
МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД БЕЛАРУСИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Е.В. Лебедев

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

Путем комплексного физиологического анализа таксационных данных древостоев сосны обыкновенной, ели европейской, дуба черешчатого и березы пушистой Республики Беларусь получены количественные данные чистой продуктивности фотосинтеза, минеральной и биологической продуктивности и депонирования углерода у растений в онтогенезе на уровне организма. Установлен характер связи между этими показателями. Представленный способ комплексного анализа таксационных данных может расширить круг исследований в области экологии и физиологии древесных растений.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, ель европейская, дуб черешчатый, береза повислая, минеральное питание, биологическая продуктивность, чистая продуктивность фотосинтеза, депонирование углерода, онтогенез.

В связи с высокой экологической и биосферной ролью леса как элемента ландшафта активно изучается биологическая продуктивность лесобразующих пород в разных природно-климатических зонах [10]. Управление ростовыми процессами растений и фитоценозов, а также программирование их продуктивности невозможно без использования количественных данных фотосинтетической активности и поглотительной деятельности корней на уровне организма. Большинство данных о работе корневой системы получено на отдельных корнях [11] и не позволяет выйти на уровень организма, так же как при использовании данных фотосинтеза, полученных прямым измерением поглощения CO_2 и требующих сложной коррекции на дыхание и корневые экссудаты [8]. Продуктивность лесов изучается в основном таксационными методами, в силу своей специфики прежде всего описывающими объемы хозяйственно ценной части ствола. Однако таблицы по фитомассе лесов Северной Евразии, составленные Усольцевым [9] путем моделирования обширного материала таблиц хода роста древесных растений на уровне организма, позволяют преобразовать таксационные данные в количественные физиологические показатели в течение онтогенеза, используя данные наших модельных микрополевых опытов [4] и природно-климатические характеристики мест произрастания [2]. В задачу исследования входило преобразование табличных данных масс органов растений древостоев в количественные показатели чистой продуктивности фотосинтеза, минеральной и биологической продуктивности и определение характера связи между ними у основных лесобразующих пород на уровне организма в онтогенезе в условиях экологического потенциала Республики Беларусь [9].

Материал и методы исследования. Преобразованию в физиологические данные подвергнуты показатели биомассы из таксационных таблиц сосняков (*Pinus sylvestris* L.) I а бонитета (возрастной период от 20 до 140 с интервалом 10 лет); нормальных ельников (*Picea abies* L.) I а бонитета (возрастной период от 20 до 140 с интервалом 10 лет); сомкнутых семенных дубняков (*Quercus robur* L.) I бонитета (возрастной период от 30 до 180 с интервалом 10 лет); нормальных березняков (*Betula pubescens* Ehrh.) I а бонитета (возрастной период от 10 до 100 с интервалом 5 лет), произрастающих в Беларуси [9]. Безморозный период — 140 суток. Почвы — подзолистые и серые лесные. Климат переходный от морского к континентальному. Осадки — 630 мм/год [2].

Таксационные данные масс корней, листьев (хвои), древесины стволов и сучьев пересчитывали на одно растение по возрастам. В разновозрастных насаждениях брали пробы листьев (хвои), ветвей, древесины с корой и корней, группировали по органам и определяли содержание азота общепринятым агрохимическим методом. Площадь листьев находили весовым методом, площадь поверхности хвои — по вычисленным нами коэффициентам [5], депонирование углерода на 1 га — умножением количества углерода, накопленного 1 м² площади листьев (поверхности хвои) за вегетацию [1] на среднюю площадь листьев (поверхность хвои), приходящуюся на 1 га фитоценоза сравниваемых периодов. Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) определяли за каждый период [7]. Для расчета активной поверхности корней всего растения применяли данные наших модельных микрополевых опытов с однолетними и двулетними растениями, выросшими на дерново-подзолистой и серой лесной почвах [4]. В силу высокого постоянства морфологии активных корней в пределах корневой системы 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) [6], для расчета активной поверхности корней растения применяли средние значения УАПКС и длины активных корней, приходящихся на единицу массы пряди: 4,2 см²/м и 21 м/г у сосны, 3,9 см²/м и 8,8 м/г у ели, 2,3 см²/м и 33,7 м/г у дуба и 2,59 см²/м и 30,7 м/г у березы соответственно [4; 5]. На 1 г сухой массы пряди приходилось 87,8; 34,3; 77,5 и 79,8 см² активной поверхности корней у сосны, ели, дуба и березы соответственно. 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 0,20; 0,10; 0,41 и 0,43 у сосны, ели, дуба и березы соответственно. В функциональном отношении 1 м² активной поверхности корней обслуживал 5,0 и 10,0 м² хвои сосны и ели и 2,4 и 2,3 м² листьев дуба и березы. Используя средние значения отношения поверхности активных корней к площади листьев (поверхности хвои), полученные в модельных опытах, определяли поверхность активных корней растения и долю их в массе корней в каждом возрасте. По полученным данным доля активных корней у изучаемых пород не превышала 3% массы корней растения. Найденные раз-

