

УДК 574.45+630*53/56 (4/5)

ПРОДУКТИВНОСТЬ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ

В. А. Усольцев^{1,2}

¹ Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

² Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 27.05.2016 г.

Освещается новый аспект в изучении биологической продуктивности лесных экосистем на географической основе, опосредованной климатическими параметрами, а именно продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА), которая до сих пор не исследована на глобальном уровне. ПАА – это отношение чистой первичной продукции (ЧПП) к массе ассимиляционного аппарата, выраженное в относительных единицах. Впервые на фактическом материале показаны особенности изменения ПАА лесообразующих викарирующих видов Евразии в трансконтинентальных градиентах. Сформирована база из опубликованных данных о фитомассе и ЧПП лесных экосистем в количестве 2192 определений (Usoltsev, 2013). На основе аппарата многофакторного регрессионного анализа установлены по каждому лесообразующему викарирующему виду статистически значимые изменения ПАА в двух трансконтинентальных градиентах: по зональным поясам и континентальности климата. Показана видоспецифичность возрастной динамики ПАА, которая почти у всех древесных видов монотонно снижается, а в спелом возрасте увеличивается в следующем порядке: ель, сосна, береза, дуб, лиственница и осина с тополями. По мере увеличения континентальности климата ПАА спелых древостоев снижается, причем наиболее интенсивно в сосняках, менее интенсивно – в листопадных и не изменяется в елово-пихтовых сообществах. В зональном градиенте в направлении от северного умеренного до субэкваториального зонального пояса ПАА листопадных видов снижается, а у вечнозеленых ели и сосны в том же диапазоне возрастает. Возможная причина противоположных зональных трендов ПАА у вечнозеленых и листопадных видов состоит в разных режимах физиологических процессов в годичном цикле, в частности в круглогодичном накоплении ассимилятов у первых и сезонном – у вторых.

Ключевые слова: чистая первичная продукция, продуктивность ассимиляционного аппарата, зимний видимый фотосинтез, транспирация, ассимиляция, дыхание, природная зональность, континентальность климата.

DOI: 10.15372/SJFS20170405

ВВЕДЕНИЕ

Лесным экосистемам как поглотителям атмосферного углерода отводится важная роль в стабилизации климата. Способность лесов изымать из атмосферы углерод и продуцировать органическое вещество является основой их функционирования (Дылис, 1978). В связи с изменением климата необходимы сведения о том,

как изменяется названная способность лесов в трансконтинентальных климатических градиентах (Vose et al., 2012).

Первые сведения о климатических градиентах растительного покрова Евразии были разработаны русскими учеными В. В. Докучаевым (1899) и В. Л. Комаровым (1921), давшими представление о его соответственно широтной и меридиональной зональности. В 1940–1960 гг. на

основе интегральных климатических индексов составлены первые карты растительного покрова (Weck, 1955; Paterson, 1962), Л. Р. Холдриджом (Holdridge, 1947, 1967) разработана трехфакторная схема классификации растительных формаций земного шара, Н. И. Базилевич и Л. Е. Родиным (1967) на основе фактических данных о биологической продуктивности растительного покрова планеты составлены первые в мире картосхемы продуктивности главнейших типов растительности суши. На основе накопленных фактических данных о биологической продуктивности лесов даны ее распределения по широтным градиентам и показаны убывающие тренды в направлении от экватора к северному и южному полюсам (Лархер, 1978; Anderson et al., 2006; Huston, Wolverton, 2009).

В отношении закономерностей изменения биологической продуктивности лесного покрова в связи с основными определяющими факторами – температурой и количеством осадков – сложилась парадоксальная ситуация: если первые попытки подобного анализа были успешными и статистически значимые ее зависимости от того и другого факторов были получены (Лит, 1974), то по мере накопления фактических данных о биологической продуктивности проследить достаточно четкие зависимости стало невозможно (Luyssaert et al., 2007), хотя, казалось бы, при большем числе наблюдений искомые зависимости должны быть более значимыми. Возможные причины, по крайней мере, две: анализировался обезличенный по видовому составу материал и игнорировалась возрастная и морфологическая структура древесной растительности.

Одной из важных характеристик биопродукционного процесса и биологической продуктивности лесной растительности является продуктивность ассимиляционного аппарата (ПАА) (foliage efficiency), определяемая величиной чистой первичной продукции (ЧПП), приходящейся на единицу массы ассимиляционного аппарата, которая до сих пор не исследована на глобальном уровне. Нами предпринята первая попытка выявить закономерности изменения ПАА лесных фитоценозов по основным лесобразующим викарирующим видам (родам) с учетом их возраста и морфологии в двух климатически обусловленных градиентах Евразии – природной зональности и степени континентальности климата – на основе наиболее представленной на сегодня базы данных о ЧПП и фитомассе лесов (Usoltsev, 2013).

КРАТКАЯ ПРЕДЫСТОРИЯ ПРОБЛЕМЫ

Начало изучению ПАА растительных сообществ положено французским биологом А. Л. Дюамель дю Монсо (Duhamel du Monceau, 1758), русским ботаником академиком Н. И. Железновым (Geleznoff, 1877) и немецкими учеными Э. Эбермайером (Ebermayer, 1876) и Е. Кунклером (Councler, 1886). Исследования ПАА исторически складывались в двух направлениях: 1) анализировалась взаимосвязь годичной продукции фитомассы с массой и поверхностью ассимиляционного аппарата и 2) определялись количественные показатели ПАА деревьев и древостоев разных древесных видов в различных эколого-ценотических условиях. Рассмотрим их отдельно.

Взаимосвязь годичной продукции фитомассы с массой и поверхностью ассимиляционного аппарата. Зависимость годичной продукции фитомассы дерева или древостоя от массы (поверхности) ассимиляционного аппарата исследуется с XIX в. По-видимому, первым исследователем названного соотношения был Эрнст Эбермайер в Германии. В древостоях бука в возрасте от 30 до 120 лет им определены годовые приросты деревьев (стволов, корней и ветвей) в абсолютно сухом состоянии (в среднем 3.16 т/га) и масса листвы в абсолютно сухом состоянии, полученная путем учета листового опада (в среднем 3.33 т/га), и показана их взаимосвязь (Ebermayer, 1876, с. 67).

Затем Роберт Гартиг (Hartig, 1896) установил в 52-летнем еловом древостое пропорциональную зависимость годового прироста объема ствола от массы свежих охвоенных ветвей у деревьев всех классов Крафта (с I по V). Позднее Ларс Тирен (Tirén, 1927) на примере 105-летних деревьев сосны обыкновенной и Ганс Бургер (Burger, 1929) на примере 21–70-летних деревьев сосны веймутовой подтвердили наличие тесной взаимосвязи годичной продукции фитомассы с массой и поверхностью ассимиляционного аппарата. Аналогичные результаты получены на примере деревьев ели В. Буссе (Busse, 1930), лиственницы – А. С. Яблоковым (1934б), дуба – Н. Ф. Поляковой-Минченко (1961), четырех древесных видов Японии – Й. Тадаки (Tadaki, 1966), сосны замечательной – А. Ван-Лааром (van Laar, 1976) и др.

