

СВЯЗЬ ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА С ОСОБЕННОСТЯМИ УГЛЕРОДНОГО ОБМЕНА И ЭНЕРГЕТИКИ ДЕРЕВЬЕВ, ТРАВ И КУСТАРНИКОВ

Б.Д. Абатуров, В.Н. Лопатин

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский пр., 33*

Поступила в редакцию 01.04.02 г.

Связь зональной структуры растительного покрова с особенностями углеродного обмена и энергетики деревьев, трав и кустарников. – Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н. – Минимизация неассимилирующей части надземной фитомассы, характерная для травянистых форм растений, в условиях дефицита влаги снижает непроизводительные затраты энергии в надземной сфере, что обеспечивает увеличение подземной фитомассы (корней) и способствует усилению функциональных возможностей корневой системы. По этой причине в аридных условиях травы более жизнеспособны и господствуют в степях и полупустынях. При увеличении влажности до оптимальной происходит переход лимитирующих факторов от влаги к свету. В этих условиях большие затраты энергии у древесных форм на создание и функционирование опорного аппарата (ствола и ветвей) окупаются выигрышем в конкуренции за свет и господством деревьев в условиях оптимальной влагообеспеченности. В условиях жарких пустынь высокие температуры в приземном слое воздуха ограничивают фотосинтез, низкие травянистые растения оказываются в зоне отрицательного энергетического баланса и становятся нежизнеспособными. В то же время высокие кустарниковые растения выносят ассимилирующие органы в выше расположенные прохладные слои воздуха, этим сохраняют положительный энергетический баланс и жизнеспособность и господствуют в жарких пустынях.

Ключевые слова: зональность растительного покрова, жизненные формы растений, лесные, степные и пустынные фитоценозы, фотосинтез и дыхание растений, углеродный обмен растений, баланс органического вещества, энергетический баланс деревьев, трав и кустарников.

Relation of a plant cover zonal ity with peculiarities of carbon exchange and energy balance of trees, herbs and shrubs. – Abaturov B.D., Lopatin V.N. – The minimization of the nonphotosynthetic part of the overgrown phytomass, that is characteristic of herbaceous plants, decreases unproductive energy expenditure in the aboveground plant sphere and, consequently, correspond increases the root mass and its functioning. Therefore, herbaceous plants possess a more competitive capability than trees, and they predominate in the steppe and semidesert. If the soil moisture increases up to the optimal gradient, photosynthetic active radiation becomes a limiting factor. In this case, the large energy expenses on the formation and functioning of tree trunks are compensated by the success in competition. That is why trees predominate in the forest zone. Under torrid desert conditions high air temperatures limit plant photosynthesis near the soil surface. Therefore, short plants (herbs) are restricted to the zone of negative energy balance and they become nonviable. On the contrary, tall plants (shrubs) raise their assimilative organs to the air layers with lower temperature. The result of this phenomenon is their predominance in deserts.

Key words: plant cover zonality, life form of plants, forest, steppe and desert phytocoenoses, photosynthesis and respiration of plants, carbon exchange of plants, energy balance of trees, herbs and shrubs.

Среди большого разнообразия зональных типов растительности (хвойные леса, южная тайга, широколиственные леса, луговые степи, дерновинно-злаковые степи и т.д.) особое место занимает зональность, основанная на распределении растительности в соответствии с жизненными формами растений: деревьями, тра-

вами, кустарниками. В лесной зоне господствуют древесные формы, в степной – травянистые, в зоне жарких пустынь – кустарниковые. Причины, вызывающие господство тех или иных жизненных форм в определенных климатических зонах, издавна привлекали внимание исследователей. Особенно большой интерес вызвала проблема взаимоотношения лесных и степных фитоценозов, в рамках которой важнейшее место занимало выяснение причин безлесия степей. Научные представления о взаимоотношениях лесной и степной растительности, складывавшиеся в продолжение почти двух последних столетий, подробно описаны (Мильков, 1950; Комаров, 1951; Вальтер, 1975 и др.). На рубеже XVIII и XIX столетий абсолютно господствовали представления о вторичном происхождении степей. Считалось, что природные условия степей вполне благоприятны для произрастания лесной растительности и в прошлом степные пространства были покрыты лесами, которые затем были уничтожены человеком. С середины XIX века преобладают взгляды о непригодности природы степей для лесной растительности и об извечном существовании степей в послеледниковую эпоху. Возникновению этих взглядов способствовали многие неудачные попытки искусственного выращивания лесов в степи. Среди основных причин указывали на неблагоприятные для древесной растительности свойства степных почв (засоленность, высокая плотность, низкая водопроницаемость и т.д.) и особенно – на отрицательное влияние густого травяного покрова в степях, который препятствует возобновлению и росту деревьев. Впоследствии в прериях Северной Америки были проведены специальные эксперименты по выращиванию древесных пород при искусственном удалении травянистых растений, которые показали, что травяной покров резко ограничивает рост древесных растений, вызывает их гибель, и в условиях водного дефицита деревья всегда проигрывают конкуренцию травянистым растениям (Clements et al., 1929; Weaver, Fitzpatrick, 1934; Albertson, Weaver, 1945).

И, наконец, в конце XIX века широкое распространение получила точка зрения о надвигании леса на степь и постепенном вытеснении степной растительности лесом. Сторонники этого направления основывались на представлениях о саморазвитии фитоценозов, в результате которого окружающая среда (в том числе климат) изменяется, создавая условия для смены степной травянистой растительности лесными формациями. Считалось, что в силу относительной молодости территории в послеледниковый период этот процесс не успел завершиться, а в историческое время он был замедлен или даже полностью остановлен деятельностью человека. Данные представления в недавние годы активно развивались С.М. Разумовским (1981). Он полагал, что в результате экогенетических сукцессий, вызываемых необратимыми изменениями растительностью среды обитания (в том числе климата в сторону мезофилизации), границы между ботанико-географическими округами, растительными (и даже климатическими) зонами постепенно стираются. Очевидно, травянистые фитоценозы в процессе таких сукцессий сменяются лесными. Этому процессу, по мнению автора, препятствует деятельность человека, которая заблокировала сукцессии на огромных территориях.

