

А.И. Уткин Л.С. Ермолова И.А. Уткина

Площадь поверхности лесных растений

**Сущность
Параметры
Использование**

Наука



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ЛЕСОВЕДЕНИЯ

А.И. Уткин Л.С. Ермолова И.А. Уткина

Площадь поверхности лесных растений

**Сущность
Параметры
Использование**



МОСКВА НАУКА 2008

УДК 58
ББК 28.592
У84

Ответственный редактор
академик *С.Э. ВОМПЕРСКИЙ*

Рецензенты:
член-корреспондент РАСХН *М.В. РУБЦОВ*,
доктор биологических наук *Е.Г. МОЗОЛЕВСКАЯ*

Уткин А.И.

Площадь поверхности лесных растений : сущность, параметры, использование / А.И. Уткин, Л.С. Ермолова, И.А. Уткина ; [отв. ред. С.Э. Вомперский] ; Ин-т лесоведения РАН. – М. : Наука, 2008. – 292 с. – ISBN 978-5-02-034140-1 (в пер.).

Книга сочетает обзорную информацию с материалами собственных исследований. Она дает представление о площади поверхности растений, дефинициях и размерностях отдельных ее компонентов, закономерностях изменения площади поверхности листьев и хвои в насаждениях разных древесных пород, возрастов и классов бонитета, а также у растений нижних ярусов фитоценозов. Значительное внимание уделено методикам определения перечисленных видов поверхности и их применению для листьев (хвои) разного морфологического строения. Рассматриваются процессы потери и восстановления площади листовой поверхности древесных пород в результате деятельности фитофагов.

Для специалистов в области лесоведения, экологии, морфологии растений, геоботаники, лесной таксации и лесозащиты.

Темплан 2006-П-176

ISBN 978-5-02-034140-1

© Институт лесоведения РАН, 2008
© Уткин А.И., Ермолова Л.С.,
Уткина И.А., 2008
© Редакционно-издательское оформление.
Издательство «Наука», 2008

Введение

Предлагаемая вниманию читателей монография имеет сложную судьбу. Инициатор ее создания – заслуженный деятель науки РФ, профессор, доктор биологических наук А.И. Уткин (1929–2006), много лет занимаясь сбором и обобщением материалов для ее создания, так и не увидел монографию напечатанной.

Обладая энциклопедическими знаниями в области лесоведения, лесной биогеоценологии и экологии леса, А.И. Уткин щедро делился ими с коллегами, в том числе при разработке программ фундаментальных и приоритетных прикладных исследований. Он всегда внимательно следил за научной периодикой и тонко ощущал как направление идей, так и недостаток их фактического обоснования. За несколько десятилетий им собрано огромное количество выписок, ксерокопий статей из отечественных и зарубежных журналов и монографий по различным разделам лесоведения и смежных наук. Поэтому почти четверть века назад, когда общие представления о поверхности растений только стали складываться, а отдельные разделы этой обширной темы начали развиваться в сферах направлений биологической и смежных с ней наук, Анатолию Ивановичу пришла идея объединить в отдельном издании все теоретические и прикладные аспекты, связанные с определением различных категорий поверхности растений разных видов и жизненных форм.

В конце 1980-х гг. А.И. Уткин и Л.С. Ермолова подготовили к печати первый вариант монографии, но в связи с резким изменением экономической ситуации в стране издание книги не состоялось. Авторы были вынуждены переключиться на работу по другим направлениям, тем не менее продолжив сбор собственных и литературных данных по теме монографии. Коллектив лаборатории биопродуктивности лесов Института лесоведения РАН под руководством А.И. Уткина накопил большой фактический материал о формировании листовой поверхности растений разных жизненных форм и о связанной с ней продуктивностью разных древесных, кустарниковых и травянистых видов растений и растительных сообществ. Со времени обращения к этой теме значительно возрос объем исследований, пополнился список работ в

разных разделах науки, однако проблемы, обсуждаемые в монографии, не только до сих пор не потеряли своей актуальности, но, возможно, стали еще острее. Появившиеся позднее обобщения и тематические сводки явились своеобразным отражением направления идей, изложенных здесь.

А.И. Уткин подготовил развернутый план монографии, начал перерабатывать уже давно написанные главы, наполнять их новыми свежими идеями и новыми литературными источниками. Но его скоропостижный уход из жизни в самом начале работы над новым вариантом рукописи заставил нас, его соавторов, сильно изменить содержание книги.

Мы приняли решение максимально сохранить содержание глав 1 и 2, написанных Анатолием Ивановичем, в том числе ссылки на литературные источники. Обширный библиографический список к этим главам сам по себе представляет большую ценность, так как включает много старых, порой незаслуженно забытых работ, многие из которых стали библиографической редкостью. Хотя большая часть публикаций из этого списка относится к периоду 1970–1980-х гг., знакомясь с научными статьями, опубликованными уже в XXI в., мы постоянно видим, что эти работы не утратили своего значения до сих пор, так как на них продолжают часто ссылаться. В то же время нам пришлось исключить из плана монографии главу о боковой поверхности стволов и корней, которую предполагал написать Анатолий Иванович. Кроме того, мы значительно сократили главу об индексе листовой поверхности, которую он собирался написать сам, так как придавал этому показателю очень большое значение.

В главе 1 сделано единственное сокращение: ее небольшой раздел о взаимодействии растений и животных-фитофагов был перенесен в главу 5, которая отсутствовала в первоначальном варианте монографии. Начав переработку рукописи, Анатолий Иванович предложил И.А. Уткиной стать третьим соавтором и написать отдельную главу об изменении площади листовой поверхности растений в результате этих взаимодействий.

Глава 3 написана Л.С. Ермоловой в соответствии с рекомендациями и советами А.И. Уткина. Л.С. Ермолова также подготовила приложения, основанные на собственных многолетних исследованиях и анализе большого числа литературных источников.

Глава 4, в некотором роде сборная, написана нами совместно и призвана хотя бы частично заменить ту большую главу о сущности индекса листовой поверхности и методах его определения,

которая по замыслу А.И. Уткина должна была стать центральной в монографии.

Некоторые аспекты поверхности растений изложены более подробно и разносторонне. Прежде всего это касается листовой поверхности. Другие разделы, например, площадь поверхности скелетных частей крон деревьев, корней, площади сечений стволов, ветвей и корней, упомянуты лишь в качестве проблем, требующих внимания и накопления фактического материала.

Исследования проводились при поддержке грантов 06-04-49397 и 06-04-49499 Российского фонда фундаментальных исследований.

Л.С. Ермолова, И.А. Уткина

Глава 1

Поверхность растений: определение понятий, их сущность и значение для разных разделов науки

Поверхность – одно из основных геометрических понятий, свойственных любому физическому телу. Физической величиной поверхности является площадь. Понятие «поверхность» приложимо как к измерению наружной (облегающей) характеристики тела, так и к сечениям последнего в любых направлениях; в последнем случае поверхность называют «сечением».

Наша работа касается исключительно характеристик площади поверхности растений на уровне особей (и их отдельных органов), ярусов фитоценозов и растительных сообществ в целом. Нами не затрагиваются вопросы поверхности отдельных структур (например, хлоропластов) на тканевом и клеточном уровнях. Хотя, вслед за К.А. Хайловым и Ю.Г. Камениром [1988], мы полагаем, что «сквозное», т.е. через все уровни организации биологических систем, количественное сопоставление поверхности функционально наиважнейших для каждого уровня структур может стать одной из принципиальных задач современной биологии, прежде всего для целей экологического моделирования и комплексной характеристики экосистем.

Длина, поверхность и объем тела организма, в том числе и дерева [Grosenbaugh, 1966], относятся к инвариантным размерным показателям и являются взаимозаменяемыми. Поэтому поверхность растений, их органов, тканей, клеток и органелл может выступать связующим звеном для биологических систем разного уровня организации в растительном мире. Впрочем, общие количественные параметры некоторых зависимостей, связанных с поверхностью (например, соотношение между потреблением кислорода и размерами) у микроорганизмов, растений и животных [Yemmingsem, 1960; цит. по Шмидт-Нильсен, 1982], позволяют рассматривать поверхность организмов, их частей и органов с позиций более широкой, чем обычно представляется, биологической общности.

Основные понятия, их дефиниции и размерность

Понятийный аппарат обсуждаемого нами научного направления нельзя признать полностью разработанным. Наряду с широко признанными понятиями и терминами в литературе встречаются и находящиеся еще в стадии разработки, под одинаковыми названиями и с одинаковой размерностью приводятся нередко совершенно различные количественные величины и т.д. В литературе (особенно англоязычной) для большинства из рассматриваемых нами понятий и терминов достаточно часто используются аббревиатуры. Мы использовали эти сокращения и в настоящей книге*.

Считаем необходимым пояснить следующее. Во-первых, термины «поверхность» и «площадь» не являются синонимами. «Поверхность» (равным образом и «сечение») относится к основным понятиям, но не должна использоваться для обозначения физических величин или размеров «поверхности». Для этого существует понятие «площадь», единицами которой и характеризуют размеры поверхности или сечения с помощью выражений «площадь поверхности» и «площадь сечения».

Во-вторых, поверхность тел и органов растений чаще всего понимается как развернутая поверхность какой-либо стереометрической фигуры. При этом площадь поверхности последней определяется как площадь горизонтальной проекции такой фигуры. Другими словами, представление о поверхности растений в большинстве случаев выражается площадью проекционной (для плоских или близких к плоским тел) или развернутой (для стереометрических тел) поверхности. Но во всех случаях эти показатели не будут характеризовать истинную площадь поверхности. Последнюю, если это необходимо, следует определять с учетом структуры самой поверхности того или иного органа растений (трещиноватость, морщинистость, опушение и т.д.). Истинную площадь поверхности растений и их органов для большинства видов растительных организмов, очевидно, нельзя определить, используя имеющиеся методы исследований.

Все типы поверхности растений прежде всего можно объединить в две большие группы: 1) наружные (или контактные по отношению к физической среде); 2) сечения (или поверхности, секущие тела органов растений в направлении одной из их осей). Для задержания осадков, пыли и других вещественных компонентов преимущественно аэральное поступление первостепенное зна-

* Список сокращений дан в конце книги.

чение имеет общая контактная поверхность деревьев и других растений в слое растительности, а для трансформации лучистых потоков в том же слое – продольные сечения органов растений, причем с учетом угла их наклона к вертикальной оси, в том числе и с целью корректировки площадей проекций на горизонтальную плоскость.

В лесоведении и лесоводстве наибольшее значение имеют следующие поверхности из группы сечений.

Площадь поперечных сечений стволов (сокращенно обозначается G или g): в расчете на 1 га (G) – с размерностью $\text{м}^2 \text{га}^{-1}$, для отдельных деревьев (g) – в см^2 или м^2 . Стандартным для лесоводства уровнем измерения принята «высота груди» – 1.3 м от поверхности почвы. В молодняках со средней высотой <1.3 м иногда определяют G на уровне поверхности почвы или на 0.1 м от ее поверхности.

Для исследовательских целей (например, при анализе роста стволов) площадь поперечных сечений стволов в коре и без коры измеряются на разной высоте. В результате при фиксации диаметров стволов по годичным слоям восстанавливается динамика за весь период роста дерева, причем как в толщину, так и в высоту, и по объему древесины.

Величиной G характеризуется плотность древостоев, интегрирующая собой и число особей (густоту), и размеры деревьев по толщине. Поэтому в дендрометрии и лесной таксации G признается одним из важнейших показателей роста и развития лесонасаждений.

Площадь сечения заболони на поперечном сечении ствола обычно обозначается SA , от англ. *sapwood basal area*, размерность $\text{м}^2 \text{га}^{-1}$ (для древостоев) или см^2 (для отдельных деревьев). SA может определяться на разной высоте ствола, однако стандартной признается высота 1.3 м, а принципиальной для решения многих экофизиологических вопросов – высота начала кроны. Методика анализа роста ствола позволяет определить как **площадь продольного сечения заболони**, так и **объем заболони** отдельных деревьев с последующим перерасчетом на всю совокупность деревьев в древостое.

Если не проводится анализ роста ствола, то иногда определяют **площадь продольных сечений ствола и ветвей через их сердцевину**, а также **площадь продольных сечений хвои вдоль продольной оси хвоинок**; размерность см^2 или м^2 для отдельных деревьев и $\text{м}^2 \text{га}^{-1}$ – для древостоев. Чаще этот показатель рассматривается по длине отрезков ствола и ветвей и их срединному сечению. При аналогичных замерах стволов и ветвей под корой

определяется камбиальная поверхность древесных органов. Она полезна для расчетов затрат на дыхание древесных органов.

При анализе роста стволов становится возможным измерение площади продольного сечения стволов деревьев во временном масштабе жизни дерева.

По отношению к контактной поверхности в сокращениях особенно часто приводятся следующие термины.

Площадь поверхности листа (листьев), LA (от англ. *leaf area*) – «листовая поверхность», поверхность листьев, соотнесенная с выборкой любого размера (от одиночного листа до целого растения и даже элементов фитоценоза), выражаемая площадью с размерностью см², дм², м². Термин LA применяется только с указанием характеризуемого объекта (лист, ветвь, дерево, режа ярус, сообщество) и категории учета (односторонняя, полная, проекционная, «силуэтная» и т.д.).

Камбиальная поверхность древесных органов растений, CA (от англ. *cambium area*). CA целесообразно дифференцировать на камбиальную поверхность ствола, SCA (от англ. *stem cambium area*), и камбиальную поверхность ветвей, BCA (от англ. *branch cambium area*). Американские экологи [Whittaker, Woodwell, 1967 и др.] поверхность ствола подразделяют на соответствующую SCA «поверхность древесины ствола» (*stem wood surface*) и «поверхность коры ствола» (*stem bark surface*), а поверхность ветвей определяют обычно в коре и называют ее «поверхностью коры ветвей» (*branch bark surface*). Размерность площади CA для отдельных деревьев и кустарников – см² или м², для сообществ – м² га⁻¹.

Боковая поверхность ствола – термин, используемый обычно в смысле SCA как один из таксационных показателей – аргументов функции при определении прироста древесины в древостоях [Анучин, 1959; Korf, 1977; Шмелко, 1980; и др.]. Эти авторы использовали термин «площадь камбия». Размерность его та же, что и для площади SCA.

На наш взгляд, не следует отождествлять термин «боковая поверхность ствола» с функциональной характеристикой SCA. Правильнее термином «боковая поверхность ствола» обозначать показатели измерения стволов в коре, а термином «камбиальная поверхность» – без коры и воспользоваться предложенным Уиттекером и Вудвеллом [Whittaker, Woodwell, 1967] термином «поверхность коры ствола» с аббревиатурой SBS (от англ. *stem bark surface*). Аналогичный подход возможен и для боковой поверхности ветвей, назвав ее «поверхностью коры ветвей» (аббревиатура BBS, от англ. *branch bark surface*).

Все рассмотренные дендрометрические показатели площади поверхности относятся к определяемым прямым путем, хотя используются также для вычислений относительных показателей, так называемых *индексов*. При этом можно рассчитывать показатели с одинаковой размерностью или с разной, например, соотносить площадь поверхности с массой или объемом изучаемого объекта.

Наиболее часто используются следующие индексы и другие относительные показатели.

Индекс листовой поверхности, LAI (от англ. *leaf area index*), иногда некорректно называемый «листовым индексом»¹). LAI связан с площадью территории участка и выражает отношение площади LA (проекционной, полной и др.) к площади поверхности почвы, занимаемой фитоценозом. LAI – одна из главнейших характеристик в экофизиологии растений, метеорологии и экологическом моделировании, при дистанционных исследованиях Земли, а также в лесоведении. LAI – безразмерная величина, хотя обычно и снабжается размерностью $m^2 m^{-2}$ и $га га^{-1}$. Первые определения LAI для лесных участков относятся к концу XIX в. [Ebermayer, 1882]. Затем LAI стал использовать Р. Бойсен-Йенсен и его ученики [Boysen-Jensen, 1932; Möller, 1945; и др.] в экофизиологических исследованиях. Но истинное понимание содержания LAI пришло позднее, сначала для решения задач селекции сельскохозяйственных культур [Watson, 1947], затем в актинометрии и экофизиологии [Monsi, Saeki, 1953] и, наконец, для анализа особенностей биопродукционного процесса растительного покрова в биосфере [Kira, Shidei, 1967; Kira, 1975; и др.] и в разработках моделей в лесоведении и лесоводстве [Waring, Schlesinger, 1985].

Краткая информация о современных методах определения LAI наземными и дистанционными средствами, об использовании полученной информации о закономерностях изменения LAI в лесах разных природных зон, древесных пород с учетом их возрастной дифференциации рассматривается в гл. 4.

¹ Правомерно говорить о нескольких «листовых индексах» как относительных единицах разных видов листовой поверхности, а также объема листьев. То же касается и поверхности растений вообще. В частности, некоторые авторы [Barkmann, 1988] предлагали характеризовать поверхность растений тремя индексами: кроме LAI, также GAI – «зеленая», или фотосинтезирующая поверхность (от *green area index*), PAI – полная поверхность растений (от *plant area index*), включая площадь поверхности отмерших частей и органов растений. При этом LAI, GAI и PAI можно рассчитывать как на горизонтальную, так и на вертикальную проекции. То же касается и поверхности растений вообще, а не только LA.

Для вычисления LAI у хвойных пород первоначально брали в расчет полную площадь поверхности хвои, а у лиственных деревьев, кустарников и трав – одностороннюю (проекционную площадь LA). Такой подход отвечал требованиям экофизиологии растений и биогеоценологии, но создавал трудности для интерпретации актинометрических данных в связи с архитектурой растительного покрова. Из-за применения дистанционных методов и широкого использования оптических и других видов планиметров LAI стал выражаться по проекционной LA. Тем не менее целесообразно разделять следующие показатели (именно эти величины и приводятся в основном в литературе последних 25–30 лет):

- **индекс проекционной листовой поверхности (PLAI, от англ. *projective leaf area index*);**

- **индекс полной листовой поверхности (TLAI, от англ. *total leaf area index*)** выражает отношение развернутой площади поверхности хвои древостоя на горизонтальную площадь участка, т.е. характеризует LAI полной проекции хвои для хвойных пород или $2(LAI)$ – двустороннюю поверхность листьев. Соотношения площадей общей (полной) и проекционной поверхности хвои выражаются следующими коэффициентами [Cannell, 1982]: для всех видов сосны – 2.8, для ели, пихты, псевдотсуги, тсуги, лиственницы – 2.3. Другими словами, проекционная площадь поверхности хвои на 15–40% меньше площади односторонней и составляет половину полной ее поверхности.

Если в пределах территории лесного участка учитывать лишь проекции крон деревьев, то отношение LA к этой площади позволяет рассчитать следующие показатели:

- **индекс сбалансированной листовой поверхности (BLAI, от англ. *balanced leaf area index*),** который нужно различать для площади как полной, так и проекционной поверхности листьев и хвои, с условными обозначениями соответственно TBLAI и PBLAI. Требованию сбалансированности площади LA будут отвечать условия максимальной сомкнутости крон деревьев в пологе при минимальных значениях их взаимных перекрытий.

BLAI можно использовать для анализа структурных особенностей древостоев, т.е. учитывать их породный состав и распределение по ступеням толщины, возрастные поколения, ярусность и т.д.

При изучении обменных процессов и потоков вещества и энергии в экосистемах следует обращать внимание и на площадь поверхности всех органов растений в надземной толще сообщества (TLAI) вместе с боковой поверхностью стволов, ветвей и побегов. Поверхность осевых частей деревьев по отношению к некоторой площади участка можно выразить, рассчитывая **индекс**

боковой поверхности осевых органов деревьев в коре (ТВАІ, от англ. *total bark area index*). Этот показатель будет соответствовать **индексу общей поверхности растительного сообщества (яруса) ТСАІ** (от англ. *total community area index*) или **индексу контактной поверхности фитомассы в надземной сфере** [Уткин и др., 1969; Уткин, 1975]. Иногда ТСАІ выражается суммой ТВАІ и РЛАІ.

Для анализа структуры полога насаждений с другими таксационными показателями важно проследить закономерности отношения LAI/G, т.е. индекса листовой поверхности к сумме площадей сечения древостоев (размерность га м⁻²).

Ф. Вашичек [Vašíček, 1985a] у многих видов травянистых растений определял как площадь LA (одностороннюю) для листовых пластинок, так и площадь поверхности стеблей и других органов, рассчитав затем LAI_л (для листьев) и LAI_д (для других органов) как сумму LAI_л и площади поверхности других частей растений, т.е. «общую ассимилирующую поверхность растений», соответствующую ТСАІ яруса травяного покрова.

Если площадь по границам участка (пробной площади) и высоте растительного слоя условно считать внешней поверхностью, то отношение ТСАІ к объему участка будет выражать «**степень контактности фитомассы**» (поверхностную емкость или плотность поверхности), а отношение ТСАІ к объему тел растений – «**степень дисперсности фитомассы**» [Уткин и др., 1969; Уткин, 1975]. Иногда в том же смысле говорят о «**пространственной плотности поверхности**» (*space area density*) [Карманова и др., 1987].

Не менее важно иметь представление и о характере «упаковки» компонентов площади поверхности растений в толще растительного слоя фитометрически сложно организованных лесных экосистем.

Плотность листовой поверхности (LAD, от англ. leaf area density) – площадь LA, сконцентрированная в некотором объеме слоя растительного покрова. Эта величина рассчитывается как отношение LAI к объему, равному произведению площади участка, где определялся LAI, на максимальную высоту слоя растительности, поэтому имеет размерность см⁻¹ или м⁻¹. Параметры LAD более всего изучены для посевов и лугов. Для лесов таких данных очень мало [Kira et al., 1969; Росс, 1975; Карманова и др., 1987].

В лесах, со свойственным им дифференциацией растительного слоя на полог крон и на толщу подпологового пространства, LAD следует определять как для общей толщи, так и для соответствующей средней высоты древостоя.

По аналогии с BLAI можно говорить и о **сбалансированной плотности листовой поверхности** (BLAD, от англ. *balanced leaf area density*), когда LAI относится к объему крон деревьев в пределах слоя растительного покрова на участке некоторой площади. Отношение площади LA отдельных деревьев к объему их крон может быть полезным показателем при анализе структуры древостоев и некоторых аутоэкологических исследованиях.

В англоязычной экофизиологической литературе широкое признание получили некоторые понятия и термины, среди которых можно выделить как наиболее важные [Bannister, 1976; Packham, Harding, 1982]:

- **доля массы листьев** (LWR, от англ. *leaf weight ratio*) – отношение массы листьев к абсолютно сухой массе всего растения;
- **удельная листовая поверхность** (SLA, от англ. *specific leaf area*) – отношение площади поверхности листьев к их сухой массе¹) Размерность SLA в большинстве случаев $\text{см}^2 \text{г}^{-1}$, иногда $\text{дм}^2 \text{г}^{-1}$, $\text{м}^2 \text{кг}^{-1}$.

Признается, что сущность SLA как показателя выходит за рамки морфологической и экофизиологической проблематики, ибо величина SLA в существенной мере зависит от химического состава листы. SLA – основной показатель для конверсии массы листы в площадь ее поверхности, позволяющий характеризовать некоторые факторы внешней среды растительных сообществ, решать ряд вопросов экологии, физиологии растений, актинометрии и других научных дисциплин. В гл. 3 подробно обсуждается SLA растений, ее значение и способы определения.

