; и др.), и он соответствует понятию «внутреннего (биологического) оптимума» (Вахмистров и др., 1986; Вахмистров, Воронцов, 1997).

Для определения внутреннего оптимума рассмотрели зависимость доли каждого элемента в соотношении N:P:K в растениях от доли того же элемента в среде, независимо от вариации внешних долей двух других элементов. Проведенный расчет с использованием регрессионного уравнения типа: $y = a + b*x$, где y - расчетные доли в соотношении N:P:K в растениях (%), x- заданные в эксперименте доли в их тройном соотношении в среде (%), a, b – коэффициенты, показал (рис. 2), что на графиках имеются точки, в которых доля элемента в растениях одинакова с его долей в среде; следовательно, их можно считать равновесными, а значит, оптимальными (Вахмистров, Воронцов, 1997). По данным этого опыта доли для N, P, K составили 70, 9 и 48 %, соответственно. Сумма этих величин (127) не равна 100 %, поскольку значения доли каждого элемента выведены без учета парных отношений двух других. Распределив невязку (27 %) пропорционально долям элементов, соотношение N:P:K составило 55:7:38, а с учетом взаимовлияния элементов значение внутреннего оптимума для сосны составило 55:8:37, что соответствует состоянию баланса между долями азота, фосфора, калия в среде и растении. Сопоставление внутреннего оптимума (55:8:37) с хозяйственным оптимумом (53:28:19) показало, что они значимо различаются. Различие между обоими соотношениями при уровне значимости (P_{05}) составило 27 %.

Следовательно, для удовлетворения собственных биологических потребностей растений (внутренний оптимум) и для наибольшего накопления ими биомассы (хозяйственный оптимум), требуется практически одинаковая доля азота в тройном соотношении в среде, соответственно, 55 и 53 ат.%. Доля же фосфора в «хозяйственном» оптимуме выше в 3.5 раза, а калия – ниже почти в 2 раза, чем в биологическом. Различие по продуктивности (сухой массе) между этими двумя соотношениями достоверно различалось и составило 15 %.

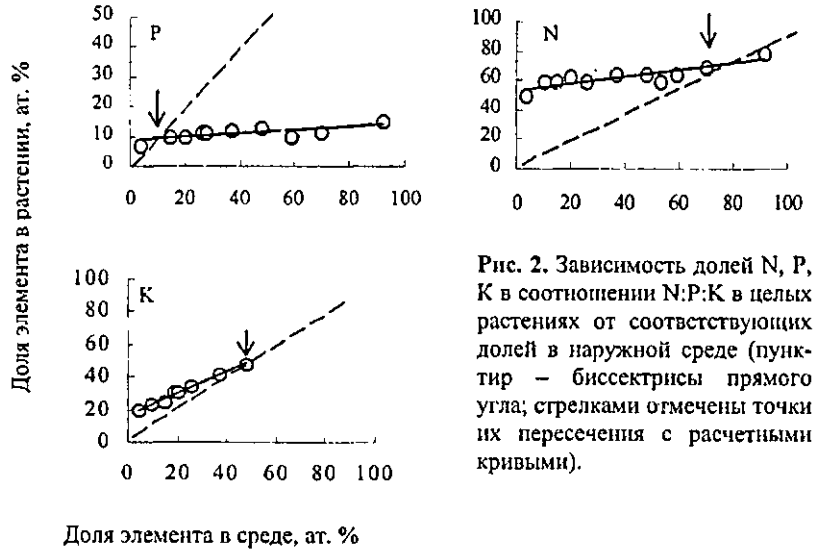

Рис. 2. Зависимость долей N, P, K в соотношении N:P:K в целых растениях от соответствующих долей в наружной среде (пунктир – биссектрисы прямого угла; стрелками отмечены точки их пересечения с расчетными кривыми).

