

АНУ РИЙСПЕРЕ, У. РИЙСПЕРЕ

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

IV. О НЕКОТОРЫХ МЕТОДОЛОГИЧЕСКИХ ВОПРОСАХ ИЗУЧЕНИЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ

В связи с общим развитием исследования биологических проблем, привлечением специалистов различных профилей к разработке частных вопросов, широкой доступностью аналитических и экспериментальных методов особо выделяются вопросы методологии и логики научных исследований. В рамках общих категорий методов биологического исследования (наблюдение, эксперимент, моделирование) выбор конкретных методов, их модификация и информативность получаемых результатов зависят от проблемы, для решения которой они используются, а также от проблемной ситуации и специфики исследуемых объектов и систем. Общие категории методологии и логики научного исследования приобретают конкретное содержание в частных науках и проблемах, поэтому разработка методологических вопросов частных наук и проблем имеет большое значение для увеличения эффективности исследовательских работ.

Изучение экологии минерального питания лесных древесных пород и лесонасаждений, а также плодородия лесных местопроизрастаний вызвано необходимостью выяснения возможностей и путей повышения продуктивности леса. Широкий диапазон варьирования продуктивности естественных лесонасаждений и результаты их удобрения показывают, что используемые в настоящее время основные лесоводственные и мелиоративные мероприятия далеко не исчерпывают генетического потенциала продуктивности лесообразующих древесных пород и биоклиматических условий в ареале их распространения. В настоящее время доказаны перспективность химической мелиорации и применения минеральных удобрений для интенсификации лесохозяйственного производства. Разумеется, широкому внедрению таких мероприятий должна предшествовать разработка соответствующих теоретических основ. Следует отметить, что теоретические исследования в этом направлении серьезно отстают от нужд практики (в том числе и в странах, где уже широко применяется удобрение лесонасаждений).

При изучении экологии минерального питания сосны на альварных почвах мы использовали различные методы и уровни исследования, критически проанализировали многочисленные данные литературы о возможных подходах к решению аналогичных и смежных задач. При этом выяснилось, что методологические вопросы до сих пор слабо разработаны, нет единого представления об информативности отдельных методов и уровней исследования, а также о рациональных схемах их комплексования, которые отвечали бы требованиям необходимой минимизации фактического материала и фактора времени при обеспечении максимальной информации для решения проблем и их центральных вопросов. Разумеется, что неправильно выбранный подход не компенсируется увеличением фактического материала и экстраполяцией результатов за пределы, установленные выбранным методом и уровнем исследования. К сожалению, с недопустимой

экстраполяцией информации мы соприкасаемся в работах всех уровней — при интерпретации результатов полевых и вегетационных опытов, при толковании данных химического анализа листьев и почвы. Часто недооцениваются экологическое значение результатов физиологических опытов и значение экологических данных при оценке состояния питания и обеспеченности растений отдельными факторами среды.

В настоящей статье делается попытка критически рассмотреть вопросы, представляющиеся наиболее актуальными на современной стадии изучения экологии минерального питания лесобразующих пород и лесонасаждений, а также и при сравнительной оценке условий питания в различных типах местопроизрастания. Разумеется, в рамках этой статьи невозможно дать всеобъемлющего обзора накопленного материала в данной области, а также в должной мере соблюсти принцип историзма, столь важного при анализе методологических вопросов. Следует подчеркнуть, что отчасти обсуждение этих вопросов имеет дискуссионный характер и не все поставленные вопросы будут рассмотрены с равной тщательностью. По сравнению с другими методами больше внимания уделяется листовому анализу, как наиболее перспективному при оценке состояния питания лесонасаждений.

Несмотря на то, что дискуссия по методам исследования основывается в известной мере на опыте изучения питания сосны на альварных местопроизрастаниях, мы далеки от мнения, что использованный путь является эталоном решения аналогичных задач во всех типах обитания леса. В конечном счете и в нашей работе обнаружился ряд пробелов как в данных экологического характера, так и в экспериментальном материале.

О специфике минерального питания лесобразующих древесных пород

Прежде чем приступить к обсуждению информативности отдельных методов изучения экологии почвенного питания лесных древесных пород, необходимо кратко остановиться на вопросах специфики их корневого питания. По этому комплексу вопросов в настоящее время отсутствует целостная концепция.

Из накопленного до сих пор материала (Reuther и др., 1958; Mirov, Stanley, 1959; Gerloff, 1963) следует заключить, что жизненную форму деревьев нельзя рассматривать в качестве объединяющего признака в отношении специфики минерального питания и говорить о какой-нибудь специальной физиологии питания древесных растений. Древесные породы, в том числе и лесобразующие, отличаются друг от друга так же, как и отдельные виды травянистых растений (Mitchell, Chandler, 1939; Wittich, 1958). Однако сравнительных данных о древесных породах, полученных в контролируемых условиях, очень мало. Практически можно указать только на работы Т. Ингстада (Ingestad, 1960, 1962). Некоторое представление о различиях между отдельными породами в использовании элементов питания можно также получить на основе химического анализа семян, выращенных в сравниваемых полевых условиях (напр., Щербаков, 1950, 1954). До сих пор сравнительная оценка требовательности древесных пород к условиям почвенного питания основывается на данных экологической приуроченности в пределах определенных почвенно-климатических регионов, которая, однако, как видно из экспериментов О. Себальда (Sebald, 1956), не должна совпадать с физиологическим оптимумом. Экологическая приуроченность дает представление о сравнительной способности морфо-физиологического приспособления видов к различным уровням почвенного питания, но не отражает условий, необходимых для максимального роста и не дает достоверных данных о реакции древесных пород на изменение уровня отдельных факторов среды. Хорошая морфо-физиологическая приспособляемость у ряда древесных пород к низким уровням снабжения питательными веществами не означает слабой реакции на улуч-

шение условий питания. При этом древесные породы подчиняются общим законам зависимости роста от уровня факторов среды (закон минимума Либиха, закон действия факторов роста Мичерлиха).

Важным вопросом при сравнительной оценке состояния питания лесонасаждений является отношение к наличию почвенных экотипов у лесобразующих древесных пород. Следует сказать, что в настоящее время отсутствуют достоверные экспериментальные данные о наличии у отдельных пород экотипов, приспособленных в пределах определенных почвенно-климатических регионов к каким-либо конкретным факторам почвы (Valk, 1967; Weiser, 1965; Griffin, 1965). В первой работе доказано, что свойства «болотной сосны» не наследственны, так как она четко реагирует на улучшение условий питания, а в экспериментах Ф. Вейзера и Дж. Гриффина выяснилась несостоятельность существования почвенных экотипов ясеня обыкновенного и сосны сабины. Физиологические опыты А. Шахова (1956), вопреки интерпретации автора, также не дают основания для вывода о наличии специальных «наурзумских» (солончаковых) экотипов сосны, березы и осины.

Данные литературы по вопросу существования у растений почвенных экотипов вообще характеризуются большой противоречивостью. Хороший пример в этом отношении дает материал по генетическим проблемам серпентинной флоры, приведенный в обзорной работе В. Краузе (Krause, 1958). Нам кажется, что эту противоречивость можно объяснить неправильным подходом к оценке взаимосвязей в системе почва—растительный покров, заключающимся в переоценке значения минералогического состава материнской породы в питании растений и в недооценивании выравнивающей роли биологического круговорота, основного детерминанта режима питания в естественных биогеоценозах. Кроме того, в должной мере не учитываются процессы эволюции почв, в результате которых эдафические условия для последовательных поколений растений несходны, в связи с чем естественный отбор не может содействовать увеличению приспособленности вида к определенному типу почвенного питания. Особенно это касается таких долговечных растений, как лесобразующие древесные породы, при которых почвенные условия могут существенно изменяться уже в течение одного поколения. Изменения почвенных условий во времени следует учитывать также при поисках почвенных экотипов древесных пород в эндемических местообитаниях.

Нет оснований сомневаться в существовании климатических экотипов (географических рас), однако необходимо отметить, что отсутствуют свидетельства существенных различий между ними в отношении физиологии минерального питания. Это подтверждает и совпадение пределов варьирования показателей листового анализа по отдельным породам в различных районах их ареала. Некоторые различия, найденные Х. Д. Герхолдом (Gerhold, 1959) и К. Стейнбеком (Steinbeck, 1966) в химическом составе хвои между географическими расами сосны обыкновенной в географических культурах (США), нельзя рассматривать как доказательства их специфических требований в отношении отдельных питательных элементов. Если сравнить географические расы в определенных почвенно-климатических условиях, то выясняется, что различия в усвоении питательных элементов могут быть обусловлены несинхронностью между протеканием ростовых процессов и динамикой освобождения доступных форм питательных элементов в почве.

Несмотря на то что вопросы расового состава древесных пород нуждаются еще в тщательном исследовании, мы склонны предположить, что при сравнительной оценке состояния питания естественных лесонасаждений в определенных климатических районах можно элиминировать воз-

возможность существования почвенных экотипов. Это, конечно, не значит, что в сравнительных экспериментальных исследованиях по минеральному питанию можно отказаться от применения генетически однородного материала.