Наряду с SLA, часто используют и $1/\text{SLA}$ – обратную от SLA величину [Росс, 1975; и др.], которую называют **поверхностной плотностью листьев** (размерность – г см^{-2} , г дм^{-2} , г м^{-2}). При необходимости $1/\text{SLA}$ определяется не только по отношению к абсолютно сухой, но и к сырой массе листы, а по разности обоих показателей [Росс, 1975] рассчитывается «поверхностная плотность воды в листьях». В англоязычной научной литературе $1/\text{SLA}$ нередко называют «удельным весом листьев» (SLW, от англ. *specific leaf weight*). Этот термин семантически некорректен, ибо эпитет «удельный» – синоним выражения «отнесенный к массе». Правильнее будет употребление термина «удельная листовая масса» (*specific leaf mass* [по Gutschick, Wiegel, 1988]). Иногда [Goulet, Bellefleur, 1986] величину $1/\text{SLA}$ называют «плотностной толщиной листа» (от англ. *leaf density thickness*).

¹ Аббревиатуру SLA используют и для обозначения у хвойных пород «силуэтной LA» (от англ. *silhouette leaf area* [Carter, Smith, 1985], понимая под ней силуэт охвоенного побега.

Возвращаясь к другим связанным с листовой поверхностью характеристикам ростовых процессов, предложенным англоязычными экофизиологами растений, назовем следующие.

Отношение площади листовой поверхности к абсолютно сухой массе растений (LAR, от англ. *leaf area ratio*); для LAR и SLA размерность одинакова, поскольку $LAR = LWR : SLA$. Сущность показателя LAR ассоциируется с морфологическим индексом формы растений и выражается отношением площади LA к единице массы растений. Параметры LAR используются для расчета не только эффективности роста, но и скорости роста, или прироста, при получении оценок для более чем двух сроков.

Цена единицы площади листвы, ULR (от англ. *unit leaf rate*), определяется как отношение прироста сухой массы растения за некоторый отрезок времени к площади LA, т.е. прирост оценивается как функция LA. Между LAR и ULR проявляется обратная взаимосвязь: чем выше LAR, тем ниже ULR, и наоборот. Поскольку ULR не учитывает ни фотосинтез, ни дыхание, то считают [Bannister, 1976], что она может давать непредсказуемые оценки из-за изменения фракционной структуры растений между двумя сроками наблюдений.

По аналогии со скоростью роста (приростом) по массе: RGR (от англ. *relative growth rate*) определяется и прирост площади LA за единицу времени.

Интенсивность прироста площади LA, RLGR (от англ. *relative leaf growth rate*) выражается в см^2 (или м^2) на 1 см^2 (или 1 м^2) в единицу времени.

При сравнении биологической продуктивности растительности разных природных зон [Schulze, 1982], как и при анализе других аспектов экологии биосферы, приходится считаться с различной продолжительностью функционирования, т.е. со сроками сезонной «деятельности» LA. Для этих целей предложено [Kira, Shidei, 1967] понятие:

- **продолжительность существования LA, LADur** (от англ. *leaf area duration*) (иногда применяют также аббревиатуру LAD). Выражается произведением LAI на число месяцев вегетационного периода. Однако при изучении грибных болезней листьев целесообразнее использовать величину LADur, рассчитываемую по LAI и числу дней функционирования листьев [Waggoner, Berger, 1987]. В патологии растений используют также **индекс повреждения LA** (*LA injury index*), соответствующий доле пораженной части LA от ее общей площади [Nouchi, 1988].

Определение LADur достаточно просто лишь для листопадных растительных сообществ. При доминировании полулисто-

падных и вечнозеленых форм приходится учитывать возрастные и другие особенности обновления листового аппарата в пологе. Аналогичные вопросы актуальны и для аутоэкологических исследований растений [Kusumoto, 1961; Hobbs, Mooney, 1987; и др.].

У постоянно растущих в течение вегетации растений (например, многих злаков) динамика площади LA зависит от числа кустов, числа побегов в кусте и числа листьев на побеге, а возрастная структура и размеры LA обусловлены: ходом изменения численности листьев, их долговечностью и размерами (площадью) листовых пластинок [Gardnier, Roy, 1988]. Поэтому принципиально важным становится определение показателя:

• **темп нарастания числа листьев, RLE** (от англ. *rate of leaf emergence*). Он определяется при демографическом анализе листового аппарата и выражается для некоторой учетной площади числом листьев в конкретный срок (день) периода вегетации [Gardnier, Roy, 1988].

В литературе можно встретить и другие относительные или взвешенные показатели на основе параметров LA. Но, как правило, они имеют частное значение или ограниченное применение. Из названных в этом разделе главы компонентов поверхности растений к наиболее широко применяемым относятся: SLA, LAI, в меньшей мере TCAI. Исследования, в рамках которых определяются первые два показателя, подробнее рассматриваются в гл. 3 и 4.

В связи с гибелью лесов усилился интерес к проблеме сбалансированности всасывающей, проводящей по заболони (через SA) и транспирирующей (LA) систем в водном режиме деревьев. Наличием такой сбалансированности пытаются объяснить устойчивость и адаптационные возможности древесных пород при антропогенных воздействиях.

Параметры поверхности растений как общая информационная основа различных научных направлений

Увеличение объема информации о параметрах поверхности растений отчетливо показывает экологическую сущность этих понятий. Физические величины площади поверхности элементов растительного покрова оказываются удобным фитомером, являющимся показателем многих физиологических процессов растений, а также потоков вещества и других обменных взаимодействий между компонентами биогеоценозов, включая балансы вещества, энергии, воды и газов.

Поверхность растений можно характеризовать с самых разных позиций: 1) как границу раздела физической и биологической среды биогеоценозов, т.е. элементарных материально-энергетических ячеек биосферы; 2) как экран, ослабляющий потоки солнечной радиации, атмосферные (водные и воздушные) потоки, и одновременно как фильтр, кумулятивный эффект которого способствует во многом изменению вектора и скорости горизонтального аэрального переноса многих химических соединений в системе «полог леса – почва» по-разному морфологически организованных крон древесных пород; 3) как гетерогенную сферу функционирования самих растений-продуцентов, являющуюся одновременно местом обитания и сферой жизни для большого числа популяций организмов разных трофических уровней: от синезеленых водорослей до микроконсументов; 4) как своеобразную информационную систему, свидетельствующую о состоянии среды по жизненности самих растений, их адаптационных резервах, а также об условиях существования других функциональных групп организмов, находящихся с растениями в консортных взаимоотношениях.

Поэтому неудивительно, что сведения о поверхности растений вовлекаются в научный оборот многими разделами естествознания, широко используются для совершенствования методов исследований, математического моделирования, экологического прогнозирования и т.д.

Масса и поверхность тел растений имеют для анализа экологических процессов в биосфере такое же фундаментальное значение, как масса и энергия для характеристики многих физических явлений. Парадоксальность этого суждения – кажущаяся, поскольку, в отличие от физики, только что начавшееся познание экологических процессов (в частности, их масштабности, интенсивности и особенно механизмов) встречает существенные трудности из-за ограниченности фактологической основы для характеристики объектов своих исследований.

В слое растительности любых фитоценозов наибольшую роль в трансформации материальных потоков играет ЛА. По сравнению с поверхностью других органов растений ЛА абсолютно преобладает количественно, т.е. по величине своей площади, характеризуется высокой физиологической активностью и наиболее сложным, меняющимся в сезонной динамике биохимическим составом. Вследствие этого ЛА обладает и особой предрасположенностью к поражению патогенами и повреждению зоо-консументами. Не случайно поэтому то, что ЛА не только сама является объектом изучения, но и выступает одновременно как

бы информационно-связующим звеном для многих научных дисциплин, прежде всего биологического и географического профиля, растениеводства, отчасти истории и др.

Информационные аспекты LA наиболее важны во многих разделах ботаники. Форма и размеры листьев, т.е. определяющие параметры, в систематике растений относятся к группе существенных фенотипических признаков. Но в последнее время и сама площадь LA, и многие производные от нее показатели становятся предметом и объектом пристального и разностороннего внимания со стороны не только морфологов растений, но и физиологов, фитопатологов, генетиков и селекционеров, экологов растений и других специалистов, в том числе агрономов, метеорологов, биофизиков и др.

Представление о единстве принципов структурно-функциональной организации биологических систем способствовало возникновению и становлению новых научных направлений комплексного содержания, включая экоморфологию, экофизиологию, архитектонику растений. Главной задачей этих трех направлений является изучение степени соответствия структуры и функции биологических систем разного уровня (особь, популяция, вид, сообщество, экосистема) в конкретных экологических условиях природной обстановки или эксперимента.

В физиологии растений уже утвердилось представление о том, что выражение интенсивности фотосинтеза, дыхания, транспирации в расчете на единицу площади поверхности органов растений более корректно, чем в расчете на единицу их массы, но в других научных дисциплинах результаты таких сравнительных исследований еще малочисленны.

Следует заметить, что предметом экофизиологии все больше и больше становится изучение физиологических процессов растений не только в зависимости от экологических факторов, но и от положения в слое растительного покрова органов растений, их возраста, морфоструктуры и т.д. Поэтому морфология растений из описательной становится одновременно и экологичной [Givnish, 1978], и физиологичной [Givnish, 1987], что в экологии особенно важно при разработке целого ряда методических положений, характеризующих получение информации для биосистем высоких уровней по выборочным данным, которые представляют либо организменный уровень, либо учеты на площадках.

Такой подход традиционно свойствен лесоведению и лесоводству, для которых основным методическим арсеналом, как более доступным, остаются пробные площади и модельные деревья. Эту методику нельзя, конечно, считать непригодной, скорее это

единственно возможный подход. Негативным здесь нужно признать недостаточную обоснованность области применения такой методики. Оценка точности широко проверенных в лесной таксации методов учета объемов стволовой древесины без достаточных оснований переносится на оценки массы всех без исключения фракций дерева, а также на другие характеристики, включая поверхность.

С целью совершенствования математических моделей деревьев методических приемов в лесной экологии предстоит большая работа по выявлению степени сопряженности дендрометрических признаков деревьев разных древесных пород с величиной их фитомассы, годичной продукции, поверхности и др., т.е. с показателями, которые определяются не только размерами древесных органов, но и состоянием их вещества. Если на первом этапе целесообразно ориентироваться на выявление инвариантных, или мало изменяющихся на фоне других признаков зависимостей и соотношений [Уткин и др., 1988], то затем по мере накопления фактического материала для разных древесных пород следует переходить с той же целью к построению математических моделей деревьев. Модели должны описывать продукционный потенциал деревьев (размеры, рост, продукция, устойчивость и др.) на основе синтеза морфологической, физиологической, механистической и других теорий. Принципы такого моделирования неоднократно обсуждались [Shinozaki et al., 1964a, 1964b; Oohata, Shinozaki, 1979; Waring et al., 1982; Valentine, 1985; Chiba et al., 1988] и признаются очень перспективными как для экоморфологии деревьев, так и для продукционной морфологии древесных пород в целом. Во всех этих моделях значительную роль играет площадь LA , причем зачастую как производная от массы листьев величина.

Площадь поверхности и массу листьев принято считать равнозначными экологическими характеристиками, но в количественном выражении соотношение между ними может существенно различаться, поскольку коэффициентом пропорциональности выступает величина SLA (или LAD , SLW), т.е. очень изменчивый показатель в зависимости от экологических условий, возраста листьев и других факторов. Подробнее этот вопрос обсуждается в гл. 3. Здесь же остановимся на нескольких моментах, подчеркивающих актуальность изучения LA в методическом плане.

Например, фитометрические характеристики листьев дуба обнаруживают значительную изменчивость LA в зависимости от положения в кроне дерева и времени в течение периода вегетации [Blue, Jensen, 1988]. Без учета этой изменчивости, т.е. используя

один и тот же по всей глубине полога осредненный показатель SLA для конверсии массы листвы в площадь LA, трудно описать корректно структурные особенности толщи растительного слоя.

При изменчивости в пологе древостоя величины SLA линии аллометрических уравнений для площади LA и массы листьев в зависимости от линейных дендрометрических показателей стволов не могут быть параллельными друг другу по всему диапазону аргумента. Поэтому методически целесообразнее осреднять SLA не по протяженности кроны отдельного модельного дерева, а для всех модельных деревьев вместе в пределах одного вертикального слоя полога [Рождественский и др., 1986]. При более детальном изучении морфогенеза крон и распределения LA по типам побегов (или хвои по возрасту) целесообразно параллельно осреднять значения SLA и по протяженности кроны, и по слоям полога. Стратиграфия массы фракций наземной фитомассы в пологе древостоев разных древесных пород приведена в приложениях наших книг [Вертикально-фракционное распределение фитомассы..., 1986; Анализ продукционной структуры..., 1988].

Переход от массы листвы к площади LA – мелкий, казалось бы, вопрос – становится важным для функциональной экологии. В частности, оценки некоторых параметров биопродукционного процесса (например, темпа и величины прироста), рассчитываемых по отношению к массе листьев и площади LA, оказываются неоднозначными, поскольку прирост листьев по массе и поверхности протекает с разной скоростью [Ondok, 1971]. Амплитуда этих различий интегрально выражается SLA, величина которой в свою очередь зависит от глубины (толщи) полога древостоя или посева, густоты стояния особей и других структурных факторов, влияющих на экофизиологический потенциал вида растений.

В густых древостоях и посевах различие SLA и массы листьев в верхней и нижней частях полога может составлять два и более раз (рис. 1). Так, в 17-летнем ельнике Австрии средняя величина SLA хвои ели в пяти слоях полога в направлении сверху вниз составляла 34, 40, 47, 58 и 62 см² г⁻¹, сухая масса 100 хвоинок соответственно 490, 329, 278, 206, 199 мг [Hager, Sterba, 1985]. Распределение же массы и площади LA в кронах одиночно растущих деревьев характеризуется обычно близкими величинами. Например, в кронах псевдотсуги процентное соотношение поверхности хвои для верхней, средней и нижней третьей крон составляет 15:52:33, массы хвои – 16:55:29, у деревьев пихты одноцветной соответственно 24:44:32 – для массы и 24:49:27 – для площади поверхности. Для четырех равных частей кроны эти соотношения в направлении свер-

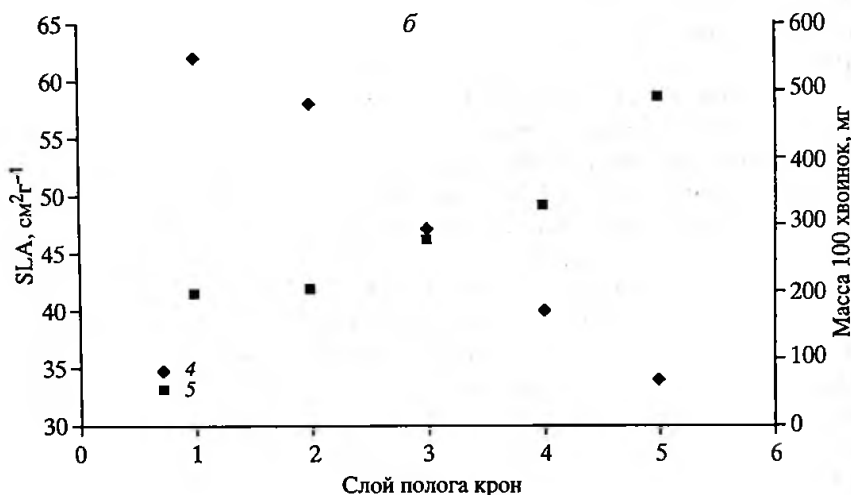
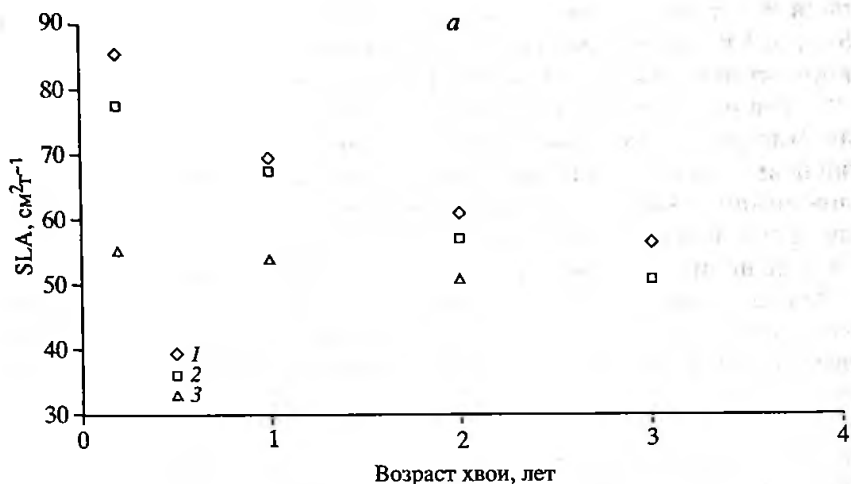


Рис. 1. Изменение SLA (расчет по PLA) хвои разного возраста лжетсуги тиссо-дальной в нижней (1), средней (2) и верхней (3) частях кроны (а) [по: Borghetti et al., 1986] и измерения SLA (расчет по PLA) (4) и сухой массы (5) хвои ели европейской в пяти слоях кроны, начиная от основания (б) [по: Hager, Sterba, 1985]

ху вниз следующие: для псевдотсуги – 8:30:42:20 и 9:30:45:16, для пихты – 16:32:34:19 и 13:36:35:16 [Schmid, Morton, 1981].

По экспериментальным данным известно, что связь между средней массой (весом) растений (W) и густотой посева (p) выражается обратной прямолинейной зависимостью вида $W = kp^{-3/2}$, причем показатель степени ($-3/2$) не зависит от густоты. Предпо-

лагалось, что и средняя для одного растения площадь LA находится на том же уровне $-3/2$. Однако это положение не подтвердила проверка посевов подсолнечника [Westoby, 1977], клевера лугового и пролесника [Hutchings, Budd, 1981]. Следовательно, средняя площадь листьев растения не зависит от густоты посева или освещенности. Если для массы растений клевера показатель степени в зависимости от густоты колеблется в разных условиях освещенности на уровне -1.5 , т.е. соответствует «правилу степени $-3/2$ », то для площади LA такой же показатель находится на уровне -1.0 .

Широкое использование математико-статистических методов в морфологии растений способствовало изучению коррелятивных связей между признаками, определяющими размеры и форму листа. При этом особое внимание обращается на соответствие формы листьев их отдельным функциям, что выявляется с помощью математических моделей, когда лист сам по себе становится объектом системного анализа [Корона, 1987].

Для познания многих сторон эволюции растительности в разных природных зонах и решения целого ряда задач ботанической географии и фитоценологии проводятся исследования экологической морфологии (часто в сочетании с анатомией) на основе разностороннего изучения листьев древесных растений [Givnish, 1984; Васильев, 1988]. При этом анализируется целый ряд статистически взвешенных средних значений морфологических признаков, в том числе и площадных размеров листа, а материалы оформляются либо в форме специальных справочников [Roth, 1984], либо в виде уравнений и алгоритмов, получаемых после скрупулезной статистической обработки с применением системного анализа [Васильев, 1988].

В большинстве случаев используются как линейные размерные показатели, так и площадные, а также элементы структуры различного рода, включая анатомические. Реже такой анализ ограничивается привлечением только линейных размеров, чаще всего ширины листа [Parkhurst, Loucks, 1972; Givnish, 1984].

При морфологической характеристике видов деревьев и кустарников обычно принимается следующая классификация листьев по площади их пластинок [Raunkiaer, 1934], называемая «шкалой Раункиера» или «геометрической шкалой» [Dolph, 1977]:

- до 0.25 см^2 – лептофиллы (чрезвычайно мелкие)
- $0.25\text{--}2.25 \text{ см}^2$ – нанофиллы (очень мелкие)
- $2.25\text{--}20.25 \text{ см}^2$ – микрофиллы (мелкие)
- $20.25\text{--}182.25 \text{ см}^2$ – мезофиллы (средних размеров)
- $182.25\text{--}1640.25 \text{ см}^2$ – макрофиллы (крупные)
- более 1640.25 см^2 – мегафиллы (очень крупные).

Высказывали соображения за расширение площади листьев шкалы Раункиера. Так, Л.Дж. Уэбб [Webb, 1959] предлагал разбить группу мезофиллов на две: номофиллы (20.25–45.0 см²) и мезофиллы (45.0–182.25 см²), поэтому шкалу иногда называют «шкалой Раункиера-Уэбба». Например, Т.Дж. Гивниш [Givnish, 1984], именно так называвший шкалу, но с размерностью для классов листьев в мм², приводит следующие характерные величины ширины листьев (в мм) для перечисленных выше классов: 2.5; 7.5; 22.5; 47.6; 82.4; 202.5; 607.5.

Результаты обобщенного анализа показателей (в частности, площади LA) листьев растений по климатическим зонам используются при экологической характеристике растительности в этих зонах, идентификации самих зон и при решении обратной задачи, т.е. для определения показателей климата и типов микроклимата по морфологическим признакам растений и их фоссильным остаткам [Davis, Taylor, 1980; Dolph, Dilcher, 1980]. Последнее важно не только для познания закономерностей палеогеографического развития ландшафтной структуры отдельных территорий, но и для реконструкции истории формирования растительности, а в качестве дополнительной информации (особенно в тропическом поясе) – в археологии и этнографии.

Реже аналогичный подход используют геоботаники для характеристики отдельных типов растительных сообществ. При этом не только определяются средние для сообществ значения площади листьев по шкале Раункиера-Уэбба, но и составляются спектры растений по форме листьев, продолжительности их жизни, консистенции, отношению к факторам среды [Jurko, 1988].

Целесообразность получения такого рода информации в геоботанических исследованиях, на наш взгляд, остается проблематичной. Однако, чтобы иметь окончательное заключение об этом, необходимо сравнить большое число фитоценозов как из контрастных, так и из близких условий местопроизрастания. Напротив, у нас не вызывает сомнения необходимость привлечения показателей площади LA (в первую очередь, LAI или его эквивалентов) для характеристики жизненных форм растений и их типов растительности [Vox, 1981, 1983; Orshan, 1986]. Последнее обусловлено не только высокой значимостью LAI (для сообществ), LA и SLA (для отдельных видов), но и существованием корреляции многих морфометрических признаков с показателями LA в системе аллометрических связей.

Самостоятельным экоморфологическим направлением, широко использующим информацию о площади LA и площади поверхности других органов растений в слое растительности, следу-

ет считать «архитектонику растительного покрова», которая разрабатывается как с биофизических позиций [Росс, 1975; Тоомиг, 1975, 1984; и др.], так и с сугубо биологических [Fischer, 1984], в том числе фитоценологических [Barkmann, 1988] и экофизиологических.

Биофизический подход в архитектонике растительного покрова базируется на биометрии, приложимой прежде всего к распределению (точнее, ослаблению) потоков солнечной радиации в вертикальной толще растительного сообщества. В соответствии с задачами актинометрии при этом определяется большей частью проективная площадь LA (нередко с учетом азимутального положения и угла наклона листьев в вертикальном профиле слоя посева или полога леса) и площадь продольного сечения осевых органов растений; из других характеристик LA обычно используется LAD (поверхностная плотность листьев, называемая также SLW, удельным весом поверхности). Такой подход актуален для характеристики света как экологического фактора в конкретных растительных сообществах, характеризующих своими метрическими параметрами, при решении различных вопросов метеорологии (прежде всего для познания закономерностей изменения потоков тепла и обусловленной ими транспирации в слое растительности), отчасти для экофизиологии растительных сообществ и популяций их эдификаторов и доминантов.

