

<https://doi.org/10.3176/biol.1969.3.09>

А. РИЙСПЕРЕ

## О МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SILVESTRIS* L.) НА МАЛОМОЩНЫХ ПЕРЕГНОЙНО- КАРБОНАТНЫХ (АЛЬВАРНЫХ) ПОЧВАХ

### III. ОЦЕНКА ОБЕСПЕЧЕННОСТИ СОСНЫ ПИТАТЕЛЬНЫМИ ЭЛЕМЕНТАМИ ПО ДАННЫМ СРАВНИТЕЛЬНОГО ХИМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ХВОИ

В результате вегетационных опытов в песчаных и почвенных культурах (Рийспере, 1966, 1967) удалось выяснить влияние различных факторов в химизме альварных почв на минеральное питание семян сосны. Опыты показали, что главным фактором, приводящим к расстройству в минеральное питание сосны на альварных почвах, является высокое содержание карбонатов в горизонте  $A_1$ , обуславливающее нейтральную или слабощелочную реакцию почвы и высокую концентрацию бикарбонатов в почвенном растворе. Вследствие высокого содержания  $CaCO_3$  фосфор в альварных почвах труднодоступен для растений и его следует считать основным элементом, лимитирующим рост сосны. Обеспеченность другими изученными питательными элементами (N, K, Ca, Mg, Fe) оказалась достаточной.

Учитывая, что вегетационные опыты проводились в условиях постоянной оптимальной влажности почвы и более значительной мощности корнеобитаемого слоя по сравнению с естественными условиями на альварах, а также имея в виду возможные различия в специфике питания между сеянцами и более старыми деревьями, было признано необходимым изучить питание сосны в природных условиях. Для этого использовался химический анализ хвои (так наз. метод листовой диагностики), который приобрел значение научного метода в результате ряда специальных исследований (Mitchell, Chandler, 1939; Leyton, 1954, 1956, 1958; Leyton, Armson, 1955; Böszörmenyi, 1958; Wehrmann, 1959a, 1963; Tamm, 1954, 1955, 1964; Ingestad, 1962) и который в настоящее время широко применяется при изучении минерального питания лесных древесных пород, а также при определении потребности лесонасаждений в удобрениях. В нашей стране метод листового анализа в лесоводстве применен еще сравнительно немногими исследователями. Попытки оценить состояние питания сосны по химическому составу хвои можно встретить в работах А. Шахова (1956), А. Щербакова (1958), Н. Байдалиной (1962), А. Орлова и С. Кошелькова (1965), В. Поргасаар (1966 а и б), С. Кошелькова (1966), С. Зонна (1964).

При оценке состояния питания альварных сосняков на основе химического анализа хвои мы исходили из положения, что листовой анализ, несмотря на приведенные в литературе предельные числа для отдельных древесных пород, может дать большую информацию при применении его в качестве сравнительного метода. Для сравнительной оценки использо-

вались образцы хвои из других типов местопрорастаний сосны в Эстонии, имеющих широкий диапазон лесорастительных свойств. Разумеется, при толковании полученных данных главное внимание сосредоточивалось на выяснении особенностей питания сосны на альварных почвах и связанных с ними вопросов.

### Материал и методика

Образцы хвоинок были собраны в сентябре—октябре 1964 г.\* от 50 сосновых культур и молодняков естественного происхождения 6—15-летнего возраста. При выборе участков для анализа хвои основой послужила классификация типов лесопроизрастания Эстонии, разработанная А. Кару и Л. Муйсте (Кару, Муисте, 1958; Маргус и др., 1966). Приводим (с необходимыми уточнениями) список типов лесопроизрастаний, охваченных в настоящей работе:

1. Альварные местопрорастания — на материковой части республики образцы были собраны с почв лесного происхождения без различия отдельных близких типов, приведенных в классификации А. Кару и Л. Муйсте; на Сааремаа изученные участки находились на нелесных почвах.
2. Вересково-лишайниковые местопрорастания — в одной совокупности рассматриваются близкие и трудноразличаемые вересковые и лишайниковые участки.
3. Брусничные местопрорастания.
4. Кисличные местопрорастания — бывшие сельскохозяйственные угодья.
5. Долгомошниковые местопрорастания — изученные участки характеризуются мощной торфяной подстилкой в 20—30 см; некоторые авторы (Сепп, 1962; и др.) называют эти типы заболоченными черничными местопрорастаниями.
6. Сфагновые местопрорастания — участки на верховых торфяниках, в непосредственной близости торфяных карьеров или осушительных канав, где исключено отрицательное влияние избытка влаги.
7. Перегонно-торфяно-болотные местопрорастания — участки на глубокоторфяных лесных переходных болотах, подвергавшихся длительному и интенсивному осушению.



Рис. 1. Места сбора образцов хвои на территории Эстонской ССР (обозначения см. на рис. 2).

Места сбора образцов на территории Эстонской ССР приведены на рис. 1.

Сбор хвоинок проводится по методике И. Вермана (Wehrmann, 1959a): на каждом участке со ста деревьев брались неповрежденные хвоинки текущего года из последней мутовки, по 6—8 пар хвоинок от каждого дерева (строго равное число от всех деревь-

\* В литературе нередко делается ссылка на влияние климатических условий (особенно количества осадков) текущего и предшествующего года на химический состав хвои. В связи с этим отметим, что вегетационные периоды 1963 и 1964 гг. характеризовались количеством осадков, значительно ниже нормы.

ев на одном участке). Образцы высушивали до постоянного веса при 70° С, взвешивали и вычисляли средний сухой вес 100 пар хвоинок делением веса образца на число пар хвоинок в нем. После измельчения всей пробы в материале определялось общее содержание N, P, K, Ca, Mg, Fe и зольность по методам, указанным ранее (Рийс-пере, 1966).

На основе работ Л. Лейтона (Leyton, 1958) и Д. Гейнсдорфа (Heinsdorf, 1963), в качестве показателя интенсивности роста деревьев использовался сухой вес 100 пар хвоинок, который у молодых сосен хорошо отражает лесорастительные свойства местобитания (вычисленный нами коэффициент корреляции между классом бонитета и весом 100 пар хвоинок на соответствующих участках равнялся  $-0,89$ ). При относительно разновозрастных молодняках оказалось не целесообразным использовать для характеристики интенсивность роста традиционных показателей — высоты или прироста в высоту, которые в значительной степени зависят от возраста молодых деревьев.

Содержание питательных элементов в хвое вычислялось в процентах от абсолютно-сухого вещества. Данные подвергались статистическому анализу. Вычислялись коэффициенты корреляции между весом 100 пар хвоинок и концентрациями отдельных питательных элементов в них. Кроме того, использовался метод множественной регрессии и вычислялись частные коэффициенты корреляции. Необходимость такого многостороннего статистического анализа вызвана тем, что толкование результатов листового анализа часто зависит от способа обработки данных и что в литературе приведены различные точки зрения об информативности отдельных статистических показателей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Вес хвоинок и концентрация питательных элементов в хвое в различных типах местопроизрастания.** Данные о сухом весе 100 пар хвоинок и о концентрациях питательных элементов в процентах от абсолютно-сухого вещества хвоинок приведены в табл. 1.

Сухой вес 100 пар хвоинок всех собранных образцов колебался в пределах  $1,55-5,75$  г. Вес хвоинок оказался наиболее высоким в кисличном типе ( $4,86 \pm 0,53$  г), за которым следуют перегнойно-торфяно-болотный ( $4,15 \pm 0,30$  г), брусничный ( $3,57 \pm 0,26$  г), долгомошниковый ( $2,69 \pm 0,16$  г), сфагновый ( $2,10 \pm 0,07$  г), альварный ( $2,07 \pm 0,13$  и  $2,10 \pm 0,24$  г) и вересково-лишайниковый ( $1,77 \pm 0,06$  г). Как видно, сухой вес хвоинок хорошо отражает производительность (бонитет) соответствующих типов местопроизрастания. По этому показателю сосновые молодняки на альварных почвах можно включить в одну группу с низкопродуктивными вересково-лишайниковыми и сфагновыми типами.

Концентрация азота в проанализированных образцах хвои колебалась в пределах  $1,19-1,86\%$ . На некарбонатных почвах наивысшим содержанием азота в хвое отличались кисличный и перегнойно-торфяно-болотный типы (соответственно  $1,70 \pm 0,11$  и  $1,56 \pm 0,05\%$ ). За ними следуют брусничный ( $1,44 \pm 0,05\%$ ), долгомошниковый и вересково-лишайниковый ( $1,29 \pm 0,02\%$  и  $1,28 \pm 0,02\%$ ) и сфагновый ( $1,23 \pm 0,01\%$ ). На основе приведенных в литературе предельных чисел (Krauss, 1962; Wehrmann, 1963) можно допустить, что сосна в последних трех типах местопроизрастания недостаточно обеспечена азотом.

Содержание азота в хвое альварных сосняков относительно высокое. При этом выявляется статистически достоверное различие между альварами на материке и на Сааремаа. В то время, когда по среднему содержанию азота местопроизрастания на материке ( $1,34 \pm 0,03\%$ ) приближаются к местопроизрастаниям средних бонитетов, уровень азота в хвое сосны на Сааремаа ( $1,56 \pm 0,04\%$ ) достигает пределов высокопродуктивных местопроизрастаний. Условия питания сосны на альварах отличаются среди других типов местообитания — относительно высокий уровень азота в хвое диспропорционален низкой интенсивности роста.

Концентрация фосфора в хвое всех исследованных участков варьировала в пределах  $0,10-0,18\%$ . По средним процентным содержаниям сосна наиболее обеспечена фосфором в кисличном типе местопро-

Таблица 1

## Вес и химический состав хвоинок сосны в различных типах местопроизрастания

Тип место- произрас- тания и бонитет	Лесничество	Сухой вес 100 пар хвоинок, г	Содержание золы и питательных элементов, % от абсолютно-сухого вещества хвои						
			Зола	N	P	K	Ca	Mg	Fe
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Альвары на материке (IV-V)	Варди	2,15	1,95	1,32	0,12	0,47	0,23	0,19	0,0069
	"	1,77	1,90	1,31	0,10	0,51	0,26	0,14	0,0088
	Куузюку	1,81	1,73	1,20	0,10	0,46	0,24	0,17	0,0043
		1,78	2,10	1,36	0,11	0,53	0,26	0,17	0,0120
	"	2,41	1,87	1,33	0,12	0,45	0,22	0,21	0,0062
	"	1,94	2,09	1,51	0,12	0,54	0,28	0,18	0,0068
	"	2,62	1,91	1,35	0,13	0,49	0,23	0,19	0,0067
	$\bar{x}$	2,07	1,94	1,34	0,11	0,49	0,25	0,18	0,0074
	$s_{\bar{x}}$	$\pm 0,13$	$\pm 0,05$	$\pm 0,035$	$\pm 0,005$	$\pm 0,013$	$\pm 0,008$	$\pm 0,008$	$\pm 0,00092$
	$v$	16,4%	7,2%	6,8%	10,9%	7,1%	8,8%	12,2%	14,9%
Альвары на о. Сааремаа (IV-V)	Кангруселья	2,60	2,14	1,54	0,15	0,58	0,25	0,13	0,0075
	"	3,03	2,27	1,49	0,14	0,56	0,21	0,14	0,0056
	"	1,83	2,17	1,71	0,16	0,56	0,31	0,15	0,0063
	"	1,61	2,05	1,54	0,14	0,53	0,24	0,19	0,0083
	Куусымме	1,55	1,87	1,51	0,14	0,35	0,34	0,14	0,0060
	"	1,99	2,01	1,55	0,15	0,41	0,33	0,16	0,0098
		$\bar{x}$	2,10	2,08	1,56	0,15	0,50	0,28	0,15
	$s_{\bar{x}}$	$\pm 0,24$	$\pm 0,06$	$\pm 0,037$	$\pm 0,004$	$\pm 0,039$	$\pm 0,022$	$\pm 0,009$	$\pm 0,00065$
	$v$	28,6%	7,2%	4,9%	6,8%	19,0%	19,2%	14,0%	22,2%
Вересково- лишайнико- вый (IV-V)	Аакре	2,09	2,27	1,31	0,12	0,49	0,23	0,22	0,0059
	Сагади	1,66	1,98	1,29	0,13	0,46	0,22	0,21	0,0055
	"	1,84	2,14	1,30	0,15	0,49	0,22	0,16	0,0050
	Валгейые	1,88	1,96	1,16	0,12	0,50	0,23	0,14	0,0062
	"	1,82	2,14	1,30	0,16	0,50	0,23	0,15	0,0086
	Вихтерпалу	1,60	2,21	1,34	0,13	0,45	0,26	0,14	0,0083
	"	1,73	1,94	1,28	0,15	0,47	0,22	0,15	0,0084
"	1,67	2,06	1,29	0,13	0,51	0,25	0,17	0,0090	
	$\bar{x}$	1,77	2,09	1,28	0,14	0,48	0,23	0,17	0,0071
	$s_{\bar{x}}$	$\pm 0,06$	$\pm 0,04$	$\pm 0,018$	$\pm 0,006$	$\pm 0,008$	$\pm 0,005$	$\pm 0,011$	$\pm 0,00057$
	$v$	9,0%	6,2%	4,1%	11,4%	4,6%	6,5%	18,2%	22,5%
Брусничный (II-III)	Коорасте	4,03	2,47	1,38	0,14	0,71	0,31	0,11	0,0052
	"	4,74	2,25	1,53	0,16	0,63	0,30	0,12	0,0067
	Ярвселья	3,73	2,37	1,57	0,16	0,69	0,29	0,18	0,0054
	"	3,56	2,24	1,52	0,15	0,64	0,27	0,12	0,0047
	Аакре	3,24	2,22	1,32	0,13	0,53	0,35	0,17	0,0062
	"	2,57	2,32	1,25	0,13	0,60	0,24	0,20	0,0047
	Кабала	3,10	2,26	1,54	0,15	0,71	0,22	0,19	0,0040
	$\bar{x}$	3,57	2,30	1,44	0,15	0,64	0,28	0,16	0,0053
	$s_{\bar{x}}$	$\pm 0,26$	$\pm 0,03$	$\pm 0,047$	$\pm 0,005$	$\pm 0,025$	$\pm 0,017$	$\pm 0,014$	$\pm 0,00034$
	$v$	19,6%	3,9%	9,0%	9,3%	10,3%	15,7%	23,1%	17,5%
Кислич- ный (I-II)	Ярвселья	3,90	2,38	1,49	0,15	0,68	0,32	0,20	0,0047
	Аакре	4,94	2,57	1,76	0,17	0,69	0,43	0,19	0,0080
	Сааре	5,75	2,53	1,86	0,18	0,62	0,26	0,24	0,0105

