

*На правах рукописи*



**Лебедев Евгений Валентинович**

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
РЕАКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМА  
НА ИЗМЕНЕНИЕ РЕЖИМА ПИТАНИЯ**

06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора сельскохозяйственных наук

Нижний Новгород – 2019

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия»

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор  
**Бессчётнов Владимир Петрович**

Официальные оппоненты: **Перепечина Юлия Ивановна**,  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, профессор кафедры лесного дела ФГБОУ ВО «Брянский государственный инженерно-технологический университет»;  
**Кожевников Алексей Петрович**,  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, профессор кафедры лесоводства ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет»;  
**Маштаков Дмитрий Анатольевич**,  
доктор сельскохозяйственных наук, доцент, профессор кафедры лесного хозяйства и ландшафтного строительства ФГБОУ ВО «Саратовский государственный аграрный университет имени Н.И. Вавилова».

Ведущая организация: ФГБОУ ВО «Башкирский государственный аграрный университет»

Защита диссертации состоится 2 июня 2020 года в 10:00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.008.03 на базе ФГАОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова» по адресу: 163002, г. Архангельск, наб. Северной Двины, 17, главный корпус, ауд. 1220.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГАОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова» [www.narfu.ru](http://www.narfu.ru)

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2020 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета



Клевцов Денис Николаевич

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность и степень разработанности темы.**

Изучение реакции древесных пород на комплекс факторов внешней среды в рамках эколого-физиологических исследований весьма важно для понимания путей и механизмов приспособления растений к конкретным условиям произрастания. Поскольку биологической основой роста и продуктивности зелёного растения являются корневое питание и фотосинтетическая активность листового аппарата, то весьма актуально изучение характера их взаимосвязанного функционирования в различных условиях.

В силу исторически сложившихся причин и сложности изучения лесных древесных пород как объекта, большинство исследований реакции растений на комплекс факторов внешней среды оперирует морфометрическими, в основном, объёмными (Хлюстов, 2010; Казанкин, 2002; Pach, Podlaski, 2015), а также весовыми характеристиками (Уткин и др., 1996, 2004; Замолотчиков, Уткин, Коровин, 2005; Усольцев, 2002, 2007, 2010; Chaudhary, Dhar, Misra, 2017), имеющими больше хозяйственно-мониторинговую, нежели биологическую направленность. Исследования же корневого питания во взаимосвязи с фотосинтетической активностью у лесных древесных пород в различные возрастные периоды как характеристики их нормы реакции на условия произрастания крайне редки. Количественные показатели чистой продуктивности фотосинтеза и минеральной продуктивности древесных растений, а также характер их взаимосвязи, как двух сторон единого процесса питания, на уровне организма практически отсутствуют, что существенно ограничивает наши знания об эколого-физиологической основе реакции растений на условия произрастания, а, следовательно, и возможности управления продукционным процессом.

**Цель исследований** – получить эколого-физиологические характеристики реакции корневой системы и листового аппарата лесообразующих пород и установить их биологическую продуктивность на уровне организма при изменении режима питания, что послужит теоретической основой для разработки технологических приёмов, повышающих эффективность управления продукционным процессом.

### **Задачи исследований:**

1. В микрополевом опыте на уровне организма отработать и апробировать балансовый метод, позволяющий получить количественные эколого-физиологические характеристики реакции основных лесообразующих древесных пород на экологические условия Среднего Поволжья, по адаптивным показателям которых выделить наиболее продуктивные.

2. В условиях микрополевых опытов на уровне организма в границах адаптации получить количественные эколого-физиологические характеристики реакции древесных пород на улучшение режима питания внесением азотного, фосфорного и калийного питания и по адаптивным показателям растений выявить наиболее экологически и экономически приемлемые режимы их применения.

3. В условиях микрополевого опыта на дерново-подзолистой почве получить эколого-физиологические количественные характеристики реакции сеянцев лиственницы сибирской и сосны обыкновенной на инокуляцию спорами маслёнка жёлтого (*Suillus luteus* (L.) Gray) и мухомора красного (*Amanita muscaria* Fries) и по показателям продуктивности растений выделить наиболее эффективные дозы.

4. Определить на уровне организма в условиях межвидовой и внутривидовой конкуренции количественные эколого-физиологические характеристики реакции хвойных

древесных пород и берёзы на совместное произрастание и выявить оптимальное соотношение пород для каждой из них.

5. В микрополевом опыте на серой лесной и дерново-подзолистой почвах установить на уровне организма адаптивную реакцию сеянцев сосны обыкновенной и лиственницы сибирской на конкурентное воздействие травянистой растительности и выявить экологически и экономически приемлемую дозу применения гербицида.

6. Разработать на основе научных данных в области лесоводства, физиологии растений, экологии и агрохимии, а также данных наших модельных опытов и климатических условий регионов эколого-физиологический ретроспективный способ преобразования данных сухих масс растений, фрагментированных на листья, стволы, сучья и корни, в эколого-физиологические показатели работы корневой системы и листового аппарата на уровне организма в различные возрастные периоды.

7. Провести комплексный ретроспективный эколого-физиологический анализ нормативных табличных данных сухих масс древесных пород, фрагментированных на стволы, листья, ветви и корни, для получения количественных эколого-физиологических характеристик реакции их корневой системы и листового аппарата на контрастные почвенно-климатические условия, физиологические показатели которых позволят выделить наиболее благоприятные зоны возделывания лесообразующих пород и послужат теоретической основой для управления их продукционным процессом.

#### **Научная новизна:**

1. Впервые отработана методика определения количественных эколого-физиологических характеристик функционирования листового аппарата (чистая продуктивность фотосинтеза, г/м<sup>2</sup>день), корневой системы (минеральная продуктивность, мг/м<sup>2</sup>сутки), их взаимосвязи и биологической продуктивности на уровне организма у лесообразующих пород.

2. Впервые на уровне организма получены количественные эколого-физиологические характеристики реакции лесных древесных пород на изменение в границах адаптации уровней азотного, фосфорного и калийного питания, гербицида гезагарад, инокуляции спорами микоризообразующих грибов, совместного выращивания пород, позволившие по адаптивным показателям установить экологически и экономически оправданные режимы их применения.

3. Разработан и апробирован новый ретроспективный эколого-физиологический способ преобразования табличных данных сухих масс растений, фрагментированных на листья, стволы, сучья и корни, в физиологические показатели работы корневой системы и листового аппарата на уровне организма в различные возрастные периоды.

4. Впервые установлено, что в условиях России и части Европы, при снижавшемся с возрастом древостоя режиме питания, на уровне организма у лиственных и хвойных пород активизируется неспецифическая адаптивная реакция, выразившаяся в увеличении отношения корневого потенциала к фотосинтетическому в 1,3-13,6 раза, что позволяет растениям при снижении в онтогенезе чистой продуктивности фотосинтеза в 1,8-100,0 раз и количества поглощённого элемента единицей активной поверхности корней в сутки в 3,1-335,0 раз стабилизировать биологическую продуктивность, снижавшуюся за онтогенез не более чем в 1,3-15,7 раза.

#### **Теоретическая значимость работы.**

В условиях европейской и азиатской частей России успешно апробирован балансовый метод изучения реакции лесообразующих древесных пород различного возраста на уровне организма с целью получения количественных эколого-физиологических по-

казателей, характеризующих степень их адаптивности к комплексу факторов внешней среды.

Получены количественные эколого-физиологические показатели реакции древесных пород на уровне организма на изменения в широком диапазоне доз азотного, фосфорного и калийного питания, искусственной микоризации, внесение гербицида, а также на совместное выращивание видов, позволившие установить однотипность их реакции на улучшение режима питания (изменение соотношения корневого потенциала (КП) к фотосинтетическому (ФП) в пользу листового аппарата) и сравнительные эколого-физиологические характеристики древесных пород при выращивании их в однотипных условиях внешней среды.

Использование физиологических, экологических, агрохимических и балансового методов для преобразования табличных таксационных данных, фрагментированных сухих средних масс древесных растений и почвенно-климатических показателей мест их произрастания, позволяет получать в онтогенезе на уровне организма количественные эколого-физиологические характеристики их реакции на факторы внешней среды, что существенно расширяет знания о биологии древесных пород и служит научной основой для повышения их продуктивности.

#### **Практическая значимость работы.**

В результате комплексного эколого-физиологического анализа реакции лесных древесных пород на контрастные условия произрастания в европейской и азиатской частях России на уровне организма получены их количественные эколого-физиологические характеристики, по которым выделены породы, более адаптированные к комплексу факторов внешней среды конкретного региона и установлены сравнительные количественные показатели реакции древесных пород на однотипные условия.

По адаптивным показателям количественных эколого-физиологических характеристик реакции лесных древесных пород на изменение в границах адаптации уровней азотного, фосфорного и калийного питания, применение гербицида гезагард, инокуляции спорами микоризообразующих грибов, совместное выращивание древесных пород, на серых лесных и дерново-подзолистых почвах установлены экологически и экономически приемлемые режимы их применения. Биологическая продуктивность растений увеличивалась при внесении азотных, фосфорных и калийных удобрений в 1,5-2,4 раза, при снятии конкурентного воздействия сорной растительности посредством применения механического и химического способов борьбы – в 2,2-2,3 раза, при инокуляции спорами микоризообразующих грибов – в 1,5-1,9 раза, а оптимизация породного состава при совместном выращивании хвойных пород с берёзой – в 1,4-2,1 раза.

Результаты исследований внедрены в производственный процесс выращивания семян хвойных пород в ГАУ НО «Семеновский спецлесхоз», а также используются в учебном процессе по направлениям подготовки 35.03.01 - Лесное дело (программа бакалавриата) и 35.03.01 - Лесное дело (программа магистратуры).

**Методология и методы исследований** основаны на комплексном и системном подходах в использовании общепризнанных эколого-физиологических методик. Поглотельная активность корневой системы, фотосинтетическая активность и биологическая продуктивность растений изучались с применением балансовых методик, обеспечивающих комплексный анализ реакции растений на уровне организма на контрастные условия внешней среды.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

✓ Предложен балансовый метод получения на уровне организма у лесных древесных пород количественных эколого-физиологических характеристик работы листового

аппарата и корневой системы, позволяющий выделять породы с высокой биологической продуктивностью.

✓ В условиях улучшения режима питания при внесении азотного, калийного и фосфорного питания, инокуляции микоризообразующими грибами и совместном выращивании лесных древесных пород на уровне организма получены их количественные эколого-физиологические характеристики корневого питания, фотосинтетической активности и биологической продуктивности, что позволит выделить наиболее экологически и хозяйственно приемлемые режимы их применения.

✓ Предложенный эколого-физиологический ретроспективный способ преобразования данных сухих масс растений, фрагментированных на листья, стволы, сучья и корни, с применением научных разработок в области лесоводства, физиологии растений, экологии и агрохимии, а также данных наших модельных опытов и климатических условий, позволяет по количественным показателям работы корневой системы и листового аппарата на уровне организма в различные возрастные периоды выделять наиболее благоприятные регионы для выращивания древесных пород.

✓ Эколого-физиологические характеристики реакции древесных пород на снижение режима питания с возрастом растений, затрагивающие физиологические, функциональные и морфологические процессы, направленные на стабилизацию гомеостатического равновесия организма, являются чувствительными показателями реагирования древесных пород на действующий комплекс факторов внешней среды и с эколого-физиологических позиций могут использоваться для оценки их адаптивности и управления продукционным процессом.

**Степень достоверности результатов.** В модельных экспериментах были детально проанализированы листовой аппарат и корневая система более чем у 1600 растений, проведено более 60000 взвешиваний, было проанализировано с точностью до 1 мм более 1000 корневых мочек (прядей) общей длиной свыше 2,6 км. Полученные результаты подтверждены статистически, а физиологические реакции растений на изменение факторов окружающей среды были аналогичны по видам древесных растений и годам экспериментов, а показатели работы фотосинтетического аппарата, корневой системы и биологической продуктивности растений различных возрастов в 83 регионах лесной зоны России и Европы имели аналогичные по направленности тенденции к изменению в онтогенезе в различных экологических условиях.

**Апробация работы и публикации.** Материалы диссертации были представлены и обсуждены на конференциях: «Пути повышения продуктивности лесных насаждений Нижегородской области» (Н.Новгород, 2001), «Проблемы регионального экологического мониторинга: материалы первой научно-практической конференции» (Н.Новгород, 2002), «Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области» (Н.Новгород, 2002), «Лесоэкологические проблемы Поволжья» (Н.Новгород, 2003), «Стратегия развития сельского, лесного хозяйства и сферы услуг в Российской Федерации и в мире» (Н.Новгород, 2003), «Экологическое образование и воспитание в Нижегородской области» (Н.Новгород, 2003), «Лесоводство Нижегородской области на рубеже веков» (Н.Новгород, 2004), «Материалы Международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов» (Рязань, 2004), «Актуальные проблемы лесного комплекса» (Брянск, 2004), «Актуальные проблемы лесного хозяйства Нижегородского Поволжья и пути их решения» (Н.Новгород, 2005), «Материалы II Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2006), «Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования» (Белгород, 2006), «Лесной комплекс

Нижегородского Поволжья: проблемы, состояние и перспективы развития» (Н.Новгород, 2006), «VII Съезд Общества физиологов растений России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» и Международная научная школа «Инновации в биологии для развития биоиндустрии сельскохозяйственной продукции» (Н.Новгород, 2011), «Лесное хозяйство Нижегородского Поволжья» (Н.Новгород, 2013), на международном симпозиуме «Лесное хозяйство: интеграция и вклад в развитие сельских территорий» (Н.Новгород, 2018). Материалы исследований отмечены золотой медалью на международной агропромышленной выставке-ярмарке «Агрорусь» в номинации «Достижения в области инноваций в АПК» (Санкт-Петербург, 2018).

По материалам диссертации опубликовано 63 работы, в т.ч. в журналах, включённых на момент публикации в перечень ВАК – 36, а также в сборниках, выпущенных по материалам конференций – 27 работ.

**Декларация личного участия автора.** Детальный анализ состояния изучаемых вопросов и путей их решения, постановка целей, задач, разработка плана исследований, проведение экспериментов, получение, статистическая обработка и анализ данных, а также построение выводов по разделам и работе в целом проведены лично автором. Соавторами статей по тематике диссертации являются профессора: д.б.н., В.П. Бессчётнов, д.с.-х.н. В.М. Лебедев, доценты: к.б.н. Ибрагимов А.К., к.б.н. Логунов Д.В., к.б.н. Салин С.В., а также: Егорагин В.Г., Капустин Р.В., Моисеев А.В., Подольский А.В. и Ряполов С.Ф. Доля личного участия автора в сумме опубликованных работ – 84%.

**Структура и объём диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, 9 глав, заключения и списка литературы. Работа изложена на 368 страницах и включает 88 таблиц и 63 рисунка. Список литературы содержит 575 источников, в том числе – 221 на иностранных языках.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Влияние факторов внешней среды на биологическую продуктивность древесных растений и методы их изучения (Обзор литературы)**

Аналитический обзор литературы отражает современное состояние проблемы влияния абиотических и биотических факторов на лесообразующие породы. Приведённые данные говорят о том, что действие любых факторов (климатических, эдафических, биологических, антропогенных и др.) в зависимости от напряжённости и направленности воздействия влияет на поглотительную активность корневой системы, работу фотосинтетического аппарата, а в итоге – на продуцирование биомассы. Однако количество данных о реакции на них самих растений как целостной системы ограничено. Поэтому при решении вопросов повышения продуктивности растений на биологической основе весьма перспективными критериями оценки влияния изменяющихся факторов внешней среды на древесное растение и его продукционный процесс является определение количественных показателей функционирования листового аппарата и корневой системы как двух сторон единого процесса питания. Подобные исследования позволят лучше понять эколого-физиологические основы образования органических веществ и изучить реакцию древесных пород на конкретные условия внешней среды. Знание же физиологических характеристик реакции растений на условия произрастания позволит выделить более продуктивные породы и вскрыть закономерности влияния экологических и физиологических факторов на темпы формирования биомассы. Биологическая продуктивность яв-

ляется интегральным показателем, отражающим природные и антропогенные воздействия на древесные породы. В связи с возможностью антропогенного изменения климата оценка биологической продуктивности лесов и депонирования углерода выходят на глобальный уровень, и их повышение является ведущим фактором стабилизации комфортных для жизни человека условий. Восстановление нарушенного углеродного баланса биосферы путём увеличения площадей под лесами для поддержания устойчивого равновесия имеет предел. Поэтому повышение биологической продуктивности лесных пород на основе понимания биологических основ продукционного процесса является весьма актуальным, что и явилось обоснованием цели и задачи представленной работы.

## Глава 2. Условия, объекты и методы исследований.

Основные модельные исследования выполнены на лесообразующих породах в центре Восточно-европейской равнины, в бассейне реки Волги в условиях Нижегородской области, расположенной на стыке широтных и меридиональных экотонов и характеризующейся повышенным биологическим разнообразием. Здесь проходит граница распространения многих уральско-сибирских и западноевропейских древесных пород. Климат области умеренно континентальный, часто с холодной многоснежной зимой и умеренно жарким коротким летом. Средняя температура воздуха в январе от  $-13,5^{\circ}\text{C}$  до  $-11^{\circ}\text{C}$ , а средняя в июле  $17,2-18,4^{\circ}\text{C}$ . Абсолютная максимальная температура достигает  $36-37^{\circ}\text{C}$ , минимальная  $-46^{\circ}\text{C}$ . Безморозный период составляет 130–135 дней. Заморозки весной прекращаются с 15-20 мая, а первые осенние заморозки начинаются 20-25 сентября. Приход ФАР на широте Нижнего Новгорода за период вегетации (май-сентябрь) составил в среднем за 1999-2016 годы  $25160 \text{ кал/см}^2$ . Почвы в основном дерново-подзолистые и серые лесные, слабо обеспеченные азотом, в лучшей степени фосфором и в достаточном количестве калием. Количество осадков за год снижается с Северо-запада (610-560 мм) на Юго-восток (500-430 мм). В тёплый период года выпадает до 75 % осадков. Таким образом, световой режим, водообеспеченность, температурные и почвенные условия Нижегородской области не являются лимитирующими факторами для успешного выращивания основных лесообразующих пород.