К настоящему времени окончательно сформировались представления, что зональное распределение растительности в современном виде, в том числе соотношение лесной и степной зон, определяется в первую очередь влагообеспеченно-

СВЯЗЬ ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

стью фитоценозов, которая складывается в основном из двух климатических показателей: количества атмосферных осадков и испаряемости (Иванов, 1948). В частности, показано, что при радиационном индексе сухости (R/L_p), который отражает соотношение этих показателей, равном 0.5 – 1.0, получают распространение лесные фитоценозы, при более высоких индексах (1.0 – 2.0; 2.0 – 3.0; > 3) – соответственно степные, полупустынные и пустынные типы растительности (Григорьев, Будыко, 1959; Будыко, 1977). Анализ зависимости пространственного распределения лесов разного породного состава (ельники, дубняки, сосняки, грабовые леса и др.), разных типов степной, полупустынной и пустынной растительности от климатических особенностей также показал, что практически все зональные типы степной, полупустынной и пустынной растительности приурочены к пространствам с пониженной влагообеспеченностью (отношение годовой суммы осадков к испаряемости < 0.75), тогда как лесные экосистемы, сложенные разными древесными породами, занимают территории с более высокой влагообеспеченностью (> 0.50) (Гребенщиков, 1986).

Стало ясно, что зональность распределения в пространстве древесных и травянистых фитоценозов обусловлена зональным характером увлажнения. Тем не менее основной вопрос о причинах этой зависимости остался не решенным. Все также неясно, почему травянистые растения более приспособлены к дефициту влаги, выигрывают конкуренцию у древесных растений и господствуют при пониженной влагообеспеченности и, наоборот, при более высокой влагообеспеченности уступают жизненное пространство древесным. К этому следует также добавить вопрос о причинах доминирования жизненной формы кустарников в экосистемах зональных пустынь. Таким образом, проблема взаимоотношения степи и леса и в целом зонального распределения жизненных форм растений не утратила своей остроты, а вопрос о причинах безлесия степей остается все столь же дискуссионным.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА ЗОНАЛЬНОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ

Логично предполагать, что различная реакция древесных, травянистых и кустарниковых растений на влагообеспеченность и другие климатические показатели обусловлена специфическими физиологическими особенностями растений этих жизненных форм. Допускалось, что древесным растениям труднее снабжать влагой высоко поднятую крону, поэтому при недостатке влаги перевес получает травянистая растительность (Иванов, 1946). Высказывалось мнение о повышенной зимней транспирации у древесных растений по сравнению с травянистыми, которая ухудшает водный баланс деревьев, может вызывать их гибель и соответственно ограничивает их распространение в направлении большей сухости (Мильков, 1950). Считается также, что деревья интенсивнее используют запасы почвенной влаги, тем самым создают острый водный дефицит, который приводит их к гибели (Вальтер, 1975). В.Д. Утехин посвятил этой проблеме отдельный труд (1977), в котором сравнил по эффективности использования ресурсов влаги и света древесные (лесные) и травянистые (степные и луговые) фитоценозы, развивающиеся в условиях одинакового радиационного режима (лесостепные экосистемы централь-

но-черноземного заповедника). Он показал, что лесные сообщества (дубравы) в силу более совершенной архитектуры надземного яруса эффективнее используют фотосинтетически активную радиацию (ФАР), тогда как травянистые эффективнее используют почвенную влагу. Материалы этого исследования позволили заключить, что при достаточном количестве влаги, когда «относительно недостающим ресурсом среды является радиация» (индекс сухости Будыко $R/L_r < 1$), «условиям среды лучше соответствует древесная растительность», а при недостатке влаги ($R/L_r > 1$) более приспособленной оказывается травянистая (Утехин, 1977, с. 130 – 131). Однако эти данные опять же не дают ответа на вопрос, за счет чего именно травянистые растения более эффективны в использовании влаги и почему деревья уступают травам (или вообще не жизнеспособны) при недостатке влаги.

Иной подход для оценки жизнеспособности древесных растений в различных условиях увлажнения использовала Ю.Л. Цельникер (1964). Она приняла за основу энергетический баланс древостоев в разных условиях увлажнения. Известно, что в лесных фитоценозах свет (ФАР) поглощается растениями максимально и становится недостающим (ограничивающим) ресурсом. У деревьев в отличие от травянистых растений ежегодное нарастание ствола в высоту дает возможность вынести крону значительно выше ассимилирующих органов растений других жизненных форм и занять господствующее положение в использовании света. Однако в связи с накоплением неассимилирующих тканей у деревьев значительно увеличивается расход вещества на дыхание, поэтому существование сомкнутых лесов возможно лишь в таких условиях, где обеспечивается положительный годовой баланс органического вещества и энергии. При недостатке влаги годовой баланс древостоя по этой причине уже в сравнительно молодом возрасте становится отрицательным, что делает невозможным устойчивое произрастание деревьев в степях и полупустынях.

Предпринимались попытки связать высотную зональность различных типов растительности в горах с газообменом и энергетикой растений, произрастающих в разных высотных поясах (Mooney et al., 1964). В данном случае оценивалась зависимость фотосинтеза и дыхания разных растений от температуры и концентрации CO_2 , отражающих условия разных высотных поясов. Было обнаружено увеличение интенсивности дыхания (и соответственно уменьшение отношения фотосинтеза к дыханию) с понижением температуры (увеличением высоты), что авторы интерпретировали как адаптивную особенность растений на больших высотах. Однако полученных данных оказалось недостаточно для объяснения высотного распределения исследованных растений.