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	$\bar{x}$	4,86	2,49	1,70	0,17	0,66	0,34	0,21	0,0077
	$s_{\bar{x}}$	$\pm 0,53$	$\pm 0,06$	$\pm 0,113$	$\pm 0,010$	$\pm 0,022$	$\pm 0,050$	$\pm 0,017$	$\pm 0,00168$
	$v$	19,1%	4,0%	11,4%	9,4%	5,7%	25,3%	12,4%	37,6%
Долгомош- никовый (III—IV)	Ярвселья	2,83	2,06	1,33	0,13	0,66	0,23	0,13	0,0067
	"	3,52	2,17	1,34	0,15	0,62	0,28	0,17	0,0049
	Орава	2,67	2,10	1,23	0,11	0,57	0,23	0,15	0,0044
	Ахья	2,58	2,05	1,34	0,14	0,62	0,22	0,17	0,0056
	"	2,20	2,02	1,24	0,11	0,52	0,23	0,18	0,0071
	Сааре	2,49	2,29	1,29	0,12	0,50	0,25	0,18	0,0047
		2,52	2,05	1,26	0,13	0,45	0,25	0,20	0,0068
	$\bar{x}$	2,69	2,11	1,29	0,13	0,56	0,24	0,17	0,0057
	$s_{\bar{x}}$	$\pm 0,16$	$\pm 0,04$	$\pm 0,018$	$\pm 0,006$	$\pm 0,029$	$\pm 0,008$	$\pm 0,009$	$\pm 0,00042$
	$v$	15,2%	5,7%	3,7%	11,5%	13,6%	8,3%	13,5%	19,5%
Сфагновый (V и ниже)	Ярвселья	1,99	1,96	1,21	0,11	0,49	0,32	0,18	0,0083
	Тяктвере	2,00	2,06	1,23	0,11	0,50	0,25	0,18	0,0076
	Сангла*	2,39	2,14	1,26	0,11	0,48	0,27	0,18	0,0120
	Рейу	2,02	1,94	1,25	0,12	0,47	0,22	0,14	0,0104
	Ряпина	1,97	1,98	1,27	0,10	0,45	0,24	0,17	0,0053
	Каруярве*	2,07	1,84	1,19	0,10	0,48	0,23	0,14	0,0056
	Кийдярве	2,35	1,99	1,19	0,11	0,48	0,26	0,17	0,0062
	$\bar{x}$	2,10	2,00	1,23	0,11	0,48	0,26	0,17	0,0079
	$s_{\bar{x}}$	$\pm 0,07$	$\pm 0,04$	$\pm 0,012$	$\pm 0,003$	$\pm 0,006$	$\pm 0,014$	$\pm 0,007$	$\pm 0,00095$
	$v$	8,6%	5,0%	2,7%	6,4%	3,3%	13,8%	11,2%	25,3%
Перегно- торфяно- болотный (II—III)	Кабала	3,52	2,37	1,41	0,14	0,56	0,35	0,15	0,0042
	Ваймаствере	4,58	2,28	1,52	0,15	0,50	0,35	0,14	0,0071
	"	3,32	1,97	1,56	0,15	0,50	0,35	0,19	0,0044
	Ору	4,74	2,23	1,71	0,11	0,53	0,31	0,20	0,0099
	"	4,57	2,30	1,62	0,11	0,54	0,29	0,21	0,0108
	$\bar{x}$	4,15	2,23	1,56	0,13	0,53	0,33	0,18	0,0073
	$s_{\bar{x}}$	$\pm 0,30$	$\pm 0,06$	$\pm 0,050$	$\pm 0,009$	$\pm 0,012$	$\pm 0,013$	$\pm 0,014$	$\pm 0,00136$
	$v$	16,1%	6,7%	7,6%	15,4%	4,9%	8,5%	17,8%	41,1%

$\bar{x}$  — средняя арифметическая;  $s_{\bar{x}}$  — ошибка средней арифметической;  $v$  — коэффициент вариации.

\* наименование верховых болот, не входящих в состав гослесфонда.

израстания ( $0,17 \pm 0,009\%$ ). За ним следуют брусничный ( $0,15 \pm 0,005\%$ ), вересково-лишайниковый ( $0,14 \pm 0,006\%$ ), долгомошниковый и перегно-но-торфяно-болотный (соответственно  $0,13 \pm 0,006\%$  и  $0,13 \pm 0,009\%$ ), последнее место занимает сфагновый тип ( $0,11 \pm 0,003\%$ ). На основе опубликованных в литературе (Krauss, 1962; Wehrtmann, 1963) предельных чисел, обозначающих дефицит фосфора, можно говорить о недостаточном фосфорном питании на долгомошниковом и перегно-но-торфяно-болотном типах и об остром дефиците фосфора в сфагновом типе.

По содержанию фосфора в хвое существует заметное различие между альварами на материке и на Сааремаа. Если концентрация фосфора в хвое на альварах Сааремаа ( $0,15 \pm 0,004\%$ ) достигает уровня брусничного типа, то альварные сосняки на материке ( $0,11 \pm 0,005\%$ ) входят в одну группу с сосной на верховых болотах.

Соотношение N/P в хвое. При дальнейшем анализе данных по содержанию фосфора в хвое сосны на различных типах местопронрас-

Соотношения между концентрациями питательных элементов в хвое сосны в различных типах местопроизрастания

Тип местопроизрастания	N : P			K : Ca			Ca : Mg		
	Диапазон варьирования	Средняя ( $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ )	Коэффициент вариации, (v)	Диапазон варьирования	Средняя ( $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ )	Коэффициент вариации, (v)	Диапазон варьирования	Средняя ( $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ )	Коэффициент вариации, (v)
Альвары на материке	10,4—13,1	11,8±0,37	8,3%	1,92—2,13	2,01±0,028	3,8%	1,05—1,86	1,40±0,103	19,5%
Альвары на о. Сааремаа	10,3—11,0	10,6±0,11	2,6%	1,03—2,67	1,88±0,262	34,1%	1,50—2,43	1,87±0,173	22,7%
Вересково-лишайниковый	8,1—10,9	9,5±0,34	10,2%	1,73—2,23	2,09±0,055	7,4%	1,05—1,86	1,43±0,097	19,3%
Брусничный	9,6—10,3	9,9±0,11	2,9%	1,51—3,23	2,34±0,193	21,8%	1,16—2,82	1,94±0,242	33,0%
Кисличный	9,9—10,3	10,2±0,13	2,3%	1,60—2,38	2,03±0,229	19,6%	1,08—2,26	1,65±0,341	35,8%
Долгомошниковый	8,9—11,3	10,2±0,34	8,7%	1,80—2,87	2,35±0,151	17,1%	1,25—1,77	1,45±0,077	14,0%
Сфагновый	10,4—12,7	11,4±0,29	6,7%	1,53—2,14	1,89±0,078	11,0%	1,39—1,78	1,55±0,051	8,7%
Перегноино-торфяно-болотный	10,1—15,5	12,2±1,21	22,1%	1,43—1,86	1,61±0,083	11,5%	1,38—2,50	1,92±0,217	25,3%

тания представляет интерес и отношение его к содержанию азота (табл. 2), особенно отклонения от обычного соотношения 10/1. На альварах материковой части и на перегноино-торфяно-болотном типах указанное соотношение существенно отличается от обычного, равняясь 12/1. Это может говорить о низкой обеспеченности фосфором при относительно высоком уровне азотного питания. Противоположное явление отмечено на вересково-лишайниковом типе, где соотношение N/P=9/1, что указывает на недостаточное снабжение деревьев азотом при данном уровне обеспеченности фосфором.

Концентрация калия в образцах хвои варьировала от 0,35 до 0,71%. Средние показатели по типам местопроизрастания указывают, на наиболее высокий уровень калийного питания в кисличном и брусничном (соответственно 0,66±0,02 и 0,64±0,02%). За ними следуют долгомошниковый (0,56±0,03%), перегноино-торфяно-болотный (0,53±0,01%), вересково-лишайниковый и сфагновый типы (оба 0,48±0,01%). К этой же группе можно отнести альварные местопроизрастания как на материке (0,49±0,01%), так и на Сааремаа (0,50±0,04%).

По данным Д. Гейнсдорфа (Heinsdorf, 1967b), который проводил специальные опыты с удобрениями в культурах сосны, концентрации калия в хвое выше 0,50% указывают на достаточную обеспеченность сосны калием. О недостаточном калийном питании можно уверенно говорить только при концентрациях ниже 0,35%. На основании приведенных эмпирических стандартов допустимо, что ни в одном из изученных типов местопроизрастания сосна не страдает от недостатка калия. Только в единичных случаях (на двух участках альварных почв Сааремаа) можно предположить субоптимальное состояние или начинающийся дефицит в калийном питании.

Концентрация кальция в хвое сосны на изученных участках колебалась в пределах 0,21—0,43%. Процентное содержание кальция оказалось наивысшим в кисличном и перегноино-торфяно-болотном типах

(соответственно  $0,34 \pm 0,050$  и  $0,33 \pm 0,013$  %). Промежуточное место по среднему содержанию кальция занимают брусничный тип и альвары на Сааремаа ( $0,28 \pm 0,017$  и  $0,28 \pm 0,022$  %). В одну статистически не разделимую группу можно включить сфагновый тип ( $0,26 \pm 0,014$  %), альвары на материке ( $0,25 \pm 0,008$  %), долгомошниковый ( $0,24 \pm 0,008$  %) и вересково-лишайниковый ( $0,23 \pm 0,005$  %) типы.

Из этого следует, что на альварных почвах, несмотря на высокое содержание кальция в корнеобитаемом горизонте и непосредственное соприкосновение корней с известняковым материалом, концентрация кальция в хвое не выше, чем в других типах местопроизрастания. Тем более, она оказалась даже ниже, чем в кисличном и перегнойно-торфяно-болотном типах. Указанный результат был неожиданным, так как в вегетационных опытах семена сосны на альварных почвах (Рийспере, 1967) показали значительное накопление кальция в хвое ( $0,5$ — $0,9$  %) по сравнению с приведенными в литературе данными о содержании кальция в хвое семянцев на известковых почвах (Nemes, 1942; Щербаков, 1958; Themlitz, 1963; и др.). Это явление нуждается в объяснении.

С одной стороны, допустимо, что в замкнутой системе вегетационного сосуда, где отсутствуют возможности вымывания (фактор, действующий на состав почвенного раствора в природных условиях), концентрация кальция в почвенном растворе высокая. Следует также учитывать, что благоприятные условия аэрации в засушливых альварных почвах могут ограничить накопление  $\text{CO}_2$  в почвенной атмосфере и в связи с этим уменьшить растворимость  $\text{CaCO}_3$ . Что касается кальция в обменно-поглощенной форме, то неравномерность степени насыщения почвенного комплекса кальцием не вызывает существенных изменений в накоплении его в хвое сосны (Themlitz, 1963; Рийспере, 1966). С другой стороны, в литературе имеются высказывания (Ingestad, 1962; Зонн, 1964) о том, что по сравнению с другими лесобразующими породами (ель, береза) у сосны лучше развита так наз. защитная реакция против избытка кальция в питательной среде, в результате чего концентрация этого элемента в молодой хвое не повышается существенно и на богатых известью почвах. Факт, что семена сосны все-таки реагируют на высокое содержание извести в почве повышением концентрации кальция в хвое (Duchaufour, 1960; Duchaufour, Vonpeau, 1962; Süchting, 1939; Рийспере, 1967), можно объяснить тем, что в этой стадии защитная реакция у семянцев недостаточно выработалась. По всей вероятности, здесь имеют значение и процессы передвижения ионов внутри растения, роль которых у более старых деревьев занимает важное место в процессе питания в связи со значительной длиной проводящих путей. Авторы, рассматривающие вопросы механизма передвижения кальция в растениях (Ратнер, 1950; Бушуева и др., 1961; Bell, Biddulph, 1963; Lopushinsky, 1964), подчеркивают его малую подвижность по сравнению с другими элементами питания. Предполагается, что передвижение кальция вверх происходит главным образом путем обменной адсорбции по биокolloидам стенок проводящих путей. В результате этого накопление кальция в синтезирующих органах в большей мере определяются его утилизацией в процессах синтеза, чем уровнем кальция в окружающей корня среде. Правильность этой точки зрения в условиях питания растений в почве подтверждают экспериментальные данные Э. Ратнера (1950).

