

**ВЛИЯНИЕ АЗОТА НА ФОТОСИНТЕЗ И РОСТ ЕЛИ В БЕРЕЗНЯКАХ
(на примере стационара «Ломовое»)**

Л.В. Зарубина*

*Вологодская государственная молочнохозяйственная академия имени Н.В. Верещагина

Изучено влияние азота на физиологическую и ростовую активность подростка ели в северотаежных березняках черничных. Исследования показали, что под пологом спелых березняков освещенность невысокая (10–12 тыс. лк) и не обеспечивает необходимый уровень потребности подпологовой ели в солнечной радиации. Из-за недостатка света дыхание корней и интенсивность фотосинтеза хвои у подростка ели в березняках такого возраста снижаются в два раза по сравнению с вырубками. Азот несколько активизирует физиологические процессы ели. После его внесения в 53- и 59-летние березняки черничные у ели интенсивность фотосинтеза хвои повышается на 8–13 %, одновременно ускоряется отток фотоассимилятов из хвои и улучшается снабжение ими ростовых меристем (растущей хвои, корней). Активируются и другие физиологические процессы: в хвое усиливается накопление фотосинтетических пигментов, нормализуется водный режим, возрастает продуктивность транспирации при формировании прироста, повышается водонасыщенность тканей, несколько сокращается водный дефицит, усиливаются ростовые процессы. За 5 лет действия азота дополнительный линейный прирост верхушечных побегов у подростка ели в северных березняках черничных увеличивается на 19,2–20,8 см (на участке с одной рубкой — на 20,9–23,6 см), на секции с длительно-постепенной рубкой и азотом — на 36,6 и 35,5 см соответственно. За 8 лет действия комплексного фактора (рубка + азот) дополнительный прирост верхушечного побега у подростка ели на площадках с N_{180} составил 96 см. Разные дозы азота оказывают неоднозначное действие на подрост ели. Для получения положительного эффекта от вносимого в северотаежные березняки черничные азота эффективной для подпологовой ели можно считать дозу азота 180 кг/га. Однако с целью достижения необходимого эффекта для подростка ели северотаежные березняки черничные необходимо предварительно разредить до полноты 0,5, а затем через два-три года внести в них азот в указанной выше дозе.

Ключевые слова: березняки черничные, подрост ели, азот, дыхание корней, фотосинтез, физиологические процессы, рост.

Лесные почвы в пределах евро-азиатской лесной области крайне бедны питательными элементами, особенно аммиачным азотом [1, 2], в т. ч. и под березняками [3], и не обеспе-

чивают ими в нужном количестве древесные растения. В то же время в работах многих исследователей показано многообразное воздействие азота на активность или блокирова-

Контактное лицо: Зарубина Лилия Валерьевна, адрес: 160555, г. Вологда, ул. Шмидта, д. 2; e-mail: liliya270975@yandex.ru

ние физиологических процессов у древесных растений [4–9]. Так, Н.П. Чернобровкина [10] причину низкой интенсивности фотосинтеза у двухлетних сеянцев сосны при дефиците азота объясняет низким содержанием в хвое общего азота и его отдельных форм, ограничивающим синтез фотосинтетических структур. Падение интенсивности фотосинтеза при недостатке азота отмечалось также у 15-летних елей [11], у взрослых деревьев сосны и ели [5, 12, 13]. При внесении азота в березняки черничные у подростка ели усиливалось поступление его в корни и хвою. При этом было выявлено, что в древостоях корни ели быстрее отзываются на азотную подкормку, чем на вырубках, однако снижение концентрации азота в корнях и хвое ели в древостоях происходит значительно медленнее, чем у ее подростка на вырубках [14–16]. Дыхание корней у подростка ели под действием азота наиболее значительно увеличивалось в древостоях, в условиях повышенной корневой конкуренции [9]. В то же время, несмотря на важность, вопросы влияния азота на другие физиологические процессы у хвойного подростка в северных березняках черничных типов лесорастительных условий остаются пока слабо изученными, хотя необходимость в их проработке, согласно принятым в последнее время правительственным постановлениям, назрела давно.

Цель исследования – изучение у подпологовой ели в березняках черничных интенсивности физиологических процессов, скорости линейного роста и выявление более эффективной дозы азота, освещенности для недопущения гибели ели и ускоренного вывода ее из-под полога березы.

Материалы и методы. Исследования проводились на стационаре «Ломовое» Архангельской области (64° с.ш.) в 53- и 59-летних березово-еловых насаждениях, относящихся к черничной группе типов леса VI класса возраста (Левашское участковое лесничество, кварталы 23 и 96; опытные участки в составе больших лесных массивов березняков занимают 25 и 28 га соответственно). Почва на обоих

участках слабоподзолистая, легкосуглинистая свежая, формирующаяся на тяжелом моренном суглинке. В опытных березняках высота березы 14–16 м, диаметр 12,1–14,2 см, класс бонитета IV. На 1 га имеется до 6,7 тыс. экз. жизнеспособного подростка разных пород, среди них 3,8–4,2 тыс. экз. елей, которых вполне достаточно для зарастивания вырубок после удаления березы. Преобладает в основном жизнеспособный крупный и средний подрост ели. Самую большую представленность имеют крупные экземпляры ели – выше 1,5 м. Мелкий подрост (до 1 м) составляет около 20 %. Средняя высота популяции ели в древостоях 1,86 м. Почти весь учтенный подрост ели (90 %) отнесен к категории благонадежного. Это положение находит подтверждение в работах и других исследователей, указывающих на высокую жизнеспособность подростка ели в северных березняках черничных [17, 18]. Доля участия березы и осины в лесообразовательном процессе – более 35 %.

В каждом насаждении (опытном участке) было заложено по 9 пробных площадей (ПП) с разной интенсивностью рубки и дозой внесенного в них азота (N_{180} и N_{270}), а также контрольные площадки: одна в качестве основного контроля на секции без рубки и без внесения азота, другие – на секциях с разной интенсивностью рубки (0, 35, 50, 70 %), но без внесения в них азота. Равномерно-постепенная рубка проведена в зимний период по узколесосечной технологии: в 53-летнем березняке – в 1992 году интенсивностью по запасу 0, 35, 50, 70 %, в 59-летнем березняке – в 1998–1999 годах с вырубкой 0, 30 и 52 % запаса березы. После проведенной рубки и вывозки заготовленной древесины в 53-летнем березняке на 1 га лесосеки сохранилось 3,13–3,60 тыс. экз. подростка ели и 2,0–2,7 тыс. экз. лиственных пород, в 59-летнем березняке – 3,2 тыс. экз. ели. Высота подростка ели после рубки уменьшилась с 1,86 до 1,68 м. Освещенность после рубки в 53-летнем березняке на опытных участках (0, 35, 50, 70 %) составляла соответственно 10, 19, 51 и 62 % от полной.

В 59-летнем березняке после вырубки 30 и 52 % запаса освещенность возросла до 17 и 51 % и стала соответствовать условиям, необходимым для нормального роста ели [19–21]. Температура в корнеобитаемом горизонте почвы после проведенной рубки березы повысилась на 1,5–2 °С [22].

