

УДК 630\*161.4:631.811.1

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.1.100

## ВЛИЯНИЕ ПРОРЕЖИВАНИЯ И АЗОТА НА СЕЗОННУЮ ДИНАМИКУ ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ СОСНЫ И ЕЛИ

© Л.В. Зарубина<sup>1</sup>, канд. с.-х. наук, доц.

В.Н. Коновалов<sup>2</sup>, д-р с.-х. наук, проф.

<sup>1</sup>Вологодская государственная молочнохозяйственная академия имени Н.В. Верещагина, ул. Шмидта, 2, с. Молочное, г. Вологда, Россия, 160555; e-mail: Liliva270975@yandex.ru

<sup>2</sup>Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, наб. Северной Двины, 17, г. Архангельск, Россия, 163002; e-mail: v.konovalev@agtu.ru

Изучена сезонная динамика дыхания корней сосны и ели в таежных фитоценозах Севера в зависимости от условий светового и азотного питания. Выявлено, что корни древесных пород наиболее активно дышат (по выделению CO<sub>2</sub>) в июне–июле (в период роста вегетативных органов), в августе (с окончанием роста побегов), несмотря на благоприятные погодные условия, интенсивность дыхания корневых систем у этих древесных пород снижается. В июле мелкие всасывающие корни сосны в сосняке лишайниковом при температуре 20,0 °С дышат с активностью 1,52 мг CO<sub>2</sub>/(г сухой массы хвои·ч), в августе при такой же температуре их дыхание обычно не превышает 1,09 мг CO<sub>2</sub>/(г·ч). Выборочные рубки в березняках черничных через 5...8 лет до 25...35 тыс. лк увеличивают освещенность под пологом, на 2 нед. сокращают период прогревания корнеобитаемого слоя почвы до активных для корней температур и в 1,4–1,9 раза усиливают дыхание корней угнетенной ели. Необходимый уровень освещенности, обеспечивающий успешную работу корней угнетенной ели в 53- и 59-летних березняках, достигается при вырубке 50...52 % березы по запасу. Азотные удобрения, вносимые в сосняки лишайниковые и березняки черничные, увеличивают дыхание корней сосны и ели в 1,4–1,7 раза и интенсифицируют физиологическую деятельность всего дерева. Рекомендуемая доза азота, обеспечивающая активную работу корневых систем деревьев, составляет около 180 кг действующего вещества/1 га. Повышенные дозы азота, как и его недостаток, при обычных климатических условиях подавляют энергетическую активность корней, нарушают физиологическую и ростовую активность в надземных частях дерева, в дождливую погоду они повышают выделение CO<sub>2</sub> корнями. Выборочные рубки в березняках черничных усиливают деятельность корневой системы угнетенной ели, незначительно снижая при этом положительное действие на дыхательный метаболизм корней вносимого в древостой азота. Установлено, что по интенсивности дыхания корней, можно реально определить и установить такие параметры разреживания древесного полога и дозы вносимой минеральной подкормки, которые будут соответствовать наибольшему повышению продуктивности насаждения.

*Ключевые слова:* дыхание корней, сосна, ель, азот, рубки.

### *Введение*

Корни являются не только органом снабжения растения питательными веществами и водой, но и местом синтеза весьма сложных специфических

веществ, таких как, пигменты, некоторые фитогормоны, нуклеопротеиды, фосфолипиды, аминокислоты и др. [2, 8, 15, 17, 24, 25, 30–32]. Транспортируясь вверх по стеблю, эти сложные биологические соединения способны существенно изменять регуляцию метаболических процессов в надземных частях растений. В связи с этим считается, что интенсивность дыхания корней может служить адекватным и достаточно информативным показателем оценки влияния солей на общее состояние растения и его энергетический баланс [15, 25].

Минеральные удобрения, улучшая питательные свойства лесных почв, свое влияние, прежде всего, распространяют на корневые системы растений, воздействуя на их энергетическое состояние, активно включаясь в их метаболизм [13–15]. Установлено, что на внесение минеральных удобрений корни реагируют сразу, как только минеральные соли достигают зоны корня, в то время как надземные органы дерева реагируют на них лишь с некоторым лаг-периодом [7]. Поэтому для понимания механизма действия удобрений на растение важно в первую очередь детально исследовать степень влияния минеральной соли на состояние его корневой системы.

В литературе имеются немногочисленные работы по дыханию корней древесных растений на удобренных почвах [1, 9, 10]. В этих работах показано, что при дефиците питательных элементов у растений падает дыхание корней и поглощение ими из почвы питательных элементов и воды. В самом растении замедляется передвижение продуктов фотосинтеза, в клетках листа происходит разрушение фотосинтетических мембран, нарушаются и др. физиологические процессы [2, 9–11, 15, 23, 25].

Цель данного исследования – изучить особенности сезонной динамики дыхания корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели европейской (*Picea abies* Karst. (*Pinaceae*)) в разных типах леса Севера при различных уровнях азотного и светового питания.

#### *Методы исследования*

Объектами исследования служили 25-летние сосняки лишайниковые (состав 10С, Лешуконский район Архангельской области), 53- и 59-летние березняки черничные (8Б1С1Е, Левашское лесничество Архангельской области). В сосняках изучалось влияние разных доз азота (0, N<sub>120</sub>, N<sub>180</sub>, N<sub>240</sub>) на дыхание корней сосны, в березняках – влияние разных доз азота (0, N<sub>180</sub>, N<sub>270</sub>) на дыхание корней ели по фону различной интенсивности рубки (0, 35, 50, 70 %) березы (коридорным способом). Перед опытом высота сосны была 1,8...2,0 м, березы – 14,0...16,0 м, диаметр березы – 12,1...14,2 см. Делянки для внесения удобрений (каждая размером 40×50 м, повторность 2–3-кратная) заложены на равнинных участках древостоев. Азотные удобрения в виде мочевины внесены в почву перед началом вегетации (1–9 июня) в сосняки лишайниковые в 1981 г., в 53-летние березняки – в 1992 г., в 59-летние березняки – в 2002 г. Контролем служили аналогичные соседние неудобренные участки насаждений.