Из-за трудоемкости исследований архитектоники растений с биофизических и экофизиологических позиций объектами работ стали преимущественно посевы сельскохозяйственных культур в естественных (хозяйственных) условиях и в эксперименте [Ничипорович, 1958; Росс, 1975; Тоомиг, 1975, 1984; и др.]. Для лесных сообществ выполнены только отдельные исследования [Schöpfer, 1961; Раунер, 1972; Выгодская, 1981; и др.], к тому же результаты их были обычно более фрагментарные по сравнению с изучением посевов.

Рассмотренные выше аспекты архитектоники растений ориентированы на внешние биофизические связи растений и среды, проявление которых выражается особенностями эколого-морфологической структуры растений и растительных сообществ. Наряду с этим проявляется и внутренняя архитектоника растений, особенно древесно-кустарниковых, называемая «гидравлической архитектоникой» [Zimmermann, 1978; Tyree et al., 1983; Whitehead et al., 1984; и др.]. Это научное направление имеет давнюю историю и значительную теоретическую проработку. В основе гидравлической архитектоники древесных растений лежит

представление о единстве всасывающих, проводящих и расходующих воду органов, функциональное соответствие которых можно выразить площадными параметрами этих органов и интенсивностью ряда физиологических процессов.

К биофизическим исследованиям относятся работы экофизиологического направления, основанные на представлениях о закономерностях вертикально-фракционной структуры растительных сообществ в виде специальных гистограмм распределения массы, продукции, поверхности, объема различных органов растений в слое растительного покрова. Представленные графически или выраженные математическими функциями, эти распределения в свою очередь применяются для расчета ослабления потоков солнечной радиации, а с использованием другой метеорологической и экофизиологической информации – и для количественного выражения фотосинтеза и дыхания надземных частей растительного сообщества.

Становление экофизиологического направления, методы исследования которого опираются на морфометрическую структуру вертикального слоя растительного сообщества, обязано М. Монси и Т. Сэки [Monsi, Saeki, 1953, 2005], впервые применившими к растительным сообществам закон Бугера–Ламберта–Бэра об ослаблении монохроматического пучка света в мутной среде, которая в сообществах идентифицируется с толщиной слоя растительности, заполненной определенным образом массой (или поверхностью) листьев (или листьев и нефотосинтезирующих органов растений). Позднее, в связи с использованием дистанционных методов изучения растительного покрова по отраженной радиации, стали создаваться и более сложные модели, в том числе компьютерные [Goel, 1988].

Предложение Монси и Сэки не только явилось предпосылкой для построения многочисленных моделей фотосинтетической продуктивности в растительных сообществах самых разных типов, но и позволило получить информацию о морфометрической структуре этих сообществ в виде профильных диаграмм, в том числе, хотя и в меньшей степени, диаграмм вертикального распределения площади LA. Первые исследования такой направленности выполнили японские ученые, чей опыт вскоре получил почти повсеместное признание, прежде всего при изучении первичной биологической продуктивности экосистем. Различные вопросы, касающиеся особенностей структуры площади LA, ее сложения и динамики в пологе лесных сообществ, обсуждались во многих публикациях [Kira et al., 1969; Уткин и др., 1969, 1980; Kinnerson et al., 1974; Lemeur, Impens, 1981; Halbdin, 1985; Кармано-

ва и др., 1987; Ardhana et al., 1988; Hedman, Binkley, 1988; Powell, 1988; Remphrey, Powell, 1988; и др.].

Теория М. Монси и Т. Секи выдержала проверку временем. В журнале *Annals of Botany* [2005. Vol. 95. № 3] 50-летию ее выхода в свет была посвящена специальная подборка статей преимущественно обзорного характера [Antepi, 2005; Terashima et al., 2005; Nikosaka, 2005 и др.], а также статья по поглощению света в пологе тропического леса [Kitajima, 2005] и перевод статьи Монси и Секи 1953 г. издания с немецкого на английский язык [Monisi, Saeki, 2005]

Поскольку характер вертикального распределения площади LA в значительной мере определяет продуктивность сообществ, то предлагалась особая типология лугов по форме кривых изменения фитомассы и LAI [Geyger, 1964; Werger et al., 1986].

Обобщение материалов распределения площади LA в пологе лесов разных типов, состава, возраста и густоты — дело будущего, но полученные результаты и сейчас широко используются в экологическом моделировании.

50 лет тому назад П.В. Ричардс с сотр. [Richards et al., цит. по Dolph, 1977] поставили вопрос о целесообразности определения площади листьев при геоботанических описаниях тропических лесов и вообще об изучении LA как важной эколого-ценотической характеристики отдельных ярусов или только их доминантов. Но эти идеи не нашли отклика геоботаников, хотя в последнее время обращается внимание на определение LAI как одного из фитоценотических показателей [Kuschka, 1989]. Хотя сейчас имеются данные по LAI для десятков древостоев и LAI всех ярусов фитоценозов для нескольких лесных сообществ, получены они преимущественно лесоведами и экологами и в основном при изучении первичной биологической продуктивности.

В ряде публикаций [Marks, 1974; Boring et al., 1987] были освещены вопросы динамики LAI на начальных стадиях вторичной сукцессии, но рассмотрение динамических аспектов LA чаще ограничивается древесно-кустарниковой растительностью. Иногда информация фитоценотического содержания приобретается путем синтеза сведений, полученных для видового уровня. Так, в шт. Юта (США) по градиенту высоты от прибрежного марша до альпийского луга для 159 видов цветковых растений сначала были определены среднестатистические значения коэффициента поглощения солнечной радиации, площади, ширины и угла прикрепления листа, после чего величины этих показателей были вновь осреднены для девяти растительных сообществ [Ehleringer, 1988].

Вертикально-фракционное распределение поверхности отдельных особей растений не является, как правило, самоцелью. Тем не менее имеющиеся для разных видов растений материалы [Жукова, 1969; Дылис, Носова, 1977; Massmann, 1982; Vašiček, 1985a, 1985b; и др.] свидетельствуют о важности такой информации, прежде всего для характеристики жизненных форм и типов стратегии разных видов растений [Marks, 1974, 1975; Schulze, 1982].

При изучении типов стратегии растений с позиций LA помимо определения экоморфологических параметров LA отдельных видов растений в различных условиях среды и фитоценотической структуры (например, сомкнутый древостой, окно в пологе, вырубка и т.д.), требуется также учитывать характер изменений площади LA и ее эквивалентов в ходе адаптивных реакций, динамики во времени – разногодичных флуктуаций [Beneke, Havranek, 1980; Hartl, 1980], фенологии [Wegerer, Laar, 1985]. Значения некоторых параметров SLA в анализе адаптивных реакций видов растений обсуждаются в гл. 3.

К экоморфологическим направлениям изучения LA на уровне видов и особей растений относится *аллометрия*. Из большого числа морфологических признаков необходимо не только выявить наиболее пригодные (по простоте измерений, тесноте связей и др.) для количественной оценки размеров площади и других параметров LA, параметров побегов и корней [Kohyama, 1987; Wargo, 1978; Kuuluvainen, 1989; Roloff, Römer, 1989], но и использовать эту информацию для описания экотипов [Shepherd, Sardaavut, 1984], для определения значимости побегов различных типов при формировании LA [Pollard, 1970; Sakai, 1987], потенциальных возможностей продуцирования генотипа [Ксенофонтова, 1988], связи LA и других параметров листьев с генеративными мужскими и женскими органами растений разных видов [Bond, Midgley, 1988] и в зависимости от жизненных форм [Midgley, Bond, 1989], а также для целого ряда других связей структурно-функционального назначения.

Показатели LA неоднократно привлекались для выявления особенностей морфогенеза крон деревьев. Например, при характеристике по морфолого-физиологическим показателям крон деревьев второй величины: листопадного вида *Asimina triloba* и вечнозеленого *Ilex opaca*, помимо определения числа листьев по порядкам ветвления, их размеров, LA, числа устьиц на единице площади листьев и т.д., были проанализированы закономерности изменений этих показателей в зависимости от ветвления, характеризующего коэффициентами бифуркации [Young, 1985].

Представляется очень перспективным для лесной экологии объединение двух подходов к количественному изучению закономерностей: 1) пространственной структуры облиствения, включая морфолого-экологическую специфику LA, и 2) основывающегося на коэффициенте бифуркации и других подходах выражения особенностей ветвления деревьев и кустарников [Leopold, 1971; Oohata, Shidei, 1971; King, Loucks, 1978; Borchert, Slade, 1981; Fischer, Hibbs, 1982; White, 1983a, 1983b; Watanabe, Koizumi, 1986; Kuuluvainen et al., 1988; Kuuluvainen, 1989; Wilson, 1989; и др.]. Перспективность таких приемов обусловлена возможностями последующего перехода к моделям характерных для деревьев типов ветвления, как это было реализовано для видов с ветвлением по типу рода *Terminalia* [Fischer, Honda, 1979a, 1979b; Honda, Fischer, 1979].

Математическое моделирование по признакам массы и площади LA морфологической структуры крон, мутовок и отдельных ветвей должно стать, на наш взгляд, первоочередной задачей продукционной морфологии растений.

Соотношение размеров отдельных органов растений использовали также для проверки следующих правил Корнера [Coper, 1949], которые приводят в афористичных формулировках Ф. Халле с соавт. [Hallé et al., 1978]: 1) чем толще ось растения (т.е. стебель, ветвь), тем крупнее и сложнее ее придаток (т.е. лист, побег); 2) чем сильнее ветвление, тем мельче ветви и их придатки (т.е. листья). П.С. Уайт [White, 1983b] проверил правило Корнера для 48 видов деревьев широколиственных лесов востока США, используя пять показателей (размер листа, форма листа, поперечное сечение побега, число листьев на один побег, густота ветвления). В большинстве случаев количественные значения показателей не только подтвердили сформулированные выше правила, но и позволили дифференцировать всю совокупность древесных пород на три группы по устойчивости к затенению: а) неустойчивые; б) промежуточные (среднеустойчивые), в) устойчивые. При проверке второго правила Корнера на примере связей размеров листьев (в том числе величины LA) и цветков (плодов) для довольно большого числа видов трав и полукустарников Южной Африки значимые результаты получены лишь для растений нескольких родов [Midgley, Bond, 1989].

В лесной селекции параметры LA еще не стали объектом изучения для использования их в лесохозяйственных целях. Имеются лишь отдельные попытки анализа изменчивости таких параметров для характеристики внутривидовых различий растений

[Shepherd, Saardavut, 1984; Ceulemans et al., 1988; и др.), половой изменчивости [Ильин, 1969; Тамм, 1979; и др.]. В садоводстве разработаны научные основы оптимизации садов и формирования крон по площади LA и другим ее параметрам [Asada, 1988; и др.]. Для посевов основных зерновых культур и их широко освоенных сортов выявлены оптимальные величины LAI [Watson, 1947, 1958; и др.] и наиболее благоприятное распределение площади LA в растительном слое [Росс, 1975; Тооминг, 1977, 1984; и др.].

В овощеводстве и полеводстве широко изучалась проблема оптимизации LAI в связи с проблемой продуктивности овощных культур, хотя, по мнению некоторых авторов [Коняев, 1970а, 1970б], для овощных культур связь продуктивности с LAI обнаруживается не всегда.

В физиологии растений, как уже отмечалось, площадь поверхности растений является физическим показателем для расчета интенсивности физиологических процессов: LA (обычно параллельно с массой листьев) – фотосинтеза, транспирации и дыхания, поверхность нефотосинтезирующих органов – дыхания. Кроме того, параметры поверхности используются для расчета ряда характеристик продукционного процесса растений, в частности прироста, темпов его изменения и др. [Bannister, 1976; Packham, Harding, 1982], при анализе процессов роста, в том числе самих листьев [Hartl, 1980].

В последнее время содержание химических элементов в листьях также стали выражать в расчете на единицу площади LA, а не только на единицу их массы. Р.Б. Смит с соавт. [Smith et al., 1981], интерпретируя для четырёх участков насаждений псевдотсуги данные листового анализа в расчете на единицу площади LA, показали, что в сезонной динамике концентрация азота в расчете на поверхность хвои более объективна, поскольку площадь LA – показатель, менее варьирующий в течение периода вегетации по сравнению с массой хвои. Аналогичный листовой анализ для рододендрона (*Rhododendron macrophyllum*), растущего на вырубке и под пологом леса, свидетельствует о разном содержании химических элементов: при расчете на единицу массы у листьев с вырубки оно более низкое, а при расчете на площадь поверхности показатели были близкими [Gholz, 1978].

Внимание к морфологии листьев, т.е. к их размерам и форме, проявляется также при решении многих вопросов минерального питания растений и их биохимического состава. Например, такой подход оказался полезным при выявлении отношения к азотному питанию березы пушистой в разных по экологическим

режимам участках на севере Швеции [Karlsson, Nordell, 1988]. Изучая физиологические процессы у эпифита *Kalanchoë uniflora*, Х. Шёфер и У. Лютге [Schäfer, Lüttge, 1988] обнаружили существенную дифференциацию в накоплении азота в единице массы световых и теневых листьев: соответственно 13.8 ± 1.1 и 24.9 ± 5.8 г N кг⁻¹, тогда как при расчете на единицу площади LA это различие оказалось несущественным: 0.95 ± 0.12 и 0.85 ± 0.14 г N м⁻², соответственно.

Р.Х. Уэринг с сотр. [Waring et al., 1985] в опыте по выращиванию *Salix aquatica* при разных уровнях искусственного освещения и минерального питания выражали показатели биохимического состава и физиологических процессов либо только в расчете на единицу площади LA, либо параллельно с расчетом на единицу массы листьев, что позволило получить более контрастные результаты по вариантам опыта. В последнее время стали выражать через площадь LA и интенсивность выщелачивания осадками элементов питания из листьев [Paoletti et al., 1989].

Выражение циклов химических элементов, в том числе и биологических циклов, на той или иной территории не только по коэффициентам конверсии на массу листьев, но и через LAI методологически оказалось более совершенным, обеспечивая единый подход и к абиотическим циклам (приход элементов с осадками, вынос со стоком и др.), и к экофизиологическим процессам. Поэтому учет содержания элементов питания на площадь участка и площадь листьев экофизиологи сейчас используют для древесных пород в условиях промышленного загрязнения [Ogen, Werk, Schulze et al., 1988], а геоботаники и агрохимии – также для других групп растений [Vitousek et al., 1988].

Основополагающим современным экофизиологическим направлением, базирующимся в том числе и на информации о поверхности растений, остается аутэкологическое изучение видов и популяций растений, причем как в природной среде, так и при выращивании (особенно культурных и других травянистых растений) в контролируемых для отдельных экологических факторов условиях.

В аутэкологических исследованиях затрагивается очень большой спектр задач и решаемых вопросов (экологическое моделирование, стратегия поведения вида и др.). Поэтому привлекаются обычно различные показатели как самой поверхности растений, так и связанных с ней функциональных характеристик. Нередко, особенно при сравнении экофизиологических параметров существования вида растений в неоднородных условиях среды, при

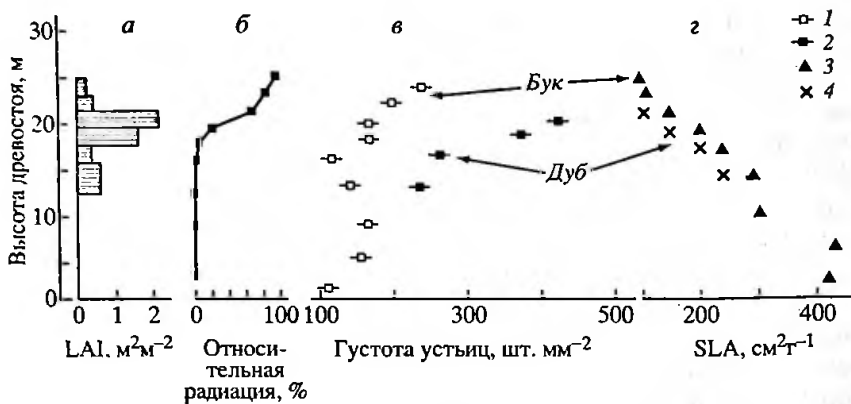


Рис. 2. Распределение по высоте древостоя площади листовой поверхности (а), относительной солнечной радиации (б), густоты устьиц (в) бука (1) и дуба (2) удельной листовой поверхности SLA (г) бука (3) и дуба (4) [по: Aussenac, Ducrey, 1977]

стрессах и в зависимости от географического положения, показатели поверхности (например, площадь LA и SLA, площадь поперечного сечения хвои и площадь отдельных тканей на этом сечении и др.) определяются как вспомогательные характеристики, необходимые для расчетов интенсивности физиологических процессов, для получения ряда новых относительных биометрических показателей и т.д.

Одно из направлений подобных исследований – экофизиолого-морфологическое. В разных, преимущественно экофизиологических, целях определяются такие показатели листьев, как длина, ширина, толщина, масса в сухом и сыром состоянии, а также площадь поверхности, число устьиц на единице площади листа и др., рассчитываются коэффициенты «оводненности» LA, «склерофитности», «эластичности», «поверхностной плотности устьиц» и т.п. Определение тех или иных показателей (чаще всего массы и площади поверхности листьев, SLA, плотности устьиц) производится параллельно с изучением фотосинтеза, дыхания, транспирации, роста растений, а нередко и целенаправленно – для морфолого-физиологической характеристики листьев разных видов растений, в том числе древесных [Huzulák, Eliás, 1975; Eliás, 1979, 1988; и др.].

На рис. 2 приведены некоторые результаты такого рода исследований, полученные при сопряженном изучении микроклимата и морфолого-физиологической структуры листьев бука и дуба скального в 80-летней бучине с дубом во Франции [Aussenac, Ducrey, 1977].

Характеристика показателей поверхности хвои сосны ладанной из трех слоев полога крон деревьев [по: McLaughlin, Madgwick, 1968]

Часть полога	Верхняя		Средняя		Нижняя	
	1	2	1	2	1	2
Часть кроны						
Длина, см	16.8	15.8	18.5	14.0	16.2	12.4
Масса, мг	39.3	36.1	42.4	21.9	35.2	16.0
Площадь поверхности, мм ²	612	573	677	451	272	358
Число устьиц, тыс. шт.	57.1	52.7	57.5	34.1	48.7	25.0
SLA, см ² г ⁻¹	156	161	162	208	164	205
Поверхностная плотность устьиц, экз. мм ⁻²	93.1	91.8	84.9	75.0	84.7	68.7

Примечание. 1 и 2 – освещенная и затененная части кроны, соответственно.

Нередко морфологическая направленность исследований связана с изучением ассимиляционного аппарата древесных растений, в частности показателей листьев (хвои) в зависимости от их возраста и положения в кроне [Schöpfer, 1961; Каменецкая, 1973; McLaughlin, Madgwick, 1968; Young, 1985; Myers et al., 1987; Powell, 1988; Remphrey, Powell, 1988].

В качестве примера таких работ в табл. 1 приведены средние характеристики для отдельных хвоинок сосны ладанной (*Pinus taeda*) в США.

Первые четыре показателя измеренные, остальные (как и еще четыре, не включенные нами в таблицу) – расчетные. Все показатели свидетельствуют о более сильной изменчивости в пологе хвои затененных частей крон по сравнению с освещенными; в верхней части полога различия хвои разного освещения менее контрастные.

Работам такого рода гораздо чаще свойственна экофизиологическая направленность, например, в связи с динамикой сезонного роста листьев [Vanseveren, 1973; Lewandowska, Jarvis, 1977; Masarovičova, Minačic, 1985; Nilsen, 1986; Blue, Jensen, 1988; Jayasehera, Schlosser, 1988; Masarovičova, Požgaj, 1988; и др.], с восстановлением LA при частичной искусственной дефолиации, например, за счет срезания 25, 50 и 75% листовой пластинки у кизила [Vooková, Eliaš, 1988], в связи с регулированием водного режима растений [Gholz, 1978; Hunt et al., 1984; Nilsen et al., 1986; Myers

Характеристика хвой двух видов болотного кипариса (*Taxodium*) при разной освещенности (по: X.C. Neufeld, 1983)

Освещенность, %.	100	75	50	25	5
SLA, см ² г ⁻¹	100	107	128	164	273
	75	73	72	119	200
Содержание хлорофилла, мг см ⁻²	4.44	2.79	3.48	4.18	5.15
	5.83	4.38	4.58	5.91	6.68
То же, мг мг ⁻¹ сухого вещества	6.29	4.24	6.46	11.43	26.61
	7.09	5.57	7.42	11.43	24.35
Нетто-фотосинтез, мг CO ₂ дм ⁻² ч ⁻¹	13.27	13.94	14.58	10.86	8.36
	18.94	19.63	15.85	16.71	11.19
То же, мг CO ₂ г ⁻¹ ч ⁻¹	11.48	13.21	16.92	16.34	20.89
	13.72	16.39	16.06	17.22	20.14

Примечание. Числитель – *T. districtum*, знаменатель – *T. ascendens*.

et al., 1987; и др.], в зависимости от условий микроклимата [Nilsen et al., 1986; Gratani, Fiorentino, 1988; и др.] и климата отдельных регионов и высотных поясов растительности [Benecke, Havranek, 1980; Benecke et al., 1981; Gratahi et al., 1987], в связи с карликовостью деревьев типа «бонсай» [Körner et al., 1989]. Наряду с биометрическими и физиологическими показателями некоторые исследователи учитывали химические свойства фотосинтетического аппарата, в частности, содержание хлорофилла и других пигментов в листьях [Vanseveren, 1973; Lewandowska, Jarvis, 1977; Tuba, 1977; Draskovits, 1979; Masarovičova, Minacic, 1985; Elias, Masarovičova, 1985; Gratani et al., 1987 и др.], а также в связи с содержанием азота и зольных элементов [Oren, Werk, Schulze et al., 1988] и ресорбцией основных элементов питания перед опадением листьев [Killingbeck, Costigan, 1988].

Поскольку площадь LA, ее эквиваленты (прежде всего SLA) и различные относительные показатели наиболее важны для характеристики фотосинтетической деятельности растений, то параметры LA чаще всего определяют при изучении продукционного процесса, стратегии вида как в естественных условиях, так и при стрессах на свет, водный режим и обеспечение CO₂, а также при загрязнении атмосферы промышленными выбросами и при других неблагоприятных воздействиях среды.

В качестве примера в табл. 2 приведены некоторые показатели, полученные X.C. Ньюфилдом [Neufeld, 1983] при изучении от-

ношения к свету сеянцев двух видов рода *Taxodium*: *T. districtum* (L.) Rich. (числитель) и *T. ascendens* (Brongn.) (знаменатель).

Приведенные материалы Ньюфилда свидетельствуют о различиях морфолого-физиологического статуса обоих видов *Taxodium*. При этом рассчитанные на единицу площади LA показатели для разных вариантов затенения обнаруживают меньшую амплитуду варьирования, чем при расчете на единицу массы хвои. Чем сильнее затенены растения при выращивании, тем больше расхождения между оценками, получаемыми в расчете на единицу массы и на единицу площади – LA с другой. Сходные показатели свойственны и морфометрическим характеристикам хвои у сеянцев.

В лесных аутоэкологических исследованиях в связи с вопросами возобновления и другими задачами большое внимание уделяется проблеме теневыносливости растений. Исследования по этой проблеме потребовали одновременного использования морфологических (в том числе анатомических и биометрических), физиологических и экологических подходов и методов. В условиях искусственного затенения разной степени выращивали обычно молодые древесные растения, различающиеся либо своим отношением к свету [Loach, 1967, 1970; Цельникер, 1978; Aгаus et al., 1986; Goulet, Bellefleur, 1986; и др.], либо разной густотой выращивания в одно-видовых посевах и посадках [Whitehead et al., 1984; и др.].