Азотное удобрение в обоих древостоях внесено в почву перед началом вегетационного периода через три года после рубки путем равномерного разбрасывания по поверхности в химических дозах 180 и 270 кг/га по действующему веществу. В качестве азотного удобрения использована мочеви́на (карбамид), содержащая 46 % действующего вещества, в которой азот находится в аммиачной форме (NH_4), наиболее доступной и наиболее транспортабельной для древесного растения. В каждом варианте повторность опыта – двукратная. Опытная доза азота устанавливалась на основе ранее проведенных нами исследований в 25–30-летних сосновых молодняках с разными дозами азота (N_{80} , N_{120} , N_{180} , N_{240} , N_{300}), в которых наиболее эффективной для такого возраста сосны была признана доза азота 180 кг/га. В качестве азотного удобрения в этих опытах также была использована мочеви́на (карбамид) [6].

У подростка ели (*Picea abies* L.) изучали потенциальный (CO_2 -насыщенный) фотосинтез и отток ^{14}C -ассимилятов радиометрическим методом при удельной радиоактивности газовой смеси ($^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$) в камере 0,2 и 8 МБк/л и продолжительности опыта 10 и 30 мин соответственно [23]. Интенсивность дыхания корней и хвои изучали в полевых условиях (на ПП) методом Бойсен-Йенсена. Для этого использовали специально изготовленные камеры (ящики с ячейками для колб и вмонтированными в них двумя термометрами), в которые помещали плотно закрытые каучуковыми пробками плоскодонные колбы объемом 0,5 л с подвешенными в них в марлевых мешочках образцами

растительного материала и предварительно налитым раствором барита (20 мл). После экспозиции (1 ч) измеряли температуру в камере и наружной среде. Мешочки с растительным материалом извлекали, а раствор титровали щавелевой кислотой с добавлением в него 2–3 капли фенолфталеина для определения в нем поглощенной углекислоты, выделившейся при дыхании образцов. Содержимое мешочков помещали в отдельные пакеты, доставляли в лабораторию для высушивания и проведения необходимых расчетов [24]. Содержание пигментов определяли в экстрактах свежей хвои спектрофотометрическим методом на СФ-46М ленинградской фирмы «Ломо» [25], интенсивность транспирации изучали методом быстрого взвешивания [26], водный дефицит хвои – путем донасыщения ее дистиллированной водой [27]. Видимую радиацию (освещенность местообитания подростка) измеряли на высоте 1,5 м с помощью двух люксметров Ю-116М одновременно на опытной пробе и на открытом пространстве [19–21]. Учет подростка осуществляли согласно Правилам лесовосстановления¹, утвержденным приказом Министерства природных ресурсов РФ от 16 июня 2007 года, посредством ленточного перечета на ПП. Подбор и закладку ПП выполняли с учетом требований ОСТ 56-59-83².

Содержание пигментов в хвое ели определяли с трехкратной биологической и двукратной аналитической повторностью. При изучении интенсивности фотосинтеза, дыхания корней и хвои повторность определения – 2–3-кратная (все расчеты велись на сухую навеску). Транспирацию хвои изучали с 9–12-кратной повторностью, влажность и водный дефицит хвои – с 3–4-кратной. В процессе обработки данных использовали методические положения вариационной статистики М.Л. Дворецкого [28] и И.И. Гусева [29]. Поскольку при исследованиях интенсивность рубки 30 и 35 % для ели ока-

¹Об утверждении Правил лесовосстановления: приказ МПР РФ от 16 июля 2007 г. № 183 (с изм. и доп.). Доступ из справ.-правовой системы «КонсультантПлюс».

²ОСТ 56-59-83. Площади пробные лесоустойчивые. Метод закладки. Введ. 1984–01–01. М., 1984. 60 с.

залась малоэффективной, в настоящей статье в основном анализируются результаты, полученные на секциях с интенсивностью рубки 50–52 и 70 %.

Исследования проводили в 1992–2007 годах. За это время на подросте ели в динамике выполнено более 350 определений фотосинтеза хвои; для определения концентрации пигментов – около 160 анализов хвои разного возраста; сделано более 190 определений дыхания корней и хвои, 580 определений транспирации; для изучения в дереве оттока, передвижения и распределения углерода-14 заложено 8 опытов с разной интенсивностью рубки и дозой внесенного азота. В течение летнего периода исследования повторяли не менее 3–4 раз. Динамику накопления пигментов, характер передвижения ^{14}C -ассимилятов в дереве устанавливали согласно принятым в опыте срокам их определения.

Результаты и обсуждение. Наблюдения за состоянием факторов внешней среды показали, что на территории стационара «Ломовое» в самый длинный световой день (18 июня) освещенность под пологом изучаемых березняков черничных в околополуденные часы при ясной погоде не превышает 12,3 %, в пасмурную погоду – 3,8 % от полной [22]. Для формирования перспективного подроста ели освещенность не должна быть ниже 25–40 % от полной освещенности [19–21]. Температура воздуха на объектах исследований в летнее время была 9,2–20,4 °С, температура почвы в слое 0–30 см – 8,0–12,1 °С [22].

Влияние азота на дыхание корней ели. Известно, что на внесение удобрений корни растений реагируют мгновенно, как только минеральные соли достигают их зоны, а надземные части реагируют на них с некоторым лаг-периодом. В наших опытах в 53-летнем березняке черничном активное выделение CO_2 корнями подроста ели началось сразу, как только удобрения поступили в почву (табл. 1).

Из данных табл. 1 видно, что в первый год из всех используемых в опыте доз азота наиболее сильное влияние на дыхание корней ели

в контрольной секции без рубки и на секции с рубкой оказала доза 180 кг/га. Количество выделившегося при дыхании корней CO_2 у подроста в не разреженной секции на площадках с этой дозой азота превышало контроль на 77 %, на секции с рубкой – на 29 %.

Повышенная доза азота (N_{270}) в начале вегетационного периода у подроста ели привела к нарушению нормального дыхания корневой системы. Количество выделяемого корнями подроста CO_2 на площадках с этой дозой азота в отдельные дни было на 11–13 % меньше, чем у подроста на контрольных площадках без азота. Раскопки показали, что корни ели на площадках с повышенной дозой азота не росли, светлые корневые окончания у них отсутствовали, часть мелких корней при этом побурела и впоследствии отмерла. Подобное уменьшение количества выделяемого корнями CO_2 у древесных и травянистых растений под действием повышенных доз азота и их отмирание неоднократно наблюдались и в других фитоценозах [15, 16, 30]. В то же время известно, что снижение корнеобеспеченности у растений ухудшает работоспособность ассимиляционного аппарата в результате недопоставки в надземные органы воды и питательных солей, ведет к затовариванию листьев крахмалом из-за задержки его оттока [30]. В конце июля и эта доза азота у подроста также повысила дыхание корневой системы, но очень слабо. В данный период дыхание корней на удобренных азотом площадках (N_{180} и N_{270}) в 1,9–1,2 раза превышало дыхание корней контрольного подроста.

