

ЭКОЛОГИЯ

ПРОДУКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА И МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМА В ОНТОГЕНЕЗЕ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Е.В. Лебедев

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия
Пр. Гагарина, 97, Нижний Новгород, Россия, 603107

В результате комплексного физиологического анализа таксационных таблиц древостоев липы мелколистной Среднего Поволжья получены количественные данные чистой продуктивности фотосинтеза, поглотительной деятельности корневой системы и биологической продуктивности растений в онтогенезе. Установлен характер функциональной связи между поглощением минеральных элементов, продуктивностью фотосинтеза и биологической продуктивностью. Предложенный способ анализа таксационных данных может служить теоретической основой для управления продукционным процессом.

Ключевые слова: липа мелколистная, чистая продуктивность фотосинтеза, минеральное питание, биологическая продуктивность, депонирование углерода, онтогенез.

Липа является одной из лесообразующих пород Северной Евразии, ценным медоносом, применяется в медицине и ландшафтном дизайне, а также сопутствует дубу в лесных фитоценозах. Программирование роста древостоев невозможно без знания работы листового аппарата и корневой системы растений, тесно связанных функционально. Поэтому исследования продуктивности должны проводиться на уровне организма, когда на растение действует весь комплекс внешних факторов. Поскольку продуктивность деревьев определяют в основном по таблицам хода роста (ТХР), составленным по модельным растениям, судить о количественной стороне работы листа и корня в отдельные периоды и в онтогенезе методически очень сложно, а порой и невозможно. Современные методы изучения фотосинтеза базируются, как правило, на измерении газообмена, данные которого сложно перенести на уровень организма без учета дыхания, экссудатов и опада [12; 6]. Поглотительная активность изучалась чаще всего на декапированных корнях без ретроспективной оценки [11]. Количественные данные работы листового аппарата и корневой системы деревьев липы в литературе отсутствуют. Таблицы по фитомассе лесов Северной Евразии, составленные В.А. Усольцевым [10] на основе мо-

делирования обширного материала ТХР древостоев на уровне организма, позволяют существенно расширить наши знания об их биологии в онтогенезе, используя сведения, полученные в модельных микрополевых опытах [5], и природно-климатические данные мест произрастания [2]. В задачу нашего исследования входило получение количественных данных чистой продуктивности фотосинтеза, минерального питания, биологической продуктивности и характера связи между ними у липы мелколистной в онтогенезе в Среднем Поволжье по табличным материалам [10].

Материал и методы исследования

Физиологическому анализу подвергнуты табличные данные [7. С. 692—694] сомкнутых липняков (*Tilia cordata* Mill.) Средней Волги II, III и IV бонитетов, составленные Е.С. Мурахтановым [7]. Продолжительность безморозного периода — 140 дней. Возрастной период от 10 до 150 лет с интервалом 5 лет. Почвы — серые лесные. Климат умеренно континентальный. Годовое количество осадков 550 мм.

Таксационные данные масс корней, листьев, древесины стволов и сучьев пересчитывали на одно растение по возрастам. В разновозрастных насаждениях брали пробы листьев, ветвей, древесины с корой и корней, группировали по органам и определяли в них содержание N, P и K общепринятыми агрохимическими методами. Площадь листьев в единице массы сухих листьев определяли весовым методом [9], а депонирование углерода растениями на 1 га — умножением количества углерода, накопленного 1 м² площади листьев за вегетацию [1] на среднюю площадь листьев, приходящуюся на 1 га фитоценоза сравниваемых периодов. Для расчета активной поверхности корней всего растения применяли данные наших модельных микрополевых опытов с одно- и двухлетними растениями, выросшими на дерново-подзолистой и серой лесной почвах [5]. В силу высокого постоянства морфологии активных корней в пределах растения (диаметра, длины активного корня, величины удельной активной поверхности корневой системы (УАПКС) и длины корней, приходящихся на единицу массы корневой пряди диаметром 2—3 мм), для расчета активной поверхности корней растения применяли средние значения УАПКС и длины активных корней, приходящихся на единицу массы пряди: 2,82 см²/м и 35 м/г соответственно [4; 8]. На 1 г сухой массы пряди приходилось 98,7 см² активной поверхности корней. Листовой аппарат и активная часть корневой системы — две стороны единого процесса питания, и между ними существует тесная функциональная связь. Отношение корневого потенциала (КП) к фотосинтетическому (ФП) в наших опытах [4] было в среднем 0,84. В функциональном отношении это означает, что 1 м² активной поверхности корней обслуживал 1,19 м² листьев. Используя средние значения отношения поверхности активных корней к площади листьев, полученные в модельных опытах, определяли поверхность активных корней всего растения и долю их в массе корней в каждом возрасте. По полученным данным, активная часть корневой системы не превышала 3% от массы корней растения. Вычисленные размеры КП в каждом возрасте позволяют определить среднюю минеральную продуктивность [3; 5]. Содержание элементов