Принципиальное значение при подходе к изучению рассматриваемого вопроса имеет отношение к микотрофности. В обширной литературе микоризным грибам обычно приписывают первостепенную роль в обеспечении лесных древесных пород необходимыми питательными веществами, и образование микоризы считается необходимой предпосылкой нормального роста деревьев. Однако уже ознакомление с материалом сводных работ по микоризе и микотрофности (Рейнер, Нелсон-Джонс, 1949; Келли, 1952; Лобанов, 1953; Melin, 1958; Harley, 1959; Шемаханова, 1962) и данными многих исследований показывает, что такая концепция далеко не доказана и роль микоризы в питании деревьев явно преувеличена. Несмотря на то что при помощи изотопной техники показано наличие некоторого притока питательных ионов из грибного мицелия в организм хозяина, ассоциацию гриба с древесными породами никак нельзя рассматривать облигатной для деревьев. Это выясняется из многочисленных экспериментов с древесными растениями в водных и песчаных культурах, где безмикоризные сеянцы при обеспечении только минеральными формами элементов питания имеют вполне нормальный рост. С другой стороны, опыт культивирования микоризообразующих грибов на искусственных субстратах показывает, что они аналогично высшим растениям требуют для своего роста полной смеси питательных веществ в минеральной форме (с добавлением углеводов и биостимуляторов) и не способны питаться за счет неразложившегося органического вещества. Такие же требования в отношении питательной среды предъявляют изолированные корни лесных древесных пород (Slankis, 1948a, b, 1950, 1951; Barnes, Naylor, 1959a, b и др.). Отсюда можно сделать вывод об одинаковых способностях обоих компонентов ассоциации к усвоению питательных веществ и об отсутствии у микоризообразующих грибов каких-либо специфических качественных преимуществ при усвоении элементов питания из почвы, а также способности самостоятельного разложения органического вещества. Кроме того, известно, что микоризообразующие шляпочные грибы не способны завершить полный цикл развития (включая образование плодовых тел) без ассоциации с корнями деревьев, без непрерывного снабжения ассимилятами хозяина. Это свидетельствует о том, что образование симбиоза является облигатным для прохождения полного цикла развития грибного компонента, а необлигатным для древесных растений.

Априористическим приписыванием микоризе роли определяющего рост фактора вызваны также необоснованные положения в отношении лесоводческой практики, когда для улучшения развития микоризных грибов считается целесообразным создание несбалансированного соотношения между основными питательными элементами в почве (напр., Moser, 1963) и микоризация признается одним из условий успешного лесоразведения (Егорова и др., 1964).

Мы считаем, что переоценка роли микотрофности отвлекает внимание исследователей от изучения потребностей лесных древесных пород в отношении уровня снабжения их элементами питания и не содействует строгому соблюдению принципа минимума при выяснении лимитирующих рост факторов в системе почва—растение в лесных геобиоценозах. В связи с тем также не обращается должного внимания на деятельность почвенной микрофлоры, от которой в действительности зависит кинетика освобождения питательных элементов из органического вещества и снабжение ими как деревьев, так и микоризообразующих грибов.

При такой концепции возникает вопрос, какова же экологическая роль так часто встречающейся в природных условиях ассоциации и как относиться к ней при оценке состояния минерального питания лесонасаждений? Нам кажется, что при изучении минерального питания лесонасаждений микоризу следует рассматривать как количественно недефинируемый почвенный фактор, форма и интенсивность развития которого является результатом определенного уровня равновесия и качества процессов микробиологического разложения органического вещества почвы, но по развитию которого невозможно оценить уровень и процессы снабжения деревьев питательными элементами. Следовательно, при изучении экологии питания лесонасаждений микоризу нельзя отнести к факторам, от уровня которых зависит рост деревьев. Нужно отметить, что в последние годы опубликованы некоторые работы (Hoffmann, Fiedler, 1966; Dumbroff, 1968), экспериментальный материал которых непосредственно подтверждает наши положения.

Изложенное выше приводит к выводу, что лесообразующие древесные породы не имеют тех специфических свойств, которые не позволили бы использовать методы и принципы, применяемые при изучении минерального питания травянистых культурных растений. Необходимость учесть специфику древесных пород распространяется главным образом на свойства, связанные с их долговечностью и большими размерами (начиная с определенной фазы роста), не позволяющими по чисто техническим причинам провести необходимые эксперименты в контролируемых условиях. В дальнейшем будет показано, что специфичность подхода к изучению системы почва—растение в лесу в основном связана со своеобразием лесных почв, которое определяет выбор и модификацию методов, их информативность и рациональные схемы их комплексования.

Об информативности данных анализа почв

Наиболее сложен при изучении системы почва—растение в естественных лесных местообитаниях вопрос использования и интерпретации данных анализа почвы. По принципам агрохимии, показатели, пригодные для оценки уровня питательных элементов в почве, должны иметь тесную коррелятивную связь с интенсивностью образования биомассы (урожая) выращиваемых культур. Это резко ограничивает номенклатуру аналитических параметров для характеристики уровня обеспеченности растения каким-либо фактором в почве. Поэтому в сельском хозяйстве практическая агрохимическая оценка культурных почв основывается на ограниченном числе параметров (почвенных стандартов), разработанных в результате многочисленных вегетационных и полевых опытов. Если на выравненных культурных почвах такой стандартизированный путь выявления зависимости урожая от уровня отдельных аналитически определяемых показателей и определения потребности в удобрениях и мелиоративных мероприятиях себя оправдывает, то на лесных почвах такой подход не дает должной информации. Разумеется, это не относится к окультуренным почвам лесных питомников и древесных школ. Специальными исследованиями (Краусс, 1962а; Hoffmann, 1963а, б и др.) доказана оправданность применения для их оценки общепризнанных агрохимических методов.

Влияние совокупности эдафических факторов отражается в относительной интенсивности роста насаждений, выражаемой в лесоводстве через бонитет насаждения. Однако этот интегрирующий показатель плодородия местообитания не позволяет выяснить лимитирующих факторов и относительных уровней отдельных компонентов почвенного комплекса, без чего немислимы выяснение причинных связей и разработка практических

мероприятий мелиорации и удобрения. Известно, например, что лесонасаждения ниже I бонитета не должны отличаться какими-либо специфическими внешними признаками недостаточности элементов питания, несмотря на то что редуцированная интенсивность роста дает полное основание предполагать недостаточность уровня питания.

К настоящему времени накоплено большое количество характеризующих морфологию и физико-химические свойства почв данных, полученных в результате специальных почвоведческих исследований, а также в рамках общего описания условий местопроизрастания при лесоводческих исследованиях. Однако этот обширный материал, как правило, не подвергался должному толкованию с точки зрения экологии питания лесонасаждений, потому что теоретические исследования, направленные на изучение лесных почв как питательной среды деревьев и насаждений, развиты недостаточно. Однако в настоящее время ощущается острая практическая потребность в научных основах оценки лесных почв именно в таком аспекте (Решение Всесоюзного совещания по повышению продуктивности лесов, 1966).

Признавая общие концепции учения о биогеоценозах (Сукачев, 1957, 1964а, б), следует, однако, отметить, что методологические вопросы их использования при изучении экологии почвенного питания лесных фитоценозов (Дылис и др., 1964; Дылис и др., 1966) разработаны недостаточно. Поэтому даже в работах, представленных в качестве опыта комплексной биогеоценологической характеристики типов леса (напр., Молчанов, 1961), практически обойдено экологическое толкование многочисленных данных анализа почвы. Усилия биогеоценологической школы направлены в основном на изучение почвенно-генетических процессов и выяснение влияния лесной растительности на почву (Зонн, 1964; Зонн, Базилевич, 1966 и др.). Несмотря на серьезные достижения в изучении закономерностей малого биологического круговорота в лесных биогеоценозах у нас (Зонн, 1956, 1964; Ремезов, 1956, 1959 и др.), а также в некоторых зарубежных странах (Rennie, 1955; Ehwald, 1957 и др.), эти данные нельзя непосредственно использовать при экологической оценке уровня обеспеченности лесонасаждений отдельными элементами питания, имеются лишь отдельные попытки экологической оценки свойств лесных почв со стороны представителей этого направления (Зонн, 1964; Чекалова, 1967).

Можно указать лишь на монографию Ф. Хартмана (Hartmann, 1952), где во всей сложности обсуждаются принципы экологической оценки лесных почв. В этой работе, к сожалению, совсем забытой в нашей литературе, выдвигается понятие «лесоэкологический тип состояния лесной почвы» (*forstökologischer Waldbodenzustandstyp*) и указывается на его принципиальное отличие от педологической категории «тип почвы»; кроме общей характеристики почвы, в нем должны отражаться динамические процессы биологического круговорота, непосредственно зависящие от характера и развития лесного покрова. Ф. Хартман выделяет в лесных почвах «зону динамического равновесия» (*Zone des dynamischen Gleichgewichtszustandes*), в которой происходят основные процессы, определяющие генезис почвы, ее современное плодородие, характер и интенсивность биологического круговорота (в условиях гумидного климата в эту зону входят горизонты, располагающиеся выше иллювиального горизонта, на скульптурных же почвах зоне динамического равновесия должен соответствовать пахотный слой). При этом обоснованно подчеркивается, что на лесных почвах аналитически определяемые химические и физические параметры почв могут иметь диагностическое значение только в особых случаях и они не позволяют оценивать лесорастительные свойства лесных почв. По положению Ф. Хартмана, закон минимума Либиха и общий закон

действия факторов роста Митчерлиха не действительны в естественных лесонасаждениях в отношении уровня питательных элементов в почве, а действительны в отношении уровня динамического равновесия процессов биологического круговорота и минерализации веществ. В связи с этим нельзя считать обоснованной критику В. Виттиха (Wittich, 1957, 1958), направленную против положений Ф. Хартмана. Последний отнюдь не отрицает возможности недостаточного снабжения деревьев питательными веществами на лесных почвах, а доказывает определяющую роль «объема» круговорота веществ в обеспечении деревьев необходимыми питательными элементами. Его взгляды, по существу, совпадают с общими концепциями биогеоценологической школы В. Сукачева и его «лесоэкологический тип состояния лесной почвы» по содержанию во многом совпадает с понятием «тип условий местопроизрастания» биогеоценологической школы. Можно представить, что на окультуренных почвах уровень доступных элементов и питание растений в большей мере определяются законами химического равновесия, чем на лесных почвах, где ведущими являются биологические процессы, законы их равновесия. При этом в связи со своеобразием лесных почв освобождающиеся в процессе разложения органических веществ питательные элементы могут быть быстро поглощены либо различными группами микроорганизмов, либо корнями растений, и усвоение питательных элементов деревьями происходит в острой конкуренции с почвенными микроорганизмами (Black, 1957). Поэтому не исключено, что даже при довольно высоком уровне («емкости») минерализации в лесных почвах аналитические данные могут не показать наличия «подвижных» или «доступных» форм питательных элементов.