В модельных микрополевых экспериментах в почвенной культуре при естественном освещении изучены эколого-физиологические характеристики функционирования листового и корневого питания и биологической продуктивности следующих видов:

- Сеянцев основных лесообразующих пород – берёзы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), вяза обыкновенного (*Ulmus laevis* Pall.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), клёна остролистного (*Acer platanoides* L.), липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.), осины (*Populus tremula* L.), тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.), ели европейской (*Picea abies* L.), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) – на серой лесной почве (2001-2007 г.г.).

- Сеянцев лиственницы сибирской и сосны обыкновенной, выращенных в условиях микрополевого опыта на серой лесной почве при уровнях азотного, фосфорного и калийного питания и дуба черешчатого (азотное питание) в пределах адаптации (2002-2007 г.г.). В опытах с лиственницей и сосной удобрения вносили в растворённом виде в форме аммиачной селитры, двойного суперфосфата и хлористого калия, а с дубом – в форме аммиачной селитры, гидрофосфата натрия, и хлористого калия. Опыт с каждым элементом включал 6 вариантов: контроль, фон ( $\text{P}_{60}\text{K}_{60}$  – в опыте с N,  $\text{N}_{60}\text{K}_{60}$  – с P и  $\text{N}_{60}\text{P}_{60}$  – с K) и варианты с внесением фона и элемента по 30, 60, 120 и 240 кг/га.



- Сеянцев ели европейской, лиственницы сибирской и дуба черешчатого в условиях микрополевого опыта при различных формах азотного питания на серой лесной почве (2007 г.). Опыты включали контроль, фон (по 60 кг/га Р и К в виде  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  и  $\text{K}_2\text{SO}_4$ ), а в качестве форм азота вносили сульфат аммония, мочевины, натриевую и аммонийную селитры по 60 кг/га на фоне Р и К.

- Сеянцев сосны обыкновенной и лиственницы сибирской (2008-2010г.г.) в условиях действия гербицида гезагард (прометрин) в дозировках 2, 4, 6 и 8 кг/га на дерново-подзолистой и серой лесной почвах. В варианте с прополкой гербицид не вносили, а сорняки убирали механически каждые 10 суток. В контроле гербицид не вносили и прополку не проводили.

Аллелопатическое взаимодействие растений лиственницы сибирской и сосны обыкновенной с берёзой повислой при совместном выращивании изучалось в микрополевого опыта на серой лесной почве (2004 – 2007гг). Растения лиственницы (Лц) смешивали с берёзой (Б) в процентных отношениях: 100Лц, 75Лц25Б, 50Лц50Б, 25Лц75Б и 100Б, а растения сосны (С) с берёзой (Б): 100С, 75С25Б, 50С50Б, 5С75Б и 100Б.

Изучение влияния микоризации спорами маслёнка жёлтого (*Suillus luteus* (L.) Gray) и мухомора красного (*Amanita muscaria* Fries) на двулетние сеянцы лиственницы сибирской и сосны обыкновенной проводилось на дерново-подзолистой почве на Северо-западе Нижегородской области в зоне хвойных лесов в 2008 году в условиях микрополевого опыта. Почва, которой заполняли пакеты, не подвергалась стерилизации и содержала естественный фоновый состав грибов и микроорганизмов. Споры маслёнка жёлтого в виде водной суспензии вносили в зону корней в дозах: 7,4, 14,8, 29,6, 59,2 и 118,5 млн./м<sup>2</sup> почвы, а мухомора красного – в дозах 5,8, 11,6, 23,2, 46,4 и 92,8 млн./м<sup>2</sup> почвы. Концентрацию спор в водной суспензии определяли под микроскопом МБИ-6. В контрольном варианте споры не вносили.

В микрополевых опытах растения высаживали в заглублённые полиэтиленовые лизиметры без дна с соблюдением пространственной изоляции между вариантами. Перед посадкой каждое растение взвешивали с точностью до 0,01 г. На заданные режимы растения выводили через 10 дней после посадки. В конце каждого проведённого микрополевого опыта растения извлекались из почвы без нарушения корневых окончаний, разделялись на хвою (листья), стебли и корневые пряди диаметром до 3 мм, которые взвешивались с точностью до 0,01 г и использовались для определения доли сухого вещества. Диаметр корневой шейки измеряли штангенциркулем ШЦЦ-1-100-0,01 с точностью до 0,01 мм, а высоту растений металлической линейкой, с точностью до 0,1 см. Детальный анализ активной части корневой системы и определение минеральной продуктивности корней (МП) проведены с использованием методических указаний И.А. Муромцева (1967), В.М. Лебедева (1998), а также наших разработок 1999-2008 годов (Лебедев, 2003; Лебедев, Лебедев, 2011). Об интенсивности микоризации судили по проценту микоризных корневых окончаний от общего количества активных корней (Весёлкин, 2006). Площадь листьев определяли весовым методом, а поверхность хвои – по выведенным нами коэффициентам (Бессчётнов, Лебедев, 2002). Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) определяли по формуле, приведённой А.А. Ничипоровичем (1955), а значения КПД ФАР - по методике Х.Г. Тооминга и Б.И. Гуляева (1967). Биологическую продуктивность определяли по относительному увеличению сухой массы растения за время опыта (Лебедев, 2002; Лебедев, Лебедев, 2006). Содержание минеральных элементов в биомассе растений определялось общепринятыми агрохимическими методами с учётом соотношения органов. О накоплении элементов растениями судили по разнице их содержания в сравниваемых периодах. Потребность в элементах при формировании

единицы биомассы у разных пород довольно стабильна и контролируется генетически несмотря на варьирование условий произрастания, так как обменные процессы целенаправленны и требуют строго нормированного количества элементов (Вахмистров и др., 1997, Лавриченко, 1971, Придача, 2010). Поэтому определённое нами содержание элементов в единице биомассы можно использовать на уровне организма в различных экологических условиях. Депонирование углерода единицей поверхности (площади) листьев определяли по (Бобкова и др., 2006).

Для комплексного эколого-физиологического анализа реакции ведущих древесных пород на контрастные экологические условия произрастания на уровне организма в онтогенезе и получения массива количественных данных функционирования листового аппарата и корневой системы использованы таблицы сухих масс деревьев Северной Евразии, фрагментированные на листья, ветви, стволы и корни (Усольцев, 2002, 2010). Комплексному эколого-физиологическому анализу подвергнуты табличные данные: берёзы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в Скандинавско-Русской провинции, Центральном и Юго-восточном районах Европейской России, в Среднем Поволжье, на Урале и в Приангарье, а также в Беларуси, Литве и Прикарпатье Украины; дуба черешчатого в условиях Европейской части России и Беларуси; липы сердцевидной в условиях Европейской России (в том числе, среднего Поволжья); ясеня обыкновенного в условиях Скандинавско-Русской провинции, Центральном Черноземье, Германии, Дании и Литве; ели европейской в условиях Скандинавско-Русской провинции, Среднем Поволжье, Пермской области и условиях Германии, Литвы, Украинских Карпат, Беларуси; ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях Среднего Урала, Средне-Сибирской провинции и Дальнего Востока; сосны обыкновенной в условиях Европейской России (в том числе, в Скандинавско-Русской провинции, в Архангельской области, Северной Карелии, в Центре европейской России, в Центральном Черноземье, в Костромской области, в Поволжье и на Северо-востоке Европейской России), в Предуралье, на Урале и в Зауралье, в Западной Сибири, в Иркутской области Средне-Сибирской провинции, Бурятии Забайкальской провинции, Тюменской области, Центральной и Восточной Сибири, Беларуси и Литве; лиственницы сибирской в условиях Архангельской области, Центральной лесостепи Скандинавско-Русской провинции, лесотундре низовий реки Пур Западно-Сибирской провинции, на Западном Саяне, в лесостепи Алтае-Саянской горной провинции Южной Сибири и в зоне южного Алтая; лиственницы Чекановского (*Larix. Czekanowskii* Szafer) в условиях Восточно-Сибирской провинции юго-западной Якутии; лиственницы Каяндера (*Larix. Cajanderi* Maug) в условиях северной части Хабаровского края, на Камчатке и острове Сахалин.

Комплексный эколого-физиологический анализ табличных данных масс растений для получения количественных показателей функционирования листового аппарата, корневой системы и биологической продуктивности древесных пород на уровне организма в различные возрастные периоды проведён балансовым методом с использованием данных наших модельных микрополевых опытов (Лебедев, 2011), почвенно-климатических характеристик мест произрастания изучаемых растений (Курнаев, 1973) и вышеописанных методов изучения ЧПФ, МП и БП.

Табличные данные сухих масс корней, листьев (хвои), древесины стволов и сучьев, приведённые в расчёте на 1 га (Усольцев, 2002, 2010), были пересчитаны на среднее (по массе) растение по возрастам (путём деления их массовых показателей на количество растений в конкретном возрасте и использованы для определения эколого-физиологических характеристик корневого питания, фотосинтеза и биологической продуктивности. Площадь листьев целого растения (поверхность хвои) рассчитывали ум-

ножением сухой массы листьев (хвои) растения на площадь листьев (поверхность хвои), приходящуюся на единицу её массы, рассчитанную по показателям типичных экземпляров растений весовым методом – у лиственных, а у хвойных – по выведенным нами формулам (Бессчётнов, Лебедев, 2002). Исходя из свойств модулярного организма (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989) и высокого сходства анатомического строения «корневых прядей» (соотношение параметров активных и проводящих корней) в пределах корневой системы (Муромцев, 1967, 1969) для определения величины активной поверхности корней целого растения были использованы данные наших модельных опытов с растениями, выращенными на дерново-подзолистых и серых лесных почвах (Лебедев, 2003).

Наши суждения о возможности использования такого подхода в расчётах основаны на том, что все древесные растения являются модулярными организмами, рост и развитие которых сводятся к относительному увеличению числа модулей, предназначенных для выполнения различных физиологических функций (фотосинтеза, поглощения минеральных элементов и семеношения). Основной конструктивный модуль, определяющий характер роста надземной части – это лист (хвоя) вместе с пазушной почкой и прилегающим участком стебля, а подземной части – корневая мочка с активными корешками. Развитие и прорастание почки и появление новых корешков в свою очередь приводит к появлению новых листьев и корней. В строении дерева можно выделить несколько уровней модулярности: первому уровню соответствует лист с его пазушной почкой, второму – целый побег с расположенными листьями, третьему – вся система ветвей с характерной формой, которая повторяется и восстанавливается после повреждения (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Надземные и подземные модули первого уровня всегда молодые и функционально взаимосвязаны, обеспечивая гомеостатическое равновесие в системе, определяемое генотипом. Поэтому у модулярного организма физиологические функции у листьев (фотосинтетическая деятельность) и корней первичного строения (поглощительная активность) у растений разного возраста можно считать идентичными. О величине листового (ЛИ) и корневого (КИ) индексов судили по отношениям поверхностей хвои (листьев) и активной части корневой системы растения к его площади питания. Величина относительной ошибки не превысила принятый в биологических исследованиях критический 5-% порог во всех выполненных нами балансовых опытах. Биометрическая обработка полученных данных проведена с применением корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов с использованием пакетов прикладных программ «MS Excel» и Statistica 6.0.

### **Глава 3. Эколого-физиологические количественные характеристики древесных пород на уровне организма в экологических условиях центральной части Нижегородской области**

Анализ активной части корневой системы показал, что, несмотря на различие корневых прядей по длине в 3,3-9,6 раза, диаметр активного корня варьировал в пределах 5,8-13,7% (таблица 1). Длина активного корня была видоспецифичной и варьировала в пределах вида от 10,5 до 17,3%. Величина УАПКС, характеризующая, сколько см<sup>2</sup> активной поверхности корней приходится на 1 м длины пряди, варьировала в пределах опыта в 2,5 раза (таблица 2), а в пределах вида – от 8,2 до 15,2%. Максимальная УАПКС была у ясеня и лиственницы, а минимальная – у сосны и дуба. Длина корней, приходящаяся на единицу массы пряди, варьировала в опыте от 7,6 до 17,2% и была максимальной у липы и осины, а минимальной – у ели. Несмотря на сильное варьирование размеров прядей в пределах вида, их морфологические характеристики очень стабильны, что

позволяет при десятикратной повторности анализа корневых прядей каждого вида провести перерасчёт на всю корневую систему и получить абсолютную величину активной поверхности корней растения с большим приближением к истинному значению умножением сухой массы корней (в виде прядей диаметром 2-3 мм) на среднее число метров корней в единице их массы и на среднюю величину УАПКС.

Таблица 1.

## Структура строения корневых прядей лесообразующих пород

Древесная порода	Длина пряди, м	Диаметр активного корня, мкм	Cv, %	P, %	Длина активного корня, см	Cv, %	P, %
Берёза повислая	1,96...7,55	162±4	7,3	2,3	0,37±0,02	15,5	4,9
Дуб черешчатый	0,30...2,88	146±6	13,7	4,4	0,25±0,01	14,2	4,5
Клён остролистный	1,38...4,51	291±5	5,8	1,8	0,50±0,02	13,4	4,2
Липа сердцевидная	1,35...7,63	193±7	11,0	3,5	0,39±0,01	10,5	3,3
Осина	1,24...10,04	133±3	6,7	2,1	0,42±0,02	11,8	3,7
Ясень обыкновенный	1,19...5,97	292±7	7,4	2,3	0,83±0,03	12,4	3,9
Ель обыкновенная	0,19...0,79	307±6	6,2	1,9	0,21±0,01	17,3	4,8
Лиственница сибирская	0,47...2,34	373±7	6,0	1,9	0,33±0,02	14,2	4,5
Сосна обыкновенная	0,48...2,21	387±9	7,1	2,2	0,23±0,01	16,2	5,1

Используя средние значения отношения поверхности активных корней к поверхности (площади) листьев, полученные в модельных опытах, определяли поверхность активных корней всего растения и долю их в массе корней в каждом возрасте. Активная часть корневой системы, в зависимости от изучаемой древесной породы, составляла от 3 до 5 % от массы корней растения. Функциональная активность корневой системы характеризуется отношением корневого потенциала (КП) к фотосинтетическому (ФП). Чем ниже отношение КП/ФП, тем большую площадь листового аппарата может обслужить единица активной поверхности корней и тем выше их функциональная связь с листовым аппаратом. В условиях центра Нижегородской области эта функциональная связь у хвойных пород была выше, чем у лиственных (таблица 3).

Таблица 2.

## Удельная активная поверхность корневой системы (УАПКС) и длина прядей в единице абсолютно сухой их массе у лесообразующих пород

Древесная порода	УАПКС, см <sup>2</sup> /м пряди	Cv, %	P, %	Длина корней в 1 г абсолютно сухой массы пряди, м	Cv, %	P, %
Берёза повислая	2,59±0,09	10,6	3,4	30,7±1,6	16,1	5,1
Дуб черешчатый	2,31±0,10	13,2	4,2	33,7±1,4	13,4	4,2
Клён остролистный	4,36±0,10	7,4	2,3	28,0±1,4	15,2	4,8
Липа сердцевидная	2,82±0,11	12,6	3,9	37,4±1,7	14,7	4,6
Осина	2,13±0,06	8,2	2,8	38,4±1,8	14,5	4,6
Ясень обыкновенный	5,35±1,15	8,8	2,8	14,4±1,0	13,4	4,2
Ель обыкновенная	3,89±0,16	13,1	4,1	8,8±0,5	17,2	5,5
Лиственница сибирская	5,14±0,22	13,4	4,2	24,1±1,1	13,7	4,4
Сосна обыкновенная	4,18±0,20	15,2	4,8	21,1±0,5	7,6	2,4

Лиственница занимала промежуточное положение. Отношение КП/ФП в пределах опыта варьировало в 31,2 раза. Значительные различия морфологического строения и функциональной активности корней повлияли на их минеральную продуктивность.

Максимальное поглощение азота было у сосны, лиственницы и берёзы, а минимальное – у ясеня и липы. Поглощение фосфора было максимальным у берёзы и дуба, а минимальным – у ели, ясеня и липы. Наибольшее поглощение калия было у берёзы, дуба и осины, а минимальное – у клёна, липы, ясеня и ели. Обратная связь МП с размером корневого потенциала ( $r =$  от  $-0,022$  до  $-0,907$ ) означает, что размер активной поверхности корней не всегда является объективным показателем их физиологической активности. Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) варьировала в пределах опыта в 16,62 раза.

Таблица 3.