Эти данные позволяют рассчитать оптимальную дозу удобрения исходя из биологических особенностей данного вида. Для перевода найденных соотношений в конкретные дозы удобрений было использовано уравнение, предложенное Д.Б.Вахмистровым и В.В.Смирновой (1991). Были получены следующие значения дозы удобрений: N50P134K60, которые обеспечивают максимальный рост проростков сосны (хозяйственный оптимум), и они оказались близкими к рекомендованному по справочнику удобрению N50P150K50 (Ионин и др., 1984). Что касается биологических потребностей растения, то расчет удобрения на основании соотношения для внутреннего оптимума показал иное значение - N52P38K118. Анализ двух расчетных значений удобрения на основании соотношений хозяйственного и внутреннего (биологического) оптимумов показал, что в практике доза фосфора без значительного ущерба для насаждения (снижение продуктивности на 15 %) может быть снижена почти в 4 раза. Доза калия, напротив, может быть увеличена в 2 раза. Такая коррекция доз удобрений в соответствие с потребностями растений позволит минимизировать потери питательных веществ из почвы и уменьшит загрязнение почв и водных источников избыточно вносимыми удобрениями.

Таким образом, полученные данные показали, что и у хвойных растений значения внутреннего (биологического) и хозяйственного оптимумов минерального питания значимо различаются, что дает возможность оптимизации в использовании удобрений, особенно при искусственных условиях выращивания.

Содержание и соотношение NPK у сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) и ели европейской (Picea abies L.) в разных экологических условиях

Содержание и соотношение NPK у сосны обыкновенной и ели европейской в течение вегетации. Хорошо известно, что у древесных растений отмечаются большие изменения содержания азотных, фосфорсодержащих веществ и калия в тканях и органах и их перераспределения в соответствии с потребностями растительного организма в течение вегетационного сезона (Новицкая, 1971; Судачкова, 1977; Чикина, 1985; Габукова, 1989; и др.). Если по содержанию элементов имеются многочисленные работы, то данных по соотношению N:P:K значительно меньше. Мы рассмотрели этот показатель по отдельным органам в системе целого растения.

Полученные результаты по содержанию основных элементов минерального питания (N, P, K) в разных органах (в почке, однолетней и двухлетней хвое) у сосны и ели в течение вегетации показывают их разнонаправленные изменения, характер которых хорошо согласуется с литературными данными (Новицкая, 1971; Чикина, 1985; Габукова, 1989; Чернобровкина, 1999; и др.). Следует отметить, что величина диапазона изменения содержания азота, фосфора, калия с возрастом обоих хвойных растений изменялась незначительно. В зависимости от внешних условий все абсолютные значения содержания элементов выше и диапазон варьирования больше у ели по сравнению с сосной. Так, например, в течение вегетации содержание азота в почках деревьев сосны разных лет жизни варьировало в пределах 0.93-2.61, фосфора – 0.18-0.37, калия – 0.35-1.12 % от сухого веса, тогда как в почках ели, соответственно, 1.01-3.43, 0.13-0.43 и 0.30-1.52 % от сухого веса. Аналогичные данные были получены и по хвое.

Полученные данные по соотношению элементов показали, что в процессе развития хвои (от почки до двухлетней хвои) при достаточно большом диапазоне варьирования содержания элементов, по величине соотношения N:P:K у обоих хвойных растений отмечается явная стабилизация. Так, например, если содержание N, P, K в разных органах в течение вегетации изменяется в 2-3 раза, то их соотношение как у сосны, так

и у ели варьирует в значительно меньшей степени – в пределах 5-24 %. При сопоставлении данных по изменению соотношения N:P:K у деревьев различного возраста (по данным за вегетацию) оказалось, что диапазон варьирования элементов по соотношению N:P:K изменяется незначительно. При этом соотношение макроэлементов у сосны и ели значимо изменяется в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои. Так, например, в почке, однолетней и двухлетней хвое сосны соотношение элементов составило, соответственно, 57:10:33, 60:9:31 и 72:9:19. Эти изменения тесно связаны с собственной избирательностью отдельных органов (Вахмистров, 1966), которая зависит от их донорно-акцепторной активности.

Следует отметить, что соотношение N:P:K в однолетней хвое сосны (60:9:31) в естественных условиях произрастания сходно с данными при внутреннем (биологическом) оптимуме (55:8:37). Это свидетельствует о поддержании в естественных условиях произрастания растительного организмв именно внутреннего (биологического) оптимума, что подтверждает идею о стратегии развития растений, которая не ориентирована на достижение максимальной продуктивности.