На основе вышеизложенного понятны трудности, связанные с использованием аналитически определяемых показателей в целях экологической оценки свойств лесных почв, с которыми соприкасались многие исследователи и на что не раз обращено внимание в литературе (Themlitz, 1953; Rennie, 1962; Tamm, 1964; Вомперский, 1968 и др.). Эти трудности начинаются с оценки роли отдельных почвенных горизонтов в снабжении деревьев питательными веществами, продолжают при изыскании подходящих критериев для определения запасов и доступных количеств элементов в почве и кончаются вопросами обеспечения сравнимости почв различных типов условий местопроизрастания в отношении обеспеченности отдельными элементами. Примером могут служить работы немецких исследователей (Fiedler, Nebe, 1963; Fiedler, Lentschig, 1964 и др.), в которых несмотря на параллельное применение разных методов анализа не было обнаружено надежных связей между отдельными показателями почвенного анализа и производительностью местопроизрастаний. Нельзя также считать удачными попытки американских почвоведов (Wilde, Voigt, 1959; Wilde и др., 1964; Wilde, 1966) установить предельные числа для оценки плодородия лесных почв на основе количества подвижных или обменно-поглощенных форм элементов (в определенной, условно выбранной толще почвы) на единицу площади без соблюдения расчленения почв на генетические горизонты.

Слабое диагностическое значение аналитических показателей во многом объяснимо в свете вышеуказанных положений Ф. Хартмана. В отмеченных работах бросается в глаза недооценка роли лесной подстилки в питании деревьев и переоценка роли минеральной части почвы, ее химического, минералогического и механического состава в обеспечении растений на лесных почвах питательными веществами. Такое положение отчасти связано с тем, что непосредственная роль органического вещества лесных почв (в том числе роль лесной подстилки) в снабжении растений отдельными питательными элементами мало изучена. В работах,

где рассматриваются свойства органического вещества лесных почв (Соколов, 1962; Кононова, 1963), основное внимание обращено на характеристику физико-химических свойств гумуса, а вопросы освобождения питательных элементов из органического вещества в процессе его разложения почти не изучены. Прежде всего это относится к минеральным элементам в составе органического вещества. Поэтому для характеристики лесной подстилки как непосредственного источника питательных веществ следует обратиться к работам прикладного характера (Röhrig, 1958), в которых выявлена способность лесной подстилки снабжать лесобразующие породы всеми необходимыми питательными элементами. В работе О. Клаузинга (Klausing, 1956) доказывается, что в многоступенчатом процессе разложения все освобождающиеся питательные элементы некоторое время (до их вторичной микробиологической или физико-химической иммобилизации) находятся в ионной форме, легкодоступной для корней деревьев. Однако при учете параллельно протекающих внутрпочвенных процессов биологического связывания питательных ионов корнями растений и микроорганизмами становится понятным, почему статические методы исследования не позволяют получить представление об истинном уровне снабжения деревьев питательными элементами. До тех пор, пока отсутствуют методы для определения кинетических параметров освобождения и связывания питательных элементов в почве, отсутствуют и перспективы существенного повышения информативности анализа почвы в отношении диагностики уровня питания лесонасаждений, поэтому нельзя возлагать и слишком большие надежды на модификацию методов анализа, разработку новых экстрактантов и повышение точности измерения.

Следует отметить, что некоторые авторы попытались заменить статические параметры в изучении лесных почв информацией, получаемой инкубационными опытами. При этом до сих пор изучались лишь процессы минерализации азота (Zöttl, 1959, 1960, 1964, 1966). Однако и инкубационные опыты не отражают в достаточной мере кинетику протекающих в лесной почве процессов, поскольку они проводятся вне влияния динамического равновесия природных условий и без учета промежуточных циклов освобождения и иммобилизации веществ.

В вышеприведенном обсуждении мы указали на пределы информативности данных анализа лесных почв при оценке условий питания лесонасаждений. Этим, конечно, никак не отрицается значение всестороннего изучения свойств лесных почв аналитическими методами. Данные о химических и физико-химических параметрах почв, а также об их генезисе во многом содействуют пониманию экологических связей в системе почва—растение в лесных биогеоценозах, но только при оценке их информационного значения в свете закона минимума и закона действия факторов роста, одновременно учитывая круговую зависимость между растительным покровом и почвой, и строго разграничивая основные «питающие» горизонты почвы.

Об информативности и применении метода листового анализа

В литературе широко обсуждался вопрос об информативности листового анализа в качестве самостоятельного метода при определении потребности культур в удобрениях. Поводом для такой дискуссии послужила работа Х. Лундегорда (Lundegardh, 1945). Если Х. Лундегорд в своих ранних работах (Lundegardh, 1938) считал необходимым при определении условий питания растений учитывать, кроме состава самих растений, химический состав почвы и даже подпочвы (triple-analysis method), в указанной работе он рекомендует при определении потребности сельскохозяй-

ственных культур в удобрениях ограничиваться только листовым анализом. Переоценка Х. Лундегордом роли информативности листового анализа в свое время вызвала острую критику (Scharrer, Lemme, 1953). Несмотря на подробную разработку теоретических принципов листового анализа, Х. Лундегорд в должной мере не учитывал, что концентрация питательного элемента в листе определяется не только степенью снабжения определенным элементом, а оказывается интегрированным результатом всех определяющих рост факторов. При учете этого обстоятельства становится понятным, почему листовые стандарты Х. Лундегорда (Lundegardh, 1945) для предсказания эффекта удобрений не репродуцируемы и метод листового анализа не нашел применения в практической агрономии.

На применение листового анализа в лесоводстве обращается больше внимания, что связано главным образом с трудностями при оценке обеспеченности древостоев питательными элементами на основе анализа почвы. Применению листового анализа в лесу способствует и долговечность древесных растений, обуславливающая относительно стабильный уровень элементов в листьях-хвое, что облегчает стандартизацию сбора образцов.

Основателями применения метода листовой диагностики в лесоводческих исследованиях следует считать Х. Л. Митчелля и его сотрудников (Mitchell, Chandler, 1939), разработавших и теоретически обосновавших принципы листового анализа для определения состояния питания древостоев. Позже этот метод в лесоводстве усовершенствовался и дополнялся (White, 1954; Leyton, Armson, 1955; Leyton, 1956, 1958; Wehrmann, 1959a; Strebel, 1960; Nebe, 1963; Wells, Metz, 1963; Wells, 1965; Tamm, 1964; Guha, Mitchell, 1965, 1966; Miller, 1966 и др.). В результате этих работ к настоящему времени методика листовой диагностики для применения в лесонасаждениях разработана в подробностях, обеспечивающих необходимую репрезентативность и сопоставляемость данных.

Однако как и все методы исследования, так и листовая диагностика имеет свои возможности и пределы применения, на что не раз было обращено внимание в литературе (Ulrich, 1948; Aaltonen, 1950; Scharrer, Lemme, 1953; Reuther, Smith, 1954; Schlichting, 1955; Болдырев, 1962; Wehrmann, 1963).

Одно из основных условий применения листовой диагностики — наличие листовых стандартов для изучаемых видов растений. Х. Л. Митчелль и Т. Ингстад (Mitchell, Chandler, 1939; Ingestad, 1962) пытались установить предельные концентрации, отражающие в ассимиляционных органах дефицит или достаточную обеспеченность определенными элементами питания, путем выращивания сеянцев древесных пород на различных по составу питательных растворах. Однако из-за очень различных условий выращивания к применению предельных чисел, полученных на искусственных средах, при оценке состояния питания лесонасаждений нужно отнестись с осторожностью.

Более обоснованным следует считать установление предельных чисел для лесонасаждений способом, применяемым И. Верманом (Wehrmann, 1959b), путем сравнения концентраций питательных элементов в хвое древостоев различного бонитета, условно принимая за оптимальные концентрации элементов в хвое из древостоев I бонитета. С этой целью И. Верман определял содержание питательных элементов в хвое сосновых насаждений различного бонитета (I—V). Предельные числа, установленные Верманом, использовались рядом авторов при изучении сосновых насаждений в различных регионах (Орлов, Кошельков, 1965; Porgassaar, 1965 и др.). Такой же сравнительный анализ хвои был проведен в еловых (Höhne, 1963; Materna, 1964; Rehfuess, Moll, 1965) и пихтовых (Rehfuess, 1967) насаждениях. Эти работы дали сведения о пределах варьирования кон-

центраций отдельных питательных элементов в широком диапазоне производительности лесных местопроизрастаний и данные о связи уровня питательных элементов в хвое с ростом древостоев.

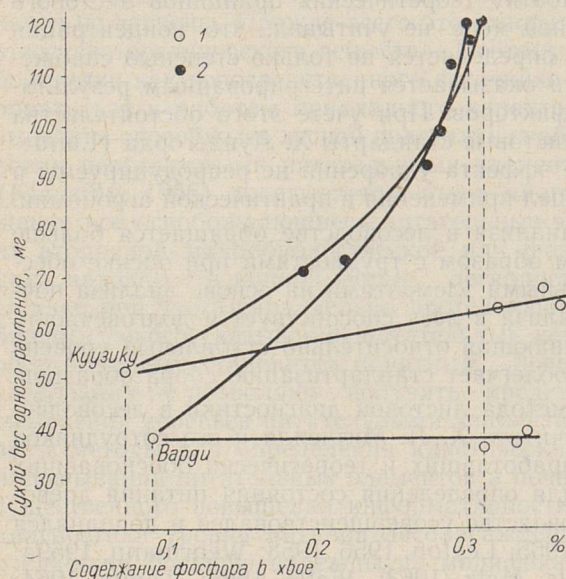


Рис. 1. Зависимость роста семян сосны от концентрации фосфора в хвое на неокислованных (1) и окислованных (2) альварных почвах.