Между годичным приростом древесины ствола и массой хвои обычно устанавливали парную линейную связь, характеризующую ко-

эффицентом корреляции, как правило, 0.9 и выше у различных древесных видов: лиственницы Сукачева и японской в естественных древостоях и культурах, ели европейской и черной, пихты белой, сосны обыкновенной и Банка, дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, криптомерии японской, кипарисовика и др. (Boysen Jensen, 1932; Яблоков, 1934a; Dengler, 1937; Kittredge, 1944; Vanselow, 1951; Полякова, 1957; Kern, 1962; Зыряев, 1964; Weetman, Harland, 1964; Молчанов, 1971; Albrektson, 1980; Vinš, Šika, 1981; Kajihara, 1982). Показано, что масса хвои (листвы) дерева связана не только с годичным приростом ствола, но также с возрастом, высотой дерева и диаметром его ствола (Полякова, 1954; Albrektson, 1980; Усольцев, 1988, 1997).

Первые исследования аналогичных связей на уровне древостоя выполняли путем измерения массы листового опада, собираемого с единицы площади, и сопряжения его с годичным приростом древесины на той же площади (Ebermauer, 1876). В дальнейшем обычно использовали «деструктивный» метод срубаемых модельных деревьев. Проанализировав имеющиеся данные о связи годичного прироста фитомассы с листовой поверхностью или индексом листовой поверхности (LAI) на уровне древостоя, К. М. Меллер сделал обобщающее заключение: «Судя по имеющейся литературе, эти соотношения далеко не однозначны. В любом случае, очевидно, что простое соотношение между листвой и приростом, предполагаемое некоторыми исследователями и многими лесоводами, не существует, даже в случае отдельного одновидового древостоя» (Möller, 1947, с. 394). Причина, по-видимому, заключается в том, что не учитывались многие определяющие это соотношение факторы: возраст, добротность местопроизрастания, густота, давность прорезивания, опад и отпад фракций фитомассы.

В общем случае способность растительных сообществ аккумулировать органическое вещество зависит от коэффициента полезного действия фотосинтеза (отношения аккумулированной при фотосинтезе энергии к поглощенной световой) (Лархер, 1978) и его интенсивности (отношения поглощенного количества CO_2 к массе листвы) (Крамер, Козловский, 1983). В свою очередь, интенсивность фотосинтеза определяется тремя основными группами факторов: климатическими (доступной освещенностью, или степенью перехвата солнечной энергии лесным пологом, определяемой индексом

листовой поверхности LAI, температурой и влажностью воздуха), эдафическими (наличием элементов питания и почвенной влаги) и фактором времени (продолжительностью сезона роста и возрастом ассимилирующих органов) (Schulze et al., 2005; Уткин и др., 2008).

Установлено, что ЧПП и фитомасса (поверхность) листвы (хвои) пропорционально приближаются к некоторому пределу, своеобразному состоянию «насыщения»: если величина LAI достаточна для перехвата 95 % доступной радиации, то дальнейшее увеличение LAI уже не оказывает заметного влияния на ЧПП и любой прирост листвы в верхней части полога повлечет за собой неизбежное отмирание листвы в нижней части вследствие нехватки солнечной радиации (Jarvis, Leverenz, 1983; Jarvis, 1985).

Количественные показатели ПАА деревьев и древостоев разных древесных видов в различных эколого-ценотических условиях. По-видимому, первым исследователем ПАА был Эрнст Эбермайер в Германии. В древостоях бука в возрасте от 30 до 120 лет им определен названный показатель (как отношение прироста запаса древостоя, включая корни и ветви, к массе листвы, полученной путем учета листового опада) в диапазоне от 0.81 до 1.06 (Ebermauer, 1876, с. 67). В 1920–1950-е гг. огромный объем исследований ПАА по основным лесообразующим видам Европы выполнил швейцарский ученый Ганс Бургер (Burger, 1929, 1953). Это направление интенсивно развивалось и развивается по сей день во всех странах (Яблоков, 1934a, б; Молчанов, 1952; Полякова, 1954; Оскретков, 1956; Rutter, 1957; Зыряев, 1964; Санников, 1965; Forrest, Ovington, 1970; Satoo, 1970; Fujimori, 1971; Иванчиков, 1974; Андрущенко, 1976; Чагина, 1976; Казимиров и др., 1977; Пшеничникова, 1978; Ford, 1982; Brix, 1983; Cannell et al., 1983; Bröms, Axelsson, 1985; Сидаравичюс, 1985; Габеев, 1990; Le Goff, Ottorini, 1996; Усольцев, 1998; Усольцев и др., 2012 и др.).

Первым исследователем, установившим зависимость ПАА от положения дерева в пологе древостоя, по-видимому, был Р. Гартиг (Hartig, 1896): он показал, что в 52-летнем ельнике при изменении положения дерева в пологе древостоя от I к V классу Крафта ПАА (здесь: отношение прироста стволовой древесины к свежей массе охвоенных ветвей, $\text{дм}^3/\text{кг}$) снижается с 0.50 до 0.099. Противоположную Р. Гартигу закономерность показал А. А. Молчанов (1971), исследуя ПАА (как отношение годичного прироста

ствола к массе листвы в свежем состоянии) в сомкнутом 18-летнем древостое дуба: в диапазоне диаметра стволов от 9 до 2 см ПАА увеличивается от 9.2 до 12.4 $\text{дм}^3/\text{кг}$. Иную закономерность установил в сосняках Среднего Урала III–V классов возраста З. Я. Нагимов (1987): ПАА (отношение годичного прироста ствола к свежей массе хвои, $\text{дм}^3/\text{кг}$) у деревьев I класса Крафта составляет 0.54–0.82, несколько повышается у деревьев II класса – 0.58–0.88 и затем снижается до 0.31–0.53 $\text{дм}^3/\text{кг}$ у деревьев V класса Крафта.

В развитие методологии анализа ПАА исследованы показатели ПАА (*годовой прирост площади заболони на высоте груди: масса хвои*) у сосен двух регионов: Северного Казахстана в подзоне сухой степи, за тысячи километров от источников загрязнений, и Урала в районе Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), в зоне критической экологической ситуации. Установлено, что в уральских сосняках величина ПАА на 17–18 % ниже, чем в аналогичных сосняках Тургайского прогиба, что, по-видимому, обусловлено влиянием промышленных выбросов (Усольцев, 1997, 1998).

Изучение названного показателя на территории, прилегающей к СУМЗ, показало, что в градиенте загрязнений с приближением к заводу от 30 до 1 км ПАА снижается у ели в 2.1 и у пихты в 1.5 раза независимо от их возраста. Аналогичным изучением ПАА в березовых и сосновых древостоях, произрастающих вокруг Карабашского медеплавильного комбината (КМК) на Южном Урале, установлено, что в градиенте загрязнения на границе 4-километровой «мертвой зоны» вокруг КМК величина ПАА снижается у березы на 25 и у сосны на 43 % по сравнению с контролем, и это не связано с возрастом дерева (Усольцев и др., 2012). Существенное снижение ПАА выявлено также в сосняках в районе Литовского завода азотных удобрений: на расстоянии 8 км от завода ПАА сосен снижается на 30 % по сравнению с контролем (Сидаравичюс, 1985).

Менее выраженная реакция березы по сравнению с сосной на загрязнения при одном и том же удалении от КМК, возможно, обусловлена тем, что береза на зиму сбрасывает листву, а хвоя сосны физиологически активна в течение какой-то части зимнего периода при температурах ниже нуля. Поскольку вопрос о соотношении продуктивности ассимиляционного аппарата листопадных и вечнозеленых древес-

ных видов имеет прямое отношение к интерпретации полученных новых результатов, изложенных ниже, есть смысл остановиться на нем подробнее.

У хвойных есть принципиальное отличие от лиственных: пока лиственные находятся в зимнем покое, сбросив листву, у хвойных продолжают процессы ассимиляции и дыхания (Лир и др., 1974) и увеличение депонирования углерода в тканях или снижение его запаса в течение зимнего периода зависит от соотношения двух процессов – ассимиляции и дыхания.