Интенсивность дыхания определяли по скорости выделения  $\text{CO}_2$  в темноте [4] на отделенных от дерева корнях, используя метод, описанный нами ранее [5, 12]. Ряд авторов подчеркивают, что эндогенный ритм дыхания в соответствии с условиями местопроизрастания сохраняется в течение длительного времени и у корней, отделенных от дерева. При этом не отмечается высокого травматического дыхания даже при сильном поранении корней [16]. Перед подготовкой опыта корни осторожно откапывали, очищали от комочков почвы. В целях недопущения пересыхания корни до отделения их от дерева и помещения в колбы осторожно присыпали свежевыкопанной почвой. При выделении фракций корней пользовались классификацией А.Я. Орлова, С.П. Кошелькова [20]. Во фракцию мелких корней были включены все сосущие корни диаметром до 1,5 мм, во фракцию проводящих корней – ростовые и проводящие диаметром 1,5...3,0 мм. Для каждой фракции составляли среднюю пробу от 2-3 деревьев. Повторность каждого определения 2–3-кратная. Для измерения температуры в камеру с колбами были вмонтированы 2 термометра. Экспозиция корней в колбах составляла 1 ч. Интенсивность дыхания корней рассчитывали в миллиграммах углекислого газа ( $\text{CO}_2$ ) на единицу массы в абс. сухом состоянии за 1 ч.

#### *Результаты исследования и их обсуждение*

Анализ данных по дыханию корней сосны в 25-летнем сосняке лишайниковом в контроле по ходу вегетации показал, что у сосны наиболее интенсивное дыхание корней происходит в первой половине вегетационного периода во время роста молодых побегов (табл. 1). Согласно литературным данным у древесных растений в этот период наблюдается также интенсивный рост корней [26] и наиболее активное поглощение ими из почвы минеральных солей [3, 22, 25, 27]. Поэтому для успешной деятельности всего растения корни в этот период должны быть максимально обеспечены основными факторами жизни, а именно: достаточным количеством минерального питания и влагой, а также углеводами, поступающими из кроны, как основным энергетическим материалом, используемым при их работе [10, 11].

В конце лета, когда рост побегов завершается, дыхание корней, несмотря на теплую погоду, значительно ослабевает. Так, 15 июня (табл. 1) мелкие всасывающие корни при температуре 20 °С дышали с активностью 1,52 мг  $\text{CO}_2$ /(г·ч), а 20 августа при такой же температуре интенсивность дыхания их была заметно ниже и не превышала 1,09 мг  $\text{CO}_2$ /(г·ч). Эта закономерность сезонной динамики дыхания корней у хвойных растений подтверждена также нашими наблюдениями в заполярных лишайниковых борах бассейна р. Нижняя Пёша (66°45' с.ш.) [12].

Повышение уровня азотного питания путем внесения азотных удобрений привело к существенной перестройке дыхательной активности корней сосны. При этом разные дозы азота вызывали неодинаковый эффект.

Таблица 1

**Влияние дозы азота на дыхание мелких (числитель) и проводящих (знаменатель) корней сосны (мг CO<sub>2</sub>/(г·ч)) в 25-летнем сосняке лишайниковом на второй год после внесения (1982 г.)**

Дата наблюдения	Температура воздуха в камере, °С	Контроль	Опыт		
			N <sub>120</sub>	N <sub>180</sub>	N <sub>240</sub>
13.VI	14,0	<u>1,1</u> 0,7	<u>1,2</u> 0,8	<u>1,5</u> 1,0	<u>1,4</u> 0,9
–	15,2	<u>1,2</u> 0,8	<u>1,4</u> 0,9	<u>1,6</u> 1,0	<u>1,5</u> 1,0
15.VI	20,0	<u>1,5</u> 1,1	<u>2,0</u> 1,2	<u>2,2</u> 1,3	<u>2,4</u> 1,4
16.VI	19,2	<u>1,4</u> 1,0	<u>1,8</u> 1,4	<u>2,0</u> 1,2	<u>2,3</u> 1,2
4.VIII	17,6	<u>1,3</u> 0,8	<u>1,6</u> 0,9	<u>1,8</u> 1,1	<u>2,2</u> 1,2
10.VIII	24,0	<u>1,4</u> 0,8	<u>2,0</u> 1,4	<u>2,3</u> 1,5	<u>2,5</u> 1,5
20.VIII	20,8	<u>1,1</u> 0,7	<u>1,7</u> 1,0	<u>1,8</u> 1,0	<u>1,9</u> 1,2
<i>Среднее:</i>					
мг CO <sub>2</sub> /(г·ч)		<u>1,23</u> 0,84	<u>1,67</u> 1,09	<u>1,90</u> 1,16	<u>2,05</u> 1,20
%		<u>100</u> 100	<u>136</u> 130	<u>154</u> 138	<u>166</u> 143

В первый год (1981 г.) наибольшее положительное действие на дыхание оказала доза N<sub>180</sub>. У сосен этого варианта количество выделившегося при дыхании корней углекислого газа составляло 1,9...2,3 мг CO<sub>2</sub>/(г·ч), что в 1,4 раза больше, чем в контроле. Самое низкое дыхание отмечалось на участках с дозой N<sub>120</sub>, при температуре 20,6 °С оно не превышало 1,9...2,3 мг CO<sub>2</sub>/(г·ч), в контроле – 1,5 мг CO<sub>2</sub>/(г·ч). Внесение удвоенной дозы удобрения (N<sub>240</sub>) в начале периода вегетации ингибировало дыхание корней (количество выделившейся CO<sub>2</sub> здесь было на 14...21 % меньше, чем в контроле), а в конце периода оно слабо влияло на этот процесс. На участке с этой дозой замечено побурение и частичное отмирание светлых корневых окончаний. Следует отметить, что явление повреждения и даже гибели корней у хвойных пород при внесении повышенных доз удобрений характерно для многих древостоев [1, 3, 12, 27–29]. Нарушения в корнях часто служили основной причиной усыхания древостоев ели [1]. Наряду с гибелью корней эта доза азота почти на 30 % снизила, по сравнению с контролем, приток к корням <sup>14</sup>C-ассимилятов – основного дыхательного материала [10]. К 23 июля средняя интенсивность дыхания мелких корней на контрольной делянке составляла 1,5±0,08, на опытных участках (N<sub>120</sub>, N<sub>180</sub>, N<sub>240</sub>) – соответственно 1,9±0,16; 2,1±0,28; 1,6±0,25 мг CO<sub>2</sub>/(г·ч).

