
© Е.В. ЛЕБЕДЕВ

proximus77@mail.ru

УДК 630*161.32:581.43:630*187:676.032.475.442

ПОГЛОТИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ В ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

АННОТАЦИЯ. Цель исследования — получить количественные данные чистой продуктивности фотосинтеза, минеральной и биологической продуктивности у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на уровне организма в разных типах леса в онтогенезе в Тюменской области по таксационным данным. Чистую продуктивность фотосинтеза определяли по А.А. Ничипоровичу, минеральную продуктивность — по В.М. Лебедеву, биологическую продуктивность — по относительному приросту массы за сравниваемый период. Растущий с возрастом дефицит элементов приводил к снижению поглотительной деятельности корней, чистой продуктивности фотосинтеза и биологической продуктивности во всех типах леса. Адаптивной реакцией растений на этот процесс стало увеличение поверхности активных корней относительно хвои, что позволило усилить снабжение элементами надземной части для поддержания жизненно необходимого фотосинтеза и относительной стабилизации биологической продуктивности. Эта регуляция на уровне организма отмечена с 30 лет, к 180 годам ее адаптивные возможности были исчерпаны. Предложенный физиологический анализ таблиц фитомассы позволит расширить исследования в области физиологии и экологии древостоев с целью разработки технологических приемов повышения продуктивности.

SUMMARY. The purpose of the study is to obtain the quantitative data on net photosynthetic productivity, mineral and biological productivity of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) at the organism level in different forest types in the ontogeny of Tyumen region based on taxation data. Net photosynthetic productivity was measured based on the works of A.A. Nichiporovich, mineral production was measured based on the works of V.M. Lebedev, and biological productivity was calculated on the basis of the relative weight gain for the given period. The elements deficit growing in course of time led to decrease in the absorptive activity of roots, net photosynthetic productivity and biological productivity in all types of forests. The adaptive response of the plants to the above-mentioned conditions was the increase of the active surface of the roots with respect to the surface of the needle, which allowed increasing the supply of elements to the aerial parts in order to maintain the vital photosynthesis and relatively stable biological productivity. This regulatory reaction at the organism level was registered starting at the age of 30 years, and by the age of 180 years such adaptive capacities were exhausted. The biomass chart physiological analysis suggested in the article enables to expand the research of the physiology and ecology of forest stands in order to develop technological methods of increasing productivity.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Сосна обыкновенная, чистая продуктивность фотосинтеза, минеральное питание, биологическая продуктивность, онтогенез, Тюменская область.

KEY WORDS. Scotch pine, net photosynthesis productivity, mineral nutrition, biological productivity, ontogeny, Tyumen region.

Учитывая огромную биосферную роль лесов в поддержании экологически безопасной среды для человека, в последние годы во всем мире возрос интерес к изучению биологической продуктивности лесообразующих пород в различных лесорастительных и климатических условиях [1]. Для управления продукционным процессом необходимо знание количественных данных работы листового аппарата и корневой системы как двух сторон единого процесса питания растений. Несмотря на значительный прогресс в изучении морфологических и физиологических особенностей надземной части древесных растений, корневая система в этом плане, из-за методических трудностей, изучена крайне слабо. Данные по фитомассе древостоев большей частью получены методом модельного дерева, когда надземная часть фракционируется на стволы, ветви и листья, а подземная — методом монолитов [2] извлекается с большой потерей активных корней. В этой ситуации говорить о количественной стороне работы листового аппарата и корневой системы в разных условиях и периодах онтогенеза нельзя. Однако таблицы по фитомассе лесов Северной Евразии, составленные В.А. Усольцевым [3] путем моделирования обширного материала ТХР древесных растений на уровне организма, позволяют существенно расширить наши знания об их биологии в онтогенезе, используя данные наших модельных микрополевых опытов [4] и природно-климатические данные мест произрастания [5]. В задачу исследования входило получить количественные данные чистой продуктивности фотосинтеза, минеральной и биологической продуктивности и характера связи между ними у сосны обыкновенной в различных типах леса в онтогенезе в Тюменской области по табличным материалам [3].