При передвижении кальция в растительном организме следует учитывать и специальное влияние известкового фактора. В опытах с сеянцами сосны в песчаных культурах добавление в питательную среду  $\text{CaSO}_4$  и  $\text{CaCl}_2$  вызывало повышение концентрации кальция главным образом в

хвое, практически не изменяя его содержания в корнях. В то же время под влиянием  $\text{CaCO}_3$  усвоенный кальций накопился в основном в корнях. Такая закономерность обнаруживается и при анализе данных других авторов (Themlitz, 1960).

В литературе есть указания на наличие у растений определенной метаболической буферной системы, которая защищает их от излишнего усвоения минеральных солей при избытке последних в окружающей среде. Предполагается, что защитная реакция в отношении кальция базируется на такой буферной системе (Small, 1954). Соответствующими физиологическими экспериментами М. Гуковой (1950) показано, что повышение уровня кальция в среде вызывает увеличение содержания органических кислот в тканях растений, ряд которых осаждает кальций в вакуолях клеток в форме труднорастворимых соединений. Она же установила, что содержание органических кислот в корнях увеличивается также при подщелачивании реакции среды, в результате чего задерживается передвижение кальция в надземные части растений. С данными М. Гуковой согласуются наши результаты по сеянцам сосны (Руйспере, 1966), показывающие торможение транслокации кальция вверх под влиянием  $\text{CaCO}_3$  и  $\text{NaHCO}_3$ .

Приведенные данные о механизме усвоения, передвижения и аккумуляции кальция объясняют обстоятельство, что содержание кальция в хвое сосны мало отражает его уровень в почве. На основе вышеуказанных работ можно предположить, что не исключена возможность аккумуляции кальция сосной на альварах в корнях и базипетальных частях ствола. В литературе, например, имеется указание на такое явление у каштана, растущего на известковой почве (Carles и др., 1963). Однако это предположение еще нуждается в доказательствах.

Концентрация магния в хвое сосны на изученных нами участках колеблется в пределах 0,11—0,24%. Среди рассматриваемых макроэлементов содержание магния характеризуется наибольшей рассеянностью внутри отдельных типов местопроизрастания. Поэтому статистически достоверных различий между средними показателями отдельных типов практически не обнаружено. Все-таки следует отметить, что наивысший уровень магния обнаружен в хвое кисличного типа ( $0,21 \pm 0,015\%$ ). При оценке содержания магния в хвое по листовым стандартам для сосны (Themlitz, 1959; Krauss, 1962; Wehrmann, 1963) видим, что его уровень во всех проанализированных образцах находится в пределах достаточного снабжения. В этом отношении не составляют исключения и альварные сосняки, хотя по среднему содержанию магния в хвое альвары на Сааремаа занимают последнее место ( $0,15 \pm 0,09\%$ ).

Соотношения между К, Са и Mg в хвое. Многие авторы при оценке состояния питания растений придают большое значение соотношениям К/Са и Са/Mg и нередко ищут в отклонениях этих соотношений от «нормальных» причину подавленного роста растений. Указанным соотношениям уделено сравнительно много внимания и при изучении минерального питания лесных древесных пород. Вычисление соотношений К/Са и Са/Mg в собранных образцах (табл. 2) показывает, что показатели К/Са колеблются в пределах 1,03—3,23 и Са/Mg 1,05—2,82. При этом названные соотношения характеризуются высокой рассеянностью внутри типов местопроизрастания. Поэтому существенных различий между средними показателями изученных типов не отмечалось. Наименьшим оказалось соотношение К/Са в перегнойно-торфяно-болотном типе ( $1,61 \pm 0,083$ ), которое показало статистически достоверное отличие от большинства других типов. Слабое диагностическое значение дан-



ного показателя выявляется при сравнении соотношений К/Са в брусничном и сфагновом типах. В первом случае при близкой интенсивности роста отмечается статистически достоверное различие в К/Са, в другом случае при значительно низком бонитете соотношение К/Са оказалось почти равным этому соотношению в перегнойно-торфяно-болотном типе.

Еще большее варьирование внутри типов характерно для соотношения Са/Mg. При этом статистически отличались друг от друга только альвары на материке и на Сааремаа.

Из вышесказанного следует, что на основе собранного материала мы не можем выдвинуть каких-то оптимальных значений К/Са и Са/Mg, и их использование при диагностике питания в естественных условиях остается сомнительным.

Концентрация железа в хвое колебалась в пределах 0,0040—0,0120%. Здесь мы видим наибольшее варьирование внутри типов местопроизрастания. Достоверно отличались от остальных типов (0,0071—0,0079%) только брусничные и долгомошниковые, где среднее содержание железа оказалось более низким (соответственно 0,0053 и 0,0057%). В литературе не указаны предельные числа, позволяющие оценить обеспеченность сосны железом по его содержанию в хвое. Однако, принимая за основу уровень железа в образцах из типов наивысшего бонитета (кисличный, перегнойно-торфяно-болотный, брусничный), следует прийти к выводу, что во всех изученных типах местопроизрастания сосна достаточно обеспечена железом. При этом данные о содержании железа в хвое подтверждают наш вывод (Рийспере, 1967), отрицающий трудную доступность растениям железа на перегнойно-карбонатных почвах, на которую ссылаются некоторые авторы (Роде, 1955; Зонн, 1964).

Зольность собранных образцов хвоинок варьировала от 1,73 до 2,57%; этот показатель оказался наименее лабильным, что выявилось как при рассмотрении всех образцов в совокупности, так и в пределах отдельных типов местопроизрастания. В общих чертах по зольности хвои изученные типы можно разделить на две группы: в первую входят альварные ( $1,94 \pm 0,05$  и  $2,08 \pm 0,06\%$ ), сфагновые ( $2,00 \pm 0,04\%$ ), вересково-лишайниковые ( $2,09 \pm 0,04\%$ ) и долгомошниковые ( $2,11 \pm 0,04\%$ ) местопроизрастания, во вторую — брусничные ( $2,30 \pm 0,03\%$ ), кисличные ( $2,49 \pm 0,06\%$ ) и перегнойно-торфяно-болотные ( $2,23 \pm 0,06\%$ ) типы местопроизрастания. Как видно, зольность хвои в известной мере зависит от общей производительности местопроизрастаний и в этом отношении не составляет исключения также сосняки на альварных почвах. Ввиду относительно узкого диапазона варьирования и неопределенного состава остатка озоления этому показателю нельзя придавать особого значения при выяснении лимитирующих рост факторов.

### Корреляционно-регрессионный анализ данных

В ряде работ вполне обоснованно указывается на недостатки использования листовых стандартов при оценке обеспеченности растений питательными веществами. Доказано, что практически невозможно определить константные предельные числа для отдельных видов растений, так как их величина существенно зависит от уровня обеспеченности остальными питательными элементами и других факторов роста (Ulrich, 1948; Leyton, Armonson, 1955; Böszörményi, 1958; Prevot, Ollagnier, 1961). В большинстве случаев по листовым стандартам можно установить только отчетливо выраженный дефицит какого-либо элемента, но выяснить ограничивающие рост элементы в субоптимальном уровне питания, т. е. установить мини-

мум-фактор, невозможно. Поэтому целесообразно всегда рассматривать данные листового анализа в зависимости от показателей роста путем выявления статистических связей между ними. Такому анализу подвергался и материал настоящей работы.

**Прямолинейная корреляция и регрессия между весом хвоинок и концентрацией отдельных питательных элементов в хвое.** На диагностическое значение прямолинейной корреляции между ростом и уровнем питательных элементов в листе как на показатель недостаточного снабжения соответствующим элементом у лесных древесных пород впервые указано в работе Х. Митчелля и Р. Чэндлера (Mitchell, Chandler, 1939). Позже это положение нашло подтверждение в работах Л. Лейтона (Leyton, 1954, 1955, 1956) и широко применяется в последнее время при оценке питания естественных лесонасаждений (Leyton, 1958; Wehrmann, 1959b; Strebel, 1960; Nebe, 1963; Heinsdorf, 1963).

На рис. 2 представлена зависимость веса хвоинок (показателя роста)

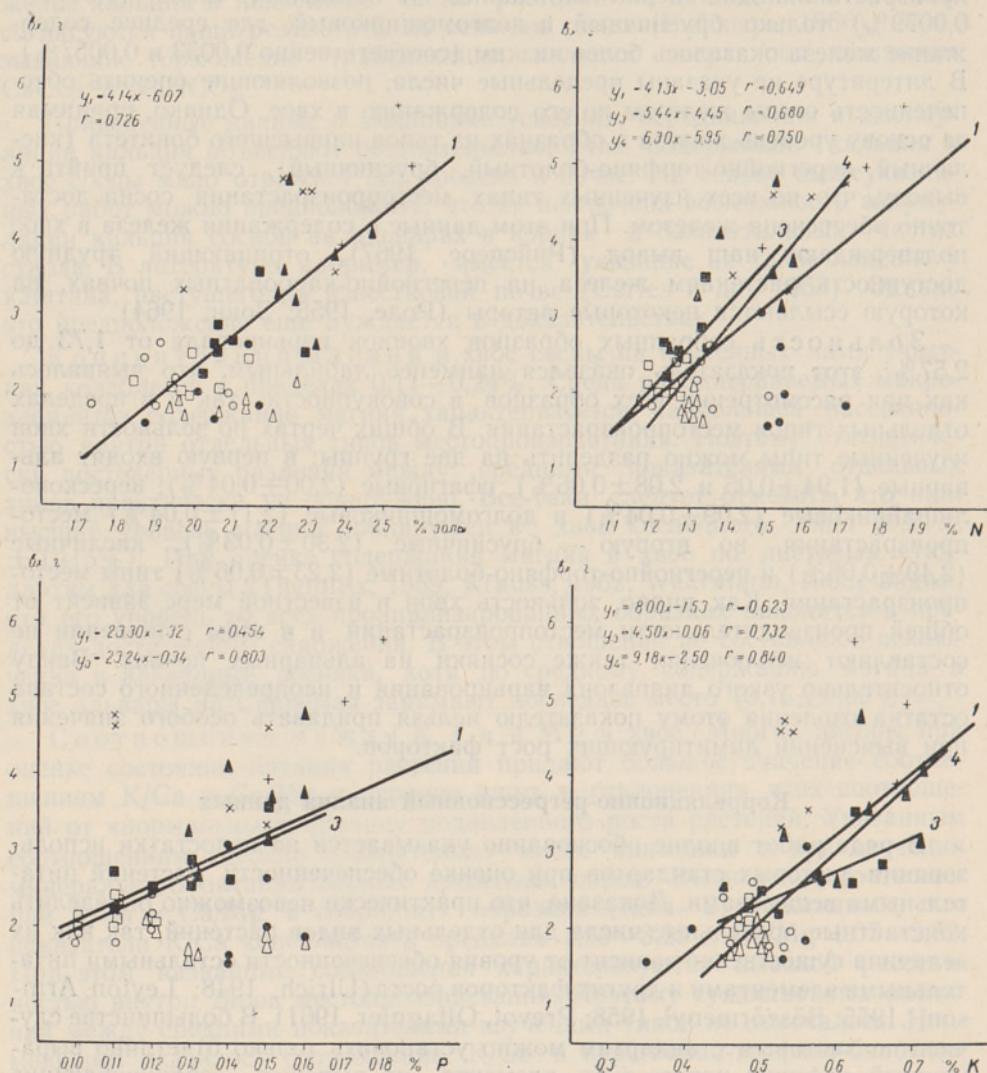
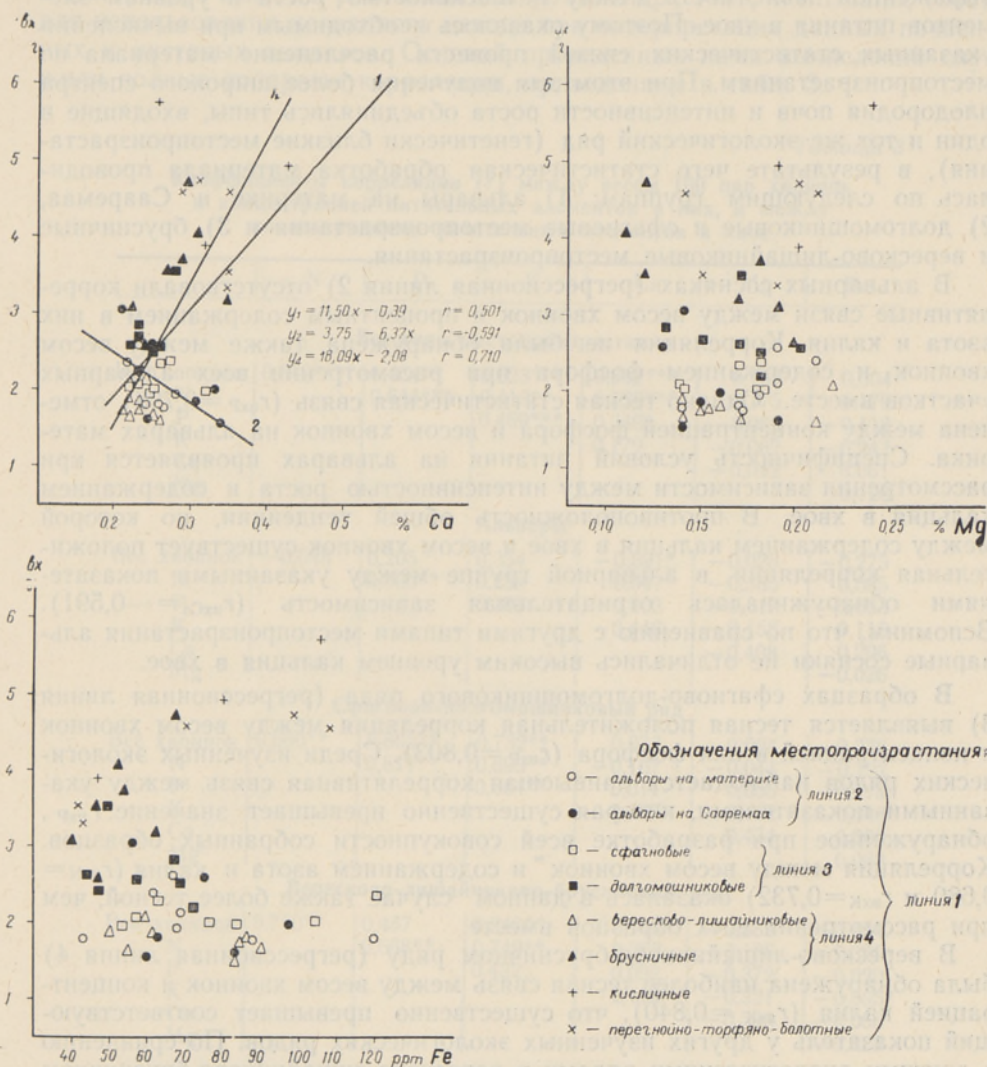


