

Поглотительная деятельность корней и биологическая продуктивность сосны обыкновенной в онтогенезе в Уральском регионе

Е.В. Лебедев, к.б.н., Нижегородская ГСХА

Биологическая продуктивность растения определяется сложным комплексом климатических, эдафических, биоценологических и физиолого-биохимических факторов. Критерием оценки протекающих в растении процессов является скорость продуцирования органического вещества, зависящая от работы фотосинтетического аппарата и корневой системы. Поэтому изучение растения на уровне организма должно быть основой исследований путей повышения продуктивности. Данные о фитомассе древостоев большей частью получены методом модельного дерева, когда надземная часть фракционируется на стволы, ветви и листья [1], а подземная — методом монолитов [2] извлекается со значительной потерей активных корневых окончаний. Поэтому говорить о количественной стороне работы листового аппарата и корней в различных условиях и периодах онтогенеза невозможно. Между тем таблицы по фитомассе лесов Северной Евразии, составленные В.А. Усольцевым [3] на основе моделирования обширного материала ТХР деревьев на уровне организма, позволяют существенно расширить знания об их биологии в онтогенезе, используя сведения, полученные в модельных микрополевых опытах [4], и природно-климатические данные мест произрастания [5]. Целью исследования было получение количественных данных чистой продуктивности фотосинтеза, минеральной и биологической продуктивности и характера связи между ними у сосны обыкновенной в онтогенезе в условиях Уральского региона по данным [3].

Материалы и методы. Физиологическому анализу подвергнуты данные высокополнотных сосняков Камско-Чусовского Предуралья Пермской области [3] (продолжительность безморозного периода (ПБП) — 120 дн.; возрастной период от 10 до 120 лет, с интервалом 10 лет; почвы подзолистые; климат — умеренно континентальный; годовое количество осадков 600 мм; приход ФАР (май — сентябрь) — 24630 кал/см²); сомкнутых сосняков Среднего Урала, не пройденных рубками [3] (ПБП — 120 дн.; возрастной период — от 20 до 130 лет, с интервалом 5 лет; почвы подзолистые; климат континентальный; осадков 570 мм; приход ФАР 25085 кал/см²); сомкнутых сосняков Талицкого лесхоза Свердловской области, бонитета I [3] (ПБП — 120 дн.; возрастной период от 10 до 140 лет, с интервалом 10 лет;

почвы подзолистые; климат континентальный; осадков 500 мм; приход ФАР 26970 кал/см²); нормальных сосняков Зауралья ягодного типа [3] (ПБП — 120 дн.; возрастной период от 20 до 130 лет, с интервалом 10 лет; почвы серые лесные; климат континентальный; осадков 550 мм; приход ФАР 26980 кал/см²); сомкнутых сосняков Курганской области чернично-разнотравного типа, бонитета I [3] (ПБП — 130 дн.; возрастной период от 30 до 150 лет, с интервалом 10 лет; почвы — выщелоченный чернозём; климат резко континентальный; осадков 400 мм; приход ФАР 27360 кал/см²); нормальных сосняков Центрального Башкортостана разнотравного типа [3] (ПБП — 140 дн.; возрастной период от 10 до 140 лет, с интервалом 10 лет; почвы дерново-подзолистые и серые лесные; климат континентальный; осадков 500 мм; приход ФАР 26890 кал/см²).

