



УДК 581.43:631.811:630*161.32:674.031:674.031.931.242

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ ЯСЕНЯ ОБЫКНОВЕННОГО В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОЙ ЕВРОПЫ

Е. В. Лебедев

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия
E-mail: proximus77@mail.ru



В результате комплексного физиологического анализа таксационных таблиц биологической продуктивности древостоев ясеня обыкновенного, произраставших в Северной Европе от Германии до Центрально-Чернозёмного региона, получены количественные данные чистой продуктивности фотосинтеза, поглотительной деятельности корней, депонирования углерода и биологической продуктивности растений в онтогенезе. Установлен характер функциональной связи между поглощением элементов, продуктивностью фотосинтеза и биологической продуктивностью растений.

Ключевые слова: ясень обыкновенный, чистая продуктивность фотосинтеза, минеральное питание, биологическая продуктивность, депонирование углерода, онтогенез.

Biological Productivity and Mineral Nutrition of Common Ash under Conditions Northern Europe

E. V. Lebedev

As a result of complex physiological analysis of taxational table biological productivity stands ash which grew in Northern Europe, from Germany to the central black earth region, the quantitative data of net productivity of photosynthesis, the absorption of the root system, carbon deposition and biological productivity of plants in the ontogeny. Identified the nature of the functional relation between the absorption elements, the productivity of photosynthesis and biological productivity of plants.

Key words: common ash, net productivity of photosynthesis, mineral nutrition, biological productivity, carbon sequestration, ontogeny.

Введение

Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.) является ценной древесной породой, древесина которой находит широкое применение в промышленности и медицине, а культуры ясеня используются в защитном лесоразведении и ландшафтном дизайне, поэтому повышение продуктивности ясеневых древостоев является важной задачей лесного хозяйства. Управление ростовыми процессами растений и фитоценозов, а также программирование их продуктивности невозможно без учёта количественных данных на уровне целого организма и во взаимосвязи фотосинтетической активности листового аппарата, минеральной и биологической продуктивности,

а также депонирования углерода [1]. Данные о величине фитомассы древостоев большей частью получают методом модельного дерева, когда надземная часть фракционируется на стволы, ветви и листья [2], а подземная часть, с учётом площади питания среднего дерева, извлекается из грунта [3], что ведёт к потере части мелких фракций – прядей с поглощающими корневыми окончаниями. В такой ситуации говорить о количественной стороне работы листового аппарата и корневой системы в различных экологических условиях и периодах онтогенеза невозможно. Между тем табличные данные по фитомассе лесов Северной Евразии, представленные В. А. Усольцевым [2] на основе рекурсивно-блочного моделирования обширного материала хода роста древостоев на уровне организма в различных климатических условиях позволяют существенно расширить знания о биологии древесных растений в онтогенезе, привлекая для этого сведения, полученные в модельных микрополевых опытах с изучаемыми растениями [4, 5], и природно-климатические данные мест произрастания [6, 7]. В задачу нашего исследования входило по табличным материалам [2] провести комплексный физиологический анализ на уровне организма и получить количественные данные по чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ), минеральному питанию, биологической продуктивности и депонированию углерода у древостоев ясеня обыкновенного в различных экологических условиях Северной Европы. Исследование включало древостой ясеня обыкновенного (*Pinus sylvestris* L.), произраставшие на пространстве от Германии до центра европейской части России.

Материал и методы

Физиологическому анализу были подвергнуты таблицы:

1) нормальных ясеневых древостоев Германии I бонитета Средне-Европейской провинции широколиственных лесов (с. 708), составленные по данным [8]. Продолжительность безморозного периода (ПБП) 150 дней. Возрастной период



от 20 до 120 лет с интервалом 10 лет. Почвы – бурые лесные. Климат мягкий, умеренно теплый, влажный. Годовое количество осадков 700 мм;

