
ФОТОСИНТЕЗ, МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ДРЕВОСТОЕВ РАЗНЫХ БОНИТЕТОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В РЕСПУБЛИКЕ БЕЛАРУСЬ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Е.В. Лебедев

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

Путем физиологического преобразования таксационных данных сосновых древостоев Беларуси Ia-V классов бонитета получены количественные данные чистой продуктивности фотосинтеза, минеральной и биологической продуктивности, депонирования углерода и чистой первичной продукции в онтогенезе на уровне организма. Данные показатели снижались с возрастом. Установлена адаптивная реакция растений на снижение элементов питания в почве, выразившаяся в увеличении активной поверхности корней относительно листового аппарата для поддержания фотосинтеза на жизненно необходимом уровне.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, чистая продуктивность фотосинтеза, минеральное питание, биологическая продуктивность, депонирование углерода, чистая первичная продукция, онтогенез

Продуктивность растения — интегральный показатель и следствие работы листового аппарата и корневой системы. Поэтому изучение продуктивности лесов как важного компонента биосферы должно базироваться на знании количественных данных фотосинтетической активности листового аппарата и поглотительной деятельности корней во взаимодействии на уровне организма. Однако методики газометрического определения интенсивности фотосинтеза требуют весьма сложной поправки на дыхание и корневые выделения [2] и не позволяют выйти на уровень организма (тем более в онтогенезе), как и изучение декапитированных корневых окончаний [12]. Продуктивность же дерева чаще всего изучалась таксационными методами на надземной части [11; 13]. Между тем таблицы по фитомассе лесов Северной Евразии, составленные В.А. Усольцевым [10] путем моделирования обширного материала таблиц хода роста деревьев на уровне организма, позволяют существенно расширить знания об их биологии в онтогенезе, используя данные модельных микрополевых опытов [5], и природно-климатические показатели мест произрастания [3]. В задачу исследования входило получение количественных данных чистой продуктивности фотосинтеза, минерального питания, биологической продуктивности, депонирования углерода, чистой первичной продукции и характера связи между ними в сосновых древостоях Ia-V классов бонитета в онтогенезе по табличным материалам [10] в условиях Республики Беларусь.

Материал и методы. Физиологическому преобразованию подвергли табличные данные нормальных сосняков (*Pinus sylvestris* L.) Беларуси Ia-V бонитетов (возрастной период от 20 до 140 с интервалом 10 лет) [10]. Безморозный период — 140 суток. Почвы — подзолистые и серые лесные. Климат переходный от морского к континентальному. Осадки — 630 мм/год [3].

