

БОТАНИКА

УДК 630*161.32:581.43:631.811:676.032.475.442:635.9(2)

КОМПЛЕКСНЫЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ТАКСАЦИОННЫХ ДАННЫХ ФИТОМАССЫ ДРЕВОСТОЕВ *PINUS SYLVESTRIS* (PINOPSIDA: PINACEAE) НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМА В ОНТОГЕНЕЗЕ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Е.В. Лебедев

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия,
Нижний Новгород

Проведён комплексный физиологический анализ таксационных данных фитомассы древостоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Европейской части России. Получены количественные данные чистой продуктивности фотосинтеза, депонирования углерода, поглотительной деятельности корневой системы и биологической продуктивности растений в онтогенезе в возрасте от 10-30 до 130-220 лет. Показана специфика реакции сосны на контрастные климатические и лесорастительные условия на обширных просторах Восточно-Европейской равнины. Выделены зоны, где растения отличались более высокими физиологическими показателями и биологической продуктивностью. Во всех регионах с возрастом растений наблюдалось снижение поглотительной активности корневой системы, чистой продуктивности фотосинтеза, депонирования углерода и биологической продуктивности. Установлена неспецифическая адаптивная реакция растений на прогрессирующий с возрастом недостаток элементов питания, выразившийся в изменении отношения корневого потенциала к фотосинтетическому в пользу корней. Такая реакция позволяла растениям увеличить подачу минеральных элементов в надземные органы для поддержания жизненно необходимого процесса фотосинтеза и возможной стабилизации биологической продуктивности в старших возрастах онтогенеза.

Ключевые слова: *сосна обыкновенная, чистая продуктивность фотосинтеза, минеральное питание, биологическая продуктивность, онтогенез, Европейская Россия.*

Введение. Продуктивность растения определяется сложным взаимодействием почвенно-климатических, биоценотических и физиолого-биохимических факторов (Бузыкин, 2007). Поэтому эффективное управление продукционным процессом насаждений немислимо без учёта количественных значений процессов, протекающих в листовом аппарате и корневой системе на уровне организма. Фотосинтез хвойных, в основном, изучается

газаметрическими методами или на основе анализа флюоресценции хвои (Суворова и др., 2002), что не позволяет получать количественные данные прироста органического вещества за длительный период (вегетацию) из-за весьма сложного учёта потерь на дыхание и корневые экссудаты (Болондинский, 2010). Минеральное питание изучается чаще всего на декапитированных корнях и ограничивается определением адаптивной реакции корневой системы на условия произрастания (Прокушкин и др., 2000). Указанные методы не позволяют рассматривать физиологические процессы на уровне целого организма и установить характер связи между поглощением элементов питания с фотосинтезом и продуктивностью растения. Биологическая продуктивность лесных фитоценозов изучается в основном таксационными методами по таблицам хода роста древостоев. Фитомасса деревьев определяется преимущественно по модельным деревьям при фракционировании надземной части на стволы, ветви, листья (хвою) и подземную часть, когда извлекается корневая система согласно площади питания растения. При этом активная часть её (корневые мочки), выполняющая функцию поглощения, из поля зрения исследователя выпадает. Поэтому говорить о поглотительной деятельности корней древесного растения на уровне организма не приходится. Однако табличные данные по фитомассе лесов Северной Евразии, представленные В.А. Усольцевым (2002) на основе рекурсивно-блочного моделирования обширного материала таблиц хода роста древостоев на уровне организма в различных условиях, позволяют существенно расширить наши знания о биологии древесных растений в онтогенезе, привлекая для этого сведения, полученные в модельных микрополевых опытах с изучаемыми растениями (Лебедев Е.В., 2003; Лебедев В.М., Лебедев Е.М., 2011) и природно-климатические данные мест произрастания (Курнаев, 1973). Целью исследования было проведение по табличным материалам (Усольцев, 2002) комплексного физиологического анализа на уровне организма и получение расчётных количественных данных чистой продуктивности фотосинтеза, минеральной и биологической продуктивности, депонирования углерода и характера связи между ними у растений сосны обыкновенной – *Pinus sylvestris* L., 1753 (Pinopsida: Pinaceae) в онтогенезе в различных регионах Европейской части России, существенно различающихся по природно-климатическим и лесорастительным условиям. онтогенезе в нной (вности емя, в основном получены методом лёного растения), а также поглотительной деятельности корневой систем

Методика. Физиологическому анализу подвергнуты таксационные данные:

1. Сомкнутых сосняков Архангельской области (Левин, 1966). Тип леса – кисличный. Продолжительность безморозного периода (ПБП)

120 дней, осадки – 450 мм в год, возрастной период 30-220 лет с интервалом до 60 лет – 10, а далее – 20 лет. Почвы тундрово-глеевые, климат умеренный, морской.

2. Нормальных сосняков Северной Карелии (Казимиров и др., 1978). Тип леса – лишайниковый. ПБП – 120 дней, осадки – 500 мм в год, возрастной период 20-160 лет, возрастной интервал до 100 лет – 10, а далее – 20 лет. Почвы подзолистые, климат умеренно-континентальный, морской.

3. Сомкнутых сосняков бассейна р. Унжа, Костромской области (Козловский, Павлов, 1967). Бонитет I. ПБП – 130 дней, осадки – 600 мм в год, возрастной период 20-130 лет с интервалом – 10 лет. Климат умеренно-континентальный, почвы дерново-подзолистые.

4. Сомкнутых сосняков Владимирской области (Козловский, Павлов, 1967). Бонитет Ia. ПБП – 130 дней, осадки – 500 мм в год, возрастной период 20-140 лет с интервалом – 10 лет. Климат – умеренно-континентальный, почвы – подзолистые и серые лесные.

5. Сосняков потенциальной продуктивности Центра Европейской России (Тверская и Ярославская области) (Казимиров и др., 1978). Бонитет Ib. ПБП – 130 дней. Годовое количество осадков – 650 мм. Почва дерново-подзолистая. Возрастной период 10-140 лет с интервалом – 10 лет. Климат – умеренно-континентальный.