Приводим из работ К. Лоуча [Loach, 1967, 1970] фрагмент материалов, касающихся морфолого-физиологической характеристики сеянцев видов разных типов стратегии по отношению к затенению (табл. 3). Взяты представители только двух крайних и одного промежуточного типа, а опущены клен красный и тюльпанное дерево, относящиеся соответственно к типу устойчивых и неустойчивых к затенению древесных пород.

Данные табл. 3 свидетельствуют, что теневыносливость древесных пород генотипически обусловлена. Вследствие этого виды с высокой устойчивостью к затенению (бук) принадлежат к более консервативным в адаптационном отношении видам. У дуба и тополя как абсолютные значения большинства показателей, так и амплитуда их изменений в диапазоне «полный свет» – «почти полная темнота» превосходят аналогичные характеристики для бука, правда, за счет лучшего облиствения, выражаемого числом листьев, к тому же более крупных. По интенсивности дыхания листьев дуб красный стоит ближе к буку, чем к тополю. Для бука, напротив, характерны более тяжелые листья по сравнению не только с дубом и тополем, но и с кленом красным и тюльпанным деревом (в таблице не представлены).

Для более взрослых деревьев сходные задачи методически решаются иначе: морфолого-физиологические характеристики световых и теневых листьев определяются для нескольких особей из древостоя, нередко в пределах кроны одного и того же дерева. Однако чаще образцы листьев или побегов отбираются не менее чем с трех деревьев, к тому же дифференцированно для разных слоев крон [McLaughlin, Madgwick, 1968; Jakucs, Viragh, 1975; Lewandowska, Jarvis, 1977; Oren, Schulze, Meyer et al., 1988; и др.]. Обычно в местах сбора листьев осуществляются метеорологические и физиологические измерения и наблюдения: за темпами сезонного роста органов, деревьев и динамикой экологических факторов в пологе [Oren, Schulze, Matyssek et al., 1986].

Анализ теневыносливости и других физиологических адаптаций необходим при обсуждении многих вопросов лесной экологии, в первую очередь, синэкологических (определение LAI, годичной продукции, вертикально-фракционной структуры фитомассы, с целью экологического моделирования и т.п.). В аутэкологии исследования, связанные с определением отдельных параметров LAI древесных растений, особенно часто используются при изучении механизмов адаптивных реакций растений разных жизненных форм в сходных условиях среды [Küppers, 1984; Carter, Smith, 1985; Young, 1985], в том числе с учетом типов побегов [Benecke et al., 1981], возраста листьев [Nilsen et al., 1986], различных режимов микроклимата [Benecke et al., 1981; Hadley, Smith, 1987] и макроклимата [Specht, Specht, 1989], уровней загрязнения атмосферы и почв поллютантами [Oren, Schulze, Meyer et al., 1988] и т.п.

В табл. 4 приведен пример дифференциации ассимиляционного аппарата одного дерева гибридной лиственницы. Размах различий между отдельными показателями световой и теневой хвои в кроне единственной особи светолюбивой лиственницы не так значителен, как это свойственно теневыносливым породам, но и приведенные значения свидетельствуют, что нельзя пренебрегать этими различиями при интегрировании информации для кроны в целом, а также при моделировании процесса газообмена.

В 1980-е гг. наиболее актуальным направлением лесной экологии было экофизиологическое и экологическое изучение ели европейской в странах Западной и Центральной Европы в связи с усыханием темнохвойных лесов. Ученые ФРГ, Австрии, Швейцарии и других стран организовали комплексные исследования на стационарах. Многие их результаты, касающиеся дальнейшего углубления и познания аутэкологии ели европейской и иных древесных пород в условиях интенсификации антропогенного воз-

Характеристика световой и теневой хвои одного дерева гибридной лиственницы [по: Matussek, Schulze, 1988]

Показатель	Часть кроны	
	световая	теневая
Содержание: азота, мг г ⁻¹	29.7±3.5	30.9±2.9
растворимого в боратах белка, мг г ⁻¹	75.5±6.8	80.3±3.9
хлорофилла, мг г ⁻¹	9.6	14.6
SLW, мг см ⁻²	4.1±0.6	3.1±0.3
Максимальная интенсивность ассимиляции (A _{max}):		
м мол СО ₂ м ⁻² с ⁻¹	4.4±0.8	3.2±0.8
мг СО ₂ г ⁻¹ ч ⁻¹	17.8±2.1	18.1±2.6
Устьичная проводимость при A _{max} , мол м ⁻² с ⁻¹	64.4±9.5	59.3±13.0
A _{max} в расчете на содержание азота, мол СО ₂ г ⁻¹ с ⁻¹	3.8	3.7

действия на природу, уже опубликованы [Glatzel et al., 1986; Burbacher, 1988; Blank et al., 1988; Gärtner, 1988; Murach, Ulrich, 1988; Oren, Schulze, Werk et al., 1988; Schäfer, Krieger, 1988; Werk, Oren, Schulze et al., 1988; Loehle, 1988; Mengel et al., 1989; Draxler, Ruppert, 1989 и др.].

В ряде стран (Чехословакия, Польша, Норвегия, ГДР и др.) и в СССР (в Литве, Белоруссии и на Урале) в условиях промышленного загрязнения помимо ели экологическими исследованиями были охвачены сосна обыкновенная, дуб, бук и другие древесные породы.

В комплексе этих работ существенное место принадлежит дендрометрии, включая определение площади поверхности листьев и в меньшей мере поверхности других органов деревьев для характеристики фильтрационной способности полога и трансформации оседающих поллютантов ассимиляционной поверхностью полога в естественных условиях [Mengel et al., 1989; Steubing, Klee, 1970] и при искусственной обработке растений химическими аэрозолями [Farrar et al., 1977; Katainen et al., 1987; Steubing, 1987; Küppers, Klamp, 1988; Nouchi, 1988; Trautner, Eiden, 1988; и др.], для анализа смачиваемости листьев отдельными каплями растворов [Haines et al., 1985].

На фильтрационных свойствах поверхности растений основана и оценка поглощения из атмосферы окислов азота надземным слоем фитоценозов [Johansson, 1987]. В экспериментальных исследованиях и при расчетах получены более низкие, чем ранее приведенные в литературе оценки поглощения атмосферных окислов азота сосновыми насаждениями ($<1 \text{ мм с}^{-1}$ на единицу площади участка), а само поглощение в таком масштабе не имеет биологического значения, но важно для познания химических процессов в атмосфере приземного слоя. По опытным данным [Okano et al., 1988], в насыщенной ^{15}N среде в течение двух недель в расчете на площадь LA поглощение составляло не более $0.55 \text{ мг N дм}^{-2} \text{ день}^{-1}$, причем максимум был свойствен подсолнечнику, т.е. растению с наибольшей площадью LA.

В экофизиологии древесных растений большое внимание уделяется и структурной сбалансированности отдельных функциональных систем, в частности, всасывающей, проводящей и транспирирующей, характеризующихся различными показателями тех или иных органов растений и их сечений [Waring, 1987]. Чаще всего для этой цели используются соотношения площадей LA/SA, отношения площади LA к площади всасывающих корней, по которым судят и об устойчивости вида в напряженных условиях среды.

Особенно крупномасштабной экологической проблемой, теснейшим образом связанной с поверхностью растений, следует считать комплекс взаимодействий фотосинтезирующих продуцентов с консументами разных групп специализации, в первую очередь патогенных грибов и насекомых-филлофагов. Следует отметить, что поверхность тел растений (у деревьев – кора и листья) служит одновременно сферой жизни многих эпифитных организмов-продуцентов, представленных многочисленными видами водорослей и лишайников, и представителей многих групп членистоногих, относящихся к хищникам.

В фитопатологии параметры поверхности растений (преимущественно площадь LA) используются все больше и больше. Это касается как площадной оценки поражения листьев грибами [Waggoner, Berger, 1987] и определения индекса устойчивости видов растений к патогенам [Nouchi, 1988], так и характеристики строения поверхности листьев с использованием электронной микроскопии [Holloway, 1971; Gellini et al., 1987; Tuomisto, 1988], в том числе в связи с применением пестицидов [Pesticides of plant surface..., 1987], изучением катионо-обменных процессов в пологе [Satoshi, Masami, 1989]. При изучении болезней леса, вызванных грибами или химическими загрязнениями, анализируют преимуще-

щественно деструктивные изменения в пологе крон (LAI, продолжительность жизни хвои, химический состав листьев и др.). Но иногда для тех же диагностических целей применяют площадь поверхности тонких корней [Blaschke et al., 1986], анатомическую структуру тканей хвои и листьев [Hagen, Chabot, 1986; Draxler, Ruppert, 1989].

В последние 30–40 лет XX столетия в экологии сформировалось самостоятельное направление на стыке энтомологии, ботаники и физиологии растений, направленное на определение количества органического вещества, отчуждаемого из годичной продукции на корм филлофагов, так называемой «консумпции», и на оценку восстановительного потенциала растений, подвергшихся атаке фитофагов. Первоначально консумпцию выражали в единицах массы или (гораздо реже) энергии. Позже, исходя из требований изучения продукционного процесса и задач экологического моделирования, аналогичные оценки стали делать и для площади LA. Судя по обзорам публикаций того времени [Schowalter et al., 1986; Landsberg, Ohmart, 1989], представления о поверхности растений как важной характеристике арены жизни филлофагов и ксилофагов не получили в лесной энтомологии достаточного признания и не заняли должного положения. Тем не менее, необходимость гораздо большего внимания к показателям поверхности листового аппарата в фитопатологии, энтомологии и вообще в патологии растений не вызывает сомнений. В теории устойчивости древесных растений, разработанной Р.Х. Уэрингом [Waring, Schlesinger, 1985; Waring, 1987], основу составляет фотосинтез, регулирование которого в условиях стресса осуществляется через LA, поддерживающую своими площадными величинами сбалансированность гидравлической архитектоники деревьев в системе «всасывающие корни – проводящая зона заболони в ксилеме – транспирирующая поверхность».

Более подробно взаимоотношения фитофагов и их кормовых растений, приводящие к отчуждению листовой поверхности и ее последующему восстановлению, рассмотрены в гл. 5.

Для выражения относительной устойчивости растений предложено большое число критериев, преимущественно биометрического содержания, с целью разделения видов на устойчивые (толерантные) и неустойчивые (интолерантные). При проверке 15 таких критериев на предмет использования в качестве индикатора при разделении видов по уровням относительной толерантности признаны лишь пять из них, в том числе LAI и такие связанные с ним критерии, как густота древостоев, продолжительность жизни листьев, концентрация хлорофилла [Parker, Long, 1989].

При этом LAI, густота древостоев и продолжительность удержания листьев на дереве признаются важнейшими видовыми характеристиками для оценки относительной толерантности древесных пород.

Если экологические аспекты связи площадных параметров LA и поверхности других органов растений с большинством физиологических процессов и структурной организацией растительных сообществ в биологии признаются действительно важными для объяснения многих принципиальных вопросов, то в меньшей мере это характерно для прикладных аспектов лесной науки. Правда, последнее было особенно свойственно более склонному к стереотипам советскому лесоводству. За рубежом, особенно в странах Северной Америки, Скандинавии и Японии, опытная лесоводственная деятельность, связанная в той или иной мере с дендрометрией, широко опирается на данные о площади поверхности древесных растений, прежде всего на показатели LA и особенно LAI.

Вряд ли будет преувеличением утверждать, что уже в ближайшие годы LAI станет одним из важнейших таксационных показателей, таких как G, класс бонитета, годичный прирост. Но для этого необходима фактологическая перевооруженность информационного обеспечения лесной науки, прежде всего за счет целеустремленного сбора данных о LAI для древостоев разных древесных пород с учетом их возрастной динамики, смен растительности, реакций на те или иные виды лесохозяйственных мероприятий и т.д. Некоторые из этих вопросов обсуждались в работах зарубежных лесоводов. И хотя вряд ли можно еще говорить о законченной теории в отношении закономерностей изменения LAI в развитии древостоев, в качестве таксационного показателя LAI может служить не только общей базой для многих теоретических представлений, в том числе теории продукционного процесса в лесах, но и общей мерой, по отношению к которой предстоит оценивать эффективность многих хозяйственных мероприятий, направленных на перестройку состава и структуры древостоев или на изменение факторов экотопа. В то же время приходится постоянно сталкиваться с консервативностью мышления лесных экологов. Так, в книге Х. Коопа [Кооп, 1989], посвященной программно-методическим основам изучения на базе компьютеризации динамики леса в системе мониторинга, много внимания уделяется архитектонике полога леса, крон отдельных деревьев, нижних ярусов растительности, но совершенно игнорируется информация о площади LA, LAI, площади скелетных органов деревьев и кустарников.

Сущность LAI как интегрального структурно-функционального показателя была более всего разработана для сельскохозяйственных посевов [Watson, 1947, 1958]. Среди лесоведов этот показатель впервые был использован в Дании [Möller, 1945] и Японии [Monsi, Saeki, 1953, 2005]. Приложением его к лесоведению и лесоводству наука более всего обязана Р.Д. Уэрингу, его сотрудникам и последователям [Waring, 1983], которые показали перспективность использования площади LA для листовой диагностики [Smith et al., 1981; Waring, McDonald, Larsson et al., 1985; и др.], определили величины LAI и продуктивность древостоев по высотному профилю в Каскадных горах [Gholz et al., 1976; Waring et al., 1978; Schroeder et al., 1982; Gholz, 1982; и др.], использованные затем для построения гидрологического баланса водосборов [Grier, Running, 1977], обоснования индексов фотосинтеза для лесных местообитаний [Emmingham, Waring, 1977] и при разработке теории устойчивости видов древесных пород [Waring, Schlesinger, 1985; Waring, 1987], для оценки возможностей дистанционных методов в определении состава древостоев разных пород [Running, 1984; Spanner et al., 1984]. В ходе этих исследований было привлечено внимание к соотношению LA/SA [Waring et al., 1977; Whitehead, 1978; Grier, Waring, 1974; и др.], благодаря чему была реанимирована почти забытая теория Губера [Huber, 1928], трансформированная в «гидравлическую архитектонику» деревьев [Kaufman, Troendl, 1981; Tyree et al., 1983; Ewers, Zimmermann, 1984; Küppers, 1984; Кайбияйнен и др., 1986]. Хотя некоторые авторы [Zimmermann, 1983] не видят существенных различий между теоретическими положениями Уэринга и Губера, нужно признать принципиальную замену «числа Губера», выражаемого отношением площади SA к массе листы, на соотношение LA/SA. Эта незначительная, казалось бы, замена показателей благодаря одинаковой размерности в соотношении LA/SA позволила не только вскрыть механизмы и выразить интенсивность процессов восходящего тока в дереве, но и оценить стрессовые ситуации, которые почти во всех случаях регулируются уменьшением площади LA.

Однако в ходе последующих исследований было обнаружено, что в цифровой форме отношение LA/SA не может быть константным для древесной породы и изменяется для древостоев различного происхождения, возраста и условий местопроизрастания. При этом у отдельных особей в пределах одного древостоя отношение LA/SA зависит от класса роста деревьев. Тем не менее полученные данные позволили объединить в единое целое разрозненные представления, касающиеся, во-первых, структуры полога по LAI как фактору, определяющему и микроклимат толщи

Таксационные показатели, LAI, и связь LAI с приростом древостоев псевдотсуги по градиенту высоты над уровнем моря [по: Waring, Thies, Muscato, 1980]

Показатель	Высота над уровнем моря, м			
	400	530	1070	1070
Возраст древостоя, лет	40	45	125	125
Число стволов, экз. га ⁻¹	280	500	500	450
Сумма площадей сечения, G, м ² га ⁻¹	30	57	56	63
Фитомасса стволов, т га ⁻¹	175	318	345	377
Средний ZV ₅ , т га ⁻¹ год ⁻¹	7.23	5.74	3.42	3.09
LAI, га га ⁻¹	12.0	17.3	11.8	18.0
Отношение ZV ₅ /LAI, кг га ⁻¹ год ⁻¹	600	330	305	171
Отношение прироста по площади сечения к площади заболони за последние 5 лет (ZG ₅ /SA), см ² см ⁻²	0.40	0.25	0.15	0.09

полога, и интенсивность протекающих в нем процессов CO₂-газообмена, во-вторых, обоснования оптимальной густоты и плотности древостоев, в-третьих, механизмов регулирования формы стволов и др. Это дает основание считать, что лесотаксационные таблицы, прежде всего таблицы хода роста насаждений, заслуживают пополнения дополнительной информацией – не только по LAI, но и по суммарной площади сечения заболони стволов на высоте груди как параллельного, но физиологически более значимого таксационного показателя по сравнению с суммой площадей сечения стволов. Последний вопрос уже ставился в отечественной литературе [Иванов, 1987], но для его успешного решения необходимо расширение фактологической основы.

Члены исследовательской группы Р.Х. Уэринга были инициаторами использования информации о площади LA и SA для решения лесоводственных вопросов. В частности, они показали перспективность использования в качестве показателя энергии роста деревьев (или древостоев) отношения объемного годовичного прироста за текущий год (ZV₁) и за последние 5 лет (ZV₅) к LA (или LAI). Об этом могут свидетельствовать следующие данные для четырех древостоев псевдотсуги, произрастающих в разных лесорастительных условиях и различающихся таксационными показателями (табл. 5).

Приведенные величины свидетельствуют, что отношение ZV_5/LAI дает более сглаженные показатели продуктивности древостоев по сравнению с абсолютными значениями ZV_5 , G , LAI . Поскольку отношения ZV/LAI (как, впрочем, и ZG/SA) за текущий год и за последние пять лет не имеют существенных различий, в том числе и для ZV и ZG , авторы предложили определять индекс продуктивности по данным замеров ZG и SA на двух взаимно перпендикулярных кернах, взятых на высоте 1.3 м. Исходя из имеющихся соотношений SA на высоте груди к LA для деревьев различных классов роста, определяются LA , ZV для деревьев, а по данным расчетов вычисляются LAI , ZV и SA на 1 га древостоев. Предлагаемый метод, базирующийся на соответствии важнейших дендрометрических показателей для деревьев и древостоев, позволяет, по мнению его разработчиков, получать более гибкие по сравнению с таблицами хода роста подходы для определения оптимальной густоты выращивания древостоев, интенсивности рубок ухода и для обоснования хозяйственного воздействия при других видах мероприятий.

Анализ эффективности рубок ухода с учетом данных LAI в 36-летнем насаждении псевдотсуги дал результаты, свидетельствующие, что высокая эффективность работы листового аппарата свойственна наиболее изреженному древостою (секция I), но максимальный прирост по объему и площадям сечений реализуется в следующих двух секциях при LAI , равном 6–7 м² м⁻². Средние величины ZV и ZG (как и ZV/LAI) связаны с LAI обратной зависимостью. Видно, что анализ эффективности рубок ухода на основе только ZV и ZG , т.е. без привлечения данных о LAI и ZV/LAI , оказывается менее информативным (табл. 6).

Вместе с тем из литературы известны факты, не подтверждающие высокую информативность показателя ZV/LAI при рубках ухода. Например, данные для 50-летнего насаждения дугласии в условиях лесоводственного опыта с рубками ухода 25-летней давности (5 вариантов изреживания) и трехкратного внесения азотных удобрений в дозах 155, 310 и 470 кг га⁻¹, начиная с 35-летнего возраста, показали [Binkley, Reid, 1984], что изреживание редуцировало LA оставшихся деревьев, сопровождаясь увеличением ZV и ZV/LA , а азотное удобрение увеличило ZV за последние 15 лет почти вдвое. Это увеличение было статистически значимым. Показатель ZV/LA оказался слабо связанным с LA как на контрольных, так и на удобренных делянках [коэффициент корреляции соответственно 0.45 и 0.47], тогда как связь ZV с LA , напротив, была тесной [на контрольных делянках коэффициент корреляции 0.85, на удобренных – 0.94], Авторы [Binkley, Reid, 1984]

Зависимость между приростом и LAI при рубках ухода разной интенсивности в 36-летнем древостое псевдотсуги
[по: R.H. Waring, K. Newman, J. Bell, 1981]

Показатель	Участки с уходом				Контроль
	секция 1	секция 2	секция 3	секция 4	
Число стволов, экз.	173±0	304±29	477±18	593±19	1977±147
G, м ² га ⁻¹	8.4±0.4	13.7±0.7	16.3±1.1	19.5±0.9	27.4±4.0
Запас, м ² га ⁻¹	224.7±13.2	348.1±19.7	352.8±38.0	475.0±33.1	451.3±76.8
ZG, дм ² ·га ⁻¹ год ⁻¹	1.30±0.05	1.77±0.09	1.95±0.20	1.69±0.27	-1.02±0.76
ZV, м ³ га ⁻¹ год ⁻¹	21.4±0.5	28.1±1.7	28.1±1.3	25.6±1.3	-4.0±2.4
LAI, м ² м ⁻²	3.6±0.2	6.0±0.3	7.2±0.5	8.6±0.4	12.0±1.8
Прирост древесины на единицу LAI, г м ⁻²	235±2	185±2	157±6	135±7	66±3

отмечают, что в удобренных насаждениях рассеивание данных для ZV/LA в своих крайних значениях почти вдвое превышает средние величины, а в целом тренд для 12 насаждений оказывается более варибельным, чем стандартная ошибка определения. К тому же изреживание и азотное удобрение по-разному влияют на аккумуляцию азота как в пределах вертикальной толщи крон, так и на последствия мероприятия во времени [Brix, 1981]. Одной из возможных причин расхождений полученных выводов с выводами Р.Х. Уэринга с соавт. Д. Бинкли и П. Рид считают отсутствие дендрометрических измерений в период между рубками ухода и первым внесением удобрений. Но биологическая мелиорация местообитания за счет внедрения ольхи под полог псевдотсуги увеличивала отношение ZV/LAI [Binkley, 1984]. Воздействие порознь изреживания и удобрений бывает менее эффективно, хотя во всех случаях отношение LA/SA не остается постоянным [Brix, Mitchell, 1983].

В опыте с удобрением N и P в насаждениях сосны ладанной [Vose, Allen, 1988] результаты оказались сходными с выводами Р.Х. Уэринга и др. [Waring, Newman, Bell, 1981]. Если внесение P не сказалось на перестройке LAI насаждений, то внесение N сочеталось с достоверным увеличением (до 60%) LAI на двух участках из трех, причем ZV был положительно связан с LAI. При величине LAI > 3.5 эффективность удобрения уменьшается, т.е. ZV/LAI снижается, поскольку в насаждениях увеличение ZV обусловлено совместным влиянием их густоты и высоких доз внесения N.

По мнению исследователей, показатель LAI можно использовать как индекс густоты древостоев, интегрирующий размеры деревьев, число стволов на единицу площади и обеспеченность местообитания ресурсами (вода, элементы питания и др.). Другими словами, величина LAI может служить хорошим измерителем для оценки увеличения потенциала насаждений за счет внесения удобрений. Оптимальной для тех же опытных насаждений сосны ладанной величиной LAI признается 5 га га⁻¹, которая при загущенном стоянии деревьев реализуется лишь на 50% [Vose, 1988], причем густота непосредственно влияет на перестройку морфоструктуры разных вертикальных слоев крон деревьев под воздействием N.

Эти материалы, касающиеся использования удобрений, как и ряд других данных, обсуждаемых в книге Р.Д. Уэринга и В.Х. Шлесинджера [Waring, Schlesinger, 1985], убедительно свидетельствуют, что повышение продуктивности лесов посредством хозяйственных мероприятий прямо зависит лишь от LAI, его перестройки после воздействий, от того, насколько эта перестройка будет направлена в сторону оптимальных значений LAI для конкретных условий густоты древостоя и экологического потенциала местообитания.