## Эколого-физиологические показатели лесообразующих пород

Древесная порода	КП/ФП	Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.			ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день	БП, раз
		N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O		
Берёза повислая	0,47	147	55	84	6,28	3,37
Дуб черешчатый	0,45	102	64	97	4,49	2,56
Клён остролистный	0,59	120	38	57	4,38	2,65
Липа сердцевидная	1,27	55	36	57	6,00	2,62
Осина	0,85	128	42	77	6,98	2,06
Ясень обыкновенный	1,87	37	27	38	6,72	4,11
Ель обыкновенная	0,06	82	25	41	0,42	1,21
Лиственница сибирская	0,25	146	44	60	2,33	3,57
Сосна обыкновенная	0,10	166	43	69	1,15	3,36
НСР <sub>0,95</sub>	0,29	36	12	20	0,74	0,59

Максимальной ЧПФ была у осины, ясеня и берёзы. Показатели хвойных пород были гораздо ниже лиственных, а минимальная ЧПФ наблюдалась у ели и сосны. Меньшую ЧПФ хвойные породы компенсировали в 1,67-5,69 раза большей, чем у лиственных, поверхностью листового аппарата в расчёте на единицу сухой массы растения. Это позволило иметь в тех же условиях сравнимую с лиственными по величине биологическую продуктивность при меньшей ЧПФ. Максимальная БП в опыте была у ясеня и лиственницы, несколько ниже – у берёзы и сосны, а минимальная – у ели. В пределах опыта БП пород различалась в 3,4 раза. Между приростом сухой массы растений ( $\Delta P$ ) и ЧПФ не было высокой корреляции ( $r$  колебался от 0,231 до 0,878 и был высоким лишь у лиственницы). Но связь ФП с  $\Delta P$  была значительно выше ( $r$  колебался от 0,688 до 0,984). Таким образом, в пределах каждой породы прирост сухой массы больше зависел от ФП, чем от ЧПФ. Следовательно, растения как модулярные организмы предпочитают экстенсивный путь увеличения продуктивности, наращивая площадь листьев, и для повышения продуктивности на практике необходимо стремиться к увеличению размера фотосинтезирующей поверхности и созданию оптимального листового индекса.

#### Глава 4. Эколого-физиологические количественные характеристики реакции древесных пород на биологическую коррекцию режима питания путём искусственной микоризации

*Инокуляция спорами мухомора красного* не влияла на длину и диаметр активных корней обеих пород, но во всех вариантах вызвала активацию симбиоза, проявившуюся в достоверном росте интенсивности микоризации (ИМ): в 2,03-2,44 раза у лиственницы и в 2,37-2,93 раза у сосны (таблица 4). Между вариантами с микоризацией в пределах пород ИМ достоверно не различалась. Установившийся симбиоз растений с грибом

привёл к росту поглощения лиственницей и сосной азота в 2,01-2,21 и в 2,04-2,40 раза, фосфора – в 2,00-2,56 и в 2,29-2,71 раза, а калия – в 2,04-2,50 и в 1,81-2,13 раза соответственно. При микоризации лиственница поглощала азот активнее в 1,36-1,70 раза, чем сосна, но обе породы поглощали близкие количества фосфора и калия. Повышенное поглощение элементов (при микоризации) приводило к росту ЧПФ в 1,14-1,44 раза у лиственницы и в 1,23-1,63 раза у сосны. В опыте ЧПФ лиственницы была в 1,64-2,45 раза выше, чем у сосны. БП обеих пород достоверно выросла по сравнению с контролем уже при минимальной дозе спор, но дальнейший рост дозы и ИМ не привели к достоверному росту показателя. В пределах опыта БП различалась в 1,57-1,77 раза у лиственницы и в 1,34-1,50 раза у сосны. БП лиственницы в пределах опыта была больше, чем у сосны в 1,68-2,20 раза. Минимальная доза спор (5,8 млн./м<sup>2</sup>) была достаточной для достижения максимальной биологической продуктивности, что позволяет использовать биологический путь повышения БП, снижая техногенное воздействие на среду.

Таблица 4.

Эколого-физиологические показатели у растений лиственницы (Лц) и сосны (С) при инокуляции корней спорами мухомора красного

Доза спор, млн./м <sup>2</sup>	ИМ, %		Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.						ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день		БП, раз	
			N		P		K					
	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С
0	34	27	71	45	18	14	28	32	1,82	0,87	4,88	2,91
5,8	69	64	157	97	40	34	63	61	2,37	1,23	7,65	4,37
11,6	72	68	147	108	38	38	59	68	2,11	1,29	7,90	4,13
23,2	75	71	143	102	36	36	57	64	2,41	1,20	8,31	3,96
46,4	79	78	156	92	46	32	70	58	2,62	1,07	7,95	3,89
92,8	83	79	147	102	38	36	59	64	2,07	1,42	8,64	3,92
НСР <sub>0,95</sub>	10	20	34	22	9	7	14	14	0,24	0,12	1,92	0,49

Инокуляция спорами маслёнка жёлтого приводила к росту длины активного корня лиственницы при дозах 7,4 и 14,8 млн./м<sup>2</sup> в 1,33 и 1,37 раза соответственно, но не влияла на этот показатель у сосны (таблица 5).

Таблица 5.

Эколого-физиологические показатели у растений лиственницы (Лц) и сосны (С) при инокуляции спорами маслёнка жёлтого

Доза спор, млн./м <sup>2</sup>	ИМ, %		Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.						ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день		БП, раз	
			N		P		K					
	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С
0	34	27	71	45	18	14	28	32	1,82	0,87	4,88	2,91
7,4	76	66	152	172	39	44	61	82	2,48	1,05	8,87	4,51
14,8	72	70	151	120	38	41	59	76	2,81	1,12	9,07	4,05
29,6	78	65	149	103	38	36	59	65	2,94	1,10	8,45	4,16
59,3	80	68	150	121	36	42	56	76	3,09	1,18	8,84	4,08
118,5	79	81	164	115	42	40	65	72	2,56	1,16	9,32	4,06
НСР <sub>0,95</sub>	13	17	21	28	5	10	8	18	0,24	0,10	1,10	0,48

Степень ветвления корней лиственницы падала в 1,42-1,85 раза во всех вариантах с инокуляцией. ИМ корней обеих пород достоверно выросла уже при минимальной дозе, а в пределах опыта варьировала у лиственницы в 2,12-2,35, а у сосны – в 2,41-3,00 раза. Средняя длина активного корня лиственницы была выше, чем у сосны в 1,47-2,41, а УАПКС – в 1,52-2,17 раза. Микоризация увеличила МП лиственницы по сравнению с

контролем в 2,1-2,3 раза по N и в 2,0-2,3 раза по P и K, а у сосны – соответственно в 2,3-3,8, в 2,6-3,1 и в 2,0-2,6 раза. Улучшение питания в симбиозе с грибом позволило повысить ЧПФ по сравнению с контролем у лиственницы в 1,36-1,70 и у сосны – в 1,21-1,36 раза (ЧПФ лиственницы была в 2,09-2,67 раза выше, чем у сосны), а также увеличить БП лиственницы в 1,73-1,91 и сосны – в 1,39-1,55 раза. В пределах опыта БП лиственницы была в 1,68-2,30 раза выше, чем у сосны. Максимальная в опыте БП была при инокуляции спорами маслёнка жёлтого растений лиственницы и сосны в дозе 7,4 млн./м<sup>2</sup>.

## **Глава 5. Эколого-физиологические количественные характеристики реакции древесных пород на техногенную коррекцию режима питания**

### **5.1. Эколого-физиологические показатели лиственницы сибирской, сосны обыкновенной и дуба черешчатого при изменении в почве уровней и форм азотного питания**

#### **5.1.1. Эколого-физиологические характеристики реакции сеянцев дуба черешчатого, лиственницы сибирской и сосны обыкновенной на различные уровни азотного питания**

Увеличение азотного питания слабо влияло на диаметр и длину активного корня, степень ветвления корней и величину удельной активной поверхности корневой системы (УАПКС). Но на изменившиеся условия питания отреагировали отношение КП/ФП, МП корней, ЧПФ и БП растений (таблица 6).

Таблица 6.

Эколого-физиологические показатели лиственницы (Лц) и сосны (С) при разных уровнях азотного питания

Вариант	КП/ФП		Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> день						ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день		БП, раз	
			N		P		K					
	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С	Лц	С
Контроль	0,17	0,14	234	198	49	32	94	108	1,63	1,41	14,1	5,2
Фон (P <sub>60</sub> K <sub>60</sub> )	0,07	0,11	384	288	88	45	190	132	1,47	1,37	25,0	6,7
Фон + N <sub>30</sub>	0,08	0,11	339	293	72	48	185	139	1,30	1,41	29,4	6,7
Фон + N <sub>60</sub>	0,07	0,10	430	312	74	45	240	142	1,50	1,34	26,4	7,0
Фон + N <sub>120</sub>	0,07	0,06	429	507	72	67	234	256	1,45	1,38	26,1	7,8
Фон + N <sub>240</sub>	0,06	0,05	466	723	77	60	259	350	1,39	1,37	24,4	6,1
НСР <sub>0,95</sub>	0,05	0,02	93	102	18	13	48	49	0,16	0,11	3,5	1,0

Минимальная функциональная связь корневой системы с листовым аппаратом (максимальное отношение КП/ФП) у обеих пород была в контроле. Если в контроле 1м<sup>2</sup> активных корней лиственницы и сосны обслуживал соответственно 5,9 и 7,1 м<sup>2</sup> поверхности хвои, то при максимальной дозе азота - 16,7 и 20,0 м<sup>2</sup> (в 2,8 раза больше). Растения лиственницы и сосны в контроле поглощали азота в 2,0 и 3,7 раза меньше, чем при максимальной дозе. Достоверные различия в поглощении азота в вариантах с его внесением были у лиственницы только между вариантами с дозами 30 и 240 кг/га в пользу последнего. Достоверный рост МП по азоту у сосны, по сравнению с контролем, был при дозах от 60 до 240 кг/га. При максимальной дозе сосна, по сравнению с лиственницей, поглощала азот в 1,6 раза больше. Поглощение фосфора и калия в пределах опыта происходило с той же закономерностью. Несмотря на сильные колебания МП, потреб-

ность в элементах питания при формировании единицы биомассы в пределах опыта была стабильной и видоспецифичной.

Уровень азотного питания слабо влиял на ЧПФ обеих пород, однако способствовал повышению БП в 1,7-2,1 раза у лиственницы и в 1,2-1,5 раза сосны. Характер изменения БП обеих пород говорит о различной степени их толерантности к воздействию азотного удобрения, в том числе – о различном положении оптимума азотного питания. Так максимальная БП лиственницы была при дозе азота 30 кг/га на фоне P<sub>60</sub>K<sub>60</sub>, а у сосны – лишь при 120 кг/га. Дальнейшее увеличение азотного питания не приводило к росту показателя. Максимальная же доза азота оказалась токсичной для обеих пород, БП которых достоверно снизилась относительно оптимума (причём у сосны практически до значений контроля). В экологических условиях центра Нижегородской области на серых лесных почвах растения лиственницы характеризуются более высокой БП, чем растения сосны (в 2,7 раза в контроле и в 3,4-4,4 раза при внесении удобрений). Адаптивная реакция дуба черешчатого на рост доз азота включалась уже на уровне морфологии активных корней: снижались (относительно контроля) диаметр и длина активного корня, но росло число точек роста, приходящихся на единицу длины корневой пряди (таблица 7). Но УАПКС достоверно различалась с контролем только в фоновом варианте. Минимальная функциональная связь КП с ФП в опыте с дубом, аналогично хвойным породам, была в контроле, где 1 м<sup>2</sup> активной поверхности корней обслуживал 1,35 м<sup>2</sup> площади листьев (а при внесении азота уже от 2,13 до 2,33 м<sup>2</sup>).

Таблица 7.

Морфометрические и биологические характеристики растений дуба при разных уровнях азотного питания

Вариант опыта	Диаметр активного корня, мкм	Длина активного корня, мм	Точек роста, шт./м	УАПКС, см <sup>2</sup> /м	КП/ФП	Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.			ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день	БП, раз
						N	P	K		
Контроль	180	1,50	214	1,79	0,74	47	16	35	4,86	1,60
Фон(P <sub>60</sub> K <sub>60</sub> )	164	1,00	478	2,48	0,64	67	22	55	5,67	2,02
Фон+N <sub>30</sub>	150	1,02	432	2,09	0,47	98	33	97	5,61	2,11
Фон+N <sub>60</sub>	141	1,02	448	2,02	0,43	116	39	106	5,52	2,53
Фон+N <sub>120</sub>	147	1,03	418	1,98	0,45	109	36	95	5,39	2,47
Фон+N <sub>240</sub>	145	1,05	393	1,86	0,44	103	35	96	5,48	2,15
НСР <sub>0,95</sub>	23	0,27	27	0,47	0,09	16	5	15	0,35	0,34

Минимальное количество азота, фосфора и калия в расчёте на единицу активной поверхности корней в сутки поглощалось в контроле. Максимальная МП по азоту и фосфору была при внесении 60-240 кг/га азота, а по калию – при всех дозах азота. ЧПФ была минимальной в контроле, но достоверно повышалась и оставалась на одном уровне при внесении фона и всех доз азота. БП в пределах опыта изменялась в 1,58 раза и была максимальной при дозах азота 60 и 120 кг/га). При максимальной дозе азота БП снижалась относительно варианта с дозой 60 кг/га. У растений дуба, также как и у лиственницы и сосны, биологическая продуктивность при повышении уровня азотного питания более тесно коррелировала с величиной ФП, чем с ЧПФ. Для удобства анализа взаимосвязи ЧПФ, БП и МП и отношения КП/ФП они приведены в процентах от их максимальных значений (рисунок 1). На растущие уровни азотного питания лиственниц, сосна и дуб реагировали изменением основных эколого-физиологических процессов,



направленных на стабилизацию гомеостатического равновесия в организме и поддержания функционирования фотосинтеза увеличенного листового аппарата.

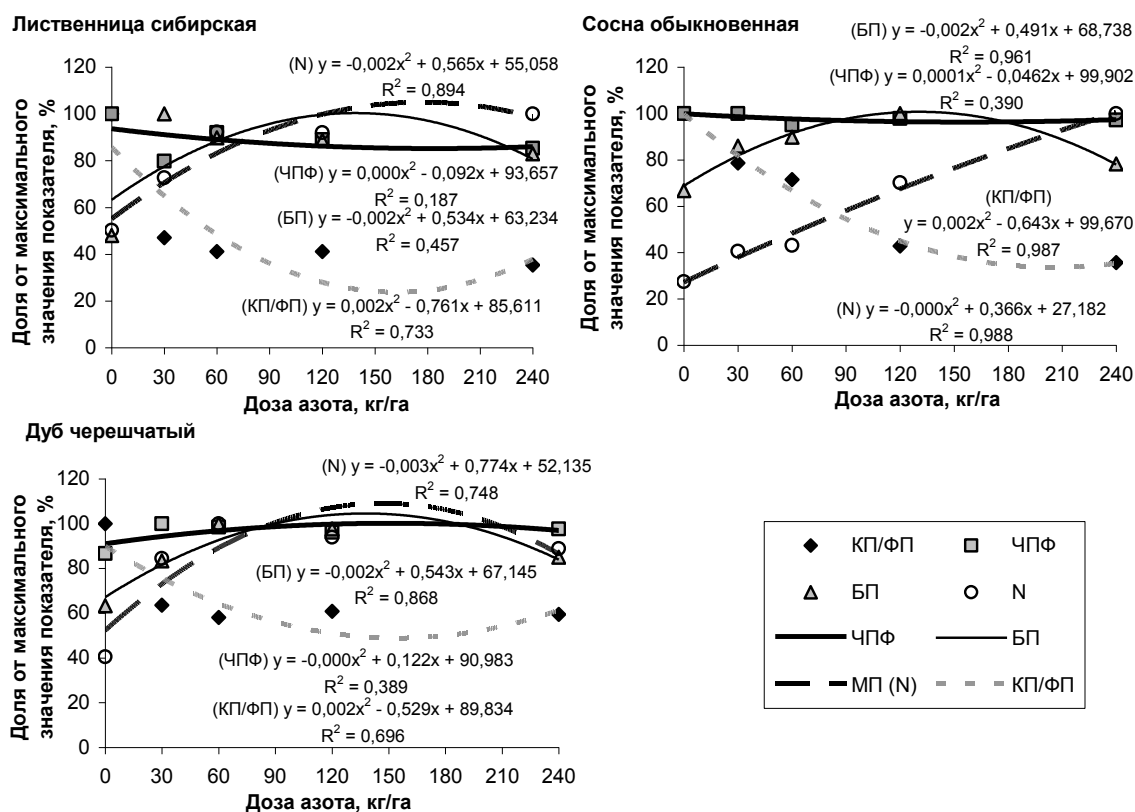


Рис. 1. Характер связи основных эколого-физиологических показателей растений лиственницы, сосны и дуба при повышении уровня азотного питания

### 5.1.2. Эколого-физиологические характеристики реакции сеянцев дуба черешчатого, лиственницы сибирской и ели европейской на вносимые в почву формы азотного питания

Различные формы азота почти не повлияли на морфологическое строение корневых систем лиственницы, ели и дуба. Исключение составили рост диаметра активного корня, снижение степени ветвления корней у лиственницы и рост УАПКС ели в вариантах с нитратной, амидной и аммиачной формами. Адаптивной реакцией изучаемых пород на все формы азота стало смещение отношения корневого потенциала к фотосинтетическому в пользу увеличения поверхности хвои (площади листьев). При улучшении режима питания растения формировали компактную корневую систему, поглощающую азот, фосфор и калий интенсивнее, чем в контроле в 1,6-2,4, в 1,6-2,6 и в 1,6-2,6 раза, в 2,0-2,7, в 2,0-2,8 и в 2,0-2,7 раза и в 2,8-3,6, в 3,1-5,5 и в 3,6-4,0 раза соответственно у лиственницы, ели и дуба (таблицы 8 и 9). Оптимальной формой азота (максимальная БП) у лиственницы была амидная, а у ели и дуба – любая из форм (достоверной разницы между вариантами с формами азота не было). БП лиственницы изменялась в пределах опыта в 1,76, у ели в 1,26, а у дуба – в 1,7-1,9 раза. Для выращивания на серых лесных почвах сеянцев лиственницы наиболее эффективна амидная, а для ели и дуба – любая из применявшихся в опыте форм азота. Максимальная ЧПФ лиственницы была при внесении нитратной формы, а у ели росла относительно контроля во всех вариантах с азотным питанием, кроме вариантов с нитратной и аммонийно-нитратной формами. ЧПФ лиственницы была выше, чем у ели в 2,12-5,38 раза. ЧПФ дуба варьировала в пределах

опыта в 1,5 раза и была максимальной при внесении нитратной, аммонийной и аммонийно-нитратной форм, а минимальной – в контроле и фоновом вариантах.