6. Сомкнутых сосняков Московской области. Бонитет Ia (Козловский, Павлов, 1967). ПБП – 130 дней. Годовое количество осадков – 550 мм. Почва дерново-подзолистая. Возрастной период 20-140 лет с интервалом – 10 лет. Климат – умеренно-континентальный.

7. Сосняков потенциальной производительности степной зоны (Саратовская обл.) бонитета Iv (Нормативы..., 1993), ПБП – 150 дней, осадки – 350 мм в год, возрастной период 10-140 лет с интервалом 10 лет. Климат континентальный, почвы – чернозёмные.

8. Максимально продуктивных сосняков в борах ЦЧР (Белгородская и Воронежская области) (Кирюков Ю.Л., Кирюков С.Ю., 1982). Свежая сложная суборь (C₂). Бонитет Ia. ПБП – 150 дней, осадки – 450 мм в год, возрастной период 10-120 лет с интервалом 10 лет. Климат умеренно-континентальный, почвы – чернозёмные.

Для определения оптической плотности хвои в августе отбирали разновозрастные образцы её с разных сторон и высот кроны с растений от 30 до 100 лет. Из полученного образца массой 500 г брали по 100 свежих хвоинок в пятикратной повторности и определяли поверхность с помощью микроскопа МБС-9 по выведенному нами коэффициенту (Бессчётнов, Лебедев, 2002). После сушки хвоинок при 102⁰С определяли их поверхность, которая составила в расчете на 1 г сухой массы 90 см². Поверхность хвои целого растения рассчитывали умножением сухой массы хвои растения каждого периода на поверхность хвои, приходящуюся на единицу её массы. С тех же

деревьев брали пробы хвои, ветвей, древесины с корой и корней разного диаметра, группировали по органам, и в них определяли содержание N, P и K по (Петербургский, 1968; Радов и др., 1971). Содержание элементов питания в единице сухой массы дерева в каждом возрасте определяли с учётом соотношения органов. О накоплении элементов модельными растениями судили по разнице содержания их в биомассе модельного растения между сравниваемыми периодами. За длительность вегетации принимали безморозный период, так как осенние и зимние отрицательные температуры частично разрушают пигментную систему фотосинтетического аппарата и резко снижают его активность на границах вегетации (Oquist, 1986; Lundmark et al., 1998; Суворова и др., 2003. Чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) рассчитывали в среднем за каждый сравниваемый возрастной период (Ничипорович, 1955) по формуле 1:

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

где: ΔP – прирост абсолютно сухой массы растения за сравниваемый период, г; ФП – фотосинтетический потенциал, характеризующий поверхность хвои, функционировавшую в течение опыта (формула 2):

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

где: S_1 и S_2 – поверхность хвои у модельного растения в начале и в конце возрастного периода, м^2 ; T – длительность безморозного периода за возрастной период, день.

Накопление биомассы 1 м^2 хвои за вегетацию определяли умножением величины ЧПФ на длительность вегетации. Депонирование углерода единицей поверхности хвои определяли по данным (Бобкова и др., 2006). Депонирование углерода на 1 га рассчитывали умножением количества углерода, накопленного 1 м^2 поверхности хвои за вегетацию, на усреднённую поверхность хвои растений сравниваемых периодов приходящуюся на 1 га . О биологической продуктивности (БП) растений судили по относительному увеличению биомассы модельного дерева, полученного из сотен и тысяч растений за каждый возрастной период на протяжении онтогенеза. Для определения активной поверхности корней целого растения использовали значения удельной активной поверхности корневой системы (УАПКС) и длины активных корней, приходящейся на единицу массы пряди, полученные нами в модельных микрополевых опытах с одно- и двухлетними растениями по (Лебедев, 2002, 2003), выращенными на дерново-подзолистых и серых лесных почвах (Муромцев, 1969; Лебедев, 1998). В силу высокого постоянства

характеристик активных корней в пределах растения (диаметра, длины активного корня, величины (УАПКС) и длины корней, приходящихся на единицу массы пряди диаметром 2-3 мм), активную поверхность корней определяли умножением УАПКС на число метров активных корней в единице массы пряди, и на массу корневой системы целого растения (в виде прядей) (Лебедев В.М., Лебедев Е.В., 2011). Под УАПКС понимали активную поверхность, приходящуюся на 1 м длины корневой пряди, см²/м. Были взяты часто наблюдаемые в наших опытах значения: УАПКС – 3,5 см²/м, а длина активных корней в 1 г сухой пряди – 21 м. Таким образом, 1 г сухой массы пряди корней содержит 74 см² активной поверхности. Так как работа листового аппарата и корневой системы – две стороны единого процесса питания растения, то между ними всегда существует тесная функциональная связь. Отношение корневого потенциала (КП) к фотосинтетическому (ФП) в наших опытах (Муромцев, 1969; Лебедев В.М., Лебедев Е.В., 2011) в среднем для сосны было равно 0,20. В функциональном отношении это означает, что 1 м² активной поверхности корней может обслужить 5,0 м² хвои. Знание поверхности хвои среднего модельного растения в каждом возрастном периоде позволяет вычислить размер активной поверхности корней целого растения и долю активной части (корневых мочек) в массе корневой системы. По нашим данным, корневые мочки составляют не более 3% от массы всей корневой системы растения. Эта доля активных корней в массе корней среднего растения применялась в расчетах. Под КП понимали активную поверхность корней, работавшую за время опыта (формула 3):

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

где S_1 и S_2 - активная поверхность корневой системы целого растения в начале и конце возрастного периода, м²; T – продолжительность безморозного периода (за возрастной период), сут.

Вычисленные размеры КП в каждом возрастном периоде позволили определить среднюю минеральную продуктивность (МП) растений (Муромцев, 1969; Лебедев В.М., Лебедев Е.В., 2011), характеризующую количество минерального элемента, поглощённого единицей активной поверхности корней в сутки (формула 4):

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

где $M_2 - M_1$ - привес исследуемого минерального элемента за возрастной период, мг.