Величина LAI сама по себе, т.е. без связи с другими таксационными показателями древостоев, вряд ли может определять экологический потенциал местообитания или, по крайней мере, иметь существенное преимущество перед другими интегральными индексами. Так, С.Д. Маклауд и С.В. Раннинг [McLeod, Ranning, 1988] сравнивали методом моделирования четыре индекса, количественно характеризующих местообитание (сайт индекс, т.е. класс бонитета; LAI; индекс доступности почвенной влаги; относительный индекс сезонного фотосинтеза) со средним для выборки деревьев ZV на 1 га в шести различающихся густотой насаждениях сосны замечательной (*Pinus ponderosa*) в возрасте 66–90 лет. По их данным, связь между ZV и названными выше признаками носит прямолинейный характер, со следующими значениями коэффициентов детерминации (R²): 0.98; 0.93; 0.96 и 0.96 соответственно, т.е. LAI свойственна относительно наименьшая теснота связи с ZV. Зависимые от параметров деревьев индексы варьируют в связи с густотой древостоев, причем LAI и ZV с густотой увеличиваются, а класс бонитета (сайт индекс) уменьшается.

Таким образом, по обмерам деревьев и древостоев можно получить показатели, пригодные для характеристики экологического потенциала местообитания. Эти показатели представляют более объективными, чем индексы, рассчитываемые по пока-

зателям факторов среды: 1) индекс доступности влагозапаса в почве (или сумма осадков и начальный влагозапас) и 2) индекс брутто-фотосинтеза (или количество углерода, фиксированного древостоем в течение года, обычно рассчитываемое по метеорологическим данным). К тому же расходы воды на транспирацию на 90% обусловлены LAI, хотя последний, как и показатели биомассы и годичной нетто-продукции древостоев, в свою очередь связан с индексом увлажнения [Gholz, 1982]; при этом средние температуры января влияют на продукцию и биомассу сильнее, чем водообеспечение в летние месяцы.

Следует отметить, что в зарубежных лесогидрологических исследованиях, связанных с проблемой водных ресурсов, количественным параметрам LA деревьев и LAI древостоев уделяется большое внимание. Данные о площади LA привлекаются при этом как в экофизиологическом плане [Running, 1980], так и при определении гидрологического баланса отдельных участков леса [Grier, Running, 1977; Savoie et al., 1988; и др.] и с целью моделирования баланса влаги больших лесных площадей на основе спутниковой информации [Nemani, Running, 1989]. Если на уровне отдельных участков леса сведения о LAI используются в качестве своеобразного таксационного показателя, то для больших массивов хвойных лесов – как исходная основа для дифференциации совокупности участков леса на однородные по параметрам LAI группы, для которых допускается сходство по величине задержания осадков.

Объектами привлечения информации о LAI и других эквивалентах LA, а в ряде случаев и морфометрических характеристик листьев и хвои, становятся естественные и искусственные насаждения с целью определения оптимальных режимов их выращивания и повышения продуктивности. Направленность таких исследований бывает самой различной: определение оптимальной густоты, типов смешения пород и рекомендации по размещению посадочных мест для хвойных насаждений разных пород [Pearson et al., 1984; Hager, Sterba, 1985; Magnussen et al., 1985, 1986; Bancalari, Perry, 1987; Schuler, Smith, 1988; Peterson et al., 1989; и др.], для тополевых и других плантаций с коротким оборотом рубки [Larson, Iserbands, 1972; Lemeur, Impens, 1981; Hocker, 1982; Iserbands, Nelson, 1982; Eckesten, 1984; Dickmann et al., 1985; Elowson, Rytter, 1988], для плантаций пальм [Rees, 1963], бамбука [Suzuki, Jacalne, 1986] и других пород [Ewel et al., 1982], лесных культур пород-интродуцентов [Tokar, 1984, 1987], а также при оценке воздействия рубок ухода [Madgwick, Olson, 1974; Lavigne, 1988], санитарных рубок [Amman et al., 1988], внесения удобрений

[Brix, Ebell, 1969; Brix, 1981; Vose, Allen, 1988; Vose, 1988; и др.], при характеристике состояния на вырубках поросли и подроста [Tucker, Emmingham, 1977; Harrington et al., 1984], приживаемости и роста лесокультур с разным размещением посадочных мест [Zutter et al., 1986] и т.д.

Н. Декурт [Decourt, 1973] проанализировал по литературным данным динамику годичной продукции древостоев в связи с их фитомассой для следующих четырех уровней LAI: 5–10, 10–14, 14–19 и 19–25 м² м⁻². Оказалось, что, во-первых, максимальные пределы фитомассы и годичной продукции не превышают соответственно 50 кг м⁻² и 35 г м⁻² год⁻¹; во-вторых, максимальные значения продукции для указанных выше градаций LAI составляют соответственно (с округлениями) 8, 12, 23 и 35 г м⁻² год⁻¹; в-третьих, чем выше значение LAI, тем на более ранний возраст приходится кульминация годичной продукции. Следовательно, для древостоев верхних уровней LAI форма роста соответствует кривой, свойственной видам *K*-стратегии, а при минимальных значениях LAI, напротив, видам *r*-стратегии. Целесообразно было бы повторить предложенный Н. Декуртом анализ с использованием всех имеющихся к настоящему времени в литературе материалов и, может быть, отдельно для темнохвойных, светлохвойных, твердолиственных и мягколиственных древесных пород, т.е. с учетом жизненных форм лесных сообществ.

В последнее время в лесной экологии большое внимание уделяется изучению динамических процессов в слабо затронутых хозяйственной деятельностью лесах (особенно в тропических), где происходят мелкоочаговые сукцессии с образованием «окон» на месте гибели деревьев от ветровала, поражения молниями и по другим причинам. Образовавшимся окнам свойственны специфические, зависящие от их размеров условия среды, отличные от фитосреды, складывающейся под пологом леса. Для познания начальных стадий сукцессии в таких окнах используются методы экофизиологии и экоморфологии растений, а в качестве тест-объектов – виды, играющие активную роль в лесовозобновительном процессе. Получаемая при этом информация, характеризующая экологические аспекты лесообразовательного процесса, становится и лесоводственно значимой.

Например, изучение эколого-морфологических параметров роста и облиствения клена сахарного и бука крупнолистного под пологом леса, в окнах с разной степенью освещенности и на открытом месте показало, что LAI, отношение LAI к общей поверхности и высоте растений возрастают с увеличением освещенности, тогда как отношение LAI к поверхности ветвей (только для

бука), напротив, уменьшается [Cannham, 1988]. Эколого-физиологическое изучение в тропических лесах Австралии древесных пород основного полога, под пологом леса и в окне свидетельствует, что листья в пологе характеризуются более высоким уровнем светового насыщения фотосинтеза, интенсивностью темнового дыхания и устьичной проводимостью, чем листья подроста тех же пород под пологом леса, а листья растений из окна занимали промежуточное положение [Pearcy, 1987].

В двух опытах, заложенных в тропических лесах Мексики под полог леса, в мелкие и крупные окна высевали семена 10 и 8 видов деревьев и, начиная со стадии всходов, проводили морфометрические измерения. Результаты этих исследований [Рорта, Bongers, 1988; Bongers, Рорта, 1990] дают однозначный вывод о преобладающем положительном воздействии света на прирост по массе и площади LA сеянцев. Величины же SLW, как и размеры отмирающих листьев, наоборот, возрастали по мере ухудшения условий освещения в крупных, мелких окнах и под пологом, где освещенность составляла, соответственно, 39–54%, 2.1–6.1%, 0.9–2.3% от открытого места. Сходные выводы получены для тропических лесов в других районах, например, для лесов Коста-Рики, где изучали рост и морфоструктуру сеянцев двух видов деревьев, различающихся стратегиями возобновления в зависимости от светового режима [Fetcher et al., 1983].

Одновременно с изучением экоморфологии и экофизиологии древесных растений определение площади LA и других частей деревьев становится предметом исследования собственно дендрометрии, хотя получаемые при этом оценки потом используют представители различных научных направлений.

Оригинальное направление биометрии деревьев для зеленого строительства развивалось в Чехословакии П. Врештьяком [Vreštiak, 1986a, 1986b, 1988]. Используя морфометрические показатели ствола и крон, возраст деревьев, он определял площадь LA и объем крон, по которым рассчитывал плотность листовой поверхности (LAD) крон деревьев разной толщины и возраста. Получаемые в ходе такой обработки коэффициенты служат исходными нормативами при оценке значимости отдельных видов древесно-кустарниковых пород в озеленении городов и населенных мест.

В лесной пирологии Дж.К. Браун [Brown, 1970] предложил использовать в качестве одного из признаков состояния горючих материалов отношение площади поверхности к объему этих материалов. По его данным, для хвои восьми древесных пород это отношение варьирует от 54 (ель Энгельмана) до 184 см² см⁻³

(лиственница), для пяти видов злаков от 45 до 76 см² см⁻³ (стебли), 189–380 (листья) и 78–182 см² см⁻³ (растения в целом). Чем выше это отношение (у лишайника *Allectoria* оно достигает, например, 632 см² см⁻³), тем скорее он высыхает до состояния возможного возгорания. Признается [Groumbis, Trabaud, 1989], что данный показатель наряду с количеством (массой) горючего материала, плотностью его сложения в слое лесной подстилки и толще яруса растительности, а также, возможно, с архитектурной структурой растения, объективно характеризует условия горимости (т.е. возгораемости и интенсивности горения) в лесах и других типах растительного покрова.

Работ по инвентаризации с определением площади LA и LAI деревьев и древостоев пока опубликовано мало. Так, Д.Р. Кабл [Cable, 1958] с этой целью предлагал систему уравнений, по которым сначала определялась масса хвои деревьев сосны желтой в зависимости от $d_{1,3}$, затем площадь LA треххвойных пучков в зависимости от их массы и среднюю массу пучка хвои в зависимости от его диаметра. Наконец, строилась калибровочная логарифмическая кривая для определения площади LA хвои дерева в зависимости от его $d_{1,3}$. Предлагаемая процедура является излишне сложной, к тому же в методике сохраняется трудоемкая (если не пользоваться специальной аппаратурой) операция определения площади LA отдельных пучков хвои. Поскольку в древостоях разной густоты неизбежно варьирование SLA хвои, то этот показатель системы уравнений вряд ли можно применять во всех древостоях сосны желтой.

Чаще же нормативные показатели для оценки площади поверхности разных органов деревьев и кустарников определялись при изучении биопродукционных показателей лесных сообществ по данным дендрометрических характеристик модельных деревьев, которые отбираются для оценки фитомассы и годичной продукции.

Наибольшая методическая завершенность в этих исследованиях свойственна работам Р.Х. Уиттекера и его сотр. В одной из работ [Whittaker, Woodwell, 1967] для 10 видов деревьев и кустарников были приведены коэффициенты нескольких уравнений для определения площади поверхности ствола, ветвей, листьев (хвои) по их линейным размерам; кроме того, было рассчитано несколько относительных показателей, характеризующих связь площади поверхности ствола и ветвей в коре и без коры, а также отношение непосредственно определяемой площади поверхности к рассчитанной по стереометрическим формулам. Были получены также общие аналогичные показатели для пяти древесных пород

(хвойных и лиственных) вместе. В другой статье [Whittaker, Woodwell, 1968] сходные, но выраженные в абсолютных единицах данные по площади поверхности органов растений (наряду с другими биопродукционными показателями) приведены для особей средних размеров в древостоях. Полученные при этом алгоритмы часто используются американскими экологами для определения LAI древостоев расчетным способом.

В таблицах, составленных по итогам пятилетних работ в лесах Тихоокеанского побережья Северо-Запада США исследователями Университета шт. Орегон [Gholz et al., 1979], предложена система регрессионных уравнений для фракций биомассы в зависимости от ряда линейных показателей ствола, ветвей и побегов деревьев, кустарников и трав. В табличной форме приводятся данные почти для 40 видов, для 12 из которых получены также уравнения площади LA, причем у вечнозеленых видов отдельно для старых побегов, т.е. ветвей и побегов текущего года.

Опыт составления для района центральной части Скалистых гор уравнений связи площади LA с площадью сечения и диаметром ствола на высоте груди для ели, пихты, сосны и тополя [Kaufmann et al., 1982] показал, что составленные по данным 12–15 модельных деревьев уравнения обеспечивают получение удовлетворительных оценок для LA. Это же касается и древостоев, при создании уравнений для которых в качестве аргумента используется показатель суммы площадей сечений стволов. При этом для хвойных пород уравнения связи являются прямолинейными, для тополя криволинейными.

Т.К. Капустинская и Ю.Ю. Русецкас [1982] в комплексе с таблицами компонентов фитомассы составили нормативы и для определения площади LA, не раскрывая при этом характера и объема исходных материалов. Таблицы по $d_{1,3}$ составлены ими для деревьев неосушенных сосняков Va класса бонитета, осушенных сосняков III класса, осушенных березняков II класса и черноольшаников (неосушенных и осушенных вместе) I–III классов бонитета. В основу таких таблиц положено определение массы листьев (хвои) с учетом рядов распределения деревьев по диаметру и данные по площади LA; при этом каких-либо сведений о величинах SLA не приводится. Используя результаты экспериментальных наблюдений за приростом деревьев, а также данные о распределении стволов по толщине, метеорологическую информацию о суммах положительных температур, среднем дефиците влажности за теплый период года и в среднем за год, для черноольховых древостоев по средним диаметрам были рассчитаны величины LAI за каждый год 10-летнего периода (1970–1979 гг.).

Нормативы Капустинскайте и Русецкаса нуждаются в опубликовании исходных материалов в развернутой форме, ибо ограниченные итоговой информацией существенно обесценивает их работу.

В Японии, США, Канаде при изучении биологической продуктивности конкретных объектов наряду с аллометрическими зависимостями разных фракций массы и годичной продукции от биометрических показателей стволов довольно часто стали приводить уравнения связи для площади LA деревьев разных пород. В этих случаях площадь листовой поверхности конкретных древостоев часто рассчитывается непосредственно по дендрометрическим параметрам деревьев разных ступеней толщины, а не через массу их листьев или хвои.

В материалах, характеризующих объекты исследований Березинского биосферного заповедника Беларуси [Валетов и др., 1989], представлены таблицы, в которых наряду с фитомассой и годичной продукцией фракций для болотных сосновых, пушисто-березовых, черноольховых и еловых сообществ приводятся сведения о площади LA для отдельных модельных деревьев и для древостоев в расчете на 1 га по типам леса. При этом учитывались возрастные поколения деревьев, а на видовом уровне, т.е. для древесных пород, – расчленение крон на три равные части по протяженности. Такие материалы можно использовать как нормативные при расчетах биопродукционных и поверхностных показателей биогеоценозов со сходными экологическими режимами и составом растительности.

Ниже остановимся на рассмотрении одного момента: инвариантности и взаимозаменяемости длины, поверхности и объема стволов и перспективы разработки на этой основе лесотаксационных нормативов (таблиц, алгоритмов, номограмм и др.).

Л.Р. Гросенбо еще в 1954 г. обосновал новую концепцию измерения деревьев, базирующуюся на инвариантности высоты, поверхности и объема стволов [цит. по Grosenbaugh, 1966]. Эта концепция была реализована ее автором для стволов деревьев и их ветвей в виде интегральных уравнений, а потом в форме компьютерной программы [Grosenbaugh, 1966], но еще не привлекла к себе должного внимания.

Согласно концепции Л.Р. Гросенбо, составление нормативов для учета параметров деревьев и древостоев сводится к построению полной первичной матрицы. Последняя представляет собой набор значений длины, поверхности и объема ствола и ветвей всех деревьев – от наибольшего до наименьшего. Матрицу можно представить совокупностью деревьев, которые своими вершинками подвешены к горизонтальной линии и связаны между собой по

избранным точкам равных диаметров. Значения объема, поверхности и длины ствола и ветвей суммируются по ступеням толщины и накапливаются от наибольшего диаметра к наименьшему.

С.Дж. Бойс [Bouse, 1975], специально обсуждавший возможные пути применения дендрометрической концепции Л.Р. Гросенбо в лесоводстве и экологии, справедливо отмечает ее положительные стороны. Добавление в полной первичной матрице к трем основным показателям четвертого – плотности древесины – позволяет подойти к учету биомассы, а на ее основе более точно оценивать эффективность лесохозяйственных мероприятий, совершенствовать отпуск древесного сырья лесоперерабатывающим предприятиям и т.д.

По нашему мнению, полная первичная матрица в случае индивидуального учета ветвей в кронах модельных деревьев с успехом может использоваться не только для расчетов площади LA отдельных деревьев, но и для получения оценок площади поверхности всех надземных органов деревьев в древостоях. Следует, видимо, согласиться с С.Дж. Бойсом, что из-за генотипических, региональных и экологических различий вряд ли возможно получить полные первичные матрицы на видовом уровне, т.е. в целом для древесной породы. В лесной таксации уже накоплены очень значительные нормативные материалы инвентаризационного характера, но их, как правило, пока нельзя полноценно использовать для экологических целей. Поэтому представляется актуальным сопряженный анализ по методике Л.Р. Гросенбо параметров длины, поверхности и объемов стволов и ветвей отдельных древесных пород для древостоев разного возраста, с одной стороны, и дополнение полученных матриц такими сведениями, как плотность древесины, площадь сечения заболони и площадь LA, с другой. Иначе говоря, можно получить качественно новую научную информацию, если полные первичные матрицы «насытить» дендрометрическими и экологическими сведениями о растительных сообществах и древостоях. Такой подход способствовал бы более быстрому вовлечению в круг экологических интересов многочисленных лесотаксационных нормативов и дальнейшему развитию экологического моделирования в лесоведении, лесоводстве и других науках, связанных с лесными экосистемами.

Вопросы разноаспектного экологического моделирования в лесной экологии, когда в качестве основы используются, с одной стороны, данные о площади LA, поверхности нефотосинтезирующих органов деревьев, а с другой – о закономерностях распределения поверхности в толще полога, получили в последние годы широкое обсуждение в научной литературе. Обзор проблемы,

преимущественно с экофизиологических позиций, дан в работе Ю.Ю. Ландсберга [Landsberg, 1986].

Прежде всего это касается моделирования процессов фотосинтеза и CO_2 -газообмена в целом в толще полога, основанных на количественных параметрах ассимиляционного аппарата, интенсивности экофизиологических процессов, пропускания и поглощения света в растительном слое и режимах тепла и влаги в сезонной динамике. Первоначально модели фотосинтеза полога леса базировались на законе Бугера–Ламберта–Бэра, описывающего ослабление пучка света в однородном слое, которому уподоблялись горизонтальные слои листьев [Monsi, Saeki, 1953, 2005]. Такая наиболее простая модель фотосинтеза давала удовлетворительные результаты при определении годичной продукции отдельных древостоев [Kimura, 1960]. Дальнейшее усложнение модели происходило по нескольким направлениям: а) с учетом угла наклона, азимутальной ориентации и формы распределения листьев [Miller, 1967, 1969; Hozumi et al., 1972; Baldocchi et al., 1985; и др.] и прочих элементов структуры полога леса [Sievänen et al., 1988; Frost, 1990; и др.] или слоя растительного покрова сельскохозяйственных культур [Росс, 1975; Barnes et al., 1990; и др.]; б) с определением доли поглощения света нефотосинтезирующей поверхностью полога растений [Kurachi et al., 1986, 1989; и др.]; в) при теоретическом обосновании метода с биофизических позиций [Нотт, 1971; Мупени et al., 1989; и др.].

С помощью параметров геометрической структуры полога (чаще всего LAI и типов его распределения в толще полога), экофизиологических процессов интенсивности фотосинтеза и дыхания и средних за вегетационный период значений ведущих экологических факторов, М. Матсуда и А. Баумгартнер [Matsuda, Baumgartner, 1974] предложили модель для расчета использования лесом солнечной энергии, которая подводила итоги предложений Монси и Сэки. Полученные на ее основе величины брутто- и нетто-продукции могут служить в качестве ориентировки при характеристике потенциальной продуктивности лесов, как фитоценозов отдельных групп жизненных форм, так и лесов разных районов. Этими величинами можно корректировать потенциальную продуктивность, рассчитываемую чаще всего по климатическим показателям либо по экофизиологическим данным. Впрочем, предлагалось учитывать потенциальное плодородие и по LAI, с которым в конкретных лесорастительных районах коррелирует годичный прирост древесины [Schroeder et al., 1982].

При моделировании продукционного процесса растительности, включающего в себя самостоятельные процессы продуциро-

вания, депонирования и отмирания органического вещества, при которых учитывается перераспределение ассимилятов между разными частями деревьев [Агр, McGrath, 1987; Агр et al., 1987], характеристики поверхности растений, в первую очередь LAI, также относятся к основным. В более сложных динамических моделях, учитывающих потоки ФАР и другие особенности микроклимата, все элементы CO_2 -газообмена и основные биохимические процессы, возрастная динамика биомассы базируются на изменениях LAI [McMurtrie et al., 1986]. Как уже отмечалось, параметр LAI нередко используется и при построении моделей сукцессии растительности [Reiners, 1988; и др., а также для оценки сбалансированности экосистем [Waring, 1985, 1987], в том числе и в условиях осушения [Umeda et al., 1988], при стрессах на недостаток влаги [Tugee, Speggy, 1988]. По двум параметрам – дате начала распускания листьев и дальнейшему увеличению площади LA дуба – была построена фенологическая модель, хорошо выражающая ход восстановления листвы после дефолиации деревьев зеленой дубовой листоверткой [Nizinski, Saugier, 1988].

Как положительные следует оценить и попытки, направленные на поиски обобщенных показателей, выражающих взаимодействие солнечной радиации и растительности. В частности, Ю. Чермак [Сегмак, 1989] предложил показатель «солнечная эквивалентная площадь листьев», которая представляет собой площадь проекционной LA отдельных слоев полого, взвешенную интегрированием во времени с максимальной освещенностью самого верхнего слоя полого. Выражение геометрической структуры полого в параметрах «солнечной эквивалентной площади листьев» может оказаться наиболее удобным для моделирования экофизиологических процессов в слое растительного покрова.

Новый этап в моделировании лесного полого на тех же, по существу, физических законах, что и в модели Монси и Сэки, связан с изучением отражательной способности растительности видимой и ближней инфракрасной солнечной радиации, прежде всего в связи с многоцелевым использованием дистанционных методов. При изучении взаимодействия солнечной радиации и полого растительности в настоящее время используются модели следующих четырех групп: а) геометрические; б) переноса в однородном мутном слое; в) комбинации обеих названных моделей; г) компьютерные модели, имитирующие процессы рассеивания в неоднородном полоте [Goel, 1988]. Во всех случаях здесь учитываются такие параметры геометрической структуры полого, как LAI, угловое и азимутальное распределение листьев и др. Одновременно ставится и обратная задача: определение параметров рас-

тительного покрова по отражательным радиационным характеристикам, получаемым при использовании дистанционных методов. Исследование растительности из космоса с получением информации о LAI перспективно не только для метеорологических целей [Blümel, Topp, 1987], но и для дендрометрии [Herwitz et al., 1990; Spanner et al., 1990].

Наряду с актинометрическими и экофизиологическими аспектами моделирования геометрическая структура полога, выражаемая параметрами LA и закономерностями распределения листьев в толще слоя растительности, широко используется при моделировании процессов поглощения не только ФАР, но и всей поступающей солнечной радиации, задержания осадков, а также поллютантов и других эмиссий [Haines et al., 1985; и др.]. Геометрическая структура растительности признается одним из ведущих факторов в теории переноса света в пологе листьев [Myneni et al., 1989].