К 28 июля средняя интенсивность дыхания мелких корней у подроста ели в неухоженной части березняка на площадке без удобрения при температуре 19,0 °С составляла (0,66±0,08) мг CO_2 /(г·ч), на опытных площадках с N_{180} и N_{270} соответственно (1,22±0,16) и (0,72±0,06) мг CO_2 /(г·ч). Расчетные значения по t -критерию Стьюдента в этот период превысили критический уровень 2,8 лишь для варианта N_{180} ($t=4,7$). Для варианта N_{270} показатели оказались незначимыми ($t = 0,3$). В секции с интенсивной

Таблица 1

ВЛИЯНИЕ ДОЗЫ АЗОТА И ПОСТЕПЕННОЙ РУБКИ НА ДЫХАНИЕ КОРНЕЙ ЕЛИ, мг CO₂/(г·ч), В 53-ЛЕТНЕМ БЕРЕЗНЯКЕ ЧЕРНИЧНОМ ПО СРОКАМ ВЕГЕТАЦИИ

Дата	Температура воздуха в камере, °С	Интенсивность рубки, %					
		0			70		
		Контроль без азота	N ₁₈₀	N ₂₇₀	Контроль без азота	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
Среднее: мг CO ₂ /(г·ч)		0,53	0,94	0,59	0,77	0,98	0,76
%		100	177	111	100	129	99

рубкой (70 %) абсолютные значения дыхания корней у подроста ели в этот период в контроле и на опытных площадках (N₁₈₀, N₂₇₀) оказались равными (0,88±0,07), (1,16±0,13), (0,90±0,17) мг CO₂/(г·ч) соответственно и при *t* с контролем составляли 3,2 и 0,2 [9, 27].

Опыты по оттоку ¹⁴C-ассимилятов показали, что основной причиной низкого дыхания корней у контрольных и удобренных повышенной дозой азота елей явилось недостаточное снабжение их корней ассимилятами из кроны [7, 27]. Известно, что дыхание корней определяется количеством притекающих к ним из кроны углеводов [30, 31], поэтому их активная жизнедеятельность зависит также от активности надземных органов (листьев), продуцирующих углеводы, и прежде всего от интенсивности фотосинтеза. Низкий энергообмен в корнях действительно оказался связанным с нарушением фотосинтетической деятельности растений. Оттекающие из хвои в ограниченных количествах углеводы при низком фотосинтезе у этих растений задерживались в транспортных путях, не достигая зон потребления (молодой формирующейся хвои, корней). Недостаточное поступление ассимилятов к корням затем привело к ослаблению ростовых и других физиологических процессов. На удобренных площадках интенсивность дыхания мелких корней

превышала контроль на 67–78 % и значительно превосходила необходимый для этого доверительный уровень (*t* = 3,6–6,4). Как показали опыты по оттоку, причиной усиления дыхания корней у подроста под влиянием азота явилось ускоренное и усиленное снабжение корней органическими соединениями (ассимилятами), поступающими к ним из кроны, количество которых на площадках с удобрениями было на 32–65 % больше, чем в контроле [27].

На второй год все дозы азота у подроста ели в секции без рубки и в секции с рубкой усилили выделение CO₂ корнями (табл. 2, см. с. 56).

В серии опытов, которая была заложена в 59-летнем березняке черничном, у подроста ели были получены несколько отличные от первого опыта результаты [9, 27]. Уже в первый год обе дозы азота у подроста значительно усилили выделение CO₂ корнями. Под влиянием азота интенсивность дыхания корней возросла в 1,4–1,7 раз. Отсутствие негативного влияния на корни повышенной дозы азота в этом опыте объясняется возможной миграцией части азота за пределы корнеобитаемого слоя в результате прошедших сразу после внесения удобрений ливневых дождей. Расчеты показали, что дополнительное увеличение дыхания корней у подроста ели в секции с рубкой березы на площадках с N₁₈₀ составило: за счет выбо-

Таблица 2

**ВЛИЯНИЕ ДОЗЫ АЗОТА НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ
У ПОДРОСТА ЕЛИ В 53-ЛЕТНЕМ БЕРЕЗНЯКЕ НА ВТОРОЙ ГОД ПОСЛЕ ЕГО ВНЕСЕНИЯ**

Показатель	Контроль	N ₁₈₀			N ₂₇₀		
	M±m	M±m	t	%	M±m	t	%
Дыхание корней, мг CO ₂ /(г·ч)	0,41±0,01	0,68±0,01	6,4	167	0,73±0,01	3,6	178
Дыхание хвои, мг CO ₂ /(г·ч)	0,48±0,01	0,59±0,02	4,4	123	0,60±0,01	4,9	125
Сумма хлорофилла, мг/г	0,62±0,01	0,83±0,02	7,6	134	0,94±0,02	6,9	151
Сумма каротиноидов, мг/г	0,09±0,01	0,13±0,01	5,5	144	0,16±0,02	8,9	178
Фотосинтез, мг CO ₂ /(г·ч)	10,6±1,8	13,2±1,5	3,3	124	13,9±1,5	3,4	131
Транспирация, мг H ₂ O/(г·ч)	137±6	121±3	1,6	88	119±4	1,3	87
Влажность хвои, %	58,5±0,1	60,1±0,1	4,6	103	60,7±0,2	3,9	104
Водный дефицит, %	4,3±0,1	3,5±0,1	3,8	81	3,5±0,1	3,6	81

Примечания: M±m – среднее значение с ошибкой; t – достоверность разницы между средними значениями.

рочной рубки – 54 %, за счет азотного удобрения – 46 %; на площадках с N₂₇₀ – 49 и 51 % соответственно. В неразрезанной секции доза N₁₈₀ увеличила дыхание корней на 37 %, доза N₂₇₀ – на 57 %.

Внесенный в 53-летний березняк азот, усилив работу корней у подростка ели, воздействовал и на другие физиологические процессы (см. табл. 2), прежде всего на интенсивность фотосинтеза. Через два года в секции без рубки интенсивность фотосинтеза хвои текущего года у подростка ели на площадках с азотом повысилась до 10,6–16,5 мг CO₂/(г·ч), или по отношению к контролю увеличилась на 3–13 %, у двухлетней хвои – на 8–24 %. Необходимая достоверность разницы средних значений фотосинтеза между опытными данными и контролем для молодой хвои не доказана (t = 0,2–2,9), для двухлетней хвои t = 3,4. Наибольшее влияние на фотосинтез ели в данный период оказала доза N₂₇₀. Однако в первый год интенсивность фотосинтеза у подростка на площадках с этой дозой азота часто была ниже контроля. Причиной наблюдаемой невысокой эффективности действия азота на фотосинтез у подростка ели в контрольном древостое послужила низкая освещенность (8–11 тыс. лк), поскольку в секции с рубкой интенсивность фотосинтеза

у него была в два раза выше. Как отмечают в своих исследованиях А.Я. Орлов с соавторами [14] и Н.А. Банева [16], подрост ели в загущенных березняках после внесения в них азота накапливает значительно больше азота в корнях и хвое, чем на вырубках, однако поглощенный этим подростом азот в метаболических процессах из-за недостатка света остается слабо используемым. Наибольшее влияние на фотосинтез азот оказал у мелкого подростка. Если у крупного подростка интенсивность фотосинтеза в секции без рубки под действием азота повысилась на 15–22 %, то у мелкого подростка она выросла на 18–44 %.