Материал и методы. Комплексному физиологическому анализу подвергнуты табличные данные модальных чистых сосняков (*Pinus sylvestris* L.) багульниково-брусничного, лишайниково-брусничного и лишайникового типов лесорастительных условий бассейна реки Конда Тюменской области [3; 400-402]. Возрастной период от 20 до 300 с интервалом 10 лет. Длительность безморозного периода — 120 дней. Осадки — 530 мм в год. Почвы подзолистые, климат резко континентальный. Приход ФАР (май-сентябрь) — 22420 кал/см².

Таксационные данные древесины стволов, сучьев, листьев и корней пересчитывали на одно растение по возрастам. В разновозрастных насаждениях в августе брали пробы хвои, ветвей, древесины с корой и корней разного диаметра, группировали по органам и определяли содержание **НРК общеприняты**ми агрохимическими методами. Поверхность хвои определяли по вычисленным нами коэффициентам на свежем материале [6]. На 1 г сухой хвои приходилось 90 см² поверхности. За длительность вегетации принят безморозный период, так как отрицательные температуры повреждают пигментную систему хвои, резко снижая ее работу на границах вегетации [7]. Концентрацию элементов в массе растения по возрастам определяли с учетом соотношения органов. Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) рассчитывали в среднем за каждый возрастной период [8] по формуле:

$$\text{ЧПФ} = \Delta P / \Phi П, \text{ г/м}^2 \text{ день}, \quad (1)$$

где: ΔP — прирост абсолютно сухой массы модельного растения за сравниваемый период, г;

$\Phi П$ — фотосинтетический потенциал, характеризующий поверхность хвои, работавшую в течение возрастного периода (формула 2):

$$\Phi П = T(S_1 + S_2) / 2, \text{ м}^2 \text{ день}, \quad (2)$$

где: S_1 и S_2 — поверхность хвои растения в начале и конце возрастного периода, м^2 ;

T — длительность безморозного периода за возрастной период, день.

Накопление биомассы 1 м^2 хвои за вегетацию определяли умножением ЧПФ на длительность вегетации. О биологической продуктивности (БП) растений судили по относительному увеличению биомассы модельного дерева, полученного из сотен и тысяч растений за каждый возрастной период онтогенеза. Для определения активной поверхности корней целого растения использовали значения удельной активной поверхности корневой системы (УАПКС) и длины корней, приходящейся на единицу массы пряди, полученные нами в модельных микрополевых опытах с 1- и 2-летними растениями на дерново-подзолистой и серой лесной почвах [4], [6]. В силу высокого постоянства характеристик активных корней в пределах растения (диаметра, длины активного корня, величины удельной активной поверхности корневой системы (УАПКС) и длины корней, приходящихся на единицу массы пряди диаметром 2-3 мм), активную поверхность корней определяли умножением УАПКС на число метров корней в единице массы пряди, и на массу корневой системы целого растения (в виде прядей) [9]. Под УАПКС понимали активную поверхность, приходящуюся на 1 м длины корневой пряди, $\text{см}^2/\text{м}$. Были взяты часто наблюдаемые в наших опытах значения: УАПКС — $3,5 \text{ см}^2/\text{м}$, а длина корней в 1 г сухой пряди — 21 м. Таким образом, 1 г сухой массы пряди корней содержит 74 см^2 активной поверхности. Так как работа листового аппарата и корневой системы — двух сторон единого процесса питания растения, то между ними всегда существует тесная функциональная связь. Отношение корневого потенциала (КП) к фотосинтетическому ($\Phi П$) в наших опытах [4] в среднем для сосны было равно 0,20. В функциональном отношении это значит, что 1 м^2 активной поверхности корней обслуживал $5,0 \text{ м}^2$ хвои. Знание поверхности хвои модельного растения в каждом возрастном периоде позволяет вычислить размер активной поверхности корней целого растения и долю активной части (корневых мочек) в массе корневой системы. По нашим данным, корневые мочки составляют не более 3% от массы всей корневой системы растения. Эта доля активных корней в массе корневой системы среднего растения применялась в расчетах. Под КП понимали активную поверхность корней, работавшую за возрастной период (формула 3):

$$\text{КП} = T(S_1 + S_2) / 2, \text{ м}^2 \text{ сут.}, \quad (3)$$

где S_1 и S_2 — активная поверхность корней целого растения в начале и конце возрастного периода, м^2 ;

T — безморозный период за возрастной период, сут.