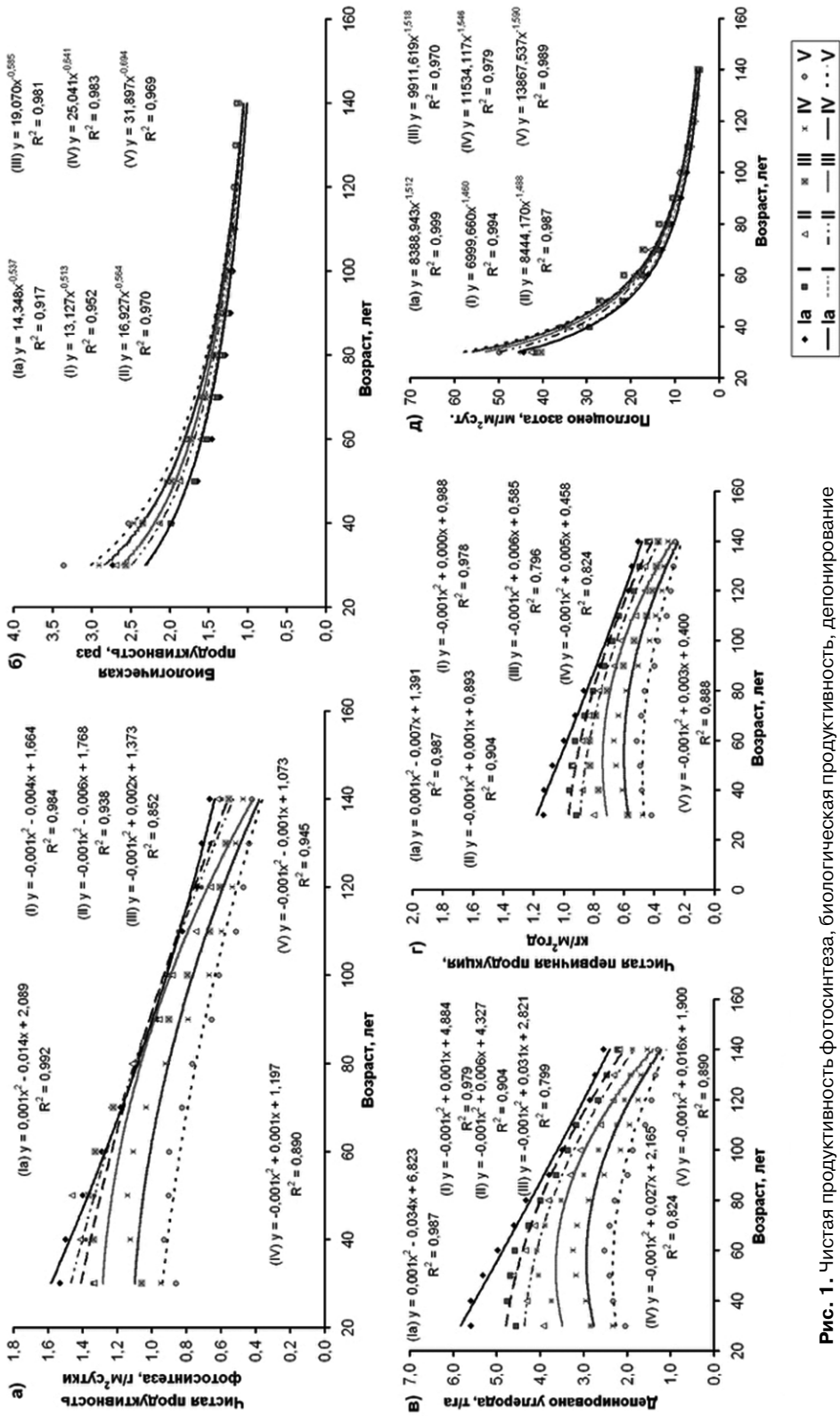


Рис. 1. Чистая продуктивность фотосинтеза, биологическая продуктивность, депонирование углерода и поглощение азота в онтогенезе в сосняках Ia-V бонитетов Беларуси

Сухую массу одного растения в каждом возрасте определяли с учетом масс корней, хвои, стволов и сучьев. В разновозрастных древостоях брали пробы хвои, ветвей, древесины с корой и корней, группировали по органам и определяли содержание N, P, K, Ca и Mg общепринятыми методами. Поверхность хвои определяли по вычисленным нами коэффициентам [5]. На 1 г сухой хвои приходилось 90 см² поверхности. Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) определяли по А.А. Ничипоровичу [9]. Активную поверхность корней на уровне организма определяли с учетом высокого постоянства их морфологии в пределах растения (диаметра, длины активного корня, удельной активной поверхности корневой системы (УАПКС) и длины корней в единице массы корневой пряди диаметром 2-3 мм), а также отношение корневого потенциала (КП) к фотосинтетическому (ФП) [4]. Для расчета активной поверхности корней растения и вычисления их минеральной продуктивности на уровне организма использовали значения УАПКС, длины активных корней в единице массы пряди и активной поверхности корней, приходящейся на 1 г сухой массы пряди, которые составили: 3,5 см²/м, 21 м/г и 73,5 см²/г соответственно [5]. Содержание элементов в единице массы растения в каждом возрастном периоде определено с учетом соотношения органов. О листовом (ЛИ) и корневом (КИ) индексах судили по отношениям поверхности хвои и поверхности активных корней растения к площади его питания. Депонирование углерода (ДУ) на 1 га рассчитывали умножением количества углерода, накопленного 1 м² поверхности хвои за вегетацию, на усредненную поверхность хвои растений на 1 га у сравниваемых периодов [1]. Биологическую продуктивность (БП) находили по относительному росту массы растения, а прирост абсолютно сухой массы (ΔР) — по абсолютному ее увеличению в сравниваемых периодах. Чистую первичную продукцию (ЧПП) рассчитывали умножением величины ЧПФ на число дней вегетации и на значение ЛИ и выражали в граммах на 1 м² площади питания дерева. Полученные результаты обрабатывали корреляционным и регрессионным методами анализа.