Показатели M_1 и M_2 рассчитывали умножением абсолютно сухой массы модельного растения в сравниваемом периоде на содержание элемента в единице биомассы. Потребность в элементах минерального

питания при формировании единицы биомассы у различных видов растений довольно стабильна и контролируется генетически, несмотря на варьирование условий их произрастания, что связано со спецификой обменных процессов, которые целенаправленны и требуют строго нормированного количества элементов. Поэтому определённое нами содержание NPK в единице биомассы сосны обыкновенной можно использовать на уровне организма в различных экологических условиях с большим приближением к истинным значениям (Лавриченко, 1971; Ильин, 1977; Pollmer et al., 1979).

Обработка полученных результатов включала корреляционный и регрессионный анализ.

Результаты и обсуждение. Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) сосны с возрастом снижалась в зависимости от региона в 2,32-6,15 раза (рис. 1а). Связь ЧПФ с возрастом во всех случаях была отрицательной (r варьировал от -0,818 до -0,989). Биологическая продуктивность (БП) растений также снижалась в онтогенезе (в 1,91-5,59 раза), однако связь показателя с возрастом варьировала от средней до высокой отрицательной (r = от -0,665 до -0,889), что объясняется относительной стабилизацией показателя к 60-80 годам (рис. 1б). Количество углерода, депонированного фотосинтетическим аппаратом в расчёте на 1 га, в зависимости от региона, уменьшилось с возрастом в 2,20-7,07 раза (рис. 1в). Между этим показателем и возрастом наблюдалась средней степени и высокая отрицательная корреляция (r = от -0,724 до -0,978).

Минеральная продуктивность (МП) корней с возрастом падала в зависимости от региона по азоту, фосфору и калию в 13,2-21,0, в 16,7-31,4 и в 13,3-26,4 раза соответственно (рис. 2). Связь МП с возрастом растений во всех регионах была отрицательной (r варьировал от -0,786 до -0,913, от -0,749 до -0,897 и от -0,769 до -0,925 по азоту, фосфору и калию соответственно).

Так как изучаемые древостои располагаются в различных климатических зонах, то целесообразно привести минимальные, максимальные и средние значения ЧПФ, БП, депонирования углерода и МП (N) в онтогенезе. Более высокие значения ЧПФ наблюдались в сосняках Владимирской области, показатели БП – в Тверской, Ярославской и Саратовской областях, а депонирование углерода – во Владимирской, Тверской, Ярославской и Саратовской областях (рис. 3а-в). Более высокие показатели МП по азоту наблюдались в Тверской, Ярославской, а также в Белгородской и Воронежской областях (рис. 3г). Несколько ниже МП была в Архангельской, Саратовской областях и Карелии. Более высокие значения ЧПФ и депонирования углерода у сосны во Владимирской области можно объяснить невысокой начальной густотой древостоя (снижалась с 4,3 до 0,4 тыс./га в процессе онтогенеза) относительно других насаждений.