Таксационные данные масс корней, хвои, древесины стволов и сучьев пересчитывали на одно растение по возрастам. В разновозрастных насаждениях брали пробы хвои, ветвей, древесины с корой и корней, группировали по органам и определяли содержание N, P, K, Ca и Mg общепринятыми агрохимическими методами. Поверхность хвои рассчитывали по вычисленным нами коэффициентам на свежем материале [4]. На 1 г сухой хвои приходилось 90 см² поверхности. Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) определяли за каждый сравниваемый период в г/м²день [6]. За длительность вегетации принят безморозный период, так как осенние и зимние отрицательные температуры повреждают пигментную систему хвои, резко снижая её работу на границах вегетации [7]. Для расчёта активной поверхности корней всего растения применяли данные наших модельных микрополевых опытов с 1- и 2-летними растениями на дерново-подзолистой и серой лесной почвах [4]. 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 расчёта активной поверхности корней растения применяли средние значения УАПКС и длины активных корней, приходящихся на единицу массы пряди: 3,5 см²/м и 21 м/г соответственно [8]. На 1 г сухой массы пряди приходилось 73,5 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 [8] было в среднем 0,20. В функциональном отношении это значит, что 1 м² активной поверхности корней обслуживал 5,0 м² хвои. Используя средние значения отношения поверхности активных корней к поверхности хвои, 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 [4]. Содержание элементов в единице биомассы дерева в каждом сравниваемом периоде определено с учётом соотношения между органами. Под листовым и корневым индексами понимали поверхности хвои и активных корней, приходящиеся на площадь питания растения в м². Биологическую продуктивность (БП) находили по относительному увеличению исходной массы растения в сравниваемых периодах. Полученные данные подвергали корреляционному и регрессионному анализу.

Результаты и их обсуждение. Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) уменьшалась с возрастом в 2,9–6,0 раза в зависимости от региона и была максимальной в сосняках Среднего Урала (рис. 1а). Связь ЧПФ с возрастом была высокой обратной ($r = \text{от } -0,829 \text{ до } -0,980$). Биологическая продуктивность (БП) также падала с возрастом в 1,6–8,9 раза в зависимости от региона ($r = \text{от } -0,670 \text{ до } -0,942$) (рис. 1б) и была максимальной в Предуралье. До 60–70 лет во всех регионах БП резко снижалась, а затем практически стабилизировалась. Минеральная продуктивность (МП) в зависимости от региона снижалась с возрастом в 13,1–35,3 раза по N, в 15,4–43,9 раза по P, в 14,3–29,5 раза по K (рис. 1в, 1д) и была максимальной в онтогенезе в Предуралье (по N и K) и в Свердловской области (по P), а минимальной – в Курганской области (по N и K) и в Зауралье (по P). Связь МП с возрастом по регионам и элементам питания была высокой обратной ($r = -0,786 \text{ до } -0,986$). Аналогичные закономерности поглощения выявлены также по Ca и Mg. Листовой и корневой индексы насаждений изменялись соответственно в 1,1–1,4 и 3,0–6,8 раза и были максимальными в Центральном Башкортостане и в Свердловской области. Максимальная сухая биомасса дерева в сравниваемом возрасте (120 лет) наблюдалась в Курганской области (893,3 кг), а минимальная – в Зауралье (482 кг). Для лучшего понимания