В опытах, заложенных в 59-летнем березняке, интенсивность фотосинтеза у подростка ели на площадках с N₁₈₀ на второй год повысилась с 9,8 до 12,5 мг CO₂/(г·ч), или увеличилась на 11–27 %, причем наиболее существенно – также у мелкого подростка при t с контролем 5,3.

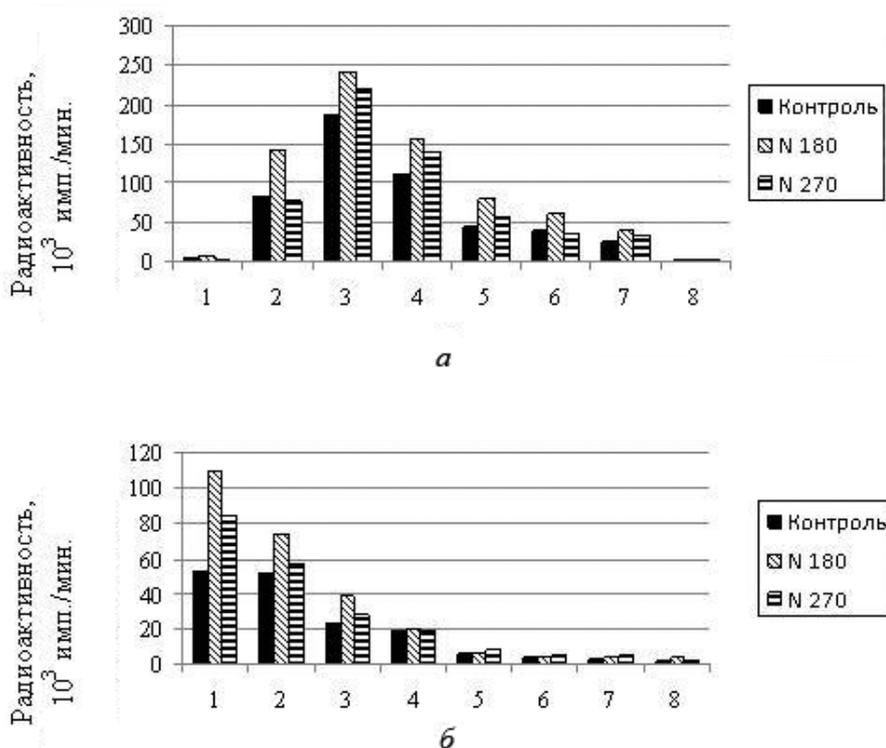
Под действием азота водный режим у подростка ели стал более упорядоченным: на 4 % увеличилась влажность хвои, на 0,8 % уменьшился водный дефицит, на 13 % сократился расход воды на транспирацию, в 1,5 раза (с 0,08 до 0,12) возросла продуктивность транспирации, в результате растения стали меньше расходовать воды на создание единицы орга-

нического вещества. В хвое на 78 % возросла концентрация хлорофилла и каротиноидных пигментов, на 24 % усилилось дыхание хвои. Все эти позитивные изменения, отмеченные у подростка после внесения в древесной азота, безусловно, должны были положительно сказаться на его росте и продуктивности.

Отток и передвижение ^{14}C -ассимилятов. Известно, что у древесных и травянистых растений азот способен существенно менять скорость и направленность транспортных потоков фотоассимилятов [6, 7, 27, 30, 31]. У подростка ели в березняках черничных эти вопросы исследователями до последнего времени не прорабатывались. Нами в 59-летнем березняке черничном (в секции без рубки и в секциях с рубкой) 6 июня 2001 года, через две недели после внесения азота, у подростка ели (высота

1,7–1,8 м) была проведена подкормка пяти верхушечных мутовок радиоуглекислотой ($^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$) с концентрацией 8 МБк/л. Во время постановки опыта стояла сухая, солнечная погода с дневной температурой 23,6 °С. Освещенность во время подкормки на контрольной и удобренных азотом площадках не разреженной секции была около 10 тыс. лк, на секции с 52 %-й интенсивностью рубки – 35 тыс. лк. Длина распускающейся хвои у подростка ели в этот период не превышала 0,5 см. На березе лист достигал половины своего максимального размера, растения напочвенного покрова в лесу и на болотах активно вегетировали.

В период подкормки (начало июня) основными фотосинтезирующими органами у всех моделей подростка оставалась хвоя второго и третьего годов вегетации (*рисунок*). Результаты



Влияние дозы азота на скорость оттока ^{14}C -ассимилятов у подростка ели в 59-летнем березняке черничном (в 1 г сухой хвои): а – хвоя текущего года; б – хвоя однолетняя. Сроки отбора образцов хвои после окончания подкормки: 1 – 0,5 ч, 2 – 1 сут, 3 – 8 сут, 4 – 16 сут, 5 – 45 сут, 6 – 70 сут, 7 – 95 сут, 8 – 1 г.

радиохимического анализа хвои показали, что в секции без рубки за время экспозиции (0,5 ч) в атмосфере $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$ в процессе фотосинтеза у подростка ели хвоей текущего года (в расчете на 1 г абсолютно сухой массы) на неудо­бренной площадке было ассимилировано $4,1 \cdot 10^3$ имп./мин радиоуглерода, на опытных участках (N_{180}, N_{270}) – $8,0 \cdot 10^3$ и $3,4 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно. За этот же период хвоей вто­рого года вегетации радиоуглерода было ассимилировано в 13–25 раз больше, чем молодой, только что вышедшей из-под почечных чешуек хвоей, а трехлетней хвоей – на 6–11 % меньше, чем двухлетней.

В целом во время фотосинтеза одно-трехлетней хвоей подростка на неудо­бренной площадке и на опытных площадках (N_{180}, N_{270}) в секции без рубки было ассимилировано радиоугле­рода: $103,6 \cdot 10^3$, $215,1 \cdot 10^3$ и $162,4 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно. В секции с рубкой (52 %) на неудо­бренной площадке и опытных (N_{180}, N_{270}) пло­щадках этими возрастaми хвои у подростка ели было ассимилировано соответственно $213,5 \cdot 10^3$, $349,8 \cdot 10^3$ и $237,7 \cdot 10^3$ имп./мин, или почти в два раза больше, чем на таких же площадках в секции без рубки. Активному фотосинтезу $^{14}\text{CO}_2$ в этот период у подростка ели способствовала достаточно высокая интенсивность дыхания корней. Так, 13–15 июня при температуре 17,1–18,3 °С в секции с постепенной рубкой у кон­трольных елей интенсивность дыхания мелких корней составляла $(0,71 \pm 0,12)$ мг CO_2 /(г·ч), ростовых корней – $(0,39 \pm 0,05)$ мг CO_2 /(г·ч) [6, 9].