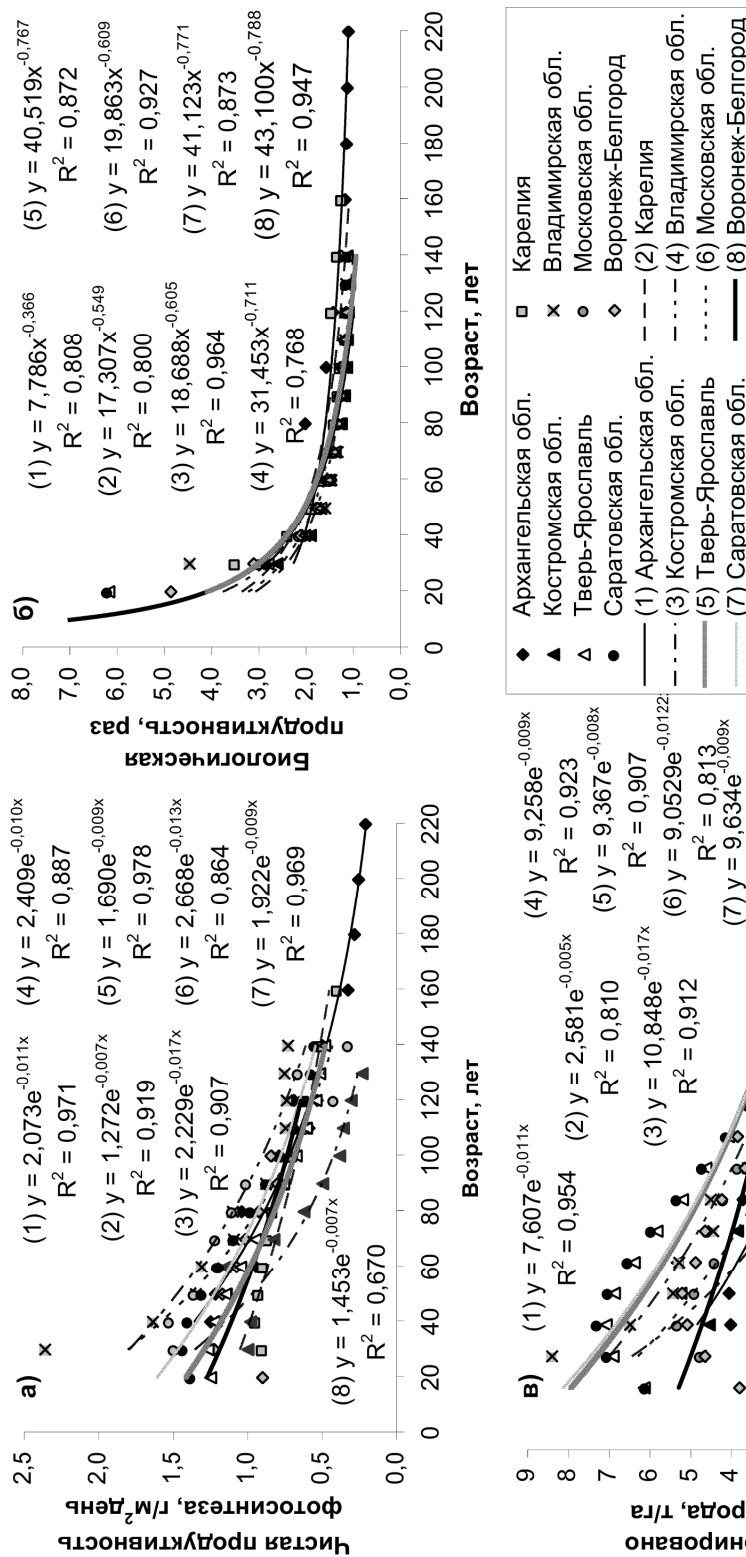


Рис. 1. Чистая продуктивность фотосинтеза, биологическая продуктивность и депонирование углерода растениями сосны обыкновенной в онтогенезе в различных регионах Европейской России

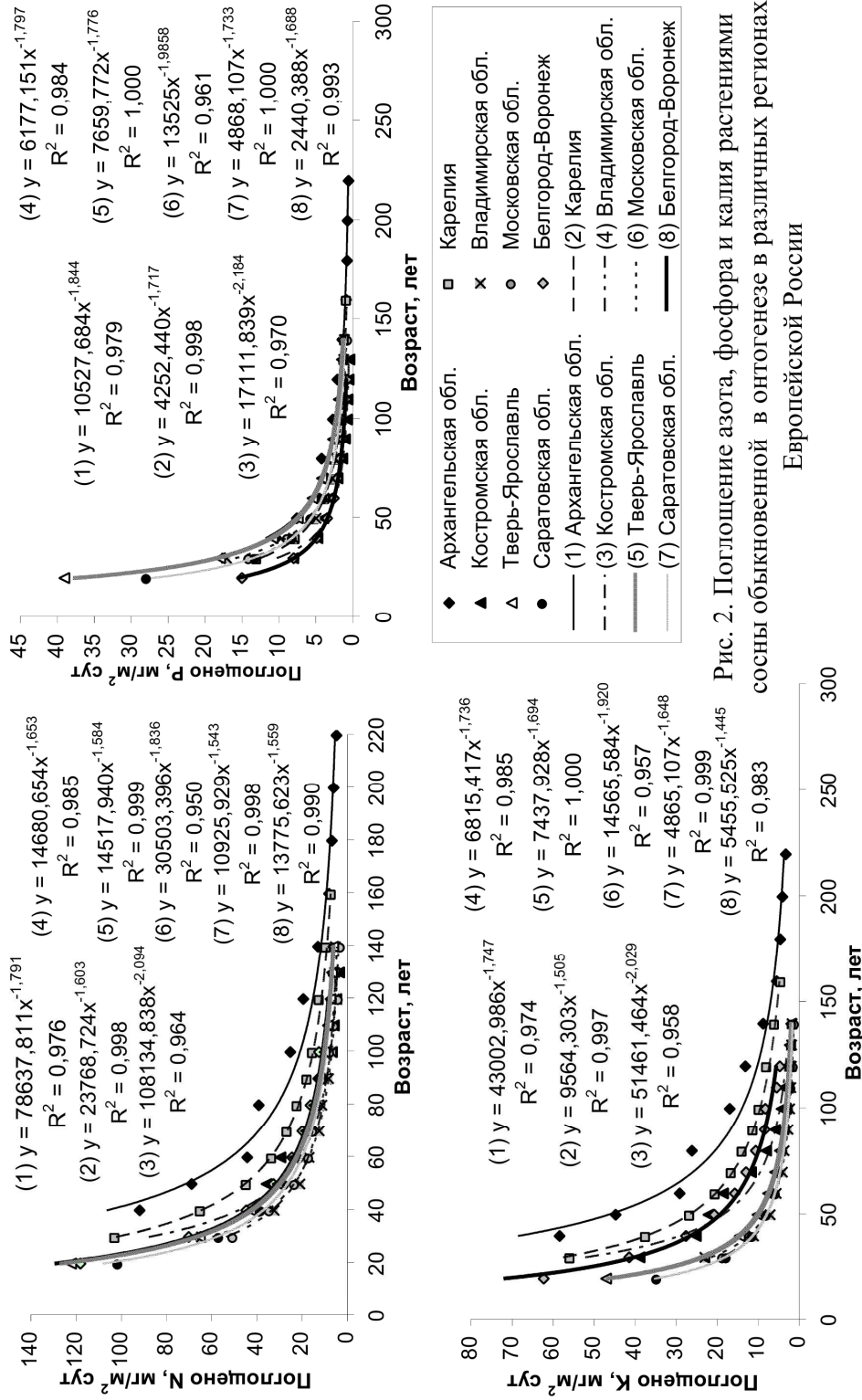


Рис. 2. Поглощение азота, фосфора и калия растениями сосны обыкновенной в онтогенезе в различных регионах Европейской России