Размер КП позволяет определить среднюю минеральную продуктивность (МП) растений [9], то есть количество минерального элемента, поглощенного единицей активной поверхности корней в сутки (формула 4):

$$\text{МП} = (M_2 - M_1) / \text{КП}, \text{ мг/м}^2 \text{ сут.}, \quad (4)$$

где $M_2 - M_1$ — накопление минерального элемента за возрастной период, мг.

Величины M_1 и M_2 определяли умножением сухой массы растения в сравниваемом периоде на концентрацию элемента в биомассе, которая у разных видов растений очень стабильна и контролируется генетически, несмотря на варьирование условий произрастания, так как обменные процессы целенаправленны и требуют строго нормированного количества элементов [10]. Поэтому определенную нами концентрацию НРК в биомассе сосны можно использовать на уровне организма в разных условиях с большим приближением к истинным значениям [11], [12]. О величине листового (ЛИ) и корневого (КИ) индексов судили по отношениям поверхностей хвои и активной части корневой системы растения к его площади питания. Полученные результаты обрабатывали корреляционным и регрессионным методами анализа.

Результаты и их обсуждение. Показатели ЧПФ и БП с возрастом падали в 15,4-41,5 и в 3,8-6,3 раза в багульниково-брусничном, лишайниково-брусничном и лишайниковом типах леса соответственно (рис. 1 а,б). Связь ЧПФ с возрастом в трех типах леса была высокая отрицательная (от -0,867 до -0,916), а связь БП с возрастом — средняя отрицательная (от -0,526 до -0,631). Сухая масса и ее прирост (ΔP) в онтогенезе были максимальными в багульниково-брусничном типе леса, а минимальными — в лишайниковом. МП с возрастом падала в 101,5-261,9 (N), в 140,8-365,3 (P) и в 120,1-311,6 (K) раза (рис. 1 в,г,д). Корреляция менялась от -0,693 до -0,648 (N), от -0,606 до -0,648 (P) и от -0,668 до -0,625 (K). Для удобства анализа, показатели БП, ЧПФ, МП (N) и отношение корневого потенциала к фотосинтетическому (КП/ФП) в онтогенезе приведены в одном масштабе в процентах от максимальных их значений (рис. 2). Физиологические показатели сравнивали с поглощением N — ведущего элемента питания. Связь МП с ЧПФ была во всех типах леса высокой положительной (0,867-0,844, 0,800-0,824 и 0,820-0,842 по N, P и K соответственно). Падение МП и ЧПФ отразилось на БП (связь МП с БП была высокой положительной и составила по N, P и K: 0,965-0,993, 0,984-0,999 и 0,977-0,997 соответственно). Но в численном выражении снижение БП было не таким резким, как ЧПФ и МП за счет регуляторной реакции растений на сниженное минеральное питание, приведшей к росту отношения КП/ФП в 7,5-8,6 раза с возрастом во всех типах леса. Связь КП/ФП с возрастом во всех типах леса была высокой положительной (от 0,876 до 0,903). Функциональная же связь корневой системы с листовым аппаратом падала с возрастом, и единица активной поверхности корней обслуживала все меньшую поверхность хвои. Падение поглощения N сопровождалось ростом КП/ФП (связь высокая обратная: от -0,896 до -0,847). Корреляции КП/ФП с ЧПФ и БП тоже были отрицательными: от -0,959 до -0,985 и от -0,699 до -0,842 соответственно. Регуляторная функция растений во всех типах леса действовала уже с 30 лет, когда поглощение N, P и K находилось на уровне 120-156, 39-54 и 46-62 мг/м² в сутки соответственно. В природных условиях концентрация большинства элементов