Статистическая проверка по критерию Стьюдента ( $t_{\text{факт}}$ ) подтвердила достоверность различий по этому показателю между экспериментальными значениями и контролем лишь для  $N_{120}$  и  $N_{180}$  ( $t_{\text{факт}} = 4,0; 5,9$  при  $t_{\text{ст},0,95} = 2,4$ ). Для варианта  $N_{240}$  эти различия оказались недостоверными ( $t_{\text{ст},0,95} = 0,2$ ).

На второй год (1982 г.) все дозы азота усилили выделение  $\text{CO}_2$  корнями. Уже в начале вегетационного периода дыхание корней сосны на делянках с азотом оказалось значительно выше, чем в контроле. Наиболее активное дыхание наблюдалось на делянках с  $N_{180}$  и  $N_{240}$  и превышало контроль в 1,3–1,7 раза. За сезон средняя интенсивность дыхания мелких корней в контроле и на опытных делянках ( $N_{120}$ ,  $N_{180}$ ,  $N_{240}$ ) составляла соответственно  $1,3 \pm 0,06$ ;  $1,7 \pm 0,13$ ;  $1,9 \pm 0,12$ ;  $2,1 \pm 0,17$  мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ . Различия существенны и достоверны ( $t_{\text{факт}} = 3,0 \dots 4,5$ ).

Данные эксперимента в 53-летнем березняке черничном показали (табл. 2), что выделение корнями  $\text{CO}_2$  у угнетенной ели заметно активизируется сразу, как только удобрение достигает расположения корней. В березняке, как и у сосны в сосняке, разные дозы азота на дыхании корней ели сказались неоднозначно.

Таблица 2

**Влияние мочевины и выборочной рубки на дыхание корней (мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ ) подроста ели в 53-летнем березняке черничном в зависимости от сроков вегетационного периода (1992 г.)**

Дата наблюдения	Температура воздуха, °С	Интенсивность рубки, %					
		0			70		
		Контроль	$N_{180}$	$N_{270}$	Контроль	$N_{180}$	$N_{270}$
24.VI	14,7	0,41	0,56	0,44	0,68	0,87	0,60
12.VII	17,2	0,59	1,00	0,61	0,74	0,94	0,64
28.VII	19,1	0,66	1,22	0,72	0,88	1,16	0,90
20.VIII	17,8	0,50	0,96	0,59	0,73	0,94	0,90
<i>Среднее:</i>							
мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$		0,53	0,94	0,59	0,77	0,98	0,76
%		100	177	111	100	129	99

В первый год (1992 г.) из всех применяемых в опыте доз азота наиболее сильное положительное действие на дыхание корневой системы ели оказал азот в количестве 180 кг/га. У подпологовой ели в данном варианте неразрубленной секции количество выделяющегося при дыхании корней  $\text{CO}_2$  превышало контроль на 77 %, на секции с рубкой (70 %) – на 29 %. А.Я. Орлов [19] считает, что основной причиной высокого дыхания корней у ели в условиях затенения на тех участках, где был внесен азот, является ослабление корневой конкуренции этим элементом и более активное поглощение его корнями из почвы, чем на вырубках. Одна выборочная рубка в зависимости от ее интенсивности (35, 50, 70 %) усиливала дыхание корней ели на 23...85 % [6].

Внесение повышенной дозы азота ( $N_{270}$ ) в начале вегетационного периода нарушило нормальное дыхание корней ели. В разреженной секции на

делянках с этой дозой количество выделяемого корнями  $\text{CO}_2$  в отдельные дни было на 11...13 % меньше, чем в контроле. В контрольной секции (без рубки) эта доза азота также слабо влияла на данный процесс. На делянках с повышенной дозой ( $\text{N}_{270}$ ) дыхание корней было выше контроля лишь на 11 %. По данным раскопок обнаружилось, что на делянках с повышенной дозой азота корни не росли, фактически почти все светлые корневые окончания у них отмерли. Однако в конце вегетации и эта доза азота также усиливала дыхание, но очень слабо. Количество выделяемого корнями  $\text{CO}_2$  в этот период превышало контроль лишь на 18...22 %.

Одной из возможных причин ослабления дыхания корней под действием высокой дозы азота вполне могло явиться нарушение работы корневых оксидаз [15, 18] и ослабленный приток к корням ассимилятов [6, 10]. Наши опыты с применением меченого углерода ( $^{14}\text{C}$ ) показали, что на максимально разреженной секции в расчете на 1 г абс. сухой массы за 8 сут в корни контрольных растений поступило 223...381 имп./мин сложных радионуклидных соединений, а на участке с  $\text{N}_{180}$  этой же секции – 519...746 имп./мин. За счет действия одного азота к корням из кроны за этот период притекло 296...365 имп./мин. На делянках, в которых была внесена повышенная доза удобрения ( $\text{N}_{270}$ ), количество поступивших в корни ели меченых ассимилятов, оказалось таким же, как и у неудобренных растений – 211...391 имп./мин [6].