Важнейшие физиологически значимые различия травянистых, древесных и кустарниковых форм растений связаны прежде всего с неодинаковой долей ассимилирующих (листья) и неассимилирующих (стволы, ветви, корни) органов в общей массе растений, что определяет различное соотношение между фотосинтезом и дыханием растений, т.е. специфику газообмена. Можно предполагать, что именно от особенностей газообмена зависит, как было показано Ю.Л. Цельникер (1964) на примере деревьев, жизнеспособность растений в разных условиях увлажнения и их зональное распределение. Напомним, что деревья и близкие к ним кустарники накапливают большую живую массу в виде неассимилирующих, но активно ды-

СВЯЗЬ ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

шащих органов (ствола, ветвей и корней). У трав (и близких к ним полукустарников и полукустарничков) ежегодное накопление живой надземной массы либо отсутствует, либо значительно уменьшено и почти вся надземная часть состоит из ассимилирующих частей. После цветения и плодоношения надземные побеги у многолетних трав отмирают до основания, у полукустарников и полукустарничков отмирают до 3/4 их высоты (однолетние растения отмирают полностью) (Серебрякова, 1974). Таким образом, у трав масса надземных неассимилирующих тканей сведена к минимуму, тогда как у деревьев и близких к ним кустарников их доля весьма велика. Известно, что у взрослых деревьев на долю ассимилирующих органов приходится всего 1 – 5% общей массы (Лархер, 1978).

ФОРМИРОВАНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА РАСТЕНИЙ

Воспользуемся имеющимися в литературе данными, позволяющими в первом приближении сравнить баланс органического вещества, фотосинтеза и дыхания древесных, травянистых и кустарниковых растений в различных природных условиях (Иванов, 1941; Заленский, 1954; Иванов и др., 1963; Цельникер, 1964; Ничипорович, 1966; Захарьянц и др., 1971; Вознесенский, 1977; Куперман, Хитрово, 1977; Лархер, 1978; Семихатова, 1982; 1990; Головкин, 1983; 1985; Молчанов, 1983; Цельникер и др., 1993; 2000; Larcher, 1995 и др.). Рассмотрим на этой основе формирование энергетического баланса и жизнеспособность растений в различных условиях увлажнения в направлении градиента влажности: от дефицита влаги в аридных экосистемах до оптимальной влагообеспеченности в умеренных зонах. Будем исходить из того, что при меняющейся влагообеспеченности световой режим (ФАР) или относительно однороден в этих границах, или нарастает и становится избыточным в направлении дефицита влаги, поэтому и не выступает регулирующим фактором продуктивности. Известно, что в летний период (июнь – июль) на всей территории в границах бывшего Советского Союза месячные значения ФАР изменяются в пределах всего 7 – 9 ккал/см², а за весь вегетационный период количество ФАР увеличивается от лесной зоны к пустыням с 20 – 30 до 50 – 70 ккал/см² (Ефимова, 1977). Другие факторы среды (минеральное питание, обеспеченность CO₂ и проч.) будем принимать относительно постоянными. Все рассуждения относятся к зональным плакорным местообитаниям с почвами непромывного типа. Тем самым из анализа исключаются азональные биотопы с повышенным увлажнением из грунтовых вод. Другими словами, рассмотрение касается только зональных территорий, водный баланс которых ограничен лишь атмосферными осадками в приходной части, десукцией и физическим испарением в расходной.

Баланс энергии и органического вещества складывается из соотношения фотосинтеза (ассимиляции органического вещества) и дыхания всех органов растений. Величина фотосинтеза непосредственно связана с площадью ассимилирующих органов, т.е. с листовой поверхностью фитоценоза, которая в свою очередь определяется обеспеченностью влагой. Хорошо известно, что в аридных климатах существует почти линейная зависимость продуктивности растительности от количества осадков (Walter, 1939; Будыко, 1977; Larcher, 1995 и др.). При увеличении обеспеченности влагой продуктивность возрастает и, достигая оптимальной вла-

гобеспеченности, становится постоянной. Соответственно и площадь листовой поверхности фитоценоза в условиях крайнего недостатка влаги минимальна и нарастает с увеличением влажности, достигая предела при оптимальной влагообеспеченности. В зональных пустынях листовой индекс (отношение суммарной поверхности листьев к площади фитоценоза) равен всего 1.8, в более увлажненной степной зоне он выше – 3.0 – 3.5, в лесной достигает предела – 4.0 – 7.0 (для лиственных древостоев) (Цельникер, 1964, Утехин, 1977, Лархер, 1978; Цельникер и др., 2000). Нарастание площади листьев сопровождается ростом суммарной продукции фотосинтеза, которая при увеличении плотности листовой массы и усилении взаимного затенения листьев достигает насыщения (выходит на плато), ее дальнейший рост прекращается. Такое насыщение, например в сельскохозяйственных культурах, обычно наступает при листовом индексе, равном 4 – 6 (Ничипорович, 1966; Larcher, 1995). Такая же оптимальная величина листовой поверхности (4 – 7) характерна для лесных фитоценозов, а также для лугов лесной зоны (Работнов, 1950; Алексеенко, 1967; Цельникер и др., 2000). Таким образом, продукция фотосинтеза (ассимиляция) по мере увеличения увлажненности нарастает вместе с ростом листовой массы и в условиях оптимальной влагообеспеченности при максимальной листовой поверхности достигает насыщения.

Расходы на дыхание растения в отличие от фотосинтеза, который связан только с ассимилирующими органами и активен короткий (вегетационный) период года, зависят от круглогодичной жизнедеятельности всех как ассимилирующих (листья), так и неассимилирующих (корни, стволы, ветви и др.) живых тканей растения. Дыхательные затраты растения (или фитоценоза) складываются из дыхания роста и дыхания поддержания, при этом дыхание роста пропорционально массе ассимилированного углерода или приросту растения, дыхание поддержания – массе живых тканей растения (McCree, 1970; Куперман, Хитрово, 1977; Семихатова, 1982; 1990; Головкин, 1985). Можно заключить, что при увеличении влагообеспеченности суммарные расходы на дыхание нарастают по мере увеличения живой фитомассы.

Необходимо добавить к сказанному, что между разными группами растений (в том числе разными жизненными формами) существуют большие различия в фотосинтетической способности и активности дыхания. Известно, что большинство дикорастущих травянистых цветковых растений значительно интенсивнее, чем древесные, ассимилируют углерод (светлюбивые травы – 20 – 50 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ в час, листопадные деревья – 10 – 20 мг). Вместе с тем злаки, составляющие основу степных фитоценозов, значительно уступают деревьям по этому показателю (6 – 12 мг) (Лархер, 1978). Точно так же травянистые растения характеризуются более высокой интенсивностью дыхания. Так, темновое дыхание листьев трав почти в 2 раза выше, чем у листьев деревьев (соответственно 5 – 8 и 3 – 4 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы листьев в час) (Лархер, 1978).

