

УДК 581.43:631.811:630\*161.32:676.032.16

DOI: 10.17238/issn0536-1036. 2019.6.92

## ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА УРОВЕНЬ ПЛОДОРОДИЯ ПОЧВЫ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

*В.М. Лебедев, д-р с.-х. наук, проф; ResearcherID: [M-8699-2019](#)*

*ORCID: [0000-0003-3316-854X](#)*

*Е.В. Лебедев, канд. биол. наук, доц; ResearcherID: [G-9445-2019](#)*

*ORCID: [0000-0002-5824-6981](#)*

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, просп. Гагарина, д. 97, г. Н. Новгород, Россия, 603107; e-mail: proximus39@mail.ru, proximus77@mail.ru

Проведены комплексные эколого-физиологические исследования на уровне организма реакции растений сосны обыкновенной на изменение плодородия почвы в целях получения количественных показателей функционирования листового аппарата, корневой системы и характера их взаимосвязи. Биологическую продуктивность рассчитывали по В.М. и Е.В. Лебедевым, чистую продуктивность фотосинтеза – по А.А. Ничипоровичу, минеральную продуктивность – по В.М. Лебедеву. В условиях микрополевого опыта на серой лесной почве изучена реакция 2–3-летних растений сосны обыкновенной на внесение на фоне  $P_{60}K_{60}$  по 30, 60, 120 и 240 кг/га азота. Выявлено, что увеличение уровня азотного питания привело к изменению эколого-физиологических показателей работы корневой системы и листового аппарата (отношения корневого потенциала к фотосинтетическому, поглощения азота единицей активной поверхности корней в сутки, чистой продуктивности фотосинтеза, биологической продуктивности растений). Уровень азотного питания практически не влиял на чистую продуктивность фотосинтеза, но способствовал повышению биологической продуктивности в 1,2–1,5 раза. Рост уровня азотного питания привел к изменению соотношения между величинами корневого и фотосинтетического потенциалов в пользу листового аппарата. Между фотосинтетическим потенциалом и приростом сухой массы установлена высокая положительная связь ( $r = 0,931-0,992$ ), между отношением корневого потенциала к фотосинтетическому и поглощением азота – высокая отрицательная корреляция ( $r = -(0,843-0,963)$ ). Максимальное значение биологической продуктивности у сосны было отмечено при дозе азота 120 кг/га. Дальнейшее повышение уровня азотного питания привело к уменьшению этого показателя и оказалось токсичным. Реакция сосны на снижение плодородия почвы (вследствие его высокой инерционности) определена в результате ретроспективного комплексного эколого-физиологического анализа табличных данных фитомассы, составленных В.А. Усольцевым, для древостоев, произрастающих в европейской и азиатской частях России в возрастной период от 10–20 до 150–300 лет. Естественное снижение плодородия почвы во всех регионах с возрастом древостоев сосны от 25 до 100 лет вызвало уменьшение поглощения азота в 18,5–84,5 раза, чистой продуктивности фотосинтеза – в 3,4–18,0 раз. Корреляция между возрастом растений и поглощением азота и чистой продуктивностью фотосинтеза варьировала от –0,714 до –0,870 и от –0,894 до –0,991 соответственно. Снижение активности работы фотосинтетического аппарата и корневой системы отрицательно сказалось на биологической продуктивности, которая упала от 2,8 до 4,0 раз в зависимости от региона. Связь биологической продуктивности с возрастом была высокая отрицательная (коэффициент корреляции варьировал от –0,572 до –0,783). Связь минеральной продуктивности с биологической продуктивностью и чистой продуктивностью фотосинтеза во всех случаях была высокой положительной: от 0,907 до 0,994 и от 0,757 до 0,932 соответственно. Начиная с

25 лет, растения адаптировались к снижению почвенного плодородия путём увеличения отношения корневого потенциала к фотосинтетическому, которое, в зависимости от региона, в течение онтогенеза выросло от 4,8 до 12,5 раза. Такая неспецифическая реакция подтверждается высокой положительной корреляцией ( $r = 0,947-0,997$ ) отношения корневого потенциала к фотосинтетическому с возрастом дерева.

**Для цитирования:** Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Эколого-физиологические особенности реакции сосны обыкновенной на уровень плодородия почвы как показатель адаптации к условиям среды // Лесн. журн. 2019. № 6. С. 92–103. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.92

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, азотное питание, минеральная продуктивность, чистая продуктивность фотосинтеза, уровень организма, биологическая продуктивность.

### *Введение*

При рассмотрении проблемы повышения продуктивности сосновых древостоев с эколого-физиологических позиций весьма важным вопросом является работа адаптивных механизмов растения, обеспечивающих его выживание в изменяющихся условиях внешней среды [10, 20, 24, 30, 31]. При этом динамика продукционного процесса выступает как обобщенный показатель работы листового аппарата, обеспечивающего синтез органических веществ [15], и корневой системы, осуществляющей поглотительную и распределительную функции растения [5]. Поэтому изучение особенностей взаимосвязи фотосинтетического аппарата и корневой системы в изменяющихся условиях является ключом к пониманию изменений продукционного процесса и возможностей его ускорения. Так как работа единицы поверхности листового аппарата и активной части корневой системы может быть различной в зависимости от условий окружающей среды, то целесообразно рассматривать суммарные количественные данные их работы на уровне всего организма.