Результаты и их обсуждение. Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ), биологическая продуктивность (БП), количество депонированного углерода (ДУ), чистая первичная продукция (ЧПП) и минеральная продуктивность (МП) по азоту в зависимости от бонитета снижались с возрастом в 2,2—2,5, в 2,3—2,9, в 1,9—2,2, в 2,0—2,2 и в 8,3—10,4 раза соответственно (рис. 1, а—д).

Корреляции ЧПФ, БП, ДУ, ЧПП и МП с возрастом были высокими отрицательными: от -0,993 до -0,900, от -0,922 до -0,818, от -0,993 до -0,802, от -0,993 до -0,812 и от -0,944 до -0,874 соответственно. Максимальные значения ЧПФ, ДУ и ЧПП наблюдались в лучших условиях (Iа бонитет), а минимальное — в худших (V бонитет). Однако БП и поглощение азота, росли с ухудшением условий от Iа к V бонитету (рис. 1, таблица). Это связано с разной начальной густотой древостоев. Густота в древостое V бонитета в 20 лет была выше чем в Iа в 4,9 раза, а в 140 лет — только в 1,5 раза. При быстром изреживании загущенных насаждений хвоя формировалась при более высоком освещении [6; 14], что ускоряло временный рост и стабилизацию ЧПФ (рис. 1, а), временно активизировало МП и увеличивало БП (рис. 1, б и д). При этом характер поглощения P, K, Ca и Mg изменялся с возрастом в Iа-V бонитетах аналогично азоту. Однако прирост абсо-

лютно сухой массы (ΔP) был максимальным в насаждении Ia бонитета и падал в 3,7 раза в древостое V бонитета (таблица). Более благоприятные условия произрастания также способствовали увеличению массовой доли стволовой древесины, которая в среднем у растений Ia бонитета была выше, чем в худших условиях в 1,2 раза.

Таблица

Средние за онтогенез физиологические и весовые показатели растений сосны обыкновенной

Класс бонитета	ЧПФ, г/м ² день	БП, раз	ΔP , кг	ДУ, т/га	ЧПП, кг/м ² год	МП N, мг/м ² сут.	ЛИ, м ² /м ²	КИ, м ² /м ²	Доля стволов в массе, %
Ia	1,07	1,45	102,5	4,09	0,82	14,33	5,48	1,38	72,51
I	1,02	1,46	82,7	3,69	0,74	14,57	5,18	1,22	71,27
II	1,03	1,52	61,4	3,41	0,69	15,70	4,77	1,07	70,56
III	0,96	1,56	49,3	2,99	0,60	16,29	4,52	0,93	68,37
IV	0,82	1,62	38,7	2,44	0,50	16,91	4,31	0,78	64,73
V	0,69	1,66	27,3	1,95	0,40	17,15	4,10	0,66	61,39

Для удобства анализа взаимосвязи ЧПФ, БП, МП и КП/ФП в онтогенезе их показатели представлены в долях от максимальных значений (рис. 2).

Отношение КП/ФП в онтогенезе повышалось в 4,7–5,7 раза в зависимости от бонитета. Функциональная связь корневой системы с листовым аппаратом с возрастом падала, поскольку 1 м² активной поверхности корней обслуживал в 20 лет от 14,1 до 24,2 м² поверхности хвои, тогда как в 140 лет — только 2,8–4,3 м². Связь КП/ФП с возрастом была высокая положительная ($r = 0,987–0,993$). В течение онтогенеза растущий древостой реагировал на истощение питания ростом корневого потенциала относительно фотосинтетического. При этом поглощение азота с возрастом падало в 8,3–10,4 раза, а связь между ними была от $-0,944$ до $-0,874$: Связь МП с ЧПФ и БП была высокой положительной: от 0,771 до 0,887 и от 0,993 до 0,997 соответственно. Неспецифическая адаптивная реакция, выражающаяся в изменении отношения КП/ФП в пользу корней способствовала поддержанию жизненно необходимого фотосинтеза и стабилизации БП. Связь КП/ФП с БП была высокой отрицательной ($r =$ от $-0,891$ до $-0,973$). Аналогичная реакция наблюдалась нами в древостоях ели европейской (*Picea abies* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) [7; 8].