Общеизвестное балансовое уравнение продуктивности фотосинтеза (Иванов, 1941) может быть записано в виде следующей формулы:

$$f(M_t) = \frac{c_p}{k_g} \frac{DM}{Dt} + a_l M_l + a_r M_r + a_s M_s, \quad (1)$$

СВЯЗЬ ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

где $f(M_l)$ – продукция фотосинтеза растительного сообщества на единице площади почвы за время Δt ; c_p – количество энергии, содержащейся в единице фитомассы; k_g – эффективность использования энергии фотосинтеза на рост фитомассы; ΔM – прирост общей фитомассы на единице площади за время Δt ; a_l, a_r, a_s – интенсивность дыхания единицы фитомассы листьев, корней и опорных тканей, выраженная в показателях энергии; M_l, M_r, M_s – фитомассы листьев, корней и живых опорных и проводящих тканей на единице площади.

Фотосинтез растительного сообщества $f(M_l)$ непосредственно зависит от массы листьев (Лархер, 1978):

$$f(M_l) = k_f E_0 [1 - \exp(-k_i M_l)], \quad (2)$$

где k_f – коэффициент интенсивности фотосинтеза, E_0 – количество ФАР, поступающей к растительному покрову, k_i – коэффициент поглощения ФАР.

В условиях недостатка влаги масса растительного покрова зависит от обеспеченности влагой, поэтому здесь важное значение приобретает водный баланс растительного покрова, который может быть представлен в следующем виде (Лархер, 1978):

$$M \frac{dW}{dt} = W(M_r) - W_l(M_l), \quad (3)$$

где ΔW – изменение содержания влаги в растительности за время Δt , $W(M_r)$ – скорость поглощения корнями воды, W_l – интенсивность транспирации.

Поглощение растительным покровом воды непосредственно связано с поверхностью сосущих корней, которая определяется их массой и при постоянной влажности почвы может быть описана выражением (Лархер, 1978)

$$W(M_r) = k_h M_r, \quad (4)$$

где k_h – коэффициент поглощения влаги единицей биомассы корней.

Транспирация растительным покровом воды непосредственно связана с поверхностью листьев, которая определяется их массой и может быть описана выражением

$$W_l(M_l) = k_l M_l, \quad (5)$$

где k_l – коэффициент интенсивности транспирации единицей биомассы листьев.

Анализ системы (1) – (5) показывает, что в условиях недостатка влаги масса листьев нарастает с увеличением поступления влаги и при оптимальной влагообеспеченности достигает предела. При уменьшении поступления влаги масса листьев в пределах стремится к нулю. Масса корней также зависит от обеспеченности влагой. В условиях недостатка влаги при увеличении поступления воды в корнеобитаемый слой почвы абсолютная масса корней возрастает, а при уменьшении – стремится в пределах к нулю. Весьма важно, что соотношение между надземной и подземной частями фитомассы закономерно изменяется при изменении влагообеспеченности. Анализ системы (1) – (5), а также большой фактический материал показывают, что в условиях дефицита влаги доля корней в общей растительной

массе увеличивается по мере уменьшения влажности. По исследованиям М.С. Шалыта (1951) в различных зональных фитоценозах от лугов лесной и лесостепной зон до степей и полупустынь на 1 г живой надземной массы приходилось следующее количество корней (г)¹:

луга лесной зоны (Житомирская и Черниговская обл.)	– 4.13±1.23,
луга лесостепи (Курская обл.)	– 6.70±1.02,
ковыльно-типчаковая степь (Херсонская обл.)	– 13.8±3.09,
опустыненная степь (Херсонская обл.)	– 26.9±4.88.

В данном случае доля корней в общей живой фитомассе увеличилась при снижении водообеспеченности в 6 раз. В целом в травяных сообществах доля подземных органов в общей фитомассе с уменьшением увлажнения от бореальных лугов и луговых степей до настоящих пустынь увеличивается с 60 – 70% до 90 – 95%, соответственно доля зеленых ассимилирующих частей уменьшается с 40 до 5% (Базилевич, 1993). Как мы отмечали выше, с массой листьев, корней и других живых тканей растения связан баланс энергии, т.е. соотношение его приходной (ассимиляция) и расходной (дыхание) части. Совершенно очевидно, что при уменьшении интенсивности поступления влаги от бореальных лугов к пустыням расходы на дыхание корней занимают все большую долю в общем балансе энергии при соответствующем уменьшении доли приходной части (ассимиляции) и, как это следует из уравнения (1), баланс энергии растительного покрова стремится к нулю, а при дальнейшем увеличении дефицита влаги может становиться отрицательной величиной.

БАЛАНС ЭНЕРГИИ И ФОРМИРОВАНИЕ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕФИЦИТЕ ВЛАГИ

Рассмотрим жизнеспособность растений в условиях недостатка влаги. В равновесном (стационарном) режиме уравнение баланса энергии (1) имеет вид:

$$k_g [f(M_l) - a_l M_l - a_r M_r - a_s M_s] = 0. \quad (6)$$

Из уравнения следует, что соотношение между надземной и подземной массой теоретически может иметь два варианта. Увеличение надземной массы при заданной величине увлажнения должно приводить к уменьшению массы корней. И, наоборот, увеличение массы корней в этих условиях будет сопровождаться уменьшением на соответствующую величину надземной фитомассы. Как мы отмечали выше, в реальных условиях имеет место второй вариант, при котором уменьшение увлажнения сопровождается увеличением доли подземной массы (корней) и ведет согласно уравнению (6) к уменьшению доли надземной. При этом несколько увеличивается подземная масса, примерно настолько же должна уменьшиться надземная. Совершенно очевидно, что уменьшение надземной массы может происходить в основном путем уменьшения или полного исключения таких функционально неоправданных в данных условиях (в условиях избытка света) неассимилирующих органов, как одревесневшие стебли (стволы), а также полного

¹ Усреднение выполнено авторами статьи по данным М.С. Шалыта.

СВЯЗЬ ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

или частичного отмирания надземных органов в неактивный период, что и наблюдается у таких жизненных форм, как травы, полукустарники и полукустарнички.