в почвенном растворе составляет 10^{-3} - 10^{-4} М, а Р — 10^{-5} - 10^{-6} М [13]. Водорастворимые N, Р и К при транспирации лишь отчасти покрывают потребность растений. Большая их часть движется к корню за счет диффузии, которая часто лимитирует скорость поглощения [14], [15], особенно на холодных почвах [16]. Количество поглощаемых элементов зависит от концентрации почвенного раствора, скорости его движения у поверхности корня за счет диффузии, размера активной поверхности корней и интенсивности ее работы. При малых концентрациях и скорости диффузии элементы растения не могут значительно усилить их поглощение, поэтому относительное наращивание активных корней является адаптивной реакцией с целью усиления подачи элементов в надземную часть для поддержания фотосинтеза на жизненно необходимом уровне. Благодаря этой регуляции падение БП в онтогенезе во всех типах леса было менее резким, чем ЧПФ и МП. Значения листового индекса (ЛИ) в онтогенезе в разных типах леса изменялось в 1,9-2,0, а корневого (КИ) — в 12,7-14,2 раза. Величина ЛИ во всех типах леса росла до 150, а КИ — до 180 лет, после чего показатели резко падали (рис. 3). При поглощении N, Р и К на уровне 3,8-5,0, 0,9-1,2 и 1,3-1,6 мг/м² сутки регуляторная деятельность растений на уровне организма исчерпала свои возможности. Прирост сухой массы (ΔР) возрастал в багульниково-брусничном типе леса до 150 лет, после чего резко падал, а в лишайниково-брусничном и лишайниковом типах леса ΔР падал к 125-130 годам. Между ЛИ и КИ во всех типах леса была положительная связь (от 0,487 до 0,647). Связь между ЛИ и ΔР (от 0,743 до 0,893) была несколько выше. Между КИ и БП связь была отрицательная (от -0,677 до -0,866).