Рис. 2. Зависимость веса хвоинок сосны от

от уровня отдельных питательных элементов и зольности в хвое. При рассмотрении всех изученных образцов вместе оказалось, что наиболее тесная коррелятивная связь ( $r=0,726$ ) существует между весом хвоинок (вх) и общим процентным содержанием минеральных веществ (зольностью). Это указывает на то, что рост сосны часто ограничен общим низким уровнем минерального питания. Из отдельных элементов статистически значимые корреляции (при 5%-ном уровне значимости) обнаруживаются при азоте ( $r_{вхN}=0,649$ ), калии ( $r_{вхK}=0,623$ ), кальции ( $r_{вхCa}=0,501$ ) и фосфоре ( $r_{вхP}=0,454$ ). Между уровнями магния и железа и весом хвоинок достоверная линейная корреляция отсутствует.

В ряде случаев низкие значения коэффициентов корреляции обусловлены не столько высокой рассеянностью всей совокупности данных вокруг соответствующих линий регрессии, сколько резкими отклонениями данных по отдельным типам местопроизрастания от общей тенденции. Например, на коррелятивную связь между весом хвоинок и уровнем азота



содержания в них питательных элементов.

в них оказывают снижающее влияние образцы с альваров на Сааремаа, в которых при низком весе хвоинок обнаруживается относительно высокая концентрация азота. Общая статистическая зависимость между весом хвоинок и концентрацией фосфора ослабляется главным образом отклонением двух групп образцов с альваров на Сааремаа и вересково-лишайникового типа. В обоих случаях при низкой интенсивности роста содержание фосфора в хвое оказалось относительно высоким. Исключение составили два образца с перегнойно-торфяно-болотного типа (в лесничестве Ору), которые несмотря на высокие показатели веса хвоинок отличались чрезвычайно низким уровнем фосфора в хвое. У калия степень коррелятивной зависимости с весом хвоинок уменьшают образцы с перегнойно-торфяно-болотного и кисличного типов, в которых при близких значениях концентрации калия вес хвоинок колеблется в широких пределах.

Из рассматриваемых примеров вытекает, что в изученных типах местопрорастания в совокупности, как можно было и ожидать, нет ясно выраженной зависимости между интенсивностью роста и уровнем элементов питания в хвое. Поэтому оказалось необходимым при вычислении указанных статистических связей провести расчленение материала по местопрорастаниям. При этом для получения более широкого спектра плодородия почв и интенсивности роста объединялись типы, входящие в один и тот же экологический ряд (генетически близкие местопрорастания), в результате чего статистическая обработка материала проводилась по следующим группам: 1) альвары на материке и Сааремаа, 2) долгомошниковые и сфагновые местопрорастания и 3) брусничные и вересково-лишайниковые местопрорастания.

В альварных сосняках (регрессионная линия 2) отсутствовали коррелятивные связи между весом хвоинок и процентным содержанием в них азота и калия. Корреляция не была обнаружена также между весом хвоинок и содержанием фосфора при рассмотрении всех альварных участков вместе. Однако тесная статистическая связь ( $r_{\text{вхР}}=0,798$ ) отмечена между концентрацией фосфора и весом хвоинок на альварах материка. Специфичность условий питания на альварах проявляется при рассмотрении зависимости между интенсивностью роста и содержанием кальция в хвое. В противоположность общей тенденции, по которой между содержанием кальция в хвое и весом хвоинок существует положительная корреляция, в альварной группе между указанными показателями обнаруживалась отрицательная зависимость ( $r_{\text{вхСа}}=-0,591$ ). Вспомним, что по сравнению с другими типами местопрорастания альварные сосняки не отличались высоким уровнем кальция в хвое.

В образцах сфагново-долгомошникового ряда (регрессионная линия 3) выявляется тесная положительная корреляция между весом хвоинок и концентрацией в них фосфора ( $r_{\text{вхР}}=0,803$ ). Среди изученных экологических рядов наблюдается наивысшая коррелятивная связь между указанными показателями, которая существенно превышает значение  $r_{\text{вхР}}$ , обнаруженное при разработке всей совокупности собранных образцов. Корреляция между весом хвоинок и содержанием азота и калия ( $r_{\text{вхN}}=0,680$  и  $r_{\text{вхК}}=0,732$ ) оказалась в данном случае также более тесной, чем при рассмотрении всех образцов вместе.

В вересково-лишайниково-брусничном ряду (регрессионная линия 4) была обнаружена наиболее тесная связь между весом хвоинок и концентрацией калия ( $r_{\text{вхК}}=0,840$ ), что существенно превышает соответствующий показатель у других изученных экологических рядов. По сравнению с другими экологическими рядами в вересково-лишайниково-брусничном ряду обнаруживаются также наивысшие показатели корреляции между

весом хвоинок и уровнем азота и кальция в них ( $r_{\text{вхN}} = 0,750$  и  $r_{\text{вхCa}} = 0,710$ ).

**Частные корреляции между весом хвоинок и концентрациями отдельных питательных элементов.** Как известно, поступление и ассимиляция отдельных питательных элементов, а также их влияние на рост растений, тесно связаны с обеспеченностью остальными питательными элементами. Поэтому в полную корреляцию определенного элемента с показателем роста всегда входит влияние некоторых других элементов. В нашем материале на это указывает одновременное наличие коррелятивных связей веса хвоинок с несколькими элементами, а также коррелятивные связи между концентрациями отдельных элементов (табл. 3). Для более четкого выявления роли отдельных питательных веществ при определении интенсивности роста в различных экологических рядах был использован метод частных корреляций, который позволяет элиминировать из связи отдельного элемента с показателем роста влияние остальных элементов. В литературе имеются рекомендации (Dahl и др., 1961; Wehmann, 1963) для использования названного метода при интерпретации данных почвенных и листовых анализов. Основой проведенных нами вычислений служили полные попарные корреляции, приведенные в табл. 3.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции ( $r$ ) между весом 100 пар хвоинок и концентрацией питательных элементов в них, и между концентрациями питательных элементов в хвое

	N	P	K	Ca	Mg	Fe
<b>Все типы местопроизрастания</b>						
Вес хвоинок	0,649***	0,454**	0,623***	0,501***	0,152	0,004
N		0,644***	0,413**	0,526***	0,175	0,179
P			0,469***	0,340*	-0,060	-0,112
K				0,179	-0,062	-0,242
Ca					-0,042	0,051
Mg						0,126
<b>Альвары</b>						
Вес хвоинок	-0,048	0,205	0,354	-0,591*	-0,025	-0,275
N		0,890**	0,258	0,547*	-0,385	0,085
P			0,108	0,403	-0,317	-0,053
K				-0,446	-0,158	0,116
Ca					-0,408	0,206
Mg						-0,026
<b>Сфагново-долгомошниковый ряд</b>						
Вес хвоинок	0,680**	0,803**	0,732**	0,073	-0,064	-0,376
N		0,811**	0,693**	-0,167	-0,041	-0,192
P			0,664**	0,011	0,056	-0,179
K				-0,167	-0,402	-0,346
Ca					0,474	0,202
Mg						0,068
<b>Вересково-лишайниково-брусничный ряд</b>						
Вес хвоинок	0,750**	0,457	0,840**	0,710**	-0,389	-0,454
N		0,668**	0,749**	0,368	-0,186	-0,360
P			0,452	0,092	-0,372	-0,020
K				0,414	-0,221	-0,595*
Ca					-0,396	-0,056
Mg						-0,220

Примечание. Корреляция достоверна при \* — 5%-ном, \*\* — 1%-ном, \*\*\* — 0,1%-ном уровнях значимости.

Из полных коэффициентов корреляции выявилось, что в экологическом ряду альваров (рис. 3) отсутствовала положительная коррелятивная связь между весом хвoinок и содержанием в них основных питательных элементов, в том числе фосфора, который в этих почвах представляет особый интерес. Вычисление частных коэффициентов корреляции между фосфором и весом хвoinок показывает, что после постепенного исключения действия всех остальных наблюдаемых элементов

Частные коэффициенты корреляции после  
элиминирования

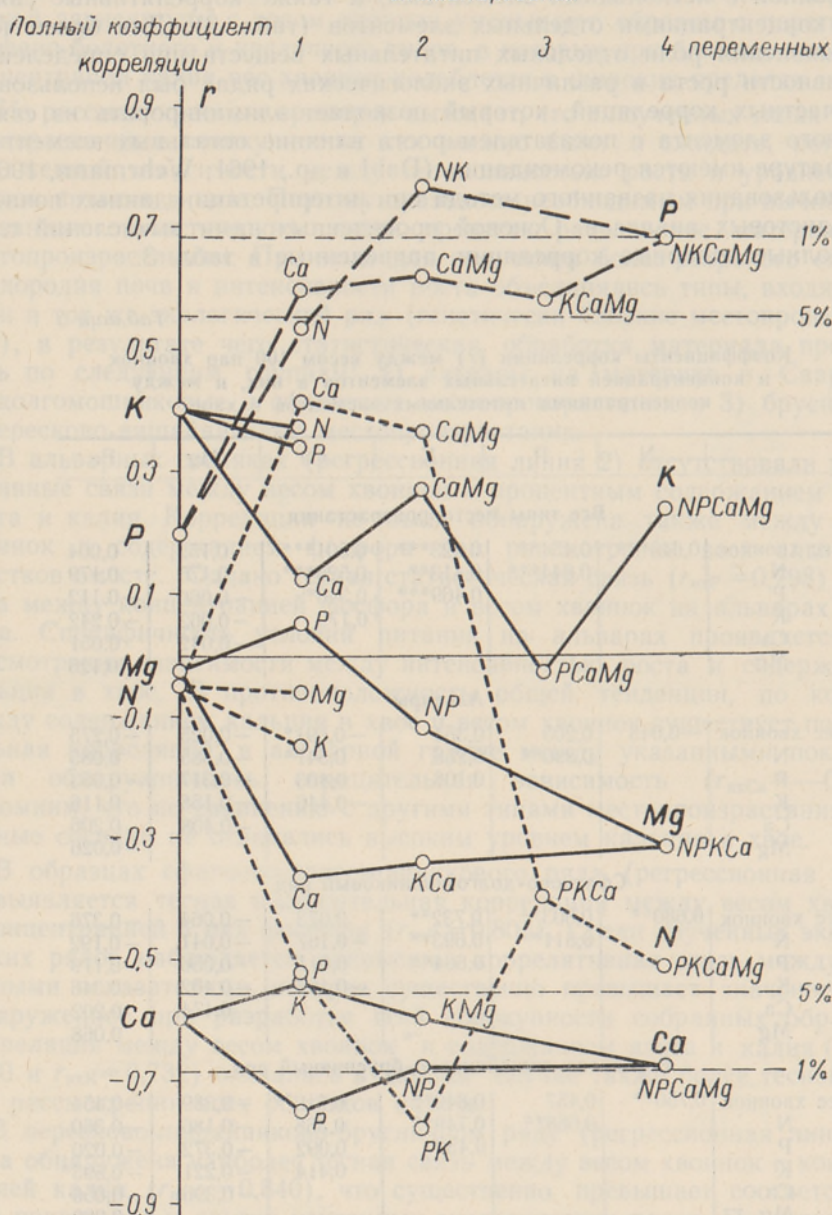


Рис. 3. Частные коэффициенты корреляции между весом 100 пар хвoinок и содержанием в них питательных элементов на альварах материка и о. Сааремаа.