Сокращение неассимилирующей надземной массы и ее трансформация в подземную сферу, прежде всего в корни, усиливает функциональные возможности корневой системы и тем самым обеспечивает таким растениям выигрыш в использовании почвенной влаги. Другими словами, наибольшей жизнеспособностью в условиях дефицита влаги обладают растения, надземная масса которых предельно уменьшена за счет необязательных здесь органов с опорными функциями (стволы, крупные ветви) и одновременно увеличена масса корней. Вероятно, таким путем в условиях дефицита влаги достигается оптимальное соотношение между надземной и подземной массой растений: увеличивается относительная масса корней, обеспечивающая более активное использование почвенной влаги и более устойчивый баланс энергии.

И, наоборот, в тех же условиях влагообеспеченности в случае роста древесных растений и образования опорных тканей (древесины) при том же соотношении ассимилирующих (листья) и неассимилирующих (стволы и корни) органов доля корней согласно уравнению (6) уменьшается, что ослабляет влагопотребление. Жизнеспособность таких форм по мере роста растений и накопления скелетных неассимилирующих тканей быстро снижается. Очевидно, как ранее отмечала Ю.Л. Цельникер (1964), рост растений в условиях дефицита влаги строго ограничен, и растения становятся нежизнеспособными при достижении размера, при котором наступает отрицательный баланс. Безусловно, по этой причине древесные растения с большой неассимилирующей массой скелетных органов оказываются при недостатке влаги менее жизнеспособными по сравнению с травами. Вероятно, они могли бы создавать в условиях дефицита влаги разреженные долговечные фитоценозы при условии, если предельные для данных условий размеры и сроки роста обеспечивают достижение репродуктивного возраста дерева. При этом необходимо учитывать, что устойчивое существование таких фитоценозов возможно только при отсутствии конкуренции со стороны более жизнеспособных растений других жизненных форм, прежде всего трав.

ФИТОЦЕНОЗЫ В ЖАРКИХ ПУСТЫНЯХ

Возможность существования древесных растений в условиях недостатка влаги подтверждается широким распространением и даже господством близкой деревьям формы растений – кустарников в жарких пустынях с еще более жесткими условиями увлажнения. Эта жизненная форма доминирует в растительном покрове пустынь при максимальном дефиците влаги, несмотря на высокую по сравнению с травами долю неассимилирующих тканей в надземной сфере. Можно предполагать, что в данном случае основную регулирующую роль в условиях жарких пустынь играет температурный фактор. Если в уравнении (1) учесть влияние температуры, то уравнение примет вид

$$f(T, M_t) = \frac{c_p}{k_g} \frac{DM}{Dt} - a_i(T)M_i - a_r(T)M_r - a_s(T)M_s, \quad (7)$$

где T – температура, $f(T, M_l)$ – зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры, $a_l(T)$, $a_r(T)$, $a_s(T)$ – зависимость интенсивности дыхания листьев, корней и скелетных органов кроны от температуры.

Действительно, повышение температуры выше оптимальной резко изменяет соотношение между фотосинтезом и дыханием (Семихатова, 1974; Вознесенский, 1977; Лархер, 1978; Семихатова, Заленский, 1982). Показано, что в условиях жарких пустынь ассимиляция углерода $f(T, M_l)$ максимальна при температурах 25–30°C, дальнейшее повышение температуры вызывает ингибирование фотосинтеза, при этом верхняя температурная граница фотосинтеза не превышает 40 – 45°C (Захарьянц и др., 1971; Вознесенский, 1977). Вместе с тем дыхание в отличие от фотосинтеза по мере роста температуры нарастает (вплоть до температур 45 – 50°C), при этом критические температуры дыхания для большинства растений жарких пустынь достигаются при 47 – 54°C (Семихатова, 1974; Вознесенский, 1977; Семихатова, Алексеева, 1979; Куперман, Хитрово, 1977; Лархер, 1978; Вознесенский, Юдина, 1983; Иванова и др., 1989). В связи с этим из уравнения (7) следует, что существует такая температура, выше которой энергетический баланс становится отрицательным. Эта особенность в наглядной графической форме показана В.Л. Вознесенским (1977) и В. Лархером (1978; Larcher, 1995). В данном случае уже при температуре 40 – 45°C ассимиляция углерода становится равной его потерям на дыхание, и при дальнейшем росте температуры углеродный баланс будет отрицательным.

Вместе с тем хорошо известно, что температура воздуха меняется в зависимости от высоты над поверхностью почвы. В экосистемах пустынь максимальных значений в дневное время она достигает в приземных слоях, где превышает критические для растений уровни, и закономерно уменьшается с увеличением высоты над поверхностью почвы. Например, в восточных Каракумах в припочвенном слое воздуха (0 – 5 см) температура достигает 50 – 75°C и выше, но уже на высоте 100 см от поверхности она не превышает 40°C (Гунин, Дедков, 1978). Очевидно, в жарких пустынях растения с низко расположенными ассимилирующими органами (травянистые, полукустарнички) оказываются в условиях критических температур и отрицательного энергетического баланса, тогда как кустарники, выносящие ассимилирующую систему на большую высоту, выходят из зоны высоких температур. Возможно, именно поэтому в условиях жарких пустынь травянистые растения теряют свое преимущество в энергетическом балансе и вообще оказываются нежизнеспособными. Они могут нормально функционировать только в относительно прохладные периоды года и не составляют конкуренцию кустарникам, которые по этой причине становятся здесь господствующей жизненной формой.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ДРЕВЕСНЫХ И ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ ОПТИМАЛЬНОЙ ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ

До сих пор речь шла об энергетическом балансе растений в условиях дефицита влаги, когда в качестве лимитирующего фактора выступает влагообеспеченность. Рассмотрим ситуацию с оптимальной влагообеспеченностью растений. Как отмечалось выше, при увеличении увлажненности листовая масса нарастает и при оптимальной влагообеспеченности ее плотность достигает предела, при котором

СВЯЗЬ ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

поглощение приходящей ФАР стремится к насыщению. Действительно, по имеющимся данным в переходной зоне от степи к лесу (лесостепь Центрально-Черноземного заповедника в Курской области) при более низком количестве доступной влаги в почве (около 472 мм) формируются травянистые лугово-степные фитоценозы, в которых плотность листовой массы равняется 3.0 – 3.5, т.е. не достигает предела (таблица). При этом она поглощает лишь 65% поступающей фотосинтетически активной радиации. Там же, но уже при более высокой влагообеспеченности (636 мм) листовой индекс сформировавшегося здесь фитоценоза (дубняк)² достигает предельной величины – 4.8, при этом поглощается до 80% приходящей ФАР (таблица). Очевидно, именно в этих условиях осуществляется переход от недостатка влаги к оптимальной влагообеспеченности, а лимитирующих факторов – от влажности к свету.