меры КП по возрастам позволили определить среднюю минеральную продуктивность [3]. Концентрацию азота в биомассе дерева в каждом периоде получали с учетом соотношения между органами. Биологическую продуктивность (БП) находили по относительному, а прирост сухой массы (ΔP) — по абсолютному увеличению исходной массы растения в сравниваемых периодах. О листовом (ЛИ) и корневом (КИ) индексах судили по отношениям площади листьев (поверхности хвои) и поверхности активных корней растения к площади его питания. Полученные данные подвергали корреляционному и регрессионному анализу.

Результаты и их обсуждение. Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ), биологическая продуктивность (БП), количество депонированного углерода и минеральная продуктивность (МП) по азоту с возрастом снижались у сосны: в 2,30, в 2,46, в 2,19 и в 9,89 раза, у ели: в 3,73, в 2,81, в 2,56 и в 16,15 раза, у дуба: в 5,70, в 2,22, в 4,44 и в 8,30 раза, у березы: в 3,09, в 1,65, в 2,02 и в 6,72 раза соответственно (рис. 1 а—г), что подтверждается высокими обратными корреляциями: от $-0,993$ до $-0,980$ (ЧПФ), от $-0,888$ до $-0,806$ (БП), от $-0,993$ до $-0,910$ (депонирование углерода) и от $-0,969$ до $-0,853$ (МП).

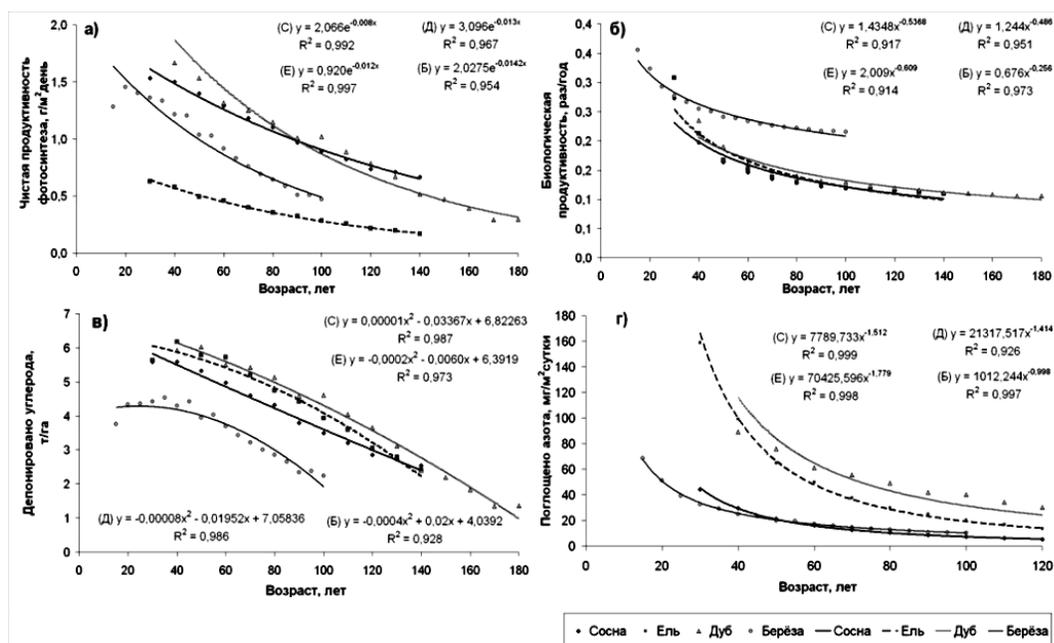


Рис. 1. Динамика физиологических процессов у древесных пород Беларуси в онтогенезе

В онтогенезе максимальная ЧПФ была у дуба и сосны, а самая низкая — у ели. Максимальная БП была у березы, а у других пород была ниже и на одном уровне. Однако сосна, ель и дуб депонировали больше углерода, чем береза. Поглощение азота корнями ели и дуба было более активным, чем у сосны и березы. Для анализа взаимосвязи в онтогенезе ЧПФ, БП, МП и КП/ФП они представлены в долях от максимальных значений (рис. 2).