Проблема имеет давнюю историю и восходит к концу XIX в. Начало дискуссии по этой проблеме, по-видимому, положено М. Джумелем (Jumelle, 1892), который в эксперименте с ветвями ели европейской, помещаемыми в камеру с регулируемым уровнем температуры и света, установил, что ассимиляция продолжается при температуре воздуха до $-30\text{ }^\circ\text{C}$, а дыхание хвои прекращается при менее низкой температуре. Вскоре А. Эварт и Г. Маттеи (Ewart, 1896; Matthaei, 1902) установили, что у сосны горной, тиса, туи, можжевельника и лавровишни дыхание ассимиляционного аппарата прекращается при более низкой температуре, чем ассимиляция, иными словами, при наиболее низких температурах запас ассимилятов зимой может снижаться.

Затем были выполнены исследования динамики соотношения *ассимиляция : дыхание* в течение зимних месяцев. Т. М. Захарова на 4–5-летних соснах установила превышение ассимиляции над дыханием с ноября до февраля и преобладание обратного процесса до конца марта (Zacharowa, 1929). Однако Л. А. Иванов и И. М. Орлова (1931) показали на ветвях 16–17-летних сосен, что с октября по февраль интенсивность фотосинтеза снижается и затем достигает максимума к концу апреля. Согласно их результатам, видимый фотосинтез у сосны обыкновенной продолжается при пониженной температуре вплоть до $-7\text{ }^\circ\text{C}$. Но затем выступил с публикацией Х. Принц (Printz, 1933) и показал, что у сосны обыкновенной и ели европейской вдоль Атлантического побережья Скандинавии ассимиляция прекращается при -2 или $-3\text{ }^\circ\text{C}$, а дыхание продолжается до температуры $-12\text{ }^\circ\text{C}$.

В 1944 г. Р. Фриланд на примере ели черной и сосен обыкновенной и черной на севере шт. Иллинойс (США) установил, что динамика видимого фотосинтеза в зимние месяцы опре-

деляется не только температурой воздуха, но и водным режимом почвы и хвои, глубиной промерзания почвы и содержанием углеводов в тканях растения, действие которых во многом пока неизвестно (Freeland, 1944). Его результаты подтвердили выводы А. Эварта и Г. Маттеи (Ewart, 1896; Matthaei, 1902), что дыхание превалирует при более низкой температуре, чем фотосинтез, и оно перекрывает фотосинтез при температуре ниже $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$, т. е. выше этого температурного предела ($-6\text{ }^{\circ}\text{C}$) видимый фотосинтез может быть положительным. Средиземноморские виды маслина и лавр имеют температурный минимум нетто-ассимиляции $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$, т. е. примерно тот же, что и у хвойных (Pisek, 1960; Лир и др., 1974).

Таким образом, Р. Фриланд подтвердил вывод предшественников (Zacharowa, 1929; Иванов, Орлова, 1931; Printz, 1933) о том, что фотосинтез у некоторых хвойных продолжается и при температуре ниже нуля, но опроверг мнение М. Джумеля, что фотосинтез возможен при температуре до $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$. Тем не менее у Н. Д. Смашевского (2014) читаем: «Для сосны Сибири отмечено протекание фотосинтеза в солнечные безветренные дни даже при температуре $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ » (с. 176).

Резюмируя вышеизложенное, можно констатировать, что величина ПАА у разных древесных видов варьирует в широких диапазонах различных определяющих факторов, поскольку в локальных условиях произрастания масса (поверхность) ассимиляционного аппарата в пологе древостоя обычно далека от состояния «насыщения». Попытаемся по материалам базы данных ЧПП и фитомассы привести древостой каждого из лесообразующих видов в сопоставимое по возрасту и морфоструктуре состояние и приведенные значения ПАА проанализировать в трансконтинентальных климатических градиентах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа географии ПАА лесообразующих видов Евразии нами использована сформированная база данных о фитомассе и чистой первичной продукции в количестве 2192 пробных площадей (ПП) (Usoltsev, 2013), в том числе: для двуххвойных сосен (подрод *Pinus*) 920 (из них 75 % в естественных сосняках и 25 % в культурах), для лиственниц *Larix* Mill. – 116, для елово-пихтовых насаждений *Picea* Dietr. и

Abies Mill. – 480, для березняков *Betula* L. – 230, для осинников и тополельников *Populus* L. – 166 и для дубняков *Quercus* L. – 280.

Для исследования трансконтинентальных трендов в изменении ПАА лесообразующих видов места закладки ПП по известным координатам позиционированы по зональным поясам (от субарктического до субэкваториального) на карте-схеме Евразии (рис. 1) и относительно изоконт на карте-схеме С. П. Хромова (1957) (рис. 2).

ПАА как одна из характеристик биологической продуктивности лесов определяется не только климатическими факторами, но также возрастом и морфологией древостоя. Поэтому в регрессионный анализ наряду с климатическими характеристиками включены возраст и запас древостоя. Последний является интегральным показателем, учитывающим ценотические и эдафические особенности лесных экосистем в том или ином экорегионе.

После позиционирования ПП по зональным поясам и индексам континентальности выполнен многофакторный регрессионный анализ климатически обусловленной трансконтинентальной ординации стволового запаса и ПАА лесных экосистем согласно системе рекурсивных уравнений (в последовательности, показанной стрелкой) (Четыркин, 1977):

$$M = f(A, Zon, IC) \rightarrow \\ \rightarrow Za/Pf = f(A, M, Zon, IC), \quad (1)$$

где M – запас, $\text{м}^3/\text{га}$; A – возраст древостоя, лет; Zon – порядковый номер зонального пояса; IC – индекс континентальности климата (%) по С. П. Хромову (1957); Za – надземная годовичная чистая первичная продукция древостоя, $\text{т}/\text{га}$; Pf – масса ассимиляционного аппарата, $\text{т}/\text{га}$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате регрессионного анализа получены характеристики уравнений (1), приведенные в таблице.

В уравнениях, за редким исключением, все регрессионные коэффициенты при независимых переменных значимы на уровне вероятности P_{95} , что свидетельствует об их адекватности и воспроизводимости результата. Путем их последовательного табулирования получены таблицы, представляющие возрастные тренды искомых величин для каждого зонального пояса и в зональных поясах – для индексов континентальности климата в пределах от 55 до 95 %.