Много внимания в литературе обращалось на установление так наз. критических (оптимальных) концентраций элементов в листьях (Mitchell, Chandler, 1939; Ulrich, 1948; Böszörményi, 1958; Prevot, Ollagnier, 1961). Однако З. Бесермени доказал (на основе опытов с сеянцами сосны), что критические концентрации для отдельных элементов не являются постоянными величинами, поскольку зависят от уровня обеспеченности растений остальными элементами питания. Таким образом, варьирование критических концентраций подчиняется закону минимума. Следовательно, чем выше общий уровень питания, тем выше должны быть критические концентрации отдельных элементов в листьях. Примером зависимости критических концентраций питательных элементов от остальных свойств почвы могут служить наши вегетационные опыты с сеянцами сосны на двух альварных почвах при различном снабжении сеянцев фосфором (Рийспере, 1967; опыт 3). Связь между содержанием фосфора в хвое и сухим весом сеянцев изображена на рис. 1. Если при реакции почвы рН 7,2—7,4 критической концентрацией фосфора в хвое можно считать примерно 0,07—0,09% (вес сеянцев при повышении концентрации фосфора в хвое до 0,34% не увеличился), то после кислотообразования этих же почв до рН 5 критическая концентрация для фосфора превышает 0,30% (интенсивность роста увеличивалась параллельно с увеличением уровня фосфора в хвое, не достигая предела потребления с избытком даже при наивысшей дозе фосфора). Исходя из этого можно утверждать, что критические концентрации питательных элементов в качестве листовых стандартов оказываются слишком лабильными показателями, чтобы принять их за основу при оценке условий питания лесонасаждений. Выяснение критических концентраций питательных элементов в листьях важно при использовании листового анализа для толкования результатов опытов с удобрениями.

Предельные числа для оценки питания древостоев по составу листьев можно установить и с помощью полевых опытов с удобрениями (Heinsdorf, 1967b), где по степени реакции деревьев на внесение в почву питательных веществ можно судить, при каких первоначальных концентрациях элементов в ассимиляционных органах дерева реагируют на внесение соответствующего удобрения. В результате выясняются уровни питательных элементов в листьях-хвое, указывающие на состояние дефицита или достаточную обеспеченность. Отметим, что предельные числа для сосны, установленные И. Верманом и Д. Хейнсдорфом, в общем совпадают.

Более константны концентрации, отражающие острую недостаточность питательных элементов и поэтому в листовой диагностике их установлению уделяется большое внимание. Однако при этом нельзя согласиться с авторами (Nemes, 1942; Themnitz, 1959; Materna, 1964), которые при установлении стандартов, обозначающих сильную недостаточность, принимали за основу химический состав хвои с признаками глубокоразвитых патологических изменений. Появление признаков патологических процессов указывает уже на сильные изменения в метаболизме, в результате чего химический состав «больных» листьев не оказывается сравнимым с составом здоровых листьев.

Основной же задачей листовой диагностики следует считать выявление умеренного (латентного) дефицита, который, хотя и тормозит рост, патологических изменений в тканях еще не вызывает. Как уже указывалось, выяснение концентраций, указывающих на наличие латентного дефицита, возможно путем сравнения уровней питательных элементов в листьях-хвое из древостоев более низкого бонитета с уровнями в листьях-хвое из древостоя высших бонитетов. Для такого анализа в исследуемом почвенно-климатическом районе необходимо собрать материал в диапазоне всей шкалы производительности типов леса.

Таким образом, установление предельных чисел для оценки состояния питания лесонасаждений — сложная задача, требующая многочисленных сравнительных анализов. При этом нельзя рассматривать концентрации, указывающие на недостаточную или достаточную обеспеченность, как строго разграниченные абсолютные показатели, а их следует считать ориентировочными величинами, к использованию которых без учета показателей роста и конкретных условий местопроизрастания следует относиться осторожно.

В большинстве случаев недостаточно оценивать состояние питания лесонасаждений только на основе листовых стандартов. Таким путем, как правило, можно установить отчетливо выраженный дефицит, но выяснить лимитирующие рост элементы (минимум-факторы) при их умеренной недостаточности невозможно. Поэтому необходимо оценивать данные листового анализа в зависимости от показателей роста путем выявления статистических связей между ними при помощи корреляционно-регрессионного анализа. Информативность статистической обработки данных листового анализа подробно рассмотрена в предыдущей статье (Рийспере, 1969), где обращено внимание на пределы информативности корреляционно-регрессионного анализа и на трудности интерпретации получаемых результатов. В наибольшей мере корреляционно-регрессионный анализ содействует выявлению лимитирующих рост питательных элементов в зоне умеренного дефицита, т. е. в пределах, где концентрация питательного элемента в ассимиляционных органах изменяется параллельно с показателями интенсивности роста. В зоне острой недостаточности связь между ростом и концентрацией лимитирующего элемента значительно слабее, поэтому здесь статистический анализ может не выявить истинного лимитирующего рост элемента. Это значительно ограничивает диагностическое значение результатов корреляционно-регрессионного анализа. В обобщенном виде связь между интенсивностью роста и концентрацией лимитирующего элемента в тканях (в зависимости от уровня элемента в субстрате) изображена на рис. 2. При этом следует учесть многообразие связей между ростом и показателями анализа листьев в природе. Далее укажем на возможные интерпретации некоторых типов зависимости, которые могут встречаться в природных условиях (рис. 3): *a* — элемент является лимитирующим рост фактором, причем уровень обеспеченности варьирует в пределах глубокого и умеренного дефицита

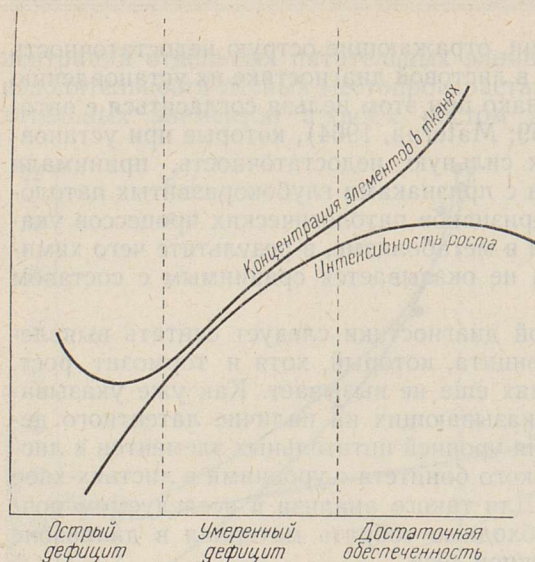


Рис. 2. Схематическое изображение зависимости интенсивности роста и концентрации лимитирующего элемента в тканях от уровня лимитирующего элемента в субстрате.

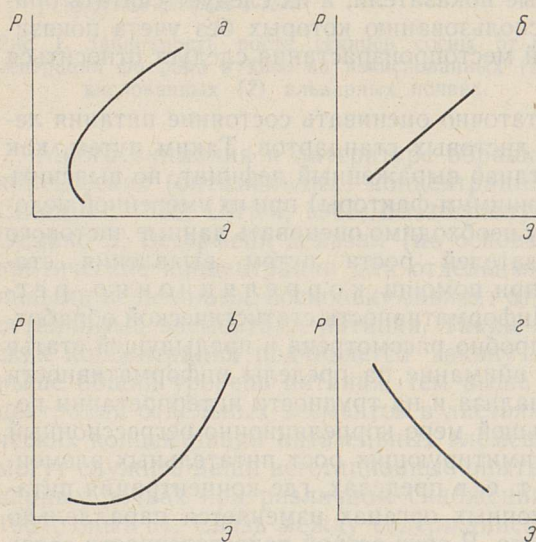


Рис. 3. Кривые, характеризующие различные типы зависимости между интенсивностью роста (P) и концентрацией питательных элементов (\mathcal{E}) в листьях. Объяснения см. в тексте.

пример, магний и железо в сосновых насаждениях ЭССР). Необходимо отметить, что в естественных лесных местопроизрастаниях практически не встречаются условия, при которых уровень лимитирующего рост элемента в листьях-хвое достиг бы пределов потребления с избытком (кривая с максимумом). С таким явлением можно встретиться только в опытах с удобрениями.

При изучении состояния питания лесонасаждений с помощью корреля-

(примером может служить содержание азота в хвое сосны в некарбонатных местопроизрастаниях в ЭССР (Рийспере, 1969; рис. 6)); δ — элемент является лимитирующим рост фактором при варьировании обеспеченности в пределах умеренного дефицита; ν — элемент не играет роли минимум-фактора, хотя его уровень в низкопродуктивных местопроизрастаниях может оказаться низким; на более продуктивных участках связь концентрации элемента с ростом прослеживает ход зависимости роста от лимитирующего элемента; ζ — отрицательная зависимость между ростом и концентрацией элементов в листе, которая может иметь три интерпретации: 1) избыточный уровень элемента тормозит рост деревьев; 2) улучшение роста в результате повышения уровня минимум-фактора приводит к «разведению» концентрации изучаемого элемента; 3) усвоение элемента связано с фактором, тормозящим рост (например, отрицательная зависимость между ростом деревьев и содержанием кальция в хвое в альварных сосняках, где рост действительно был подавлен карбонатной системой, а не избытком ионов кальция). Отсутствие связи между показателем роста и концентрацией элемента в листьях указывает на достаточную обеспеченность этим элементом в данных условиях (например, кальций).

ционно-регрессионного анализа следует учитывать необходимость обеспечения определенного диапазона варьирования показателей роста и концентраций элементов. На участках с равномерно низкой производительностью трудно найти связь между уровнями отдельных питательных элементов и показателями роста, несмотря на явную недостаточность в факторах минерального питания. Поэтому целесообразно провести соответствующие анализы не только на участках одного типа условий местопроизрастания, а в диапазоне экологического ряда, охватывающего местообитания, различные по уровню производительности.