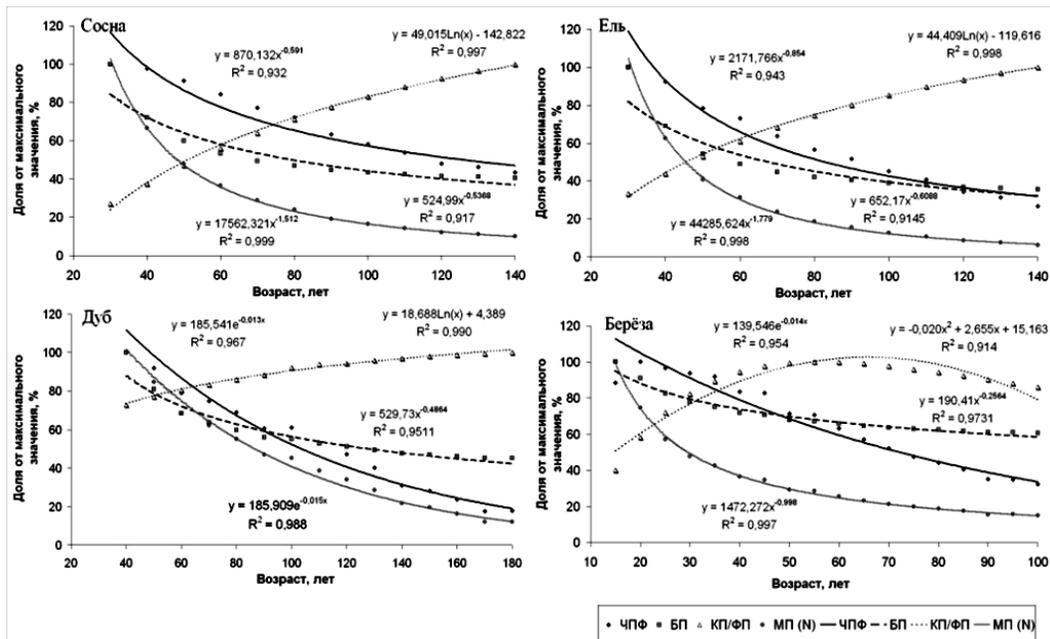


Рис. 2. Основные физиологические показатели растений лиственных и хвойных пород в онтогенезе в условиях Беларуси

Отношение КП/ФП в онтогенезе повышалось в 3,7, в 3,0, в 1,4 и в 3,4 раза у сосны, ели, дуба и березы соответственно. Между КП/ФП и возрастом отмечалась положительная корреляция, которая была высокой у сосны, ели и дуба ($r =$ от 0,987 до 0,964). У березы же связь была на уровне ($r = 0,644$), вследствие выхода отношения КП/ФП после 50—55 лет на плато с последующим снижением. В то же время рост КП относительно ФП у всех пород с возрастом приводил к снижению функциональной связи корневой системы с листовым аппаратом, когда единица активной поверхности корней могла обслужить все меньшую площадь листьев (поверхности хвои). Растущий древостой постепенно истощал запас азота в почве и поглощение его в онтогенезе снизилось в 9,9, 16,1 8,3 и 6,7 раз соответственно у сосны, ели, дуба и березы, достигнув 4,5, 9,8, 10,8 и 10,2 мг/м² сутки, что негативно сказалось на МП, ЧПФ и в конечном счете на БП. Связь МП с ЧПФ и БП была высокой положительной (от 0,818 до 0,902 и от 0,979 до 0,989 соответственно), но БП снижалась меньше, чем ЧПФ, что вызвано стабилизирующими функциональными и физиологическими изменениями в растении. При дефиците азота в почве растение не могло бесконечно усиливать поглотительную активность, но меняло отношение КП/ФП в пользу корней для улучшения питания и поддержания фотосинтеза на жизненно необходимом уровне, что явилось неспецифической адаптивной реакцией. Стабилизирующая роль отношения КП/ФП подтверждается высокой обратной связью его с БП (от -0,874 до -0,950). На рис. 3 представлены в долях от максимального значения листовой (ЛИ) и корневой индексы (КИ), а также прирост абсолютно сухой биомассы растений (ΔP). Максимальные ЛИ отмечены у сосны, ели и дуба в 110, 100 и 150 лет соответственно. КИ увеличивался у сосны и ели до 140, а у дуба — до 160 лет. ЛИ и КИ березы росли в течение всего он-