(особенно при элиминировании влияния азота и кальция) значение коэффициента корреляции резко возрастает, достигая 0,685. В результате исключения влияния других элементов более тесной становится также отрицательная связь между концентрацией кальция и весом хвоек ( $r_{\text{вхCa}} \cdot \text{NPKMg} = -0,674$ ). Некоторые изменения происходят и в значении коэффициента корреляции между весом хвоек и концентрацией азота. Если при полной корреляции  $r_{\text{вхN}} = 0,048$ , то после исключения из этой связи влияние P и K,  $r$  достигает значения  $-0,773$ . Однако при исключении всех остальных элементов — P, K, Ca, Mg — значение понижается до  $-0,509$ , которое находится уже вне пределов 5%-ного уровня значимости. Изменения корреляции веса хвоек с содержанием калия и магния и при вычислении частных корреляций не входят в пределы значимости.

В сфагново-долгомошниковом экологическом ряду (рис. 4) при вычислении частных корреляций веса хвоек с концентра-

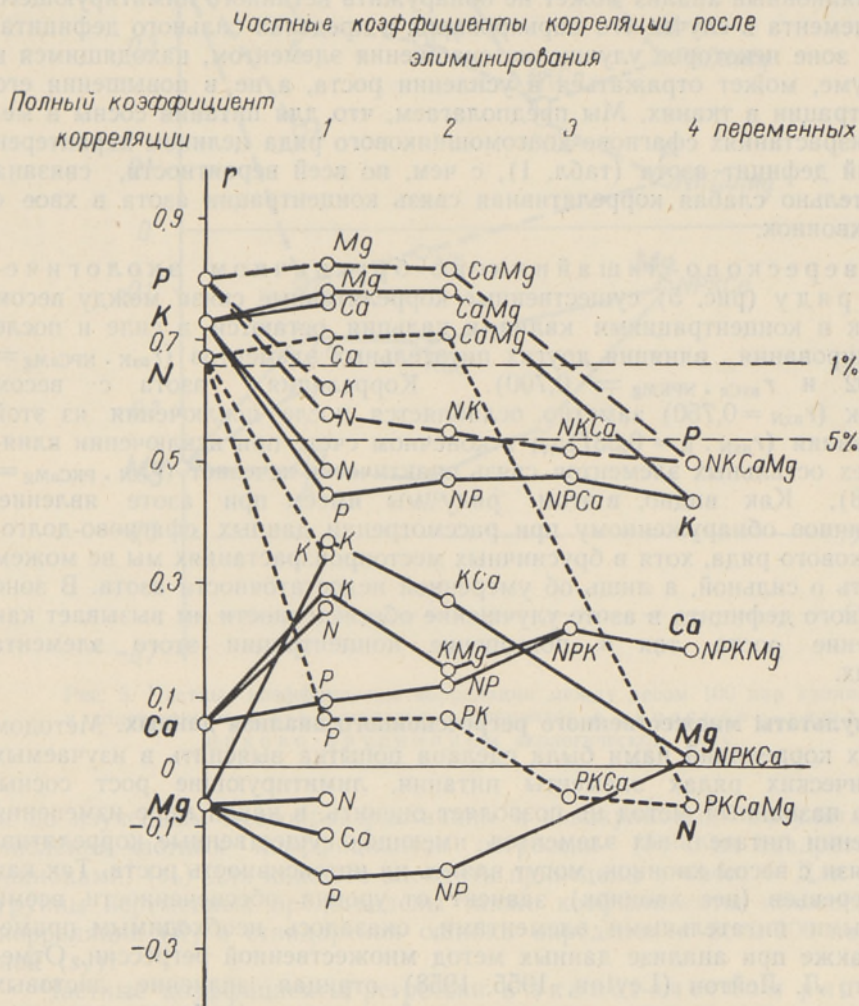


Рис. 4. Частные коэффициенты корреляции между весом 100 пар хвоек и содержанием в них питательных элементов в сфагново-долгомошниковом экологическом ряду.

циями отдельных элементов обнаруживаются значительные отличия от полных корреляций. После исключения действия фосфора полностью исчезает статистическая связь между весом хвоинок и концентрацией в них азота ( $r_{\text{вхN} \cdot \text{P}} = 0,083$ ) и значительно ослабляется корреляция с калием ( $r_{\text{вхK} \cdot \text{P}} = 0,447$ ). В то же время можно заметить, что попарные корреляции между концентрациями N, P и K (табл. 3) обуславливают и изменения в корреляции фосфора с весом хвоинок, которая ослабляется после элиминирования азота и калия ( $r_{\text{вхP} \cdot \text{NK}} = 0,555$ ).

На основе частных корреляций можно допустить, что в сфагново-долгомошниковом ряду дифференциация в интенсивности роста сосняков в наибольшей мере определяется уровнем фосфорного питания. Однако было бы неразумным на основе частных коэффициентов корреляции отрицать роль азота в ограничении роста сосны указанного экологического ряда. Здесь выявляется один из серьезных недостатков применения коэффициентов корреляции при толковании данных листового анализа. Корреляционный анализ может не обнаружить истинного лимитирующего рост элемента в случае его варьирования в пределах сильного дефицита. В этой зоне некоторое улучшение снабжения элементом, находящимся в минимуме, может отражаться в усилении роста, а не в повышении его концентрации в тканях. Мы предполагаем, что для питания сосны в местопроизрастаниях сфагново-долгомошникового ряда целиком характерен сильный дефицит азота (табл. 1), с чем, по всей вероятности, связана относительно слабая коррелятивная связь концентрации азота в хвое с весом хвоинок.

В вересково-лишайниково-брусничном экологическом ряду (рис. 5) существенные коррелятивные связи между весом хвоинок и концентрациями калия и кальция остаются в силе и после элиминирования влияния других питательных элементов ( $r_{\text{вхK} \cdot \text{NPCaMg}} = 0,702$  и  $r_{\text{вхCa} \cdot \text{NPKMg}} = 0,700$ ). Корреляция азота с весом хвоинок ( $r_{\text{вхN}} = 0,750$ ) заметно ослабляется после исключения из этой связи калия ( $r_{\text{вхN} \cdot \text{K}} = 0,337$ ), и в конечном счете при исключении влияния всех остальных элементов связь практически исчезает ( $r_{\text{вхN} \cdot \text{PKCaMg}} = 0,288$ ). Как видно, в этом ряду мы имеем при азоте явление, аналогичное обнаруженному при рассмотрении данных сфагново-долгомошникового ряда, хотя в брусничных местопроизрастаниях мы не можем говорить о сильной, а лишь об умеренной недостаточности азота. В зоне умеренного дефицита в азоте улучшение обеспеченности им вызывает как улучшение роста, так и повышение концентрации этого элемента в тканях.

**Результаты множественного регрессионного анализа данных.** Методом частных корреляций нами была сделана попытка выяснить в изучаемых экологических рядах элементы питания, лимитирующие рост сосны. Однако названный метод не позволяет оценить, в какой мере изменения в усвоении питательных элементов, имеющих существенные коррелятивные связи с весом хвоинок, могут влиять на интенсивность роста. Так как рост деревьев (вес хвоинок) зависит от уровня обеспеченности всеми основными питательными элементами, оказалось необходимым применить также при анализе данных метод множественной регрессии. Отметим, что Л. Лейтон (Leyton, 1955, 1958), отрицая значение листовых стандартов, считает метод множественной регрессии наиболее надежным при выявлении элементов, лимитирующих рост деревьев.

В схему анализа были включены все изучаемые элементы (N, P, K, Ca, Mg, Fe). Материал был проанализирован по экологическим рядам



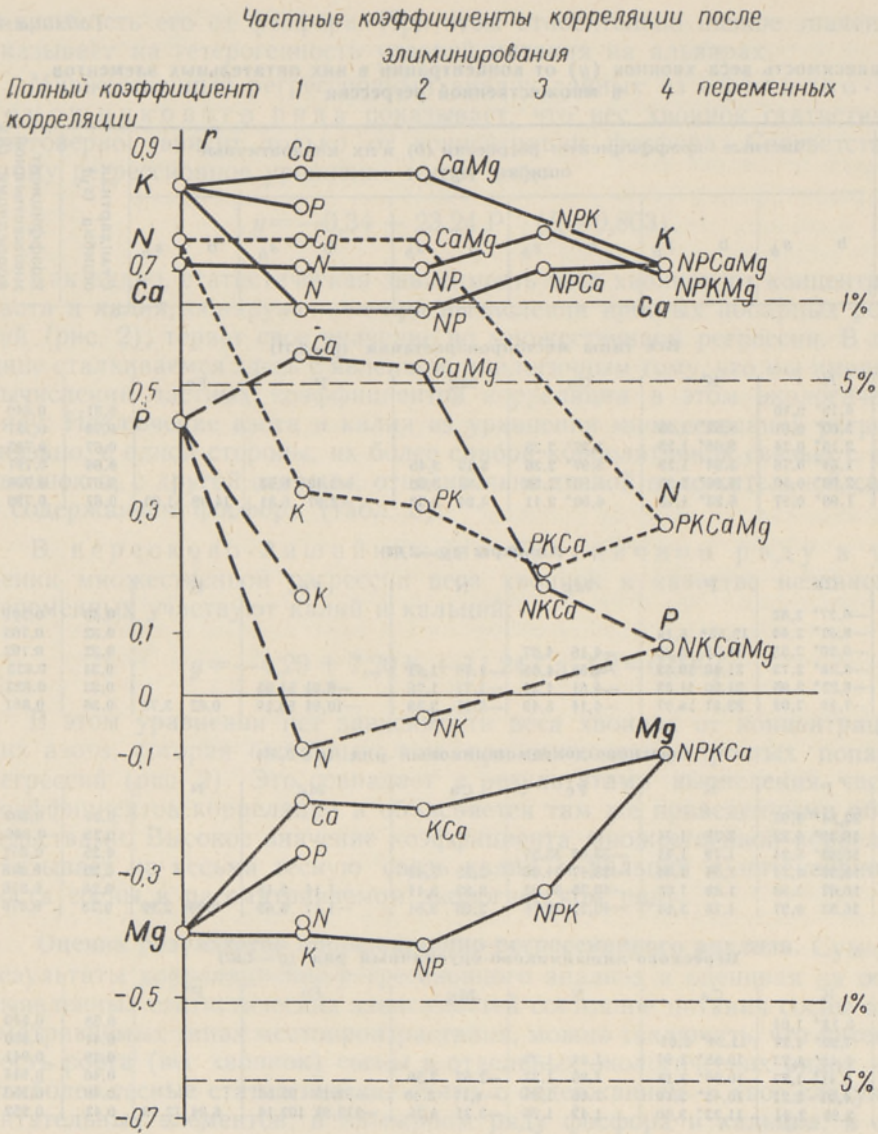


Рис. 5. Частные коэффициенты корреляции между весом 100 пар хвоннок и содержанием в них питательных элементов в вересково-лишайниково-брусничном экологическом ряду.

и по изученным местопроизрастаниям в совокупности.\* Результаты вычисления частных коэффициентов регрессии ( $b$ ) с их квадратичными ошибками, ( $s_b$ ) для каждого элемента приведены в табл. 4. Для каждой группы переменных представлены также коэффициенты множественной корреляции ( $R$ ) и стандартная ошибка определения веса 100 пар хвоннок ( $s_y$ ).

Частные коэффициенты регрессии в экологическом ряду альваров согласуются с результатами вычисления частных корреляций:

\* Множественный регрессионный анализ проводился на электронно-вычислительной машине в Институте кибернетики АН ЭССР.