Содержание и соотношение NPK у сосны обыкновенной и ели европейской в разных типах леса. Для оценки влияния фитоценотических условий на содержание и соотношение NPK у деревьев сосны и ели использовали данные Н.И.Казимирова и Р.М.Морозовой (1973), Н.И.Казимирова и соавторов (1977), Т.А.Сазоновой и С.В.Колосовой (1992), по которым рассчитали соотношения N:P:K. Экологический ряд сосняков и ельников был представлен 7 типами леса, произрастающими в непосредственной близости друг от друга и различающимися производительностью (текущий прирост варьирует, соответственно от 2.9 до 7.3 $м^3$ и от 2.8 до 9 $м^3$).

Сравнительные данные по содержанию и соотношению NPK в почве и разных тканях и органах сосны в различных по продуктивности сосняках показали, что в связи с избирательностью поглощения как содержание, так и соотношение макроэлементов различается между растением и почвой в разных типах фитоценозов. Так, например, в сосняке лишайниковом в почве содержание азота, фосфора, калия составило 0.87, 0.024 и 0.041 % от сухого вещества и соотношение 93:3:4, соответственно. При этом в растении содержание N, P, K различается по органам и составило, соответственно, в древесине - 0.09, 0.005, 0.04, в коре – 0.35, 0.01, 0.007, в ксилемном соке - 3.17, 1.06, 5.34 и в хвое - 0.98, 0.11, 0.58 % от сухого вещества; соотношение N:P:K, соответственно, было 67:4:29, 95:3:2, 33:11:56 и 59:6:35. Рассмотрение данных по соотношению N:P:K в

разных органах сосны показало, что достоверно выделяются две группы сосновых фитоценозов. Первая группа включает сосняки, произрастающие на сухих и свежих почвах: лишайниковый, вересковый и брусничный. Во вторую группу вошли сосняки, произрастающие на свежих, сырых и мокрых почвах: черничный свежий, черничный влажный, кустарничково-долгомошный и багульниково-сфагновый. Внутри этих групп значения соотношения N:P:K достаточно близки, особенно в хвое и древесине. Так, соотношение N:P:K в хвое и древесине деревьев сосны первой группы было (59-66):(5-6):(29-35) и (67-73):(3-4):(24-29), а во второй группе, соответственно, (70-74):(5-6):(20-25) и (80:2:18). Различия отмечаются по доле азота и калия. Сопоставление величины текущего прироста в сосновых фитоценозах и соответствующих соотношений N:P:K в хвое показало отсутствие достоверных зависимостей.

Анализ данных по содержанию и соотношению NPK в разных органах ели европейской и почве показал, что они значимо различаются. Данные по соотношению макроэлементов в разных типах леса показали, что у деревьев ели, произрастающих в различных типах фитоценозов, соотношение N:P:K практически одинаково. Различия отмечаются только по органам внутри растительного организма. Так, в хвое деревьев ели в различных по продуктивности ельниках соотношение N:P:K составило (62-65):(7):(28-31), тогда как в корне – (69-71):(5-7):(23-26). Определенной связи между текущим приростом в еловых фитоценозах и соотношениями N:P:K в хвое ели так же не выявлено.

Сопоставление двух исследуемых видов хвойных растений показало большую стабильность соотношения N:P:K у ели по сравнению с сосной. Высокий уровень стабильности соотношения N:P:K, вероятно, свидетельствует о том, что исследуемые фитоценозы различной продуктивности в природных условиях произрастают в пределах диапазона условий минерального питания, где работают механизмы гомеостатирования. В свою очередь, размеры этого диапазона зависят, по-видимому, от эколого-биологических особенностей растительного организма. Так, эврибионтные свойства сосны проявляются в адаптации к диапазону почвенных условий за счет широкого диапазона гомеостатирования, что реализуется в ее дифференцированной адаптации к двум различающимся группам фитоценозов.

Содержание и соотношение NPK у сосны обыкновенной и ели европейской в разных географических районах. Для исследования влияния климатических условий на содержание и соотношение NPK в хвое сосны и ели использовали собственные экспериментальные и литературные данные (Орлов, Кошельков, 1971; Победов, 1972; Казимиров, Морозова,

1973; Иванова, Лавриченко, 1975; Казимиров и др., 1977; Бобкова, 1987; Лукина, Никонов, 1996), по которым рассчитали соотношения N:P:K.