В лучших условиях средние значения листового (ЛИ) и корневого (КИ) индексов были выше, чем в насаждениях V класса бонитета в 1,3 и 2,1 раза соответственно (таблица; рис. 3).

В сосновых древостоях Беларуси Ia–V бонитета снижались с возрастом чистая продуктивность фотосинтеза, чистая первичная продукция, депонирование углерода, биологическая и минеральная продуктивность растений. С ухудшением условий произрастания от Ia к V бонитету снижались чистая продуктивность фотосинтеза, показатели листового и корневого индексов, чистой первичной продукции и количества депонированного углерода.

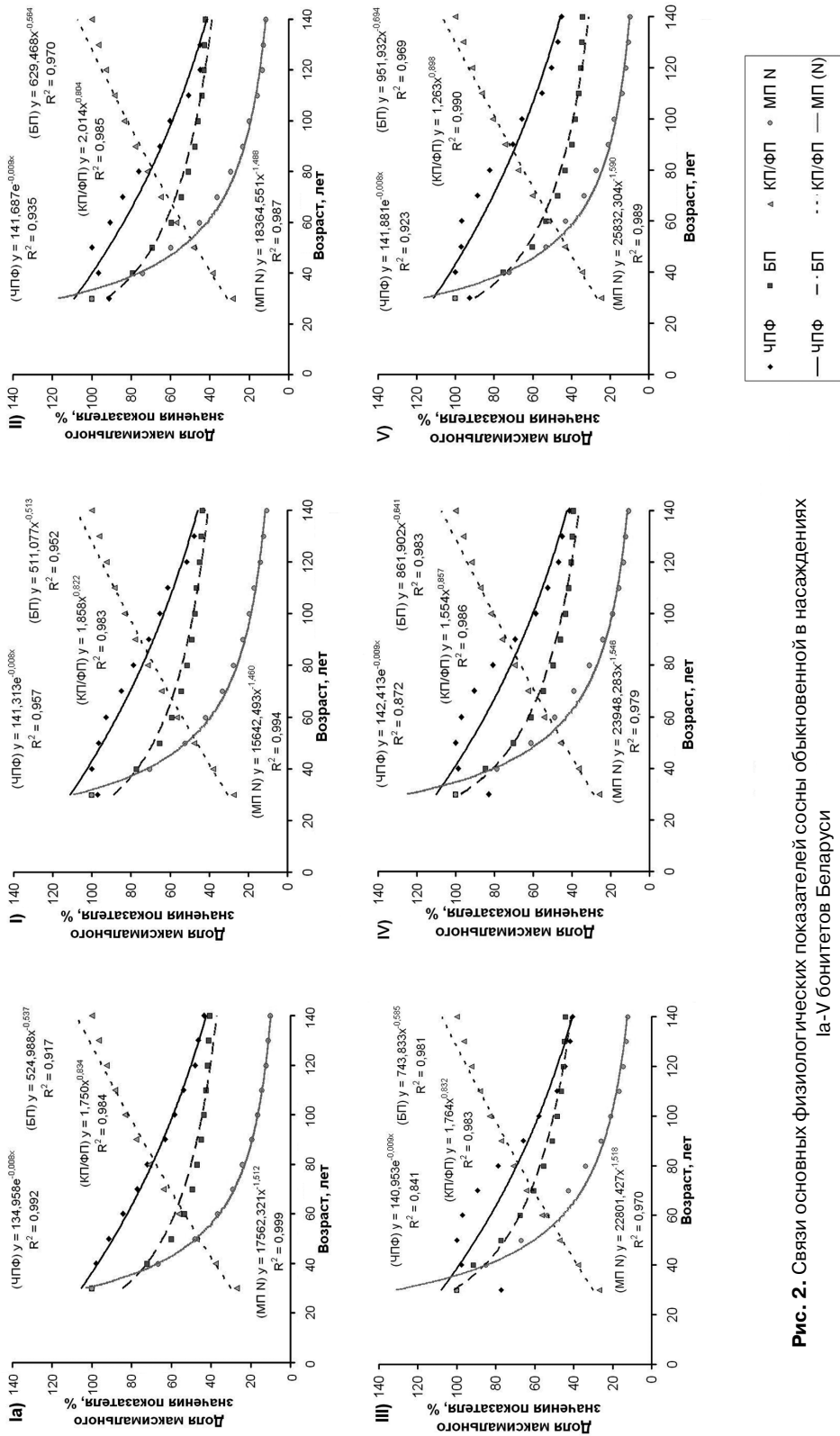


Рис. 2. Связи основных физиологических показателей сосны обыкновенной в насаждениях Ia-V бонитетов Беларуси