Как показали исследования, в начальный период роста молодых побегов основную физиологическую нагрузку по ассимиляции атмосферного $^{14}\text{CO}_2$ у подростка ели в секции без рубки и в секциях с разной интенсивностью рубки выполняет хвоя второго-третьего годов вегетации. В этот период на ее долю приходится до 95 % всего поглощенного радиоугле­рода. Молодая хвоя даже при улучшении освещенности и азотного питания в начале июня продолжает оставаться активным акцептором молодых ассимилятов, притекающих к ней из

хвои более старшего возраста. Повышенная доза внесенного азота (N_{270}) у подростка в этот период задержала развитие нового ассимиляционного аппарата, значительно снизив его фотосинтетическую и акцепторную активность, даже несмотря на некоторое усиление работы корневой системы под его действием.

К периоду подкормки (6 июня) молодая хвоя на участке с рубкой, несмотря на доста­точно хорошие световые условия, оставалась не полностью сформированной и продолжала быть активным акцептором ассимилятов, поступающих к ней из хвои двух-трехлетнего возраста, за счет которой и осуществлялось ее первоначальное формирование. Только за первые сутки после экспозиции хвои в атмосфере $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$ радиоактивность молодой хвои у контрольных растений в секции без рубки увеличилась в 19,7 раз (с 4,1 тыс. имп./мин до 81,2 имп./мин), в секции с рубкой – в 24 раза. У опытных (N_{180}, N_{270}) растений в секции без рубки радиоактивность этой хвои возросла в 17,8 и 22,6 раза, а на опытных участках с рубкой и азотом – в 28 и 37 раз соответственно.

Радиоактивность прошлогодней хвои че­рез сутки после окончания подкормки у кон­трольных растений ели в секции без рубки сохранилась на первоначальном уровне. В секции с длительно-постепенной рубкой радиоактивность данной хвои у подростка ели за этот срок уменьшилась на 31 %, а на площадках с азотом – на 18 %. Удельная радиоактивность двухлетней хвои у подростка соответственно составляла: в неухоженном контроле – $51,5 \cdot 10^3$ имп./мин, в секции с рубкой – $74 \cdot 10^3$ имп./мин; на участках с рубкой и азотом (N_{180}, N_{270}) – $149,3 \cdot 10^3$ и $112,0 \cdot 10^3$ имп./мин. Радиоактивность трехлетней хвои в секции без рубки за первые сутки в контроле уменьшилась на 14 %, у опытных растений (N_{180}, N_{270}) – на 43 и 36 %.

Через 8 сут, к 13 июня, молодая хвоя у подростка в секции без рубки все еще продолжала оставаться активным акцептором ассимилятов. За этот период ее радиоактивность по отношению к периоду до подкормки (6 июня) у

контрольных растений выросла еще в 2,3 раза, на площадках с N_{180} она увеличилась на 72 %, а на площадках с N_{270} стала выше контроля на 22 % ($220,6 \cdot 10^3$ имп./мин). Примерно такая же последовательность в изменении радиоактивности хвои у контрольных и опытных елей наблюдалась и в секции с рубкой, но с несколько другими абсолютными показателями [27].

Считается, что прежде чем лист сможет осуществлять экспорт ассимилятов, он должен достичь высокой фотосинтетической активности, с тем чтобы количество образующихся в нем углеводов (фотоассимилятов) превышало его собственные потребности на рост и дыхание [31]. Согласно нашим данным, только к 21 июня молодая хвоя у подростка ели, достигнув больше половины своего максимального размера (1,2 мм в контроле и 1,5–1,6 мм у опытной ели), в секции без рубки березы уже перешла на самостоятельное углеродное питание и стала активным донором углеродных соединений для всего дерева.

В результате начавшегося оттока радиоактивность молодой хвои у подростка ели в секции без рубки стала быстро сокращаться. К 21 июня радиоактивность молодой хвои уменьшилась относительно ее максимальных значений, имевшихся 13 июня: у контрольных растений – на 41 %, у опытных растений (N_{180} , N_{270}) – на 35 и 36 %. В этот период ее удельная радиоактивность составляла соответственно $110,1 \cdot 10^3$, $157,0 \cdot 10^3$ и $140,2 \cdot 10^3$ имп./мин.

Радиоактивность двухлетней хвои за этот срок сократилась в 2,8–4,6 раза. В контроле ее радиоактивность не превышала $19,1 \cdot 10^3$ имп./мин, у подростка на опытных площадках с азотом (N_{180} , N_{270}) – $19,7 \cdot 10^3$ и $19,2 \cdot 10^3$ имп./мин. Аналогичная закономерность в распределении радиоактивных ассимилятов у подростка ели наблюдалась и в секции с рубкой, но с несколько другими показателями [27].

Через год остаточная радиоактивность молодой и двухлетней хвои у всех моделей подростка в обеих секциях не превышала $(1,4–3,7) \cdot 10^3$ имп./мин. Такое количество радионуклидов у подростка ели, можно полагать,

осталось закрепленным в составе конституционных структурных образований клеточной стенки в виде лигнина, клетчатки.

Известно, что оттекающие из хвои ассимиляты направляются в зоны потребления (молодую хвою, корни) согласно поступающим на них запросам. В нашем опыте в течение первых суток на площадках с дозой N_{180} в секции без рубки в корни подростка поступило 212 имп./мин, на площадках с дозой N_{270} – не более 30 имп./мин. В корнях контрольных растений радиоуглерод в это время обнаружен не был. В секции с рубкой за первые сутки в корни елей на площадках без азота поступило около 71 имп./мин, в корни опытных растений (N_{180} , N_{270}) – 112 и 23 имп./мин.

Через 8 сут в корнях опытных растений в секции с рубкой обозначилась максимальная радиоактивность корней. В этот период в секции без рубки в корнях контрольных и опытных (N_{180} , N_{270}) растений содержалось не более $0,33 \cdot 10^3$, $1,92 \cdot 10^3$ и $1,35 \cdot 10^3$ имп./мин, а в секции с рубкой – $1,96 \cdot 10^3$, $2,42 \cdot 10^3$ и $1,58 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно. Позже в прореженной секции радиоактивность корней у опытных моделей начала быстро сокращаться, а в секции без рубки радиоактивность корней у контрольных растений к 21 июня достигла максимальных значений ($0,87 \cdot 10^3$ имп./мин). У опытных растений (N_{180} и N_{270}) в данной секции она к этому сроку сократилась в четыре раза, до $0,53 \cdot 10^3$ и $0,32 \cdot 10^3$ имп./мин соответственно.

Известно, что часть поступивших из хвои в корни ассимилятов, после их метаболизации в процессе дыхания, в виде продуктов корневой деятельности вновь возвращается в надземные органы [7, 27, 30, 31]. В результате за период с 13 по 21 июня у подростка ели в секции с рубкой на площадках с N_{180} из корней в надземную часть возвратилось и было использовано на их дыхание $1,68 \cdot 10^3$ имп./мин, на площадках с дозой N_{270} – на 35 % меньше ($1,06 \cdot 10^3$ имп./мин). В контроле из корней в надземную часть было возвращено $1,60 \cdot 10^3$ имп./мин. В секции без рубки за этот период у опытных елей (N_{180} , N_{270}) из корней в надземную часть возвратилось

соответственно $1,39 \cdot 10^3$ и $1,03 \cdot 10^3$ имп./мин. У контрольных елей радиоуглерод в это время все еще поступал в корни и продолжал в них активно накапливаться.