Таблица 8.

Эколого-физиологические показатели лиственницы (Лц) и ели (Е) при различных формах азотного питания

Варианты опыта	КП/ФП		Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.						ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день		БП, раз	
			N		P		K					
	Лц	Е	Лц	Е	Лц	Е	Лц	Е	Лц	Е	Лц	Е
Контроль	0,27	0,23	248	43	63	9	99	21	3,66	0,68	4,99	1,27
Фон (P <sub>60</sub> K <sub>60</sub> )	0,07	0,20	636	109	162	24	254	53	3,46	1,63	6,16	1,60
Фон+NO <sub>3</sub>	0,13	0,15	458	91	117	20	183	44	4,03	0,99	8,25	1,72
Фон+NH <sub>4</sub>	0,11	0,15	398	118	102	25	159	57	3,51	1,28	7,52	1,78
Фон+NH <sub>2</sub>	0,11	0,14	508	97	130	21	203	47	3,39	1,49	8,80	1,59
Фон+NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>	0,09	0,16	593	85	151	18	237	41	3,03	1,02	6,88	1,67
НСР <sub>0,95</sub>	0,08	0,06	106	21	27	5	42	10	0,71	0,42	0,68	0,24

Таблица 9.

Морфометрические и биологические показатели дуба черешчатого при различных формах азотного питания

Варианты опыта	Диаметр активного корня, мкм	Длина активного корня, мм	Точек роста, шт/м	УАПКС, см <sup>2</sup> /м	КП/ФП	Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.			ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день	БП, раз
						N	P	K		
Контроль	180	1,50	214	1,79	0,74	47	16	35	4,86	1,60
Фон (P <sub>60</sub> K <sub>60</sub> )	164	1,00	478	2,48	0,64	67	22	55	5,67	2,02
Фон+NO <sub>3</sub>	148	1,00	398	1,83	0,40	149	70	125	6,92	3,00
Фон+NH <sub>4</sub>	151	1,00	392	1,84	0,34	152	88	161	7,05	2,68
Фон+NH <sub>2</sub>	149	0,99	413	1,91	0,36	168	67	134	6,05	2,90
Фон+NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>	141	1,02	409	1,82	0,46	133	50	126	6,88	2,86
НСР <sub>0,95</sub>	23	0,28	146	0,54	0,10	28	13	25	0,84	0,48

## 5.2. Влияние уровня фосфорного питания в почве на эколого-физиологические характеристики сеянцев лиственницы сибирской и сосны обыкновенной

Растущие дозы фосфора (30-240 кг/га) слабо влияли на длину активного корня и степень ветвления корней обеих пород. Но у лиственницы снижался диаметр активного корня при дозах 60-240 кг/га, а у сосны – при дозе 240 кг/га. УАПКС лиственницы при дозе фосфора до 120 кг/га была на уровне контроля и существенно снижалась при дозе 240 кг/га. У сосны УАПКС во всех вариантах с удобрениями была достоверно выше, чем в контроле. Отношение КП/ФП было максимальным в контроле и падало при внесении удобрений. Внесение фона и 30 кг/га фосфора достоверно повышало поглощение N, P и K по сравнению с контролем. При дозах 60-240 кг/га не увеличилось поглощение азота обеими породами и калия (сосной), но росло поглощение сосной фосфора (дозы 120, 240 кг/га) и калия (дозы 60-240 кг/га), а также фосфора лиственницей (при дозах 60-240 кг/га). Фосфорное питание в дозах 30-240 кг/га слабо влияло на ЧПФ пород, но приводило к росту БП лиственницы в пределах опыта в 1,2-1,6 раза, а сосны – в 1,1-1,5 раза вследствие роста фотосинтетического потенциала. БП лиственницы была выше, чем у сосны (в контроле - в 2,7, а в опытных вариантах – от 2,7 до 3,5 раза). Оптимум фосфор-

ного питания (максимальная БП) наблюдался у лиственницы и сосны на серой лесной почве соответственно при внесении его в дозах 30 и 60 кг/га. Дальнейший рост дозы нецелесообразен из-за роста экологической нагрузки и перерасхода удобрений.

### 5.3. Влияние уровня калийного питания в почве на эколого-физиологические характеристики сеянцев лиственницы сибирской и сосны обыкновенной

Длина, диаметр активного корня, степень ветвления корней и УАПКС при разных уровнях калийного питания по сравнению с контролем слабо менялись, однако снизилось отношение КП/ФП в 3,4 и 2,8 раза у лиственницы и сосны соответственно. Достоверный рост поглощения N, P и K изучаемыми растениями по сравнению с контролем отмечен при дозе 30 кг/га, а максимальная МП – при дозе 120 кг/га. При дозе 240 кг/га у обеих пород угнеталось поглощение P и K. В условиях опыта у лиственницы поглощение этих элементов различалось в 2,1 и 3,1 раза, а у сосны – 3,1 и 3,7 раза соответственно. Оптимум калийного питания (максимальная БП) у обеих пород наблюдался при дозе калия 60 кг/га на фоне N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>. Дальнейшее увеличение дозы было нецелесообразно, так как БП достоверно не росла, а максимальная доза (240 кг/га) угнетала БП обеих пород.

## Глава 6. Эколого-физиологические количественные характеристики хвойных пород при внутри- и межвидовой конкуренции с берёзой повислой и сорной растительностью

### 6.1. Аллелопатические взаимоотношения лиственницы сибирской и сосны обыкновенной при совместном выращивании с берёзой повислой

*Совместное выращивание растений лиственницы и берёзы.* Соотношение растений обеих пород мало влияло на поглощение калия лиственницей, но МП по азоту и фосфору достоверно падала при конкуренции с берёзой, начиная с её 50 и 25% берёзы соответственно (таблица 10).

Таблица 10.

Эколого-физиологические показатели у растений лиственницы (Лц) и берёзы (Б) при выращивании в различном соотношении

Соотношение растений, %	Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.						ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день		БП, раз	
	N		P		K		Лц	Б	Лц	Б
	Лц	Б	Лц	Б	Лц	Б				
100Б	-	107	-	47	-	87	-	5,71	-	4,32
75Б-25Лц	86	76	36	48	86	79	2,20	5,54	5,30	5,24
50Б-50Лц	60	79	28	41	59	60	2,25	5,65	6,65	7,11
25Б-75Лц	76	102	27	22	64	76	2,30	4,63	9,12	6,33
100Лц	141	-	57	-	96	-	2,26	-	10,87	-
НСР <sub>0,95</sub>	25	25	10	12	19	22	0,31	0,65	2,34	2,02

МП берёзы по азоту подчинялась аналогичной зависимости, что и у лиственницы. Поглощение азота при 100% лиственницы было в 1,3 раза выше, чем у берёзы. Но при 25% и 50% берёзы поглощение азота берёзой было выше, чем у лиственницы. Тенденция к падению МП по фосфору у берёзы была при её доле 100% (высокая внутривидовая конкуренция), а в варианте с 25% берёзы МП падала под влиянием лиственницы. Калий поглощался берёзой в той же закономерности, что и азот. ЧПФ лиственницы в пределах опыта не менялась, а у берёзы достоверно падала при доле лиственницы 75%. В чистых насаждениях ЧПФ берёзы была выше, чем у лиственницы в 2,5 раза. БП берёзы в чистом насаждении была минимальной, увеличивалась в 1,6 раза при равном сме-

шении (оптимум для берёзы), а при доле лиственницы 75% была тенденция к её падению. Реакция лиственницы на берёзу была обратной. В варианте с 100% лиственницы БП была максимальной и падала в 1,6 и 2,1 раза при межвидовой конкуренции с берёзой при её доле 50 и 75%. В варианте с 100% берёзы отмечена сильная внутривидовая конкуренция, угнетающая её БП. Лиственница оказывала на берёзу стимулирующее действие. Берёза же ингибировала рост лиственницы по мере роста доли берёзы в смеси.

*Совместное выращивание растений сосны с берёзой.* При смешении с берёзой МП сосны была выше, чем у берёзы по N, P и K в 3,4 1,9 и 1,6 раза соответственно (таблица 11). МП сосны по азоту в опыте изменялась в 1,6 раза, была максимальной при 25% сосны в смеси из-за более компактной корневой системы, ограниченной влиянием берёзы. Поглощение азота берёзой различалось в 2,4 раза и было максимальным при 75% и 50% берёзы в смеси. В вариантах без сосны и с 25% берёзы были минимумы поглощения N в опыте. МП сосны и берёзы по P в опыте изменялось в 1,6 и 2,9 раза, а K – 1,6 и 2,4 раза соответственно. Фосфор и калий поглощались с закономерностями, аналогичными азоту. При 100% берёзы и снижении её доли до 50% ЧПФ берёзы не менялась, но возросла при доле сосны 75% по сравнению с вариантом 100% берёзы.

Таблица 11.

Эколого-физиологические показатели у растений сосны и берёзы при выращивании в различном соотношении

Соотношение пород, %	Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.						ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день		БП, раз	
	N		P		K		C	Б	C	Б
	С	Б	С	Б	С	Б				
100Б	-	93	-	41	-	75	-	5,11	-	3,88
75Б-25С	430	181	110	81	172	133	1,14	5,44	3,24	4,22
50Б-50С	340	213	87	111	135	164	1,11	5,27	3,18	7,22
25Б-75С	268	89	68	38	107	67	1,14	6,09	3,97	6,63
100С	312	-	80	-	124	-	1,30	-	4,53	-
НСР <sub>0,95</sub>	86	50	22	24	34	38	0,10	0,63	0,89	1,20

ЧПФ сосны была максимальной в чистом насаждении и падала при смешении с берёзой. В чистых насаждениях ЧПФ сосны была в 3,9 раза ниже, чем у берёзы. Минимальная БП берёзы была в вариантах 100% и 75% берёзы. При увеличении доли сосны до 50% БП берёзы повышалась в 1,9 раза по сравнению с вариантом 100% берёзы. Увеличение доли сосны до 75% достоверно не меняло БП берёзы. БП сосны была максимальной в чистом насаждении и при 75% берёзы, но падала в 1,4 раза при доле берёзы в смеси 50-75% по сравнению с вариантом 100% сосны. В чистых насаждениях БП сосны была выше, чем у берёзы в 1,17 раза, но максимальная БП берёзы в опыте (варианты с 50% и 25% берёзы) была выше, чем у сосны в 1,59 и 1,46 раза соответственно.

## 6.2. Эколого-физиологические характеристики семян лиственницы сибирской и сосны обыкновенной при конкуренции с сорной растительностью, механическом её удалении и внесении доз гербицида гезагард в границах адаптации

Конкурирующая травянистая растительность в опыте с лиственницей (серая лесная почва) включала пырей ползучий, пастушью сумку, клевер луговой, вьюнок полевой и одуванчик лекарственный, а в опыте с сосной (дерново-подзолистая почва) – осот полевой, пырей ползучий, ромашку непахучую и хвощ полевой. Действие гербицида в дозах 2-8 кг/га полностью уничтожало сорняки. Поглощение N, P и K лиственницей в пре-

делах опыта менялось в 1,6 раза, было максимальным при дозе 2 кг/га, а минимальным – в варианте без прополки, а также при дозах 6 и 8 кг/га (таблица 12).

Таблица 12.

Эколого-физиологические показатели растений лиственницы (Лц) и сосны (С) при механической прополке и разных дозах гербицида гезагард

Внесено гербицида, кг/га	Минеральная продуктивность, мг/м <sup>2</sup> сут.						ЧПФ, г/м <sup>2</sup> день		БП, раз	
	N		P		K		Лц	С	Лц	С
	Лц	С	Лц	С	Лц	С				
0	184	190	47	49	73	76	3,89	0,99	3,93	3,86
0 (прополка)	225	274	57	70	90	109	3,01	1,02	7,25	8,22
2	263	279	67	71	105	111	3,16	1,18	7,69	8,50
4	232	214	59	55	93	85	3,23	1,02	8,49	8,94
6	165	223	42	57	66	89	3,16	0,97	8,35	9,07
8	182	241	47	62	73	96	3,53	0,78	7,31	7,13
НСР <sub>0,95</sub>	26	36	7	12	11	19	0,97	0,09	1,06	1,40

Поглощение N, P и K сосной в пределах опыта менялось в 1,5 раза. Достоверный рост МП, по сравнению с вариантом без прополки, был в варианте с прополкой и при дозах 2 и 8 кг/га. В вариантах с гербицидом МП достоверно не различалась. ЧПФ лиственницы в опыте не менялась, а у сосны различалась в 1,51 раза и была максимальной при дозе 2 кг/га. В вариантах без прополки, с прополкой и при дозах 4 и 6 кг/га ЧПФ сосны была на одном уровне, но достоверно ниже, чем при минимальной дозе. При максимальной дозе укорачивалась хвоя сосны и угнеталась ЧПФ, что вызвало компенсаторную реакцию – рост поверхности хвои в расчёте на единицу массы растения. БП лиственницы в пределах опыта менялась в 2,2 раза и была минимальной в варианте без прополки. Прополка приводила к росту БП в 1,8 раза, а внесение гербицида – в 1,9-2,2 раза. При максимальной дозе БП была достоверно выше варианта без прополки, но наблюдалось укорочение хвои. В пределах опыта БП сосны менялась в 2,35 раза. При прополке и дозах гербицида 2-6 кг/га БП сосны выросла в 2,13-2,35 раза по сравнению с вариантом без прополки, а при максимальной дозе – падала БП и наблюдались трёххвойные пучки, закручивание и недоразвитие хвои. Наименьшая экологическая нагрузка (2 кг/га гербицида) была достаточна для уничтожения сорной растительности, усиления минерального питания и повышения БП лиственницы и сосны.

### Глава 7. Эколого-физиологические количественные характеристики реакции лиственных пород на уровне организма на ухудшение режима питания

От Литвы до Приангарья ЧПФ, БП и депонирование углерода у берёзы пушистой различались в 2,54, 1,35 и в 3,14 раза и падали с возрастом в зависимости от региона в 3,09-20,63, в 1,65-5,72 и в 2,02-15,69 раза соответственно (рисунок 2). МП различалась в 2,52, в 2,54 и в 2,59 раза по N, P и K соответственно и падала с возрастом в 6,72-55,85, в 6,03-45,01 и в 6,19-48,15 раза соответственно. Максимальная ЧПФ была в Литве, Украинском Полесье и в Приангарье, а минимальная – в Беларуси и Среднем Поволжье. Максимальная БП была в Литве, а минимальная – в Беларуси. В среднем за онтогенез наибольшая МП по азоту, фосфору и калию была в центре европейской России и Литве, а минимальная – на Среднем Урале. Для удобства анализа связи показателей в онтогенезе, БП, ЧПФ, МП по азоту (N), и отношение КП/ФП даны в процентах от их максимума (рисунок 3). Связь МП с ЧПФ была высокой положительной (от 0,789 до 0,964, от 0,791 до 0,967 и от 0,785 до 0,965 по N, P и K соответственно).

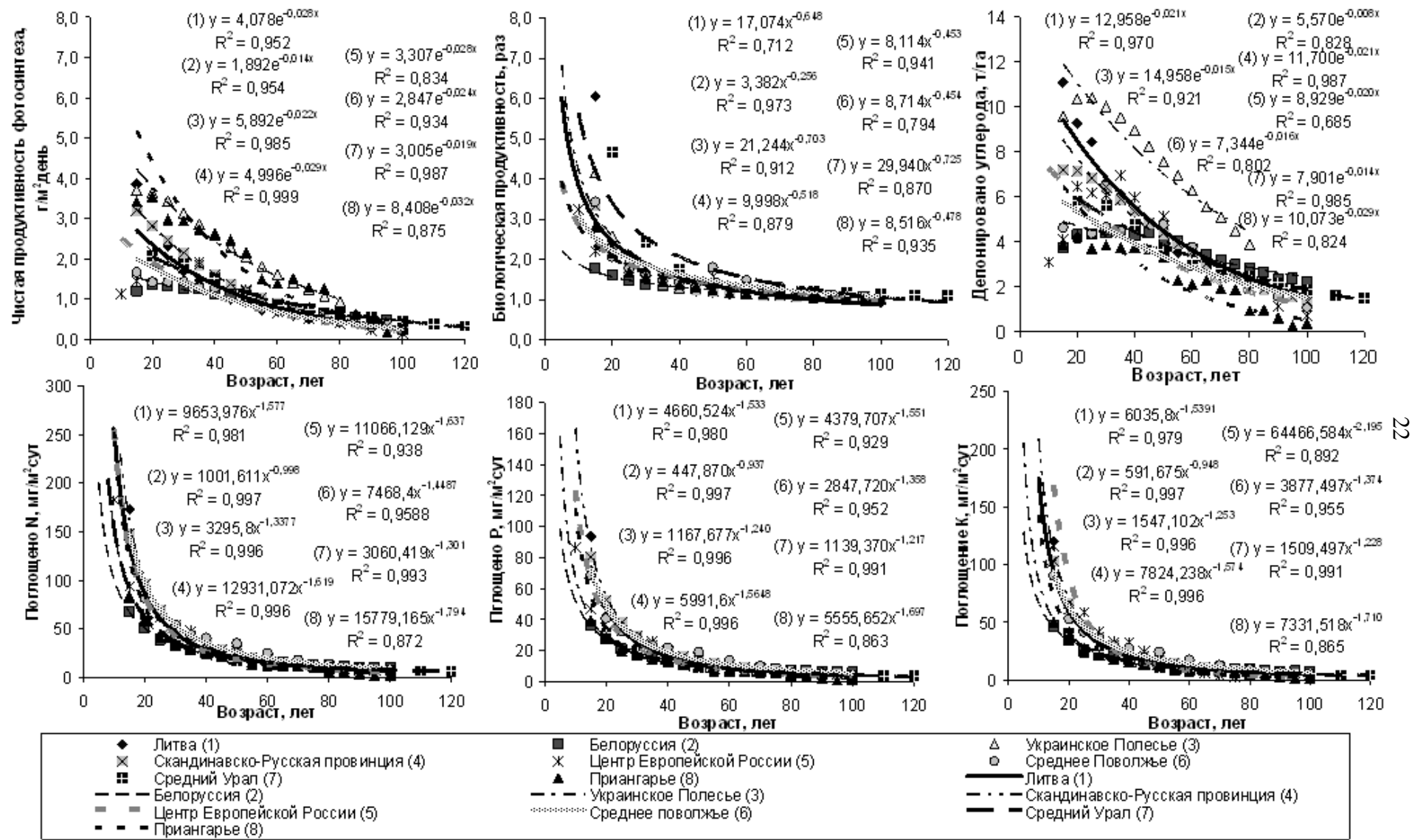


Рис. 2. Эколого-физиологические характеристики реакции берёзы пушистой на ухудшение режима питания в онтогенезе в регионах России и зарубежной Европы.