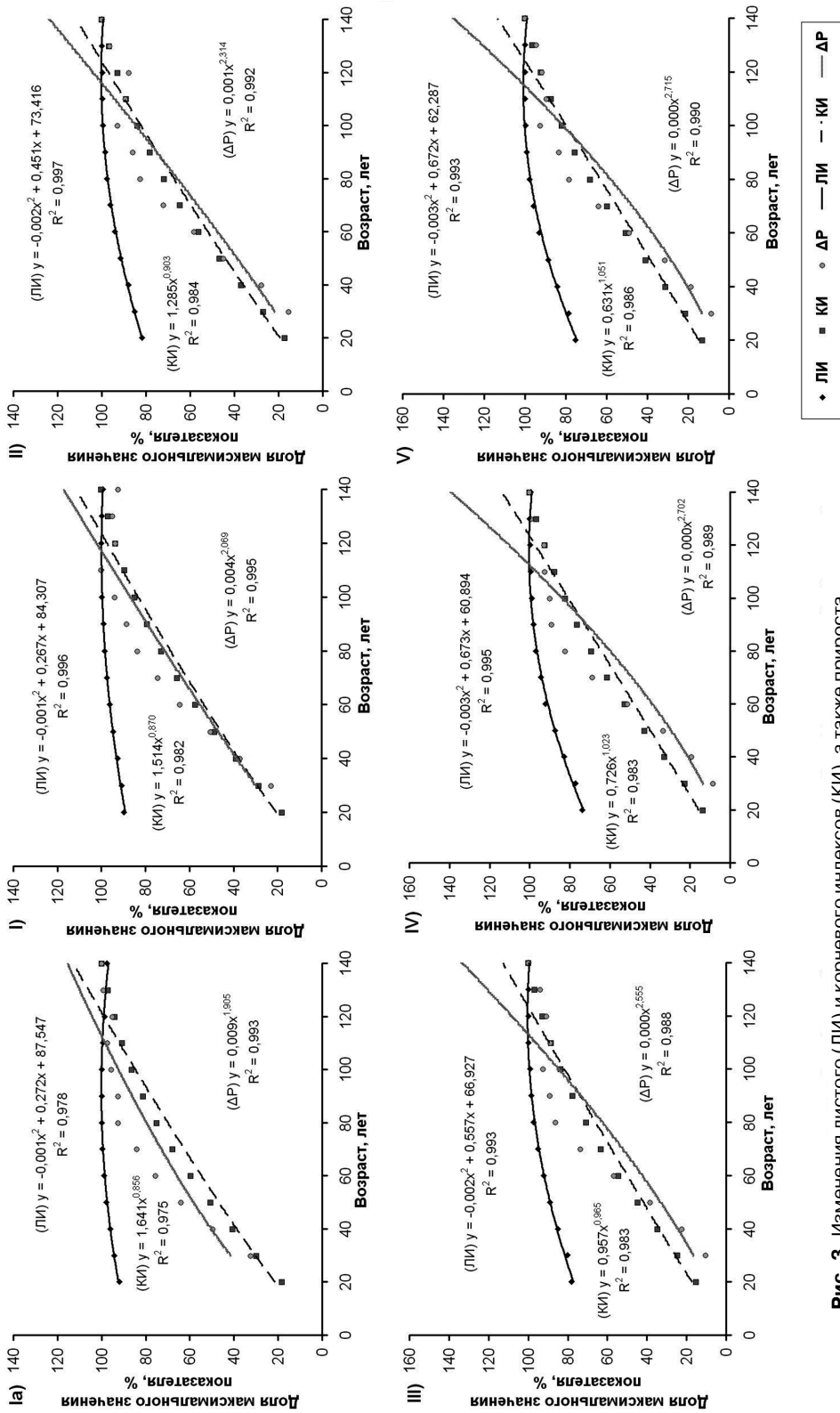


Рис. 3. Изменения листового (ЛИ) и корневого индексов (КИ), а также прироста сухой массы растений (ΔР) в сосняках Ia-V бонитетов в условиях Беларуси

Начальная густота древостоев была тем выше, чем хуже условия произрастания и тем сильнее снижалась в онтогенезе. Листовой аппарат, формирующийся при интенсивном разреживании насаждения и более высокой освещенности, обладал большей фотосинтетической активностью. Благодаря этому биологическая и минеральная продуктивность возрастали. Однако прирост абсолютно сухой массы растения и доля стволовой древесины в сухой массе растения были максимальными в насаждении Ia бонитета, а в древостоях V бонитета — минимальными.