К 28 июля средняя интенсивность дыхания мелких корней ели на контрольной площадке неразрезанной секции при температуре 19,1 °С в среднем составляла  $0,66 \pm 0,08$ , на опытных площадках ( $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$ ) соответственно  $1,22 \pm 0,16$  и  $0,72 \pm 0,06$  мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ . Расчетные значения t-критерия Стьюдента при числе степеней свободы  $\nu = 4$  и уровне значимости  $P = 5\%$  превысили критический уровень ( $t_{\text{ст},0,95} = 2,8$ ) лишь для варианта  $\text{N}_{180}$  ( $t_{\text{факт}} = 4,7$ ). Для варианта  $\text{N}_{270}$  значения этого показателя оказались недостоверными ( $t_{\text{факт}} = 0,3$ ). Для среднего подростка ели на интенсивно разреженной секции (70 %, полнота 0,2) значения этого показателя в контроле и в вариантах  $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$  при такой же температуре составили соответственно  $0,88 \pm 0,07$ ;  $1,16 \pm 0,13$ ;  $0,90 \pm 0,17$  мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$  при  $t_{\text{факт}}$  с контролем = 3,2 и 0,2.

На второй год (1983 г.) все дозы азота усилили выделение  $\text{CO}_2$  корнями ели. В июне–августе дыхание корней среднего подростка на удобренных площадках превышало дыхание корней контрольных растений на 17...78 % и значительно превосходило необходимый доверительный уровень (табл. 3). Наибольшее положительное действие на дыхание оказала доза удобрения  $\text{N}_{180}$ . Как и в первый год, наиболее интенсивное выделение  $\text{CO}_2$  корнями под действием азота наблюдалось на площадках неразрезанной секции, где превышало контроль на 67...78 %.

Разная интенсивность рубки (табл. 3) и на второй год определенным образом сказалась на эффективности действия внесенного удобрения на дыхание корней. Увеличение интенсивности рубки от 50 до 70 % повысило дыхание корней молодой ели лишь на 4 %, но при этом оно несколько снизило действие

Таблица 3

**Влияние выборочной рубки и дозы азота на дыхание (мг CO<sub>2</sub>/(г·ч))  
корней подроста ели в 53-летнем березняке черничном (1993 г.)**

Интенсивность рубки, %	Контроль	N <sub>180</sub>				N <sub>270</sub>		
	<i>M±m</i>	<i>M±m</i>	<i>t</i> <sub>факт</sub>	%	<i>M±m</i>	<i>t</i> <sub>факт</sub>	%	
0	0,41±0,01	0,68±0,01	6,4	167	0,73±0,01	3,6	178	
50	0,66±0,02	0,79±0,03	2,7	120	0,84±0,03	3,3	127	
70	0,71±0,04	0,83±0,02	2,4	117	0,88±0,01	3,3	124	

Примечание. Здесь и далее, в табл. 4, *M±m* – среднее статистическое значение и стандартная ошибка; *t*<sub>факт</sub> – достоверность различий между средними значениями; % – процент от контроля.

азота на дыхание корней по отношению к общему контролю. Дисперсионный анализ выявил более существенное влияние на дыхание корней выборочной рубки, чем влияние внесенного в насаждение азота. Расчеты показали, что на второй год (1993 г.) на секции с интенсивностью рубки 70 % положительное влияние рубки на дыхание корней ели составило 64 %, действие одного азота – 36 %; на секции с интенсивностью рубки 50 % при дозе N<sub>180</sub> – соответственно 66 и 34 %, при дозе N<sub>270</sub> – 58 и 42 %.

В другой серии опытов с минеральным азотом, которая была заложена в 59-летнем березняке черничном на участке промышленной рубки березы, нами был отмечен несколько отличный от предыдущего опыта характер действия повышенной дозы азота на дыхание корней ели (табл. 4).

Таблица 4

**Влияние мочевины на дыхание мелких (числитель) и проводящих (знаменатель)  
корней подроста ели (мг CO<sub>2</sub>/(г·ч)) в 59-летнем березняке черничном  
на участке промышленной рубки (2002 г.)**

Интенсивность рубки, %	Температура воздуха, °С	N <sub>0</sub> *	N <sub>180</sub>				N <sub>270</sub>		
		<i>M±m</i>	<i>M±m</i>	<i>t</i> <sub>факт</sub>	%	<i>M±m</i>	<i>t</i> <sub>факт</sub>	%	
0	18,2	<u>0,71±0,12</u>	<u>0,99±0,09</u>	<u>3,4</u>	<u>139</u>	<u>1,12±0,17</u>	<u>3,6</u>	<u>158</u>	
		0,39±0,05	0,58±0,07	3,7	149	0,66±0,06	4,4	169	
52	20,6	<u>1,08±0,13</u>	<u>1,39±0,14</u>	<u>2,9</u>	<u>129</u>	<u>1,46±0,18</u>	<u>3,3</u>	<u>136</u>	
		0,67±0,03	0,80±0,06	3,1	119	0,89±0,13	3,5	133	

\*Без внесения удобрений.

Анализ результатов исследований показал, что уже в первый год (2002 г.) обе дозы азота значительно усилили выделение CO<sub>2</sub> корнями угнетенного подроста ели, причем более существенно дыхание корней повысилось в неухоженном насаждении, значительно в меньшей мере – на участке с рубкой. Под влиянием азота интенсивность дыхания мелких корней в неразрезанном насаждении возросла в 1,4–1,6 раза, проводящих – в 1,5–1,7 раза. Наиболее существенно

дыхание повысилось под влиянием  $N_{270}$  кг/га, а не дозы  $N_{180}$ , как это первоначально предполагалось по аналогии с предыдущими опытами. Возможно, что снятию негативного действия повышенной дозы азота на корни в этот год могли способствовать частые ливневые дожди, начавшиеся сразу же после внесения удобрений в почву и значительно промочившие ее. Это обеспечило быстрое растворение удобрений и возможную миграцию их части за пределы корнеобитаемого слоя, что понизило концентрацию азота в зоне корней. Разница средних значений дыхания мелких корней между контрольными и опытными площадками здесь оказалась достаточно высокой и по критерию Стьюдента для обоих вариантов опыта ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) значительно превышала необходимый доверительный уровень ( $t_{\text{факт}} = 3,4$  и  $3,6$  соответственно).