2) нормальных ясеневых древостоев Дании I бонитета Средне-Европейской провинции широколиственных лесов (с.706), составленные по данным [9]. ПБП – 150 дней. Возрастной период от 15 до 80 лет с интервалами: 1 год (от 15 до 16 лет), 2 года (от 16 до 30 лет), 3 года (от 30 до 48 лет) и 4 года (от 48 до 80 лет). Почвы – бурые лесные. Климат умеренный, морской. Годовое количество осадков 700 мм;

3) нормальных ясеневых древостоев Литвы бонитета Ia Скандинавско-Русской провинции широколиственных лесов (с. 709), составленные по [10]. ПБП 150 дней. Возрастной период от 10 до 120 лет с интервалом 10 лет. Почвы – подзолистые. Климат переходный от морского к континентальному. Осадков 630 мм в год;

4) культур ясеня обыкновенного Центрально-Чернозёмного района (ЦЧР) I–II бонитетов в лесостепи Скандинавско-Русской провинции (с.716), составленные по данным [11]. ПБП – 140 сут. Годовое количество осадков – 500 мм. Почвы – чернозёмные. Возрастной период от 20 до 80 лет с интервалом 5 лет.

Таксационные данные по массам корней, листьев, древесины стволов и сучьев были пересчитаны на одно растение по возрастам и использованы для определения физиологических показателей. Весовым методом было установлено, что на 1 г сухой массы листьев ясеня приходится 120 см² площади. С растений ясеня брали пробы листьев, ветвей, древесины с корой и корней разного возраста, группировали по органам, высушивали, измельчали и в них определяли содержание N, P, K, Ca и Mg общепринятыми агрохимическими методами [12, 13]. Содержание минеральных элементов в единице биомассы дерева в каждом возрастном периоде определяли с учётом соотношения между органами. О накоплении элементов модельными растениями судили по разнице содержания их в биомассе всего растения между сравниваемыми возрастными периодами. Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) рассчитывали в среднем за каждый сравниваемый период [14] по формуле

$$\text{ЧПФ} = \frac{\Delta P}{\text{ФП}}, \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}, \quad (1)$$

где ΔP – прирост абсолютно сухой массы растения за сравниваемый период, г; ФП – фотосинтетический потенциал, характеризующий площадь листьев, функционировавшую в течение опыта:

$$\text{ФП} = \frac{S_1 + S_2}{2} T, \text{ м}^2 \cdot \text{день}, \quad (2)$$

где S_1 и S_2 – площадь листьев у модельного растения в начале и в конце сравниваемого периода, м²; T – длительность вегетаций за сравниваемый период, день.

Накопление биомассы 1 м² листьев за вегетационный период определяли умножением величины ЧПФ на его продолжительность. Под депонированием углерода [15] понимали его количество, накопленное площадью листьев растений, занимающих площадь 1 га. Показатель определяли умножением массы углерода, накопленной 1 м² площади листьев за вегетацию, на усреднённую площадь листьев, приходящуюся на 1 га фитоценоза между сравниваемыми возрастными периодами. О биологической продуктивности (БП) растений судили по относительному увеличению биомассы среднего модельного дерева, полученного из сотен и тысяч растений за каждый сравниваемый период на протяжении онтогенеза. БП для Германии и Литвы рассчитана за 10-летний, для ЦЧР РФ – 5-летний периоды. Для Дании, ввиду неравномерности шага приведённых таксационных данных в онтогенезе, показатель пересчитан на 10-летний период.

Для определения активной поверхности корней целого растения использовали значения удельной активной поверхности корневой системы (УАПКС) и длины активных корней, приходящейся на единицу массы пряди, полученные нами в модельных микрополевых опытах с одно- и двулетними растениями, выращенными на дерново-подзолистых и серых лесных почвах [4, 16]. В силу высокого постоянства фитометрических характеристик активных корней в пределах растения (диаметра, длины активного корня, величины УАПКС и длины корней, приходящихся на единицу массы пряди диаметром 2–3 мм), для определения активной поверхности корней целого растения использовали усреднённые значения УАПКС и длины метров корней в 1 г абсолютно сухой массы пряди [5]. Под УАПКС понимали активную поверхность, приходящуюся на 1 м длины корневой системы, см² · м⁻¹. Были взяты часто наблюдаемые значения УАПКС и длины активных корней в 1 г пряди соответственно 5,4 см² · м⁻¹ и 24 м. Таким образом, в 1 г сухой массы пряди корней ясеня формировалось 129,6 см² активной поверхности. Расчёт активной поверхности корней растения производили умножением УАПКС на количество метров активных корней, приходящихся на единицу массы пряди, и на массу корневой системы целого растения (в виде прядей). Так как листовой аппарат и активная