Реакция растений сосны обыкновенной на истощение запаса азота (и других элементов) в древостоях Ia-V бонитетов проявлялась в росте корневого потенциала относительно фотосинтетического, что стабилизировало общий пул поглощаемого азота для поддержания на жизненно необходимом уровне фотосинтеза и стабилизации биологической продуктивности в онтогенезе.

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] Болондинский В.К., Ялынская Е.Е. Фотосинтез и дыхание ветвей сосны в зависимости от возраста и пространственного расположения // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем: материалы всероссийской конференции. Иркутск, 2005. С. 58–61.
- [3] Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Изд-во АН СССР. 1973.
- [4] Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Взаимосвязь биологической продуктивности и поглотительной деятельности корней хвойных пород в онтогенезе в зоне южной тайги России // Агротехника. 2012. № 8. С. 9–17.
- [5] Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Минеральное питание и биологическая продуктивность сосны обыкновенной в онтогенезе в условиях северной Евразии // Агротехника. 2013. № 10. С. 20–29.
- [6] Лебедев Е.В. Влияние густоты насаждения на минеральное питание и биологическую продуктивность ели европейской в ее онтогенезе // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 6. С. 34–38.
- [7] Лебедев Е.В. Количественные показатели чистой продуктивности фотосинтеза, минерального питания и биологической продуктивности лиственницы сибирской в онтогенезе в зоне Южного Алтая // Вестник Алтайского государственного аграрного университета, 2012. № 12. С. 61–66.
- [8] Лебедев Е.В. Влияние типа лесорастительных условий на поглотительную деятельность корневой системы и биологическую продуктивность лиственницы сибирской на уровне организма в онтогенезе // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2013. Вып. 1. С. 68–74.
- [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] Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. — Екатеринбург: УрО РАН, 2010.
- [12] Чмыр А.Ф. Лесные культуры: методические указания по исследованию корневых систем древесных пород. Л., 1984.
- [13] Houghton R.A., Hall F., Goetz S.J. Importance of biomass in the global carbon cycle // J. of Geophysical Research. 2009. V. 114. P. 1–13.
- [14] Kitao M. et al. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes // Plant Cell Environm. 2000. Vol. 23. № 1. P. 81–89.

PHOTOSYNTHESIS, MINERAL NUTRITION AND BIOLOGICAL PRODUCTIVITY PINE STANDS OF DIFFERENT YIELD CLASS IN BELARUS IN ONTOGENESIS

E. V. Lebedev

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

By means physiological transformation of taxational data pine stands Belarus Ia-V yield classes were obtained quantitative data net productivity of photosynthesis, mineral and biological productivity, carbon deposition and net primary production in ontogenesis at the organism level. These indicators declined with age. Was set adaptive response of plants to a decline soil nutrient status, which expressed in an increase in activity the root surface relative to of the sheet surface to maintain photosynthesis on vital the required level.

Key words: Scotch pine, the net productivity of photosynthesis, mineral nutrition, biological productivity, carbon sequestration, net primary production, ontogeny