в единице массы дерева в каждом сравниваемом периоде получали с учетом соотношения между органами. Биологическую продуктивность (БП) находили по относительному увеличению исходной массы растения в сравниваемых периодах. Полученные данные подвергали корреляционному и регрессионному анализам.

Результаты и их обсуждение

Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) с возрастом снижалась от 2,3 до 3,1 раза соответственно (рис. 1 а). Связь ЧПФ с возрастом была высокой отрицательной ($r =$ от $-0,823$ до $-0,944$). Биологическая продуктивность (БП) у II, III, и IV бонитетов с возрастом падала в 2,1, 1,9 и 1,8 раза соответственно (рис. 1 б). Резкое снижение БП к 35—45 годам было отмечено у всех бонитетов. Связь БП с возрастом была высокой отрицательной ($r =$ от $-0,755$ до $-0,812$). Количество углерода, депонированного листьями в расчете на 1 га, падало в 2,0—3,1 раза (рис. 1 в). Связь показателя с возрастом была обратной ($r =$ от $-0,554$ до $-0,926$). Минеральная продуктивность (МП) корневой системы у всех бонитетов по всем элементам падала с возрастом в 4,7—5,1 раза (рис. 1 г—е) соразмерно падению бонитета. Больше всего поглощалось К и N, а меньше всего — P. Связь поглощения N с возрастом была отрицательной (r варьировал от $-0,850$ до $-0,863$ по бонитетам).

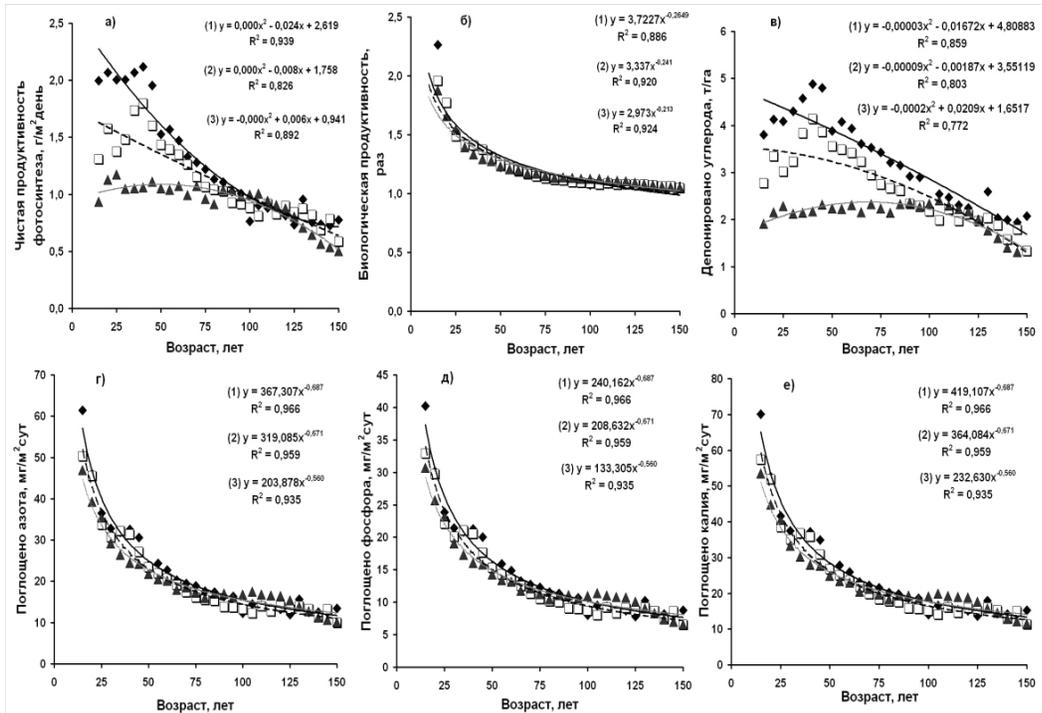


Рис. 1. Чистая продуктивность фотосинтеза, депонирование углерода, минеральная и биологическая продуктивность древостоев липы мелколистной Среднего Поволжья в онтогенезе:

◆ II Бонитет (1); □ III Бонитет (2); ▲ IV Бонитет (3)
 — II Бонитет (1); - · - III Бонитет (2); — IV Бонитет (3)

По Р и К по всем бонитетам наблюдалась аналогичная картина. Для лучшего понимания характера взаимосвязи в онтогенезе БП, ЧПФ, МП (по N) и отношения КП/ФП, они представлены в виде доли от максимальных значений (рис. 2).