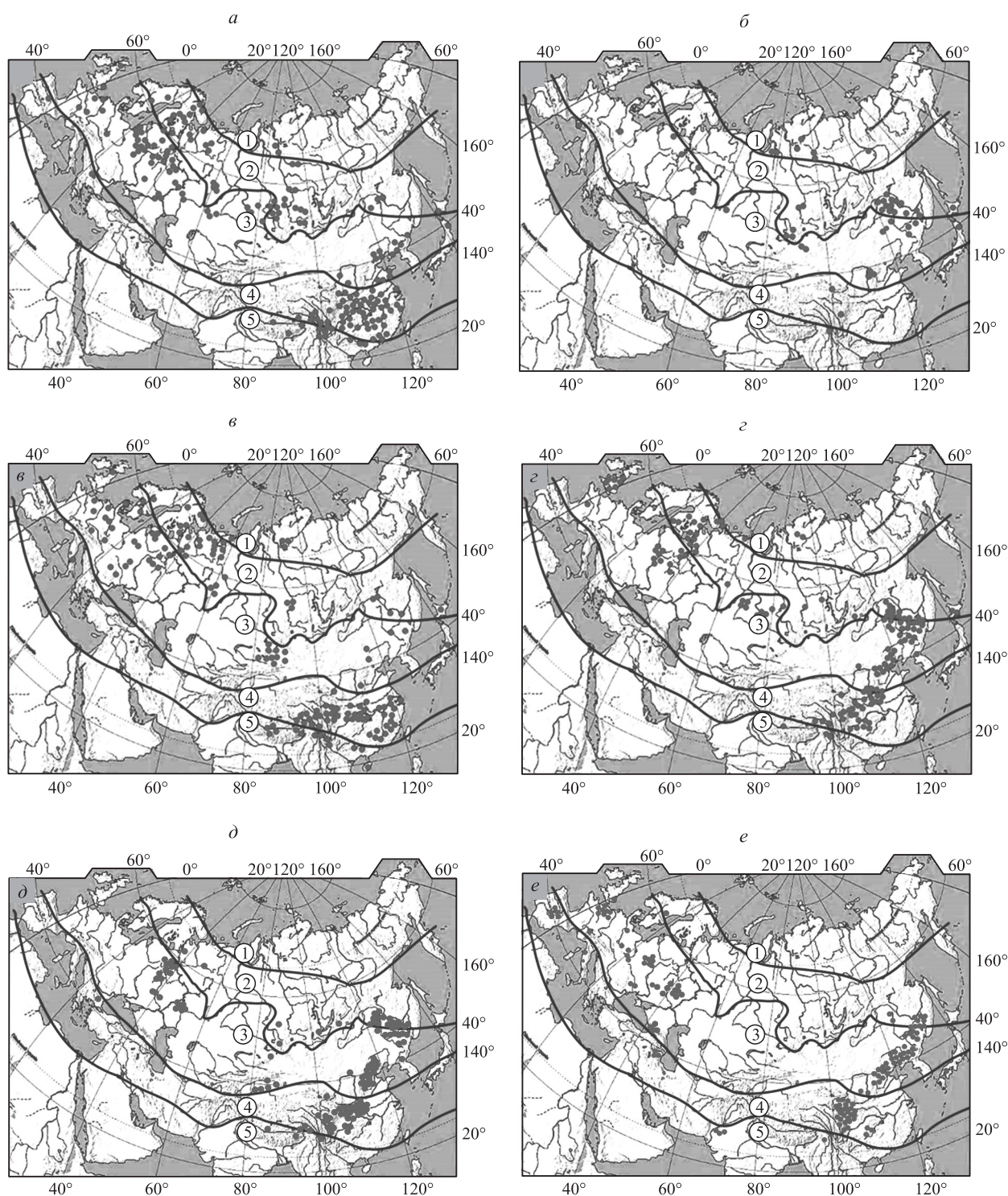


Рис. 1. Карта-схема зональных поясов (Базилевич, Родин, 1967; Алисов, Полтараус, 1974) с нанесенным положением мест определения фитомассы и ЧПП лесобразующих видов на территории Евразии. Обозначения поясов: 1 – субарктический; 2 – северный умеренный; 3 – южный умеренный; 4 – субтропический; 5 – субэкваториальный. Обозначения древесных видов здесь и на рис. 2: а – сосняки, подвид *Pinus*; б – лиственничники; в – елово-пихтовые насаждения; г – березняки; д – осинники и тополевики; е – дубовые древостои.

Из упомянутых таблиц для 3-го (южного умеренного) зонального пояса и индекса континентальности, равного 75 %, взяты и представлены графически возрастные тренды запасов стволовой древесины (рис. 3, а) и ПАА (рис. 3, б).

Стволовой запас монотонно увеличивается с возрастом, и это различие видоспецифично. В спелом возрасте запасы снижаются в последовательности: ель, лиственница, береза, сосна, дуб и осина с тополями. Величина ПАА с воз-

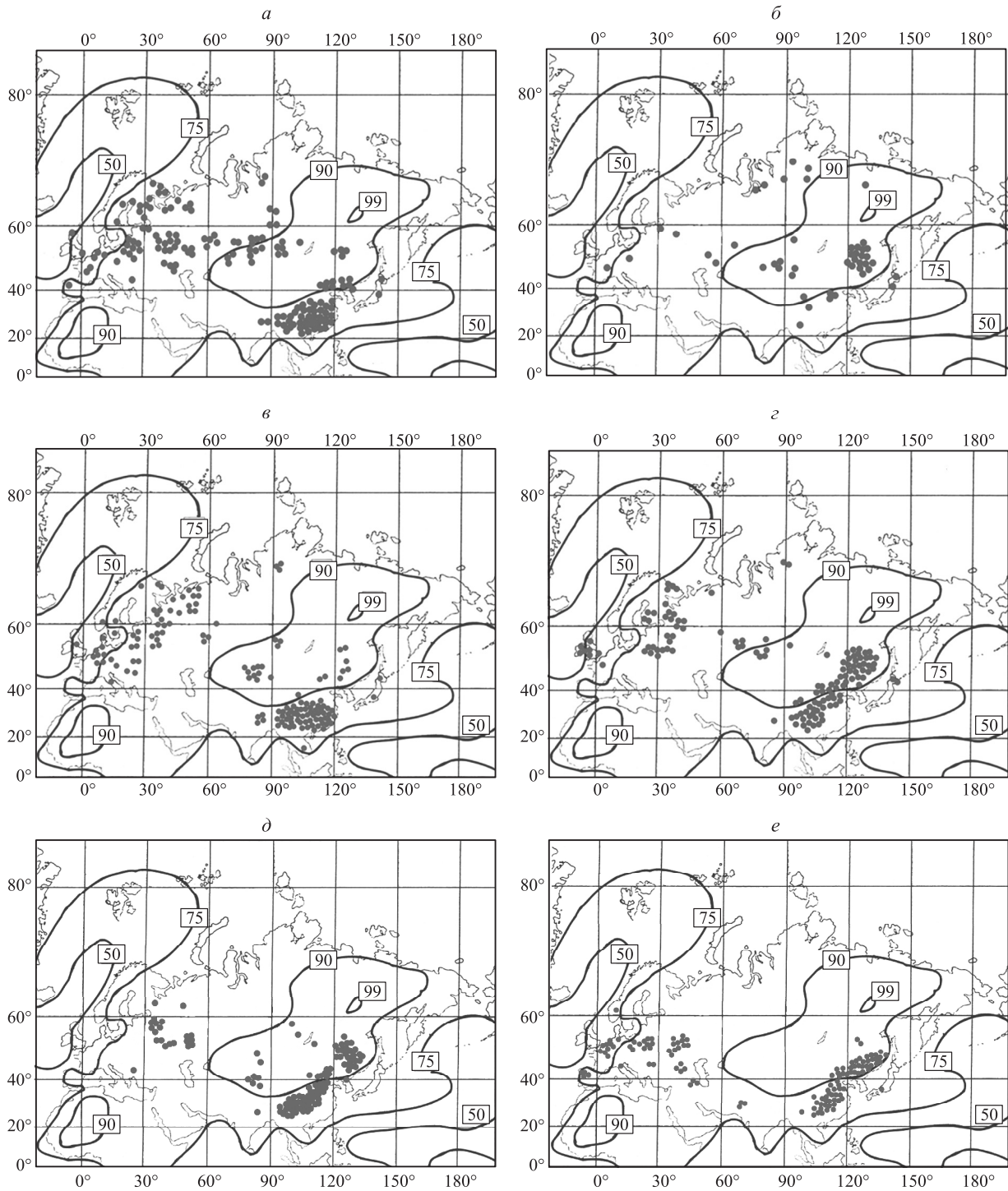


Рис. 2. Распределение ПП, на которых выполнены определения ЧПП и фитомассы викарирующих видов на карте-схеме изоконт по С. П. Хромову (1957).