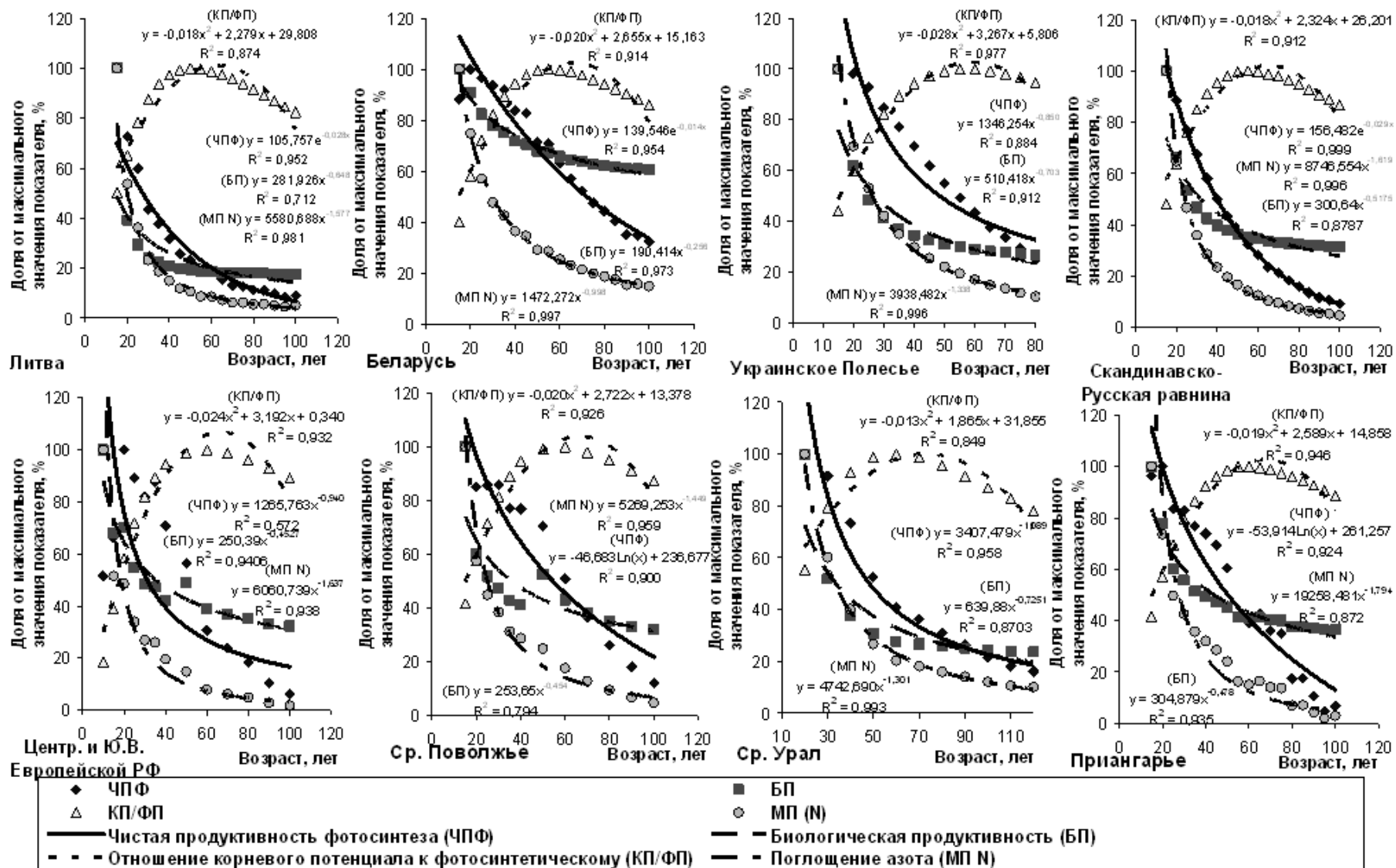


Рис. 3. Характер связей основных эколого-физиологических показателей берёзы пушистой в зарубежной Европе и РФ на уровне организма в онтогенезе

Падение МП и ЧПФ с возрастом отрицательно сказалось на БП (связь МП с БП была высокой положительной по всем регионам по N, P и K: 0,960-0,998, 0,957-0,998 и 0,959-0,997 соответственно). Но БП падала не так резко, как ЧПФ и МП. Связь ЧПФ, БП и депонирования углерода с возрастом была обратной (от -0,857 до -0,996, от -0,572 до -0,888 и от -0,754 до -0,991 соответственно). Связь МП с возрастом была отрицательной (от -0,725 до -0,883, от -0,731 до -0,890, от -0,728 до -0,886 по N, P и K соответственно). Связь КП/ФП с возрастом была положительной (от 0,492 до 0,818), но функциональная связь корней с листовым аппаратом падала, и единица активной поверхности корней с возрастом обслуживала всё меньшую площадь листьев. В зависимости от региона рост КП/ФП с возрастом составил 2,95-13,58 раза. Падение с возрастом поглощения азота единицей поверхности активных корней сопровождалось ростом КП/ФП до 40-50 лет и подтверждается обратной связью КП/ФП с МП (от -0,716 до -0,974 в зависимости от региона). Связь КП/ФП с БП была высокой обратной (от -0,796 до -0,962) как и связь КП/ФП с ЧПФ (от -0,462 до -0,811).

С возрастом древостоя истощается запас минеральных элементов в почве (вследствие превалирования годичного выноса их растениями над возвратом (Родин, Базилевич, 1965; Комаров и др., 2015). Но к 50-60 годам регуляторные возможности растений на уровне организма исчерпывались, и показатель КП/ФП стабилизировался и даже несколько падал. Эту реакцию растений можно объяснить тем, что в естественных условиях концентрация большинства элементов в почвенном растворе находится в пределах  $10^{-4}$ - $10^{-3}$  М, а фосфора - $10^{-6}$ - $10^{-5}$  М (Сох, Atkins, 1979). Растворимые в воде N, P и K при транспирации лишь частично покрывают потребность растения. Большая же часть движется к корню благодаря диффузии (Nye, Tinker, 1977), которая часто лимитирует скорость их поглощения (Baldwin, 1976), особенно на холодных почвах (Прокушкин, 1982). При низких концентрациях и скорости диффузии элементов растения не могут существенно усилить их поглощение и наращивают активную поверхность корней относительно площади листьев для увеличения подачи элементов в надземные органы и поддержания фотосинтеза на жизненно необходимом уровне (Лебедев В.М., Лебедев Е.В., 2011). За счёт такой регуляции во всех регионах БП с возрастом падала не так резко, как ЧПФ, депонирование углерода и МП (N). Аналогичные закономерности и корреляции были и в березняках различных бонитетов (Ia-V) Центральных районов Европейской России.

Закономерности, характерные для березовых насаждений при рассмотрении динамики фотосинтетической активности, биологической продуктивности, функциональной и поглотительной активности корней в онтогенезе, были аналогичны для дуба черешчатого (Европейская Россия), липы мелколистной (Среднее Поволжье – II-IV бонитеты) и ясеня обыкновенного (Северная Европа: Германия, Дания, Литва и ЦЧР).

## **Глава 8. Эколого-физиологические характеристики реакции хвойных пород на уровне организма на ухудшение режима питания**

У *сосны обыкновенной* от Литвы до Центральной и Восточной Сибири с возрастом снижались на уровне организма ЧПФ, БП и количество депонированного углерода в зависимости от региона в 3,7-18,0, в 2,8-4,0 и в 4,0-27,7 раза соответственно (рисунок 4). Немного ниже была корреляция БП с возрастом (от -0,642 до -0,783). МП с возрастом снижалась в зависимости от региона в 23,5-84,5, в 31,4-107,7 и в 27,5-96,7 раз соответственно для N, P и K, а связь её с возрастом была отрицательной (от -0,714 до -0,870, от -0,667 до -0,834 и от -0,689 до -0,849 для N, P и K соответственно). По-



глощение Са и Mg менялось в онтогенезе аналогично N, P и K. Максимальные показатели были ближе к крайним точкам рассмотренного географического пространства (сосняки Литвы и Центральной и Восточной Сибири), где континентальность климата меньше из-за влияния Атлантики и Тихого океана. Минимальные средние значения ЧПФ, депонирования углерода и поглощения азота наблюдали от Среднего Урала до Забайкалья Бурятии, что, очевидно, связано с сильным влиянием холодных воздушных масс Северного Ледовитого океана, охлаждающих почву, вплоть до многолетнего промерзания. Эта тенденция менее выражена для БП, что, связано с регуляторной деятельностью организма. Связь МП с ЧПФ была высокой ( $r =$  от 0,741 до 0,932, от 0,684 до 0,914 и от 0,909 до 0,923 для N, P и K соответственно). Падение МП и ЧПФ с возрастом сказалось на БП (корреляция МП с БП была высокой положительной и составила по N, P и K 0,907-0,994, 0,968-0,999 и 0,994-0,999 соответственно). Менее резкое падение БП объясняется адаптивной реакцией – ростом отношения КП/ФП в онтогенезе во всех регионах в 4,9-13,4 раза, что позволило поддерживать пул элементов питания при снижении МП (рисунок 5). Связь КП/ФП с возрастом была высокой прямой (от 0,947 до 0,999). В древостоях всех регионов с возрастом падала функциональная связь корневой системы с фотосинтетическим аппаратом. Так, если в Литве в 10-летнем древостое 1 м<sup>2</sup> активной поверхности корней обслуживал 37,0 м<sup>2</sup> поверхности хвои, то к 150 годам – только 2,8 м<sup>2</sup>. Аналогичная закономерность была и в других регионах.

Аналогичные закономерности наблюдались и в сосняках Европейской части РФ (Северная Карелия, Архангельская, Костромская, Владимирская, Тверская, Ярославская, Московская, Саратовская, Белгородская и Воронежская области), в сосняках Поволжья, в Уральском регионе (включая Предуралье и Зауралье) и сосняках различных типов лесорастительных условий Тюменской области, в сосняках разной начальной густоты и разных бонитетов (Ia-IV) в условиях ЦЧР, а также в сосняках багульниково-брусничного, лишайниково-брусничного и лишайникового типов лесорастительных условий Тюменской области (максимальные ЧПФ, БП и МП (N) были в лишайниково-брусничном, а депонирование углерода – в багульниково-брусничном типе леса). В ЦЧР в сосняках разной исходной густоты (4,7, 5,54, 6,15 и 7,7 тыс. экз./га) отношение КП/ФП с возрастом выросло в 4,7-5,5 раза ( $r =$  от 0,961 до 0,986), различалось в 1,2 раза и было максимальным при минимальной густоте.

Описанные для сосняков закономерности прослеживались в онтогенезе на уровне организма и у ели *европейской* и *сибирской* в не зависимости от региона. Так в ельниках Северо-Запада Европейской России (*P. abies* L.), Архангельской области (*P. abies* L.), Ленинградской области (*P. abies* L.), Центрального района Русской равнины (*P. abies* L.), Среднего Поволжья (*P. abies* L.), Среднего Урала (*P. obovata*), Красноярского края (*P. obovata*) и севера Хабаровского края (*P. obovata*). Максимумы ЧПФ наблюдались в Красноярском крае, БП – на Северо-западе Европейской России и в центре Русской равнины, депонирования углерода – в Среднем Поволжье и Среднем Урале, а МП по N, P, K, Са и Mg – на Северо-западе Европейской России и в Среднем Поволжье. Минимумы ЧПФ были в ельниках Севера Хабаровского края, БП – в Ленинградской области и на среднем Урале, депонирования углерода – в Красноярском и Хабаровском краях, а поглощения N, P, K, Са и Mg – в Красноярском крае. С возрастом БП падала менее резко, чем ЧПФ, депонирование углерода и МП, что объясняется адаптивной реакцией на снижение МП – ростом КП/ФП во всех зонах (в 3,10-8,61 раза) для поддержания фотосинтеза и стабилизации и БП до 120-210 лет. Связь КП/ФП с возрастом была высокой положительной ( $r = 0,956-0,985$ ).

В ельниках *Северной Европы (от Германии, Беларуси и Украинских Карпат до Среднего Поволжья и Пермского края)* наблюдались аналогичные закономерности в возрастной динамике ЧПФ, БП, депонирования углерода, МП и отношения КП/ФП.

*В ельниках разной начальной густоты (очень редкие - 1180, редкие - 2900, средней густоты - 4640, густые - 5800 и очень густые - 8100 экз./га) Пермской области* максимум МП в онтогенезе был в очень редких, а минимум – в очень густых. При всех густотах ЧПФ падала до 60-80 лет в 4,33-2,63 раза, и затем повышалась в 1,36-1,68 раза по сравнению с минимумом. Возраст минимума показателя был пропорционален начальной густоте. При изначально большей густоте и худшей освещённости (Большакова, 2007) у сформированной хвои кривая фотосинтеза выходит на плато светового насыщения раньше, а ЧПФ – ниже, чем у выросшей при лучшем освещении (Wright, Canham, Coates, 2000), что снижает продуктивность. Отношение КП/ФП выросло в онтогенезе обратно пропорционально густоте (в 3,3-4,1 раза).

*У растений рода лиственница (Larix) в условиях России* наблюдались аналогичные отмеченные у сосны, закономерности. В древостоях Архангельской области (*L. Sibirica*), Центральной лесостепи Скандинавско-Русской провинции (*L. Sibirica*), низовий реки Пур (*L. Sibirica*), Западного Саяна (*L. Sibirica*), Восточно-Сибирской провинции юго-западной Якутии (*L. czekanovskii*), Севера Хабаровского края (*L. cajanderi*), Камчатки (*L. Cajanderi*) и Сахалина (*L. cajanderi*) с возрастом снижались ЧПФ, БП и депонирование углерода. Однако после 80-100 лет снижение почти прекратилось. МП падала с возрастом: в 9,6-71,1 по N, в 10,0-74,4 по P, в 8,3-67,0 по K, в 9,2-67,9 по Ca и в 8,6-67,4 раза по Mg. Связь МП с возрастом была обратной (от -0,678 до -0,910, от -0,665 до -0,914, от -0,665 до -0,940, от -0,709 до -0,930 и от -0,711 до -0,937 соответственно для N, P, K, Ca и Mg). Связь МП с ЧПФ была высокой положительной (0,761-0,981, 0,794-0,979, 0,902-0,985, 0,841-0,983 и 0,864-0,984 по N, P, K, Ca и Mg соответственно). Падение МП и ЧПФ с возрастом сказалось и на БП. Связь МП с БП была высокой прямой (0,904-0,999, 0,897-0,998, 0,836-0,999, 0,878-0,999 и 0,855-0,999 по N, P, K, Ca и Mg соответственно). С возрастом БП падала медленнее, чем ЧПФ, депонирование углерода и МП, то есть из-за адаптивной реакции на падение МП – росте КП/ФП во всех зонах в 2,87-7,93 раза с возрастом ( $r = 0,997-0,999$ ). Функциональная связь корней с фотосинтетическим аппаратом с возрастом падала, и единица активной поверхности корней обслуживала меньше поверхности хвои. Связь КП/ФП с МП была высокая обратная: от -0,738 до -0,909. Связи КП/ФП с ЧПФ и БП также были обратными (соответственно от -0,752 до -0,988 и от -0,624 до -0,833).

*В разных лесорастительных условиях Юга Красноярского края* – широколиственном (бонитет I), разнотравном (бонитет II), мшисто-ягодном (бонитет III) и остепнённом (бонитет IV) – ЧПФ, БП и депонирование углерода у лиственницы снижались с возрастом пропорционально снижению класса бонитета в 5,9-100,0, в 1,8-2,2 и в 7,2-62,0 раза соответственно. БП падала медленнее, чем МП и ЧПФ. МП во всех типах леса снизилась: по N – в 21,0-335,0, по P – в 27,3-330,0 и по K – в 17,7-490,0 раза соответственно. Максимум МП по каждому элементу был в широколиственном типе, а минимум – в остепнённом. Отношение КП/ФП в онтогенезе во всех типах леса менялось в 3,11-4,24 раза. Аналогичные закономерности наблюдались и в *лиственничниках Южного Алтая I-V бонитетов*, где ЧПФ, депонированный углерод и МП по всем элементам были тем выше, чем выше бонитет.