характера взаимосвязи в онтогенезе БП, ЧПФ, МП (по N) и отношения корневого потенциала к фотосинтетическому (КП/ФП) даны в процентах от максимальных значений (рис. 2). Физиологические показатели сравнивали с поглощением азота – ведущего элемента. С возрастом сосняки исследуемых регионов истощали запас элементов в почве, что вело к падению МП, а значит – ЧПФ и БП. Связь БП с МП была положительной средней и высокой ($r = \text{от } 0,724 \text{ до } 0,940$), кроме Свердловской области (слабая от 0,362 до 0,469). Это объясняется высокой плотностью в 10-летнем возрасте (18650 шт/га), которая до 50 лет упала в 9,3 раза. У хвои, сформированной в условиях быстрого разреживания, кривая фотосинтеза выходила на плато светового насыщения позже, а ЧПФ была выше, чем у выросшей при худшем освещении. В следующие же 80 лет густота снижалась лишь в 3,7 раза и падение ЧПФ в результате нехватки элементов питания не компенсировалось медленным разреживанием древостоя. Связь БП с МП была высокой положительной ($r = \text{от } 0,957 \text{ до } 0,998$). Отношение КП/ФП росло в пределах онтогенеза во всех регионах в 2,8–6,7 раза, и соответственно менялась функциональная связь корневой системы с листовым аппаратом. Так, если в 20 лет в Предуралье 1 м² активной поверхности корней обслуживал 21,8 м² поверхности хвои, то к 120 годам – только 4,3 м². Для сравнения: в 20 лет в Свердловской области и Центральном Башкортостане эти величины составили 22,3 и 19,7, а в 120 лет – 3,6 и 4,2 м² поверхности хвои соответственно. Связь КП/ФП с возрастом была высокой положительной ($r = \text{от } 0,971 \text{ до } 0,989$). При падении концентрации элементов в почвенном растворе растения не могли значительно усиливать поглотительную активность [4] и были вынуждены поддерживать необходимый пул поступления элементов экстенсивно – наращивали поглощающую поверхность корней. В результате рост КП/ФП сопровождался снижением поглощения азота единицей поверхности корней в сутки, что подтверждает высокая обратная связь КП/ФП с МП ($r = \text{от } -0,882 \text{ до } -0,986$ в зависимости от региона). Корреляции КП/ФП с БП и ЧПФ также были обратными (r варьировал соответственно от $-0,755 \text{ до } -0,975$ и от $-0,731 \text{ до } -0,979$). Падение БП в онтогенезе во всех точках Уральского региона было более медленным, чем МП и ЧПФ, что, по нашему мнению, связано с функциональными и физиологическими изменениями в меняющихся условиях. Закономерности изменения физиологических показателей (рис. 2) в сравнении с поглощением N и их корреляции аналогичны в сосняках всех областей и при поглощении P, K, Ca и Mg.