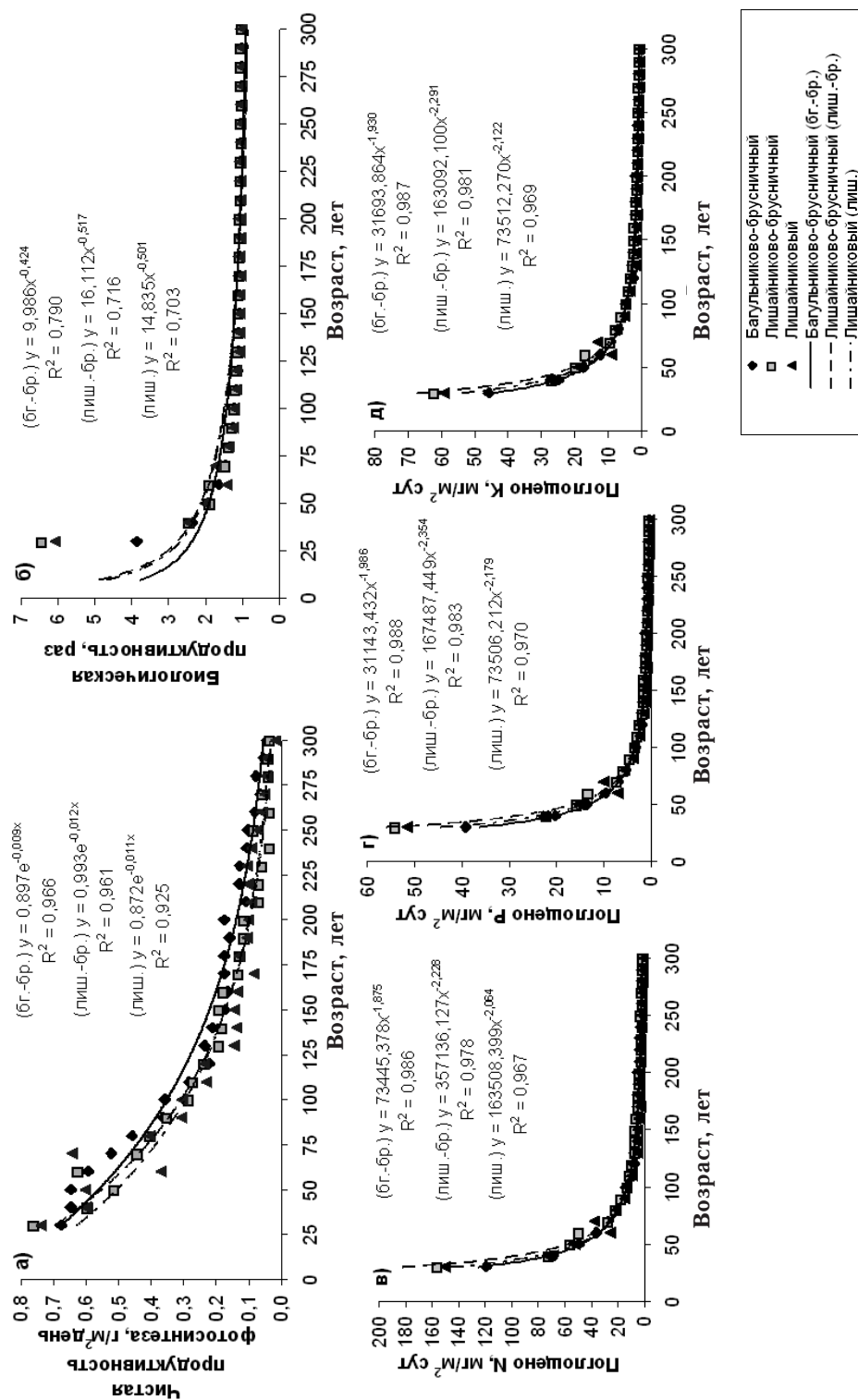


Рис. 1. Чистая продуктивность фотосинтеза, биологическая и минеральная продуктивность растений сосны обыкновенной разных типов леса в Тюменской области в онтогенезе