В опытах с азотом и постепенной рубкой в 53-летнем березняке у подроста ели в действии азота были получены аналогичные закономерности. Наиболее оптимальные условия для действия азота в данном березняке создавались в секции с 50 %-й выборкой запаса березы. Интенсивность рубки 35 % для действия азота оказалась малоэффективной, а вырубка 70 % объема запаса у подроста ели не способствовала дальнейшему усилению процесса по сравнению с 50 %-й интенсивностью рубки [27].

Внесенный в березняки азот, улучшив общее физиологическое состояние подроста ели, ускорил его рост. В 59-летнем березняке прирост в высоту у опытных растений начал увеличиваться уже в первый год. Однако дополнительный прирост верхушечного побега у опытных растений был небольшим. К концу общего периода роста средняя длина терминальных побегов на контрольной площадке составила $(3,8 \pm 0,7)$ см, а на опытных площадках (N_{180} , N_{270}) – $(4,6 \pm 1,3)$ и $(4,0 \pm 0,6)$ см соответственно, или увеличилась на $0,8$ – $0,2$ см (табл. 3).

Наиболее активно прирост верхушечного побега у подроста на площадках с азотом начал увеличиваться только со второго года. В этот период обе дозы азота положительно влияли на рост терминальных побегов. На четвертый год прирост верхушечного побега у подроста ели на площадках с одинарной дозой азота (N_{180}) начал постепенно ослабевать, а под действием полудозы (N_{270}) его длина оказалась максимальной и превышала длину контрольного подроста на $6,3$ см, или в $2,4$ раза была его больше.

Всего за 5 лет действия азота дополнительный суммарный прирост верхушечного побега у опытных (N_{180} , N_{270}) елей в неухоженной секции березняка по отношению к контролю составил $19,2$ и $20,8$ см, в секции с длительно-постепенной рубкой – $36,6$ и $35,5$ см соответственно (разница не доказана). За 8 лет действия комплексного фактора (рубка + азот) дополнительный прирост верхушечного побега у подроста ели на площадках с N_{180} составил 96 см.

В 53-летнем березняке черничном наиболее активно линейный рост верхушечных побегов у подроста ели наблюдался в секции 50 %-й интенсивностью рубки и дозой N_{180} [27].

Выводы. Выполненный объем полевых исследований, статистическая обработка полу-

Таблица 3

ВЛИЯНИЕ АЗОТА НА ДИНАМИКУ РОСТА ВЕРХУШЕЧНОГО ПОБЕГА У ПОДРОСТА ЕЛИ В 59-ЛЕТНЕМ БЕРЕЗНЯКЕ ЧЕРНИЧНОМ, см

Годы	Интенсивность рубки, %					
	0			52		
	Контроль без азота	N_{180}	N_{270}	Контроль без азота	N_{180}	N_{270}
1998–2000	$3,7 \pm 0,4$	$3,9 \pm 0,8$	$3,4 \pm 0,8$	$3,8 \pm 0,8$	$3,5 \pm 0,6$	$3,6 \pm 0,3$
2001	$3,8 \pm 0,7$	$4,6 \pm 1,3$	$4,0 \pm 0,6$	$4,1 \pm 0,7$	$6,2 \pm 0,4$	$4,1 \pm 0,5$
2002	$4,1 \pm 0,8$	$8,1 \pm 1,2$	$7,9 \pm 0,8$	$6,8 \pm 0,5$	$11,1 \pm 2,0$	$10,4 \pm 0,8$
2003	$4,6 \pm 0,6$	$10,0 \pm 1,6$	$10,5 \pm 1,9$	$7,9 \pm 0,9$	$13,9 \pm 1,9$	$14,3 \pm 1,9$
2004	$4,4 \pm 0,4$	$9,9 \pm 2,0$	$10,7 \pm 2,2$	$8,3 \pm 1,1$	$14,3 \pm 2,1$	$14,6 \pm 2,2$
2005	$4,5 \pm 0,6$	$8,0 \pm 1,9$	$9,1 \pm 1,4$	$8,9 \pm 1,2$	$12,5 \pm 1,9$	$13,5 \pm 2,1$

Примечание. 1998 – год рубки; 2001 – год внесения азота мочевины.

ченных данных, их анализ позволили сделать следующие выводы:

1. Под пологом северотаежных березняков черничных типов лесорастительных условий освещенность невысокая и не обеспечивает под-рост ели необходимым для его нормального развития количеством солнечной радиации и тепла. Из-за недостатка света у подростка снижается работоспособность корней, падает интенсивность фотосинтеза и транспирации, задерживается отток из хвои углеводов, ухудшаются ростовые процессы, малоэффективным для подростка становится действие вносимого азота.

2. После внесения азота в разреженные длительно-постепенными рубками березняки черничные у подростка ели повышается работоспособность корней, в хвое усиливается синтез фотосинтетических пигментов, возрастает интенсивность фотосинтеза, ускоряются отток

из хвои ассимилятов и снабжение ими активно работающих меристем (молодой хвои, камбия, корней), нормализуется водный режим и повышается продуктивность транспирации, значительно усиливаются ростовые процессы.

3. Проведение в березняках черничных длительно-постепенных рубок интенсивностью в первый прием 50–52 % и последующее через два-три года внесение в них 180 кг/га минерального азота для подпологовой ели дает высокий физиологический и лесоводственный эффект с возможным использованием естественного лесообразовательного процесса. За 8 лет данные мероприятия у подростка ели в северотаежных березняках черничных типов лесорастительных условий позволяют дополнительно получать до 90 см линейного прироста верхушечных побегов, ускорять процесс вывода его из-под полога березы.

Список литературы

1. Паавилайнен Э. Применение минеральных удобрений в лесу: пер. с фин. М., 1983. 96 с.
2. Федорец Н.Г. Трансформация азота в почвах лесных биогеоценозов Северо-Запада России: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб., 1997. 41 с.
3. Кошельков С.П., Терентьева Е.Н. Группы азота, фосфора, гуминовых соединений в почвах сплошных вырубках березняков южной тайги // Лесоведение. 1985. № 2. С. 10–15.
4. Листов А.А., Коновалов В.Н. Влияние минеральных удобрений на сезонный рост сосны в высоту // Лесоведение. 1988. № 1. С. 33–42.
5. Сарнацкий В.В. Ельники: формирование, повышение продуктивности и устойчивости в условиях Беларуси. Минск, 2009. 240 с.
6. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск, 2011. 338 с.
7. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Влияние дозы азота при подкормках на отток ^{14}C -ассимилятов у сосны в сосняках лишайниковых // Изв. вузов. Лесн. журн. 2012. № 1. С. 7–13.
8. Лебедев Е.В. Фотосинтез, минеральное питание и биологическая продуктивность древостоев разных бонитетов сосны обыкновенной в республике Беларусь в онтогенезе // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2015. № 4. С. 37–45.
9. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели // Изв. вузов. Лесн. журн. 2016. № 1. С. 100–114.
10. Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб., 2001. 175 с.
11. Судницына Т.Н., Озрина Р.Д. Особенности азотного и углеродного питания подростка ели при адаптации его к условиям вырубкам // Лесоведение. 1983. № 4. С. 19–30.
12. Macdonald S.E., Loeffers V.J. Photosynthesis, water relations, and foliar nitrogen of *Picea mariana* and *Larix laricina* from drained and undrained peatlands // Can. J. Forest Res. 1990. Vol. 20. P. 995–1000.
13. Бузыкин А.И., Прокушкин С.Г., Пшеничникова Л.С. Реакция сосняков на изменение условий азотного питания // Лесоведение. 1996. № 3. С. 3–15.