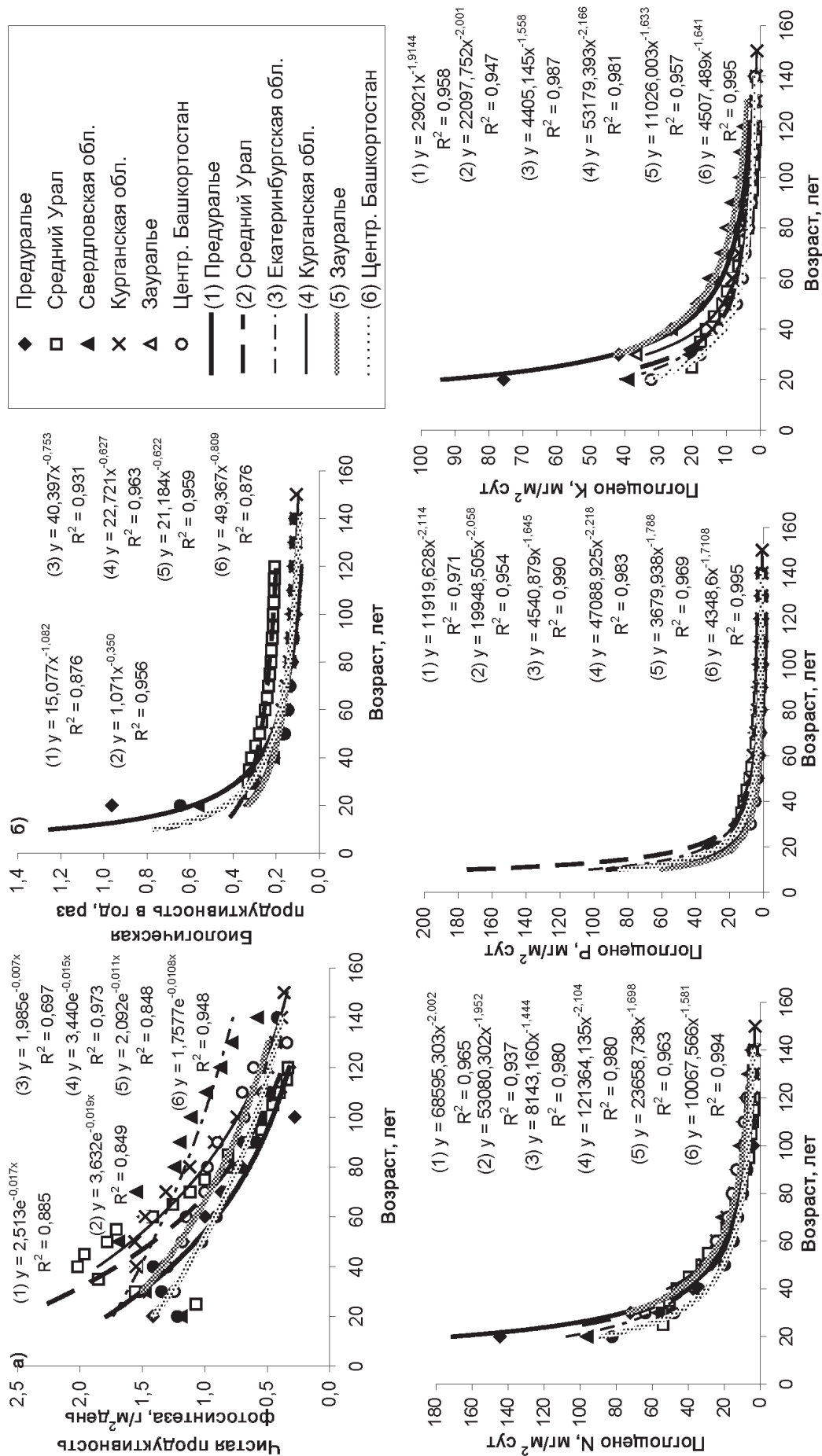


Рис. 1 – Чистая продуктивность фотосинтеза, биологическая и минеральная продуктивность у растений сосны обыкновенной в онтогенезе в Уральском регионе