Внесение азота в почву разреженной секции и в этом опыте оказалось менее эффективным мероприятием, чем его действие в контрольной секции. Корни осветленного и удобренного азотом подроста дышали лишь на 19...36 % интенсивнее, чем корни осветленных, но не удобренных растений. За сезон средняя интенсивность дыхания мелких корней в контроле и на опытных делянках ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) неразрезанной секции составляла соответственно  $0,71 \pm 0,12$ ;  $0,99 \pm 0,09$ ;  $1,12 \pm 0,17$ ; на секции с рубкой –  $1,08 \pm 0,13$ ;  $1,39 \pm 0,14$ ;  $1,46 \pm 0,18$  мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ . В обоих случаях различия существенны и достоверны ( $t_{\text{факт}} = 2,9 \dots 3,6$ ). Дисперсионный анализ данных показал, что в варианте с дозой азота 180 кг/га влияние рубки на дыхание мелких корней составило 54 %, влияние одного азота – 46 %, в варианте с дозой 270 кг/га – 49 и 51 % соответственно. Для проводящих корней получены следующие показатели: в варианте  $N_{180}$  – 68 и 32 %, в варианте  $N_{270}$  – 56 и 44 %. На второй год азот также продолжал оказывать положительное действие на дыхание корней подпологовой ели.

Под действием комплексного ухода (рубка + азот) эффект оказался более значительным, чем при раздельном действии каждого из указанных экологических факторов. Интенсивность дыхания корней у елового подростка на удобренных делянках разреженной секции по отношению к общему контролю, где рубка березы и внесение удобрений не проводили, была в 1,9–2,3 раза выше.

Таким образом, вносимые в сосновые молодняки и березняки азотные удобрения существенно повышают энергетическую активность корней сосны и ели. Главной причиной активизации дыхания корней у опытных растений явилось лучшее обеспечение их энергетическим материалом из кроны [6, 10]. Усиление дыхания вполне могло быть обусловлено также активизацией под действием азота корневых оксидаз [18]. С повышением температуры воздуха в камере выделение  $\text{CO}_2$  корнями усиливается, особенно на делянках с удобрениями. Следует отметить, что интенсивность дыхания мелких корней значительно выше, чем проводящих.

Полученные нами результаты исследований показали, что на Севере корни сосны и ели наиболее интенсивно дышат в июне–июле, в период роста вегетативных органов. В августе с окончанием роста побегов, несмотря

на благоприятные погодные условия, дыхание корней ослабевает. Недостаток света в березняках черничных ингибирует дыхание корней угнетенной ели, снижая их энергетический потенциал. При выборочных рубках дыхательная активность корней подпологовой ели напрямую зависит от степени разреживания листового полога. Необходимый уровень освещенности, обеспечивающий успешную работу корней ели в березняках, достигается при вырубке 50...52 % березы по запасу.

Бедность лесных почв азотом существенно снижает работоспособность корневых систем у сосны и ели, ограничивает выработку ими  $\text{CO}_2$ , уменьшая их энергетический потенциал. С помощью азотных удобрений удается значительно повышать их энергетическое состояние. Главной причиной активизации дыхания корней у опытных растений является лучшее обеспечение их энергетическим материалом, притекающим из кроны в виде активных углеродных метаболитов [6, 10, 11]. Усиление дыхания вполне могло быть обусловлено также активизацией корневых оксидаз под действием азота [18]. С усилением дыхания в корнях активизируется также деятельность ферментов, связанных с усвоением элементов минерального питания [21]. Однако внесение в сосновые и березовые насаждения высоких доз минеральных солей нарушает физиологические функции и рост корневых систем. Это, в свою очередь, приводит к снижению обеспеченности корней ассимилятами [1, 11], ухудшению работы ассимиляционного аппарата в результате недопоставки в надземные органы питательных солей и воды [13, 14], затовариванию фотосинтезирующих клеток крахмалом, снижению роста и продуктивности растений [15, 20]. Повышенные дозы удобрений вызывают достаточно быстрое и значительное снижение интенсивности роста всех органов растения [7, 11]. Выборочные рубки в березняках черничных, уменьшая корневую конкуренцию, приводят к некоторому ослаблению положительного действия вносимого азота на дыхательный метаболизм корней. Доза азота, позволяющая обеспечивать активную работу корней ели в разреженных березняках черничных составляет около 180 кг действующего вещества (д.в.)/1 га.

#### *Выводы*

1. Корни сосны и ели наиболее интенсивно дышат в июне–июле, в период роста вегетативных органов. С окончанием их роста в августе, несмотря на благоприятные погодные условия, интенсивность дыхания корней ослабевает.

2. Недостаток света у сосны и ели ингибирует дыхание корней, снижая их энергетический потенциал. Выборочные рубки в березняках черничных через 5...8 лет в 3–5 раз увеличивают поступление под полог солнечной энергии и в 1,4–1,9 раз активизируют дыхательный метаболизм в корнях угнетенной ели. Это способствует усилению поступления в дерево элементов минерального питания и воды.

3. При выборочных рубках в березняках черничных дыхательная активность корней подпологовой ели напрямую зависит от степени разреживания

лиственного полога. Необходимый уровень освещенности, обеспечивающий успешную работу корней ели, достигается при вырубке 50...52 % березы по запасу.

4. Бедность лесных почв азотом отрицательно влияет на дыхание корней хвойных пород. Азотные удобрения, вносимые в сосняки и березняки, значительно повышают дыхательную активность корневых систем деревьев. В свою очередь, активизация дыхания под действием азота должна вызывать усиление ряда других функций корневых систем, таких как поглощающая, проводящая, синтетическая, повышать интенсивность фотосинтеза, активизировать донорно-акцепторные взаимодействия между органами, тем самым интенсифицируя физиолого-биохимическую деятельность во всем дереве. Рекомендуемая доза азота, обеспечивающая активную работу корневой системы сосны и ели в северо-таежных сосняках и березняках, составляет около 180 кг д.в./га.