REFERENCES

- [1] Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V. Soderzhanie ugleroda i kalorjnost' organicheskogo veshhestva v lesny'x ekosistemax Severa // *Ekologija*. 2000. № 1. S. 69–71. [The carbon content and caloric content of organic matter in forest ecosystems of the North // *Ecology*. 2000. № 1. Pp. 69–71.]
- [2] Bolondinskij V.K., Jalynskaja E.E. Fotosintez i dyhanie vetvej sosny v zavisimosti ot vozrasta i prostranstvennogo raspolozhenija // *Prirodnaja i antropogennaja dinamika nazemnyh jekosistem: materialy vsrossijskoj konferencii*. Irkutsk, 2005. S. 58–61. [Photosynthesis and respiration pine branches, depending on the age and spatial arrangement // natural and anthropogenic dynamics of terrestrial ecosystems: Proceedings of the conference. Irkutsk, 2005. P. 58–61.]
- [3] Kurnaev S.F. *Lesorastitel'noje rajonirovaniye SSSR*. M.: Izd-vo AN SSSR. 1973. [Forest vegetation zoning of the USSR. M.: Publishing House of the USSR Academy of Sciences. 1973.]
- [4] Lebedev V.M., Lebedev E.V. Vzaimosvjaz' biologicheskoy produktivnosti i poglotitel'noj dejatel'nosti kornej hvojnnyh porod v ontogeneze v zone juzhnoj tajgi Rossii // *Agrohimiya*. 2012. № 8. S. 9–17. [The relationship of biological productivity and the absorbent activity of roots softwood ontogeny in the southern taiga zone of Russia // *Agrochemistry*. 2012. № 8. S. 9–17.]
- [5] Lebedev V.M., Lebedev E.V. Mineral'noe pitanie i biologicheskaja produktivnost' sosny obyknovnoj v ontogeneze v uslovijah severnoj Evrazii // *Agrohimiya*. 2013. № 10. S. 20–29. [Mineral nutrition and biological productivity of Scots pine in ontogenesis in the conditions of Northern Eurasia // *Agrochemistry*. 2013. № 10. S. 20–29.]
- [6] Lebedev E.V. Vlijanie gustoty nasazhdenija na mineral'noe pitanie i biologicheskuyu produktivnost' eli evropejskoj v ejo ontogeneze // *Izvestija Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2012. № 6. S. 34–38. [Effect of planting density on mineral nutrition and biological productivity of Norway spruce in her ontogenesis // *Bulletin of the Orenburg State Agrarian University*. 2012. № 6. S. 34–38.]
- [7] Lebedev E.V. Kolichestvennyye pokazateli chistoj produktivnosti fotosinteza, mineral'nogo pitaniya i biologicheskoy produktivnosti listvennicy sibirskoj v ontogeneze v zone Juzhnogo Altaja // *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2012. № 12. S. 61–66. [Quantitative indicators of net productivity of photosynthesis, mineral nutrition and biological productivity in the ontogeny of Siberian larch in the area of the Southern Altai // *Bulletin of the Altai State Agrarian University*, 2012. № 12. S. 61–66.]
- [8] Lebedev E.V. Vlijanie tipa lesorastitel'nyh uslovij na poglotitel'nuju dejatel'nost' kornevoj sistemy i biologicheskuyu produktivnost' listvennicy sibirskoj na urovne organizma v ontogeneze // *Vestnik*

- Krasnojarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2013. Vyp. 1. S. 68–74. [Influence of the type of site condition on absorbent activity of the root system and the biological productivity of the Siberian larch in the level of the organism in ontogenesis // Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University. 2013. Vol. 1. P. 68–74.]
- [9] Nichiporovich A.A. O metodax uchyota i izuchenija fotosinteza kak faktora urozhajnosti //Tr. IFR AN SSSR. 1955. T. 10. S. 210–249. [On the methods of accounting and as a factor in the study of photosynthesis yield // Tr. IGF USSR. 1955. T. 10. S. 210–249.]
- [10] Usol'tsev V.A. Fitomassa lesov Severnoj Evrazii: normativy i elementy geografii. Ekaterinburg: UrO RAN, 2002. [Forest Biomass of Northern Eurasia: standards and elements of geography. Ekaterinburg, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 2002.]
- [11] Usol'tsev V.A. Fitomassa i pervichnaya produktsiya lesov Yevrazii. Yekaterinburg: UrO RAN, 2010. [Biomass and primary production forests of Eurasia. Ekaterinburg, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 2010.]
- [12] Chmyr A.F. Lesnye kul'tury: metodicheskije ukazaniya po issledovaniju kornevyx sistem drevesnyx porod / A.F. Chmyr. L., 1984. [Plantations: guidelines for investigation of the root systems of trees. L., 1984.]
- [13] Houghton R.A., Hall F., Goetz S.J. Importance of biomass in the global carbon cycle // J. of Geophysical Research. 2009. V. 114. P. 1–13.
- [14] Kitao M. et al. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes //Plant Cell Environm. 2000. Vol. 23. № 1. P. 81–89.