Проведенное исследование выявило различие в абсолютном содержании азота, фосфора, калия в хвое сосны и ели в разных географических условиях.

Таблица 2

Соотношение N:P:K (%) в хвое деревьев сосны и ели в зависимости от географических условий произрастания

Место сбора образцов	N:P:K	Авторы
Сосна		
Кольский полуостров, 60 км	68:10:22	наши данные, 1997
к западу от г. Мончегорска	65:7:28	Лукина, Никонов, 1996
Карелия, г. Костомукша	66:7:27	наши данные, 1996
Коми АССР	64:8:28	Бобкова, 1987
Карелия, г. Петрозаводск,	65:9:26	наши данные, 1999
Карелия, заповедник "Кивач"	65:9:26	Казимиров и соавт., 1977
Коми АССР	66:8:26	Бобкова, 1987
Московская обл.	66:9:25	Иванова, Лавриченко, 1975
Ярославская обл.	67:9:24	Орлов, Кошельков, 1971
БССР	69:6:25	Победов, 1972
Германия, Бавария	69:8:23	Wehrmann, 1963
Ель		
Кольский полуостров, 60 км	54:11:35	наши данные, 1997
к западу от г. Мончегорска	56:6:38	Лукина, Никонов, 1996
Карелия, г. Костомукша	55:11:34	наши данные, 1996
Коми АССР	55:9:36	Бобкова, 1987
Карелия, г. Петрозаводск,	59:9:32	наши данные, 1999
Карелия, Кондопожский р-он	62:7:31	Казимиров, Морозова, 1973
Коми АССР	55:8:37	Бобкова, 1987
Московская обл.	54:8:38	Орлов, Кошельков, 1971
Ярославская обл.	55:10:35	Орлов, Кошельков, 1971
ЧССР	56:9:35	Матерна, 1964
Германия, Бавария	56:7:37	Wehrmann, 1963

Сопоставление данных по соотношению элементов в хвое сосны и ели показало (табл. 2), что эти величины близки внутри вида и практически не зависят от географического произрастания объекта. При этом между видами они различаются, и средние значения соотношения N:P:K у ели и сосны составили соответственно, 56:9:35 и 66:8:26, что достаточно близко к предложенным В.М.Лавриченко (1968) для ели – 60:9:31 и сосны – 67:7:26. Приведенные данные показали достаточно высокий уровень стабильности соотношения N:P:K. Это свидетельствует о том, что

152076К

исследуемые растения в природных условиях произрастают в пределах диапазона условий, где работают механизмы гомеостатирования.

Содержание и соотношение NPK у сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) и ели сибирской (Picea obovata Ledeb.) в условиях загрязнения

Зависимость содержания и соотношения NPK от возраста хвои сосны обыкновенной и ели сибирской при различном уровне воздействия токсикантов. При исследовании на контрольном участке (60 км от источника загрязнения) выявлено достоверное уменьшение содержания N, P, K у сосны и ели с увеличением возраста хвои до трех лет. Аналогичные данные были получены и в зоне начальной стадии деградации экосистем (30 км). Эти результаты согласуются с закономерностями изменения основных элементов минерального питания при увеличении возраста хвои, полученными в многочисленных работах (Казимиров, Морозова, 1973; Helmisaari, 1992; Бобкова, Загирова, 1999; Ingerslev, 1999; Лукина и др., 2000; и др.). Сопоставление хвои сосны и ели первых трех лет жизни в зоне разрушения экосистем (10 км) достоверной зависимости содержания N и P от возраста хвои не выявило. Содержание калия достоверно уменьшалось с возрастом ($r = -0.81 \div -0.91$) в хвое сосны и ели. Приведенные данные, по-видимому, свидетельствуют об изменении функциональных корреляций растительного организма.