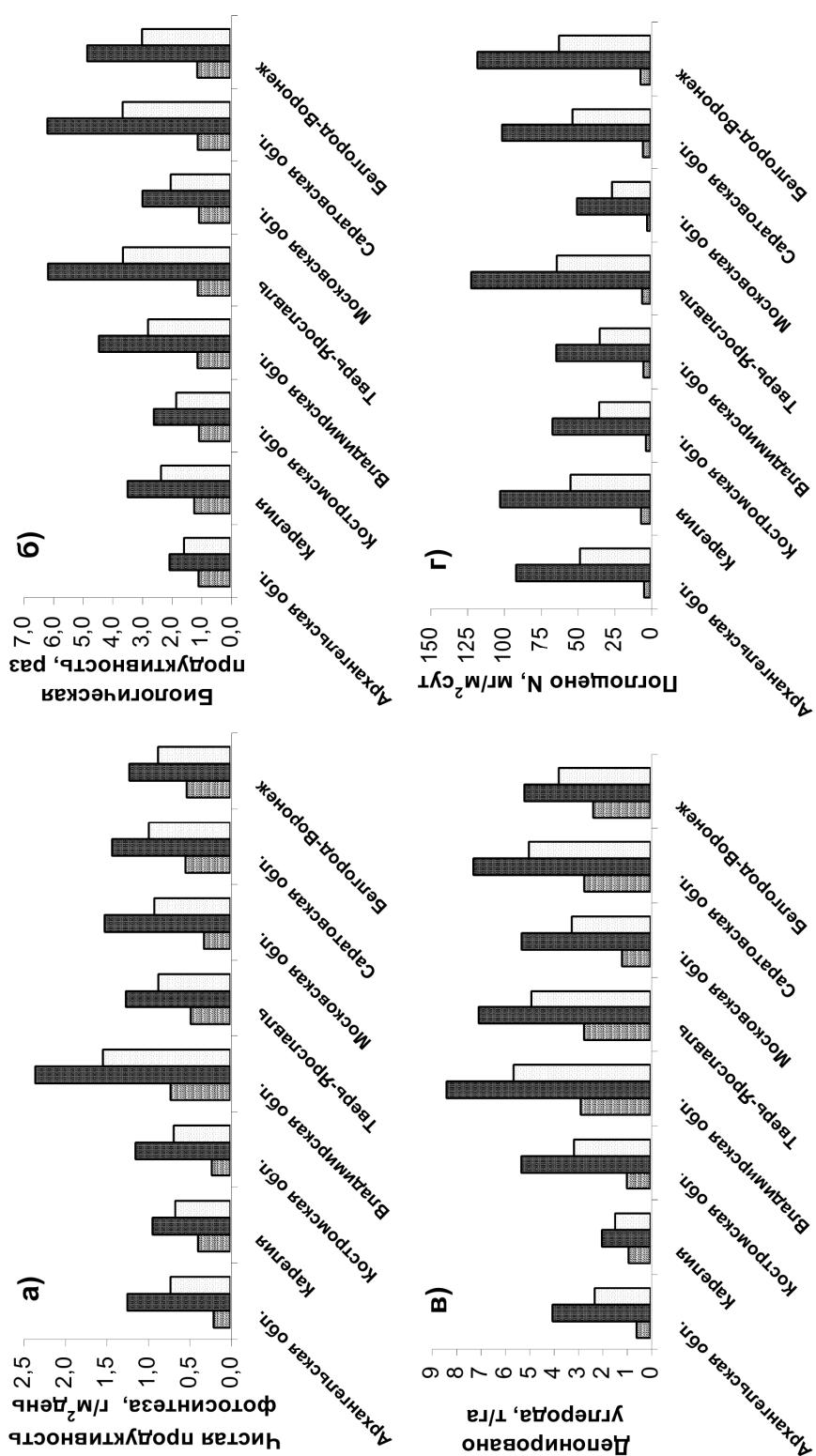


Рис. 3. Влияние экологических условий региона на биологические особенности сосны обыкновенной