При применении листового анализа для диагностики состояния питания лесонасаждений возникает вопрос о необходимой номенклатуре элементов, подлежащих изучению. Необоснованный выбор показателей может привести к ошибочным выводам о роли отдельных элементов в питании деревьев в изучаемых типах леса. Накопленный в последнее время фактический материал (Wehrmann, 1959a, b; Leyton, 1962; Carbonnier, 1962; Waydbrink, 1962; Holstener-Jorgensen, 1962; Krauss, 1962b, 1965; Heinsdorf, 1963, 1964, 1967a, b; Laatsch, 1967 и др.) свидетельствует о том, что в большинстве типов местопроизрастания роль лимитирующего фактора играет азот. Указанное явление объяснимо биогенным происхождением этого элемента — снабжение древостоев в естественных условиях происходит в основном за счет азота, освобождающегося в процессе минерализации органического вещества. Можно предположить, что азот оказался лимитирующим рост элементом на протяжении всего процесса эволюции биологического круговорота. Однако в некоторых типах местопроизрастания рост древостоев может быть лимитирован и недостаточностью других элементов. Например, в наших исследованиях наблюдалась лимитирующая роль фосфора в альварных и перегнойно-торфяно-болотных местопроизрастаниях, на верховых болотах обнаружилась практически равноценная недостаточность одновременно азота и фосфора.

Изложенным выше мы не хотим утверждать, что листовой анализ имеет значение только при выяснении лимитирующих рост элементов. Несомненно, химический состав листьев в известной мере отражает также уровень снабжения всеми другими элементами и служит одним из необходимых критериев при сравнительной оценке условий питания в различных типах леса (Рийспере, 1969). При этом большой практический интерес представляет выяснение элементов, вступающих в роль минимум-фактора после повышения уровня лимитирующего роста элемента, а также установление относительного уровня обеспеченности всеми питательными элементами в отдельных типах местопроизрастания. Исходя из этого, при использовании листовой диагностики для оценки состояния питания лесонасаждений следует не ограничиваться определением одного-двух элементов, дефицит которых предполагается, а проводить анализ в отношении всех основных питательных элементов.

Можно сослаться и на попытки определить состояние питания древостоя в отношении обеспеченности микроэлементами (Орлов, Орлова, 1966; Materna, 1962; Viro, 1955a, b; Rehfuess, 1967 и др.). Однако если иметь в виду, что в естественных условиях наблюдается дефицит или субоптимальное питание, по крайней мере, одного из основных элементов питания (N, P, K), то трудно допустить в то же время лимитирование роста со стороны микроэлементов. Как правило, микроэлементы могут вступать в роль минимума в случае, когда деревья хорошо обеспечены всеми основными макроэлементами (например, в результате сильного удобрения). Кроме того, расстройства в питании, вызванные недостаточным участием микроэлементов в реакциях обмена веществ, могут не отражаться на валовом содержании их. Изучение причин таких метаболических болезней требует

фракционированного определения отдельных соединений микроэлементов, чтобы выяснить, находится ли изучаемый элемент в тканях в активной форме или осажден в виде труднорастворимых соединений. Поэтому следует считать необоснованными попытки выдвигать листовые стандарты для микроэлементов (Le Tасоп, 1966) по их валовому содержанию. Классическим примером служат здесь неудачные попытки установить обеспеченность растений железом при известковом хлорозе по его валовому содержанию.

Хотя в некоторых работах (Орлов, Орлова, 1966) обнаружены положительные корреляции между ростом древостоев и содержанием отдельных микроэлементов (меди) в хвое, эти связи нельзя рассматривать как доказательства лимитирующей роли микроэлементов в изученных древостоях. Указанные авторы не учитывали пределы информативности коррелятивных связей и данных валового содержания микроэлементов при выяснении лимитирующих факторов. Необходимо иметь в виду, что связь между двумя показателями может быть и двусторонней, вследствие чего при рассмотрении зависимости роста от содержания питательных элементов в тканях нельзя забывать о возможности существования обратной связи — зависимости усвоения питательных элементов от интенсивности роста (определяется уровнем лимитирующего элемента). Интенсивно растущие деревья в продуктивных местопроизрастаниях могут поглощать и больше микроэлементов, что не обязательно указывает на их лимитирующую роль в соответствующем экологическом ряду. Мы считаем, что во избежание неправильных выводов об обеспеченности лесонасаждений микроэлементами предварительно необходимо собрать данные об уровне макроэлементов.

При интерпретации данных листового анализа существенное значение имеет способ выражения содержания элементов. Как правило, для оценки обеспеченности растений питательными элементами их содержание выражается в процентах от абсолютно сухого вещества листьев. Однако, наряду с этим, некоторые авторы (Finck, Schlichting, 1957; Wittich и др. 1960; Heinsdorf, 1963; Hoyle, Mader, 1965) считают целесообразным использовать абсолютные показатели содержания элементов (для хвойных, например, выражение содержания элементов в миллиграммах на определенное число хвоинок). Следует отметить, что дополнительное применение указанного способа выражения может оказаться целесообразным при толковании результатов опытов с удобрениями, где оценка усвоения питательных элементов только по процентному содержанию может в некоторых случаях привести к неправильным выводам из-за проявления «ложного антагонизма». С «ложным антагонизмом» (термин Х. Лундегорда) можно встретиться тогда, когда существенное улучшение снабжения определенным элементом питания, оказавшимся в минимуме, сильно повышает интенсивность образования органической массы, обуславливая этим понижение концентрации остальных элементов (несмотря на то, что их абсолютное усвоение увеличивается). В таких случаях выражение содержания питательных элементов в абсолютных показателях может дать полезную дополнительную информацию об интенсивности усвоения растениями внесенных в почву удобрений и об их влиянии на усвоение остальных питательных элементов. Однако использование абсолютных показателей в качестве листовых стандартов (Heinsdorf, 1967b) не оправдано по той причине, что входящий в состав этой величины параметр роста приводит к тавтологии «рост есть функция количества питательного элемента, который в свою очередь является функцией роста».

В литературе имеются примеры выражения уровней питательных элементов и в процентах от количества золы (Шахов, 1956; Зонн, 1964; Че-

калова, 1967). Хотя при решении определенных вопросов такой способ может оказаться целесообразным, нельзя согласиться с применением его в листовой диагностике. При этом способе невозможно получить представление об уровне питательных элементов в отношении синтезированного количества органического вещества, что служит основой оценки обеспеченности растений питательными веществами. При сравнительной оценке питания насаждений с различной продуктивностью выражение уровня элементов в процентах от количества золы может привести к неправильным выводам, так как различия в уровнях обеспеченности питательными элементами между продуктивными и низкопродуктивными местопроизрастаниями не должны отражаться на составе золы.

Подводя итоги, следует заключить, что листовой анализ имеет существенные ограничения при использовании его в качестве самостоятельного метода с целью определения условий питания лесонасаждений. Однако при правильной интерпретации данные листового анализа являются неизбежным компонентом в комплексном изучении системы почва—растение в лесных местопроизрастаниях. Сравнительный листовой анализ — единственный метод, позволяющий в природных условиях получить интеграционные сведения о режиме снабжения лесонасаждений дифференцированно по отдельным элементам.

Значение эксперимента для изучения условий минерального питания лесонасаждений

Задачей эксперимента при оценке условий питания в лесных местопроизрастаниях является дифференцированное изучение отдельных факторов, определяющих уровень питания лесонасаждений. При этом вопросы, требующие экспериментального решения, должны вытекать из экологической фазы исследования и соответствующие эксперименты должны доказать или опровергнуть выводы и гипотезы, сделанные на основе экологических данных. В зависимости от поставленных задач при изучении экологии питания лесонасаждений могут быть использованы как лабораторные, так и полевые опыты. Эти виды экспериментов качественно не равноценны и их применение определяется характером поставленных вопросов. Поэтому при изучении конкретных вопросов необходимо иметь ясное представление о возможностях и сравнительной информативности полевых и лабораторных опытов (и их модификаций). Остановимся на возможностях и ограничениях названных экспериментальных методов, оценивая их с точки зрения изучения минерального питания лесонасаждений.

Категория «лабораторные опыты» при данной проблеме охватывает вегетационные опыты в почвенных культурах и опыты на искусственных питательных средах (водные и песчаные культуры). Почвенные культуры до настоящего времени применялись главным образом при изучении реакции отдельных пород на внесение различных питательных веществ, установлении чувствительности лесных древесных пород к реакции почвы и т. д. Таким образом, метод почвенных культур был использован большей частью для выяснения аутоэкологических особенностей отдельных древесных пород, т. е. почва использовалась в качестве субстрата, а не объекта исследования. Для характеристики лесных почв этот метод мало применялся. В большинстве случаев для выяснения условий минерального питания в лесных местопроизрастаниях ограничивались применением химического анализа почвы и листовой диагностики (Wehrmann, 1959a, b; Nebe, 1963; Rehfuess, Moll, 1965; Laatsch, 1967) или использовали полевые опыты с удобрениями в сочетании с анализом листьев и почвы (Краусс, 1962a, b, 1965; Holstener-Jorgensen, 1962; Heinsdorf,

1963, 1964, 1967а, б). Ограниченное использование метода почвенных культур в таких исследованиях, по всей вероятности, связано с недооценкой его возможностей. На наш взгляд, вегетационные опыты в почвенных культурах составляют необходимое звено в процессе познания факторов, определяющих уровень почвенного питания лесонасаждений. Только при помощи почвенных культур возможно изучить в отдельности различные корнеобитаемые горизонты почвы как питательный субстрат для исследуемых пород.

Ограниченность метода почвенных культур при изучении условий питания в лесных местопроизрастаниях связана главным образом со спецификой лесных почв. Следует иметь в виду, что различия между условиями питания в природе и в почвенных культурах при лесных почвах более значительны, чем при культурных почвах. В опытах с культурными почвами толща корнеобитаемого (пахотного) слоя полностью реконструируется в вегетационных сосудах, а при изучении лесных почв редко возможно провести вегетационные опыты с естественной толщиной изучаемых горизонтов, не говоря уже о восстановлении целого корнеобитаемого профиля в натуральном виде. Кроме того, в почвенных культурах питание древесных растений происходит вне влияния процессов биологического круговорота, поэтому в результате таких опытов можно получить представление о свойствах отдельных горизонтов как статической и закрытой системы.