Таблица 4

Зависимость веса хвoinок ( $y$ ) от концентрации в них питательных элементов в множественной регрессии

$b_0$	Частные коэффициенты регрессии ( $b$ ) и их квадратичные ошибки ( $s_b$ )										Стандартная ошибка ( $s_y$ )	Коэффициент множественной корреляции ( $R$ )
	$b$	$s_b$	$b$	$s_b$	$b$	$s_b$	$b$	$s_b$	$b$	$s_b$		

Все типы местопроизрастания ( $\bar{y}=2,71$ )

	N	K	Ca	Mg	P	Fe		
-3,05	4,13* 0,70							0,81
-4,43	3,00* 0,67	5,52* 1,35						0,70
-4,76	2,15* 0,74	5,66* 1,29	5,37* 2,35					0,67
-5,53	1,84* 0,76	5,98* 1,29	5,97* 2,36	5,19 3,45				0,66
-5,45	2,08* 0,90	6,16* 1,35	5,95* 2,38	4,83 3,55	-3,40 6,58			0,67
-5,55	1,98* 0,97	6,28* 1,43	6,00* 2,41	4,84 3,58	-2,97 6,81	14,99 51,80		0,67

Альвары ( $\bar{y}=2,08$ )

	Ca	P	Mg	N	Fe	K		
3,75	-6,37* 2,62						0,38	0,591
2,76	-8,67* 2,40	12,33* 5,18					0,32	0,765
3,79	-9,50* 2,53	11,35 5,25	-4,16 4,07				0,32	0,792
4,80	-8,28* 2,73	21,40 10,53	-4,65 4,05	-1,76 1,61			0,31	0,823
4,81	-8,22* 2,95	21,00 11,63	-4,61 4,34	-1,71 1,76	-6,94 51,05		0,33	0,823
4,57	-7,19 7,09	22,87 16,97	-4,14 5,49	-2,15 3,29	-10,04 58,19	0,62 3,78	0,36	0,861

Сфагново-долгомошниковый ряд ( $\bar{y}=2,40$ )

	P	K	Fe	Ca	Mg	N		
-0,34	23,24* 4,98						0,27	0,803
-0,69	16,39* 6,22	2,22 1,34					0,25	0,846
-0,29	16,85* 6,24	1,79 1,41	-33,68 33,57				0,25	0,861
-0,90	15,90* 6,34	2,04 1,44	-38,47 34,06	2,52 2,62			0,25	0,875
-0,74	16,67 7,58	1,80 1,83	-40,25 36,92	2,83 3,11	-1,14 5,18		0,26	0,876
-0,81	16,53 9,97	1,78 2,18	-40,37 39,76	2,86 3,51	-1,17 5,69	0,08 2,99	0,28	0,876

Вересково-лишайниково-брусничный ряд ( $\bar{y}=2,62$ )

	K	Ca	N	Mg	Fe	P		
-2,51	9,18* 1,64						0,58	0,840
-4,29	7,20* 1,27	11,24* 3,01					0,41	0,930
-5,73	5,48* 1,73	10,85* 2,90	1,84 1,30				0,39	0,941
-5,07	5,41* 1,77	10,06* 3,15	1,85 1,33	-2,57 3,50			0,40	0,944
-3,80	4,01 2,21	10,43* 3,16	2,06 1,34	-4,17 3,80	-99,15 95,06		0,40	0,950
-4,16	3,90 2,31	11,23* 3,60	1,47 1,76	-3,31 4,25	-112,94 102,14	6,84 12,49	0,42	0,952

\* — значение  $b$  достоверно при 5%-ном уровне значимости

одновременно выявляется отрицательная зависимость веса хвoinок от концентрации кальция и положительная зависимость от концентрации фосфора в них. Так как частные коэффициенты регрессии остальных элементов (N, K, Mg, Fe) оказываются недостоверными (при 5%-ном уровне значимости), оправдано их исключение из уравнения множественной регрессии, после чего уравнение для альварного ряда приобретает следующую форму:

$$y = 2,76 + 12,33 P - 8,67 Ca \quad (R=0,765).$$

Это уравнение помогает объяснить трудности при толковании данных листового анализа на альварных почвах — отрицательная зависимость веса хвoinок от содержания кальция сильно затемняет положительную

зависимость его от фосфора. При этом относительно низкое значение  $R$  указывает на гетерогенность условий питания на альварах.

Множественный регрессионный анализ данных из сфагново-долгомошникового ряда показывает, что вес хвоинок статистически достоверно зависит только от концентрации фосфора. Соответственно этому регрессионное уравнение имеет вид:

$$y = -0,34 + 23,24 P \quad (R = 0,803).$$

Как видно, статистическая зависимость веса хвоинок от концентрации азота и калия, обнаруженная при вычислении простых попарных регрессий (рис. 2), теряет свое значение во множественной регрессии. В принципе сталкиваемся здесь с явлением, аналогичным тому, что мы имели при вычислении частных коэффициентов корреляции в этом экологическом ряду. Исключение азота и калия из уравнения множественной регрессии связано, с одной стороны, их более слабой коррелятивной связью с весом хвоинок и, с другой стороны, относительно тесной положительной связью с содержанием фосфора (табл. 3).

В вересково-лишайниково-брусничном ряду в уравнении множественной регрессии веса хвоинок в качестве независимых переменных участвуют калий и кальций:

$$y = -4,29 + 7,20 K + 11,24 Ca \quad (R = 0,930).$$

В этом уравнении нет зависимости веса хвоинок от концентрации в них азота, которая была выявлена при вычислении простых попарных регрессий (рис. 2). Это совпадает с результатами вычисления частных коэффициентов корреляции и объясняется там же приведенными обстоятельствами. Высокое значение коэффициента множественной корреляции указывает на весьма тесную связь калия и кальция с интенсивностью роста сосны в рассматриваемом экологическом ряду.

**Оценка результатов корреляционно-регрессионного анализа.** Суммируя результаты корреляционно-регрессионного анализа и оценивая на основе выявленных статистических зависимостей состояние питания сосны в рассматриваемых типах местопроизрастания, можно заключить, что интенсивность роста (вес хвоинок) сосны в отдельных экологических рядах имеет наиболее тесные статистические связи с содержанием в хвое следующих питательных элементов: в альварном ряду фосфора и кальция, в сфагново-долгомошниковом ряду фосфора и в вересково-лишайниково-брусничном ряду калия и кальция. На основе этих зависимостей можно допустить, что дифференциация интенсивности роста в названных рядах связана с варьированием обеспеченности указанными элементами питания. На основе статистических связей можно говорить о лимитирующей роли фосфора на альварных и в менее продуктивной части сфагново-долгомошникового ряда, а также о недостатке калия и кальция в нижней части вересково-лишайниково-брусничного ряда (вересково-лишайниковые местопроизрастания).

Однако нельзя забывать, что статистически достоверные зависимости между показателем интенсивности роста и концентрациями в хвое отдельных питательных элементов не всегда служат доказательством прямой причинной связи. Этим затрудняется получение ответа на вопрос о лимитирующих питательных элементах по типам местопроизрастания, который мы решили проведением корреляционно-регрессионного анализа.

Отдельные такие трудности уже упомянуты при рассмотрении вопроса о связи азота с весом хвоинок в частных корреляциях. Для выявления причин этих статистических связей необходимо оценить их, пользуясь более непосредственными показателями состояния питания — уровнем соответствующих элементов в хвое, а также имеющимися данными о химическом составе почв и результатами опытов с удобрениями.

Множественным регрессионным анализом в экологическом ряду альваров выявлена положительная статистическая зависимость веса хвоинок от содержания фосфора. Однако мы не можем сделать вывод о недостатке фосфора на всех изученных участках. Судя по уровню фосфора в хвое (табл. 1), на альварах Сааремаа сосна достаточно обеспечена этим элементом. К сожалению, у нас отсутствуют экспериментальные данные о реакции сосны на добавление в почву фосфора в этой группе альваров, которые могли бы подтвердить результаты анализа хвои. Особенности условий питания на альварах Сааремаа, отражающиеся в более высоком содержании в хвое сосны азота и фосфора, по всей вероятности, связаны с различиями в условиях почвообразования. Все образцы хвои с о. Сааремаа собраны от сосновых культур, заложенных на альварных почвах, которые по крайней мере в течение нескольких столетий развивались под формациями травянистых растений и использовались в качестве естественных пастбищ (Laasimer, 1965). В то же время на материковой части Эстонии образцы собирались с почв лесного происхождения. Следует полагать, что различия в генезисе этих двух групп альваров отражаются главным образом в свойствах органической части почвы, являющейся основным источником азота и фосфора на таких площадях. К сожалению, мы не располагаем более подходящими для сравнения данными о химическом составе почв лесных и нелесных альваров. Однако можно сослаться на работу Е. Каара (Kaag, 1959), который в нелесных альварных почвах о. Сааремаа даже методом Кирсанова определил значительные количества подвижного фосфора. Для сравнения напомним, что в альварных почвах лесного происхождения нам удалось обнаружить практически только следы подвижного фосфора, и это в лактатно-ацетат-аммонийной вытяжке, специально рекомендуемой для карбонатных почв. Кроме того, в литературе имеются данные (Malicky-Schlatter, Malicky, 1967) о более высокой биологической активности аналогичных (рендзинных) почв под дерниной травянистых растений, чем под сосновым лесом. Лимитирующая роль фосфора на альварах материка, выявившаяся в статистических зависимостях, подтверждается его низким уровнем в хвое собранных образцов, а самое главное — результатами проведенных вегетационных опытов (Руйспере, 1967).

Сложен вопрос толкования отрицательной зависимости веса хвоинок от содержания в них кальция в альварном ряду. Вопросы содержания растворимого кальция в почвенном растворе и его влияния на жизнедеятельность сосны обсуждались в предыдущих статьях. На основе результатов этих работ мы склонны допустить, что выявленная отрицательная зависимость интенсивности роста от содержания кальция не может служить доказательством вредного действия кальция. По всей вероятности, она отражает варьирование почвенных условий, действующих на сосну непосредственно и в то же время изменяя концентрацию кальция в почвенном растворе. В числе таких почвенных факторов мы имеем в виду в первую очередь концентрацию бикарбонатных ионов, образование которых на известковых почвах зависит от содержания и свойств гумуса, дисперсности карбонатного материала, аэрации и микробиологической активности почвы. При доминировании в почве системы  $\text{CaCO}_3\text{-H}_2\text{O-CO}_2$

повышение концентрации  $\text{CO}_2$  в почвенной атмосфере вызывает увеличение образования  $\text{HCO}_3^-$  — ионов, которые оказывают прямое подавляющее действие на рост сосны. Этим сопровождается повышение концентрации ионов кальция в почвенном растворе, что вызывает увеличение содержания этого элемента в хвое. Таким образом, отрицательная статистическая связь содержания кальция с ростом сосны не может быть истолкована как доказательство подавляющего действия кальция на рост деревьев.

В согласии с результатами вегетационных опытов находится также отсутствие статистических связей в альварных сосняках между весом хвоинок и содержанием в них азота, калия, магния и железа. Это лишнее раз доказывает нелимитирующую роль названных элементов в питании сосны на альварах и отсутствие экологически существенных явлений антагонизма кальция при усвоении других питательных элементов.

Прямые экспериментальные данные для оценки выявленных статистических зависимостей в некарбонатных типах местопроизрастания, взятых для сравнительного анализа состояния питания сосны на альварах, к сожалению, в большинстве случаев отсутствуют. Это существенно ограничивает возможности причинного истолкования результатов. Как уже было указано, при рассмотрении частных корреляций выявление истинных лимитирующих рост элементов в типах местопроизрастания сфагново-долгомошникового и вересково-лишайниково-брусничного рядов в наибольшей мере затрудняется особенностью отражения азотного питания. Несмотря на явный недостаток азота в сфагновом, вересково-лишайниковом и долгомошниковом типах местопроизрастания (табл. 1), азот исключается из числа ограничивающих рост элементов в уравнениях множественной регрессии. Это явление хорошо объяснимо на основе общей схемы связи между концентрацией лимитирующего питательного элемента в тканях и ростом растений при различных условиях обеспеченности данным элементом (Smith, 1962). По этой схеме, в зоне острой недостаточности концентрация лимитирующего элемента в тканях не отражает варьирование его уровня в почве. Колебания в обеспеченности могут вызвать только изменения в росте, причем концентрация элемента в тканях остается неизменной. Наиболее четко изменения уровня питательного элемента в субстрате отражаются в его концентрации в тканях в зоне умеренной недостаточности. Как видно на рис. 6, относительно слабая прямолинейная связь концентрации азота в хвое сосны с ростом (весом хвоинок) объяснима, по всей вероятности, варьированием обеспеченности в пределах острой недостаточности в сфагновом, вересково-лишайниковом типах и на большинстве участков долгомошникового типа. На основе рис. 6 можно сделать вывод, что в естественных местопроизрастаниях сосны в Эстонской ССР имеется острый дефицит азота (ниже 1,35% в хвое). При показателях выше этого можно считать, что мы имеем дело с умеренной недостаточностью. Условия избыточного снабжения азотом в естественных условиях маловероятны.

При оценке результатов статистической обработки данных по связям других элементов с ростом сосны на некарбонатных местопроизрастаниях следует исходить из вышеприведенного вывода о всеобщей лимитирующей роли азота. При этом следует критически отнестись к интерпретации уравнения множественной регрессии для сфагново-долгомошникового ряда, где достоверной оказалась связь роста только с концентрацией фосфора. Сомнительность роли фосфора как минимум-фактора в этом ряду выявляется при рассмотрении рис. 2. В сфагновом типе колебания в обеспеченности

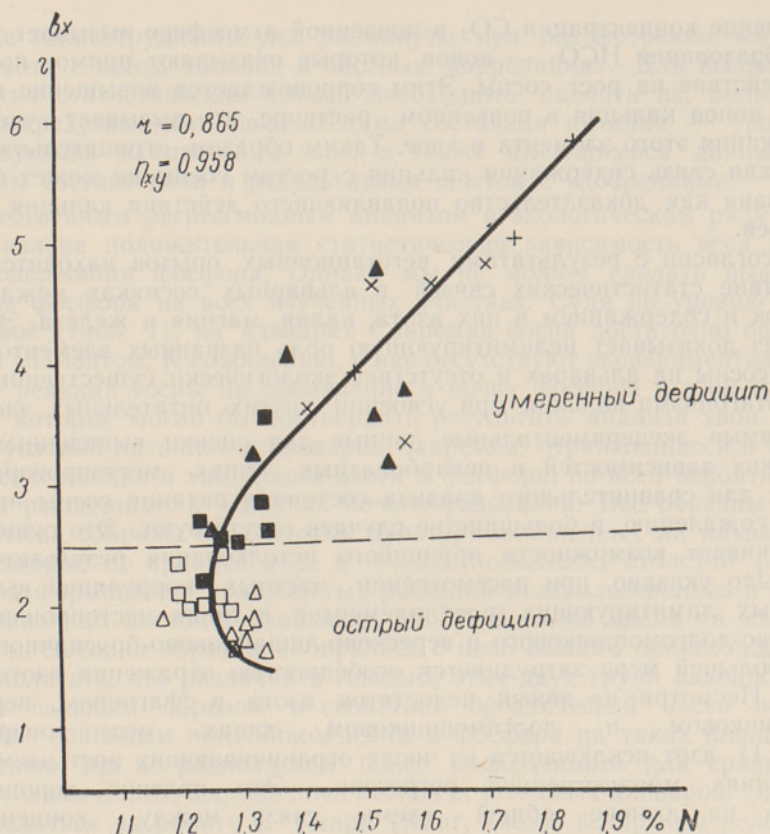


Рис. 6. Зависимость между весом хвоинок и концентрацией в них азота в зонах острой и умеренной недостаточности в азоте в некарбонатных местопроизрастаниях (обозначения см. на рис. 2).