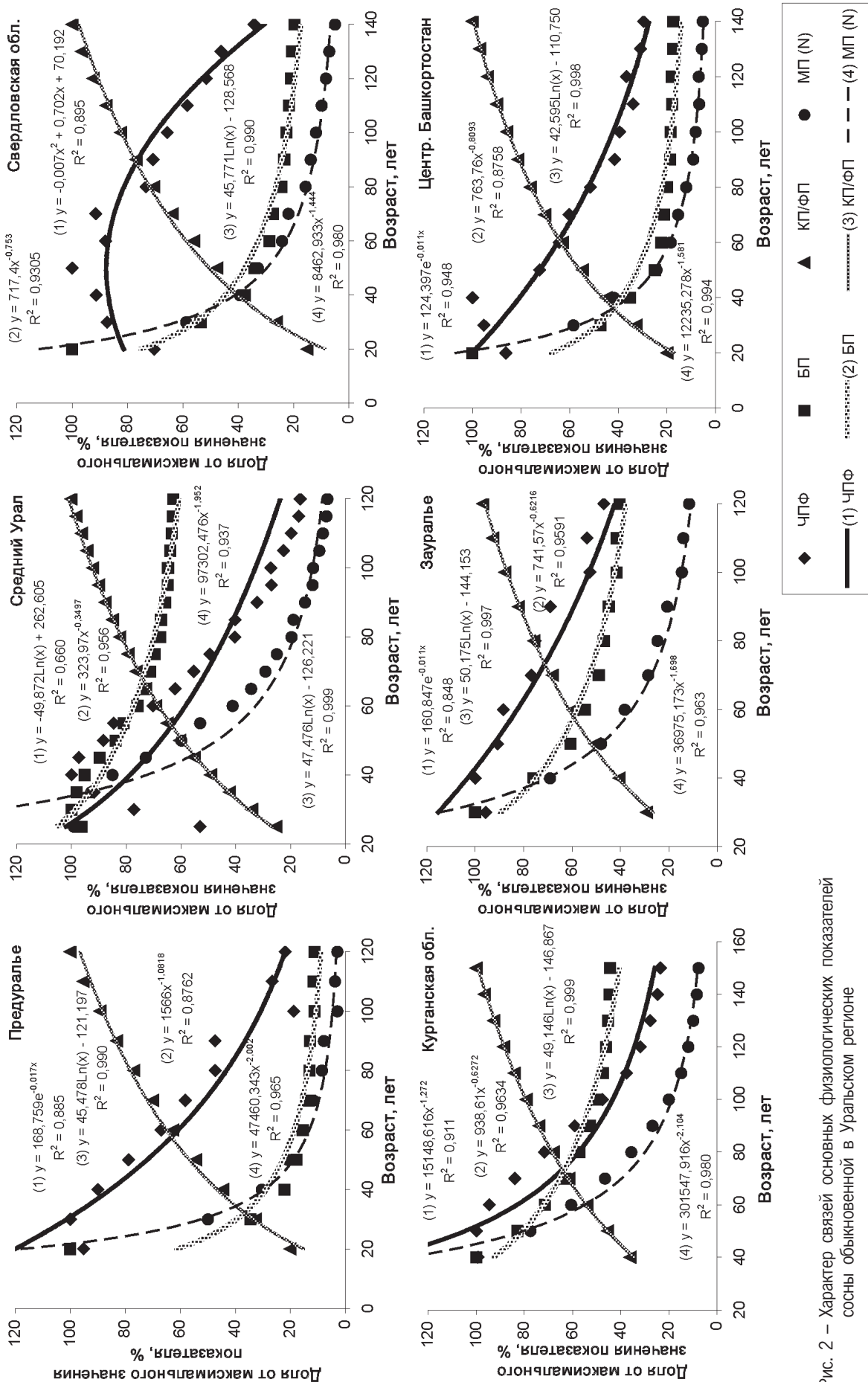


Рис. 2 – Характер связей основных физиологических показателей сосны обыкновенной в Уральском регионе

Выводы:

1. Основным фактором, лимитирующим ростовые процессы в сосняках обширного Уральского региона, явился недостаток элементов минерального питания, увеличивающийся по мере роста растений, что вело к снижению поглонительной деятельности корней, падению чистой продуктивности фотосинтеза и биологической продуктивности древостоев.

2. Растущий дефицит элементов питания запускать неспецифическую адаптивную реакцию растений, которые в ответ на стресс увеличивали активную поверхность корней относительно поверхности хвои, что усиливало снабжение надземной части элементами для поддержания жизненно необходимого фотосинтеза и стабилизировало биологическую продуктивность после 60–70 лет.

3. Максимальная сухая биомасса дерева в сравнимом возрасте (120 лет) была в Курганской области (893,3 кг), а минимальная – в Зауралье (482 кг). В других изучавшихся условиях она варьировала от 682,3 до 795,1 кг.

4. Подход, применённый в данной работе для комплексного физиологического анализа продуктивности древостоев по их таксационным данным, может быть полезен при разработке лесоводственных приёмов.

Литература

1. Усольцев В.А., Сальников А.А. Новый метод оценки запасов органического углерода в лесных экосистемах // Экология. 1998. № 1. С. 3–13.
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 Е.В. Возможности повышения биологической продуктивности лесообразующих пород в условиях экологического потенциала Нижегородской области: дис. ... канд. биол. наук. Н.Новгород, 2003. 193 с.
5. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1973. 203 с.
6. Ничипорович А.А. О методах учёта и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // Труды ИФР АН СССР. 1955. Т. 10. С. 210–249.
7. Суворова Г.Г., Щербатюк Л.С., Янькова Л.С. и др. Максимальная интенсивность фотосинтеза ели сибирской и лиственницы сибирской в Прибайкалье // Лесоведение. 2003. № 6. С. 58–65.
8. 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.