Анализ соотношения N:P:K в хвое разного возраста сосны и ели на всех исследуемых участках выявил различия. Для сосны и ели установлено увеличение доли азота и уменьшение доли калия при постоянстве доли фосфора с возрастом хвои. Так, например, соотношение N:P:K в однолетней, двухлетней и трехлетней хвое деревьев сосны на контрольном участке (60 км) было соответственно 61:12:27, 65:13:22 и 68:13:19, на участке 10 км - соответственно, 60:10:30, 67:9:24 и 69:10:21. Аналогичные данные были получены и для разновозрастной хвои ели. Приведенные данные показали, что, как в контрольных условиях (Карелия, заповедная территория ботанического сада), так и в условиях загрязнения соотношение N:P:K закономерно изменяется с возрастом хвои сосны и ели.

Зависимость содержания и соотношения NPK в хвое сосны обыкновенной и ели сибирской от категории состояния дерева. Известно, что в результате влияния техногенных эмиссий на лесные фитоценозы происходит усиление дифференциации деревьев по жизненному состоянию, что привело к выделению понятия «категория состояния» (Алексеев, 1990; Ярмишко, 1997). Для оценки влияния физиологического состояния дерева на элементный состав хвои провели сравнительный анализ деревьев со-

БИБЛИОТЕКА
Карельского научного
центра РАН

сны и ели всех категорий состояния, произрастающих на пр. пл. 2 (30 км): здоровые (I), ослабленные (II), сильноослабленные (III), усыхающие (IV).

Исследование показало, что содержание N, P, K в хвое деревьев сосны и ели разной категории состояния изменяется разнонаправлено. Установлена общая тенденция, связанная с уменьшением содержания азота с ухудшением состояния дерева (рис. 3). Содержание калия в хвое исследуемых видов с ухудшением состояния дерева увеличивается с I по III категорию состояния и уменьшается в хвое деревьев IV категории состояния. Изменения в содержании фосфора в хвое сосны и ели с ухудшением дерева были незначительными и в пределах ошибки.

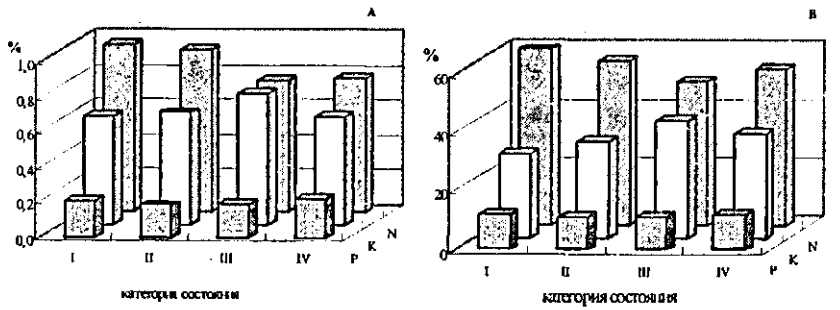

Рис. 3. Зависимость содержания (А) и соотношения NPK (В) в хвое ели сибирской от категории состояния дерева.

Сопоставление соотношения основных элементов питания в хвое деревьев сосны и ели разных категорий состояния показало достоверные изменения: с ухудшением категории состояния дерева увеличивалась доля калия и уменьшалась доля азота. Коэффициенты корреляции для доли N и K в хвое сосны были, соответственно –0.75 ÷ -0.81 и 0.76 ÷ 0.83, у ели - -0.71 ÷ -0.80 и 0.71 ÷ 0.78, соответственно. Достоверной зависимости доли фосфора в хвое исследуемых видов от категории состояния не обнаружили. Это подтверждает гипотезу о соотношении N:P:K в хвое сосны и ели как гомеостатическом показателе, свидетельствующем о поддержании определенных соотношений основных метаболических процессов и в условиях загрязнения. Изменения этого показателя у сосны и ели при ухудшении категории состояния дерева свидетельствуют о нарушении донорно-акцепторных отношений в системе целого растения в условиях загрязнения.

Зависимость содержания и соотношения NPK в хвое сосны обыкновенной и ели сибирской от расстояния до источника загрязнения. В

данном разделе работы исследовали влияние различного уровня загрязнения на элементный состав хвои и сравнивали деревья сосны и ели, растущие на разном расстоянии от источника загрязнения.

Сравнительный анализ деревьев на разном расстоянии от комбината выявил общую тенденцию для сосны и ели, связанную с увеличением содержания азота и калия при приближении к источнику загрязнения. Максимальные значения N и K обнаружены в хвое деревьев сосны и ели вблизи комбината в зоне разрушения экосистем (10 км), что согласуется с литературными данными (Второва, 1986; Массель и др., 1991; Sutinen et al., 1998; Лукина и др., 2000; и др.).