В связи с вышеуказанным следует полагать, что и наши опыты в почвенных культурах не дали полной картины условий питания в альварных местопроизрастаниях. Но при этом нельзя отрицать, что только применением этого метода нам удалось непосредственно оценить основной корнеобитаемый горизонт в отношении питания сосны.

Нельзя также игнорировать то обстоятельство, что в вегетационных сосудах имеется возможность выращивать только молодые растения. Однако с точки зрения рассматриваемой проблемы мы не считаем это существенным недостатком метода. Данные литературы, а также наши опыты свидетельствуют о том, что сеянцы достаточно отражают видовую специфику корневого питания соответствующих древесных пород и поэтому пригодны в качестве тест-объектов в почвенных культурах.

Для повышения информативности метода почвенных культур необходимо не ограничиваться только измерением показателей роста, а обязательно провести химический анализ подопытных почв и растений. Таким путем можно получить необходимые сведения о сравнительной доступности и усвоении элементов из почвы, а также о процессах иммобилизации внешних в почву питательных солей.

Наряду с почвенными культурами иногда нужно применять культуры на искусственных субстратах — песчаные и водные культуры. Этот метод дает возможность изучить действия отдельных факторов и их различных уровней на питание растений (вне влияния остальных факторов). Потребность в таких физиологических опытах возникает при отсутствии сведений об аутоэкологических особенностях изучаемых древесных пород в отношении факторов, играющих существенную роль в изучаемых типах местопроизрастания. Примером могут служить наши опыты в песчаных культурах для выявления чувствительности сосны по отношению к известковому фактору (Руйспере, 1966).

Полевые опыты с удобрениями в комплексном изучении условий почвенного питания в лесных местопроизрастаниях следует оценивать как конечное звено цикла исследований — с их помощью проверяется состоятельность выводов в природных условиях и изучаются возможности использования результатов на практике. В то же время полевые опыты в лесонасаждениях представляют собой единственный метод для изучения

влияния факторов почвенного питания на продуктивность древостоя в условиях биологического круговорота. Поэтому в лесоводческой практике на них обращается большое внимание, в связи с чем и методические вопросы их закладки и оценки результатов подробно разработаны (Waring, 1955; Jeffers, 1960; Thomasius, 1962a, b, 1964 и др.).

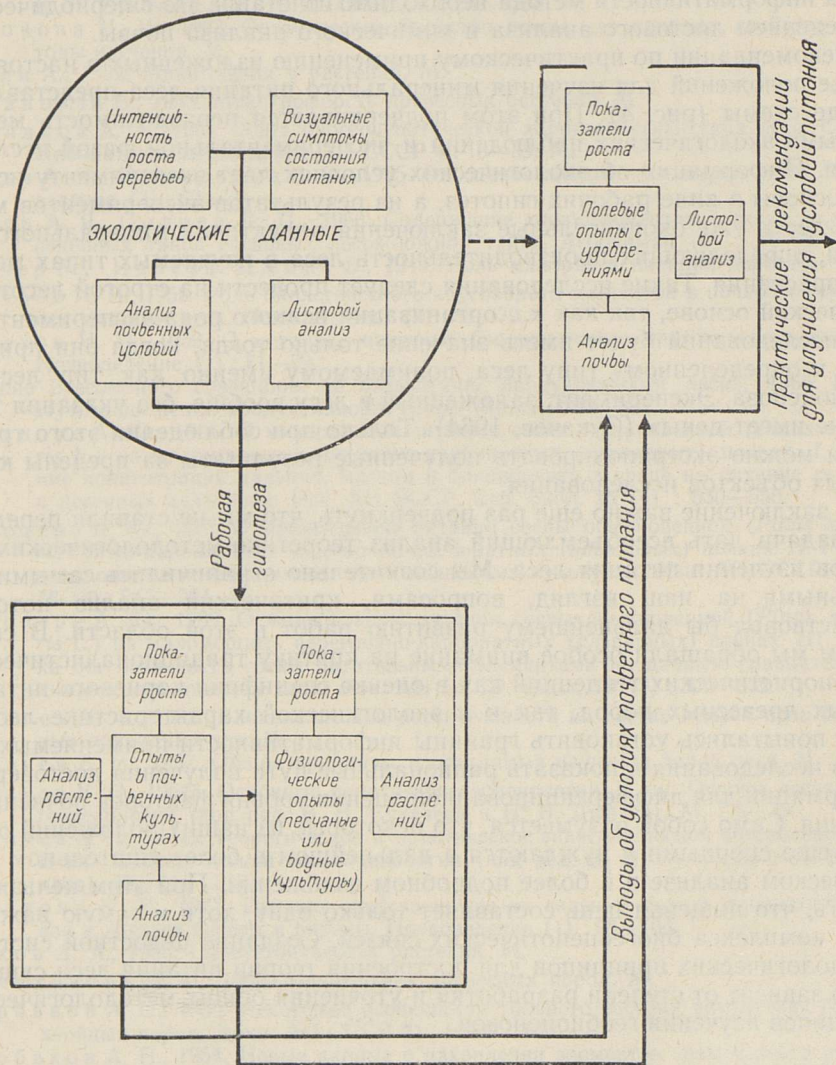


Рис. 4. Схема комплексования методов для исследования условий минерального питания по типам леса.

Специфическими ограничениями полевых опытов по изучению вопросов почвенного питания в лесу служат трудности, связанные с обеспечением контакта корней с удобрениями. Добавленные питательные вещества нередко связываются живым покровом и самыми верхними слоями почвы, особенно при применении таких труднорастворимых удобрений, как соли фосфора и кальция. К. Хауссер (Hausser, 1957) показывает, что в свое время недооценка этого обстоятельства привела к мнению о неэффективности удобрений в лесу.

Основой составления рациональных схем для полевых опытов должны стать предшествующие вегетационные опыты с соответствующими почвами и древесными породами. Полевые опыты, заложенные только на базе экологических данных, носят более эмпирический характер, что часто не дает возможности для каузальной интерпретации результатов. С целью увеличения информативности метода необходимо сочетание его с периодическим проведением листового анализа и химического анализа почвы.

Рекомендации по практическому применению изложенных в настоящей статье положений для изучения минерального питания леса представлены в виде схемы (рис. 4). При этом подчеркивается неразделимость между данными экологических наблюдений и экспериментальной фазой исследования. Информация об экологических условиях дает эксперименту исходные основы в виде рабочих гипотез, а из результатов экспериментов можно вывести уже окончательные заключения о факторах минерального питания, определяющих производительность леса в изучаемых типах местопроизрастания. Такие исследования следует провести на строгой лесотипологической основе, так как «...организация всякого рода экспериментальных исследований будет иметь значение только тогда, когда они приурочены к определенному типу леса, понимаемому именно как тип лесного геобиоценоза. Эксперимент, заложенный в лесу вообще, без указания типа его, не имеет цены» (Сукачев, 1964). Только при соблюдении этого требования можно экстраполировать полученные результаты за пределы конкретных объектов исследования.

В заключение важно еще раз подчеркнуть, что мы не ставили перед собой задачи дать всеобъемлющий анализ теоретико-методологических вопросов изучения питания леса. Мы сознательно ограничились самыми актуальными, на наш взгляд, вопросами, критический анализ которых содействовал бы дальнейшему развитию работ в этой области. В связи с этим мы обращали особое внимание на критику традиционалистических и априористических тенденций как в оценке специфики корневого питания лесных древесных пород, так и в экологической характеристике лесных почв, попытались установить границы информативности применяемых методов исследования и показать рациональные пути получения достоверной информации для дифференцированной оценки уровня факторов почвенного питания. Само собой разумеется, что некоторые из наших положений остаются еще спорными и нуждаются в дальнейшем в более тщательном теоретическом анализе и в более подробном изложении. При этом нельзя забывать, что пищевая цепь составляет только одну, хотя и самую важную часть комплекса биогеоценологических связей. Создание целостной системы методологических принципов для построения теории питания леса существенно зависит от степени разработки и уточнения общих методологических принципов изучения геобиоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

- Болдырев Н. К., 1962. Листовая диагностика питания и качества урожая сельскохозяйственных культур. Успехи соврем. биол. 53 : 246—264.
- Вомперский С. Э., 1968. Биологические основы эффективности лесосошения. М.
- Дылис Н. В., Карпов В. Г., Цельникер Ю. Л., 1966. Изучение растительности как компонента биогеоценоза. В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований (под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса). М. : 83—147.
- Дылис Н. В., Цельникер Ю. Л., Карпов В. Г., 1964. Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза. В кн.: Основы лесной биогеоценологии (под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса). М. : 91—215.
- Егорова С. А., Еникеева М. Г., Большакова В. С., 1964. Микроорганизмы как компонент лесного биогеоценоза. В кн.: Основы лесной биогеоценологии (под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса). М. : 300—371.