Определить реакцию древесного вида на повышение и снижение плодородия почвы в границах адаптации в одном эксперименте сложно. Однако совмещение эксперимента по увеличению почвенного плодородия с данными наблюдений за древостоями, истощающими ресурс минеральных элементов в процессе роста, позволит иметь требуемые данные на всем протяжении кривой Шелфорда, между обеими зонами угнетения. Поэтому в задачу исследования входило получение количественных показателей реакции растений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) как на увеличение (путем постановки эксперимента с увеличением азотного питания), так и на снижение (путем проведения ретроспективного комплексного эколого-физиологического анализа составленных В.А. Усольцевым [18] табличных данных фитомассы сосновых древостоев в 7 контрастных экологических условиях произрастания древостоев сосны обыкновенной на пространстве от европейской части России до Центральной и Восточной Сибири в онтогенезе) плодородия.

### *Объекты и методы исследования*

Изучение реакции сосны обыкновенной на повышение содержания азота в почве на уровне организма проведено в условиях микрополевого опыта на

серой лесной почве при внесении  $P_{60}K_{60}$  и удваивающихся доз азота в диапазоне 30...240 кг/га. По окончании вегетационного периода растения извлекали из почвы без нарушения корневых окончаний, фрагментировали на хвою, стебли и корневые пряди, которые взвешивали и проводили морфометрические и аналитические определения. Обработаны данные масс листового аппарата, стволиков, ветвей и корней 72 растений, в том числе измеряли параметры активной и проводящей частей корневых прядей общей длиной более 100 м с точностью  $\pm 1$  мм. Морфометрические показатели корневых систем и минеральную продуктивность определяли по И.А. Муромцеву [13] и В.М. Лебедеву [7] с учетом наших разработок 1999–2008 гг. [9]. Поверхность хвои рассчитывали по приведенной нами ранее методике [1], чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) – по [14, 23], биологическую продуктивность (БП) – делением конечной (за наблюдаемый период) сухой массы растения на начальную [8].

Для уточнения реакции растений на снижение ресурса элементов питания в почве использовали возрастную динамику изменения количественных эколого-физиологических характеристик древостоев сосны обыкновенной, так как почвенный ресурс элементов питания уменьшается с возрастом за счет выноса элементов растущим древостоем и по причине систематического вымывания азота из корнеобитаемого слоя [12, 17, 22, 28]. Количественные эколого-физиологические показатели растений определяли ретроспективным комплексным анализом приведенных В.А. Усольцевым [18] табличных данных фитомассы деревьев сосны в возрасте от 10–20 до 150–300 лет, произраставших в условиях нарастающего снижения плодородия почвы до крайне низкого уровня.

Комплексный анализ табличных данных масс растений [18] для получения количественных показателей функционирования корневой системы, листового аппарата и БП на уровне организма в различные возрастные периоды проводили балансовым методом с использованием данных наших модельных опытов [9], почвенно-климатических показателей мест произрастания [4] и вышеописанных методов изучения ЧПФ, минеральной продуктивности корней (поглощение азота N) – МП(N) корней и БП. Продолжительность вегетации определяли по безморозному периоду [25]. На уровень организма переходили путем пересчета суммарных сухих масс всех фракций растений, приведенных на 1 га [18], на растение средней массы. Расчёт поверхности хвои растений выполняли по методике [11].

Исходя из свойств модулярного организма [19] и высокого сходства анатомического строения корневых прядей (соотношения параметров активных и проводящих корней в пределах корневой системы [7, 13]), для определения активной поверхности корней целого растения использовали данные модельных опытов [9]. Наши суждения о возможности применения такого подхода основаны на том, что модулярные организмы растут за счет относительного увеличения количества физиологически активных «модулей», составляющих корневую систему и листовую аппарат.

Надземные и подземные модули первого уровня всегда молодые и функционально взаимосвязаны и обеспечивают гомеостатическое равновесие в системе, определяемое генотипом. Поэтому у модулярного организма физиологические функции листьев (фотосинтетическая деятельность) и корней первичного строения (поглощительная активность) растений разного возраста можно считать идентичными. Детальный анализ активной части корневой системы

и МП(N) корней проведен по [7, 13]. Концентрацию элементов питания в сухой массе растений определяли с использованием общепринятых агрохимических методик. Поскольку из-за генетического контроля процессов метаболизма концентрация элементов в сухой массе древесных растений мало подвержена колебаниям даже с изменением условий окружающей среды [2, 3, 6, 16, 27], то установленные нами для Поволжского региона значения их концентрации в биомассе можно использовать (с большим приближением к истинному значению) и в других экологических условиях.

### Результаты исследования и их обсуждение

Увеличение ресурса азотного питания в почве (30...240 кг/га) изменило аутоэкологические показатели работы корневой системы и листового аппарата: отношение корневого потенциала к фотосинтетическому (КП/ФП), МП(N) корней, ЧПФ и БП растений. Для наглядного представления взаимосвязи отношения КП/ФП с показателями работы листового аппарата, корневой системы и БП приведены по единой шкале в процентах от максимума показателя (рис. 1).