растом почти у всех видов монотонно снижается, а в спелом возрасте увеличивается в следующем порядке: ель с пихтой, сосна, береза, дуб, лиственница и осина с тополями.

Монотонное снижение ПАА в сосняках находится в противоречии с вышеупомянутым наличием его максимума в возрасте сосняков 40–60 лет. Возможная причина противоречия

в том, что уравнения (1), хотя и статистически значимы, но объясняют лишь 40–50 % изменчивости искомого показателя (см. таблицу), т. е. характеризуются довольно высокой остаточной изменчивостью и соответственно широким доверительным диапазоном. В этом диапазоне согласно средней линии 5 регрессии на рис. 3, б значения ПАА изменяются с возрастом с 1.5

Характеристика уравнений (1)

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (1)							R^2	SE
	a_0	a_1 (lnA)	a_2 (lnA) ²	a_3 (lnM)	a_4 ln(Zon)	a_5 (lnZon) ²	a_6 (ln/C)		
<i>Сосна, подвид Pinus</i>									
ln(M)	-3.4953	3.6729	-0.3804	-	2.1786	-0.9350	-0.2222	0.529	0.65
ln(Za/Pf)	14.851	0.2174	-0.0631	0.1082	-0.6586	0.3878	-3.3712	0.403	0.31
<i>Лиственница</i>									
ln(M)	0.4181	2.5984	-0.2573	-	1.6134	-	-0.6623	0.552	0.51
ln(Za/Pf)	5.4986	-0.3043	-	-0.0701	-	-	-0.7298	0.602	0.22
<i>Ель и пихта</i>									
ln(M)	5.3823	1.8253	-0.1622	-	0.5656	-	-1.1514	0.419	0.48
ln(Za/Pf)	1.4170	-1.7846	0.1674	0.2017	-0.7578	0.6533	0.3522	0.680	0.28
<i>Береза</i>									
ln(M)	-1.1591	1.8329	-0.1529	-	5.2892	-2.4570	-0.3373	0.600	0.50
ln(Za/Pf)	4.5869	-0.2359	-	0.1342	1.8872	-0.8989	-0.9922	0.514	0.20
<i>Осина и тополи</i>									
ln(M)	-7.0907	0.3316	-	-	-5.9973	2.9159	3.0378	0.434	0.37
ln(Za/Pf)	6.1248	-0.3831	-	-0.0478	-0.1050	-	-0.7859	0.744	0.10
<i>Дуб</i>									
ln(M)	1.5112	0.9646	-	-	-0.0972	-	-0.1208	0.359	0.56
ln(Za/Pf)	3.8715	-1.6727	0.1450	0.3987	1.1789	-0.7151	-0.2812	0.704	0.17

до 1.1, т. е. превышают значения ПАА для сосняков Карелии и Западной Сибири, которые варьируют в диапазоне от 0.14 до 0.96 и изменяются по колоколообразной кривой. В силу высокой остаточной дисперсии уравнений (1) эта колоколообразная кривая находится внутри доверительного диапазона регрессии, описываемой линией 5 на рис. 3, б.

Далее из полученных возрастных трендов, описанных системой уравнений (1), взяты значения ПАА в возрасте 50 лет у мелколиственных и 100 лет у остальных видов и построены соответствующие графики (рис. 4). Из них следует, что в направлении от северного умеренного до субэкваториального зонального пояса ПАА у

листопадных видов снижается, а у вечнозеленых ели с пихтой и сосны в том же диапазоне возрастает.

В этой связи необходимо вернуться к уже отмеченному принципиальному различию зимней физиологии вечнозеленых и листопадных пород, а именно способности первых ассимилировать атмосферную углекислоту и пролонгировать процесс ассимиляции за пределы вегетационного периода, характерного для листопадных (Jumelle, 1892; Ewart, 1896; Matthaei, 1902; Henrici, 1921; Iwanoff, Kossowitsch, 1929; Zacharowa, 1929; Иванов, Орлова, 1931; Printz, 1933; Cartellieri, 1935; Ålvik, 1939; Freeland, 1944; Zeller, 1951; Pisek, Rehner, 1958; Pisek, 1960; Лип

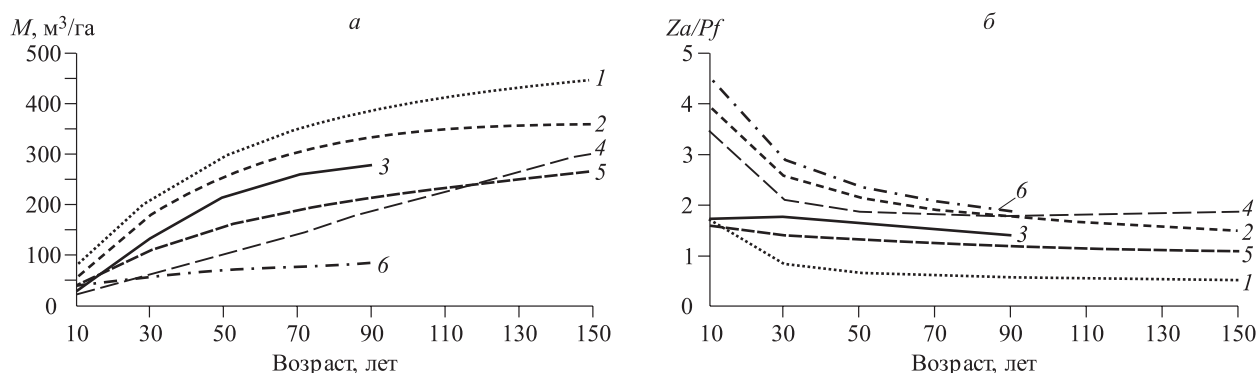


Рис. 3. Возрастная динамика расчетных значений запаса стволовой древесины (а) и ПАА (б). Обозначения древесных видов здесь и на рис. 4: 1 – ель и пихта; 2 – лиственница; 3 – береза; 4 – дуб; 5 – сосна; 6 – осина и тополи.

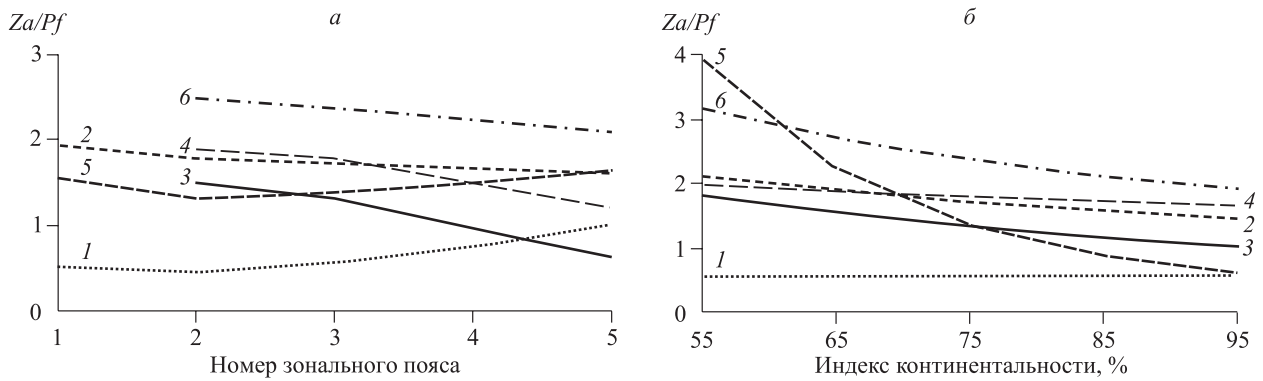


Рис. 4. Связь расчетных значений ПАА древостоев в возрасте 50 лет в березняках и осинниках и 100 лет в древостоях остальных видов с зональной принадлежностью при индексе континентальности, равном 75 % (а), и с индексом континентальности в южном умеренном поясе (б).