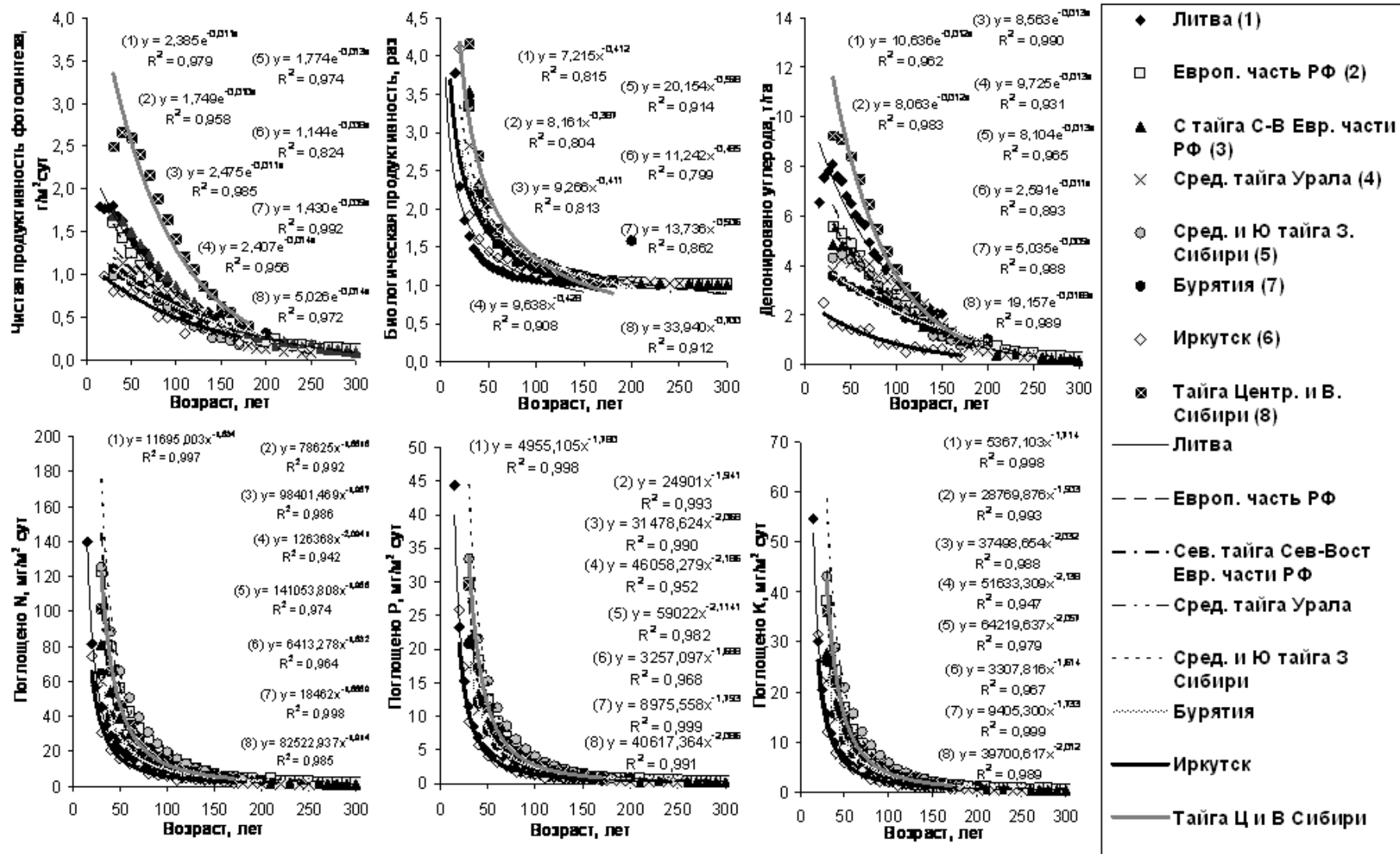


Рис. 4. Эколого-физиологические показатели реакции деревьев сосны обыкновенной на ухудшение режима питания с возрастом растений в Литве и европейской и азиатской частях России.

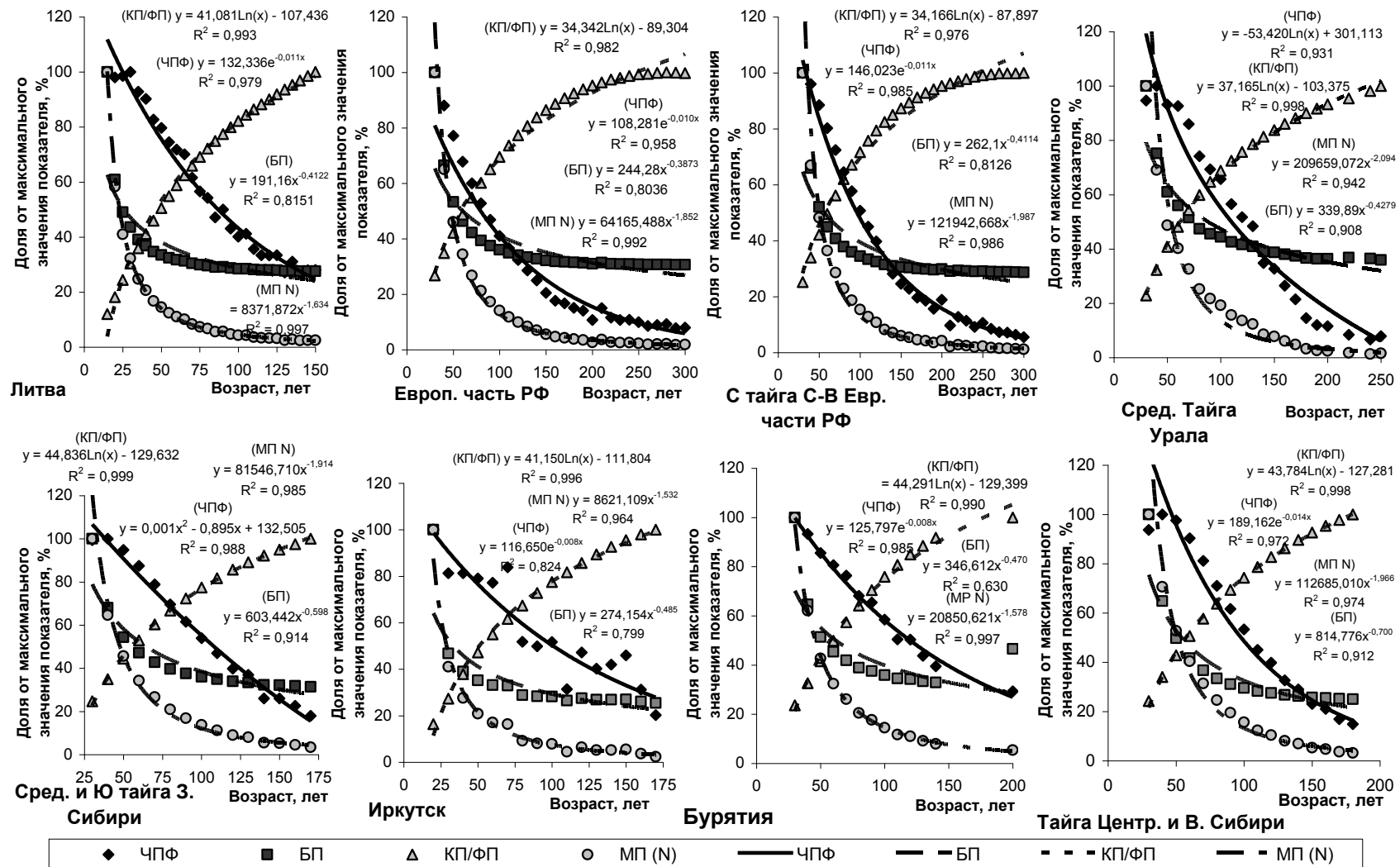


Рис. 5. Характер связей чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ), биологической (БП) и минеральной продуктивности (МП N), отношения корневого потенциала к фотосинтетическому (КП/ФП) у сосны обыкновенной в Литве и России в онтогенезе

Таким образом, независимо от условий, на уровне организма в онтогенезе снижались ЧПФ, БП, депонирование углерода и поглощение элементов единицей активной поверхности корней, в связи с выносом элементов питания из почвы растущим древостоем. Неспецифической адаптивной реакцией растений на ухудшение режима питания стало увеличение КП относительно ФП, что позволило поддерживать пул элементов и стабилизировать БП, которая снижалась слабее, чем другие показатели.

### **Глава 9. Сравнительные эколого-физиологические количественные характеристики реакции лиственных и хвойных пород на истощение почвы в условиях Центра европейской России и Беларуси**

В лиственничниках (лесные культуры в Центральной лесостепи Скандинавско-Русской провинции), ельниках Центрального района Русской равнины, сосняках Центра европейской России, культурах берёзы (Центрального и Юго-Восточного районов Европейской России), дубняках (Центр Европейской России), семенных липняках (Тульской области) и в культурах ясеня (ЦЧР) наблюдались вышеописанные закономерности падения на уровне организма с возрастом ЧПФ, и БП, депонирования углерода соответственно в 2,4-5,8, 1,5-3,6 и 1,8-9,8 раза (рисунок 6). ЧПФ изучаемых пород различалась в 4,3 раза, была максимальной у ясеня, дуба и лиственницы, а минимальной – у ели. Максимальная БП была в ельниках, сосняках и липняках, а минимальная – в лиственничниках. Депонирование углерода у пород различалось в 1,8 раза, было максимальным у дуба и лиственницы, а минимальным – у берёзы. Связь ЧПФ, БП и депонирования углерода с возрастом у всех пород была обратной ( $r =$  от -0,857 до -0,990, от -0,678 до -0,935 и от -0,292 до -0,970 соответственно). Эти показатели сильно снижались у всех пород к 30-40 годам и далее почти стабилизировались.

С возрастом у всех пород падало поглощение N в 4,8-55,8 ( $r =$  от -0,812 до -0,961) раза, P – в 5,0-45,0 раза ( $r =$  от -0,787 до -0,961), а K – в 4,5-48,2 раза ( $r =$  от -0,831 до -0,961). Поглощение азота у пород различалось в 13,6 раза, было максимальным у дуба и ели, а минимальным – у лиственницы, липы и ясеня. Если ЧПФ, БП и депонирование углерода резко падали к 30-40 годам, то МП существенно падала уже к 20-30 годам, что говорит о сильной исчерпанности почвенных ресурсов и о решающем влиянии активности корней на листовой аппарат и БП. С возрастом БП падала менее резко, чем ЧПФ, депонирование углерода и МП, что объясняется адаптивной реакцией растений на падение поглощения элементов, выразившейся в росте КП/ФП в 1,55-13,58 раза (рисунок 7). Наиболее резко оно менялось в онтогенезе у берёзы (в 13,58 раз), сосны (в 11,4 раза) и ели (в 7,42 раза). Связь КП/ФП с возрастом у всех пород была высокой положительной ( $r =$  от 0,746 до 0,997).

*В древостоях II класса бонитета центра Европейской России* ЧПФ у дуба, берёзы и липы падала с возрастом в 20,2 ( $r = -0,955$ ), 8,0 ( $r = -0,976$ ), и 2,9 ( $r = -0,944$ ) раза соответственно. До 20 лет максимальная ЧПФ была у дуба, а после 30 лет породы выстроились в порядке: липа > дуб > берёза. БП дуба за онтогенез упала в 3,5 ( $r = -0,681$ ), берёзы - в 3,9 ( $r = -0,727$ ), а липы - в 2,1 ( $r = -0,758$ ) раза. До 50 лет наибольшая БП была у берёзы, а после 65 лет наибольшая БП была у липы. Депонирование углерода упало в онтогенезе в 12,9 у дуба ( $r = -0,995$ ), в 4,0 у берёзы ( $r = -0,978$ ) и в 2,5 раза у липы ( $r = -0,924$ ). До 75 лет максимальные значения были у дуба (позднее – у липы), а у берёзы показатель был минимальным. У всех пород МП падала с возрастом по N (в 29,3 раза у дуба, в 19,8 у берёзы, в 5,2 раза у липы), P (в 28,3 раза у дуба, в 17,3 у берёзы, в 5,0 раза у липы) и K (в 27,6 раза у дуба, в 17,4 у берёзы, в 5,1 раза у липы).

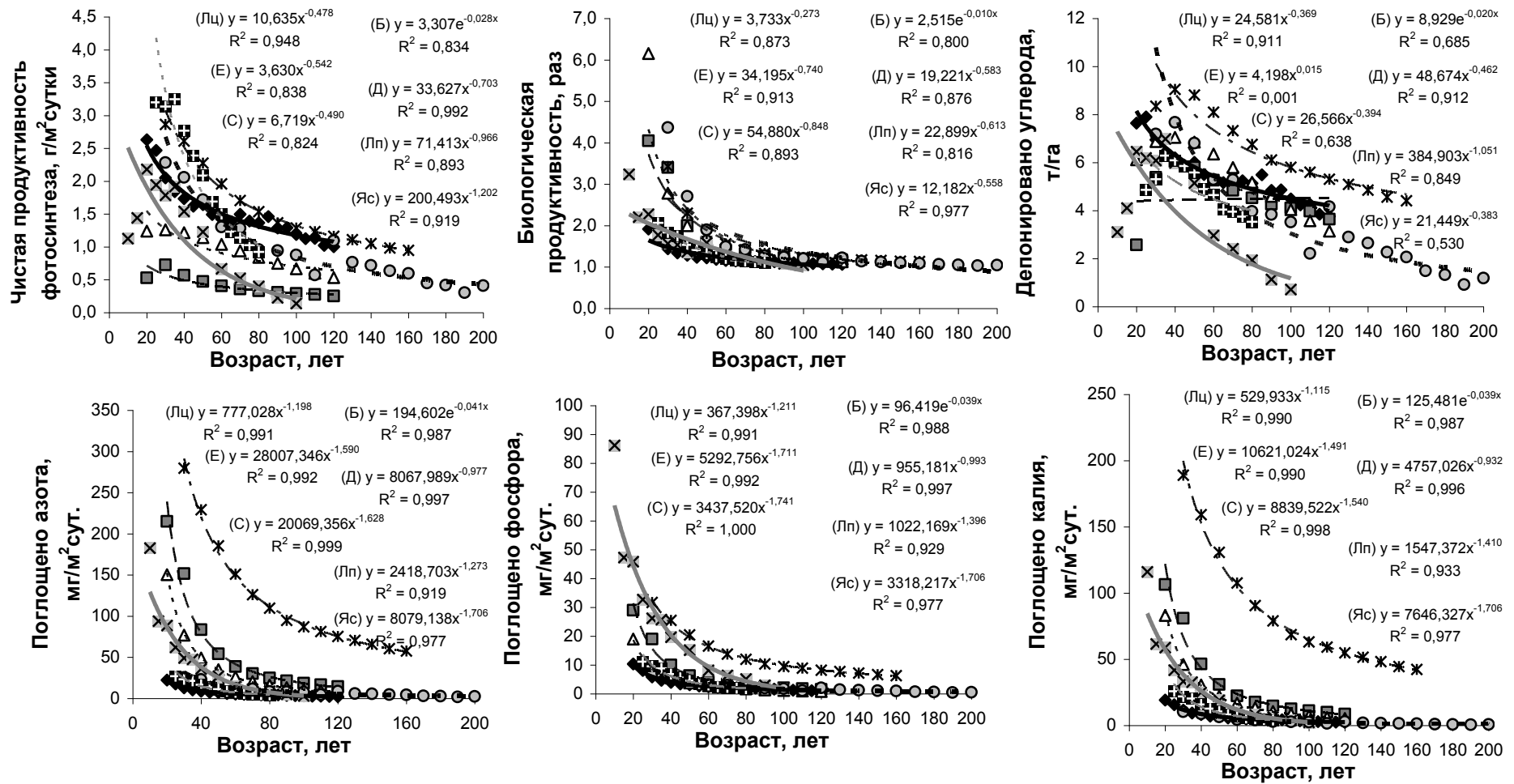
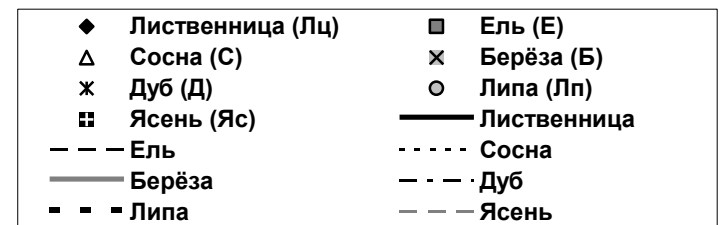


Рис. 6. Чистая продуктивность фотосинтеза, биологическая продуктивность, депонирование углерода и поглощение азота, фосфора и калия растениями лиственных и хвойных видов в онтогенезе