часть корневой системы – две стороны единого процесса питания растения, то между ними всегда существует тесная функциональная связь. Соотношение между корневым потенциалом (КП) и фотосинтетическим потенциалом (ФП) в наших опытах [4, 5] в среднем для ясеня было равно 1,67. В функциональном отношении это означает, что 1 м² активной поверхности корней может обслужить соответственно 0,6 м² площади листьев. Под КП понимали активную поверхность корней, функционировавшую за время опыта:

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

где S_1 и S_2 – активная поверхность корневой системы в начале и конце сравниваемого периода, м²; T – продолжительность вегетации, сут.

Знание площади листьев среднего 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 расчётам, корневые мочки составляют не более 5% от массы всей корневой системы растения. Эта доля активных корней в массе корней среднего растения использовалась в расчетах. Вычисленные размеры КП в каждом возрастном периоде позволяли определить усреднённую минеральную продуктивность (МП) растений [5, 17], характеризующую количество минерального элемента, поглощённого единицей активной поверхности корней в сутки:

$$\text{МП} = \frac{M_2 - M_1}{\text{КП}}, \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}, \quad (4)$$

где $M_2 - M_1$ – привес исследуемого минерального элемента за сравниваемый период, мг. Величины M_1 и M_2 рассчитывали умножением абсолютно сухой массы растения на содержание элемента в единице массы в данном возрасте.

Полученные результаты обрабатывали корреляционным и регрессионным методами анализа.

Результаты и их обсуждение

Анализ чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) ясеня выявил падение её с возрастом в 3,5–10,1 раза в зависимости от региона (рис. 1, а, б, в). Этот показатель был максимальным в Дании, а минимальным – в ЦЧР. Связь ЧПФ с возрастом во всех регионах была отрицательная (r варьировал от $-0,847$ до $-0,979$). Биологическая продуктивность (БП) растений также падала с возрастом в 1,9–7,0 раза (рис. 1, б), а коэффициент корреляции БП с возрастом варьировал от $-0,643$ до $-0,935$. Максимальная БП наблюдалась у ясеневых насаждений в Дании. Количество

углерода, депонированного фотосинтетическим аппаратом в расчёте на 1 га, в зависимости от региона, уменьшилось с возрастом в 1,6–3,4 раза (рис. 1, в) и было минимальным в Дании на всём протяжении онтогенеза. Данный факт, по нашему мнению, можно объяснить меньшей густотой насаждений в этом регионе, поддерживаемой за счёт более интенсивных рубок ухода. В результате этого депонирование углерода ясеневыми насаждениями Дании меньше всего изменялось в онтогенезе. Связь депонирования углерода с возрастом растений была высокой отрицательной (r варьировал от $-0,796$ до $-0,935$). Минеральная продуктивность (МП) корневой системы ясеня с возрастом падала в зависимости от региона по азоту, фосфору, калию, кальцию и магнию в 6,1–13,7 раза (рис. 2). Связь МП с возрастом во всех регионах и по всем элементам питания была отрицательной (r варьировал от $-0,814$ до $-0,961$).

Для удобства анализа характера взаимосвязи ЧПФ и минерального питания деревьев в онтогенезе показатели БП, ЧПФ, МП (по азоту), а также отношение корневого потенциала к фотосинтетическому ($\text{КП} \cdot \text{ФП}^{-1}$) приведены в одном масштабе в процентах от максимальных их значений (рис. 3). Физиологические показатели сравнивали с поглощением азота – ведущего элемента питания. Падение МП сопровождалось снижением ЧПФ. Корреляция между этими показателями была высокой положительной и варьировала от 0,969 до 0,997.