и др., 1974; Крамер, Козловский, 1983; Schaberg et al., 1995; Wieser, 1997; Смашевский, 2014).

В зимний период листопадные транспирируют через ствол и ветви до 16 % общего содержания воды (Образцова, 1956), на что затрачивается часть ассимилятов, накопленных в летний период. У хвойных в отличие от листопадных ассимиляция происходит круглый год, особенно в регионах с теплыми зимами, и количество ассимилятов, депонированных в течение зимнего периода, может достигать значений, сопоставимых с летним. Например, фитомасса семян ели в Шотландии возросла вдвое за период с конца сентября до середины апреля (Крамер, Козловский, 1983). На северо-западе шт. Вермонт в США скорость фотосинтеза у 8-летних деревьев ели красной была в зимние месяцы сопоставимой с летними (Schaberg et al., 1995) вследствие больших затрат на дыхание в условиях высоких летних температур. При этом накопление ассимилятов сопряжено с опадом хвои: в сосняках Урала, например, 65 % годовичного опада хвои приходится на октябрь (Залесов и др., 1994).

У вечнозеленых сосны и ели в зональном градиенте (см. рис. 4, а) при переходе от субарктического к северному умеренному поясу ПАА снижается, что, по-видимому, связано с тем, что в этом направлении происходит сдвиг деревьев сосны одного и того же возраста от виргинильной к сенильной стадии онтогенеза (Санников и др., 2012) с соответствующим снижением ПАА. Далее в южном направлении вследствие более высоких зимних температур возрастает зимнее накопление ассимилятов в результате превышения фотосинтеза над дыханием, сопряженное с осенне-зимним опадом хвои, что, по-видимому, определяет тенденцию увеличения ПАА в направлении от умеренного к субэкваториальному поясу.

Показатели ПАА листопадных лиственницы, дуба и осины выше, чем у вечнозеленых, что соответствует известной в физиологии древесных растений повышенной физиологической активности листопадных по сравнению с вечнозелеными (Крамер, Козловский, 1983) (см. рис. 4, а).

Но в зональном градиенте ПАА листопадных в направлении от умеренного к субэкваториальному поясу не возрастает, как у вечнозеленых, а снижается, возможно, за счет увеличения затрат на дыхание при более коротком физиологически активном периоде (за счет сбрасывания листвы) по сравнению с вечнозелеными. По существу, все зависит от соотношения фотосинтеза и дыхания у вечнозеленых, особенно в тот период, когда у листопадных фотосинтеза нет, а есть лишь дыхание. Полное объяснение полученных закономерностей может быть получено после проведения детальных физиологических исследований.

По мере увеличения континентальности и летней засушливости климата ПАА всех древесных видов снижается, наиболее интенсивно в сосняках, менее интенсивно, почти одинаковыми темпами у листопадных пород и практически не изменяется в елово-пихтовых сообществах. Резкое снижение ПАА сосняков при отсутствии какого-либо тренда в елово-пихтарниках в направлении от Атлантического и Тихоокеанского побережий к полюсу континентальности пока не поддается приемлемому объяснению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использованная в нашем исследовании база данных ЧПП и фитомассы древостоев сосны, лиственницы, ели и пихты, березы, дуба и осины с тополями является сегодня наиболее пред-

ставленной (2192 определения). На ее основе впервые установлены статистически значимые трансконтинентальные изменения запаса стволовой древесины и ПАА и выявлена иерархия викарирующих древесных видов по величине ПАА. В южном умеренном поясе при индексе континентальности климата, равном 75 %, показатели ПАА снижаются в последовательности: осина с тополями, лиственница, дуб, береза, сосна, ель с пихтой. При всем многообразии трендов ПАА древесных видов установлено главное: закономерности изменения показателей ПАА не всегда подчиняются известным в литературе обезличенным по видовому составу убывающим трендам биопродуктивности в направлении от экваториальной области к полюсам и имеют видоспецифичный характер. Изложенные закономерности получены впервые и будут уточняться по мере наполнения базы данных и совершенствования алгоритмов моделирования ПАА. Результаты исследования полезны в менеджменте биосферных функций лесов и могут дать представление о возможных смещениях показателей биологической продуктивности лесов в связи со сдвигами широтной и меридиональной зональности под влиянием изменения климата.

Автор выражает признательность доктору биологических наук, профессору С. Н. Санникову, инициировавшему данное исследование и давшему ряд полезных советов при обсуждении полученных результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б. П., Полтараус Б. В. Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Андрущенко А. П. Надземная фитомасса сосновых культур в разных типах леса // Тр. Харьковск. с.-х. ин-та. 1976. Т. 225. С. 52–59.
- Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Картограммы продуктивности и биологического круговорота главных типов растительности суши // Изв. ВГО. 1967. Т. 99. № 3. С. 190–194.
- Габеев В. Н. Экология и продуктивность сосновых лесов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 229 с.
- Докучаев В. В. Место и роль современного почвоведения в науке и жизни // Ежегодник по геол. и минерал. России. СПб., 1899. Вып. 3. С. 4–16.
- Дылис Н. В. Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 152 с.
- Залесов С. В., Кряжевских И. А., Луганский Н. А. Фракционная динамика опада болотных сосновых древостоев и возврат элементов питания с растительным опадом // Леса Урала и хозяйство в них. 1994. Вып. 17. С. 102–111.
- Зыряев А. Г. Соотношение между массой хвои и текущим приростом у лиственницы сибирской // Лесн. хоз-во. 1964. № 4. С. 28–29.
- Иванов Л. А., Орлова И. М. К вопросу о зимнем фотосинтезе наших хвойных // Журн. Русск. ботан. об-ва. 1931. Т. 16. № 2–3. С. 139–157.
- Иванчиков А. А. Фитомасса сосняков Карелии и ее изменение с возрастом древостоев // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск: Карельск. филиал АН СССР, 1974. С. 37–51.
- Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 304 с.
- Комаров В. Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. Петроград, 1921. Вып. 3. С. 27–28.
- Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений / Пер. с англ. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 462 с.
- Лархер В. Экология растений / Пер. с нем. М.: Мир, 1978. 185 с.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. И. Физиология древесных растений / Пер. с нем. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 424 с.
- Лит Х. Моделирование первичной продуктивности земного шара // Экология. 1974. № 2. С. 13–23.
- Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 488 с.
- Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука, 1971. 275 с.
- Нагимов З. Я. Масса и продуктивность ассимиляционного аппарата в сосновых древостоях Среднего Урала // Лесная геоботаника и биология древесных растений: сб. науч. тр. Брянск: Брянск. технол. ин-т, 1987. С. 62–68.
- Образцова В. И. Зимняя транспирация деревьев и кустарников в условиях степной зоны Украины // Физиол. раст. 1956. Т. 3. Вып. 5. С. 409–413.
- Оскретков М. Я. Изменение количества и качества хвои сосны в зависимости от полноты и возраста древостоев // Тр. Брянск. лесохоз. ин-та. 1956. Т. 7. С. 29–37.
- Полякова Н. Ф. Соотношения между массой листвы, приростом древесины и транспирацией // ДАН СССР. 1954. Т. 96. № 6. С. 1261–1263.
- Полякова Н. Ф. Изменение с возрастом массы листвы в дубовых древостоях // Молодые ле-