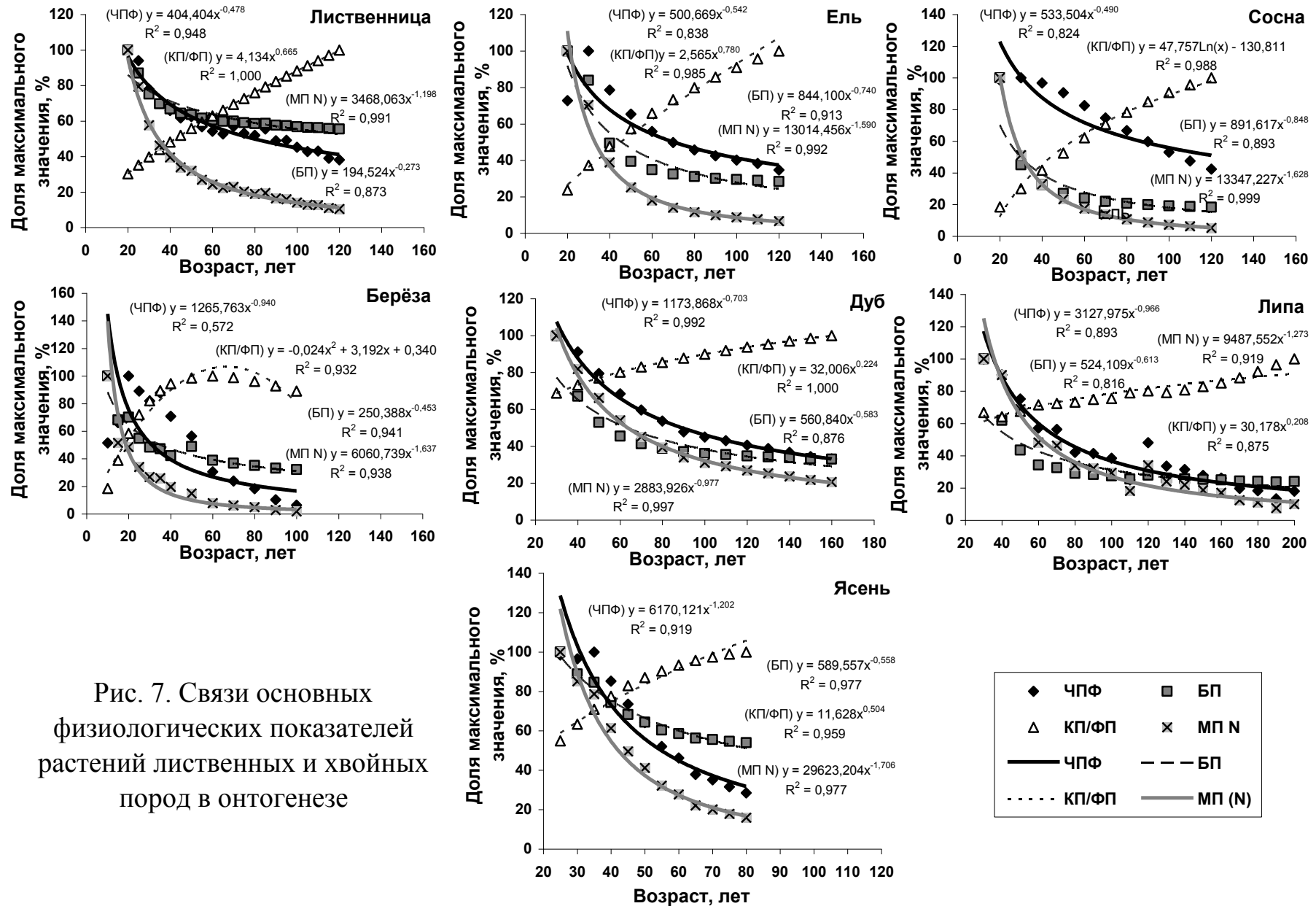


Рис. 7. Связи основных физиологических показателей растений лиственных и хвойных пород в онтогенезе

Связь МП с возрастом была высокая обратная. С 40-50 лет породы испытывали нехватку элементов питания, что негативно сказалось на ЧПФ, МП и БП и вызывало неспецифическую адаптивную реакцию на уровне организма, выразившуюся в росте отношения КП/ФП: у дуба – в 1,3, у берёзы – в 2,3, а у липы – в 2,9 раза.

*В условиях Беларуси* ЧПФ, БП и депонирование углерода с возрастом падали соответственно в 2,30, в 2,46 и в 2,19 раза у сосны, в 3,73, в 2,81 и в 2,56 раза у ели, в 5,70, в 2,22 и в 4,44 раза у дуба и в 3,09, в 1,65 и в 2,02 раза у берёзы. В онтогенезе максимальная ЧПФ была у дуба и сосны, а минимальная – у ели. Максимальная БП была у берёзы. Но сосна, ель и дуб депонировали больше углерода, чем берёза. МП падала с возрастом в зависимости от породы по N, P и K в 6,7-16,1, в 6,0-20,0 и в 6,2-19,7 раза соответственно. Отношение КП/ФП в онтогенезе выросло в 3,7, в 3,0, в 1,4 и в 3,4 раза у сосны, ели, дуба и берёзы соответственно. Между КП/ФП и возрастом у сосны, ели и дуба была высокая положительная корреляция ( $r =$  от 0,987 до 0,964), а у берёзы – несколько ниже ( $r = 0,644$ ) из-за выхода КП/ФП после 50-55 лет на плато с дальнейшим падением.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В модельных микрополевых опытах на дерново-подзолистой и серой лесной почвах, на лиственных и хвойных древесных породах детально отработан и успешно апробирован балансовый метод получения количественных эколого-физиологических характеристик работы корневой системы и листового аппарата, позволяющий рассматривать их совместно с показателями продуктивности растений на уровне организма как реакцию на конкретные условия внешней среды. В пределах толерантности изучено влияние форм и уровней азотного, фосфорного и калийного питания на корневое питание, фотосинтез и биологическую продуктивность хвойных и лиственных пород и выявлены наиболее экологически корректные и хозяйственно целесообразные дозы удобрений. Установлены уровни искусственной микоризации хвойных пород спорами мухомора красного и маслёнка жёлтого, активизирующие продукционный процесс без применения удобрений за счёт симбиоза с грибом, что позволяет снизить техногенную нагрузку на окружающую среду и сами растения. Выявлены экономически и экологически приемлемые дозы гербицида гезагард, гарантированно уничтожающие сорную растительность, но стимулирующие минеральное питание и фотосинтетическую активность сеянцев хвойных пород. Изучена ответная реакция листового аппарата и корневой системы лиственных и хвойных пород на совместное выращивание при различных количественных соотношениях растений.

Установлено, что реакцией древесных растений, как модулярных организмов, на улучшение условий почвенного питания является увеличение площади листьев относительно поверхности активных корней (отношение корневого потенциала к фотосинтетическому снижается), что позволяет растению увеличить общий энергетический пул и биологическую продуктивность. Коэффициент корреляции между фотосинтетическим потенциалом и приростом биомассы в этих условиях находился на уровне от 0,667 до 0,998. Приведённые результаты на фоне улучшения режима питания получены в микрополевых опытах на небольших растениях.

Используя данные наших модельных опытов и агроклиматические сведения о местах произрастания древостоев разного возраста, нам удалось путём эколого-физиологического преобразования табличных данных сухих масс растений, составленных В.А. Усольцевым (2002, 2010) и фрагментированных на листья, корни, ветви



и стволы, получить количественные показатели чистой продуктивности фотосинтеза, поглотительной деятельности корней и темпа нарастания сухой массы растений на уровне организма в онтогенезе (при ухудшении режима питания с истощением почвы растущим древостоем). Для получения убедительных результатов, были проанализированы табличные данные сухих масс по сосне обыкновенной, ели европейской, лиственнице сибирской, дубу черешчатому, липе сердцевидной, берёзе повислой и ясению обыкновенному, произрастающих на территории России от Северо-запада до Дальнего Востока и в соседних европейских странах (всего в 83 пунктах), различающихся по бонитету, густоте, лесорастительным условиям, величине прихода ФАР, количеству осадков, температуре воздуха и почвы, почвенному плодородию, продолжительности вегетационного периода и онтогенеза.

В различных почвенно-климатических условиях для всех пород в возрасте от 5-20 до 80-400 лет установлены эколого-физиологические характеристики: количественные показатели чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) в  $\text{г/м}^2$  день, и поглощения активными корнями N, P, K, Ca и Mg в  $\text{мг/м}^2$ сутки и характер их взаимосвязи на уровне организма в онтогенезе. У всех пород, независимо от условий произрастания, в возрасте от 10-15 до 40-60 лет, по мере истощения почвенных ресурсов растущим насаждением, резко падало поглощение минеральных элементов, после чего показатель постепенно снижался. В ответ на снижение с возрастом поглотительной деятельности корней у растений всех пород во всех регионах на уровне организма активизировалась неспецифическая адаптивная реакция, вызвавшая физиологические, функциональные и морфологические изменения, направленные на стабилизацию гомеостатического равновесия биологической системы и приведшая к увеличению активной поверхности корней относительно площади листьев (КП/ФП) с целью дополнительного обеспечения надземной части элементами питания для поддержки жизненно необходимого процесса фотосинтеза и стабилизации биологической продуктивности растений. Снижение минеральной продуктивности корней (МП) отрицательно сказывалось на величине ЧПФ и биологической продуктивности (БП) растений, так как корреляционная связь МП (по всем элементам) с ЧПФ и БП при всех условиях среды на протяжении онтогенеза была положительная ( $r =$  от 0,728 до 0,992 и от 0,968 до 0,997 соответственно). Полученные данные свидетельствуют о решающей роли деятельности корневой системы в регулировании процесса фотосинтеза и биологической продуктивности растений на уровне организма в онтогенезе независимо от условий произрастания. Установлено, что в условиях, улучшающих корневое питание, (внесение удобрений, симбиотическое взаимодействие с грибом, удаление конкурирующих растений, благоприятное соотношение пород) растения реагировали изменением отношения КП/ФП в пользу роста площади листового аппарата, а в условиях истощения запаса минеральных элементов в почве древесными растениями в онтогенезе они реагировали изменением отношения КП/ФП в пользу роста активной поверхности корней. Следовательно, ведущим фактором повышения продуктивности древесных пород является улучшение условий корневого питания, способствующего формированию повышенного фотосинтетического потенциала, определяющего биологическую продуктивность растения.

Таким образом, показатели корневого питания, фотосинтетической активности листового аппарата и характер их связи являются чувствительными характеристиками реакции древесных пород на действующий комплекс факторов внешней среды и с эколого-физиологических позиций могут использоваться для оценки их адаптивности и управления продукционным процессом.

На основании проведённых исследований было установлено:

1. В модельных микрополевых опытах на дерново-подзолистой и серой лесной почвах на уровне организма отработан и апробирован балансовый метод, позволяющий получать количественные эколого-физиологические характеристики адаптивной реакции лесных древесных пород на различные уровни питания. Для сравнительного определения БП пород, установлена высокая корреляция между начальной и конечной сухими массами у девяти лесообразующих пород в различных эдафических условиях (г варьировал от 0,850 до 0,971).

2. Морфологические параметры активной части корневой системы в пределах растения характеризуются стабильностью и видоспецифичностью. Различия между породами по поглощению N, P и K в мг/м<sup>2</sup>сутки в пределах опыта достигали соответственно 4,5, 2,5 и 3,2 раза. Чистая продуктивность фотосинтеза хвойных пород была в 1,9-16,6 раза ниже, чем лиственных, а БП сравниваемых пород различалась в 1,2-12,9 раза. Наибольшей БП в условиях Поволжья характеризовались растения лиственницы сибирской, берёзы повислой и сосны обыкновенной. Повышение БП растений происходило больше за счёт величины ФП, нежели ЧПФ. Коэффициент корреляции между величиной ФП и БП растений был на уровне от 0,677 до 0,991.

3. При росте уровней азотного, фосфорного и калийного питания в пределах толерантности (в дозах от 30 до 240 кг/га) у лиственницы и сосны на уровне организма отношение КП к ФП менялось в пользу листьев в 2,83 и 2,80 раза, в 2,43 и 2,00 и в 3,40 и 2,80 раза соответственно. Экологически корректными и экономически целесообразными дозами азотных удобрений для семян лиственницы, сосны и дуба можно считать внесение соответственно 30, 60 и 60 кг/га азота на фоне 60 кг/га фосфора и калия, фосфора для лиственницы и сосны соответственно 30 и 60 кг/га при 60 кг/га N и K, а калия для обоих пород по 60 кг/га при 60 кг/га N и P.

4. Реакция растений лиственницы, ели и дуба на все формы вносимого азота проявлялась в снижении отношения КП/ФП в пользу поверхности хвои и повышения поглощения корнями N, P и K. Максимальная биологическая продуктивность лиственницы наблюдалась при внесении амидной формы, а у ели и дуба различий при всех формах азота не обнаружено.

5. Симбиоз растений лиственницы и сосны, вызванный инокуляцией почвы спорами мухомора красного в дозе 5,8-92,8 млн./м<sup>2</sup> и маслёнка жёлтого в дозе 7,4-118,5 млн./м<sup>2</sup> приводил к смещению на уровне организма соотношения КП/ФП в сторону увеличения поверхности хвои (эффект аналогичный внесению удобрений). Микоризация стимулировала рост ЧПФ, и которая у лиственницы была выше, чем у сосны в 1,6-2,5 раза при инокуляции спорами маслёнка жёлтого и в 2,1-2,7 раза в опыте с мухомором красным. Рост БП в опыте с мухомором составил 1,6-1,8 раза у лиственницы и в 1,3-1,5 раза у сосны, а с маслёнком - соответственно в 1,7-1,9 и в 1,4-1,6 раза. На дерново-подзолистой почве в зоне хвойных лесов для увеличения продуктивности семян лиственницы сибирской и сосны обыкновенной экологически перспективной является инокуляция спорами мухомора красного в дозе 5,8 млн./м<sup>2</sup> а маслёнка жёлтого – в дозе 7,4 млн./м<sup>2</sup> почвы.

7. Уничтожение всей сорной растительности при внесении гербицида гезагард в дозах от 2 до 8 кг/га наблюдалось при выращивании семян сосны обыкновенной на дерново-подзолистой и семян лиственницы сибирской на серой лесной почве. Снятие конкуренции с сорной растительностью стимулировало поглощение минеральных элементов, увеличивало величину листового аппарата и биологическую продуктив-

ность, однако при дозе в 8 кг/га отмечены патологические изменения хвои и снижение БП. Максимальные минеральная продуктивность и значения ЧПФ у растений сосны и лиственницы наблюдались при внесении гезагарда в дозе 2 кг/га. Уничтожение сорняков механически и гербицидом привело к росту БП сосны и лиственницы в 2,1-2,4 и в 1,9-2,2 раза. При выращивании сеянцев лиственницы и сосны экономически и экологически целесообразно применение гербицида гезагард в дозе 2 кг/га.

8. В первые годы жизни продуктивность сеянцев хвойной породы в насаждении лимитируется долей берёзы, а продуктивность берёзы – внутривидовой конкуренцией. При совместном выращивании сосны и берёзы максимальная БП у сосны была в вариантах 100% сосны и 75% сосны (25% берёзы). Прирост сухой массы ( $\Delta P$ ) изучаемых пород во всех вариантах опыта находился в высокой положительной корреляционной зависимости от величины ФП (коэффициент корреляции между ФП и  $\Delta P$  в опыте лиственница-берёза был на уровне от 0,944 до 0,987 и от 0,939 до 0,988, а в опыте сосна-берёза соответственно от 0,968 до 0,993 и от 0,867 до 0,962). В целях снижения межвидовой конкуренции в насаждениях лиственницы и сосны доля берёзы не должна превышать 25% в смеси.

9. Предложенный ретроспективный эколого-физиологический способ преобразования табличных данных сухих масс растений, фрагментированных на листья, стволы, сучья и корни, с применением разработок в области лесоводства, физиологии растений, экологии и агрохимии, а также данных наших модельных опытов и климатических условий, позволяет получить количественные показатели работы корневой системы и листового аппарата на уровне организма в различные возрастные периоды.

10. В березняках от Литвы до Приангарья и центра европейской России Ia -V бонитетов, дубравы I -IV бонитетов, древостои ясеня от Дании до Центрально-чернозёмного региона РФ и липняки II-IV классов бонитета Средней Волги с возрастом снижались поглощение минеральных элементов, ЧПФ, депонирование углерода и биологическая продуктивность, но росло соотношение КП/ФП, что увеличивало подачу элементов питания в надземные органы для поддержания фотосинтеза и стабилизации БП.

11. В ельниках от Северо-запада РФ до Хабаровского края на уровне организма с возрастом растений падало поглощение минеральных элементов, N в 14,9-93,7 раза, P – в 18,7-119,9 и K в 15,4-134,4 раза, а ЧПФ, БП и депонирование углерода соответственно в 2,9-14,0, 1,6-2,6 и 2,3-4,3 раза. Во всех случаях связь МП, ЧПФ, БП и депонирования углерода (ДУ) с возрастом была обратной, а связь МП с ЧПФ и БП – высокой положительной ( $r = 0,728-0,947, 0,699-0,937$  и  $0,762-0,957$ ) и ( $0,929-0,998, 0,921-1,00$  и  $0,937-0,997$ ) для N, P и K соответственно. Однотипная реакция ельников на снижение режима питания с возрастом отмечена и в Северной Европе (от Германии до Пермской области), а также в ельниках разной начальной густоты (от 1180 до 8100 экз./га), где максимальные ЧПФ и БП отмечены в очень редких насаждениях ( $1,12 \text{ г/м}^2 \text{ день}$ , 7,63 раза).

12. В сосняках Северной Евразии от Литвы до тайги Центральной и Восточной Сибири показатели ЧПФ, БП и ДУ с возрастом (от 10-20 до 150-300 лет) снижались. Связь МП с ЧПФ и БП во всех регионах была высокой положительной, а отношение КП/ФП в древостоях всех регионов увеличивалось. Аналогичная неспецифическая реакция сосняков отмечена также на Северо-западе и Центре Русской равнины, в Центральном Чернозёмье, в Поволжье, в Уральском регионе и Тюменской области. Во всех лесорастительных условиях показана определяющая роль корневой системы в воздействии на работу листового аппарата и биологическую продуктивность.