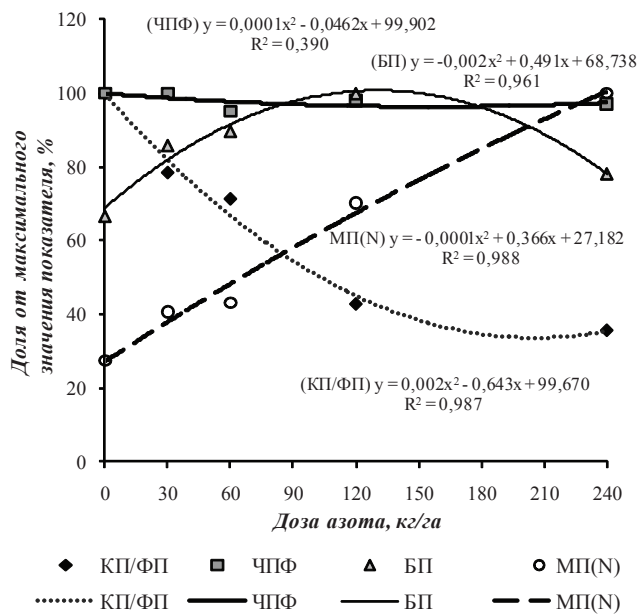


Рис. 1. Динамика основных физиологических показателей сосны обыкновенной при изменении азотного питания

Fig. 1. Dynamics of the main physiological parameters of Scots pine when nitrogen nutrition changes

Показано, что изменение дозы азота слабо отразилось на ЧПФ, но способствовало повышению БП в 1,2–1,5 раза. Между значениями ЧПФ и приростом биомассы ( $\Delta P$ ) коэффициент корреляции  $r = -0,449...0,460$ . Удобрения усиливали ростовые процессы поверхности хвои, приходящейся на единицу биомассы растения и фотосинтетического потенциала. Между ФП и  $\Delta P$  установлена высокая положительная корреляционная зависимость в диапазоне от 0,931 до 0,992. Таким образом, с повышением уровня азотного питания растения сосны

для роста БП предпочитали не усиление энергетической эффективности фотосинтеза (ЧПФ), а увеличение поверхности хвои (ФП). Между КП/ФП и МП(N) установлена высокая отрицательная корреляционная связь ( $r = - (0,843-0,963)$ ). Максимальное значение БП на фоне  $P_{60}K_{60}$  у сосны вышло на плато при дозе азота 120 кг/га. Дальнейшее повышение уровня азотного питания оказалось токсичным и приводило к снижению БП. На рост уровня азотного питания в почве в границах адаптации растения сосны реагировали активизацией физиологических, функциональных и морфологических процессов, направленных на стабилизацию гомеостатического равновесия в организме.

Установлено, что во всех регионах России, начиная с возраста 25 лет и до 100 лет, наблюдалось резкое (от 18,5 до 84,5 раза) снижение поглощения азота (рис. 2).