- соводы – сорокалетию Великого Октября. М., 1957. С. 17–25.
- Полякова-Минченко Н. Ф. Облиствение широколиственных насаждений степной зоны // Сообщ. лаб. лесоведения АН СССР. 1961. Вып. 4. С. 40–53.
- Пишеничникова Л. С. Формирование и продуктивность сосново-лиственных молодняков // Продуктивность сосновых лесов. М.: Наука, 1978. С. 45–68.
- Санников С. Н. Экологическая оценка естественного возобновления сосны в Припышминских борах-зеленомошниках: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Свердловск: Уральск. филиал АН СССР, 1965. 359 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 273 с.
- Сидаравичюс Й. М. Изменение биологической продуктивности деревьев при различном уровне атмосферного загрязнения // Закономерности роста и производительности древостоев. Каунас: ЛитСХА, 1985. С. 228–230.
- Смашевский Н. Д. Экология фотосинтеза // Астраханск. вестн. экол. образования. 2014. № 2 (28). С. 165–180.
- Усольцев В. А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 253 с.
- Усольцев В. А. Биоэкологические аспекты таксации фитомассы деревьев. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 216 с.
- Усольцев В. А. Формирование банков данных о фитомассе лесов. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 541 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3224>
- Усольцев В. А., Воробейчик Е. Л., Бергман И. Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 365 с.
- Уткин А. И., Ермолова Л. С., Уткина И. А. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М.: Наука, 2008. 292 с.
- Хромов С. П. К вопросу о континентальности климата // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1957. Т. 89. № 3. С. 221–225.
- Чагина Е. Г. Биологический круговорот в сосняках разной продуктивности // Почвенные факторы продуктивности сосняков. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 168–190.
- Четыркин Е. М. Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с.
- Яблоков А. С. Культура лиственницы и уход за насаждениями. М.: Гослестехиздат, 1934а. 128 с.
- Яблоков А. С. Лиственница европейского Севера // Физико-механические свойства древесины дуба, лиственницы, березы и сосны. М.: Гослестехиздат, 1934б. С. 89–135.
- Albrektson A. Relations between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements // Ecol. Bull. 1980. N. 32. P. 315–327.
- Ålvik G. Über Assimilation und Atmung einiger Holzgewächse im westnorwegischen Winter // Meddelelser fra Vestlandets Forstlige Forsøksstation Bergen. 1939. Bd. 6. N. 4. S. 1–266.
- Anderson K. J., Allen A. P., Gillooly J. F., Brown J. H. Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession // Ecol. Letters. 2006. N. 9. P. 673–682.
- Boysen Jensen P. Die stoffproduktion der Pflanzen. Jena: Fischer, 1932. 108s.
- Brix H. Effects of thinning and nitrogen fertilization on growth of Douglas fir: relative contribution of foliage quantity and efficiency // Can. J. For. Res. 1983. V. 13. P. 167–175.
- Bröms E., Axelsson B. Variation in carbon allocation pattern as a base for selection in Scots pine // Crop Physiology of Forest Trees / P. M. A. Tigerstedt, P. Puttonen, and V. Koski (Eds.). Proc. Int. Conf. Helsinki, 1985. P. 81–93.
- Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. I. Mitteilung: die Weymouthsföhre // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. 1929. Bd. XV. H. 2. S. 243–292.
- Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XIII. Mitteilung: Fichten in gleichaltrigen Hochwald // Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen. 1953. Bd. XXIX. S. 38–130.
- Busse W. Baumkrone und Schaftzuwachs // Forstwissenschaftl. Centralblatt. 1930. Bd. 52. S. 310–318.
- Cannell M. G. R., Sheppard L. J., Ford E. D., Wilson R. H. F. Clonal differences in dry matter distribution, wood specific gravity and foliage «efficiency» in *Picea sitchensis* and *Pinus contorta* // Silvae Genet. 1983. V. 32. P. 195–202.
- Cartellieri E. Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger *Ericaceen* der alpinen Zwergstrauchheide und von *Pinus cembra* // Jahrbuch für wissenschaftlich Botanik. 1935. Bd. 82. S. 460–506.
- Councler E. Über den Gehalt dreien auf gleichem Boden erwachsenen Nadelbäume: Tanne, Fichte, Lärche – an Trockensubstanz, Stickstoff und Mineralstoffen // Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. 1886. Bd. 18. S. 35–375; 417–441.
- Dengler A. Kronengrösse, Nadelmenge und Zuwachsleistung von Altkiefern // Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. 1937. Jahrgang 69. S. 321–336.

- Duhamel du Monceau H. L.* La physique des arbres; où il est traité de l'anatomie des plantes et de l'économie végétale: pour servir d'introduction au «Traité complet des bois et des forests». V. 1 à 2. Paris: Chez H. L. Guérin et L. F. Delatour, 1758. 496 p.
- Ebermayer E.* Die gesammte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues (Resultate der forstlichen Versuchstationen Bayerns). Berlin: Springer, 1876. 416 s.
- Ewart A. J.* On assimilatory inhibition // *J. Linnean Soc. London, Bot.* 1896. V. 31. Iss. 217. P. 364–461.
- Ford E. D.* High productivity in a polestage Sitka spruce stand and its relation to canopy structure // *Forestry.* 1982. V. 55. N. 1. P. 1–17.
- Forrest W. G., Ovington J. D.* Organic matter changes in an age series of *Pinus radiata* plantations // *J. Appl. Ecol.* 1970. V. 7. P. 177–186.
- Freeland R. O.* Apparent photosynthesis in some conifers during the winter // *Plant Physiol.* 1944. V. 19. N. 2. P. 179–185.
- Fujimori T.* Primary productivity of a young *Tsuga heterophylla* stand and some speculations about biomass of forest communities on the Oregon coast. USDA For. Serv. Res. Paper. PNW-123. 1971. 11 p.
- Geleznoff N. I.* Recherches sur la quantité et la répartition de l'eau dans la tige des plantes ligneuses // *Bull. de l'Académie Imp. des Sciences de St.-Petersbourg.* 1877. V. 22. P. 324–358.
- Hartig R.* Wachstumsuntersuchungen an Fichten // *Forstlich-Naturwissenschaftl. Zeitschrift.* 1896. Bd. 5. S. 1–15; 33–45.
- Henrici M.* Zweigipfelige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten // *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel.* 1921. Bd. 32. S. 107–171.
- Holdridge L. R.* Determination of world plant formations from simple climatic data // *Science.* 1947. V. 105. P. 367–368.
- Holdridge L. R.* Life zone ecology. San José, Costa Rica: Tropical Sci. Center, 1967. 206 p.
- Huston M. A., Wolverton S.* The global distribution of net primary production: resolving the paradox // *Ecol. Monographs.* 2009. V. 79. N. 3. P. 343–377.
- Iwanoff L. A., Kossowitsch N. L.* Über die Arbeit des Assimilationsapparates verschiedener Baumarten. I. Die Kiefer (*Pinus silvestris*) // *Planta (Berlin).* 1929. Bd. 8. S. 427.
- Jarvis P. G.* Increasing forest productivity and value of temperate coniferous forest by manipulating site water balance // *Forest Potentials: Productivity and Value.* Weyerhaeuser Sci. Symp., 4. Washington, 1985. P. 39–74.
- Jarvis P. G., Leverenz J. W.* Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests // *Encyclopedia of Plant Physiol.* 12D. *Physiol. Plant Ecol.* IV. *Ecosystem Processes: Mineral Cycling, Productivity and Man's Influence.* Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1983. P. 233–280.
- Jumelle M. H.* Recherches physiologiques sur les lichens. 2. Influence de basses températures sur l'assimilation // *Rev. Générale de Botaniq.* 1892. V. 4. P. 305–320.
- Kajihara M.* Relationship between crown dimensions and stem volume increment in sugi (*Cryptomeria japonica*) and hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) // *Bull. Kyoto Prefect. Univ. Forests.* 1982. V. 26. P. 16–23.
- Kern K. G.* Die Beziehungen zwischen einigen Kronenkennwerten und dem Nadeltrokengewicht bei Fichte und Tanne // *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung.* 1962. Jahrgang 133. S. 13–18.
- Kittredge J. I.* Estimation of amount of foliage of trees and stands // *J. Forestry.* 1944. V. 42. N. 11. P. 905–912.
- Le Goff N., Ottorini J.-M.* Leaf development and stem growth of ash (*Fraxinus excelsior*) as affected by tree competitive status // *J. Appl. Ecol.* 1996. V. 33. P. 793–802.
- Luyssaert S., Inglima I., Jung M. et al.* CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // *Global Change Biol.* 2007. V. 13. P. 2509–2537.
- Matthaei G. L. C.* The effect of temperature on carbon dioxide assimilation // *Ann. Bot.* 1902. V. 16. P. 591–593.
- Möller C. M.* The effect of thinning, age and site on foliage, increment and loss of dry matter // *J. Forestry.* 1947. V. 45. P. 393–404.
- Paterson S. S.* Der CVP-Index als Ausdruck für forstliche Produktionspotentiale // *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke / H. Lieth and H. Walter (Eds.).* Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1962. S. 14–25.
- Pisek A.* Immergrüne Pflanzen // *Handbuch der Pflanzenphysiologie.* Bd. V/2. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer, 1960. S. 415–459.
- Pisek A., Rehner G.* Temperaturminima der Netto-Assimilation von mediterranen und nordisch-alpinen Immergrünen // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft.* 1958. Bd. 71. H. 4. S. 188–193.
- Printz H.* Granenes og furuens fysiologi og geografiske utbredelse // *Nyt Magazin for Naturvidensk.* 1933. V. 73. P. 167–219.
- Rutter A. J.* Studies in the growth of young plant of *Pinus sylvestris* L. I. The annual cycle of assimilation and growth // *Ann. Bot.* 1957. V. 21. P. 399–425.