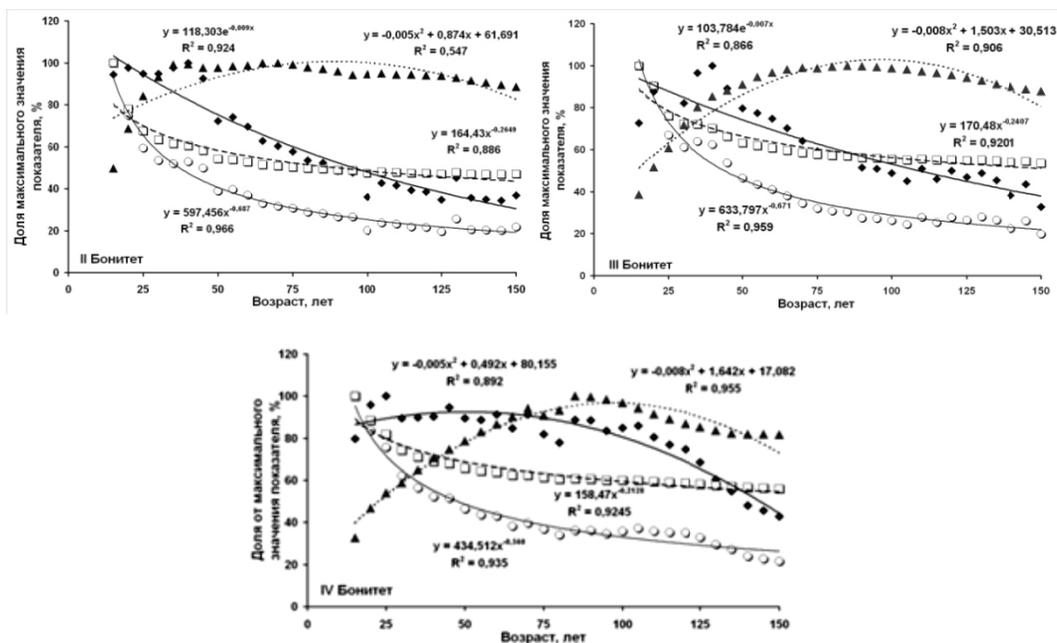


Рис. 2. Характер связи основных физиологических показателей липы мелколистной в онтогенезе:

- ◆ ЧПФ (1); □ БП (2); ▲ КП/ФП (3); ○ МП N (4)
- ЧПФ (1); - - БП (2); ··· КП/ФП (3); — МП N (4)

Физиологические показатели сравнивали с поглощением N — ведущим элементом питания. Характер связи физиологических показателей с поглощением остальных элементов был аналогичным. Отношение КП/ФП в пределах онтогенеза повышалось в 2,5—4,2 раза пропорционально бонитету. С возрастом у всех бонитетов падала функциональная связь корневой системы с листовым аппаратом. Так, если в 10 лет у растений II бонитета 1 м² активной поверхности корней липы обслуживал 5,0 м² площади листьев, то к 150 годам — только 2,2 м². Аналогично у растений III и IV бонитета в 10 лет эта величина составила 6,6 и 8,7, а в 150 лет — 2,2 и 2,6 м² площади листьев соответственно. Следует отметить, что к 75—90 годам у растений липы начинала наблюдаться тенденция к некоторому снижению КП/ФП и, следовательно, к повышению функциональной связи корневой системы с листовым аппаратом. Снижение КП/ФП произошло из-за значительного отставания скорости роста абсолютных размеров корневого потенциала по отношению к фотосинтетическому. Связь КП/ФП с возрастом была положительной, но невысокой (r = от 0,398 до 0,662), а с МП(N), и ЧПФ — была обратной и изменялась от средней до высокой (r варьировал соответственно от -0,889 до -0,692 и от 0,588 до 0,875). Таким образом, у растений всех бонитетов начиная с 35—45-летнего возраста появлялся жесткий дефицит элементов питания, что негативно повлияло