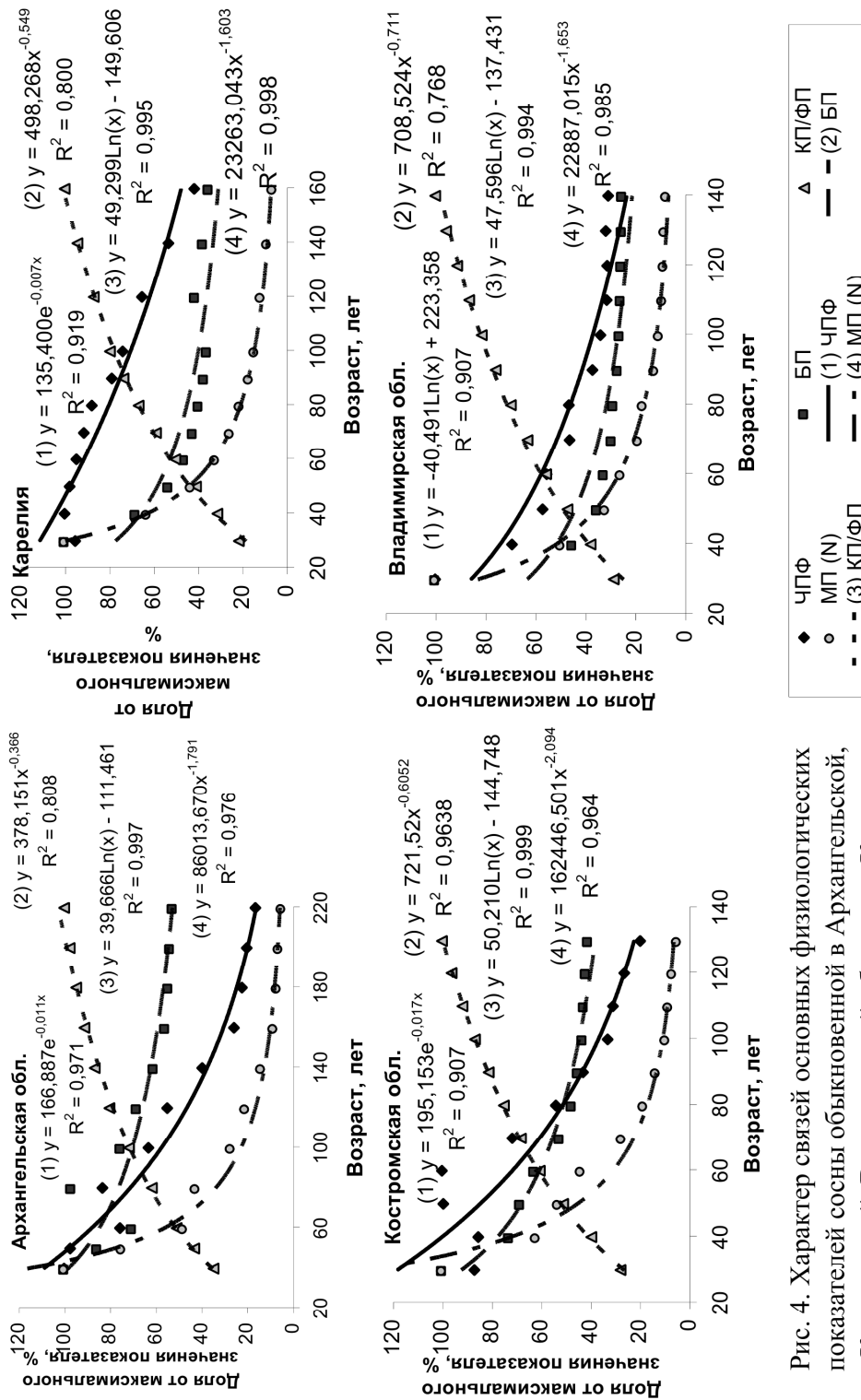


Рис. 4. Характер связей основных физиологических показателей сосны обыкновенной в Архангельской, Костромской, Владимирской областях и Карелии

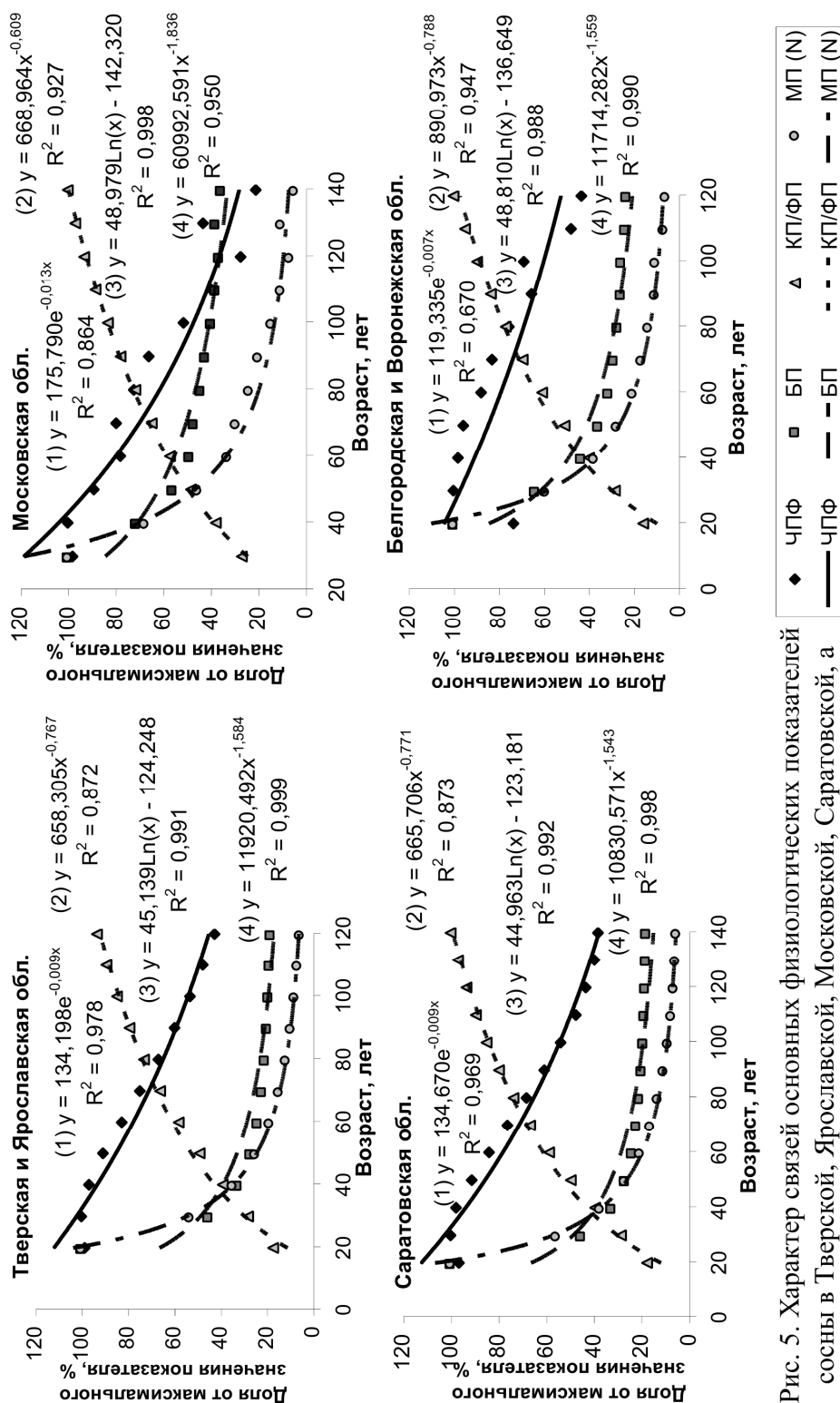


Рис. 5. Характер связей основных физиологических показателей сосны в Тверской, Ярославской, Московской, Саратовской, а также в Белгородской и Воронежской обл.

Это позволило растениям сформировать фотосинтетический аппарат при более высокой освещённости и способный функционировать на высоком энергетическом уровне (Kitao et al., 2000). Древостои же Тверской и Ярославской областей имели более высокую начальную густоту (8,0 тыс./га) и максимальный листовой индекс среди изучаемых древостоев (9,5 м² поверхности хвои/м² площади питания). Между размером ФП и приростом биомассы растения существует высокая положительная корреляционная зависимость. Это обстоятельство позволило растениям, даже имея средний в опыте показатель ЧПФ из-за затенения хвои, достигнуть высоких значений БП. Высокая БП древостоев Саратовской, а также Белгородской и Воронежской областей может быть объяснена более благоприятными почвенно-климатическими условиями регионов произрастания.