14. Орлов А.Я., Кошельков С.П., Петров-Спиридонов А.А. Применение азотных удобрений для ускорения роста елового подростка на вырубках // Лесоведение. 1987. № 5. С. 20–28.
15. Абражко М.А. Влияние азотных удобрений на изменение массы и фракционный состав корней ели // Лесоведение. 1986. № 6. С. 75–80.
16. Банева Н.А. Реакция мелких корней на азотное удобрение // Лесоведение. 1990. № 2. С. 62–71.
17. Беляева Н.В., Грязькин А.В. Закономерности появления подростка ели после сплошных рубок в зависимости от состава материнского древостоя // Актуал. проблемы лесн. комплекса. 2015. № 41. С. 3–7.
18. Беляева Н.В., Кази И.А., Ищук Т.А. Влияние рубок ухода разной интенсивности на появление подростка ели // Вестн. Саратов. госагроун-та им. Н.И. Вавилова. 2013. № 3. С. 7–12.
19. Алексеев В.А. Световой режим леса. М., 1975. 280 с.
20. Lieffers V.J., Stadt K.J. Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission // Can. J. Forest Res. 1994. Vol. 24. P. 1193–1198.
21. Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. Predicting and managing light in the understory of boreal forests // Can. J. Forest Res. 1999. Vol. 29. P. 796–811.
22. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Эколого-биологические особенности подростка ели в мягколиственных лесах в связи с рубками // Наука – северному региону: сб. Архангельск, 2002. С. 91–96.
23. Вознесенский Л.В., Заленский О.В., Семихатова О.А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., 1965. 305 с.
24. Вальтер О.А., Пиневич Л.М., Варасова Н.Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. М.; Л., 1957. 341 с.
25. Шлык А.А. О спектрофотометрическом определении хлорофиллов *a* и *b* // Биохимия. 1971. Т. 33, вып. 2. С. 275–281.
26. Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботан. журн. 1950. Т. 35, вып. 2. С. 171–185.
27. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных. Архангельск, 2014. 378 с.
28. Дворецкий М.Л. Практическое пособие по вариационной статистике. Йошкар-Ола, 1961. 99 с.
29. Гусев И.И. Дисперсионный анализ: метод. указания к выполнению практ. работ по вариационной статистике. Архангельск, 1986. 32 с.
30. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 647 с.
31. Головки Т.К. Дыхание растений: физиологические аспекты. СПб., 1999. 204 с.

References

1. Paavilainen E. *Primenenie mineral'nykh udobreniy v lesu* [Mineral Fertilizers Application in the Forest]. Moscow, 1983. 96 p.
2. Fedorets N.G. *Transformatsiya azota v pochvakh lesnykh biogeotsenozov Severo-Zapada Rossii*: avtoref. dis. ... d-ra s.-kh. nauk [The Nitrogen Transformation in Soils of the Forest Ecosystems of the North-West of Russia: Dr. Agric. Sci. Diss. Abs.]. Saint Petersburg, 1997. 41 p.
3. Koshel'kov S.P., Terent'eva E.N. Gruppy azota, fosfora, guminovykh soedineniy v pochvakh sploshnykh vyrubok bereznyakov yuzhnoy taygi [Groups of Nitrogen, Phosphorus, Humic Compounds in Soils of Birch Forests Felling of the Southern Taiga]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1985, no. 2, pp. 10–15.
4. Listov A.A., Konovalov V.N. Vliyanie mineral'nykh udobreniy na sezonnyy rost sosny v vysotu [Influence of Mineral Fertilizers on the Seasonal Growth of Pine in Height]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1988, no. 1, pp. 33–42.
5. Sarnatskiy V.V. *El'niki: formirovanie, povyshenie produktivnosti i ustoychivosti v usloviyakh Belarusi* [Spruce Forests: Formation, Increasing Productivity and Sustainability in Belarus]. Minsk, 2009. 240 p.
6. Konovalov V.N., Zarubina L.V. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti khvoynykh na udobrennykh pochvakh* [Ecological and Physiological Features of Conifers on Fertilized Soils]. Arkhangelsk, 2011. 338 p.
7. Konovalov V.N., Zarubina L.V. Vliyanie dozy azota pri podkormkakh na ottok ¹⁴C-assimilyatov u sosny v sosnyakh lishaynikovykh [Influence of Nitrogen Doses when Fertilizing on the Outflow of ¹⁴C-Assimilates of Pine in the Lichen Pine Forests]. *Lesnoy zhurnal*, 2012, no. 1, pp. 7–13.