5. Повышенные дозы азота, как и его недостаток, подавляют энергетическую деятельность корней, нарушают физиологическую и ростовую активность в надземных частях дерева.

6. Выборочные рубки в березняках черничных в результате уменьшения корневой конкуренции несколько снижают положительное действие вносимого азота на дыхательный метаболизм корней. В этих условиях рекомендуемая доза азота, позволяющая обеспечивать активную работу корней осветленной ели, составляет около 270 кг д.в./га.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абражко М.А. Влияние азотных удобрений на изменение массы и фракционный состав корней ели // Лесоведение. 1986. № 6. С. 75–80.
2. Андреева Т.Ф. Фотосинтез и азотный обмен растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 89–104.
3. Банева Н.А. Реакция мелких корней на азотное удобрение // Лесоведение. 1990. № 2. С. 62–71.
4. Вальтер О.А., Пиневиц Л.М., Варасова Н.Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. М.; Л.: Сельхозиздат, 1957. 341 с.
5. Веретенников А.В., Коновалов В.Н. Влияние осушения на интенсивность дыхания корней *Picea abies* (*Pinacea abies* Karst. (Pinaceae)) в ельнике осоково-сфагновом северной подзоны тайги // Бот. журн. 1979. Т. 64. С. 252–254.
6. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Влияние рубок на фотосинтез и отток <sup>14</sup>C-ассимилятов у подростка ели в березняках черничных // Вестн. Поморского ун-та. 2011. № 3. С. 49–54.
7. Захарин А.А. Метод регистрации быстрой кинетики роста корней и надземных органов проростков // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 6. С. 940–946.
8. Колосов И.И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 182 с.
9. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Биологические особенности подростка ели в березняках черничных после выборочных рубок // Вестник КрасГАУ. 2011. № 8. С. 99–104.

10. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Влияние дозы азота при подкормках на отток  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у сосны в сосняках лишайниковых // Лесн. журн. 2012. № 1. С. 7–13. (Изв. высш. учеб. заведений).
11. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск: Изд-во САФУ, 2011. 338 с.
12. Коновалов В.Н., Листов А.А. Влияние условий минерального питания на дыхание корней сосны обыкновенной // Лесн. журн. 1989. № 4. С. 15–19. (Изв. высш. учеб. заведений).
13. Кулаева О.Н. К вопросу о влиянии корневой системы на обмен веществ // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. М.: Наука, 1964. С. 224–229.
14. Кулаева О.Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка // 41-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1982. 82 с.
15. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 647 с.
16. Мамаев В.В. Суточные изменения интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  у корневых мочек сосны и березы в природных условиях // Лесоведение. 1983. № 3. С. 33–38.
17. Меняйло Л.Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. Новосибирск: Наука СО, 1987. 185 с.
18. Обручева Н.В. Физиологическая характеристика зон корня // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. М.: Наука, 1964. С. 259–265.
19. Орлов А.Я., Кошельков С.П., Петров-Спиридонов А.А. Применение азотных удобрений для ускорения роста елового подроста на вырубках // Лесоведение. 1987. № 5. С. 20–28.
20. Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 323 с.
21. Пешкова А.А. Ассимиляция азота в корнях и листьях проростков кукурузы в темноте и на свету // Физиология растений. 1991. Т. 38, № 1. С. 86–93.
22. Рахтеенко И.Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 254 с.
23. Репка И., Сарыч М., Марек Й. Влияние недостатка макроэлементов на структуру хлоропластов и продуктивность фотосинтеза у растений кукурузы // Физиология растений. 1971. Т. 18, вып. 6. С. 1107–1112.
24. Рубин А.Б., Германова В.Ф. О синтезе пигментов в корнях // ДАН СССР. 1959. Т. 124, № 4. С. 940–943.
25. Сабинин Д.А. Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 474 с.
26. Смирнов В.В. Сезонный рост главных древесных пород. М.: Наука, 1964. 167 с.
27. Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 175 с.
28. Щербаков А.П. Калий как регулятор ферментативных процессов в растениях. Сообщение 1 // Тр. ИФР АН СССР. 1946. Т. 1, вып. 2. С. 116–128.
29. Щербаков А.П. Калий как регулятор ферментативных процессов в растениях. Сообщение 2 // Тр. ИФР АН СССР. 1948. Т. 1, вып. 1. С. 180–192.
30. Mannerkoski H., Miyazawa T. Growth disturbances and needle and soil nutrient contents on a NPK – fertilized scots pine plantation on a drained small-sedge bog // Commun. Inst. Forestry. 1983. N 116. P. 85–91.

31. *Michniewicz M., Stopinska J.* The effect of nitrogen nutrition on growth and on plant hormones content in scots pine (*Pinus silvestris* L.) seedlings grown under light of different intensity//Acta Soc. Bot. Pol. 1980. Vol. 45. N 3. P. 221–234.

32. *Michniewicz M., Stopinska J.* The effect potassium nutrition on growth and on plant hormones content in scots pine (*Pinus silvestris* L.) seedlings grown under light of different intensity//Acta Soc. Bot. Pol. 1980. Vol. 49. N 3. P. 235–244.