Усложнение задачи потребовало перехода от двухблочных моделей (солнечная радиация—растительность) к трехблочным, когда в качестве третьего блока привлекаются либо гидрология, либо почва (минеральное питание), а иногда и оба эти блока вместе. Но во всех случаях, касается ли это частных [Waring, Running, 1976; и др.] или более сложных экосистемных процессов [Knight et al., 1985; Liebhold et al., 1988; Running, Coughlan, 1988; Nemani, Running, 1989; и др.], параметры LAI принимаются в качестве важнейших исходных показателей.

То же можно сказать и в отношении многочисленных моделей, построенных для описания сугубо метеорологических процессов в лесу. Здесь, как правило, широко используется информация о компонентах поверхности растений, чаще всего LAI. Причем это касается не только моделирования задержания и испарения осадков пологом леса конкретных участков, но и количественного выражения некоторых статей гидрологического баланса элементарных водосборов. Например, по исследованиям для эвкалиптовых лесов из разных природных зон Австралии установлено [Specht, Specht, 1989], что показатели LAI и SLA достаточно тесно коррелируют с коэффициентом испарения, т.е. с параметром макроклимата. При этом различия в SLA, обусловленные морфоструктурой крон отдельных видов эвкалипта, сочетаются и с экофизиологическими различиями [Stewart et al., 1990]. С использованием параметров LAI и LAD анализировали закономерности турбулентности в пологе леса [Shaw et al., 1988]. В ряде случаев (например, при моделировании процесса снеготаяния в лесах) учитывали площадь сферической поверхности крон деревьев в древостоях [Otterman et al., 1988].

Показатели площади поверхности листьев и других органов растений широко используются не только для оценки экранирующих возможностей тех или иных растительных сообществ в отношении поллютантов [Trautner, Eiden, 1988; Crinsven et al., 1989; и др.], но и для описания процессов массообмена химических веществ на поверхности самих растений при выпадении осадков [Medina, 1984; Klemm, 1990; и др.] и выявления роли этих процессов в потоках элементов питания в системе «атмосфера–растительность–почва». В последнее время механизмы обменных процессов почвы также стали рассматриваться с привлечением информации о поверхности почвенных частиц [Thompson et al., 1989].

Изучение для всех элементов экологических систем потоков вещества в расчете на параметры поверхности участков и площади поверхности материальных участников обмена (растения, животные, микроорганизмы, почвы) позволило бы, на наш взгляд, более адекватно и взаимосвязанно выразить масштабы экосистемных процессов, связанных с потоками вещества и энергии.

В заключение следует отметить, что параметры поверхности растений как основного разделителя между компонентами абиотической и биотической природы могут служить общим критерием для самых разных научных дисциплин биологического и географического профиля, растениеводства в широком смысле и лесоводства в частности. Прежде всего это касается комплексных исследований структурно-функциональной организации биогеоценозов, оценки роли лесного биогеоценозического покрова в биосферных процессах, совершенствования хозяйственных способов воздействия на экосистемы, в том числе и с целью предотвращения нежелательных антропогенных последствий в окружающей человека среде. Поверхность растений, наряду с массой и энергией, можно признать фундаментальным показателем в познании и моделировании материально-энергетических процессов в экологии.

Глава 2

Методы определения площади листовой поверхности растений

Исходя из задач исследований, подход разных специалистов к определению площади LA может существенно различаться: 1) по конечным целям (например, для вычисления темпов нарастания LA, параметров LA для расчета интенсивности физиологических процессов, степени повреждения листьев филлофагами и т.д., вплоть до определения LAI); 2) объектами изучения (отдельные листья, побеги и листья особи, виды растений, популяции, ярусы, растительные сообщества). В связи с этим спектр используемых методов оказывается весьма разнообразным, объединяя в себе прямые (эмпирические, полуэмпирические) и косвенные, обычно рассчитывающие LA по показателям среды, прежде всего по ослаблению светового потока на нижней границе слоя растительного покрова или на поверхности почвы.

Выбор способов изучения LA и определения ее площади может также быть связан с тем, изучаются ли живые листья интактно – на нетронутом растении, или деструктивно – специально берутся учетные особи, укусы на площадках и т.п. Поэтому большинство исследователей [Polster, Reichenbach, 1958; Ничипорович и др., 1961; Geyger, 1964; Marshall, 1968a, 1968b; Kvet, Marshall, 1971; и др.] объединяет все разнообразие методов определения LA в две группы: интактные и деструктивные. При этом некоторые элементы методики (в частности, определение линейных параметров листьев, их формы и площади) могут быть общими для обеих групп методов. В ряде случаев (например, при вычислении площади LA древесных пород по опадку листьев) метод не относится строго ни к интактным, ни к деструктивным, хотя технические различия здесь отсутствуют, как и между некоторыми методами двух названных групп.

Кратко рассмотрим сущность методов обеих групп для определения площади LA собственно листьев, т.е. листовых пластинок. Отдельно обсуждаются методы определения площади по-

верхности хвои. Заметим, что помимо собственно определения площади LA методы включают в себя и такие приемы, нередко различающиеся друг от друга, как отнесение данных, полученных на микровыборках для LA всего растения, а затем – и для их совокупности в древесном и любом другом ярусе и фитоценозе в целом. Часто, прежде всего при использовании статистических способов оценки информации, одни и те же подходы оказываются общими для нескольких методов.

В последнее время разработаны методы определения площади поверхности отдельных листьев или их совокупностей с использованием электронных приборов и компьютерной техники. Из-за высокой стоимости такого оборудования эта методика не получила еще широкого и тем более повсеместного распространения. К тому же не всегда нужно такое оборудование, если не осуществляется специальное изучение листовой поверхности растений. Поэтому мы ставим своей целью рассмотреть весь комплекс существующих методов.

Методы определения площади интактных листьев

Все методы связаны либо с обмером листовых пластинок – как непосредственно, так и на предварительно полученных отпечатках, либо со снятием контуров листьев и последующим планиметрированием. Наибольший интерес среди них, на наш взгляд, представляет *метод линейных размеров*. Анализ становления метода дан в работе Г. Польстера и Г. Райхенбаха [Polster, Reichenbach, 1958]. Суть его сводится к расчету переводного (конверсионного) коэффициента (k) между планиметрически (или каким-либо другим способом) определенной площадью листа (A) и площадью прямоугольника, стороны которого соответствуют длине (L) и ширине (B) листовой пластинки, т.е. $k = A/(L \cdot B)$.

Определение соотношения площади поверхности и линейных размеров предложил А. Граф-Марин [Graf-Marin, 1934], изучавший поражение листьев ячменя мучнистой росой. Он нашел, что для большого числа листьев величина коэффициента k является почти постоянной. Отсюда A листа можно определить как $k(L \cdot B)$. Правда, Граф-Марин, работавший с простыми по форме листьями злаков, не оговорил особо, в каком месте листа следует измерять его ширину.

К.О. Джонстон и Е.К. Миллер [Johnston, Miller, 1940; цит. по Polster, Reichenbach, 1958], использовавшие ту же методику для

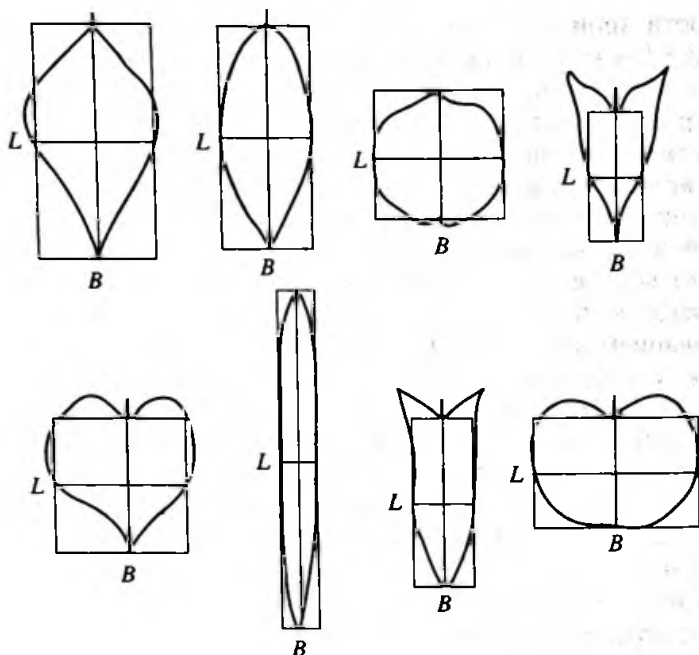


Рис. 3. Определение площади листьев разных форм способом умножения длины центральной жилки (L) на ширину прямоугольника (B) и в точке $L/2$ для нахождения конверсионного коэффициента (k) между площадью листовой пластинки S и произведением $(L \cdot B)$ по формуле: $S = k(L \cdot B)$ [по: Polster, Reichenbach, 1958]

определения площади ЛА злаков, замеряли максимальную ширину листьев. Польстер и Райхенбах [Polster, Reichenbach, 1958], проверявшие пригодность метода линейных размеров для определения площади поверхности отдельных листьев и их совокупностей у тополя и березы, ширину листа измеряли в середине его длины, определяемой вдоль центральной жилки. В этом случае, как видно из рис. 3, прямоугольник $L \cdot B$ не всегда включает в себя полностью листовую пластинку. Следовательно, нельзя сопоставлять листья растений из одного рода, но разных видов по величине коэффициента k , который некоторые авторы [Möller, 1945] называли также «видовым числом листьев».

Зависимость между площадью ЛА и произведением $L \cdot B$, как и значениями L и B отдельно, можно выражать не только в виде отношений, но и в форме уравнений регрессии. Для выборки из 100 листьев дуба скального, например, было установлено [Kubiček, 1971], что в уравнениях регрессии площади ЛА от L листовой пластинки стандартное отклонение составляло $\pm 0.29 \text{ см}^2$,

от $B - \pm 0.36$ и от $LB - \pm 0.02 \text{ см}^2$. На этой основе Ф. Кубичек построил таблицу для определения площади LA отдельных листьев дуба по показателям L (в пределах $8.0 \div 9.0 \text{ см}$, с шагом 0.1 мм) и B ($4.5 \div 5.5 \text{ см}$, с шагом 0.1 см).

Определение площади LA по коэффициенту k , рассчитываемому предварительно опытным путем, и произведению $L \cdot B$ пригодно при работе с достаточно большими выборками, но не с отдельными листовыми пластинками. Так, по данным Польстера и Райхенбаха, индивидуальные различия от планиметрических значений площади листьев в определении LA по среднему значению k для 22 листьев тополя варьируют в пределах от $+7.38$ до -5.81% .

Для 10 отдельных десятков листьев дуба черешчатого точность находится уже в пределах от $+7.3$ до -4.2% (в среднем для всех десятков $+0.9\%$) по сравнению с площадью поверхности контура листьев на миллиметровой бумаге [Боханова, 1969]. На наш взгляд, целесообразно для L и B брать фактически максимальные величины при определении места замера ширины, не считаясь с длиной центральной жилки листа. Измерения линейных размеров листьев значительно упростятся, если использовать специальную палетку из плексигласа с разметкой по типу координатной сетки [Polster, Reichenbach, 1958].

Разумеется, различия формы листьев по фазам роста, в пределах отдельных особей, популяций и на уровне вида скажутся на разбросе значений коэффициентов k , но каков вклад этих факторов в общую для k дисперсию, остается не совсем ясным. Так, при изучении с селекционными целями перспективного для цветоводства полукустарника *Chilopsis linearis* (Cav.) Sweet было показано, что произведение $L \cdot B$ объясняет почти 90% изменчивости площади LA , а отдельно взятые L и B – соответственно, 62 и 18% LA [Tipton, 1987].

В табл. 7, составленной Л.С. Ермоловой по литературным данным, приведены значения коэффициента k для растений разных групп, включая сельскохозяйственные культуры. Как следует из приведенных цифр, для растений с листовыми пластинками нелинейной формы величина k варьирует в пределах $0.45 \div 0.85$, для злаков – в пределах $0.65 \div 0.94$, но максимальное число случаев для листьев обеих групп растений приходится на интервал $0.7 \div 0.8$.

Заманчиво иметь некоторые обобщенные величины коэффициентов k для листьев отдельных видов (а возможно, и родов) растений, чтобы использовать их в практике геоботанических исследований. Однако следует ожидать варьирование этого показателя

Таблица 7

Значение коэффициента k (отношение площади листа к площади прямоугольника со сторонами, равными длине и ширине листовой пластинки) для листьев разных видов диких и культурных растений

Вид	Коэффициент k	Источник	Примечание
Дикие древесные растения			
Береза повислая (<i>Betula pendula</i>)	0.577; 0.657	Щебланов, 1977	Разные области СССР
Дуб черешчатый (<i>Quercus robur</i>)	0.510; 0.567	Боханова, 1969	То же
То же	0.436*; 0.518*	Самцов, 1966	Ранняя и поздняя формы
То же	0.612 – 0.545	Masárovicova, Pozgaj, 1988	Разные формы роста (числитель и знаменатель – разные способы расчета)
	0.51 – 0.46		
Дуб австрийский (<i>Q. cerris</i>)	0.651 – 0.542	То же	То же
	0.57 – 0.46		
Дуб далехампа (<i>Q. dalechampii</i>)	0.644 – 0.542	То же	То же
	0.65 – 0.51		
Дуб красный (<i>Q. rubra</i>)	0.488	Dolph, 1977	
Дуб скальный (<i>Q. petraea</i>)	0.528; 0.610	Kubiček, 1971	В свежем и сухом состоянии
Дуб каменный (<i>Q. ilex</i>)	0.79–0.82	Gratani, Fiorentino, 1988	На разной высоте дерева
Дуб пильчатый (<i>Q. serrata</i>)	0.67	Kimura et al., 1982	
Дуб белый (<i>Q. alba</i>)	0.46	Dolph, 1977	
Дуб заостренный (<i>Q. muehlenbergii</i>)	0.656	Dolph, 1977	
Вяз приземистый (<i>Ulmus pumila</i>)	0.636; 0.622	Dolph, 1977	

В. гладкий ф. красный (<i>U. laevis f. rubra</i>)	0.636	Щебланов, 1977	Разные области СССР
Осина (<i>Populus tremula</i>)	0.712	Тамм, Ханнус, 1977	
Ольха черная (<i>Alnus glutinosa</i>)	0.701; 0.724	Vuorisalo et al., 1990	В начале и в конце лета Изменения в течение сезона
Тополь осиновидный (<i>Populus tremuloides</i>)	0.67–0.69	Соупе, Van Cleve, 1977	
Т. белый (<i>P. alba</i>)	0.637	Щебланов, 1977	Ширина листа измерена на середине его длины Меняется в течение сезона
Т. бальзамический (<i>P. balsamifera</i>)	0.603; 0.796		
Т. гибридный (<i>P. robusta</i>)	0.848–0.735	Polster, Reischenbach, 1958	Из формулы площади эллипса То же
Лещина обыкновенная (<i>Corilus avellana</i>)	0.832	Киндякова, 1969	
Фундук (<i>C. maxima</i>)	0.73	Божко, 1973	
Бук лесной (<i>Fagus silvatica</i>)	0.628*	Чуркина, 1973	
Ясень американский (<i>Fraxinus americana</i>)	0.50	Чуркина, 1973	
Лавр благородный (<i>Laurus nobilis</i>)	0.720	Варукадзе, Чануквадзе, 1973	
Рододендрон крупнейший (<i>Rhododendron maximum</i>)	0.624	Nilsen, 1986	
Тюльпанное дерево (<i>Liriodendron tulipifera</i>)	0.71	Chappelka et al., 1985	
Гевея (<i>Hevea balsamifera</i>)	0.654	Lim, Narayanan, 1972	
Эвкалипт цитрусовый (<i>Eucalyptus citriodora</i>)	0.50		
Хлебное дерево (<i>Astocarpus hirsute</i>)	0.755*	Rai, 1979	
Хлебное дерево (<i>Astocarpus hirsute</i>)	0.733*	Rai, 1979	
Калофиллюм (<i>Calophyllum vernum</i>)	0.711*	Rai, 1979	
Лавр коричный (<i>Cinnomomum verrum</i>)	0.740*	Rai, 1979	
Диптерокарпус (<i>Dipterocarpus indicum</i>)	0.681*	Rai, 1979	
Элакокарпус (<i>Elacocarpus tuberculatus</i>)	0.610*	Rai, 1979	

Таблица 7 (продолжение)

Вид	Коэффициент k	Источник	Примечание
Дикie древесные растения			
Хопея мелкоцветковая (<i>Hopea parviflora</i>)	0.752*	Rai, 1979	
Михелия Хампи (<i>Michelia nilgirica</i>)	0.703*	Rai, 1979	
Гуттаперчевое дерево (<i>Palaquium ellipticum</i>)	0.773*	Rai, 1979	
Птеригота (<i>Pterigota alata</i>)	0.632*	Rai, 1979	
Ватерия индийская (<i>Vateria indica</i>)	0.793*	Rai, 1979	
10 пород деревьев с малоразрезанными листьями	0.65–0.70	Rai, 1979	
Культурные древесные растения			
Яблоня	0.686–0.699	Рубин, Данилевская, 1957	Разные сорта
Яблоня	0.679–0.735	Гладышев, 1969	То же
Яблоня	0.731–0.795	Klossowski, Szczepanski, 1964	То же
Груша	0.676	Рубин, Данилевская, 1957	
Груша	0.672–0.735	Kumar et al., 1977	
Груша	0.690–0.769	Klossowski, Szczepanski, 1964	Разные сорта
Вишня	0.635–0.661	Миленков, Георгиев, 1979	Рассчитана из формулы площади ромба
Черешня	0.669	Рубин, Данилевская, 1957	
Черешня	0.635–0.661	Миленков, Георгиев, 1959	Разные сорта
Черешня	0.647–0.721	Klossowski, Szczepanski, 1964	То же
Слива	0.659–0.709	Kumar et al., 1977	
Абрикос	0.681–0.824	Kumar et al., 1977	

Персик	0.624–0.690	Kumar et al., 1977	Разные сорта	
Грейпфрут	0.750–0.759	Mabbett, Phelps, 1980		
Цитрусовые	0.67	Варукадзе, Чануквадзе, 1973		
Чайное дерево	0.72	Варукадзе, Чануквадзе, 1973		
Шелковица	0.72–0.82	Нахметов, 1976		
Фисташка	0.727	Борсук, Глазырин, 1974		
Гуава	0.722–0.798	Kumar et al., 1977		
Манго	0.725	Taylor, 1970		
Виноград	0.660–0.715	Макаров, 1964		Сорта с разной формой листьев <i>k</i>
Виноград	0.93–1.03	Schneider, Staudt, 1981		<i>k</i> – среднее для шести сортов; для одного сорта изменяется в зависимости от размера листьев
Дикорастущие и кормовые травы				
Злаки	0.667	Аникеев, Кутузов, 1961	Изменяется для листьев разного размера То же То же То же То же	
Райграс (<i>Lolium perenne</i>)	0.84–0.94	Кирильчик, 1971		
Ежа сборная (<i>Dactylis glomerata</i>)	0.905	Кемп, 1960		
Тимофеевка (<i>Phleum pratense</i>)	0.905	Кемп, 1960		
Овсяница луговая (<i>Festuca pratensis</i>)	0.905	Кемп, 1960		
Овсяница луговая (<i>Festuca pratensis</i>)	0.82–0.92*	Кирильчик, 1971		
Овсяница красная (<i>Festuca rubra</i>)	1.8–1.4*	Кирильчик, 1971		
Мятлик луговой (<i>Poa pratensis</i>)	1.07–1.03	Кирильчик, 1971		
Мятлик болотный (<i>Poa palustris</i>)	0.75–0.88*	Кирильчик, 1971		
Полевица тонкая (<i>Agrostis tenuis</i>)	1.2–1.07*	Кирильчик, 1971		

Таблица 7 (продолжение)

Вид	Коэффициент k	Источник	Примечание
Полевица белая (<i>Agrostis alba</i>)	0.83–0.95	Кирильчик, 1971	То же
Полевица побегообразующая (<i>Agrostis stolonifera</i>)	0.71–0.89*	Кирильчик, 1971	То же
Пеннисетум пурпурный (<i>Pennisetum purpureum</i>)	0.72	Ferraris, Wood, 1980	
Сорго суданское (<i>Sorghum sudanense</i>)	0.72–0.73	Ливанов, 1971	Изменяется от порядка листьев и в разных зонах
Люпин желтый (<i>Lupinus luteus</i>)	0.68; 0.74	Купцов, Миско, 1981	В стадии розетки и бутонов
То же	0.49	Купцов и др., 1984	
Люпин узколистный (<i>L. angustifolius</i>)	0.69	Купцов и др., 1984	
Люпин белый (<i>Lupinus albus</i>)	0.64	Купцов и др., 1984	
Люцерна посевная (<i>Medicago sativa</i>)	0.71	Rearse et al., 1969	
Земляника (<i>Fragaria</i> sp.)	0.75	Dartow, 1930	
Черника	0.716	Гедых, 1976	
Брусника	0.737	Гедых, 1973	
Барвинок малый	0.682	Сидорук, 1976	
Копытень	0.785*	Сидорук, 1976	Рассчитано из формулы пло- щади круга
Женьшень	0.66; 0.67	Hughes, Proctor, 1981	Для листочков и для листьев
Злаки <i>Paspalum orbiculare</i>	0.93	Adedeji, 1985	

<i>Eleusine indica</i>	0.86	Adedeji, 1985	
<i>Digitaria horisontalis</i>	0.87	Adedeji, 1985	
<i>Brochiaria cleflexa</i>	0.89	Adedeji, 1985	
Бобовые			
<i>Desmodium triflorum</i>	0.53	Adedeji, 1985	
<i>Centrosema pubescens</i>	0.51	Adedeji, 1985	
<i>Rhynchosina densiflora</i>	0.54	Adedeji, 1985	
Разнотравье			
<i>Eupatorium odoratum</i>	0.73	Adedeji, 1985	
<i>Aspilia africana</i>	0.64	Adedeji, 1985	
<i>Carhorus aestuans</i>	0.71	Adedeji, 1985	
<i>Commelina benghalensis</i>	0.65	Adedeji, 1985	
<i>Talinum triangulare</i>	0.51	Adedeji, 1985	
Сельскохозяйственные и технические культуры			
Пшеница озимая	0.74–0.81	Рогаченко, Тимошенко, 1976	Разные сорта
Пшеница озимая и яровая	0.76	Самарина, 1969	
Пшеница озимая и яровая	0.6–0.8	Щербина и др., 1985	Изменение по ярусам сверху вниз
Пшеница озимая и яровая	0.78	Савина, 1966	
Пшеница озимая и яровая	0.74	Кіндрук, Сідак, 1973	
Рожь озимая	0.74	Савина, 1966	
Ячмень	0.66–0.76	Довнар, 1979	
Ячмень	0.67	Мяги, 1971	
Ячмень	0.66–0.75	Carleton, Foote, 1965	
Ячмень	0.66	Самарина, 1969	

Таблица 7 (продолжение)