печенности фосфором не вызывают изменений в росте. Этот вывод поддерживается данными полевого опыта В. Поргасаар (1966а, б), из которых выясняется, что хотя уровень фосфорного питания на сфагновом торфянике крайне низок, по лимитирующему рост значению он все же находится на втором месте после азота. Можно допустить, что с развитием заболачивания и постепенным переходом долгомошниковых местопроизрастаний в сфагновые ухудшаются главным образом условия азотного и фосфорного питания. При этом вполне обоснованным следует считать исключение калия из уравнения множественной регрессии по сфагново-долгомошниковому ряду. На отсутствие его лимитирующей роли даже на верховых болотах указывают данные о сравнительно высоком уровне подвижного калия в самом верхнем 25-сантиметровом слое торфа на верховых болотах Эстонии (Линдпере, 1965), а также вышеуказанный полевой опыт В. Поргасаар (1966а и б). Это, конечно, не уменьшит интерес к выявленной простой попарной корреляции между содержанием калия в хвое и ростом сосны, указывающей, что на верховых болотах, по сравнению с долгомошниками, наряду с азотным и фосфорным питанием следует считаться и с некоторым ухудшением условий калийного питания. Отсутствие связи между уровнем кальция и магния в хвое и ростом деревьев еще раз показывает достаточную обеспеченность ими как в долго-

мошниковом типе, так и на верховых болотах — при существующем уровне азота и фосфора.

В уравнении множественной регрессии по вересково-лишайниково-брусничному экологическому ряду осталась в силе зависимость интенсивности роста от концентрации в хвое калия и кальция. Для соответствующих типов местопроизрастания отсутствуют экспериментальные данные по Эстонии, на основе которых можно непосредственно оценить действительность выявленных статистических связей. Однако в литературе имеются немалочисленные данные полевых опытов с удобрениями, говорящие о недостаточном калийном питании сосны на местопроизрастаниях, близких к рассматриваемому нами вересково-лишайниковому типу (Leyton, 1962; Krauss, 1962, 1965; Heinsdorf, 1963, 1964, 1967a). На основе этих работ можно считать достоверным, что в вересково-лишайниковых сосняках калий занимает по лимитирующей роли второе место за азотом — в опытах с удобрениями эффект калия проявляется при повышении в почве уровня азота.

Связь роста с содержанием кальция в рассматриваемом ряду была обнаружена при вычислении полных попарных корреляций и не потеряла своего значения при выражении ее через частные корреляции и множественную регрессию. Это явление трудно объяснить, имея в виду диапазон колебания процентного содержания кальция в исследуемых образцах, отражающий достаточную обеспеченность как в брусничных, так и в вересково-лишайниковых местопроизрастаниях. Поэтому нет основания считать, что кальций в этом экологическом ряду мог бы играть роль лимитирующего фактора. По нашему мнению, связь веса хвоинок с содержанием в них кальция может быть обусловлена регуляцией усвоения кальция самой интенсивностью роста, а также количеством ионов кальция в почвенном растворе. Можно предположить, что в некарбонатных лесных почвах существует некоторая пропорциональность между количествами питательных элементов, освобождающихся при минерализации органического вещества — основного резервуара питательных веществ в таких почвах. Из такой возможной пропорциональности следует, что при повышении уровня всеобщего минимум-фактора азота, вызывающего ускорение роста, одновременно может повышаться также уровень доступного кальция. В пользу этого допущения говорит более высокий уровень кальция в хвое на плодородных местопроизрастаниях (перегнойно-торфяно-болотный, кисличный и брусничный типы).

Как выясняется из обсуждения результатов корреляционно-регрессионного анализа, к интерпретации математических взаимосвязей следует относиться крайне осторожно. Не отрицая объективности существования выявленных статистических зависимостей между ростом и концентрацией отдельных питательных элементов, во многих случаях они не являются причинными. Поэтому как корреляционный анализ, так и метод множественной регрессии могут дать только основу для догадок и гипотез, проверка которых должна осуществляться соответствующими экспериментами. Анализ информативности различных методов исследования питания лесных древесных пород и рационализации их комплексного использования будет посвящена четвертая и последняя статья настоящей серии.

## Выводы

1. Результаты химического анализа хвои сосновых молодняков подтверждают выводы, сделанные на основе вегетационных опытов, в отношении условий питания на перегнойно-карбонатных (альварных) почвах

материковой части Эстонии (лимитирующая роль фосфора, достаточная обеспеченность железом, отсутствие антагонизма кальция при усвоении других катионов, отрицательное влияние известкового фактора). При этом хвоя сосны на альварных почвах не отличается повышенным содержанием кальция по сравнению с некарбонатными местопроизрастаниями. В результате анализа хвои выявились существенные различия в условиях питания сосны на альварных почвах лесного и нелесного происхождения. Последняя группа (альвары на Сааремаа) при такой же производительности отличается более высокой обеспеченностью фосфором и азотом; особенности минерального питания на этих площадях требуют экспериментального изучения.

2. Диапазон варьирования содержания питательных элементов (N, P, K, Ca, Mg, Fe) в хвое сосны на некарбонатных типах местопроизрастания Эстонии не отличается существенно от данных по тому же диапазону производительности (I—V бонитет) местопроизрастаний сосны в других регионах. Как правило, содержание основных питательных элементов (N, P, K, Ca) коррелируется с производительностью местопроизрастаний.

В изученных некарбонатных типах (вересково-лишайниковый, брусничный, кисличный, сфагновый, долгомошниковый и перегнойно-торфяноболотный типы) выявляется всеобщая лимитирующая роль азота в местопроизрастаниях сосны. С острым дефицитом азота следует считаться в сфагновом, вересково-лишайниковом и долгомошниковом типах. Остальные типы можно отнести к группе, испытывающей умеренную недостаточность азота.

С лимитирующей ролью фосфора (за минимум-фактором азота) следует считаться в сфагновом и долгомошниковом типах, а калий становится лимитирующим рост элементом в вересково-лишайниковом типе. Обеспеченность сосны кальцием, магнием и железом следует считать достаточной во всех изученных типах местопроизрастания.

3. При оценке состояния питания лесонасаждений по данным листового анализа целесообразно исходить одновременно как из уровня концентраций питательных элементов в листе, так и из статистических связей между показателями роста и уровнями соответствующих элементов в листе. К использованию результатов корреляционного и регрессионного анализа в целях выявления лимитирующих рост элементов следует относиться крайне осторожно. Информативность результатов указанного анализа наибольшая в диапазоне умеренного дефицита; в условиях острой недостаточности его диагностическое значение значительно уменьшается. Оценка причинности статистических связей между показателем роста и концентрациями элементов питания в листе возможна только на основе экспериментального материала.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Байдалина Н. А., 1962. Сравнительная характеристика сосны разных бонитетов по некоторым физиологическим показателям. В кн.: Физиология древесных растений. К 90-летию со дня рождения члена-корреспондента Академии наук СССР Л. А. Иванова: 192—195. М.
- Бушueva Т. М., Есюнина А. И., Чайкина Л. Ф., 1961. О формах кальция в растениях в разных условиях кальциевого питания. Вестник Ленинградского университета, сер. биол. 3, (1) : 24—35.
- Гуковa М. М., 1950. О влиянии реакции среды и кальция на обмен веществ в растениях. В кн.: Памяти академика Д. Н. Прянишникова : 96—104. М.-Л.
- Зонн С. В., 1964. Почва как компонент лесного биогеоценоза. В кн.: Основы лесной биогеоценологии : 372—457. М.



- Кошельков С. П., 1966. Применение метода листового анализа для оценки режима питания сосновых лесов. Тезисы докладов на Третьем всесоюзном делегатском съезде почвоведов : 193—194. Тарту.
- Лиллема А. И., 1964. Почвы острова Сааремаа. В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа : 155—181. Тарту.
- Линдпере А. В., 1965. Агрохимическая характеристика верховых сфагновых торфяников Эстонии. Почвоведение (2) : 52—57.
- Маргус М. М., Сепп Р. А., Валк Х. С., Касесалу Х. П., Хайнла В. Э., Нилсон А. М., Каар Э. В., Павес Х. К., 1966. Леса Эстонской ССР. В кн.: Леса СССР 2 : 3—41. М.
- Орлов А. Я., Кошельков С. П., 1965. Об оценке плодородия лесных почв. Почвоведение (3) : 62—72.
- Орлов А. Я., 1966. Значение метода листового анализа при применении удобрений. В кн.: Пути повышения продуктивности лесов : 157—161. Минск.
- Поргасаар В. Ю., 1966а. Химический состав хвои сосны при разных условиях питания. Изв. АН ЭССР, сер. биол. 15 : 231—238.
- Поргасаар В. Ю., 1966б. О диагностике питания сеянцев сосны обыкновенной по данным химического анализа хвои. Тр. по физиологии и биохимии растений II. Доклады II республиканской конференции по физиологии и генетике растений : 253—261. Тарту.
- Ратнер Е. И., 1950. Минеральное питание растений и поглотительная способность почв. М.-Л.
- Рийспере А. Ю., 1966. О минеральном питании сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) на маломощных перегнойно-карбонатных (альварных) почвах. I. Влияние концентраций кальция, магния и бикарбоната в среде на питание сеянцев в песчаных культурах. Изв. АН ЭССР, сер. биол. 15 : 530—550.
- Рийспере А. Ю., 1967. О минеральном питании сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) на маломощных перегнойно-карбонатных (альварных) почвах. II. Результаты опытов с сеянцами сосны в почвенных культурах. Изв. АН ЭССР. Биол. 16 : 247—274.
- Роде А. А., 1955. Почвоведение. М.-Л.
- Сепп Р. А., 1962. Методика и результаты опытного картирования лесных почв. Сб. науч. тр. Эст. с.-х. акад. (24) : 43—53.
- Шахов А. А., 1956. Солеустойчивость растений. М.
- Щербаков А. П., 1958. Некоторые данные о биологии роста однолетних сеянцев сосны (*Pinus silvestris* L.) и накоплении ими питательных веществ. Тр. Ин-та леса 41 : 122—147.
- Bell C. W., Biddulph O., 1963. Translocation of Calcium. Exchange Versus Mass Flow. Plant Physiol. 38 : 610—614.
- Böszörményi Z., 1958. Leaf Analysis Investigations with Scotch Pine Seedlings; the Problem of the Constancy of Critical Nutrient Concentrations. Acta Bot. Acad. Scient. Hung. 4 1/2 : 19—44.
- Carles J., Lattes Fr., Alquier-Bouffard A., 1963. Des effets de la chlorose calcaire sur la repartition des acides organiques et des éléments minéraux, et de l'importance du pétiole dans cette repartition. Bull. Soc. franç. physiol. végét. 9 : 165—174.
- Dahl E., Selmer-Andersen Chr., Saether R., 1961. Soil Factors and the Growth of Scotch Pine: a Statistical Reinterpretation of Data Presented by Viro (1955). Soil Sci. 92 : 367—371.
- Duchaufour Ph., 1960. Notes sur l'origine de la chlorose sur sol calcaire. Bull. Soc. bot. France 107 : 8—12.
- Duchaufour Ph., Bonneau M., 1962. Etude expérimentale de l'influence du calcaire sur la nutrition et la croissance d'un résineux acidophile. Ann. Ecole nat. eaux et forest et stat. rech. et expériences 19 : 385—413.
- Heinsdorf D., 1963. Beitrag über die Beziehungen zwischen dem Gehalt an Makronährstoffen N, P, K, Mg in Boden und Nadeln und der Wuchsleistung von Kiefernkulturen in Mittelbrandenburg. Albrecht-Thaer-Archiv 7 : 331—353.
- Heinsdorf D., 1964. Der Einfluß von N-, P-, K-, Mg-Düngung auf Ernährung und Wachstum von Kiefernkulturen auf unterschiedlichen Sandstandorten. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin 66 : 193—207.
- Heinsdorf D., 1967a. Untersuchungen über die Wirkung mineralischer Düngung auf das Wachstum und den Ernährungszustand von Kiefernkulturen auf Sandböden im nordostdeutschen Tiefland. II. Der Einfluß der Düngung auf den Ernährungszustand der Kiefernkulturen. Arch. Forstwesen 16 : 3—35.
- Heinsdorf D., 1967b. Untersuchungen über die Wirkung mineralischer Düngung auf das Wachstum und den Ernährungszustand von Kiefernkulturen auf Sandböden im nordostdeutschen Tiefland. V. Versuch zur Ableitung von Grenzwerten an Hand der Düngungsergebnisse. Arch. Forstwesen 16 : 529—544.