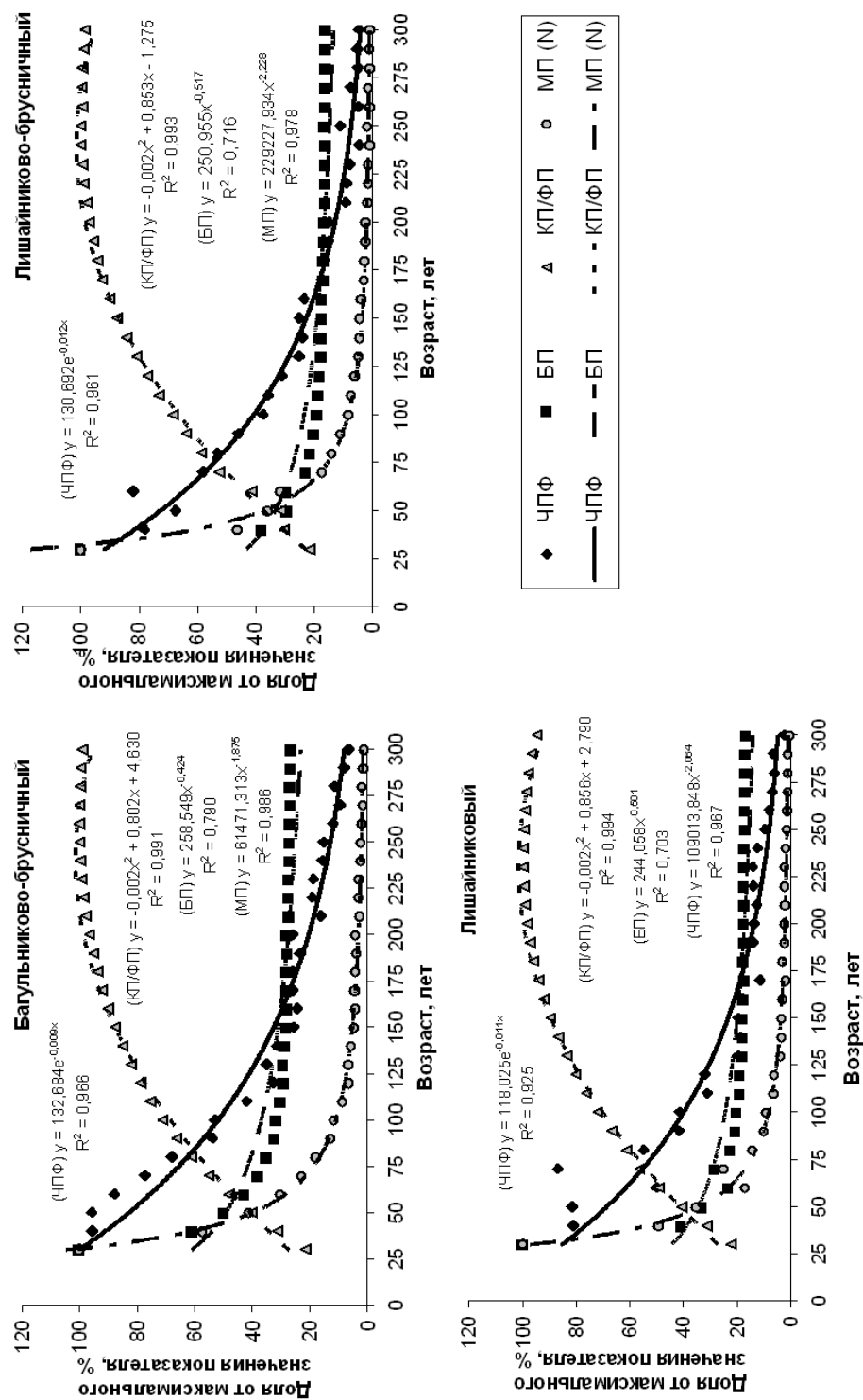


Рис. 2. Характер связей основных физиологических показателей сосняков разных типов леса в онтогенезе в условиях Тюменской области