тогенеза. Прирост биомассы растения (ΔP) у сосны продолжался до 110, у ели — до 100, у дуба — до 120, а у березы до 90 лет, после чего снижался. Таким образом, регуляторные способности растений стабилизировать БП изменением соотношения КП/ФП с возрастом ослабевают. Резкое падение МП на фоне увеличения размера КИ приводит к нарушению функционального равновесия между фотосинтезом и корневым питанием и к снижению ΔP .

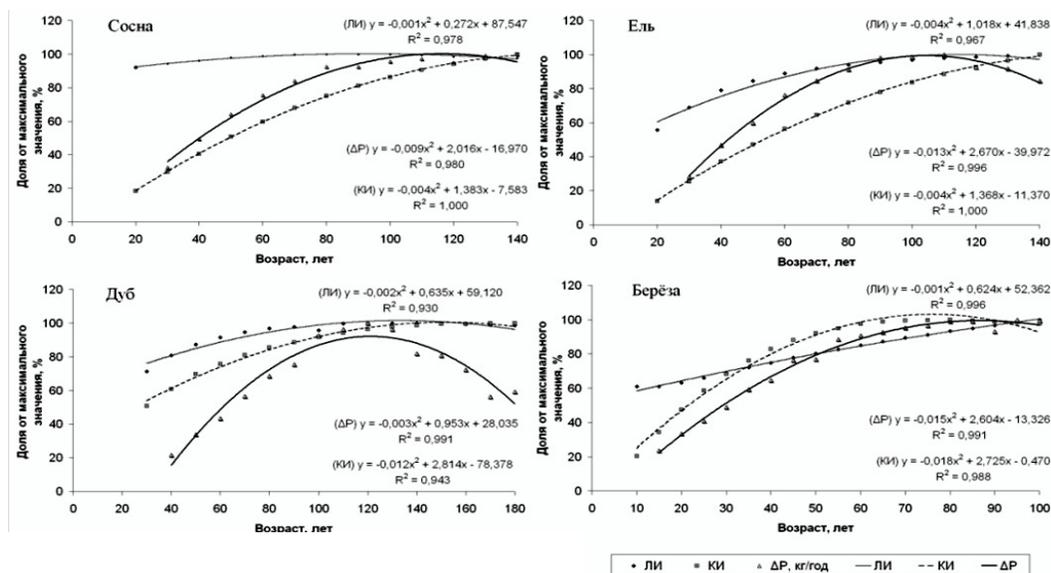


Рис. 3. Изменения листового (ЛИ) и корневого (КИ) индексов и прирост сухой биомассы (ΔP) древесных пород Беларуси в онтогенезе

Выводы. В условиях Беларуси максимальная биологическая продуктивность наблюдалась у березы пушистой, минеральная продуктивность и депонирование углерода — у ели европейской, а чистая продуктивность фотосинтеза — у дуба черешчатого.

Недостаток азота, усиливающийся с ростом деревьев в онтогенезе, приводил к снижению минеральной и биологической продуктивности, чистой продуктивности фотосинтеза и депонирования углерода. Адаптивной неспецифической реакцией растений явилось увеличение корневого потенциала относительно фотосинтетического, что увеличивало общее количество поглощенного азота для поддержания жизненно необходимого фотосинтеза и некоторой стабилизации биологической продуктивности.

После 110, 100, 150 и 90 лет у сосны, ели, дуба и березы соответственно регуляторные возможности растений исчерпывались, что на фоне сниженной ЧПФ вело к падению прироста сухой биомассы, несмотря на высокие значения листового и корневого индексов.

Предложенный способ комплексного физиологического преобразования таксационных данных в количественные показатели фотосинтеза, минеральной и биологической продуктивности в онтогенезе на организменном уровне расширяет знание биологии лесных пород и может использоваться для оценки эффективности лесоводственных мероприятий и продуктивности лесов.