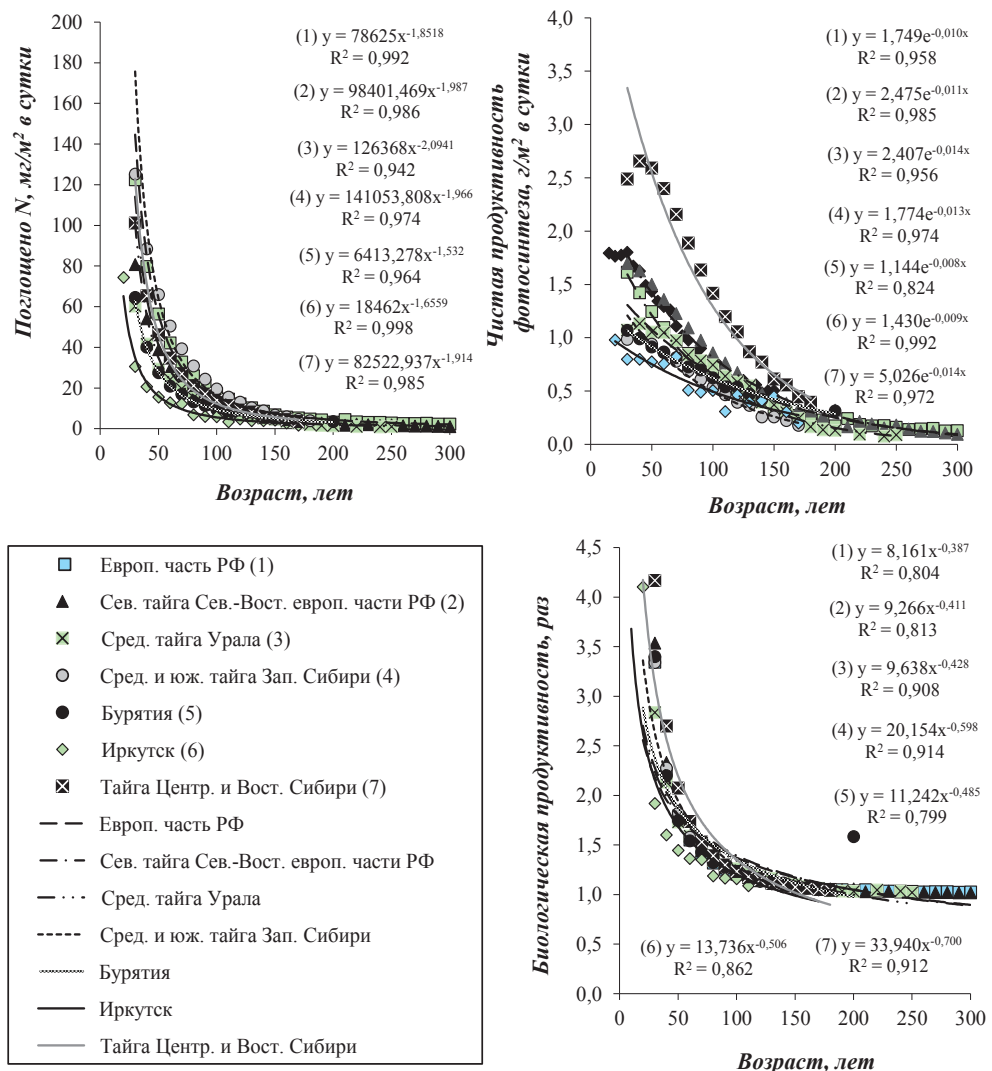


Рис. 2. Динамика основных физиологических показателей сосны обыкновенной с возрастом при снижении почвенного плодородия

Fig. 2. Dynamics of the main physiological parameters of Scots pine with age during a decrease in soil fertility

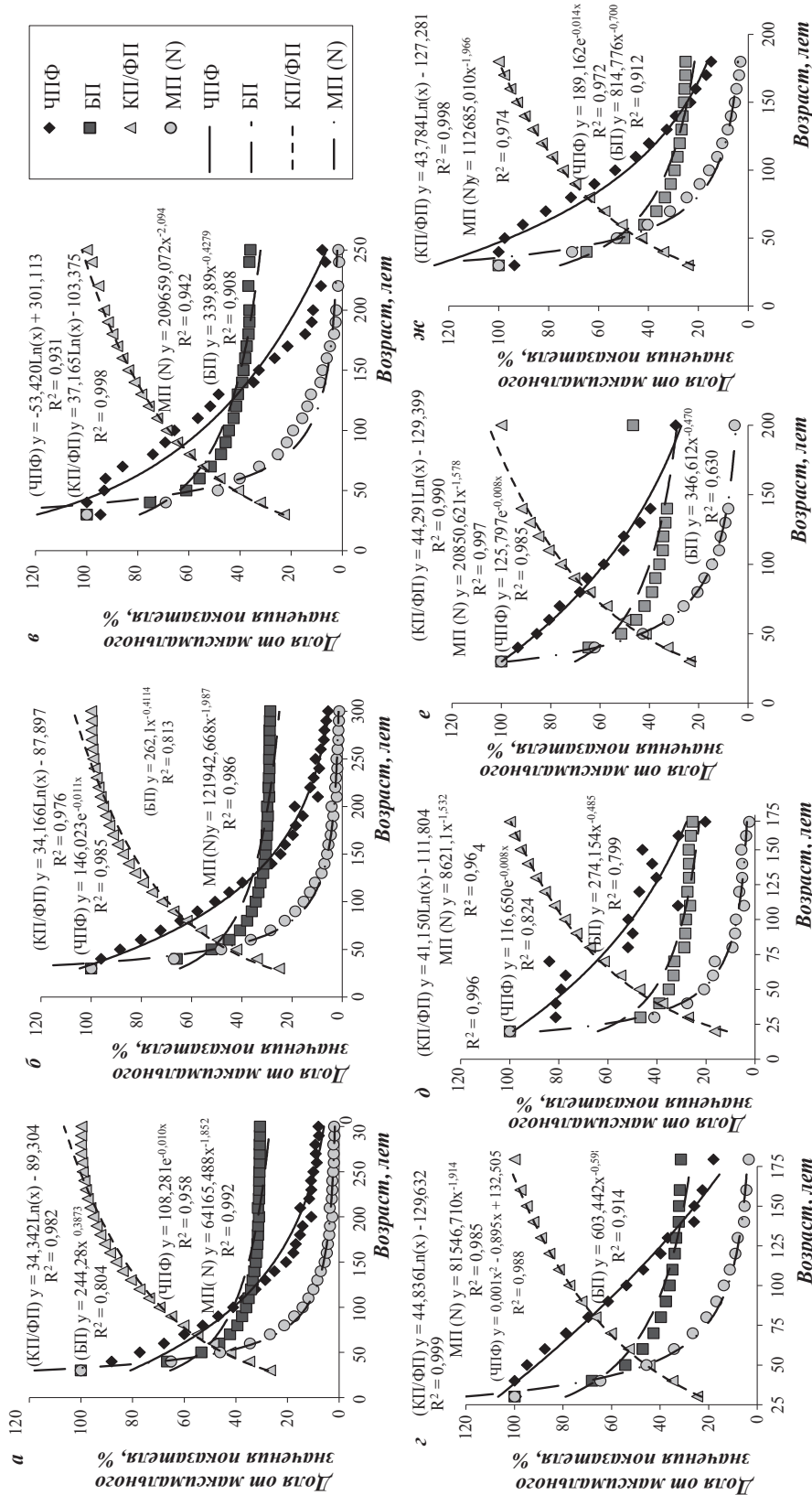


Рис. 3. Возрастная динамика основных физиологических показателей сосны обыкновенной в древостоях европейской и азиатской частей России