Снижение МП и фотосинтетической активности не могло не сказаться на БП (корреляция МП с БП была высокой положительной и варьировала от 0,772 до 0,995). Но в численном выражении падение БП было не столь резким, как ЧПФ, депонирование углерода и МП (см. рис. 1 и 2), и к 50–60 годам величина биологической продуктивности ясеня практически стабилизировалась. Это объясняется стабилизирующей реакцией растений путём изменения соотношения $\text{КП} \cdot \text{ФП}^{-1}$, которое с возрастом во всех древостоях возросло в 1,4–2,0 раза. Связь между $\text{КП} \cdot \text{ФП}^{-1}$ и возрастом растений была высокой положительной (r варьировал от 0,763 до 0,962).

С возрастом в древостоях всех исследуемых регионов снижалась функциональная связь корневой системы с фотосинтетическим аппаратом. Так, если в Дании в 20-летнем древостое 1 м² активной поверхности корней обслуживал 0,5 м² площади листьев, то к 80 годам он обслуживал только 0,4 м². Аналогичная закономерность наблюдается и в других регионах. Так, в ЦЧР 1 м² активной поверхности корней растений обслуживал 1,7 и 0,84 м² площади листьев соответственно.

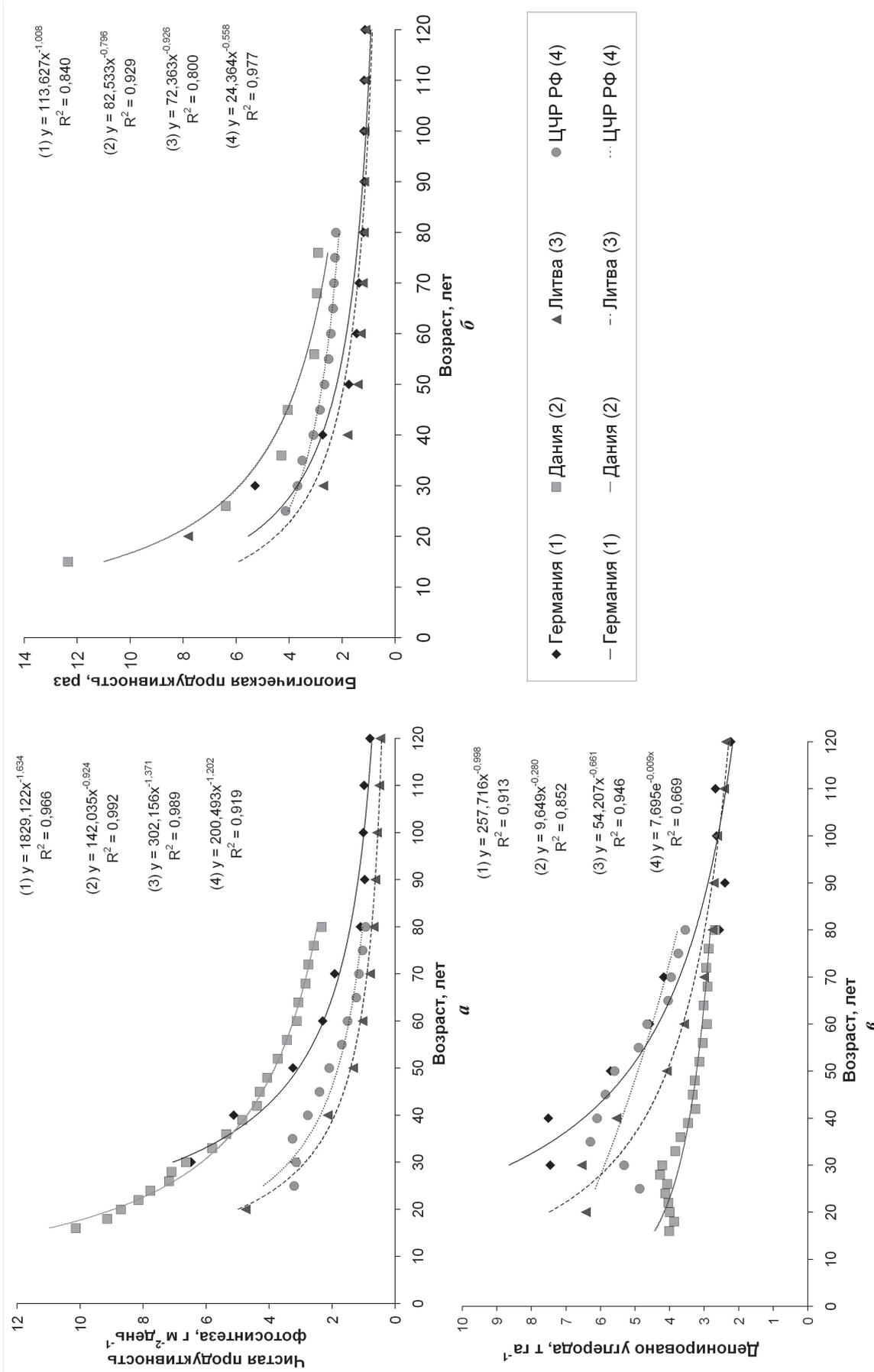


Рис 1. Чистая продуктивность фотосинтеза (а), биологическая продуктивность (б) и депонирование углерода (в) у растений ясени обыкновенного в условиях Западной и Восточной Европы