Среднегодовые запасы продуктивной влаги в почве, листовой индекс и поглощение фотосинтетически активной радиации в лесных и травяных фитоценозах лесостепи
(Центрально-Черноземный заповедник)

Фитоценоз	Продуктивная влага, мм	Листовой индекс, м ² /м ²	Поглощение ФАР, %
Целинная степь	472	3.0 – 3.5	65
Лес	636	4.8	70 – 80

Примечание. Запасы влаги в почве – по данным А.А. Роде (1968); листовой индекс и поглощение ФАР – по данным В.Д. Утехина (1977).

Баланс энергии и органического вещества фитоценозов при оптимальной влагообеспеченности и лимитировании светом приобретает особую форму. Независимо от жизненной формы растений (травы, деревья), формирующих фитоценоз, в этих условиях в том и другом случае развивается максимальная и, очевидно, сходная по величине ассимилирующая масса. Мы уже отмечали, что в древостоях лесной зоны листовой индекс устанавливается в пределах 4 – 7 (Цельникер и др., 2000). Такие же предельные величины листового индекса характерны и для травяных фитоценозов в пойменных и материковых лугах лесной зоны (Работнов, 1950; Алексеенко, 1967). Продуктивность фотосинтеза в этих условиях достигает насыщения и логично ожидать, что в древесных и в травянистых (луговых) фитоценозах ее величина оказывается сходной³.

² Хорошо известно, что в зоне перехода от степи к лесу (лесостепь) лесные участки располагаются в более увлажненных местообитаниях. Лес в пределах лесостепи «предпочитает определенные, наиболее благоприятные местообитания, обыкновенно характеризующиеся повышенной почвенной влажностью» (Комаров, 1951, с. 97).

³ Некоторые различия в продукции фотосинтеза между древесными и травянистыми фитоценозами могли бы вызываться разной структурой листового полога (кроны), которая, как известно, в древостоях достигает большой сложности и совершенства (Уткин и др., 1969; Цельникер и др., 2000). Известно, однако, что и для луговых фитоценозов характерна совершенная многоярусная структура, обеспечивающая почти полное поглощение приходящей ФАР (Работнов, 1950; Алексеенко, 1967). Различия могут быть связаны и с разной интенсивностью фотосинтеза у деревьев и трав. Мы уже отмечали, что травы имеют более интенсивный фотосинтез, чем деревья. Вместе с тем злаки, которые часто доминируют в луговых фитоценозах, уступают деревьям в интенсивности фотосинтеза.

Вместе с тем расход органического вещества на дыхание в отличие от фотосинтеза у деревьев и у трав в этих условиях кардинально различается, что связано прежде всего с неодинаковой структурой живой фитомассы. Если у трав основная часть формирующейся продукции регулярно отмирает и уходит в опад, то у деревьев она идет на образование неассимилирующих опорных и проводящих тканей (древесина, луб, кора) и накапливается. По этой причине при относительно одинаковой массе ассимилирующих органов (листьев) у деревьев абсолютно преобладает неассимилирующая масса, тогда как у трав на ее долю вместе с корнями приходится лишь не более половины общей (живой) фитомассы (Лархер, 1978; К.Куль, О. Куль, 1989).

По имеющимся данным суммарные дыхательные затраты у деревьев и трав различаются незначительно. У растущих деревьев суммарные расходы на дыхание всех органов в теплый период года составляют 50 – 70 % от нетто-фотосинтеза (Woodwell, Botkin, 1970; Уткин и др., 1984; К. Куль, О. Куль, 1989; Цельникер и др., 1993; Molchanov, 2000 и др.). У большинства травянистых растений они варьируют практически в тех же пределах (30 – 70%) (Головко, 1983). Очевидно, основные различия кроются в структуре дыхательных затрат.

У древесных растений существенная часть затрат приходится на дыхание стволов и ветвей⁴. У молодых и средневозрастных деревьев (ель европейская, сосна обыкновенная, береза повислая, дуб черешчатый) суммарные затраты на дыхание стволов и ветвей составляли соответственно 20, 14, 38 и 21.5 % (в среднем 24%) от нетто-ассимиляции (Цельникер и др., 1993). Используя имеющиеся здесь же данные о соотношении дыхания роста и суммарных дыхательных затрат стволов и ветвей (0.34, 0.37, 0.36, 0.38), легко рассчитать, что затраты только на поддержание у стволов и ветвей в этих древостоях составили соответственно 9, 13, 24 и 14 % (в среднем 15%) от нетто-ассимиляции. По другим данным, у 80-летней ели расходы на дыхание стволов и ветвей оказались такими же: их суммарное дыхание – 25%, дыхание поддержания – 16% (К. Куль, О. Куль, 1989). Очевидно, с возрастом деревьев по мере увеличения живой массы стволов расходы на поддержание будут пропорционально увеличиваться. Эти величины отражают цену затрат деревьев на функционирование стволов.

У трав, у которых отсутствуют или сведены к минимуму подобные непродуктивные траты, эта часть расходов, очевидно, направляется на продуктивные процессы и складывается из относительно постоянных по величине расходов на прирост и на дыхание роста. В условиях достаточной влагообеспеченности у трав это должно приводить к избыточному нарастанию и уплотнению ассимилирующей массы (листьев), что отрицательно сказывается на жизнеспособности и устойчивости травяных фитоценозов. Нами было уже показано ранее, что в таких условиях регулярное удаление избыточной ассимилирующей массы (например, растительными животными) поддерживает продуктивность на максимальном уровне (Абатуров, Лопатин, 1985). В условиях недостатка влаги отсутствие у трав непродуктивных трат на поддержание стволов, как показано выше, способствует более

⁴ Следует иметь в виду, что дыхание стволов, ветвей и корней связано только с живыми тканями, доля которых по сравнению с мертвой древесиной весьма не велика.