Fig. 3. Age dynamics of the main physiological parameters of Scots pine in the stands of the European and Asian parts of Russia

Коэффициент корреляции между значениями МП(N) и возрастом растений  $r = -(0,714-0,870)$ . Истощение почвенного ресурса азота отрицательно сказалось на работе листового аппарата: ЧПФ за время наблюдения по регионам снизилось в 3,4–18,0 раза). Между возрастом растений и значениями ЧПФ выявлена высокая отрицательная корреляционная зависимость ( $r = -(0,894-0,991)$ ).

Пониженное функционирование корневой системы и листового аппарата отразилось на величине БП (значение уменьшилось в 2,8–4,0 раза). Между возрастом растений и значениями БП наблюдалась отрицательная корреляционная зависимость ( $r = -(0,572-0,783)$ ). В рассматриваемые возрастные периоды во всех регионах у растений сосны между МП(N), ЧПФ и БП просматривается высокая положительная корреляционная зависимость ( $r$  изменяется соответственно от 0,757 до 0,932 и от 0,907 до 0,994). Если до 100-летнего возрастного периода растений естественное плодородие почвы регионов вызывало некоторое различие в поглощении корнями азота, то в последующие годы поглотительная деятельность корней у растений сосны во всех регионах была практически на одном, крайне низком уровне.

Таким образом, у растений сосны на уровне организма с 25-летнего возраста на снижение плодородия почвы активизируется неспецифическая адаптивная реакция, направленная на стабилизацию гомеостатического равновесия в системе и приведшая к изменению соотношения КП/ФП (рис. 3; *a* – европейская часть РФ, *b* – северная тайга северо-Востока европейской части РФ, *в* – средняя тайга Урала, *г* – средняя и южная тайга Западной Сибири, *д* – Иркутск, *е* – Бурятия, *ж* – тайга Центральной и Восточной Сибири).

С увеличением возраста растений отношение в пользу корней по регионам возрастает в 4,8–12,5 раза, а между значениями КП/ФП и возрастом растений устанавливается высокая обратная ( $r = -(0,947-0,997)$ ) корреляционная связь. Это связано с весьма низкими в природных условиях концентрациями большинства минеральных элементов [21], которые, поступая из почвенного раствора, не могут полностью удовлетворить потребность растений в минеральном питании. Значительная же часть их движется к корню благодаря диффузии [26], которая часто лимитирует скорость их поглощения, особенно на холодных почвах [29]. При низких концентрациях и скорости диффузии элементов растение не может существенно усилить их поглощение, поэтому наращивает активную поверхность корней относительно поверхности хвои в целях увеличения подачи элементов в надземные органы, для поддержания жизненно необходимого фотосинтеза и стабилизации биологической продуктивности.

### *Заключение*

В условиях микрополевого опыта при изменении уровня азотного питания от 30 до 240 кг/га и ретроспективном комплексном эколого-физиологическом анализе табличных данных сухих масс древостоев, произраставших в европейской и азиатской частях России в возрастной период от 10–20 до 150–300 лет, на уровне организма получены сравнительные количественные показатели реакции сосны обыкновенной на повышение и понижение плодородия почвы в пределах толерантности вида, включая зону оптимума, а также обе зоны угнетения кривой Шелфорда.

Повышение уровня азотного питания практически не влияло на чистую продуктивность фотосинтеза сосны, но способствовало росту биологической продуктивности в 1,2–1,5 раза. Повышение уровня азотного питания привело к изменению отношения корневого потенциала к фотосинтетическому в пользу листового аппарата. Между значениями чистой продуктивности фотосинтеза и приростом биомассы коэффициент корреляции изменялся от  $-0,449$  до  $0,460$ , а между фотосинтетическим потенциалом и приростом сухой массы – от  $0,931$  до  $0,992$ . Между отношением корневого потенциала к фотосинтетическому и поглощением азота единицей активной поверхности корней в сутки установлена отрицательная корреляционная связь:  $r = -(0,843...0,963)$ .

Естественное снижение плодородия почвы в онтогенезе изменило отношение корневого потенциала к фотосинтетическому по регионам в пользу корней в 4,8–12,5 раза, поглощение азота единицей активной поверхности корней в сутки снизилось от 18,5 до 84,5 раз. Коэффициент корреляции между возрастом растений и значениями минеральной продуктивности (по азоту) и отношением корневого потенциала к фотосинтетическому варьировал от  $-0,714$  до  $-0,870$  и от  $0,947$  до  $0,997$  соответственно. Истощение почвенного плодородия снизило чистую продуктивность фотосинтеза в 3,4–18,0 раза, биологическую продуктивность – от 2,8 до 4,0 раза. Связь возраста растений с чистой продуктивностью фотосинтеза и биологической продуктивностью была высокая отрицательная: от  $-(0,894-0,991)$  и от  $-(0,572-0,783)$  соответственно.