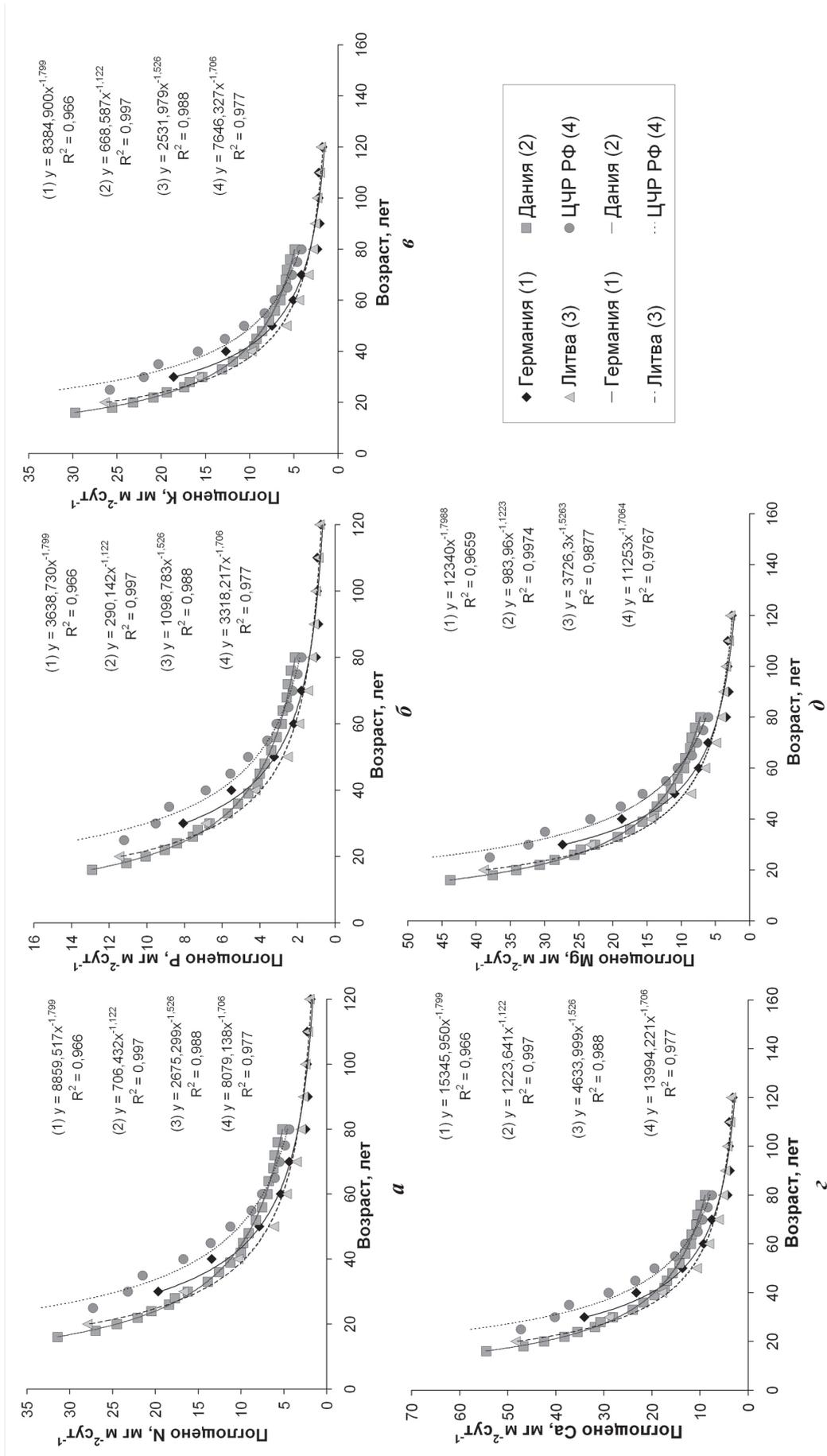


Рис. 2. Поглощение минеральных элементов растениями ясеня обыкновенного в онтогенезе: *а* – азота, *б* – фосфора, *в* – калия, *г* – кальция, *д* – магния