- Зонн С. В., 1956. Взаимодействия и взаимовлияния лесной растительности с почвами. Почвоведение (7) : 80—91.
- Зонн С. В., 1964. Почва как компонент лесного биогеоценоза. В кн.: Основы лесной биогеоценологии (под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса). М. : 372—457.
- Зонн С. В., Базилевич Н. М., 1966. Изучение почвы как компонента биогеоценоза. В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований (под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса). М. : 229—268.
- Кононова М. М., 1963. Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. М.
- Келли А., 1952. Микотрофия у растений. М.
- Лобанов Н. В., 1953. Микотрофность древесных растений. М.
- Молчанов А. А., 1961. Опыт биогеоценологической характеристики типа леса. Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР 4 : 16—39. М.
- Орлов А. Я., Кошельков С. П., 1965. Об оценке плодородия лесных почв. Почвоведение (3) : 62—72.
- Орлов А. Я., Орлова Л. П., 1966. Содержание микроэлементов в почве и в хвое основных типов сосновых лесов южной тайги. Агрохимия (4) : 86—97.
- Рейнер М., Нелсон-Джонс В., 1949. Роль микориз в питании деревьев. М.
- Ремезов Н. П., 1956. Роль биологического круговорота элементов в почвообразовании под пологом леса. Почвоведение (7) : 68—79.
- Ремезов Н. П., 1959. О методике изучения биологического круговорота элементов. Почвоведение (1) : 71—79.
- Решение Всесоюзного совещания по повышению продуктивности лесов, 1966. В сб.: Пути повышения продуктивности лесов. Минск : 299—301.
- 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 семян в песчаных культурах. Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 15 (4) : 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 (3) : 247—274.
- Рийспере А. Ю., 1969. 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. Изв. АН ЭССР. Биол. 18 (3) : 305—332.
- Соколов Д. Ф., 1962. Влияние лесной растительности на состав гумуса почв различных природных зон. М.
- Сукачев В. Н., 1957. Общие принципы и программа изучения типов леса. М. : 9—75.
- Сукачев В. Н., 1964а. Основные понятия биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии (под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса). М. : 5—49.
- Сукачев В. Н., 1964б. Теоретическое и практическое значение лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии (под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса). М. : 511—517.
- Чекалова М. И., 1967. Влияние свойств почвы на зольный состав однолетней хвои ели и листьев березы и рябины. Почвоведение (1) : 98—106.
- Шахов А. А., 1956. Солеустойчивость растений. М.
- Шемаханова Н. М., 1962. Микотрофия древесных пород. М.
- Щербаков А. П., 1950. Некоторые особенности зольного состава двухлетних сеянцев хвойных пород. Докл. АН СССР 71 : 1143—1146.
- Щербаков А. П., 1954. Новые данные о накоплении элементов золы и азота различными тканями двухлеток хвойных пород. Докл. АН СССР 95 : 1343—1346.
- Aaltonen V. T., 1950. Die Blattanalyse als Bonitierungsgrundlage des Waldbodens. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde 50 : 17—24.
- Barnes R. L., Naylor A. W., 1959a. Effect of various nitrogen sources on growth of isolated roots of *Pinus serotina*. Physiol. plant. 12 : 82—89.
- Barnes R. L., Naylor A. W., 1959b. In vitro culture of pine roots and the use of *Pinus serotina* roots in metabolic studies. Forest Sci. 5 : 158—168.
- Black C. A., 1957. Soil-plant relationships. New-York—London.
- 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.
- Carbonnier C., 1962. Nagra resultat av gödslingsförsök i rena tall — och granbestånd. Svenska skogsvårdstören tidskr. 60 : 325—332.
- Dumbroff E. B., 1968. Some observations on the effects of nutrient supply on mycorrhizal development in pine. Plant and Soil 28 : 463—466.

- Ehwald E., 1957. Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. Sitzungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin **6** : 1—56.
- Fiedler H.-J., Lentschig S., 1964. Zur Ermittlung der Nährstoffversorgung forstlich genutzter Böden mittels Salzsäureauszugs und Vollanalyse. Albrecht-Thaer-Archiv **8** : 599—616.
- Fiedler H.-J., Nebe W., 1963. Über die Beurteilung der Düngebedürftigkeit von Mittelgebirgsstandorten durch Bodenanalysen. Arch. Forstwesen **12** : 963—991.
- Finck A., Schlichting E., 1957. Zur Beurteilung des Nährsubstrates mit Hilfe von Pflanzenanalysen. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde **76** : 97—102.
- Gerhold H. D., 1959. Seasonal variation of chloroplast pigments and nutrient elements in the needles of geographic races of scotch pine. *Silvae Genetica* **8** : 113—123.
- Gerloff G. C., 1963. Comparative mineral nutrition of plants. Annual Rev. Plant Physiol. **14** : 107—124.
- Griffin J., 1965. Digger pine seedling response to serpentinite and non-serpentinite soil. Ecology **46** : 801—807.
- Guha M. M., Mitchell R. L., 1965. The trace and major element composition of the leaves of some deciduous trees. I. Sampling techniques. Plant and Soil **23** : 323—338.
- Guha M. M., Mitchell R. L., 1966. The trace and major element composition of the leaves of some deciduous trees. II. Seasonal changes. Plant and Soil **24** : 90—112.
- Harley J. L., 1959. Biology of mycorrhiza. London.
- Hartmann F., 1952. Forstökologie. Zustandserfassung und standortgemäße Gestaltung der Lebensgrundlagen des Waldes. Wien.
- Hausser K., 1957. Ertragssteigerung in der Forstwirtschaft durch mineralische Düngung. Düngung in der Forstwirtschaft. Essen : 11—29.
- 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.
- Hoffmann F., 1963a. Bodenuntersuchung und Düngung in forstlichen Pflanzengärten. Z. landwirtsch. Versuchs- und Untersuchungswesen **9** : 445—456.
- Hoffmann F., 1963b. Untersuchungen zur Bestimmung der Nährstoffbedürftigkeit von Kampfböden. Arch. Forstwesen **12** : 437—454.
- Hoffmann F., Fiedler H.-J., 1966. Die Stickstoffernährung junger Koniferen. Biol. Rundschau **4** : 138—155.
- Hohne H., 1963. Blattanalytische Untersuchungen und jüngere Fichtenbestände. Arch. Forstwesen **12** : 341—360.
- Hoyle M. C., Mader D. L., 1965. Relationships of foliar nutrients to growth of red pine in western Massachusetts. Forest Sci. **10** : 337—347.
- Holstener-Jørgensen H., 1962. Forstliche Düngungsversuche in Dänemark. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin **50** : 205—216.
- Ingestad T., 1960. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. III. Mineral nutrition of pine. Physiol. plant. **13** : 513—533.
- Ingestad T., 1962. Macro element nutrition of pine, spruce, and birch seedlings in nutrient solutions. Medd. Statens Skogsforskningsinst. **51** (7) : 1—150.
- Jeffers J. N. R., 1960. Experimental design and analysis in forest research. Stockholm.
- Klausing O., 1956. Untersuchungen über den Mineralsalzumsatz in Buchenwäldern auf Granit und Diorit. Forstwiss. Cbl. **75** : 18—32.
- Krause W., 1958. Andere Bodenspezialisten. Handbuch der Pflanzenphysiologie IV. Berlin—Göttingen—Heidelberg : 755—806.
- Krauss H. H., 1962a. Bericht über die Bodenuntersuchungen und Düngungsberatung 1960 und 1961 in Forstpflanzgärten des nördlichen Teils der DDR. Sozialist. Forstwirtsch. **2** : 47—53.
- Krauss H. H., 1962b. Die Anfangsentwicklung von Kiefern-Vollumbruchkulturen auf degradierten mittleren Sandstandorten nach Kalkmelioration und Düngung mit N, P, K und Mg. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin **50** : 117—133.

- Krauss H. H., 1965. Untersuchungen über die Melioration degradiertes Sandböden im nordostdeutschen Tiefland. Versuche mit mineralischer Düngung von Kiefern-kulturen. Arch. Forstwesen **14** : 731—768.
- Laatsch W., 1967. Beziehungen zwischen Standort, Ernährungszustand und Wuchs-leitung von Kiefernauforstungen im Mittelmeergebiet. Forstwiss. Cbl. **86** : 69—81.
- Le Tacon F., 1966. Mise au point sur le rôle de oligo-éléments dans la nutrition des essences forestières. Bull. école nat. super. agron. Nancy (8) : 66—89.
- 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. A Symposium held at the Harvard Forest. April, 1957 (ed. by K. Thimann). New York : 323—345.
- Leyton L., 1962. Düngung und Mineralstoffernährung von Waldbäumen in Großbritan-nien. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin **50** : 217—226.
- Leyton L., Armson K. A., 1955. Mineral composition of the foliage in relation to the growth of Scotch pine. Forest Sci. **1** : 210—218.
- Lundegårdh H., 1938. The triple-analysis method of testing soil fertility and probable crop reaction to fertilization. Soil Sci. **45** : 447—454.
- Lundegårdh H., 1945. Die Blattanalyse. Jena.
- Materna J., 1962. Kupfer-, Zink- und Mangangehalte in Fichtenbeständen. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. **50** : 45—52.
- Materna J., 1964. Die Ernährungsverhältnisse in Fichtenbeständen im Gebiet von Manetin. Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin **66** : 35—46.
- Melin E., 1958. Die Bedeutung der Mycorrhiza für die Versorgung der Pflanze mit Mineralstoffen. Handbuch der Pflanzenphysiologie. **4**, Berlin—Göttingen—Heidel-berg : 283—288.
- Miller W. F., 1966. Annual changes in foliar nitrogen, phosphorus, and potassium levels of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) with site, and weather factors. Plant and Soil **24** : 369—378.
- Mirov N. T., Stanley R. G., 1959. The pine tree. Annual Rev. Plant Physiol. **10** : 223—238.
- 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 Forest Bull. **11**.
- Moser M., 1963. Förderung der Mycorrhizabildung in der forstlichen Praxis. Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Mariabrunn **60** : 691—720.
- 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. Forst-wiss. Cbl. **64** : 160—166.
- Porgasaar V., 1965. Toiteelementide sisaldus männiokastes olenevalt kasvukohatüü-bist. Metsanduslikud uurimused **4**. Tallinn : 92—100.
- Prevot P., Ollagnier M., 1961. Law of the minimum and balanced mineral nutrition. Plant analysis and fertilizer problems (ed. W. Reuther). Washington : 257—277.
- Rehfuess K. E., Moll W., 1965. Orientierende Untersuchungen über den Ernährungszustand von Fichtenbeständen auf Jungmoräne in Oberschwaben. Allgem. Forst-und Jagdzeitung **136** : 211—223.
- Rehfuess K. E., 1967. Standort und Ernährungszustand von Tannenbeständen (*Abies alba* Mill.) in der südwestdeutschen Schichtstufenlandschaft. Forstwiss. Cbl. **86** : 321—348.
- Rennie P. J., 1955. The uptake of nutrient by mature forest growth. Plant and Soil **7** : 49—95.
- Rennie P. J., 1962. Methods of assessing forest site capacity. Trans. Joint Meet. Commiss. IV and V Internat. Soc. Soil Sci., Palmerston North, 1962 : 770—785.
- Reuther W., Embleton T. W., Jones W. W., 1958. Mineral nutrition of tree crops. Annual Rev. Plant Physiol. **9** : 175—206.
- Reuther W., Smith P., 1954. Leaf analysis of citrus. Mineral nutrition of fruit crops (ed. N. F. Childers) : 257—294. Somerville.
- Röhrig E., 1958. Die Anzucht von Forstpflanzen in Nadelstreubeeten. Schriftenreihe forstl. Fakultät Univ. Göttingen **22** : 1—49. Frankfurt am Main.
- Schlichting E., 1955. Bemerkungen zur Ausdeutung von Blattanalysen. Plant and Soil **6** : 92—96.
- Scharrer K., Lemme G., 1953. Untersuchungen über die Brauchbarkeit der Blatt-analyse Lundegårdh zur Ermittlung des Düngerbedürfnisses der Böden. Z. Pflan-zenernähr., Düng., Bodenkunde **60** : 125—148.
- Sebald O., 1956. Über Wachstum und Mineralstoffgehalt von Waldpflanzen in Wasser-und Sandkulturen bei abgestufter Azidität. Mitt. Württembergischen Forstl. Versuchsanst. **13** : 1—83.