СВЯЗЬ ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

активному по сравнению с деревьями нарастанию корней, обеспечивая более полное и быстрое использование почвенной влаги и выигрыш деревьями конкуренции за влагу.

Таким образом, при оптимальной влагообеспеченности в условиях, когда лимитирующим фактором в фитоценозе выступает недостаток света, образование стволов дает деревьям важное преимущество, позволяя им полностью использовать поступающую ФАР. Большие затраты на рост и функционирование стволов и связанные с этим потери в продуктивности окупаются у деревьев выигрышем в конкуренции за свет, обеспечивая формирование лесных фитоценозов. Травянистые фитоценозы, оставаясь в условиях оптимальной влагообеспеченности жизнеспособными, тем не менее уступают жизненное пространство сомкнутым древесным (лесам).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая вышеизложенное, еще раз отметим, что в условиях недостатка влаги, когда не достигается полного насыщения фитоценоза листовой (ассимилирующей) массой, по мере уменьшения увлажненности (увеличения сухости) напряженность энергетического баланса растений нарастает. Поскольку лимитирующим (недостающим) ресурсом здесь выступает влага, жизненная стратегия растений направлена на поддержание максимальной массы корней при минимальной надземной. Минимизация надземной массы достигается кардинальным сокращением в надземной сфере неассимилирующих функционально необязательных в этих условиях опорных тканей, отмиранием в период прекращения вегетации всей или большей части надземных органов, т.е. предельным уменьшением размеров надземной части растения. Уменьшение надземной массы компенсируется соответствующим увеличением подземной, прежде всего корней. Такая особенность хорошо прослеживается в природе в увеличении доли подземной фитомассы и уменьшении надземной при нарастании дефицита влаги. Этим достигается максимальное сокращение расхода продуктов фотосинтеза на рост и дыхание надземных органов и соответствующее увеличение расходов на рост и функционирование корней. Усиление функциональной способности корней обеспечивает травянистым растениям и полукустарничкам, господствующим в условиях дефицита влаги, более высокую жизнеспособность и выигрыш в конкуренции за почвенную влагу у древесных растений, не обладающих подобной энергетически более совершенной при дефиците влаги структурой фитомассы. Поэтому травянистые растения получают преимущество перед древесными и занимают господствующее положение на территориях с недостаточной влагообеспеченностью (степи, полупустыни). Возможно, деревья в этих условиях могли бы устойчиво произрастать при наличии некоторого минимума влаги, обеспечивающего достижение репродуктивного возраста, но только при отсутствии травянистых растений. Это подтверждается опытами по успешному выращиванию искусственных лесных насаждений в аридных зонах в условиях крайнего недостатка продуктивной влаги (например в полупустыне северного Прикаспия), но при обязательном постоянном уничтожении в лесных культурах травянистых растений (Линдеман и др., 2001).

Характерно, что в условиях жарких пустынь, где на жизнеспособность (энергетический баланс) растений большое влияние оказывает температурный фактор, господство получают более крупные (высокие) растения, прежде всего кустарники, способные выносить ассимилирующую систему из приземного слоя с высокими критическими для фотосинтеза температурами воздуха в более прохладную выше расположенную зону. Низкие травянистые растения, располагающиеся в зоне критических температур, оказываются в условиях отрицательного энергетического баланса и становятся нежизнеспособными. Можно полагать, что отсутствие конкуренции за влагу со стороны трав дает полное преимущество кустарникам, которые становятся в таких пустынях господствующей формой.

При увеличении влажности до оптимальной листовая масса нарастает до максимальной плотности, при которой поглощение ФАР достигает насыщения. Недостающим ресурсом становится свет, функции ограничивающего фактора переходят от влагообеспеченности к ФАР. В этой ситуации, несмотря на сходную величину фотосинтеза (ассимиляции) травянистых (луговых) и древесных (лесных) фитоценозов, расход продукции фотосинтеза на непродуктивные процессы (дыхание поддержания) у деревьев оказывается значительно выше, что связано у них с большой массой неассимилирующих живых тканей. Однако в результате образования опорных органов деревья получают полное преимущество в использовании света. Большие траты на создание и функционирование опорного аппарата полностью окупаются выигрышем в борьбе с травами за свет и полным господством в освоении местообитаний в этих природных условиях.

В заключение отметим, что физиологическая основа зонального распределения растительности, вероятно, не ограничивается только рассмотренными выше особенностями газообмена и энергетики растений. Существенную роль могут играть и другие физиологические параметры разных жизненных форм растений и прежде всего особенности их водных свойств, о чем свидетельствуют результаты специальных исследований водного режима растений в аридных зонах (Оловянная, 1966; 1980; Бобровская, 1985; 1998 и др.). Очевидно, оценка роли этого фактора в зональном распределении растительности требует специального анализа.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 00-04-49189; 00-04-48186).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н.* Влияние пастбищного удаления фитомассы на продуктивность растительности // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 27 – 37.
- Алексеев Л.И.* Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1967. 168 с.
- Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 294 с.
- Бобровская Н.И.* Водный режим деревьев и кустарников пустынь. Л.: Наука, 1985. 96 с.
- Бобровская Н.И.* Особенности водообмена растений центральноазиатских степей и пустынь (черты сходства и различия) // Аридные экосистемы. 1998. Т. 4, № 9. С. 28 – 37.
- Будыко М.И.* Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 328 с.
- Вальтер Г.* Растительность Земного Шара. Т. 3. Гундры, луга, степи, внетропические пустыни. М.: Прогресс, 1975. 428 с.