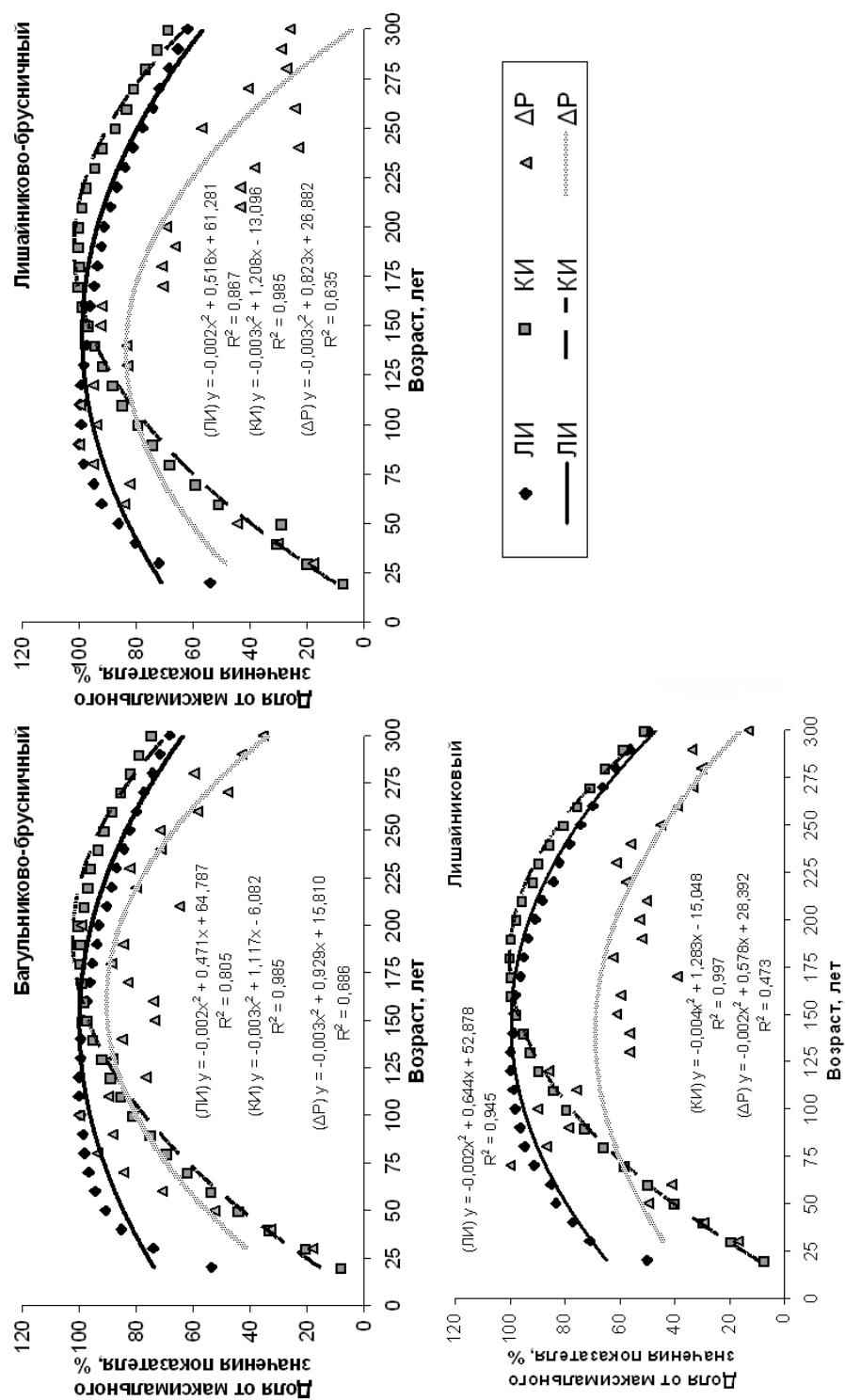


Рис. 3. Изменения листового (ЛИ) и корневого (КИ) индексов, а также прирост абсолютно сухой биомассы сосняков разных типов леса в онтогенезе в условиях Тюменской области

Выводы. Основным фактором, лимитирующим ростовые процессы сосны обыкновенной в разных лесорастительных условиях Тюменской области, являлся недостаток элементов питания, усиливающийся с возрастом, что вело к снижению поглотительной деятельности корней, падению 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 поверхности хвои, что способствовало усилению снабжения надземной части элементами питания для поддержания жизненно необходимого фотосинтеза и стабилизировало биологическую продуктивность с 75 до 300 лет. Регуляторная деятельность на уровне организма действовала уже с 30 лет, при поглощении ($\text{мг}/\text{м}^2\text{сутки}$) 120-156 N, 39-54 P и 46-62 K, а к 180 годам при поглощении 3,8-5,0 N, 0,9-1,2 P и 1,3-1,6 K $\text{мг}/\text{м}^2\text{сутки}$ регуляторные возможности растений были исчерпаны.

Предложенный комплексный физиологический анализ таксационных таблиц фитомассы позволяет получать количественные данные работы листового аппарата и корневой системы древесных растений на уровне организма в онтогенезе, установить характер их взаимосвязи, что даст возможность существенно расширить исследования в области физиологии и экологии древостоев и может служить теоретической основой при разработке технологических приемов повышения продуктивности культур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с.
2. Чмыр А.Ф. Лесные культуры: методические указания по исследованию корневых систем древесных пород. Л., 1984. 64 с.
3. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 763 с.
4. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Агрохимия. 2011. № 4. С. 38-44.
5. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1973. 203 с.
6. Лебедев Е.В. Возможности повышения биологической продуктивности лесообразующих пород в условиях экологического потенциала Нижегородской области: Дисс. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2003. 193 с.
7. Lundmark, T. et al. Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands // Trees. 1998. V. 13. № 2. Pp. 63-67.
8. Ничипорович А.А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // Труды Института физиологии растений АН СССР. 1955. Т. 10. С. 210-249.
9. 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 Междунар. науч.-практич. конф. 25-26 марта 1998 г. Т. 2. Мичуринск, 1998. С. 39-42.
10. Лавриченко В.М. Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое понятие // Вестник сельскохозяйственной науки. 1971. № 7. С. 129-134.
11. Ильин В.Б. Элементарный химический состав растений. Факторы его определяющие // Известия Сиб. отд. АН СССР, 1977. № 10. Серия «Биологические науки». Вып. 2. С. 3-14.

12. Вахмистров Д.Б., Воронцов В.А. Избирательная способность растений не направлена на обеспечение их максимального роста // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 3. С. 404-412.
13. Cox, J.V., Atkins, M.D. Agricultural ecology: an analysis of world food production systems. San Francisco, 1979. 721 p.
14. Nye, P.H., Tinker, P.B. Solute movement in the soil-root system // Berkeley: Calif. Univ. press, 1977. 342 p.
15. Baldwin, J.P. Competition for plant nutrients in soil; a theoretical approach // Journal of Agricultural Science. 1976. V. 87. Pp. 341-356.
16. Прокушкин С.Г. Минеральное питание сосны (на холодных почвах). Новосибирск: Наука, 1982. 191 с.