Анализ соотношения N:P:K в хвое выявил незначительные изменения для сосны в зависимости от расстояния до источника загрязнения, и более значимые – для ели. Отклонение соотношения N:P:K на участках 30 и 10 км от контрольных значений этого показателя на участке 60 км составило для сосны и ели, соответственно 2-8 и 2-12 %. При этом по мере усиления загрязнения в хвое ели было отмечено некоторое увеличение доли азота и уменьшение доли фосфора и калия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование с использованием модельной системы - проростков сосны, выращенных в широком диапазоне варьирования концентраций отдельных макроэлементов (N, P, K) и их соотношений (N:P:K) при условии постоянства суммарной концентрации N+P+K, позволило выявить закономерности, которые были использованы для разработки гипотезы о соотношении N:P:K как гомеостатическом показателе функционального состояния растительного организма. В основу рассмотрения полученных нами данных легли представления Д.Б.Вахмистрова (1966) о двух видах избирательной способности растений к поглощению элементов минерального питания: абсолютной и относительной, что дает нам основание использовать при обсуждении два критерия. С использованием первого критерия, в понятие которого входит значение содержания и соотношения NPK в растении, отличное от этих показателей в среде, в большую группу объединились все варианты опыта, то есть включились растения, обладающие выраженным свойством абсолютной избирательности (Вахмистров, 1966), под контролем которого осуществляется процесс поглощения ионов. В качестве второго критерия предлагается использовать постоянство соотношения макроэлементов в растениях, и с его использованием выделяется группа с меньшим числом вариантов, в которую вошли растения, проявляющие так называемую относительную избирательность, связанную со стабилизацией соотношения N:P:K.

Именно с этими вариантами опыта связан диапазон условий минерального питания, в пределах которого возможно поддержание устойчивости растительного организма в меняющихся условиях среды (гомеостаза), и в качестве его показателя может быть использовано соотношение N:P:K. Этот диапазон был выбран нами за счет исключения крайних значений вариантов опыта, и в дальнейшем для его уточнения необходимо использование специальных математических методов. В пределах диапазона с относительной избирательностью в растении отмечаются изменения в содержании отдельных элементов (N, P, K), а их соотношение (N:P:K) поддерживается на относительно стационарном уровне. Полученные результаты позволили сформулировать представления о системе поддержания соотношения N:P:K как показателе гомеостаза растения. Так, относительно стабильные соотношения N:P:K сохраняются в условиях существенного варьирования концентрации отдельных элементов. Этот диапазон концентраций может сказываться на интенсивности основных физиологических процессов, при этом их определенное соотношение не нарушается, что проявляется в виде снижения продуктивности без качественных изменений в структуре растения. За пределами этого диапазона внешних условий механизмы, ответственные за поддержание равновесного соотношения метаболических процессов, нарушаются, и это приводит к метаболическому дисбалансу, что проявляется в нарушении соотношения N:P:K. То есть, соотношение макроэлементов является показателем, который диагностирует соотношение основных метаболических процессов, обеспечивающих жизнедеятельность организма.

В пределах диапазона гомеостатирования соотношения N:P:K возможна оптимизация процессов минерального питания. Мы выявили два оптимума: хозяйственный и внутренний (биологический), соотношения макроэлементов в которых различаются, соответственно 53:28:19 и 55:8:37. Следует отметить, что соотношение N:P:K, обеспечивающее максимальную продуктивность (хозяйственный оптимум), оказалось одинаковым с соотношением, предлагаемым Т.Ингестадом (Ingestad, 1979) для выращивания сосны и полученным в других условиях эксперимента. Этот факт свидетельствует о стабильности показателя в достаточно широком диапазоне условий среды. Выявление внутреннего (биологического) оптимума (Вахмистров и др., 1986; Вахмистров, Воронцов, 1997) необходимо для понимания путей адаптации растений в естественных условиях произрастания и для оптимизации использования удобрений. Так, в варианте с внутренним оптимумом (соотношение элементов в среде и растении одинаково) продуктивность снижается на 15 %. Увеличение продуктивности в варианте с хозяйственным оптимумом происходит, в