В целях большего удобства анализа характера взаимосвязи основных физиологических показателей деревьев в онтогенезе, показатели БП, ЧПФ, МП (по азоту), а также отношение корневого потенциала к фотосинтетическому (КП/ФП) приведены в одном масштабе в процентах от их максимальных значений (рис. 4, 5). Физиологические показатели сравнивали с поглощением азота – ведущего элемента питания. С возрастом поглощение азота во всех регионах упало в 13,2-21,0 раза. Падение МП наблюдалось также по фосфору и калию. Корреляция между МП и ЧПФ была положительной, варьировала от слабой до высокой и составила от 0,409 до 0,979, от 0,352 до 0,972 и от 0,472 до 0,975 по азоту, фосфору и калию соответственно. Снижение МП и фотосинтетической активности не могло не сказаться на БП (корреляция МП с БП была высокой положительной и составила по азоту, фосфору и калию от 0,877 до 0,998, от 0,870 до 1,000 и от 0,882 до 0,995 соответственно). Однако в численном выражении снижение БП было не таким резким, как ЧПФ, депонирование углерода и МП (рис. 1 и 2). Это объясняется изменением соотношения КП/ФП, которое с возрастом во всех древостоях возросло в 3,47-13,04 раза. Связь между КП/ФП и возрастом растений была высокой положительной (r варьировал от 0,967 до 0,990) но с возрастом у растений всех исследуемых регионов снижалась функциональная связь корневой системы с фотосинтетическим аппаратом. Падение поглощения азота в расчёте на единицу активной поверхности корневой системы растений сосны в сутки сопровождалось ростом соотношения КП/ФП, что подтверждается высокой обратной связью КП/ФП с МП (r варьировал от -0,851 до -0,966 в зависимости от региона). Корреляции КП/ФП с БП и ЧПФ также были отрицательными (r варьировал соответственно от -0,736 до -0,950 и от -0,742 до -0,975). С возрастом в почвах под насаждениями нарастал дефицит минеральных элементов, адаптивной реакцией на который явилось увеличение активной поверхности корней относительно хвои. Такую реакцию растений на

низкую минеральную обеспеченность корней можно объяснить тем, что в естественных условиях концентрация большинства минеральных 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 в элементах. Значительная же часть движется к корню благодаря диффузии (Nye, Tinker, 1977), которая часто лимитирует скорость их поглощения (Baldwin, 1976), особенно на холодных почвах (Коровин, 1972; Прокушкин, 1982). Поглощение элементов зависит от концентрации почвенного раствора, скорости перемещения их около поверхности корня за счёт диффузии, размера активной поверхности корней и интенсивности их работы. При низких концентрациях и скорости диффузии элементы растения не могли существенно усилить их поглощение, но наращивали активную поверхность корней относительно поверхности хвои с целью увеличения подачи элементов в надземные органы и поддержания жизненно необходимого фотосинтеза. За счёт такой регуляции растений снижение БП с возрастом во всех регионах было не таким резким, как ЧПФ, количество депонированного углерода и МП (N) (рис. 1, 2).

Выводы. 1. Комплексным физиологическим анализом таксационных данных древостоев сосны обыкновенной, произраставших в контрастных экологических условиях, получены количественные данные биологической продуктивности, минерального питания и депонирования углерода на уровне организма в онтогенезе в возрасте от 10-30 до 130-220 лет.

2. Во всех исследуемых регионах с возрастом древостоев падали поглотительная деятельность корней, ЧПФ, депонирование углерода и БП растений. Более высокие значения ЧПФ наблюдались во Владимирской области, показатели БП – в Тверской, Ярославской и Саратовской областях, а депонирование углерода – во Владимирской, Тверской, Ярославской и Саратовской областях. Снижение поглотительной деятельности корней было тесно связано с БП. Между МП и БП по всем регионам коэффициент корреляции был на уровне от 0,870 до 1,000.

3. В результате адаптивной реакции на фоне нарастающего дефицита минеральных элементов растения сосны увеличивали активную поверхность корней относительно поверхности хвои с целью увеличения подачи элементов в надземную часть для поддержания жизненно необходимого процесса фотосинтеза. За счёт регуляторной деятельности растений биологическая продуктивность древостоев во всех регионах не имела значительных различий.

4. Предложенный способ преобразования таксационных данных древостоев в физиологические позволяет существенно расширить наши знания о биологии древесных растений в различных условиях на уровне

организма в онтогенезе, что может стать теоретической основой для выбора породного состава и разработки технологий, повышающих продукционный процесс в культурах.

Список литературы

- Бессчётнов В.П., Лебедев Е.В.* 2002. Фотосинтез и биологическая продуктивность лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. НГСХА. Н. Новгород. С. 107-116.
- Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Кузин С.Н.* 2006. Углеродный цикл в еловых экосистемах северной тайги // Экология. № 1. С. 23-31.
- Болондинский В.К.* 2010. Исследование зависимости фотосинтеза от интенсивности солнечной радиации, температуры и влажности воздуха у растений карельской березы и березы повислой // Труды Карельского научного центра РАН. № 2. С. 3-9.
- Бузыкин А.И.* 2007. Возможности регулирования продуктивности древостоев // Лесоведение. № 6. С. 65-71.
- Ильин В.Б.* 1977. Элементарный химический состав растений. Факторы его определяющие // Известия Сиб. отд. АН СССР, № 10. Сер. биол. науки. Вып. 2. С. 3-14.
- Казимиров Н.И., Кабанов В.В., Преснухин Ю.В.* 1978. Ход роста сосновых насаждений Северной Карелии // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Ин-т леса КФ АН СССР. С. 102-107.
- Кирюков Ю.Л., Кирюков С.Ю.* 1982. Модели максимально продуктивных насаждений сосны, семенного дуба, семенной берёзы и осины для борových условий Центрально-чернозёмного региона // Лесоведение и лесоводство: Экспресс-информация. № 1. С. 1-48.
- Козловский В.Б., Павлов В.М.* 1967. Ход роста основных лесообразующих пород СССР. М.: Лесн. пром-сть. 327 с.
- Коровин А.И.* 1972. Роль температуры в минеральном питании растений.: Наука. 282 с.
- Курнаев С.Ф.* 1973. Лесорастительное районирование СССР. М.: Изд-во АН СССР. 203 с.
- Лавриченко В.М.* 1971. Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое понятие // Вестник с.-х. науки. № 7. С. 129-134.
- Лебедев В.М.* 1998. Определение активной поверхности и минеральной продуктивности корневой системы плодовых и ягодных культур // В кн. Методика исследования и вариационная статистика в научном плодоводстве. Сб. докладов Международной научно-практической конференции (25-26 марта 1998 г., Мичуринск), т. 2. Мичуринск: Изд-во МГСХА. С. 39-42.
- Лебедев В.М., Лебедев Е.В.* 2011. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Агрехимия. № 4. С. 38-44.
- Лебедев Е.В.* 2002. Поглощительная деятельность корневой системы

- лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. Н. Новгород: НГСХА. С. 130-144.
- Лебедев Е.В. 2003. Возможности повышения биологической продуктивности лесообразующих пород в условиях экологического потенциала Нижегородской области: Дис. ... канд. биол. наук. Н.Новгород. 193 с.
- Левин В.И. 1966. Сосняки европейского Севера: Строение, рост и таксация древостоев. М.: Лесная пром-сть. 152 с.
- Муромцев И.А. 1969. Активная часть корневой системы плодовых растений. М.: Колос. 247 с.
- Ничипорович А.А. 1955. О методах учёта и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // Тр. ИФР АН СССР. Т. 10. С. 210-249.
- Нормативы для таксации лесов Центрального и Южных районов Европейской части Российской Федерации. 1993. М.: Федеральная служба лесн. хоз-ва России. 418 с.
- Петербургский А.В. 1968. Практикум по агрономической химии. М.: Колос. 336 с.
- Прокушкин С.Г. 1982. Минеральное питание сосны (на холодных почвах). Новосибирск: Наука. 191 с.
- Прокушкин С.Г., Стасова В.В., Каверзина В.В. Морфолого-анатомическая реакция корней лиственницы Гмелина на гипотермию // Лесоведение. № 2. С. 14-22.
- Радов А.С, Пустовой И.В, Корольков А.В. 1971. Практикум по агрохимии. М.: Колос. 335 с.
- Суворова Г.Г., Щербатюк А.С., Янькова Л.С., Копытова Л.Д. 2002. Фотосинтетическая продуктивность *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Larix sibirica* // Ботан. журн. Т. 87, № 9. С. 99-109.
- Суворова Г.Г., Щербатюк А.С., Янькова Л.С. 2003. Максимальная интенсивность фотосинтеза ели сибирской и лиственницы сибирской в Прибайкалье // Лесоведение. № 6. С. 58-65.
- Усольцев В.А. 2002. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН. 763 с.
- Baldwin J.P. 1976. Competition for plant nutrients in soil; a theoretical approach // Journal of Agricultural Science. V. 87. P. 341-356.
- Cox J.V., Atkins M.D. 1979. Agricultural ecology: an analysis of world food production systems. San Francisco. 721 p.
- Kitao M., Lei T.T., Koike T., Tobita H., Maruyama Y. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes // Plant Cell Environm. V. 23, № 1. P. 81-89.
- Lundmark, T. et al. Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands // Trees, 1998. Vol. 13, № 2. P. 63-67.
- Nye P.H., Tinker P.B. 1977. Solute movement in the soil - root system. Berkeley, Calif. Univ. California press. 342 p.
- Pollmer W.G., Eberhard D., Klein D., Dhillon B.S. 1979. Genetic control of nitrogen uptake and translocation in maize // Crop. Sci. V. 19. P.82-86.
- Oquist G. 1986. Effects of winter stress on chlorophyll organization and function in Scots pine // Journal of plant physiology. V. 12. P. 169-179.

**COMPREHENSIVE ANALYSIS OF PHYSIOLOGICAL DATA OF
TAXATION PHYTOMASS OF PINUS SYLVESTRIS (PINOPSIDA:
PINACEAE) AT THE ORGANISM LEVEL IN ONTOGENY
EUROPEAN RUSSIA**

E.V. Lebedev

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, Nizhny Novgorod

Was performed the comprehensive physiological analysis of forest taxation data phytomass of pine (*Pinus sylvestris* L.) in the European part of Russia. Were obtained quantitative data net photosynthetic efficiency, carbon sequestration, the absorptive activity of the root system and the biological productivity of plants in the ontogeny of the ages of 10-30 to 130-220 years. Shown the specificity of the reaction to the pine contrasting climatic and site conditions in the vast expanses of the East European plain. Were identified the zones where the plants have a higher physiological characteristics and biological productivity. In all regions, with the age of the plants there was a decrease absorptive activity of the root system, the net photosynthetic productivity, carbon sequestration and biological productivity. Installed nonspecific adaptive response of plants to a progressive age-lack of nutrients, expressed in a change of attitude to the photosynthetic potential of the root in favor of roots. Such reactions allow the plant to increase the supply of mineral elements in the aerial parts to maintain vital processes of photosynthesis and possible stabilization of biological productivity in older age ontogeny.

Keywords: *Scotch pine, the net productivity of photosynthesis, mineral nutrition, biological productivity, ontogeny, European Russia.*

Об авторах:

ЛЕБЕДЕВ Евгений Валентинович – кандидат биологических наук, доцент кафедры лесных культур, ФГБОУ ВПО «Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия», 603107, Нижний Новгород, просп. Гагарина, д. 97, e-mail: proximus77@mail.ru

Лебедев Е.В. Комплексный физиологический анализ таксационных данных фитомассы древостоев *Pinus sylvestris* (Pinopsida: Pinaceae) на уровне организма в онтогенезе в Европейской части России / С.В. Лебедев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2015. № 1. С. 126-141.