Вид	Коэффициент k	Источник	Примечание
Овес	0.69–0.77	Ливанов, 1971	
Овес	0.70–0.77	Самарина, 1969	
Просо	0.76	A simple..., 1977	
Просо	0.64*	Кожемяченко, Кушхов, 1974	
Просо	0.71	Самарина, 1969	
Кукуруза	0.76	Доровская, 1964	Замер ширины в самой широкой части листа
Кукуруза	0.66	Доровская, 1964	Замер ширины в самой широкой части листа
Кукуруза	0.75	A simple..., 1977	
Кукуруза	0.724	Edmeades, Daynard, 1979	
Кукуруза	0.73	McKee, 1964	
Кукуруза	0.75	Montgomery, 1911	
Кукуруза	0.65–0.77	Arkel, 1978	
Кукуруза	0.75–0.85	Sanderson et al., 1981	
Кукуруза	0.88	Рогаченко, Строкач, 1976	
Кукуруза	0.64–0.91	Рогаченко, Тимошенко, 1982	Зависит от яруса и сорта
Кукуруза	0.72	Самарина, 1969	
Кукуруза	0.66–0.69*	Чирков, 1961	Рассчитано из формулы площади треугольника

Рис	0.78	Чернышева, 1970	Для отдельных листьев: 0,66–0,96
Рис	0.73; 0.75	Palaniswamy, Gomez, 1974	Для сухого и влажного сезонов
Рис	0.738–0.751	Bhan, Pande, 1966	Без удобрений
Рис	0.846–0.849	Bhan, Pande, 1966	С удобрениями; зависит от сорта
Рис-падди	0.69	A simple..., 1977	
Сорго	0.747	Stickler, Pauli, 1961	Для шести сортов
Сорго	0.714	Головин, Рахматов, 1977	
Элевина	0.65–0.91	Sastry et al., 1977	Разные сорта
Томаты	0.17–0.39	Швебс, 1974	Длина листа с «черешком»
Томаты	0.305	El Sawah, 1980	
Томаты	0.211	Garg, Mandahar, 1972	
Томаты	0.25	Mabbett, Phelps, 1980	
Перец сладкий	0.696	Дымова, 1984	
Баклажан	0.71*	Кожемяченко и др., 1975	Рассчитано из формулы площади треугольника
Огурцы	0.52–0.54*	Волков, Селевцев, 1959	Для разных форм листа
Огурцы	0.840–0.738	Соколова, 1959	Уменьшается с уменьшением отношения длина/ширина
Огурцы	0.676	Коняев, 1970 а, б	
Огурцы	0.813–0.866	Mabbett, Phelps, 1980	
Тыква	0.72	Lakshmanan, Tajuddin, 1985	
Арахис	0.668	Nur, 1971	
Соя	0.732	Nur, 1971	
Соя	0.688; 0.751	Бабич, Макаров, 1969	Для центрального и боковых листочков

Таблица 7 (окончание)

Вид	Коэффициент k	Источник	Примечание
Соя	0.73	Головин, Рахметов, 1977	
Соя	0.704	Гюрова, 1980	Для двух сортов
Гречиха	0.68*	Кожемяченко и др., 1975	Рассчитана из формулы площади треугольника
Хлопчатник	0.77	Ashley et al., 1963	
Хлопчатник	0.515; 0.614	A simple..., 1977	Для двух сортов
Хлопчатник	0.69-0.72	Головин, Рахметов, 1977	
Сафлора	0.918	Nur, 1971	Для разных сортов
Сафлора	0.574-0.472	Sepaskhah, 1977	Для разных сортов
Клещевина	0.55	Lain, Misro, 1966	
Табак	0.69	Костенко, Торопова, 1974	
Табак	0.649-0.720	Mari, Torrecilla, 1986	Увеличивается от мелких листьев к крупным
Свекла столовая	0.624	Коняев, 1970 а,б	Разные сорта
Свекла сахарная	0.70-0.79	Коняев, 1970 а,б	Разные сорта
Капуста	0.74-0.85	Коняев, 1970 а,б	
Подсолнечник	0.779	Nur, 1971	
Репа	0.57	Коняев, 1970 а,б	
Все виды умеренной, тропической и аридной зон	0.667	Cooper, 1960	

Примечание. Звездочкой помечены коэффициенты, рассчитанные нами по авторским данным обмеров листьев.

как в пределах видов, так и в зависимости от географических и экологических условий произрастания растений.

При изучении 11 видов древесных растений из тропических лесов величина k варьировала в пределах $0.610 \div 0.777$, составляя в среднем 0.667 или $2/3(L \cdot B)$, которую, по мнению авторов исследования [Cain, de Oliveira Castro, 1956], и можно принять для расчетов. Проверка данного заключения, выполненная Г.Е. Долфом [Dolph, 1977] для 18 видов деревьев, кустарников и лиан из широколиственных лесов США, дала другие результаты. Различия между площадью поверхности листьев, определяемой с помощью планиметра и рассчитываемой через $0.667(L \cdot B)$, лишь для шести видов были недостоверны, для 10 видов достоверны на 5%-ном и для двух видов – на 1%-ном уровнях. Рассчитанные значения коэффициента k варьировали в пределах $0.416 \div 0.872$. Этот коэффициент, по мнению Долфа, следует определять для каждого вида растений и перерасчитывать каждый раз для новых местобитаний, ибо он зависит от факторов среды, в том числе от почвенных условий.

Сходный по сути с рассмотренным выше метод предложили К.Н. Лейл и М.Ш. Сабба Рао [Lal, Subba Rao, 1951], по-видимому, не знакомые с работой А. Граф-Марина. При сходной схеме обмеров листьев они использовали не отношение $A/(L \cdot B)$, как при расчете коэффициента k , а обратное ему, т.е. $(L \cdot B)/A = B_f$, назвав его «листовым фактором» (множителем). Нетрудно видеть, что $B_f = 1/k$ и, соответственно, $k = 1/B_f$. По «листовому фактору» и линейным промерам авторами этого метода предлагается формула для определения площади поверхности отдельных листьев:

$$\lg A = \lg L + \lg B_f - \lg k. \quad (1)$$

Используя выборки листьев одинакового объема (22 шт.) для ячменя, кукурузы, риса, сахарного тростника и пшеницы, получили следующую точность определения A по формуле (1): 2.3; 1.9; 0.86; 0.67 и 0.048%.

Предложенная в работе [Lal, Subba Rao, 1951] формула (1) не получила признания, поскольку площадь LA и в этом случае проще рассчитать по $1/B_f$. Кроме того, для тех же целей широко применяется метод регрессий, которыми выражаются связи между площадью LA (функция) и линейными размерами листовых пластинок (аргумент). В качестве аргумента чаще всего привлекают то же произведение $L \cdot B$, т.е. $x = L \cdot B$, а для более округлых листьев – L^2 или B^2 [Лябих, Волохин, 1965; Фулга, 1975; Камчатный, Синковец, 1981; и др.]. Но формулы для расчетов площади LA при этом могут быть разными:

линейными без свободного члена:

$$A = a(L \cdot B), \quad (2)$$

где $a = k$ в обсуждаемых выше предложениях;
линейными со свободным членом (b):

$$A = a(L \cdot B) + b, \quad (3)$$

поскольку при появлении из почки лист уже имеет некоторую площадь поверхности, выражаемую коэффициентом b . Гораздо шире по сравнению с формулой (3) применяется признающаяся более точной та же зависимость в логарифмической форме:

$$\lg A = a \lg(L \cdot B) + b, \quad (4)$$

с использованием как десятичных [Caruthers, 1929; Wendt et al., 1967; и др.], так и натуральных логарифмов [Olteanu, Pamfil, 1977].

Получаемые по формулам (2)–(4) результаты связи между A и $(L \cdot B)$ и особенно между A и L^2 , A и B^2 не всегда удовлетворительны для всей амплитуды значений аргумента, если не считать отрезков, на которых зависимость имеет прямолинейный характер. Особенно значительные расхождения обнаруживаются при изучении нарастания площади LA в сезонной динамике, поскольку в разные периоды онтогенеза листа форма зависимости между A и линейными размерами листьев может меняться, оставаясь для большого отрезка времени криволинейной.

Поэтому для аппроксимации экспериментальных данных здесь широко привлекаются криволинейные функции, прежде всего параболы 2-го порядка:

$$A = ax^2 + bx + c, \quad (5)$$

где x соответствует либо $L \cdot B$, либо L или B [Крюковский, 1966; Яцыно, 1977; Markovič, 1982; и др.]. Судя по величине среднеквадратического отклонения, замена уравнения (5) многочленом 3-й степени (уравнением кубической параболы)

$$A = ax^3 + bx^2 + cx + d \quad (6)$$

лишь ненамного улучшает результаты [Hoffman, 1971].

В ряде случаев, например, у вполне сформировавшихся листьев винограда [Мартыненко, Акрамов, 1985] при сравнении 7 уравнений для определения A в зависимости от L или B наименьшую относительную ошибку давала показательная функция

$$A = L^{bx}. \quad (7)$$

При применении для тех же целей степенной функции

$$A = ax^b \quad (8)$$

с одним или двумя линейными размерами в качестве аргумента получаются результаты, сходные с функцией (4), являющейся преобразованием уравнения (8) [Швебс, 1974; Просунко, Козел, 1979; и др.].

Параметры L и B , произведение которых служит основой для расчета коэффициента k , нередко используются и отдельно как аргументы уравнений множественной регрессии, решаемых как в абсолютном выражении [Comstock, Ehleringer, 1990; Markovič, 1982]:

$$A = a + b_1L + B_2B, \quad (9)$$

так и при трансформации переменных величин в логарифмический масштаб [Batens, Muncie, 1943; Lal, Subba Rao, 1951; и др.]. Нужно заметить, что в большинстве случаев точность аппроксимации по сравнению с простыми регрессиями повышается в этих случаях не так значительно, как это можно было бы ожидать.

При получении массовых материалов для площади поверхности листьев растительных сообществ в геоботанических и экологических исследованиях следует, очевидно, ориентироваться на наименее трудоемкие методы, причем как в отношении объемов выборки измеряемых параметров листьев, так и способов последующей математической обработки результатов.

Использование прямоугольника, вписывающегося в листовую пластинку или оконтуривающего ее, обусловлено в большей мере универсальностью такой геометрической фигуры и простотой расчета площади. Но в зависимости от формы листовых пластинок для измерения и расчета площади их поверхности целесообразнее использовать формулы площади других геометрических фигур: ромба, треугольника, эллипса, круга, например, для листьев морозки [Flower-Ellis, 1980в], а также площади двух и более фигур, взаимосвязанных общими сторонами (например, трапеции и треугольника и др.). Тем не менее в качестве базовой фигуры предпочтение здесь следует отдавать прямоугольнику, заменив по возможности замеры обоих параметров (L и B) на какой-либо один из них.

Остается неясным, в какой мере можно считать, что наличие тесной коррелятивной связи между L и B листовой пластинки дает право рассчитывать площадь LA по одному из этих параметров вместо произведения $L \cdot B$, хотя такие предложения высказывались неоднократно, вплоть до оформления соответствующих нормативов [Крюковский, 1966; и др.]. Отсутствие в достаточном количестве и для разных видов растений исследований, аналогичных работе Типтона [Tipton, 1987] и касающихся степени обусло-

вленности площади LA параметрами L и B в сравнении с $L \cdot B$, является определенным тормозом для методических разработок. Согласно Типтону, форма листьев в большей мере определяется параметром L по сравнению с параметром B , поэтому, казалось бы, выбор единственного линейного замера можно считать решенным. Но вряд ли эта рекомендация может быть универсальной для листьев всех видов растений.

Подбор конкретного метода обмеров листовых пластинок сложных листьев остается мало изученным вопросом, хотя, судя по данным Р.Г. Локарда с соавт. [Lockard et al., 1985] для листьев маниока, и в этом случае обсуждаемый метод признается перспективным. Листья маниока имеют от 3 до 9 листочков (чаще всего 5 и 7). Снятие контуров таких листьев в поле (выборки по 50 штук) с последующим планиметрированием и обмером отдельных листочков позволило определить их площадь поверхности и дать оценку связей этого параметра с L отдельных листочков, суммарной L и суммарным произведением $L \cdot B$ для всех листочков в листе. Оценка связей по коэффициентам корреляции и регрессии не выявила существенных преимуществ параметра L перед $L \cdot B$. Авторами сделан вывод, что площадь листьев маниока можно быстро определять по замерам длины отдельных листочков (прежде всего 2-го и 3-го) как наиболее длинных. С этой целью составлена специальная калибровочная таблица, учитывающая число листочков в листе и коэффициенты регрессии и корреляции, определяющие общую LA отдельных листьев.

Другим недостаточно проработанным остается вопрос об объеме выборок измеряемых листьев, чтобы обеспечить заданную точность эксперимента. Точность при определениях площади LA растений для экологических и геоботанических целей может быть ниже, чем в экофизиологических работах.

В.В. Корона [1987] проанализировал связь периметра листьев с их площадью и нашел, что при небольших выборках оба эти параметра связаны между собой линейно, а при больших объемах выборки, напротив, гиперболической связью. Следовательно, нужно быть очень осторожным при заимствовании имеющихся в литературе уравнений связи между площадными и линейными (особенно при замене $L \cdot B$ на L и B) показателями листьев. Привлечение в качестве аргумента параметров L и B в квадратичной форме, т.е. как L^2 и B^2 , будет несколько сглаживать переход от линейной к гиперболической связи с увеличением объема выборки.

Метод обмеров листовых пластинок относится к простым и наиболее доступным способам определения площади LA для интактных листьев. Другие методы чаще используются для дестру-

ктивных выборок: метод палетки, оконтуривания периметров или отпечатков листовых пластинок и даже прямого планиметрирования и др. При перенесении этих методов на интактные листья требуются дополнительные устройства (вроде переносных столиков и др.). Использование этих весьма трудоемких методов возможно лишь при ограниченном объеме исследований, но и в этом случае остается возможность существенного негативного влияния измерительных операций на состояние находящихся под наблюдениями растений, включая опасность их механического повреждения. Все это в равной мере относится к применению электронных и других аналогичных устройств для измерения площади поверхности интактных листьев. Телевизионные методы в большинстве случаев мало пригодны для определения площади поверхности отдельных листьев, но эффективны для динамики нарастания силуэтной поверхности побегов, с которой связывается площадь LA, определяемая в конце опыта деструктивными методами.

Для интактных растений пригодны также методы, основанные на комбинации интактных и деструктивных способов. В случае больших выборок наиболее удобным считается метод шаблонов, называемый нередко методом Болда [Bald, 1943] или методом стандартов [Heller, 1971]. В его основе лежит разбиение всего интервала площадей LA отдельных листьев, т.е. от наиболее мелких до самых крупных, на равные классы, каждый из которых характеризуется средними по площади LA типовыми листьями. Для этой цели весь интервал площадных размеров в арифметической шкале выражается в логарифмическом масштабе, а затем разбивается на принимаемое число классов — желательно не менее 15–18, но при небольшом размахе крайних значений число классов может быть и уменьшено (рис. 4). Ранжирование на классы может проводиться и в геометрической шкале, но с равным интервалом между классами; например, 0.1003 см^2 , т.е. $\lg(\sqrt[3]{2})$ [Humphries, French, 1963, 1964]. Последнее позволяет выделять условно стандартные классы при любой амплитуде краевых значений площади LA конкретных выборок. При сравнении данных, полученных при визуальном разделении листьев по классам, с результатами планиметрирования оказалось, что при выделении классов по геометрической шкале отклонения LA были меньше, чем при использовании арифметической шкалы с интервалом в 20 см^2 [Humphries, French, 1964].

После ранжирования для каждого из классов подбираются средние по площади LA типовые листья и строятся наборы их

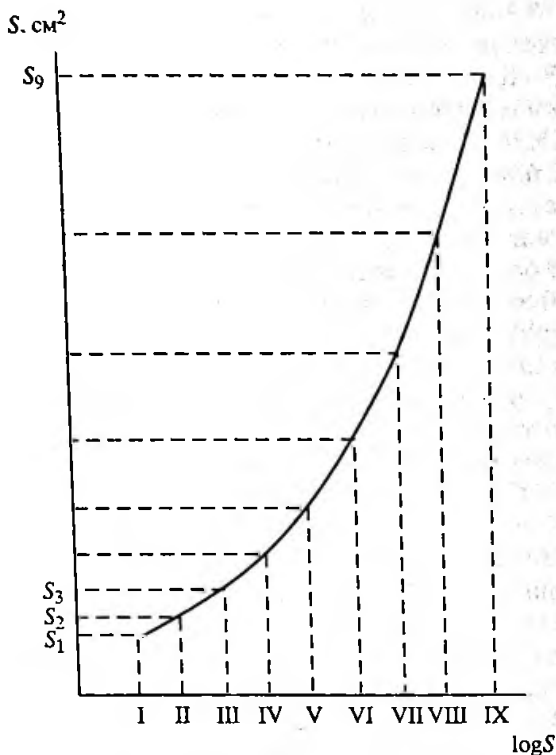


Рис. 4. Нахождение площади листьев ($S_1, S_2, S_3, \dots, S_9$), средней для каждого класса (I–IX) по методу Болда [по: Боханова, 1969]

шаблонов в виде отпечатков, контуров или наклеек листьев. Площадные параметры типовых листьев, очевидно, могут быть и линейными (например, L^2 или B^2), благодаря чему методика становится ориентированной на использование данных по обмеру листовых пластинок, в том числе в динамике их роста, при повреждении филлофагами.

Мы считаем, что данный метод пригоден только при использовании больших выборок, в том числе формируемых в пределах отдельных растений. Поскольку для каждого вида, сорта, расы растений необходимы индивидуальные шаблоны (как и для разных условий местопроизрастания), то этот метод более пригоден либо для сельскохозяйственных культур, либо для доминантных видов растительных сообществ. Различие формы листьев в зависимости от времени появления, что свойственно некоторым видам растений (картофель, помидоры и др.), требует не только построения нескольких наборов шаблонов, но и организацию на-

блюдений за листьями определенных порядков [Bald, 1943; Humphries, French, 1963].

Метод шаблонов является скорее деструктивным, чем интактным, поэтому оценку его точности предстоит обсуждать вместе с другими методами. Для интактных растений могут использоваться, кроме того, многие расчетные методы определения площади LA, которые мы относим к косвенным методам. В их основе обычно лежат деструктивные методы, а определяемая при этом площадь LA посредством аппроксимирования выражается через какой-либо легко измеряемый параметр отдельной ветви, дерева и т.д.

Деструктивные методы определения площади поверхности листовых пластинок

Существует много методов определения площади LA листьев, отделенных от растения, поскольку снимается основное ограничительное требование для интактных методов – сохранить исследуемый объект живым. Поэтому к листовым пластинкам можно применять различные воздействия, а ограничительным требованием остается лишь сохранение формы и размеров листьев. Следует считаться с тем, что отделенные от стебля листья подвергаются высыханию, процессам брожения и т.п. Все это сопровождается уменьшением не только их массы, но и площади поверхности.

Поскольку определение площади LA свежесобранных листьев не всегда возможно, то рекомендуется какое-то время выдерживать их или хранить при низких температурах. Так, Л. Нильсон [Nilsson, 1984] выдерживал свежесобранные листья ивы корзиночной в течение четырех часов при температуре -15° . Спустя несколько дней общая площадь их LA уменьшилась на 0.3–0.4%, тогда как при отсутствии обработки холодом – на 3.1%. Ошибки при измерении площади LA в случае замораживания листьев не наблюдалось ($\pm 0\%$), без заморозки же площадь LA уменьшалась на 1.7%. В другой работе этого же автора [Nilsson, 1983] указано, что можно выдерживать листья ивы при температуре -15°C в течение одного часа.

Все упомянутые выше методы для интактных листьев пригодны, причем с меньшими затратами труда, и для измерения площади поверхности отделенных от растения листьев. Прежде всего это относится к методу линейных размеров. Для измерений L и B листьев можно использовать специальные палетки из плексигласа или других видов оргстекла. При разметке палетки на

клетки в 1 см^2 можно подсчетом сразу же определять площадь листьев [Ничипорович и др., 1961]. Палетки, размеченные параллельными линиями, очень удобны для прямого определения площади линейных листьев знаком методом трапеции [Ondok, 1968]. Палетка накладывается на лист так, чтобы край ее совпадал с основанием листа. Затем на каждой линии измеряются расстояния, совпадающие с листовой пластинкой, т.е. весь лист как бы разделяется на несколько равновысоких трапеций с треугольником в верхушечной части. Площадь поверхности листа – всех трапеций вместе и отдельно треугольника – рассчитывается по специальным формулам.

Среди деструктивных методов измерения площади LA достаточно точным и умеренно трудоемким, к тому же используемым обычно в качестве стандарта, признается *метод планиметрирования*. Точность определения площади при использовании обычных планиметров составляет по паспортным данным приборов до ± 0.5 , но для сильно зазубренных листьев возрастает до $\pm 2\%$, меняясь незначительно ($\pm 1-2\%$) для оптических и электронных планиметров, когда обеспечивается мгновенный расчет площади листовой пластинки при обведении ее контура.

При ручном планиметрировании на точность измерений существенно влияет степень зазубренности кромки листовых пластинок, с чем приходится считаться и при обведении контура листьев на бумаге для последующих измерений, в селекционных исследованиях и т.д. Для характеристики листьев по фактору изрезанности их кромки использовались теоретические положения фрактальной геометрии (fractal geometry) [Mandelbrot, 1977] в сочетании с компьютерной техникой. Для листьев девяти древесных пород США было установлено [Vlcek, Cheung, 1986], что степень краевой расчлененности их листьев варьирует от 1.02 ± 0.000 (липа американская) до 1.22 ± 0.026 (клен сахарный) и 1.22 ± 0.035 (дуб белый).

Наиболее распространенным (и основным в зарубежных исследованиях) методом измерения площади LA до недавнего времени оставался фотометрический метод. В сущности, он основан на точечном методе, причем точки, контролирующие определенные площадные ячейки на приемнике прибора, представлены фотоэлементами. Ослабление листом части направленного светового потока фиксируется фотоэлементами и по силе тока регистрируется гальванометром. По показаниям гальванометра на специально построенной калибровочной шкале считывается значение площади поверхности [Ничипорович и др., 1961]. Хотя точность данного метода для отдельных листьев может достигать 15%, в

выборках для 9–10 листьев она составляет не более $\pm 1.5\%$ [Ondok, 1968].

И.К. Маршаллом [Marshall, 1968a] описан комбинированный метод, сочетающий фотографический и фотоэлектрический способы планиметрирования. Проанализированы источники и величины ошибок метода, в том числе и за счет угла наклона листьев. Точность метода в среднем составляет $\pm 1\%$, но для отдельных образцов может возрастать до 10%.

На сходных принципах фотометрии разрабатывались и другие измерительные установки для определения площади LA как травянистых растений в целом, так и с более тщательной дифференциацией отдельных деталей листьев, особенно из числа сильно рассеченных [Geuger, 1964]. Каждому измерению, в том числе с получением отпечатков на контрастной позитивной фотобумаге, обычно предшествует контрольный замер поглощения света листом черной бумаги с заранее известной площадью поверхности. По свидетельству Е. Гейгер, работавшей с луговыми растениями, для определения площади LA одного вида растений достаточно 25–30 измерений, причем точность метода (в среднем для разных видов) составляет $\pm 1\text{--}3\%$. Считается, что неполное поглощение света листом искажает воздействие световой энергии на фотоэмульсию, что может приводить к ошибкам в определении площади LA.

По материалам конкретных измерений для наиболее распространенных видов луговых растений Е. Гейгер [Geuger, 1964] были составлены специальные матричные шкалы площади LA в единицах относительного заполнения листьями полигона размером 100×190 см, разделенного на более мелкие прямоугольники. На бумагу равномерно выкладываются листья таким образом, чтобы они не касались друг друга. Разная «плотность» заполнения листьями поля и характеризует площадь LA, выражаемую в процентах. Для всех видов растений шкалы были построены с 5%-ным шагом, но в разных предельных диапазонах для площади LA.