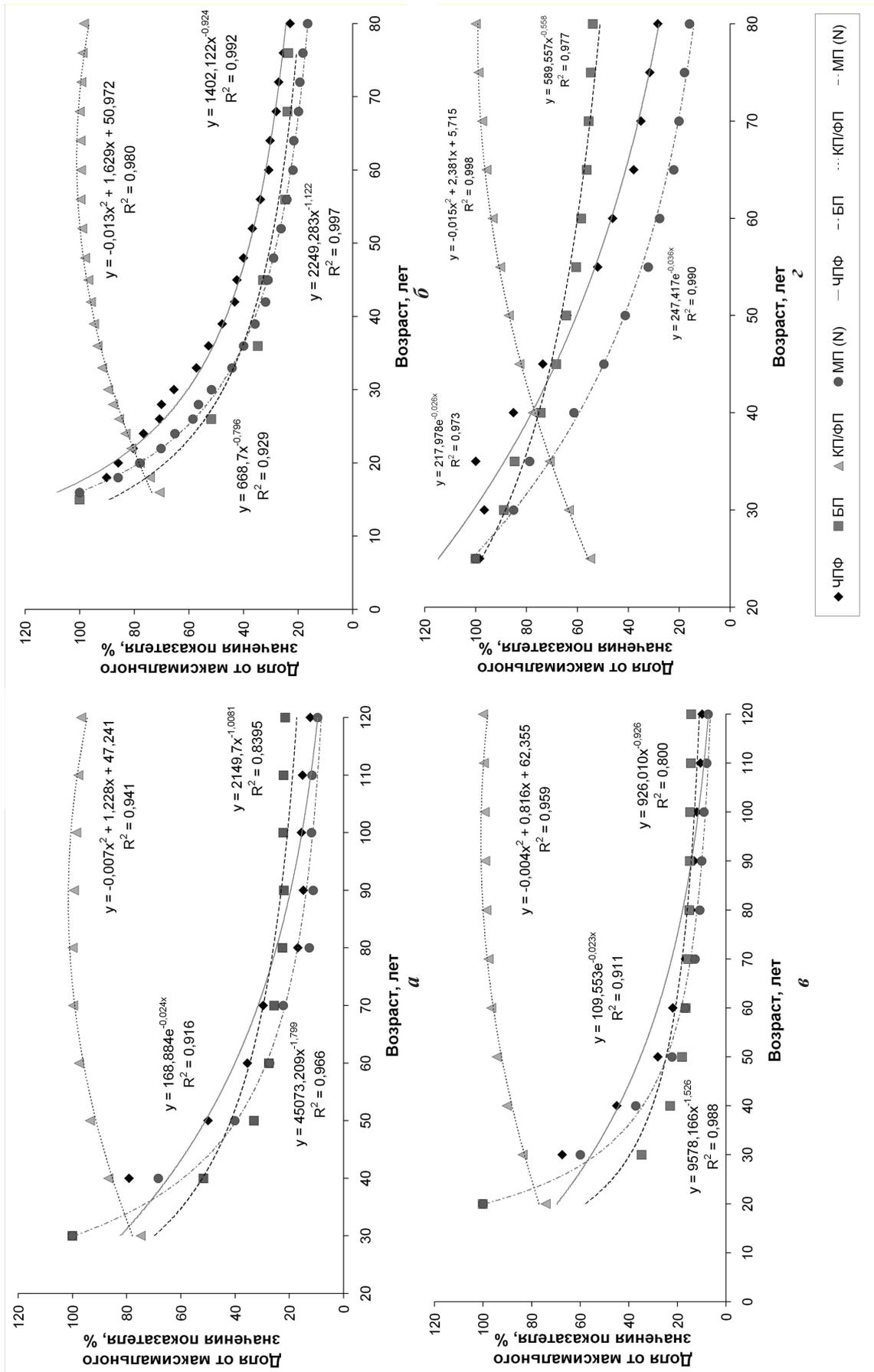


Рис. 3. Связи основных физиологических показателей ясен обыкновенного в онтогенезе: а – Германия, б – Дания, в – Литва, г – ЦЧР РФ



Падение поглощения азота в расчёте на единицу активной поверхности корневой системы ясеня в сутки сопровождалось ростом соотношения КП ФП⁻¹, что подтверждается высокой обратной связью КП ФП⁻¹ с МП (r варьировал от $-0,967$ до $-0,997$ в зависимости от региона). Корреляции КП ФП⁻¹ с БП и ЧПФ были высокими отрицательными (r варьировал соответственно от $-0,763$ до $-0,996$ и от $-0,938$ до $0,999$).

С возрастом у растений нарастала нехватка минеральных элементов, адаптивной реакцией на которую явилось увеличение активной поверхности корней относительно площади листьев. Такую реакцию древостоев на низкую физиологическую активность корней можно объяснить тем, что в естественных условиях концентрация большинства элементов в почвенном растворе находится в пределах 10^{-3} – 10^{-4} М, а фосфора – 10^{-5} – 10^{-6} М [18]. Растворимые в воде N, P и K при транспирации лишь частично покрывают потребность в элементах. Значительная же часть движется к корню благодаря диффузии [19], которая часто лимитирует скорость их поглощения [20], особенно на холодных почвах [21]. Поглощение элементов зависит от концентрации почвенного раствора, скорости перемещения их около поверхности корня за счёт диффузии, размера активной поверхности корней и интенсивности их работы. При низких концентрациях и скорости диффузии элементов растения не могли существенно усилить их поглощение, но наращивали активную поверхность корней относительно площади листьев с целью увеличения подачи элементов в надземные органы и поддержания жизненно необходимого фотосинтеза. За счёт такой регуляции падение БП с возрастом во всех регионах было не столь резким, как ЧПФ, количество депонированного углерода и МП (N) (см. рис. 1, 2).

Выводы

Недостаток элементов минерального питания, усиливающийся по мере роста растений, является основным фактором, лимитирующим ростовые процессы в ясеневых насаждениях на территории от Германии до Центрально-Чернозёмного региона РФ, что приводит к снижению поглотительной деятельности корней, падению чистой продуктивности фотосинтеза, депонирования углерода и биологической продуктивности древостоев.