большей степени, за счет увеличения доли фосфора в 3.5 раза. Аналогичные закономерности в изменении долей элементов в случае хозяйственного и биологического оптимумов ранее были получены и для травянистых растений (Вахмистров, Воронцов, 1997). Следует отметить, что соотношение N:P:K, близкое к внутреннему оптимуму, было получено в однолетней хвое у деревьев сосны разного возраста. Эти результаты подтверждают представления о стратегии развития растительного организма, которая ориентирована не на достижение максимальной хозяйственной продуктивности, а на поддержание некоторого устойчивого состояния, благоприятного для жизнедеятельности данного вида (Бауэр, 1935).

При сопоставлении данных по соотношению элементов минерального питания по отдельным органам и при расчете на целое растение были получены различные результаты: стабильные соотношения N:P:K на уровне целого организма и хвои и их варьирование в других органах растения. Растительный организм, как континуальная структура (Гамалей, 1998; и др.), имеет системы, координирующие согласованность метаболических процессов, ведущими из которых являются донорно-акцепторные отношения (Мокроносов, 1978; Курсанов, 1984; и др.), с чем, вероятно, и связана стабилизация соотношения N:P:K на организменном уровне. При этом, молодой побег, а затем и хвоя первого года жизни, является тем акцептирующим органом, запрос от которого в период ростовой активности является приоритетным в системе целого растения, и приводит к стабилизации соотношения N:P:K. Это послужило основанием для использования хвои в листовой диагностике (Иванова, Лавриченко, 1975; Победов, 1986; и др.). Именно поэтому в условиях загрязнения мы получили высокие значения концентрации макроэлементов и стабильные соотношения N:P:K в хвое сосны и ели, произрастающих в зоне техногенной пустоши (10 км), когда сохраняется хвоя только первых лет жизни. Этот результат связан с сильным нарушением донорно-акцепторных отношений, что привело к абсолютизации хвои как единственного приоритетного органа за счет сильного ингибирования остальных органов растения, что свидетельствует о возможности гомеостатирования минерального статуса как на уровне целого растения, так и отдельного органа. В данном случае, при нарушении растения как целостной системы в условиях сильного загрязнения свойство гомеостатирования в виде поддержания соотношения N:P:K реализуется только на уровне одного органа – хвои.

В целом нами получены две группы фактического материала, где в одной – соотношение N:P:K в растениях изменяется, а в другой отмечается его стабилизация. Так, соотношение N:P:K у сосны и ели значимо из-

меняется в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои и при ухудшении категории состояния дерева в условиях загрязнения. Эти изменения связаны со становлением хвои как элемента донорно-акцепторных отношений растения и нарушением этих отношений в системе целого растения при ухудшении его жизнедеятельности в условиях загрязнения, что и приводит к изменениям соотношения макро элементов в растениях.

Таким образом, проведенная работа показала, что существует диапазон внешних условий минерального питания, который диагностируется по относительной стабильности соотношения N:P:K в растении. Стабилизация соотношения макроэлементов в широком диапазоне экологических условий естественного произрастания растения и поддержание его на уровне именно внутреннего (биологического) оптимума свидетельствуют о хорошей согласованности минерального статуса растительного организма условиям его произрастания. Любое неконтролируемое внесение удобрений, особенно под аборигенные виды, без учета соотношения N:P:K может вывести растение из стабильного состояния и нарушить корреляционные отношения между органами. В пределах гомеостаза таких нарушений не происходит.

ВЫВОДЫ

1. Выявлен диапазон условий питательной среды, в котором поддерживаются стабильные соотношения макроэлементов в растении – диапазон гомеостатирования N:P:K.

2. Определены значения соотношения N:P:K для «хозяйственного» (53:28:19) и внутреннего (биологического, 55:8:37) оптимумов минерального питания у сосны обыкновенной. Показано, что продуктивность растений сосны в условиях хозяйственного оптимума на 15% больше, чем в условиях внутреннего (биологического) оптимума.

3. Установлено, что соотношение N:P:K изменяется у сосны и ели в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои, а также при ухудшении категории состояния дерева в условиях загрязнения. Изменения отмечаются по доле азота и калия.