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бессчѣтнов В.П., Лебедев Е.В. Фотосинтез и биологическая продуктивность лесобразующих пород Волго-Вятского региона // Актуальные проблемы лесного хозяйства и рациональное использование ресурсов Нижегородской области. Н. Новгород, НГСХА, 2002. С. 107–116. [Besschetnov V.P., Lebedev E.V. Photosynthesis and Biological Productivity of Forest-Forming Species of Volga-Vyatka Region. *Actual Problems of Forestry and Rational Use of Natural Resources of Nizhny Novgorod Region*. Nizhny Novgorod, NNSAA Publ., 2002, pp. 107–116].

2. Вахмистров Д.Б., Воронцов В.А. Избирательная способность растений не направлена на обеспечение их максимального роста // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 3. С. 404–412. [Vakhmistrov D.B., Vorontsov V.A. Selective Nutrient Uptake by Plants is not Aimed at Providing Superior Growth. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1997, vol. 44, no. 3, pp. 404–412].

3. Ильин В.Б. Элементарный химический состав растений. Факторы, его определяющие // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1977. № 10. Сер.: Биол. науки. Вып. 2. С. 3–14. [Il'in V.B. Elemental Chemical Composition of Plants. Determinal Factors. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologicheskiye nauki*, 1977, no. 10, iss. 2, pp. 3–14].

4. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1973. 203 с. [Kurnayev S.F. *Forest Site Zoning of the USSR*. Moscow, AN SSSR Publ., 1973. 203 p.].



5. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 647 с. [Kursanov A.L. *Transport of Assimilates in the Plant*. Moscow, Nauka Publ., 1976. 647 p.]
6. Лавриченко В.М. Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое понятие // Вестн. с.-х. науки. 1971. № 7. С. 129–134. [Lavrichenko V.M. The Ratio of Nutrients in Plants as a Species Genotypic Concept. *Vestnik sel'sko-khozyaystvennoy nauki*, 1971, no. 7, pp. 129–134].
7. Лебедев В.М. Определение активной поверхности и минеральной продуктивности корневой системы плодовых и ягодных культур // Методика исследования и вариационная статистика в научном плодоводстве: сб. докл. Междунар. науч.-практ. конф., Мичуринск, 25–26 марта 1998 г. Мичуринск: МГСХА, 1998. Т. 2. С. 39–42. [Lebedev V.M. Determination of the Active Surface and Mineral Productivity of the Root System of Fruit and Berry Crops. *Methods of Research and Variation Statistics in Scientific Fruit Growing: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference, Michurinsk, March 25–26, 1998*. Michurinsk, MGSKhA Publ., 1998, vol. 2, pp. 39–42].
8. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Сравнительное определение продуктивности лесных пород // Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования: VII междунар. симп., Белгород, 24–27 мая 2006 г. Белгород: Полиterra, 2006. Т. 1. С. 213–216. [Lebedev V.M., Lebedev E.V. Comparative Determination of the Forest Species Productivity. *Non-Traditional and Threatened Species of Plants, Natural Compounds and Prospects for Their Use: Proceedings of the 7th International Symposium, Belgorod, May 24–27, 2006*. Belgorod, Polyterra Publ., 2006, vol. 1, pp. 213–216].
9. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Морфологические, функциональные и физиологические особенности активной части корневой системы лесообразующих пород Волго-Вятского региона // Агрохимия. 2011. № 4. С. 38–44. [Lebedev V.M., Lebedev E.V. Morphological, Functional, and Physiological Features of Active Roots of Forest-Forming Species in the Volga-Vyatka Region. *Agrokimiya* [Eurasian Soil Science], 2011, no. 4, pp. 38–44].
10. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Вопросы аллелопатии в лесных фитоценозах – состояние и перспективы // Агрохимия. 2015. № 4. С. 85–91. [Lebedev V.M., Lebedev E.V. Questions of Allelopathy in Forest Phytocenoses – State and Prospects. *Agrokimiya* [Eurasian Soil Science], 2015, no. 4, pp. 85–91].
11. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Функционирование листового аппарата, корневой системы и биологической продуктивности лиственницы сибирской на уровне организма в онтогенезе (на примере лиственничников Архангельской области) // Лесн. журн. 2018. № 3. С. 9–19. (Изв. высш. учеб. заведений). [Lebedev V.M., Lebedev E.V. Functioning of the Leaf Apparatus, Root System and Biological Productivity of Siberian Larch on the Level of the Organism in Ontogeny (the Case of Larch Forests of the Arkhangelsk Region). *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2018, no. 3, pp. 9–19]. DOI: [10.17238/issn0536-1036.2018.3.9](https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.9); URL: [http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/e25/9\\_19.pdf](http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/e25/9_19.pdf)
12. Лиханова Н.В. Влияние сплошнолесосечной рубки на круговорот азота и зольных элементов в ельниках средней тайги: дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2015. 203 с. [Likhanova N.V. *The Impact of Clear Felling on the Cycle of Nitrogen and Ash Elements in Spruce Forests of Middle Taiga*: Cand. Biol. Sci. Diss. Syktyvkar, 2015. 203 p.]
13. Муромцев И.А. Методические указания к изучению всасывающей (активной) части корневой системы плодовых растений // Тр. Плодоовощного института им. И.В. Мичурина. 1967. Т. 21. С. 123–135. [Muromtsev I.A. Methodology Guidelines for the Study of the Suction (Active) Part of the Root System of Fruit Plants. *Trudy Plodoovoshchnoy instituta im. I.V. Michurina*, 1967, vol. 21, pp. 123–135].
14. Ничипорович А.А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности // Тр. ИФР АН СССР. 1955. Т. 10. С. 210–249. [Nichiporovich A.A. On the Methods of Recording and Studying Photosynthesis as a Yield Factor. *Trudy Instituta Fiziologii Rasteniy AN SSSR*, 1955, vol. 10, pp. 210–249].