СВЯЗЬ ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

- Вознесенский В.Л.* Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977. 256 с.
- Вознесенский В.Л., Юдина О.С.* Температурная зависимость дыхания длительновегетирующих растений пустыни Каракумы // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1550 – 1556.
- Головки Т.К.* Количественное соотношение фотосинтеза и дыхания у травянистых растений // Ботан. журн. 1983. Т.68, № 6. С. 779 – 788.
- Гребенцов О.С.* Климатическая характеристика ареалов зональных природных экосистем // Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. С. 31 – 50.
- Григорьев А.А., Будыко М.И.* Классификация климатов СССР // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1959. № 3. С. 3 – 19.
- Гунин П.Д., Дедков В.П.* Экологические режимы пустынных биогеоценозов. М.: Наука, 1978. 278 с.
- Ефимова Н.А.* Радиационные факторы продуктивности растительного покрова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 216 с.
- Заленский О.В.* Фотосинтез растений в естественных условиях // Вопросы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Вып. 1. С. 59 – 87.
- Захарьянц И.Л., Наабер Л.Х., Фазылова С., Алексеева Л.Н., Ошанина Н.П.* Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент: Изд-во Фан, 1971. 264 с.
- Иванов Л.А.* Фотосинтез и урожай // Сб. работ по физиологии растений памяти К.А. Тимирязева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 29 – 41.
- Иванов Л.А.* Свет и влага в жизни наших древесных пород // Тимирязевские чтения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 1 – 60.
- Иванов Л.А., Гулидова И.В., Цельникер Ю.Л., Юрина Е.В.* Фотосинтез и транспирация древесных пород в различных климатических зонах // Водный режим растений в связи с обменом вещества и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 121 – 129.
- Иванов Н.Н.* Ландшафтно-климатические зоны земного шара // Записки географического общества. 1948. Т. 1. Новая серия. 224 с.
- Иванова Т.И., Семихатова О.А., Юдина О.С., Леина Г.Д.* Влияние температуры на дыхание растений естественных экосистем различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 140 – 167.
- Комаров Н.Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.: Географгиз, 1951. 328 с.
- Куль К., Куль О.* Динамическое моделирование роста деревьев. Таллин: Валгус, 1989. 232 с.
- Куперман И.А., Хитрово Е.В.* Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск: Наука, 1977. 184 с.
- Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 184 с.
- Линдеман Г.В., Оловяникова И.Н., Сапанов М.К.* Экологическая оценка лесоразведения в полупустыне // Экологические процессы в аридных зонах: XIX чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: РАСХН, 2001. С. 84 – 112.
- Мильков Ф.Н.* Лесостепь Русской равнины. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 296 с.
- Молчанов А.Г.* Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 128 с.
- Ничипорович А.А.* Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности // Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М.: Наука, 1966. С. 7 – 50.
- Оловяникова И.Н.* Водный режим растительности солонцового комплекса Прикаспия и условия лесоразведения // Искусственные насаждения и их водный режим в зоне каштановых почв. М.: Наука, 1966. С. 186 – 312.
- Оловяникова И.Н.* Потребление влаги вязом мелколистным в полупустыне Прикаспия при различной влагообеспеченности // Почвоведение. 1980. № 4. С. 92 – 102.

- Работнов Т.А.* Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55, вып. 2. С. 50 – 71.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 236 с.
- Роде А.А.* Водный режим некоторых основных типов почв СССР (по многолетним данным) // *Димо В.Н., Роде А.А.* Тепловой и водный режим почв СССР. М.: Наука, 1968. С. 88 – 142.
- Семихатова О.А.* Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. Л.: Наука, 1974. 112 с.
- Семихатова О.А.* Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности растений // Ботан. журн. 1982. Т. 67, №8. С.1025 – 1035.
- Семихатова О.А., Алексеева Л.Н.* Некоторые итоги изучения дыхания пустынных растений // Экология. 1979. № 3. С. 13 – 22.
- Семихатова О.А., Заленский О.В.* Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 130 – 145.
- Серебрякова Т.И.* Жизненные формы растений // Жизнь растений. Том первый / Под ред. Н.А. Красильников, А.А. Уранов. М.: Просвещение, 1974. С. 87 – 98.
- Утехин В.Д.* Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М.: Наука, 1977. 146 с.
- Уткин А.И., Бязров Л.Г., Дылис Н.В., Солнцева О.И.* Вертикально-фракционное распределение фитомассы и принципы выделения биогеогоризонтов в лесных биогеоценозах // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 85 – 100.
- Уткин А.И., Каплина М.Ф., Молчанов А.И.* Биологическая продуктивность 40-летних высокопродуктивных древостоев сосны и березы // Лесоведение. 1984. № 3. С. 28 – 36.
- Цельникер Ю.Л.* Основные физиологические процессы, протекающие в фитоценозах, и их роль в обмене веществ и энергии // Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В.Н. Сукачев и Н.В. Дылис. М.: Наука, 1964. С. 115 – 168.
- Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Зейде Б.Б.* Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев. М.: Наука, 2000. 96 с.
- Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г.* Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
- Шальт М.С.* Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Геоботаника. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 205 – 442.
- Albertson F.W., Weaver J.E.* Injury and death or recovery of trees in prairie climate // Ecol. Monogr. 1945. Vol. 15. P. 393 – 433.
- Clements F.E., Weaver J.E., Hanson H.C.* Plant competition. Carn. Inst. of Wash. Publ., 1929. 398 p.
- Larcher W.* Physiological plant ecology. Springer, 1995. 506 p.
- McCree K.J.* An equation for the rate of respiration of the white clover plants grown under controlled conditions // Prediction and measurement of photosynthetic productivity / Ed. J. Setlic. Wageningen: Pudoc, 1970. P. 221 – 229.
- Molchanov A.G.* Photosynthetic utilization efficiency of absorbed photosynthetically active radiation by Scots pine and birch forest stands in the southern Taiga // Tree Physiology. 2000. Vol. 20. P. 1137 – 1148.
- Mooney H.A., Wright R.D., Strain B.R.* The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountains of California // Amer. Midland Naturalist. 1964. Vol. 72, № 2. P. 281 – 297.
- Walter H.* Grassland, Savanna und Bush der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedeutung // Jb. Wiss. Bot. 1939. Bd. 87. S. 750 – 860.
- Weaver J.E., Fitzpatrick T.J.* The prairie // Ecol. Monogr. 1934. Vol. 4. P. 109 – 295.
- Woodwell G.M., Botkin D.B.* Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques: the Brookhaven approach // Analysis of temperate Forest Ecosystems / Ed. D.E. Reichle. Ecol. Studies, 1970. Vol. 1. P. 73 – 85.