REFERENCES

1. Usol'cev, V.A. *Fitomassa i pervichnaja produkcija lesov Evrazii* [Phytomass and Eurasian forests primary products]. Ekaterinburg, 2010. 570 p. (in Russian).
2. Chmyr, A.F. *Lesnye kul'tury: metodicheskie ukazaniya po issledovaniju kornevyh sistem drevesnyh porod* [Forest cultures: guideline to tree species root system research]. Leningrad, 1984. 64 p. (in Russian).
3. Usol'cev, V.A. *Fitomassa lesov Severnoj Evrazii: normativy i jelementy geografii* [Phytomass of North-Eurasian forests: standards and geographical details]. Ekaterinburg, 2002. 763 p. (in Russian).
4. Lebedev, V.M., Lebedev, E.V. Morphological, functional and physiological characteristics of the active part of root system of forest-forming species in Volga-Vyatka region. *Agrohimija — Agricultural chemistry*. 2011. № 4. Pp. 38-44. (in Russian).
5. Kurnaev, S.F. *Lesorastitel'noe rajonirovanie SSSR* [Forest-growing zoning of the USSR]. Moscow, 1973. 203 p. (in Russian).
6. Lebedev, E.V. *Vozmozhnosti povyshenija biologicheskoy produktivnosti lesoobrazujushhih porod v uslovijah jekologicheskogo potenciala Nizhegorodskoj oblasti* (diss. kand.) [Possibilities for forest-forming species biological activity increase based on the ecological potential of Nizhny Novgorod region (Cand. Diss.)]. Nizhny Novgorod, 2003. 193 p. (in Russian).
7. Lundmark, T. et al. Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands. *Trees*. 1998. V. 13. № 2. Pp. 63-67.
8. Nichiporovich, A.A. Methods of registration and study of photosynthesis as a productivity factor. *Trudy Instituta fiziologii rastenij AN SSSR — Plant Physiology Institute, the USSR Academy of Sciences*. 1955. Vol. 10. Pp. 210-249. (in Russian).
9. Lebedev, V.M. Measuring the active surface and mineral productivity of root system in fruit and berry crops [Opredelenie aktivnoj poverhnosti i mineral'noj produktivnosti kornevoj sistemy plodovyh i jagodnyh kul'tur]. *Metodika issledovaniya i variacionnaja statistika v nauchnom plodovodstve. Sb. dokladov Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii 25-26 marta 1998 g. T. 2* (Research methods and variation statistics in scientific fruit growing. Proceeding of the International Scientific Conf., March 25-26, 1998. Vol. 2.). Michurinsk, 1998. Pp. 39-42. (in Russian).
10. Lavrichenko, V.M. Nutrition elements ration in plants as specific genotypic concept. *Vestnik sel'skohozjajstvennoj nauki — Bulletin of agricultural sciences*. 1971. № 7. Pp. 129-134. (in Russian).
11. Il'in, V.B. Elementary chemical composition of plants. Factors that define it. *Izvestija Sibirskogo otdelenija AN SSSR — Bulletin of Siberian branch of the USSR Academy of Sciences*. 1977. № 10. Series «Biological sciences». № 2. Pp. 3-14. (in Russian).
12. Vahmistrov, D.B., Voroncov, V.A. Selective ability of plants is not aimed to provide their maximum growth. *Fiziologija rastenij — Plants physiology*. 1997. Vol. 44. №3. Pp. 404-412. (in Russian).

13. Cox, J.V., Atkins, M.D. Agricultural ecology: an analysis of world food production systems. San Francisco, 1979. 721 p.
14. Nye, P.H., Tinker, P.B. Solute movement in the soil-root system // Berkeley: Calif. Univ. press, 1977. 342 p.
15. Baldwin, J.P. Competition for plant nutrients in soil; a theoretical approach. *Journal of Agricultural Science*. 1976. V. 87. Pp. 341-356.
16. Prokushkin, S.G. *Mineral'noe pitanie sosny (na holodnyh pochvakh)* [Scotch pine mineral nutrition (in cold soils)]. Novosibirsk: Nauka, 1982. 191 p. (in Russian).