15. Ничипорович А.А. Теоретические и практические аспекты проблемы фотосинтеза // Вестн. АН СССР. 1972. № 12. С. 69–76. [Nichiporovich A.A. Theoretical and Practical Aspects of the Problem of Photosynthesis. *Vestnik AN SSSR*, 1972, no. 12, pp. 69–76].

16. Придача В.Б., Сазонова Т.А. Морфофизиологическая реакция сосны обыкновенной в условиях гидролесомелиорации. Влияние рубок ухода, применение удобрений и осушения на содержание азота, фосфора и калия в органах деревьев // Лесн. журн. 2010. № 4. С. 32–38. (Изв. высш. учеб. заведений). [Pridacha V.B., Sazonova T.A. Morphological Response of Scotch Pine under Silvicultural Operations. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2010, no. 4, pp. 32–38]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/873/873b7937e-b1a0eac4e092422cf7309eb.pdf>

17. Разгулин С.М. Минерализация азота в почвах бореальных лесов // Лесоведение. 2008. № 4. С. 57–62. [Razgulin S.M. Mineralisation of Nitrogen in the Soils of Boreal Forests. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2008, no. 4, pp. 57–62].

18. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 763 с. [Usol'tsev V.A. Phytomass of Northern Eurasia Forests: Standards and Elements of Geography. Yekaterinburg, Ural Branch RAS Publ., 2002. 763 p.].

19. Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Malden, MA, Wiley-Blackwell, 1999. 1068 p.

20. Cesco S., Neumann G., Tomasi N., Pinton R., Weisskopf L. Release of Plant-Borne Flavonoids into the Rhizosphere and Their Role in Plant Nutrition. *Plant and Soil*, 2010, vol. 329, iss. 1-2, pp. 1–25. DOI: [10.1007/s11104-009-0266-9](https://doi.org/10.1007/s11104-009-0266-9)

21. Cox G.W., Atkins M.D. *Agricultural Ecology: An Analysis of World Food Production Systems*. San Francisco, W.H. Freeman, 1979. 721 p.

22. Jost G., Dirnböck T., Grabner M.-T., Mirtl M. Nitrogen Leaching of Two Forest Ecosystems in a Karst Watershed. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2011, vol. 218, iss. 1-4, pp. 633–649. DOI: [10.1007/s11270-010-0674-8](https://doi.org/10.1007/s11270-010-0674-8)

23. Kidd F., West C., Briggs G.E. A Quantitative Analysis of the Growth of *Helianthus annuus*. Part I. – The Respiration of the Plant and of Its Parts throughout the Life Cycle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 1921, vol. 92, iss. 648, pp. 368–384. DOI: [10.1098/rspb.1921.0033](https://doi.org/10.1098/rspb.1921.0033)

24. Koocheki A., Lalegani B., Hosseini S.A. Ecological Consequences of Allelopathy. *Allelopathy*. Ed. by Z. Cheema, M. Farooq, A. Wahid. Berlin, Springer, 2013, pp. 23–38. DOI: [10.1007/978-3-642-30595-5\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-30595-5_2)

25. Lundmark T., Bergh J., Strand M., Koppel A. Seasonal Variation of Maximum Photochemical Efficiency in Boreal Norway Spruce Stands. *Trees*, 1998, vol. 13, iss. 2, pp. 63–67. DOI: [10.1007/s004680050187](https://doi.org/10.1007/s004680050187)

26. Nye P.H., Tinker P.B. *Solute Movement in the Soil-Root System*. Berkeley, University of California Press, 1977. 342 p.

27. Pollmer W.G., Eberhard D., Klein D., Dhillon B.S. Genetic Control of Nitrogen Uptake and Translocation in Maize. *Crop Science Abstract*, 1979, vol. 19, no. 1, pp. 82–86. DOI: [10.2135/cropsci1979.0011183X001900010019x](https://doi.org/10.2135/cropsci1979.0011183X001900010019x)

28. Ranger J., Bonnaud P., Bouriaud O., Gelhaye D., Picard J.-F. Effects of the Clear-Cutting of a Douglas-Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) Plantation on Chemical Soil Fertility. *Annals of Forest Science*, 2008, vol. 65, iss. 3, p. 303. DOI: [10.1051/forest:2008001](https://doi.org/10.1051/forest:2008001)

29. Rosenvald K., Ostonen I., Truu M., Truu J., Uri V., Vares A., Lõhmus K. Fine-Root Rhizosphere and Morphological Adaptations to Site Conditions in Interaction with Tree Mineral Nutrition in Young Silver Birch (*Betula pendula* Roth.) Stands. *European Journal of Forest Research*, 2011, vol. 130, iss. 6, pp. 1055–1066. DOI: [10.1007/s10342-011-0492-6](https://doi.org/10.1007/s10342-011-0492-6)