Растущий дефицит элементов питания запускает механизм неспецифической адаптивной реакции растений ясеня, которые в ответ на стресс увеличивали активную поверхность корней относительно площади листьев, что способствовало

усилению снабжения надземной части элементами питания для поддержания жизненно необходимого процесса фотосинтеза и стабилизировало биологическую продуктивность древостоев от 50–55-летнего возраста до конца наблюдаемого периода онтогенеза.

Предложенный способ преобразования таксационных данных в физиологические позволяет получать количественные данные фотосинтетической активности листового аппарата, минеральной и биологической продуктивности древесных пород на уровне организма в онтогенезе, установить характер их взаимосвязи, что может стать теоретической основой для разработки агроприёмов, повышающих продукционный процесс растений.

Список литературы

1. Бузыкин А. И. Возможности регулирования продуктивности древостоев // Лесоведение. 2007. № 6. С. 65–71.
2. Усольцев В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург : УрО РАН, 2002. 763 с.
3. Чмыр А. Ф. Лесные культуры: методические указания по исследованию корневых систем древесных пород. Л. : Наука, 1984. 64 с.
4. Лебедев Е. В. Возможности повышения биологической продуктивности лесобразующих пород в условиях экологического потенциала Нижегородской области : дис. ... канд. биол. наук. Н.Новгород, 2003. 193 с.
5. Лебедев В. М., Лебедев Е. В. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесобразующих пород Волго-Вятского региона // Агрехимия. 2011. № 4. С. 38–44.
6. Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М. : Изд-во АН СССР, 1973. 203 с.
7. Географический энциклопедический словарь : Географические названия. М. : Сов. энцикл., 1983. 528 с.
8. Орлов М.М. Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчётов. М. : Гостехиздат, 1928. 760 с.
9. Scovbrugstabeller 1990 udgivet af Statens forstlige Forsøgsvæsen. Kandrups-København, 1990. 270 p.
10. Miško taksuotojo žinyas /J. Kenstavičius et al. Vilnius: Moksals, 1983. 267 p.
11. Егоров В. Н. Ход роста полезащитных лесных полос из ясеня обыкновенного в Центрально-Чернозёмной полосе // Лесная таксация и лесоустройство : межвуз. сб. науч. тр. Красноярск : СибТИ, 1992. С. 108–112.
12. Петербургский А. В. Практикум по агрономической химии. М. : Колос, 1968. 336 с.
13. Радов А. С, Пустовой И. В., Корольков А. В. Практикум по агрохимии. М. : Колос, 1971. 335 с.



14. Ничипорович А. А. О методах учёта и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // Тр. ИФР АН СССР. 1955. Т. 10. С. 210–249.
15. Головкин С. И., Коперин И. Ф., Найдёнов В. И. Энергетическое использование древесных отходов. М. : Лес. пром., 1987. 224 с.
16. Лебедев Е. В. Поглощительная деятельность корневой системы лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. Н. Новгород : НГСХА, 2002. С. 130–144.
17. Лебедев В. М. Определение активной поверхности и минеральной продуктивности корневой системы плодовых и ягодных культур // Методика исследования и вариационная статистика в научном плодоводстве : сб. докл. междунар. науч.-практ. конф. 25–26 марта 1998 г. Мичуринск : Изд-во МГСХА, 1998. Т. 2. С. 39–42.
18. Cox J. V., Atkins M. D. Agricultural ecology: an analysis of world food production systems. San Francisco, 1979. 721 p.
19. Nye P. H., Tinker P. B. Solute movement in the soil-root system. Berkeley : Calif. Univ. Press, 1977. 342 p.
20. Baldwin J. P. Competition for plant nutrients in soil; a theoretical approach // J. of Agricult. Science. 1976. Vol. 87. P. 341–356.
21. Коровин А. И. Роль температуры в минеральном питании растений. Л. : Наука, 1972. 282 с.