4. Выявлено существование двух групп сосновых фитоценозов, в которых отмечаются различия по соотношению N:P:K. В первую группу входят: сосняк лишайниковый, вересковый и брусничный, во вторую группу: сосняк черничный свежий, черничный влажный, кустарничково-долгомошный и багульниково-сфагновый. Различия касаются доли азота и калия.

5. Показано постоянство соотношения N:P:K в хвое деревьев

сосны и ели разного возраста и разного географического места произрастания.

6. Установлено, что в условиях градиента загрязнения соотношение N:P:K в хвое сосны и ели достоверно не изменяется.

7. Установлено, что у однолетней хвои сосны в естественных условиях произрастания величина соотношения N:P:K близка к величине внутреннего (биологического) оптимума, полученного в условиях камерального эксперимента.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Придача В.Б., Сазонова Т.А. Годичная динамика соотношения элементов минерального питания в разных органах Pinus silvestris // Материалы IV Пущинской конференции молодых ученых. Пущино, 1999. С. 30-31.

2. Придача В.Б., Сазонова Т.А. Соотношение элементов минерального питания в Pinus sylvestris в зависимости от эдафических условий // Актуальные проблемы биологии и экологии. Тезисы докладов. Сыктывкар, 1999. С. 188-189.

3. Придача В.Б., Сазонова Т.А. Соотношение элементов минерального питания в разных органах деревьев сосны обыкновенной и ели европейской // Материалы международной научной конференции молодых ученых. Гомель, 1999. С. 200.

4. Сазонова Т.А., Придача В.Б. Соотношение элементов минерального питания в Pinus syivestris в зависимости от условий произрастания // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1999. С. 199-200.

5. Сазонова Т.А., Придача В.Б., Шредерс С.М. Соотношение N:P:K как показатель экофизиологического мониторинга // Экологический мониторинг лесных экосистем. Тезисы докладов Всероссийского совещания. Петрозаводск, 1999. С. 30.

6. Сазонова Т. А., Теребова Е.Н., Придача В.Б., Галибина Н.А. Физиологическое состояние сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1999. С. 200.

7. Сазонова Т.А., Придача В.Б. Соотношение N:P:K в хвое Picea abies L. и Pinus sylvestris L. при варьировании факторов среды // IV Съезд Общества физиологов растений России. Тезисы докладов. Т. 1. М., 1999. С. 175.

8. Сазонова Т.А., Придача В. Б. Соотношение основных элементов минерального питания в почках, хвое и ксилемном соке деревьев сосны обыкновенной // IV Съезд Общества физиологов растений России. Тезисы докладов. Т. 1. М., 1999. С. 175-176.

9. Сазонова Т.А., Галибина Н.А., Придача В.Б. Показатели физиологических процессов – индикаторы состояния древесного растения в условиях слабого загрязнения // Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды. Тезисы докладов. Иркутск, 2000. С. 84.

10. Придача В.Б., Сазонова Т.А. Биологический и хозяйственный оптимумы питания сосны обыкновенной // VII Молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге. Тезисы докладов. С.-Пб., 2000. С. 147.

11. Придача В.Б. Пути оптимизации минерального питания сосны обыкновенной // Биология – наука 21-го века. V Пущинская конференция молодых ученых. Тезисы докладов. Пущино, 2001. С. 276.

12. Сазонова Т.А., Придача В.Б., Теребова Е.Н. Эколого-физиологические характеристики обмена минеральных питательных веществ сосны // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке. Тезисы докладов. Сыктывкар, 2001. С. 108.

13. Сазонова Т.А., Придача В.Б., Теребова Е.Н. Динамика концентраций NPK в пасоке, почках и хвое сосны // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Материалы совещания. Тула, 2001. С. 377-380.

14. Сазонова Т.А., Придача В.Б. Оптимизация минерального питания хвойных растений // Агрохимия. 2002. № 2. С. 23-30.

Серия ИД. Изд. лиц. № 00041 от 30.09.99. Подписано в печать 27.02.2002.
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная UNION PRINTS. Гарнитура «Times».
Уч.-изд. л. 3,0. Усл. печ. л. 2,8. Тираж 100 экз. Изд. № 11. Заказ № 267

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50