8. Lebedev E.V. Fotosintez, mineral'noe pitanie i biologicheskaya produktivnost' drevostoev raznykh bonitetov sosny obyknovennoy v respublike Belarus' v ontogeneze [Photosynthesis, Mineral Nutrition and Biological Productivity of Forest Stands of Different Bonitets of Scots Pine in Ontogenesis in the Republic of Belarus]. *Vestnik Rossiyskogo un-ta druzhby narodov. Ser.: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti* [Bulletin of Peoples' Friendship University. Ser.: Ecology and Life Safety], 2015, no. 4, pp. 37–45.
9. Zarubina L.V., Konovalov V.N. Vliyanie prorezhivaniya i azota na sezonnyu dinamiku dykhaniya korney sosny i eli [Influence of Thinning and Nitrogen on the Seasonal Dynamics of Pine and Spruce Roots Respiration]. *Lesnoy zhurnal*, 2016, no. 1, pp. 100–114.
10. Chernobrovkina N.P. *Ekofiziologicheskaya kharakteristika ispol'zovaniya azota sosny obyknovennoy* [Ecophysiological Characteristics of Nitrogen Utilization of Scots Pine]. Saint Petersburg, 2001. 175 p.
11. Sudnitsyna T.N., Ozrina R.D. Osobennosti azotnogo i uglernodnogo pitaniya podrosta eli pri adaptatsii ego k usloviyam vyrubok [Features of Nitrogen and Carbon Nutrition of Spruce Undergrowth in Adapting to the Felling Conditions]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1983, no. 4, pp. 19–30.
12. Macdonald S.E., Lieffers V.J. Photosynthesis, Water Relations, and Foliar Nitrogen of Picea Mariana and Larix Laricina from Drained and Undrained Peatlands. *Can. J. Forest Res.*, 1990, vol. 20, pp. 995–1000.
13. Buzykin A.I., Prokushkin S.G., Pshenichnikova L.S. Reaktsiya sosnyakov na izmenenie usloviy azotnogo pitaniya [Reaction of Pine Forests in the Changing Conditions of Nitrogen Nutrition]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1996, no. 3, pp. 3–15.
14. Orlov A.Ya., Koshel'kov S.P., Petrov-Spiridonov A.A. Primenenie azotnykh udobreniy dlya uskoreniya rosta elovogo podrosta na vyrubkakh [Nitrogen Fertilizers Application to Accelerate the Growth of Young Spruce in Felling]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1987, no. 5, pp. 20–28.
15. Abrazhko M.A. Vliyanie azotnykh udobreniy na izmenenie massy i fraktsionnyy sostav korney eli [Effect of Nitrogen Fertilizers on the Change in Mass and Fractional Composition of Spruce Roots]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1986, no. 6, pp. 75–80.
16. Baneva N.A. Reaktsiya melkikh korney na azotnoe udobrenie [The Reaction of Fine Roots on the Nitrogen Fertilizer]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1990, no. 2, pp. 62–71.
17. Belyaeva N.V., Gryaz'kin A.V. Zakonomernosti poyavleniya podrosta eli posle sploshnykh rubok v zavisimosti ot sostava materinskogo drevostoya [Patterns of Young Spruce Occurrence after Clear Cutting Depending on the Composition of the Parent Stand]. *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2015, no. 41, pp. 3–7.
18. Belyaeva N.V., Kazi I.A., Ishchuk T.A. Vliyanie rubok ukhoda raznoy intensivnosti na poyavlenie podrosta eli [Influence of Thinning of Varying Intensity on the Occurrence of Spruce Undergrowth]. *Vestnik Saratovskogo Gosagrouniversiteta im. N.I. Vavilova* [Bulletin of Saratov State Agrarian University named after N.I. Vavilov], 2013, no. 3, pp. 7–12.
19. Alekseev V.A. *Svetovoy rezhim lesa* [Light Forest Mode]. Moscow, 1975. 280 p.
20. Lieffers V.J., Stadt K.J. Growth of Understorey Picea glauca, Calamagrostis canadensis, and Epilobium angustifolium in Relation to Overstorey Light Transmission. *San. J. Forest Res.*, 1994, vol. 24, pp. 1193–1198.
21. Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. Predicting and Managing Light in the Understorey of Boreal Forests. *Can. J. Forest Res.*, 1999, vol. 29, pp. 796–811.
22. Konovalov V.N., Zarubina L.V. Ekologo-biologicheskie osobennosti podrosta eli v myagkolistvennykh lesakh v svyazi s rubkami [Ecological and Biological Characteristics of Spruce Undergrowth in Softwood Forests in Connection with Logging]. *Nauka – severnomu regionu: sb.* [A Science to the Northern Region]. Arkhangelsk, 2002, pp. 91–96.
23. Voznesenskiy L.V., Zalenskiy O.V., Semikhatova O.A. *Metody issledovaniya fotosinteza i dykhaniya rasteniy* [Methods of Study of Photosynthesis and Plants Respiration]. Moscow; Leningrad, 1965. 305 p.
24. Val'ter O.A., Pinevich L.M., Varasova N.N. *Praktikum po fiziologii rasteniy s osnovami biokhimii* [Practical Course on Plant Physiology with the Principles of Biochemistry]. Moscow; Leningrad, 1957. 341 p.
25. Shlyk A.A. O spektrofotometricheskom opredelenii khlorofillov a i b [On the Spectrophotometric Determination of Chlorophyll a and b]. *Biokhimiya* [Biochemistry], 1971, vol. 33, no. 2, pp. 275–281.
26. Ivanov L.A., Silina A.A., Tsel'niker Yu.L. O metode bystrogo vzveshivaniya dlya opredeleniya transpiratsii v estestvennykh usloviyakh [On the Method of Rapid Weighing to Determine the Transpiration under the Natural Conditions]. *Botanicheskiy zhurnal*, 1950, vol. 35, no. 2, pp. 171–185.

27. Zarubina L.V., Kononov V.N. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti eli v bereznyakakh chernichnykh* [Ecological and Physiological Characteristics of Spruce in the Bilberry Birch Forests]. Arkhangelsk, 2014. 378 p.
28. Dvoretzkiy M.L. *Prakticheskoe posobie po variatsionnoy statistike* [A Practical Guide in Variational Statistics]. Yoshkar-Ola, 1961. 99 p.
29. Gusev I.I. *Dispersionnyy analiz: metod. ukazaniya k vypolneniyu prakt. rabot po variatsionnoy statistike* [Analysis of Variance]. Arkhangelsk, 1986. 32 p.
30. Kursanov A.L. *Transport assimilyatov v rastenii* [Assimilates Transport in a Plant]. Moscow, 1976. 647 p.
31. Golovko T.K. *Dykhaniye rasteniy: fiziologicheskie aspekty* [Plants Respiration: Physiological Aspects]. Saint Petersburg, 1999. 204 p.

doi.10.17238/issn 2227-6572.2016.2.51

L.V. Zarubina*

*Vologda State Dairy Farming Academy by N.V. Vereshchagin (Vologda, Russian Federation)

THE EFFECT OF NITROGEN ON PHOTOSYNTHESIS AND GROWTH OF SPRUCE IN THE BIRCH FORESTS (THE CASE OF LOMOVOYE STATION)

We studied the effect of nitrogen on physiological and growth activity of young spruce in the bilberry birch forests of the northern taiga. The illumination is low under the canopy of ripe birch forests (10–12 thousand lx) and does not provide the necessary level of solar radiation for subordinate spruce. Due to the lack of light the root respiration and the needle photosynthetic rate of the spruce undergrowth in the birch forests of this age reduce twice in comparison with logging. Nitrogen enhances the physiological processes of young spruce. The needle photosynthetic rate of spruce increases by 8–13 % after the nitrogen introduction in the 53- and 59-year-old bilberry birch forests; the outflow of photoassimilates from the needles accelerates; the supply of growth meristem (growing needles, roots) improves. Other physiological processes are also activated. The accumulation of photosynthetic pigments increases in the needles; water regime is normalized; transpiration efficiency increases in the formation of growth; water saturation of tissues also increases; water deficit slightly declines; the growth processes enhance. For 5 years of the nitrogen influence the additional line growth of apical shoots of spruce undergrowth in the northern bilberry birch forests increases by 19.2–20.8 cm (in the site with a logging – by 20.9–23.6 cm), in the section with two-pass cutting system and nitrogen – by 36.6 and 35.5 cm, respectively. For 8 years of the complex factor influence (felling + nitrogen) the additional growth of apical shoots of spruce undergrowth in the sites with N_{180} is 96 cm. Different doses of nitrogen have an ambiguous effect on young spruce. To obtain a positive nitrogen effect for understory spruce in the northern taiga bilberry birch forest the optimum nitrogen dose can be considered as of 180 kg/ha. However, in order to achieve the optimal effect for spruce undergrowth the northern bilberry birch forests should be thinned up to the stand density of 0.5, and then in 2–3 years the indicated dose of nitrogen should be added.

Keywords: bilberry birch forest, spruce undergrowth, nitrogen, root respiration, photosynthesis, physiologic process, growth.

Received on February 08, 2016

Corresponding author: Liliya Zarubina, address: Shmidt str., 2, Vologda, 160555, Russian Federation; e-mail: Liliya270975@yandex.ru