на МП, ЧПФ и в конечном счете на БП. Связь МП с ЧПФ была положительной (r был на уровне от 0,588 до 0,875), а с БП — высокой положительной (r варьировал от 0,979 до 0,989), но БП снижалась медленнее, чем МП и ЧПФ, что вызвано функциональными и физиологическими изменениями в растении для стабилизации БП. Эти закономерности (см. рис. 2) аналогичны у всех бонитетов при сравнении с поглощением Р и К. При дефиците элементов в почве растение не могло усилить поглотительную активность, но изменяло отношение КП/ФП в пользу корней для улучшения питания надземной части и поддержания ЧПФ на жизненно необходимом уровне. Стабилизирующая роль отношения КП/ФП на биологическую продуктивность подтверждается высокой обратной связью между этими показателями (r варьировал от $-0,811$ до $-0,930$).

Основным фактором, лимитирующим ростовые процессы в древостоях липы Среднего Поволжья, явился недостаток элементов питания, усиливающийся по мере роста растений, что приводило к снижению поглотительной деятельности корней, чистой продуктивности фотосинтеза и биологической продуктивности.

Растущий дефицит элементов питания запускал механизм неспецифической адаптивной реакции растений, которые в ответ на стресс увеличивали активную поверхность корней относительно площади листьев, что способствовало усилению снабжения организма элементами питания для поддержания жизненно необходимого процесса фотосинтеза и стабилизации биологической продуктивности в интервале от 45 до 150 лет.

Предложенный комплексный физиологический анализ таксационных таблиц позволяет получать количественные данные работы листового аппарата и корневой системы древесных растений на уровне организма в онтогенезе, установить характер их взаимосвязи, что существенно расширяет знания биологии древостоев и может служить теоретической основой при разработке технологических приемов повышения их продуктивности.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Бобкова К.С., Тужилкина В.В. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера // Экология. — 2000. — № 1. — С. 69—71.
- [2] Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1973.
- [3] Лебедев В.М. Определение активной поверхности и минеральной продуктивности корневой системы плодовых и ягодных культур // Методика исследования и вариационная статистика в научном плодоводстве: Сб. докладов Международной научно-практической конференции 25—26 марта 1998 г. — Мичуринск: Изд-во МГСХА, 1998. — Т. 2. — С. 39—42.
- [4] Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Агрехимия. — 2011. — № 4. — С. 38—44.
- [5] Лебедев Е.В. Возможности повышения биологической продуктивности лесообразующих пород в условиях экологического потенциала Нижегородской области: Дисс. ... канд. биол. наук. — Н. Новгород, 2003.

- [6] Молчанов А.Г. Функциональная характеристика фотосинтетического аппарата сосны, березы и дуба // Структура и функции лесов Европейской России. — М., 2009. — С. 80—105.
- [7] Мурахтанов Е.С. Основы организации комплексного хозяйства в липняках Средней Волги. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1972.
- [8] Муромцев И.А. Активная часть корневой системы плодовых растений. — М.: Колос, 1969.
- [9] Ничипорович А.А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // Тр. ИФР АН СССР. — 1955. — Т. 10. — С. 210—249.
- [10] Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. — Екатеринбург: УрО РАН, 2002.
- [11] Калмуков К., Александрова Е. Влияние на съёмного отглеждане на *Tilia tomentosa* Moench с *Robinia pseudoacacia* и *Populus x eur. cv. I-214* върху азотното хранене и продуктивността им // Наука Гората. — 1998. — Г. № 35. — 3/4. — С. 31—39.
- [12] Chengyang X.U. et al. Leaf photosynthetic characteristics of *Tilia amurensis* seedlings // Journal of Northeastern Forestry University. — 2001. — 30 (2). — P. 38—43.

PRODUCTIVITY OF PHOTOSYNTHESIS AND MINERAL NUTRITION OF CORDATE LINDEN AT THE ORGANISM LEVEL IN ONTOGENY IN THE MIDDLE VOLGA

E.V. Lebedev

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy
Gagarin Ave, 97, NizhnyNovgorod, Russia, 603107

As a result of complex physiological analysis of taxational tables Cordate of linden forest stands of the Middle Volga, was obtained the quantitative data of net efficiency of photosynthesis, the absorption of the root system and the biological productivity of plants in the ontogeny. Was set the nature of the functional relation between the absorption of mineral elements, the productivity of photosynthesis and biological productivity. The proposed method of analysis taxational data can serve as a theoretical basis for the management of production process.

Key words: Cordate linden, net photosynthetic productivity, mineral nutrition, biological productivity, carbon deposition, ontogeny.