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 лесобразующих пород Волго-Вятского региона // *Агрохимия*. — 2011. — № 4. — С. 38—44.
- [5] *Лебедев Е.В.* Возможности повышения биологической продуктивности лесобразующих пород в условиях экологического потенциала Нижегородской области: Дисс. ... канд. биол. наук. — Н. Новгород, 2003.
- [6] *Муромцев И.А.* Активная часть корневой системы плодовых растений. — М.: Колос, 1969.
- [7] *Ничипорович А.А.* О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // *Тр. ИФР АН СССР*. — 1955. — Т. 10. — С. 210—249.
- [8] *Суворова Г.Г. и др.* Максимальная интенсивность фотосинтеза ели сибирской и лиственницы сибирской в Прибайкалье // *Лесоведение*. — 2003. — № 6. — С. 58—65.
- [9] *Усольцев В.А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. — Екатеринбург: УрО РАН, 2002.
- [10] *Усольцев В.А.* Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. — Екатеринбург: УрО РАН, 2010.
- [11] *Чмыр А.Ф.* Лесные культуры: методические указания по исследованию корневых систем древесных пород. — Л., 1984.

LITERATURA

- [1] *Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V.* Soderzhanie ugleroda i kalorijnost' organicheskogo veshhestva v lesnyx e'kosistemax Severa // *E'kologiya*. — 2000. — № 1. — S. 69—71.
- [2] *Kurnaev S.F.* Lesorastitel'noe rajonirovanie SSSR. — M.: Izd-vo AN SSSR, 1973.
- [3] *Lebedev V.M.* Opredelenie aktivnoj poverxnosti i mineral'noj produktivnosti kornevoj sistemy plodovyx i yagodnyx kul'tur // *Metodika issledovaniya i variacionnaya statistika v nauchnom plodovodstve. Sb. dokladov Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferencii 25—26 marta 1998 g.* — Michurinsk: Izd-vo MGSXA, 1998. — T. 2. — S. 39—42.
- [4] *Lebedev V.M., Lebedev E.V.* Morfologicheskie, funkcional'nye i fiziologicheskie osobennosti aktivnoj chasti kornevoj sistemy lesoobrazuyushhix porod Volgo-Vyatskogo regiona // *Agrochimija*. — 2011. — № 4. — S. 38—44.
- [5] *Lebedev E.V.* Vozmozhnosti povysheniya biologicheskoy produktivnosti lesoobrazuyushhix porod v usloviyax e'kologicheskogo potenciala Nizhegorodskoj oblasti: Diss. ... kand. biol. nauk. — N. Novgorod, 2003.
- [6] *Muromcev I.A.* Aktivnaya chast' kornevoj sistemy plodovyx rastenij. — M.: Kolos, 1969.
- [7] *Nichiporovich A.A.* O metodax uchyota i izucheniya fotosinteza kak faktora urozhajnosti // *Tr. IFR AN SSSR*. — 1955. — T. 10. — S. 210—249.
- [8] *Suvorova G.G. i dr.* Maksimal'naya intensivnost' fotosinteza eli sibirskoj i listvennicy sibirskoj v Pribajkal'e // *Lesovedenie*. — 2003. — № 6. — S. 58—65.
- [9] *Usol'cev V.A.* Fitomassa lesov Severnoj Evrazii: normativy i e'lementy geografii. — Ekaterinburg: UrO RAN, 2002.

- [10] *Usol'cev V.A.* Fitomassa i pervichnaya produkciya lesov Evrazii. — Ekaterinburg: UrO RAN, 2010.
- [11] *Chmyr A.F.* Lesnye kul'tury: metodicheskie ukazaniya po issledovaniyu kornevyyx sistem drevesnyx porod. — L., 1984.

MINERAL NUTRITION AND BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF MAIN FOREST FORMING SPECIES IN BELARUS IN ONTOGENESIS

E.V. Lebedev

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

Through a comprehensive physiological analysis of forest inventory data stands of Scots pine, Norway spruce, English oak and Downy birch Republic of Belarus, were obtained the quantitative data of net photosynthetic productivity, mineral and biological productivity and carbon sequestration in plants in ontogenesis at the organism level and the nature of the relationship between these parameters. The presented method of comprehensive analysis of forest inventory data can extend the range of research in ecology and physiology of trees.

Key words: scotch pine, norway spruce, english oak, downy birch, mineral nutrition, biological productivity, the net efficiency of photosynthesis, carbon sequestration, ontogeny.