Поступила 15.10.14

UDC 630\*161.4:631.811.1

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.1.100

### **Impact of Thinning and Nitrogen on Seasonal Dynamics of Pine and Spruce Root Respiration**

*L.V. Zarubina<sup>1</sup>, Candidate of Agricultural Sciences, Associate Professor*

*V.N. Konovalov<sup>2</sup>, Doctor of Agricultural Sciences, Professor*

<sup>1</sup>Vologda State Dairy Farming Academy by N.V. Vereshchagin, Schmidt st., 2, Molochnoe, Vologda, 160555, Russian Federation; e-mail: Liliva270975@yandex.ru

<sup>2</sup>Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; e-mail: v.konovalov@agtu.ru

The paper studies the seasonal dynamics of pine and spruce root respiration in the northern taiga plant communities, depending on the light conditions and nitrogenous nutrition. The highest respiration rate (releasing CO<sub>2</sub>) of roots of woody plants is observed in June and July in the period of the growth of the vegetative organs. In August when the shoot growth is completed, the intensity of pine and spruce root respiration rate decreases in spite of the favorable weather conditions. In July the respiration rate of absorbing pine roots in a lichen pine forest at the temperature of 20.0 °C is 1.52 mg CO<sub>2</sub> per g needle dry weight. In August the respiration rate at the same temperature does not normally exceed 1.09 mg CO<sub>2</sub>. Selective cutting in the bilberry birch forests increases in 5–8 years the illumination under the canopy by 25–35 thous. lx, reduces the warming-up period of a soil root zone up to the root active temperature by 2 weeks, intensifies the root respiration rate of the overtopped spruce by 1.4–1.9 times. The illumination necessary for the efficient root activity of the overtopped spruce in the 53-, 59-years-old birch forests is reached by cutting of 50–52 % of birch growing stock. Nitrogen fertilizers, applied in the lichen pine forests and bilberry birch forests, increase the root respiration rate of pine and spruce by 1.4–1.7 times and intensify physiological activity of a tree. The nitrogen dosage necessary for the efficient activity of the tree root systems is approximately 180 kg of the primary nutrient per 1 ha. Both the increase and deficiency of a nitrogen dosage under the normal climate conditions reduce the energy rate of pine and spruce roots, disturb the physiological activity and growth rate in the aboveground tree portions. In the rainy conditions they intensify CO<sub>2</sub> releasing rate by the roots. Selective cutting in the bilberry birch forests intensifies the root activity of the overtopped spruce. Positive influence of nitrogen applied in the forest stands on the root respiratory metabolism as a result of the root competition for food is slightly reduced. According to the intensity of roots breathing, it is possible to define and set the parameters of thinning out of wood canopy and a dose of mineral feed for the highest productivity of plantings.

*Keywords:* root respiration, pine, spruce, nitrogen, cutting.

## REFERENCES

1. Abrazhko M.A. Abrazhko M.A. Vliyanie azotnykh udobreniy na izmenenie massy i fraktsionnyy sostav korney eli [Effect of Nitrogen Fertilizer on the Change in Mass and Fractional Composition of Spruce Roots]. *Lesovedenie*, 1986, no. 6, pp. 75–80.
2. Andreeva T.F. Andreeva T.F. Fotosintez i azotnyy obmen rasteniy [Photosynthesis and Nitrogen Metabolism of Plants]. *Fiziologiya fotosinteza*, 1982, pp. 89–104.
3. Baneva N.A. Reaktsiya melkikh korney na azotnoe udobrenie [The Response of Fine Roots on the Nitrogen Fertilizer]. *Lesovedenie*, 1990, no. 2, pp. 62–71.
4. Walter O.A., Pinevich L.M., Varasova N.N. *Praktikum po fiziologii rasteniy s osnovami biokhimii* [Practical Course of Plant Physiology with the Principles of Biochemistry]. Moscow; Leningrad, 1957. 341 p.
5. Veretennikov A.V., Konovalov V.N. Vliyanie osusheniya na intensivnost' dykhaniya korney *Picea abies* (*Pinacea abies* Karst. (Pinaceae)) v el'nike osokovo-sfagnovom severnoy podzony taygi [The Influence of Drainage on the Respiration Rate of the Roots of *Picea abies* (*Pinacea abies* Karst. (Pinaceae)) in the Sedge-Sphagnum Spruce Forest of the Northern Taiga Subzone]. *Botanicheskiy zhurnal*, 1979, vol. 64, pp. 252–254.
6. Zarubina L.V., Konovalov V.N. Vliyanie rubok na fotosintez i ottok  $^{14}\text{C}$ -assimilyatov u podrosta eli v bereznyakakh chernichnykh [Effect of Cutting on the Photosynthesis and the  $^{14}\text{C}$ -Assimilates Outflow in Spruce Undergrowth in the Bilberry Birch Forests]. *Vestnik Pomorskogo universiteta*, 2011, no. 3, pp. 49–54.
7. Zakharin A.A. Metod registratsii bystroy kinetiki rosta korney i nadzemnykh organov prorstkov [The Method of Recording of Fast Kinetics of Roots Growth and Overground Seedlings]. *Fiziologiya rasteniy*, 1993, vol. 40, no. 6, pp. 940–946.
8. Kolosov I.I. *Poglotitel'naya deyatelnost' kornevykh sistem rasteniy* [The Absorbing Activity of the Root Systems of Plants]. Moscow, 1962. 182 p.
9. Konovalov V.N., Zarubina L.V. Biologicheskie osobennosti podrosta eli v bereznyakakh chernichnykh posle vyborochnykh rubok [Biological Features of Spruce Undergrowth in the Bilberry Birch Forests after Selective Cuttings]. *Vestnik KrasGAU*, 2011, no. 8, pp. 99–104.
10. Konovalov V.N., Zarubina L.V. Vliyanie dozy azota pri podkormkakh na ottok  $^{14}\text{C}$ -assimilyatov u sosny v sosnyakh lishaynikovyykh [Impact of Nitrogen Dose on the  $^{14}\text{C}$ -Assimilates Outflow in Pine Trees at the Lichen Pine Forests]. *Lesnoy zhurnal*, 2012, no. 1, pp. 7–13.
11. Konovalov V.N., Zarubina L.V. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti khvoynyykh na udobrennykh pochvakh* [Ecological and Physiological Features of Coniferous at the Fertilized Soils]. Arkhangelsk, 2011. 338 p.
12. Konovalov V.N., Listov A.A. Vliyanie usloviy mineral'nogo pitaniya na dykhanie korney sosny obyknovnoy [The Influence of Mineral Nutrition Conditions on Root Respiration of Scots Pine]. *Lesnoy zhurnal*, 1989, no. 4, pp. 15–19.
13. Kulaeva O.N. K voprosu o vliyaniy kornevoy sistemy na obmen veshchestv [On the Effect of the Root System on the Metabolism]. *Rol' mineral'nykh elementov v obmene veshchestv i produktivnosti rasteniy* [The Role of Mineral Elements in Metabolism and Plant Productivity]. Moscow, 1964, pp. 224–229.