- Sato T.* A synthesis of studies by the harvest method: primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan // *Ecol. Stud.: analysis and synthesis*. V. 1. N. Y.: Springer Verlag, 1970. P. 55–72.
- Schaberg P. G., Wilkinson R. C., Shane J. B., Donnelly J. R., Cali P. F.* Winter photosynthesis of red spruce from three Vermont seed sources // *Tree Physiol.* 1995. V. 15. P. 345–350.
- Schulze E.-D., Beck E., Müller-Hohenstein K.* *Plant Ecology*. Berlin-Heidelberg: Springer, 2005. 702 p.
- Tadaki Y.* Some discussions on the leaf biomass of forest stands and trees // *Bull. Gov. For. Exp. Station*. 1966. V. 184. P. 135–161.
- Tirén L.* Über die Grösse der Nadelfläche einiger Kiefernbestände // *Mitteilungen aus der forstlichen Versuchs-Anstalt Schwedens*. 1927. H. 23. S. 295–336.
- Usoltsev V. A.* Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second edition, enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013 <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>
- van Laar A.* Nadelbiomasse, Zuwachs und Zuwachsverteilung von *Pinus radiata* in Südafrika unter dem Einfluß von Durchforstung und Astung // *Forst-Wissenschaftliches Centralblatt*. 1976. Jahrgang 95. S. 264–285.
- Vanselow K.* Krone und Zuwachs der Fichte in gleichaltrigen Reinbeständen // *Forst-Wissenschaftliches Centralblatt*. 1951. Jahrgang 70. H. 12. S. 705–719.
- Vinš B., Šika A.* Biomasa smrkoveho porostu v chlumni oblasti (Biomass of Norway spruce forest in hilly region) // *Práce VÚLHM*. 1981. V. 59. P. 83–99.
- Vose J. M., Peterson D. L., Patel-Weynand T.* Effects of climatic variability and change on forest ecosystems: a comprehensive science synthesis for the U.S. forest sector. USDA For. Serv. Portland, Oregon. Gen. Techn. Rep. PNW-GTR-870. 2012. 265 p.
- Weck J.* *Forstliche Zuwachs- und Ertragskunde*. Raabe und Berlin: Neumann Verlag, 1955. 160 s.
- Weetman G. F., Harland R.* Foliage and wood production in unthinned black spruce in Northern Quebec // *For. Sci.* 1964. V. 10. N. 1. P. 80–88.
- Wieser G.* Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter // *Tree Physiol.* 1997. V. 17. P. 473–477.
- Zacharowa T. M.* Über den Gasstoffwechsel der Nadelholzpflanzen im Winter // *Planta* (Berlin). 1929. Bd. 8 (1/2). S. 68–83.
- Zeller O.* Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen // *Planta* (Berlin). 1951. Bd. 39. S. 500–526.

FOLIAGE EFFICIENCY OF FOREST-FORMING SPECIES IN THE CLIMATIC GRADIENTS OF EURASIA

V. A. Usoltsev^{1,2}

¹ *Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

² *Ural State Forest Engineering University
Sibirskii trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation*

E-mail: Usoltsev50@mail.ru

The paper is of the scientific area of biogeography and devoted to a new aspect in the study of biological productivity of forest ecosystems on a geographical basis, expressed indirectly by climate parameters, namely, the foliage efficiency that until now is not investigated at the global level. Foliage efficiency is the ratio of net primary production (NPP) to foliage biomass and is expressed in relative units. Some features of change of foliage efficiency of vicarious forest-forming species in Eurasian transcontinental gradients are showed for the first time using the voluminous factual material. The set of published biomass and NPP data (t/ha) obtained in a number of 2192 plots is compiled. Using multiple regression analysis technique, the statistically significant changes in foliage efficiency values according to two transcontinental gradients, namely by zonal belts and continentality of climate, are stated for each forest-forming species. The species-specificity of age dynamics of stem volume and foliage efficiency is shown. It is monotonically decreased almost for all tree species in the following order: spruce and fir, pine, birch, oak, larch and aspen-poplar. When climate continentality increasing, foliage efficiency values of mature forests is dropping, most intensively in pines, less intensive in deciduous forests and virtually no changes in spruce-fir communities. In zonal gradient from the northern temperate to the subequatorial belt, foliage efficiency of deciduous species decreases, but it of the evergreen spruce and pine increases in the same direction. One of the possible causes of these opposite zonal trends of foliage efficiency in evergreen and deciduous species consists in different conditions of physiological processes in the year cycle, in particular, in year-round assimilates accumulation in the first and seasonal one in the second.

Keywords: *net primary production, foliage efficiency, winter apparent photosynthesis, transpiration, assimilation, respiration, natural zoning, climate continentality.*

How to cite: *Usoltsev V. A. Foliage efficiency of forest-forming species in the climatic gradients of Eurasia // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2017. N. 4: 52–65 (in Russian with English abstract).*