- Slankis V., 1948a. Verschiedene Zuckerarten als Kohlenhydratquelle für isolierte Wurzeln von *Pinus silvestris*. *Physiol. plant.* **1** : 278—289.
- Slankis V., 1948b. Einfluss von Exudaten von *Boletus variegatus* auf die dichotomische Verzweigung isolierter Kiefernwurzeln. *Physiol. plant.* **1** : 390—400.
- Slankis V., 1950. Effect of α -naphthaleneacetic acid on dichotomous branching of isolated roots of *Pinus silvestris*. *Physiol. plant.* **3** : 40—44.
- Slankis V., 1951. Über den Einfluss von β -Indolyllessigsäure und anderen Wuchsstoffen auf das Wachstum von Kiefernwurzeln. *Symbolae bot. Upsaliensis* **11** (3) : 1—63.
- Steinbeck K., 1966. Site, height, and mineral nutrient content relations of scotch pine provenances. *Silvae Genetica* **15** : 42—50.
- Strebel O., 1960. Nadelanalytische Untersuchungen über die Mineralstoffernährung von Fichtenbeständen in Bayern. *Forstwiss. Hochschultagung in München 1959* : 242—251.
- Tamm C. O., 1964. Determination of nutrient requirements of forest stands. *Internat. Rev. Forestry* **1** : 115—170. New York—London.
- Themlitz R., 1953. Bewertung von Bodenanalysen zur Beurteilung forstlich genutzter Standorte. *Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde* **61** : 65—71.
- Themlitz R., 1959. Nährstoffmangelerscheinungen an jungen Kiefern als Folge unausgeglicherer Düngung und ihre Diagnose durch differenzierte Nadelanalysen. *Kali-Briefe, Fachgeb.* **6** (5) : 1—10.
- Thomasius H., 1962a. Beitrag zur Anlage und Auswertung von Düngungsversuchen. *Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin* **50** : 63—71.
- Thomasius H., 1962b. Über methodische Fragen bei der Anlage forstlicher Versuchsfelder. *Arch. Forstwesen* **11** : 436—453.
- Thomasius H., 1964. Beitrag zur Durchführung forstlicher Düngungsversuche. *Wiss. Z. Techn. Univ. Dresden* **13** : 1511—1514.
- Ulrich A., 1948. Plant analysis — methods and interpretation of results. *Diagnostic techniques for soil and crops*. Washington : 157—198.
- Valk U., 1967. Rabamänni pärilikest omadustest. *Metsanduslikud uurimused* **5**. Tallinn : 107—130.
- Viro P. J., 1955a. Use of ethylenediaminetetraacetic acid in soil analysis. I. Experimental. *Soil Sci.* **79** : 459—465.
- Viro P. J., 1955b. Use of ethylenediaminetetraacetic acid in soil analysis. II. Determination of soil fertility. *Soil Sci.* **80** : 69—74.
- Waring H. D., 1955. The establishment of fertilizer field experiments in forestry. *Austral. Forestry* **19** : 117—120.
- Waydbrink W., 1962. Beitrag zur Methodik der Ermittlung des Nährstoffgehaltes in Waldböden und des Nährstoffbedarfes von Forstpflanzen unter besonderer Berücksichtigung von Gefäßversuchen. *Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin* **50** : 73—84.
- 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. *Landwirtsch. Forsch.* **16** : 130—145.
- Weiser F., 1965. Untersuchungen generativer Nachkommenschaften von Eschen (*Fraxinus excelsior* L.) trockener Kalkstandorte und grundwasserbeeinflusster Standorte im Gefäßversuch bei differenzierten Wasser- und Kalkgaben. *Forstwiss. Cbl.* **84** : 44—64.
- Wells C. G., 1965. Nutrient relationships between soils and needles of loblolly pine (*Pinus taeda*). *Soil Sci. Soc. America Proc.* **29** : 621—624.
- Wells C. G., Metz L. J., 1963. Variation in nutrient content of loblolly pine needles with season, age, soil, and position on the crown. *Soil Sci. Soc. America Proc.* **27** : 90—93.
- White D. P., 1954. Variation in the nitrogen, phosphorus, and potassium contents of pine needles with season, crown position, and sample treatment. *Soil Sci. Soc. America Proc.* **18** : 326—330.
- Wilde S. A., 1966. Soil standards for planting Wisconsin conifers. *J. Forestry* **64** : 389—391.
- Wilde S. A., Iyer J. G., Tanzer Ch., Trautmann W. L., Watterston K. G., 1964. Growth of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) plantations in relation to fertility of non-phreatic sandy soils. *Soil Sci.* **98** : 162—169.
- Wilde S. A., Voigt G. K., 1959. Analysis of soils and plants for foresters and horticulturists (Diagnosis of soil productivity by field and laboratory methods.) *Ann. Arbor, Michigan*.
- Wittich W., 1957. Stand und Aussichten der forstlichen Düngung. *Düngung in der Forstwirtschaft*. Essen : 129—136.

- Wittich W., 1958. Bodenkundliche und pflanzenphysiologische Grundlagen der mineralischen Düngung im Walde und Möglichkeiten für die Ermittlung des Nährstoffbedarfes. *Allgem. Forstzeitschrift* 13 : 121—124.
- Wittich W., Fiedler H.-J., Krauss H. H., 1960. Möglichkeiten der Produktionssteigerung in der Forstwirtschaft durch Düngung und die sich daraus ergebenden Forschungsprobleme. *Sitzungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin* 9 (6).
- Zöttl H., 1959. Voraussetzungen für eine wirkungsvolle Verbesserung der Stickstoffversorgung von Nadelholzbeständen. *Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde* 84 : 116—122.
- Zöttl H., 1960. Die Mineralstickstoffanlieferung in Fichten- und Kiefernbeständen Bayerns. *Forstwiss. Cbl.* 79 : 221—236.
- Zöttl H., 1964. Waldstandort und Düngung. *Cbl. ges. Forstwes.* 81 : 1—24.
- Zöttl H., 1966. Einfluss der mechanischen Zerkleinerung von Streulagenproben auf N_{min} -Anhäufung und CO_2 -Produktion im Brutversuch. *Plant and Soil* 24 : 336—338.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
1/IV 1969

ANU RIISPERE, U. RIISPERE

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

IV. Puistute mineraalse toitumise uurimise metodoloogilisi
küsimusi

Resümee

Käsitletakse teoreetilisi ja metodoloogilisi küsimusi, millede selgitamine on oluline metsapuude toitumise ja metsamuldade ökoloogilise uurimise seisukohast. Analüüsitakse puuliikide kohanemisvõimet teatud kindlate toitumistingimustega ning vastavate mullastikuliste ökotüüpide olemasolu tõenäosust, samuti mükoriisa osatähtsust puude mineraalse toitumises. Kriitiliselt hinnatakse puistute toitumisökoloogia uurimise meetodeid, millega seoses käsitletakse mulla keemilist analüüsi, lehedagnostikat, eksperimentaalseid meetodeid (vegetatsioon- ja väliskatsed) ja nende meetodite informatiivsuse piire puistute toitumise ja metsamuldade hindamise seisukohast. Analüüsitakse ökoloogiliste vaatluste ja eksperimendi osatähtsust ning nende omavahelist seost metsa toitumissuhete uurimises. Esitatakse ratsionaalne skeem metsakasvukohatüüpide vastavate uurimismeetodite komplekseerimiseks.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
1. IV 1969

ANU RIISPERE, U. RIISPERE

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

IV. Some methodological problems in investigation on nutrition
of forest stands

Summary

In this paper, some theoretical-methodological problems, actual at the present stage of research work on the ecology of mineral nutrition in forest have been discussed. Problems such as the accommodation of trees to nutritional conditions in a certain forest site, the possibility of existence of adequate soil ecotypes, as well as the role of mycorrhiza in mineral nutrition of trees have been touched on. Besides problems about the specificity of nutrition of forest trees, different methods for research into the ecology of mineral nutrition of forest stands have been analysed, including chemical analysis of soil, foliar

analysis, experimental methods — pot culture tests and field experiments. At the same time, the informativity of these methods from the standpoint of the diagnosis of the nutrient status of stand has been evaluated. The role and interdependence between the so-called ecological phase and experiment in investigation of the ecology of nutrition of forest stands have been emphasized. At the end of the paper, a suggestion has been made to apply a complex investigation for clearing problems of mineral nutrition in forest. A rational scheme for carrying out such an investigation in certain type of forest site has been presented, in which the methods discussed above and data obtained by means of there get their proper place in complex research.

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

Received
April 1, 1969