30. Scognamiglio M., D'Abrosca B., Esposito A., Pacifico S., Monaco P., Fiorentino A. Plant Growth Inhibitors: Allelopathic Role or Phytotoxic Effects? Focus on Mediterranean Biomes. *Phytochemistry Reviews*, 2013, vol. 12, iss. 4, pp. 803–830. DOI: [10.1007/s11101-013-9281-9](https://doi.org/10.1007/s11101-013-9281-9)

31. Sonnewald U. Allelophysiology. *Strasburger's Plant Sciences*. Berlin, Springer, 2013, pp. 569–606. DOI: [10.1007/978-3-642-15518-5\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-15518-5_8)

## ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL FEATURES OF THE SCOTS PINE REACTION TO THE SOIL FERTILITY LEVEL AS AN INDICATOR OF ADAPTATION TO ENVIRONMENTAL CONDITIONS

*V.M. Lebedev*, Doctor of Agriculture, Prof.; ResearcherID: [M-8699-2019](https://orcid.org/0000-0003-3316-854X),

ORCID: [0000-0003-3316-854X](https://orcid.org/0000-0003-3316-854X)

*E.V. Lebedev*, Candidate of Biology, Assoc. Prof.; ResearcherID: [G-9445-2019](https://orcid.org/0000-0002-5824-6981),

ORCID: [0000-0002-5824-6981](https://orcid.org/0000-0002-5824-6981)

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, prosp. Gagarina, 97, Nizhny Novgorod, 603107, Russian Federation; e-mail: [proximus39@mail.ru](mailto:proximus39@mail.ru), [proximus77@mail.ru](mailto:proximus77@mail.ru)

Comprehensive ecological and physiological studies (on the organism level) of plant response of Scots pine to changes in soil fertility were carried out in order to obtain quantitative parameters of the leaf apparatus and root system functioning and nature of their interrelation. Biological productivity was calculated according to V.M. Lebedev and E.V. Lebedev (2006), net productivity of photosynthesis – according to A.A. Nichiporovich (1955), and mineral productivity – according to V.M. Lebedev (1998). The response of 2–3-year-old scots pine plants was studied for fertilization with 30, 60, 120 and 240 kg/ha of nitrogen against the fertilizer application rate of  $P_{60}K_{60}$  under the conditions of a microfield experiment on gray forest soil. An increase in the level of nitrogen nutrition led to a change in the ecological and physiological parameters of the root system and leaf apparatus functioning: the ratio between root and photosynthetic potential, nitrogen absorption by the unit of the active surface of roots per day, net productivity of photosynthesis, and biological productivity of plants. The nitrogen status slightly affected the net productivity of photosynthesis, however drove up an increase in biological productivity by 1.2–1.5 times. An increase in the nitrogen status led to a change in the ratio between the values of root and photosynthetic potentials in favor of the leaf apparatus. A high positive correlation (0.931–0.992) between the photosynthetic potential and increase in dry mass; and a high negative correlation (–0.843–0.963) between the ratio of root potential to photosynthetic potential and nitrogen uptake were established. The maximum of pine biological productivity was observed at a nitrogen rate of 120 kg/ha. A further increase of the nitrogen status led to a decrease in biological productivity and was found to be toxic. The response of pine to a decrease in soil fertility (due to its slow response) was determined as a result of a retrospective comprehensive ecological and physiological analysis of tabular phytomass data compiled by V.A. Usol'tsev (2002) for tree stands growing in the European and Asian parts of Russia in the age range from 10–20 to 150–300 years. The natural decrease in soil fertility of pine stands with the age from 25 to 100 years in all the regions caused a decrease in nitrogen uptake by 18.5–84.5 times, and net productivity of photosynthesis by 3.4–18.0 times. The correlation between plant age, nitrogen uptake, and net productivity of photosynthesis ranged from –0.714 to –0.870 and –0.894 to –0.991, respectively. The decrease in the activity of photosynthetic apparatus and root system adversely affected the biological productivity, which fell from 2.8 to 4.0 times depending on the region. The relationship between biological productivity and age was high negative (correlation coefficient ranged from –0.572 to –0.783). The relationship between mineral productivity with biological productivity and net productivity of photosynthesis in all cases

---

was high positive from 0.907 to 0.994 and from 0.757 to 0.932, respectively. Starting from the age of 25, the plants adapted to a decrease in soil fertility by increasing the ratio of root to photosynthetic potential, which grew from 4.8 to 12.5 times during ontogenesis depending on the region. This nonspecific reaction is confirmed by the high positive correlation (from 0.947 to 0.997) of the ratio of root to photosynthetic potential with the tree age.

**For citation:** Lebedev V.M., Lebedev E.V. Ecological and Physiological Features of the Scots Pine Reaction to the Soil Fertility Level as an Indicator of Adaptation to Environmental Conditions. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2019, no. 6, pp. 92–103. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.92

**Keywords:** Scots pine, nitrogen nutrition, mineral productivity, net productivity of photosynthesis, organism level, biological productivity.

Поступила 27.05.19 / Received on May 27, 2019

---