- Ingestad T., 1962. Macro Element Nutrition of Pine, Spruce, and Birch Seedlings in Nutrient Solutions. Medd. Statens Skogsforskningsinst. **51** : 1—150.
- Kaar E., 1959. Metsakasvatuse võimalustest Saaremaa lootaladel. Tartu.
- Karu A., Muiste L., 1958. Eesti metsakasvukohatüübid. Tallinn.
- Krauss H. H., 1962. Die Anfangsentwicklung von Kiefern-Vollumbruchkulturen auf degradierten mittleren Sandstandorten nach Kalkmelioration. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin **50** : 117—133.
- Krauss H. H., 1965. Untersuchungen über die Melioration degradierter Sandböden im nordostdeutschen Tiefland. Versuche mit mineralischer Düngung von Kiefern-kulturen. Arch. Forstwesen **14** : 731—768.
- Laasimer L., 1965. Eesti NSV taimkate. Tallinn.
- Leyton L., 1954. The Growth and Mineral Nutrition of Spruce and Pine in Heathland Plantations. Imperial Forestry Institute University of Oxford. Institute Paper **31**.
- Leyton L., Armson K. A., 1955. Mineral Composition of the Foliage in Relation to the Growth of Scotch Pine. Forest Sci. **1** : 210—218.
- Leyton L., 1956. The Relationship Between the Growth and Mineral Composition of the Foliage of Japanese Larch (*Larix leptolepis* Murr.). Plant and Soil **7** : 167—177.
- Leyton L., 1958. The Relationship Between the Growth and Mineral Nutrition of Conifers. The Physiology of Forest Trees. (ed. K. Thimann) : 323—345. New York.
- Leyton L., 1962. Düngung und Mineralstoffernährung von Waldbäumen in Großbritannien. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin **50** : 217—226.
- Lopushinsky W., 1964. Calcium Transport in Tomato Roots. Nature **201** (4918) : 518—519.
- Malicky-Schlatte G., Malicky H., 1967. Enzymaktivität und Wassergehalt einiger pannonischer Alluvial-Schotter-Böden. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde **116** : 190—199.
- Mitchell H. L., Chandler R. F., 1939. The Nitrogen Nutrition and Growth of Certain Deciduous Trees of Northeastern United States. With a Discussion of the Principles and Practice of Leaf Analysis as Applied to Forest Trees. Black Rock For. Bull. **11**.
- Nebe W., 1963. Über die Beurteilung der Düngebedürftigkeit von Mittelgebirgsstandorten durch Blattanalysen. Arch. Forstwesen **12** : 1024—1052.
- Nemec A., 1942. Zur Kenntnis der Kali- und Magnesiummangelerscheinungen. Forstwiss. Cbl. **64** : 160—166.
- Prevot P., Ollagnier M., 1961. Law of the Minimum and Balanced Mineral Nutrition. Plant Analysis and Fertilizer Problems. (Ed. W. Reuther) : 257—277. Washington.
- Small J., 1954. Modern Aspects of pH. With Special Reference to Plants and Soils. London.
- Smith P. F., 1962. Mineral Analysis of Plant Tissues. Annual Rev. Plant Physiol. **13** : 81—108.
- Strebel O., 1960. Nadelanalytische Untersuchungen über die Mineralstoffernährung von Fichtenbeständen in Bayern. Forstwiss. Hochschultagung in München 1959 : 242—251.
- Süchting H., 1939. Untersuchungen über die Ernährungsverhältnisse des Waldes. IV. Prüfung ausgewählter Waldböden auf Nährstofflieferung durch Vegetationsversuche mit Lärche, Kiefer und Fichte sowie auf Nährstofflöslichkeit durch chemische Untersuchungsmethoden. Bodenkunde u. Pflanzenernähr. **13** : 73—117.
- Tamm C. O., 1954. A Study of Forest Nutrition by Means of Foliar Analysis. Plant Analysis and Fertilizer Problems: 203—207. Paris.
- Tamm C. O., 1955. Studies on Forest Nutrition. I. Seasonal Variation in the Nutrient Content of Conifer Needles. Medd. Statens Skogsforskningsinst. **45** : 1—34.
- Tamm C. O., 1964. Determination of Nutrient Requirements of Forest Stands. Internat. Rev. Forestry **1** : 115—170. New York—London.
- Themlitz R., 1959. Nährstoffmangelerscheinungen an jungen Kiefern als Folge unausgeglichener Düngung und ihre Diagnose durch differenzierte Nadelanalysen. Kali-Briefe **6** (5) : 1—10.
- Themlitz R., 1960. Vergleichende Versuche mit Fichte- und Kiefern sämlingen zur Nährstoffaufnahme aus Rhenaniaphosphat sowie dolomitischen Mergeln und zur Nährstoffverteilung auf die ober- und unterirdischen Pflanzenorgane. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde **90** : 94—105.
- Themlitz R., 1963. Erfahrungen zum Nährstoffzustand von Böden und Pflanzen aus Forstpflanzenanzuchtstätten. Allgem. Forst- und Jagdzeitung **134** : 173—177.
- Ulrich A., 1948. Plant Analysis — Methods and Interpretation of Results. Diagnostic Techniques for Soil and Crops : 157—198. Washington.

- Wehrmann J., 1959a. Methodische Untersuchungen zur Durchführung von Nadelanalysen in Kiefernbeständen. Forstwiss. Cbl. 78 : 77—97.
- Wehrmann J., 1959b. Die Mineralstoffernährung von Kiefernbeständen (*Pinus silvestris*) in Bayern. Forstwiss. Cbl. 78 : 129—149.
- Wehrmann J., 1963. Möglichkeiten und Grenzen der Blattanalyse in der Forstwirtschaft. Landwirtschaft. Forsch. 16 : 130—145.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
22/II 1968

A. RIISPERE

## MÄNNI (*PINUS SILVESTRIS* L.) MINERAALSEST TOITUMISEST LOOMULDADEL

### III. MÄNNI TOITUMISEISUNDI HINDAMINE OKASTE VÖRDLEVA KEEMILISE ANALÜÜSI ALUSEL

#### Resümee

Uurimuses hinnatakse loomuldadel valitsevaid toitumistingimusi männiokastes sisalduvate toiteelementide alusel, milleks männinoorendikest kogutud okastes määrati N, P, K, Ca, Mg ja Fe kontsentratsioonid. Võrdluseks lootaladel kasvavatele analüüsiti ka mitmetelt mittekarbonaatsete muldadega (kanarbiku-sambliku, pohla, jänesekapsa, sfagnumi, karusambla ja kõdutarba-soo) kasvukohatüüpidelt pärinevaid okkaid. Toiteelementide kontsentratsiooni okastes hinnati piirväärtuste ning korrelatsioon- ja regressioonanalüüsi abil.

Tulemused olid järgmised:

1. Männiokaste keemilise analüüsi tulemused toetavad vegetatsioonikatsete alusel tehtud järeldusi Eesti NSV mandriosa loometsa-aladel valitsevate toitumistingimuste kohta (fosfori kasvulimiteeriv osa, küllaldased rauavarud, kaltsiumi antagonistliku toime puudumine teiste katioonide omastamisel, kõrge karbonaatsuse negatiivne üldmõju toitumisele). Lubjarikkale mullale vaatamata ei sisalda lootaladel kasvavate männide okkad rohkem kaltsiumi kui mittekarbonaatsetel kasvukohtadel kasvavate omad. Olulised erinevused ilmnevad männi toitumises loometsamuldadel ja lagedatel loopealsetel. Viimastel (Saaremaa lootaladel) on mänd paremini varustatud fosfori ja lämmastikuga, mis aga ei peegeldu kasvu intensiivsuses. Männi toitumise spetsiifika Saaremaa loopealsetel vajab eksperimentaalset uurimist.

2. Männiokaste toiteelementide sisalduse varieerumise diapsoon Eesti mittekarbonaatsetel kasvukohtadel ei erine oluliselt väärtustest, mis sama tootlikkuse juures (I—V boniteet) esineb teistes regionides. Üldiselt järgib põhitoiteelementide (N, P, K, Ca, Mg) kontsentratsioon kasvukohatüüpide viljakust.

Kõigis mittekarbonaatsetes kasvukohatüüpides esineb üldise kasvu limiteeriva faktorina lämmastik. Lämmastiku suurt defitsiiti tuleb arvestada sfagnumi, kanarbiku-sambliku ja karusambla kasvukohatüüpides, ülejäänuis on tegemist lämmastiku mõõduka defitsiidiga. Fosfor võib limiteeriva faktorina (miinimumfaktorina toimiva lämmastiku järel) esineda sfagnumi ja karusambla kasvukohatüüpides, kaalium võib muutuda kasvu limiteerivaks elemendiks kanarbiku-sambliku kasvukohatüübis. Männi varustatust kaltsiumi, magneesiumi ja rauaga tuleb kõigis uuritud kasvukohatüüpides küllaldaseks lugeda.

3. Puistute toitumiseisundi hindamisel lehe(okka)analüüsi abil tuleb lähtuda nii toiteelementide kontsentratsioonist okastes kui ka statistilistest seostest kasvunäitajate ja vastavate toiteelementide kontsentratsioonide vahel. Korrelatsioon- ja regressioonanalüüsi tulemuste tõlgendamise kasvu limiteerivate elementide selgitamisel tuleb suhtuda äärmise ettevaatlikkusega. Nende informatiivsus on kõige suurem mõõduka defitsiidi piirkonnas, suure defitsiidi korral väheneb nende diagnostiline väärtus tunduvalt. Kasvunäitajate ja okaste toiteelementide kontsentratsioonide statistiliste seoste põhjusekkust on võimalik hinnata vaid vastavate katsete abil.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Zoologia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse  
22. II 1968

## A. RIISPERE

STUDIES ON THE MINERAL NUTRITION OF SCOTCH PINE (*PINUS SILVESTRIS* L.) ON RENDSINA SOILS

## III. AN EVALUATION OF THE NUTRIENT STATUS OF PINE BY MEANS OF COMPARATIVE FOLIAR ANALYSIS

## Summary

This paper deals with the evaluation of the supply of pine with nutrients in rendsina soils by means of foliar analysis. For this purpose, the content of N, P, K, Ca, Mg, and Fe was determined in samples collected from young plantations and natural regenerations. For comparison, needles were also sampled from a number of forest sites on noncalcareous soils — from *Calluna-Cladonia*, *Vaccinium*, *Oxalis*, *Sphagnum* and *Polytrichum* types as well as from drained mesotrophic forest peatland. The levels of nutrients in needles were compared with the standards published in relevant literature, and, in addition, an attempt was made to elucidate the growth-limiting nutrients by means of correlation and multiple regression analysis.

The results of our investigation indicate the following:

1. The chemical composition of needles from pines growing on rendsina soils in natural conditions confirms the conclusions made for the nutritional conditions in those soils on the mainland part of Estonia on the basis of pot experiments (growth-limiting role of phosphorus, no deficiency in iron, absence of antagonism of calcium over other cations in the process of their uptake from soil, unfavourable effect of the high lime content upon the nutritional process as a whole). Regardless of a high calcium content of the soil, the needles of the pines growing on rendsinas do not accumulate more calcium than those on noncalcareous soils.

2. The range of variation in the levels of nutrient elements (N, P, K, Ca, Mg, Fe) in pine needles in the forest sites on noncalcareous soils of Estonia (*Calluna-Cladonia*, *Vaccinium*, *Oxalis*, *Sphagnum*, *Polytrichum* types and drained mesotrophic peatland) do not differ essentially from the values determined by the same range of productivity (classes of site quality I—V) in other regions. As a general tendency, the level of the main nutrients N, P, K, Ca in needles follows the productivity of the forest sites.

In all noncalcareous sites of pine forests, the general growth-limiting role of nitrogen appears. The strong deficiency in nitrogen occurs in *Sphagnum* (drained raised bogs), *Calluna-Cladonia* and *Polytrichum* types. In *Vaccinium* and *Oxalis* types and in drained mesotrophic forest peatland, a mild deficiency in nitrogen was established. After nitrogen, which affects as a minimum-factor, the growth-limiting role of phosphorus must be taken into consideration in *Sphagnum* and *Polytrichum* types; potassium may become a growth-limiting element in *Calluna-Cladonia* type. The supply with calcium, magnesium and iron has been found to be sufficient for pine in all observed forest sites.

3. By evaluating the nutrient status of stands by means of foliar analysis, it is expedient to take into consideration both the levels of nutrients in foliage and the statistical relationships between growth-rate and levels of particular nutrients. But caution is needed for the use of correlation and regression analysis for detecting the growth-limiting nutrients: the results of such analysis are most informative in a range of moderate deficiency; under conditions of strong deficiency, their diagnostic value decreases. The causality of statistical relationships between the growth-rate and concentrations of nutrients in foliage should be evaluated only on the basis of corresponding experiments.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,  
Institute of Zoology and Botany

Received  
Feb. 22, 1968