14. Kulaeva O.N. Gormonal'naya regulyatsiya fiziologicheskikh protsessov u rasteniy na urovne sinteza RNK i belka [Hormonal Regulation of Physiological Processes in Plants at the RNA Level and Protein Synthesis]. *41-e Timiryazevskoe chtenie* [The 41st Timiryazev Reading]. Moscow, 1982. 82 p.

15. Kursanov A.L. *Transport assimilyatov v rastenii* [Assimilate Transport in Plants]. Moscow, 1976. 647 p.

16. Mamaev V.V. Sutochnye izmeneniya intensivnosti vydeleniya CO<sub>2</sub> u kornevykh mochek sosny i berezy v prirodnykh usloviyakh [Daily Variations in Intensity of CO<sub>2</sub> Emissions from Root Fibrils of Pine and Birch Trees in Natural Conditions]. *Lesovedenie*, 1983, no. 3, pp. 33–38.

17. Menyaylo L.N. *Gormonal'naya regulyatsiya ksilogeneza khvoynykh* [Hormonal Regulation of Xylogenesis in Conifers]. Novosibirsk, 1987. 185p.

18. Obrucheva N.V. Fiziologicheskaya kharakteristika zon kornya [Physiological Characteristic of the Root Zones]. *Rol' mineral'nykh elementov v obmene veshchestv i produktivnosti rasteniy* [The Role of Mineral Elements in Metabolism and Plant Productivity]. Moscow, 1964, pp. 259–265.

19. Orlov A.Ya., Koshel'kov S.P., Petrov-Spiridonov A.A. Primenenie azotnykh udobreniy dlya uskoreniya rosta elovogo podrosta na vyrubkakh [The Use of Nitrogen Fertilizers to Accelerate the Growth of Spruce Young Growth in the Cuttings]. *Lesovedenie*, 1987, no. 5, pp. 20–28.

20. Orlov A.Ya., Koshel'kov S.P. *Pochvennaya ekologiya sosny* [Soil Ecology of Pine Trees]. Moscow, 1971. 323 p.

21. Peshkova A.A. Assimilyatsiya azota v kornyakh i list'yakh prorstkov kukuruzy v temnote i na svetu [Assimilation of Nitrogen in the Roots and Leaves of Maize Seedlings in the Dark and the Light]. *Fiziologiya rasteniy*, 1991, vol. 38, no. 1, pp. 86–93.

22. Rakhtenko I.N. *Rost i vzaimodeystvie kornevykh sistem drevesnykh rasteniy* [The Growth and Interaction of the Root Systems of Woody Plants]. Minsk, 1963. 254 p.

23. Repka I., Sarych M., Marek Y. Vliyanie nedostatka makroelementov na strukturu khloroplastov i produktivnost' fotosinteza u rasteniy kukuruzy [Effect of Lack of Macronutrients on the Chloroplast Structure and Productivity of Photosynthesis in Maize Plants]. *Fiziologiya rasteniy*, 1971, vol. 18, no. 6, pp. 1107–1112.

24. Rubin A.B., Germanova V.F. O sinteze pigmentov v kornyakh [On the Pigment Synthesis in the Roots]. *Doklady Akademii Nauk SSSR* [Reports of the Academy of Sciences of the USSR], 1959, vol. 124, no. 4, pp. 940–943.

25. Sabinin D.A. *Fiziologicheskie osnovy pitaniya rasteniy* [Physiological Bases of Plant Nutrition]. Moscow, 1955. 474 p.

26. Smirnov V.V. *Sezonnyy rost glavneyshikh drevesnykh porod* [Seasonal Growth of the Main Tree Species]. Moscow, 1964. 167 p.

27. Chernobrovkina N.P. *Ekofiziologicheskaya kharakteristika ispol'zovaniya azota sosnoy obyknovennoy* [Ecophysiological Characteristic of Nitrogen Use by Scots Pine]. St. Petersburg, 2001. 175 p.

28. Shcherbakov A.P. Kaliy kak regulyator fermentativnykh protsessov v rasteniyakh. Soobshchenie 1 [Potassium as a Regulator of Fermentative Processes in Plants. Report 1].

*Tr. IFR AN SSSR* [Proc. of the Institute of Plant Physiology of the Academy of Sciences of the USSR], 1946, vol. 1, iss. 2, pp. 116–128.

29. Shcherbakov A.P. Kaliy kak regulyator fermentativnykh protsessov v rasteniyakh. Soobshchenie 2 [Potassium as a Regulator of Fermentative Processes in Plants. Report 2]. *Tr. IFR AN SSSR* [Proc. of the Institute of Plant Physiology of the Academy of Sciences of the USSR], 1948, vol. 1, iss. 1, pp. 180–192.

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

31. Michniewicz M., Stopinska J. The Effect of Nitrogen Nutrition on Growth and on Plant Hormones Content in Scots Pine (*Pinus silvestris* L.) Seedlings Grown Under Light of Different Intensity. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1980, vol. 45, no. 3, pp. 221–234.

32. Michniewicz M., Stopinska J. The Effect of Potassium Nutrition on Growth and on Plant Hormones Content in Scots Pine (*Pinus silvestris* L.) Seedlings Grown Under Light of Different Intensity. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1980, vol. 49, no. 3, pp. 235–244.

Received on October 15, 2014

---

---