13. В лиственных древостоях России от Архангельской области до Сахалина с возрастом (от 10-50 до 120-400 лет) снижалось поглощение минеральных элементов, ЧПФ, БП и ДУ. С возрастом во всех регионах связь ЧПФ, БП и ДУ была отрицательная, а МП с ЧПФ и БП во всех регионах - высокой положительной. Отмеченные закономерности наблюдались и в древостоях I-V классов бонитета Южного Алтая, а также в условиях Юга Красноярского края.

14. У лиственных, сосновых, еловых, березовых, липовых, дубовых и ясеневых древостоях Ib - I классов бонитета в относительно близких условиях центральной части европейской России, максимальная среднегодовая ЧПФ на уровне организма была у ясеня, дуба и лиственницы, а минимальная - у ели. Породы различались по ЧПФ в 4,3 раза. Поглощение азота у изучаемых пород различалось в 13,6 раза и было максимальным у дуба и ели, а пониженным - у лиственницы, липы и ясеня. В возрасте 30, 60 и 90 лет величины ЧПФ различались в 4,4, 5,0 и 7,0 раз, а поглощение N соответственно в 21,7, 28,0 и 25,6 раза. К 90 летнему возрасту самыми продуктивными породами были дуб, ель, лиственница и сосна. Более низкие показатели имели липа, ясень и берёза. Отмеченные закономерности реакции древостоев подтверждены и в сравнительных условиях Беларуси на сосне, ели, дубе и берёзе.

#### Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

##### *Статьи, в изданиях, рекомендованных ВАК РФ*

1. Лебедев, В.М. Влияние форм азота на фотосинтез, минеральное питание и биологическую продуктивность растений лиственницы сибирской и ели обыкновенной / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. - 2010. - № 6. - С. 14-17.
2. Лебедев, В.М. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесообразующих пород Волго-Вятского региона / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Агрехимия. - 2011. - № 4. - С. 38-44.
3. Лебедев, В.М. Взаимосвязь биологической продуктивности и поглотительной деятельности корней хвойных пород в онтогенезе в зоне южной тайги России / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Агрехимия. - 2012. - № 8. - С. 9-17.
4. Лебедев, В.М. Минеральное питание и биологическая продуктивность сосны обыкновенной в онтогенезе в условиях северной Евразии / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Агрехимия. - 2013. - № 10. - С. 20-29.
5. Лебедев, В.М. Количественные показатели функционирования листового аппарата, корневой системы и биологическая продуктивность растений рода *larix* на уровне организма в онтогенезе в условиях России / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Агрехимия. - 2014. - № 12. - С. 31-41.
6. Лебедев, В.М. Вопросы аллелопатии в лесных фитоценозах - состояние и перспективы / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Агрехимия. - 2015. - № 4. - С. 85-91.
7. Лебедев, В.М. Функционирование листового аппарата, корневой системы и биологической продуктивности лиственницы сибирской на уровне организма в онтогенезе (на примере лиственничников Архангельской области) / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Лесной журнал. - 2018. - № 3. - С. 9-19. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.9
8. Лебедев, В.М. Эколого-физиологические особенности реакции сосны обыкновенной на уровень плодородия почвы как показатель адаптации к условиям среды / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Лесной журнал. - 2019. - № 6. - С. 92-103. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.92
9. Лебедев, Е.В. Фотосинтез, минеральное питание и биологическая продуктивность растений березы повислой и сосны обыкновенной при совместном выращивании / Е.В. Лебе-

дев // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. - 2010. - № 5. - С. 15-19.

10. Лебедев, Е.В. К вопросу о действии гербицида гезагарда (прометрина) на сеянцы сосны обыкновенной в условиях дёрново-подзолистых почв Нижегородского Заволжья / Е.В. Лебедев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2011. - №. 4. - С. 21-23.

11. Лебедев, Е.В. Продуктивность дуба черешчатого при различных уровнях азотного питания / Е.В. Лебедев // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. - 2011. - № 6. - С. 13-16.

12. Лебедев, Е.В. Биологическая продуктивность и минеральное питание ели европейской в онтогенезе в условиях северной Европы / Е.В. Лебедев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. - 2012. - № 198. - С. 4-13.

13. Лебедев, Е.В. Влияние инокуляции спорами *Amanita muscaria* на минеральное питание, фотосинтез и биологическую продуктивность сеянцев *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris* / Е.В. Лебедев // Поволжский экологический журнал. - 2012. - № 4. - С. 408-415.

14. Лебедев, Е.В. Влияние густоты насаждения на минеральное питание и биологическую продуктивность сосны обыкновенной в онтогенезе в центральном Черноземье / Е.В. Лебедев // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. - 2012. - № 4. - С. 35-39.

15. Лебедев, Е.В. Продуктивность фотосинтеза и минеральное питание липы мелколистной на уровне организма в онтогенезе в среднем Поволжье / Е.В. Лебедев // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. - 2012. - № 4. - С. 5-10.

16. Лебедев, Е.В. Количественные показатели чистой продуктивности фотосинтеза, минерального питания и биологической продуктивности лиственницы сибирской в онтогенезе в зоне Южного Алтая / Е.В. Лебедев // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. - 2012. - № 12 (98). - С. 061-066.

17. Лебедев, Е.В. Влияние инокуляции спорами маслёнка жёлтого (*Suillus luteus*) на минеральное питание, фотосинтез и биологическую продуктивность сеянцев лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) и сосны обыкновенной // Вестник Тверского государственного университета. Серия: биология и экология. - № 3. - 2012. - С. 120-130.

18. Лебедев, Е.В. Влияние гербицида гезагарда (прометрина) на сеянцы лиственницы сибирской в условиях серых лесных почв центральной части нижегородской области / Е.В. Лебедев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2012. - № 1(33). - С. 23-26.

19. Лебедев, Е.В. Продуктивность берёзы белой на уровне организма в онтогенезе в европейской части России / Е.В. Лебедев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2012. - №. 4 (36). - С. 18-22.

20. Лебедев, Е.В. Влияние инокуляции грибом *Amanita muscaria* L. на чистую продуктивность фотосинтеза и биологическую продуктивность древесных растений в условиях нижегородской области / Е.В. Лебедев, Р.В. Капустин // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2012. - № 6 (38). - С. 204-207.

21. Лебедев, Е.В. Влияние густоты насаждения на минеральное питание и биологическую продуктивность ели европейской в её онтогенезе / Е.В. Лебедев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2012. - № 6 (38). - С. 34-38.

22. Лебедев, Е.В. Биологическая продуктивность и минеральное питание ясеня обыкновенного в условиях северной Европы / Е.В. Лебедев // Известия Саратовского государственного университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. - 2012. - Т. 12. - № 3. - С. 93-100.

23. Лебедев, Е.В. Влияние форм азота на минеральное питание, фотосинтез и продуктивность дуба черешчатого / Е.В. Лебедев // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. - 2012. - № 6. - С. 36-39.

24. Лебедев, Е.В. Влияние типа лесорастительных условий на поглотительную деятельность корневой системы и биологическую продуктивность лиственницы сибирской на уровне организма в онтогенезе / Е.В. Лебедев // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. - 2013. - № 1. - С. 68-74.

25. Лебедев, Е.В. Биологическая продуктивность дуба черешчатого на уровне организма в онтогенезе в европейской части России / Е.В. Лебедев // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. - 2013. - № 3 (95). - С. 28-32.

26. Лебедев, Е.В. Продуктивность, фотосинтез и минеральное питание дуба черешчатого, березы пушистой и липы сердцевидной в европейской части России на уровне организма в онтогенезе / Е.В. Лебедев // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. - 2013. - № 3 (95). - С. 33-39.

27. Лебедев, Е.В. Минеральное питание и биологическая продуктивность основных лесобразующих пород Беларуси в онтогенезе / Е.В. Лебедев // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. - 2013. - № 3. - С. 23-29.

28. Лебедев, Е.В. Количественная характеристика функционирования листового аппарата, корневой системы и биологической продуктивности сосны обыкновенной в онтогенезе в условиях Поволжья / Е.В. Лебедев // Вестник Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. - 2013. - № 3-1. - С. 138-144.

29. Лебедев, Е.В. Минеральное питание и биологическая продуктивность берёзы белой в онтогенезе в северной Евразии / Е.В. Лебедев // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. - 2013. - № 5 (103). - С. 086-091.

30. Лебедев, Е.В. Биолого-физиологические особенности сеянцев сосны обыкновенной в различных лесорастительных зонах Нижегородской области / Е.В. Лебедев, Р.В. Капустин // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2013. - № 5 (43). - С. 213-215.

31. Лебедев, Е.В. Поглотительная деятельность корней и биологическая продуктивность сосны обыкновенной в онтогенезе в Уральском регионе / Е.В. Лебедев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2013. - № 4 (42). - С. 9-13.

32. Lebedev, E.V. Scotch pine root system absorptive activity and biological productivity in the ontogeny of the Tyumen region / E.V. Lebedev // Tyumen State University Herald. - 2013. - № 12. - P. 75-83.

33. Лебедев, Е.В. Минеральное питание и биологическая продуктивность сосны обыкновенной в древостоях разных бонитетов на уровне организма в онтогенезе в Центральном Черноземье / Е.В. Лебедев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2014. - № 5 (49). - С. 51-55.

34. Лебедев, Е.В. Фотосинтез, минеральное питание и биологическая продуктивность древостоев разных бонитетов сосны обыкновенной в республике Беларусь в онтогенезе / Е.В. Лебедев // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. - 2015. - № 4. - С. 37-45.

35. Лебедев, Е.В. Комплексный физиологический анализ таксационных данных фитомассы древостоев *Pinus sylvestris* (pinopsida: pinaceae) на уровне организма в онтогенезе в европейской части России / Е.В. Лебедев // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. - 2015. - № 1. - С. 126-141.

36. Лебедев, Е.В. Количественные показатели взаимодействия корневой системы и листового аппарата у древостоев сосны обыкновенной на уровне организма в онтогенезе в условиях южной тайги и смешанных лесов России / Е.В. Лебедев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2015. - № 2 (52). - С. 166-171.

#### **Статьи в других научных изданиях**

1. Бессчётнов, В.П. Влияние экологического потенциала Волго-Вятского региона на фотосинтез и биологическую продуктивность лесных пород / В.П. Бессчётнов, Е.В. Лебедев //

Проблемы регионального экологического мониторинга: материалы первой научно-практической конференции. Н. Новгород. - 2002. - С. 17-19.

2. Бессчётнов, В.П. Фотосинтез и биологическая продуктивность лесообразующих пород Волго-Вятского региона / В.П. Бессчётнов, Е.В. Лебедев // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. Н. Новгород: НГСХА. - 2002. - С. 107-116.

3. Бессчётнов, В.П. Реакция сеянцев лиственницы и сосны на уровне азотного питания / В.П. Бессчётнов, В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Лесозоологические проблемы Поволжья. – Н. Новгород, НГСХА. - 2003. - С. 21-30.

4. Бессчётнов, В.П. Влияние уровня азотного питания на поглотительную деятельность корневой системы и биологическую продуктивность лиственницы и сосны / В.П. Бессчётнов, В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Лесозоологические проблемы Поволжья. – Н. Новгород, НГСХА. - 2003. - С. 31-45.

5. Ибрагимов, А.К. Экологизация – приоритетное направление современной лесохозяйственной политики / А.К. Ибрагимов, В.П. Бессчётнов, А.В. Подольский, С.Ф. Ряполов, Е.В. Лебедев // Материалы международного симпозиума, 4-5 ноября 2003 г. «Стратегия развития сельского, лесного хозяйства и сферы услуг в Российской Федерации и в мире». - Н.Новгород. - 2003. - С. 68-69.

6. Ибрагимов, А.К. О некоторых ключевых понятиях современной лесной экологии / А.К. Ибрагимов, Е.В. Лебедев, Д.В. Логунов, С.В. Салин // Материалы VII научно-практической конференции, 12 ноября 2003 г. Экологическое образование и воспитание в Нижегородской обл. Н.Новгород. - 2003. - С. 42-43.

7. Ибрагимов, А.К. Экологическая роль феномена смены пород и антропогенные смены типов леса / А.К. Ибрагимов, А.В. Подольский, С.Ф. Ряполов, Е.В. Лебедев // Актуальные проблемы лесного комплекса. Брянск - 2004. - Вып. 9. - С. 104-108.

8. Ибрагимов, А.К. Экологические проблемы лесного комплекса: биоразнообразие, биологические ресурсы и система биологической защиты / А.К. Ибрагимов, В.Г. Егорашин, Е.В. Лебедев // Актуальные проблемы лесного комплекса. - 2005. - № 12. - С. 73-77.

9. Лебедев, Е.В. К методике определения активной поверхности и поглотительной деятельности корневой системы / Е.В. Лебедев // Пути повышения продуктивности лесных насаждений Нижегородской области. - Нижний Новгород. - 2001. - С. 32-39.

10. Лебедев, Е.В. Фотосинтетическая активность листового аппарата и биологическая продуктивность древесных пород в условиях нижегородской области / Е.В. Лебедев // Пути повышения продуктивности лесных насаждений Нижегородской области. - Нижний Новгород. - 2001. - С. 40-44.

11. Лебедев, Е.В. Взаимосвязь листового и корневого питания древесных пород / Е.В. Лебедев // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. - Н. Новгород, НГСХА. - 2002. - С. 145-153.

12. Лебедев, Е.В. Изучение активной части корневой системы древесных пород Волго-Вятского региона // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. - Н. Новгород, НГСХА, 2002. - С. 122-129.

13. Лебедев, Е.В. К методике определения биологической продуктивности лесных пород / Е.В. Лебедев // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. - Н. Новгород, НГСХА. - 2002. - С. 117-121.

14. Лебедев, Е.В. Поглотительная деятельность корневой системы лесообразующих пород Волго-Вятского региона / Е.В. Лебедев // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. - Н. Новгород, НГСХА. - 2002. - С. 130-144.

15. Лебедев, Е.В. Реакция лесообразующих пород Волго-Вятского региона на задымление / Е.В. Лебедев // Лесозоологические проблемы Поволжья. – Н. Новгород, НГСХА. - 2003. - С. 185-193.

16. Лебедев, Е.В. Поглощительная Деятельность корневой системы и биологическая продуктивность древесных пород при повышении концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере / Е.В. Лебедев // Лесозоологические проблемы Поволжья. – Н. Новгород, НГСХА. - 2003. - С. 194-203.
17. Бессчётнов, В.П. Влияние уровня калийного питания на фотосинтез и биологическую продуктивность сеянцев лиственницы и сосны / В.П. Бессчётнов, В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Лесоводство Нижегородской области на рубеже веков. – Н. Новгород, НГСХА. - 2004. - С. 7-13.
18. Лебедев, Е.В. Влияние уровня калийного питания на морфологические особенности, функциональную и физиологическую активность корней сеянцев лиственницы и сосны / Е.В. Лебедев // Лесоводство Нижегородской области на рубеже веков. – Н. Новгород, НГСХА. - 2004. - С. 104-114.
19. Лебедев, Е.В. Фотосинтез и биологическая продуктивность лесных пород Волго-Вятского региона в условиях естественного задымления / Е.В. Лебедев // Материалы Международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов. – Рязань. - 2004. – С. 57-59.
20. Лебедев, В.М. Фотосинтез и биологическая продуктивность сеянцев лиственницы и сосны при различных уровнях фосфорного питания / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Актуальные проблемы лесного хозяйства Нижегородского Поволжья и пути их решения. – Н. Новгород, НГСХА. - 2005. - С. 118-124.
21. Лебедев, В.М. Влияние уровня фосфорного питания на морфологические особенности, функциональную и физиологическую активность корней сеянцев лиственницы и сосны / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Актуальные проблемы лесного хозяйства Нижегородского Поволжья и пути их решения. – Н. Новгород, НГСХА. - 2005. - С. 125-138.
22. Лебедев, Е.В. Фотосинтез и биологическая продуктивность лиственницы сибирской и берёзы повислой при совместном выращивании на серой лесной почве / Е.В. Лебедев, А.В. Моисеев // Актуальные проблемы лесного хозяйства Нижегородского Поволжья и пути их решения. – Н. Новгород, НГСХА. - 2005. - С. 139-150.
23. Ибрагимов, А.К. Биологическое разнообразие как конструктивный фактор стабилизации деградирующих лесных экосистем / А.К. Ибрагимов, В.Г. Егорашин, Е.В. Лебедев // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Мат. II-й Всероссийск. научн. конф. Йошкар-Ола. - 2006. - С.100-101.
24. Лебедев, В.М. Сравнительное определение продуктивности лесных пород / В.М. Лебедев, Е.В. Лебедев // Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования/Материалы междунар. науч. практич. конф. - Белгород.: Политерра. - Т.1. - 2006. - С. 213 - 216.
25. Лебедев, Е.В. Особенности морфологии, функциональной и физиологической активности корневых систем лиственницы сибирской и берёзы повислой при совместном выращивании / Е.В. Лебедев, А.В. Моисеев // Лесной комплекс Нижегородского Поволжья: проблемы, состояние и перспективы развития: сборник научных статей / Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия. – Нижний Новгород. - 2006. - С. 196-205.
26. Лебедев, Е.В. Пути управления биологической продуктивностью древесных пород в условиях Волго-Вятского региона / Е.В. Лебедев // VII Съезд Общества физиологов растений России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» и Международная научная школа «Инновации в биологии для развития биоиндустрии сельскохозяйственной продукции». Материалы докладов (в двух частях). Часть II. (Нижний Новгород, 4-10 июля 2011 г.). – Нижний Новгород, 2011. – С. 418.
27. Лебедев, Е.В. Морфометрические и биологические характеристики сеянцев сосны обыкновенной в питомниках Нижегородской области и пути отбора посадочного материала для создания высокопродуктивных культур / Е.В. Лебедев // Лесное хозяйство Нижегородского Поволжья. – Н. Новгород, НГСХА. - 2013. - С. 88-97.