Однако в настоящее время такого рода фотометрические методы измерения площади LA практически утратили свое значение. За рубежом почти повсеместно для этих целей используются микропроцессорные измерители. С их помощью величина проекционной площади LA выносится на дисплей и одновременно фиксируется в блоке памяти для последующей обработки. В странах СНГ такие приборы серийно пока не выпускаются. За рубежом они производятся разными фирмами. Наибольшим распространением пользуются измерители площади листьев фирмы Lambda

Instruments Corp. Inc. из г. Линкольна, шт. Небраска (США), в частности LI-COR-3100 и другие модели. В Англии измерители площади поверхности (например, Delta-T) выпускаются компанией Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK. Выпускаются приборы аналогичного назначения и в Японии.

Точность измерений площади поверхности листьев и других тел на таких установках указывается в паспортных данных прибора. Но для листьев растений она не всегда может быть достигнута из-за возможного просвечивания листовых пластинок, а также некоторой размытости поглощения света по краям листа на контакте его с приемной поверхностью прибора. Поэтому считается, что фактическая точность электронных измерителей площади LA должна различаться для разных видов растений, достигая крайнего значения в $\pm 5\%$.

Сильная морфологическая дифференциация иголок у хвойных, прежде всего по форме поперечного сечения, в зависимости от положения хвои в кроне и года ее формирования, очевидно, сильнее сказывается на точности определения площади поверхности хвои, чем листовых пластинок.

Среди деструктивных методов определения площади LA самым простым и доступным, хотя и довольно трудоемким, остается *метод отпечатков*. Имеются многочисленные модификации этого метода как в отношении получения отпечатков, так и последующего расчета их площади. Отпечатки, в частности, можно получить: а) обведя контур листа карандашом на бумаге; б) фотографируя или посредством фотоконтактного метода; в) контактно на светочувствительной бумаге; г) обрызгивая листья на белой бумаге водорастворимыми красками; д) обрызгивая листья на бумаге, обработанной сухими красителями; е) используя пресс; ж) с помощью ксеркса и т.п. Многие из этих способов обеспечивают получение отпечатков, пригодных для увеличения масштаба.

Разнообразны и приемы, используемые для определения площади отпечатков. Практически все они включают неdestructивные методы: линейных обмеров, использования палетки, шаблонов, планиметрирования и др. Но здесь часто применяются и более упрощенные приемы, связанные с весовым методом и последующим определением в качестве переводного коэффициента от массы к площади поверхности показателя SLA. Последний при этом может рассчитываться как для бумаги, на которой сделаны отпечатки, так и для самих листовых пластинок. В первом случае должны быть взвешены и листья, и их отпечатки, затем определяется площадь поверхности бумажных отпечатков, а по SLA

бумаги (площади единицы её массы) и массе листовых пластинок определяется SLA самих листьев. Определение SLA бумаги требует очень точного взвешивания образцов бумаги в качестве эталонов площади и равномерной толщины бумажного листа в разных его частях.

Если метод отпечатков использовать вместе с регрессионным методом, то из метода можно исключить планиметрирование и определение SLA бумаги. Для этого необходимо: 1) из предназначенной для отпечатков листьев бумаги вырезать несколько (8–10 шт.) квадратов разной величины, чтобы площади их более или менее находились в пределах разброса площади листьев; 2) по любой из формул (1)–(4) выразить зависимость площади бумаги от её массы; 3) получить отпечатки листьев, взвесить их и по коэффициентам уравнений регрессии рассчитать площадь [Beerling, Fry, 1990].

При определении же SLA листьев взвешиваются, как правило, их образцы (в том числе и отдельные листья), площадь которых либо уже известна, либо подлежит определению. Проще всего, конечно, определить площадь отдельных листовых пластинок на электронных измерителях, а после взвешивания рассчитать SLA как среднюю для выборки величину. Однако чаще приходится предварительно формировать навески с известной площадью LA, высекая пробойником диски (100–250 шт. и более) из листовых пластинок [Ничипорович и др., 1961]. Метод высечек пригоден для средних и крупных по размерам листьев, поскольку у дисков небольших диаметров оказывает влияние краевой эффект из-за деформации тканей по периметру высекаемых дисков, не говоря о снижении точности взвешивания. Неоднородность толщины листовых пластинок, их жилкования, а также соотношения паренхимных и склеренхимных тканей в разных частях листа должна обуславливать существенное, в зависимости от видовой принадлежности растений, варьирование точности в определении LA. При формировании образцов высечек из дисков следует считаться с этими различиями [Росс В., 1967], хотя не всегда такие различия в структуре листа можно уменьшить за счет тщательности выбора мест высечек в пределах листовых пластинок.

Считается, что точность определения площади LA методом высечек находится в пределах $\pm 10\%$. Но такую же и даже 5%-ную точность можно обеспечить и менее трудоемким путем, определяя площадь LA для отдельных достаточно крупных (до 25–50–100 г) навесок листьев на палетках большой площади (до 0.5 м²). Эту методику, которую можно назвать «методом раскладки», мы ис-

пользовали при определении LAI и его изменения в толще полога мелколиственных древостоев [Рождественский и др., 1986].

На лист оргстекла (по длине и ширине около 1 м) наклеивали миллиметровую бумагу, на которой отграничивали поле размером 50 × 50 см. Затем прокрашивая разным цветом горизонтальные и вертикальные линии, получали поля любого меньшего размера (25×25, 25×10, 10×10, 5×5 см). Это позволяло работать с листьями любых размеров. При необходимости стекло подсвечивалось снизу электролампой.

На квадраты и прямоугольники, нарисованные на бумаге, выкладывали листья (с предварительно удаляемыми черешками) таким образом, чтобы при максимальной заполненности не было взаимоперекрытий. Затем листья накрывали другим листом оргстекла. На отдельном листе миллиметровой бумаги копировали впритык друг к другу контуры всех пустот между листьями. После этого листовые пластинки и (отдельно) черешки с них помещали в бумажные пакеты, высушивали при температуре 105° и взвешивали с точностью 0.1 г (для пластинок) и 0.01 г (для черешков).

Площадь поверхности листовых пластинок рассчитывали по разности между площадью использованного для раскладки листьев поля и суммарной площадью пустот между листьями. По этой величине и сухой массе листьев каждого взятого образца определяли SLA, получая потом средние значения SLA в любых сочетаниях (для кроны дерева, отдельных слоев полога крон, разных деревьев и т.п.).

На обработку одного образца уходило обычно 10–15 мин времени, т.е. методику можно считать нетрудоемкой. Достаточная точность в определении величин SLA достигалась уже для 3–5 образцов, но при взятии смешанных образцов листьев с нескольких деревьев в пределах отдельного вертикального слоя полога было достаточно и 1–2 образцов. Если планировался анализ изменчивости SLA в зависимости возраста деревьев, их рангового и экологического положения и т.п., то повторность образцов должна быть пятикратной и больше. Очень важно соблюдение требований, касающихся использования свежесобранных листьев или, в крайнем случае, хранения образцов в холодильнике.

Проекционную площадь поверхности листьев нельзя признать абсолютным показателем, ибо поверхность листа не идеально плоская из-за жилкования, гофрированности, опушения. Считается, что более реальные значения площади LA у таких растений можно получить *методом монослойной поверхностной седиментации взвесей или твердых тел каких-либо веществ*. Хотя методику в ее адсорбционном варианте начали применять

для определения площади поверхности всасывающих корней [Колосов, 1962], а затем и хвои [Дороничев, 1969], она пригодна (разумеется, в случае необходимости) и для листьев, прежде всего, морщинистых.

Сущность метода заключается в погружении образцов корней или хвои на 1.5 мин в раствор метиленовой синьки. Адсорбционная поверхность образцов определяется при этом либо колориметрически — по изменению концентрации опытного раствора, либо по вытеснению метиленовой синьки в растворе CaCl_2 после двукратного погружения в нее «подсиненных» органов растений.

Если применение адсорбционного метода для определения площади активной поверхности корней отвечает функциональному назначению этой поверхности, то перенесение метода на работу с хвоей вряд ли можно признать корректным. Хотя Н.И. Дороничев [1969] и отмечает сближение полученных им результатов с определениями площади поверхности хвои расчетным путем по формуле Л. Тирена [Tieren, 1927], свойственный хвое восковой налет вряд ли может обеспечивать равномерную седиментацию частиц синьки по ее поверхности. Поэтому более надежным представляется *метод седиментации*, являющийся дальнейшим развитием метода адсорбции [Thompson, Leyton, 1971]. Метод прошел успешную проверку при определении площади поверхности хвои [Drew, Running, 1975; Вепеке, 1979; Davies, Вепеке, 1980]. В качестве эталонов оценивают при этом седиментацию и на образцах листьев с точно измеренной площадью их поверхности. Предметом седиментации служат псевдосжиженные (fluidized) стеклянные шарики промышленного производства с дифференцированным диаметром от 0.060–0.080 до 0.090–0.102 мм. Техника измерения заключается в следующем. В сосуд, на дне которого насыпаны стеклянные шарики, помещаются сначала точно измеренные по площади различные эталоны (квадраты из пластинок листьев или бумаги), предварительно обработанные липкими соединениями и взвешенные. После этого аэродинамическим путем приводится как бы в «кипение» масса из шариков, которые однослойно выстилают поверхность, обработанную адгезивом. Образцы взвешиваются во второй раз, и по разности двух взвешиваний определяется масса шариков в расчете на единицу площади поверхности образца стандартов. Такая же процедура повторяется потом для образцов хвои, представленных отдельными пучками, побегами, сеянцами и т.д. Для таких исследований на базе микрокомпрессора сконструирована специальная установка [Davies, Вепеке, 1980], обеспечивающая существенное повышение производительности труда исследователя.

В зарубежной литературе, особенно американской, в последнее время для определения площади LA отдельных деревьев широко используется величина отношения площадей LA/SA как некоторый постоянный показатель на уровне видов древесных пород или отдельных древостоев. Метод отношения площадей LA/SA применяется чаще для хвойных пород, но в редких случаях и для лиственных [Grier, Waring, 1974; Waring, Schlesinger, 1985; Miller et al., 1987; и др.]. В основу метода положена теоретическая модель трубок, согласно которой у растений (во всяком случае у деревьев и кустарников) поддерживается определенная сбалансированность между всасывающей, проводящей и транспирирующей поверхностями [Shinozaki et al., 1964a, 1964b; Oohata, Shinozaki, 1979; Waring et al., 1982; Chiba, 1990a; и др.].

Первоначально модель трубок использовали для выявления соотношений массы листьев (хвои) с площадью сечения ствола под кроной. Затем был предложен более корректный принцип выявления этой взаимосвязи, а именно – зависимость площади LA деревьев от площади сечения заболони на том же сечении ствола [Waring et al., 1982], причем последний параметр стал рассчитываться по площади SA, замеряемой на высоте 1.3 м от поверхности почвы. Вначале представлялось, что для методических целей можно воспользоваться осредненными для отдельных видов значениями отношения площадей LA/SA. Однако дальнейшие исследования показали некоторое варьирование отношения LA/SA как для древостоев, различающихся условиями местопроизрастания, возрастом, полнотой, густотой, так и для деревьев разной толщины в пределах конкретных древостоев. Поэтому метод отношения площадей LA/SA допускает определенные ограничения, но он пригоден для условий, когда невозможно бывает использование деструктивных методов (заповедники, крупномерные деревья и т.д.), особенно в горных хвойных лесах старого возраста, т.е. там, где использование других методов ограничено.

Дальнейшее развитие модели трубок, ориентированное на выявление закономерностей вертикального распределения массы фотосинтезирующих и скелетных органов крон деревьев [Oohata, Shinozaki, 1979], в том числе в зависимости от площади SA на разной высоте ствола, обеспечивает дальнейшую разработку методики, пригодной для послойного определения массы листьев в пологе, а по параметрам SLA – площади LA отдельных деревьев.

Судя по исследованиям, массу фракций крон деревьев эвкалипта царственного [West, Wells, 1990], осины, березы и ольхи серой [Рождественский и др., 1991] можно определять по общим для

древостоев разного возраста уравнениям, без взятия в каждом случае модельных деревьев. То же, по-видимому, справедливо и при определении площади LA деревьев на основе близких к инвариантным относительным морфолого-продукционным показателям. При этом в качестве аргумента функций пригодны не только общая площадь сечения ствола или площадь SA под кроной, но и площадь сечения ветвей I порядка (как при индивидуальном учете ветвей, так и суммарно для дерева). При необходимости соблюдения общего подхода всю крону дерева целесообразно уподобить одной ветви [Attiwill, 1966].

Сходная методика предлагалась для определения массы (и поверхности) листьев в старых древостоях Ю.Л. Цельникер [1963], а в молодых посадках М.С. Родионовым [1956, 1959]. В молодых насаждениях, где возможен непосредственный обмер ветвей, сначала замеряются диаметры всех ветвей модельных деревьев, затем отбираются учетные ветви, у которых определяется масса и (или) поверхность листьев, и, наконец, регрессионным методом выражается зависимость между диаметром ветви и массой (или поверхностью). Согласно результатам переходят на уровень отдельных деревьев.

Методика Ю.Л. Цельникер, апробированная для лиственных древесных пород в 110-летнем сложном сосняке и 70-летнем дубняке, довольно трудоемка и включает три этапа: 1) подсчет числа скелетных ветвей и выбор средней из них (с использованием бинокля), 2) подсчет числа облиственных побегов на каждой из выбранных ветвей, 3) подсчет среднего числа листьев на одном побеге, 4) определение массы (поверхности) одного листа. По мнению Ю.Л. Цельникер, для получения результатов с 3%-ной точностью достаточна выборка из 100 деревьев (и соответственно средних ветвей) каждой породы, 20 побегов с каждого дерева – для подсчета числа листьев и 50 листьев – для определения их средней массы. Для отдельных деревьев наблюдается большой разброс данных, при этом из-за разности знаков результаты для совокупности модельных деревьев сглаживаются до 1–15%, но с занижением результатов. Уязвимые пункты метода: 1) необходимость визуального двухприемного подсчета (ветвей и побегов), 2) выбор средней ветви. Последняя процедура даже в доступном для обмера ветвей положении крон деревьев оказывается очень сложным делом. Гораздо перспективнее, на наш взгляд, эту методику сочетать с замером всех ветвей и последующим взятием (срезанием) одной или нескольких учетных ветвей для определения массы и поверхности листьев, т.е. использовать регрессионный метод сначала на уровне учетных ветвей, а затем – на уровне модельных

деревьев. Другими словами, использовать методику, впервые предложенную В.Х. Каммингсом [Cummings, 1941].

Метод последовательного подсчета числа ветвей, побегов и листьев на выбранных ветвях следует считать косвенным методом. Ориентированным скорее на определение LAI, чем площади LA отдельных особей. Для определения LAI и LA плодовых деревьев садоводы применяют свои специфические методики. Например, *метод горизонтальной проекции сферы кроны* [Heipniske, 1963], сущность которого состоит в «рассекании» кроны через центр ствола двумя взаимно перпендикулярными вертикальными плоскостями в направлении север-юг и запад-восток. Затем крону как бы «развертывают» на плоскость и делят на четыре равные горизонтальные полосы и 16 вертикальных полосок. В результате получается 64-ячеистая решетка, в которой каждая ячейка нумеруется соответствующим образом. После замеров в расчете на такие ячейки вычисляется объем пространства кроны, а по отношению к площади проекции кроны – площадь LA (в процентах от общей LA дерева).

Дальнейшее совершенствование данной методики связано с использованием вместо рисунков двух взаимно перпендикулярных фотографий дерева в безлистном состоянии [Yamamoto, Yamaguchi, 1989]. Ствол и ветви по фотографиям фиксируются в системе координат трехмерного пространства. Затем по специальной программе рассчитывается объем кроны и его «полезной» части, профиль кроны и ствола, длина и число побегов, число листьев. Площадь LA, предварительно определяемая по замерам освещенности в облиственной кроне, также вводится в модель. В результате получается компьютерная модель кроны, как бы построенная из отдельных блоков ее кронового пространства.

У некоторых растений бывает слабо выражена дифференциация листьев по размерам и форме, что позволяет определять площадь простым подсчетом числа листьев, причем даже в сезонной динамике их появления. *Метод подсчета числа листьев с целью определения площади их поверхности* применил Ф. Кубичек [Kubiček, 1975] для ясенника пахучего (*Asperula odorata*), у которого площадь одного листа, равная, в среднем, 1 см², несущественно менялась в отдельные годы. В отношении же среднего за сезон значения SLA наилучшим соответствием отличаются листья из сбора в начале мая. Возможно, что настоящий метод пригоден и для других видов подмаренника, а также для ряда растений с розеточными листьями (грушанки и др.).

Тот же автор [Kubiček, 1971] указывает, что при случайном отборе 70 и 100 листьев из опада дуба скального и обмере макси-

мальных значений их длины и ширины и определении площади поверхности по уравнению регрессии от $L \cdot B$ отклонения для среднего листа выборки составили соответственно 1.97 и 1.56 см² (или 6.42 и 5.68% от площади среднего листа).

Таким образом, располагая предварительно полученными для отдельных древесных пород уравнениями, коэффициентами и другими результатами, экологические исследования можно существенно упростить расчетами, учитывая лишь число поступающих в опад листьев и эпизодически замеряя их длину и ширину.

В экологических ситуациях, связанных с оценкой деятельности филлофагов, т.е. организмов, отчуждающих часть листовой поверхности растений, используется обычно какой-либо из перечисленных выше методов определения площади LA [Bray, 1964; Robinson et al., 1970; Медведев, Каландадзе, 1972; Reichle et al., 1973; Богачева, 1979; и др.]. При этом оценки потерь площади LA служат нередко и для расчетов консумпции по массе и энергии. Следует безоговорочно согласиться с И.А. Богачевой [1979], что к получаемым количественным оценкам консумпции следует относиться очень осторожно и по возможности отдавать предпочтение относительным показателям перед абсолютными, а также полностью отказаться от использования всех форм весового метода, включая и расчет SLA поврежденных листьев. Нужно стремиться к привлечению методов непосредственного определения площади LA погрызенных листьев, в частности, всевозможными методами планиметрии, а при «нормировании» глазомерных оценок повреждений листьев в баллах (по Богачевой) использовать метод шаблонов или Болда.

Можно выдвинуть несколько доводов против применения в таких исследованиях весовых методов определения абсолютной площади LA: 1) недоучет различий SLA в зависимости от абсолютного (календарного) возраста листьев, их положения в толще растительного слоя и т.п.; 2) разномасштабность материальных потерь от консумпции листьев как в разные фазы их роста, так и в сравнении с листьями в зрелом состоянии; 3) игнорирование энтомологами факта, что на границах погрызов формируются в основном раневые склеренхимные ткани, вследствие чего внутренняя структура здоровых и пораженных листьев в фотосинтетическом отношении оказывается различной.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что выбор метода определения площади LA обусловлен прежде всего задачами исследования. Если к последним относится получение сравнительных характеристик фитоценозов и экосистем, в частности, на основе LAI, то главным критерием в выборе методики должен стать фактор

трудозатрат, особенно в тех случаях, когда нет возможности использовать для этих целей современную электронную технику.

Оценка точности отдельных методов определения площади LA предпринималась неоднократно, обычно при этом сравнивали разные методы на примере одних и тех же выборок листьев. Чаще всего за истинные значения принимали результаты, получаемые планиметрированием. Напомним, что точность последнего метода для полярных планиметров составляет до $\pm 2\%$, для оптических до $\pm 1\%$.

Проверка метода линейных размеров, т.е. после предварительного определения $k = A/L \cdot B$ для выборки в 22 листа на выборках того же объема, но уже других листьев, показала [Polster, Reichenbach, 1958], что для отдельных листьев тополя отклонение от данных планиметрирования варьирует от -5.81% до $+7.38\%$, хотя большая часть значений находится в интервале $\pm 2-3\%$. В целом же для равнообъемной выборки (шесть выборок листьев топей разных видов и клонов) составляет от ± 0.02 до $\pm 0.38\%$, а для выборки сильно зазубренных листьев поросли березы $\pm 0.82\%$. Другими словами, при взятии 20-25 листьев метод линейных размеров дает почти такие же результаты, как и планиметрирование. Сходный характер отклонений расчетных данных от фактических наблюдается и при использовании формулы (1).

Аналогичный результат получен и Н.С. Бохановой [1969], использовавшей для сравнения точности разных методов определения площади 10 выборок (по 10 штук в каждой) листьев дуба черешчатого. По сравнению с методом обведения контура листьев на миллиметровой бумаге метод линейных размеров, в среднем, показал точность $+0.9\%$ (с колебаниями от -4.2% до $+7.3\%$), метод шаблонов или Болда -1.8% (колебания $-5.9...+3.0\%$), метод отпечатков на фотобумаге -4.2% (пределы $-5.8...-1.2\%$), весовой метод способом высечек $+8.5\%$ (пределы $+1.7...+17.8\%$), т.е. двум последним методам для листьев дуба свойственны систематические ошибки.

Ф. Кубичек [Kubiček, 1974] сопоставил точность определения площади LA для выборки из 100 листьев граба, собранных в период максимального листопада. Сравнение четырех методов: 1) обычного планиметрирования (стандарт), 2) фотопланиметрирования, 3) ранее установленных регрессий (от $L \cdot B$), 4) шаблонов или стандартных шкал [Heller, 1971] при измерении с точностью 1 см, показало, что лучший результат (точность 4.07%) получен для метода регрессий, тогда как фотопланиметрирование и стандартная шкала заметно занижали результаты (точность соответственно -2.82 и -8.42%).

Для простых листьев бука точность метода шаблонов (стандартов) или метода Болда составляет $\pm 3\%$ [Heller, 1971], т.е. близка к точности планиметрирования.

Дальнейшему совершенствованию метода шаблонов были посвящены специальные исследования [Humphries, French, 1963, 1964]. Используя постоянные классы в 0.1003 см^2 для листьев томатов, визуально было «промерено» 246 листьев, у которых затем была измерена общая площадь планиметром. Среднее значение отклонений расчетных показателей от истинных составляло $+10.3\%$, а с увеличением номера класса возрастало от $+1.0$ до $+13.7\%$. Последующая разбивка всей совокупности листьев на шесть блоков и взятие только 11-го и 15-го листьев выявили для блоков следующие отклонения площади, учтенной по шаблонам, от истинной: для 11-го листа в пределах $0.9+11.2\%$, для 15-го листа $5.3+9.9\%$, а для 11-го и 15-го листьев вместе 6.6% [Humphries, French, 1963]. Как считают авторы этого исследования, точность метода шаблонов можно повысить за счет лучшей ранжировки классов в пределах выборки.

Изучая возможность замены стандартов типовых листьев на шаблоны геометрических фигур, те же авторы [Humphries, French, 1964] использовали ранжирование классов в геометрической и арифметической шкалах, к тому же в качестве контуров стандартов брали эллипс (для листьев свеклы), круг и квадрат (для листьев томатов и свеклы). В ходе двух замеров было использовано 132 листа свеклы и 175 листьев томатов. Для обеих культур общее отклонение площади «листьев» по шаблонам от определений планиметром в геометрической шкале составило: по кругу -0.2% , по квадрату -0.8% , по эллипсу -2.9% , в арифметической шкале соответственно $+2.2$, $+1.8$ и $+1.5\%$. Если же шаг выборки классов сделать более уточненным, то благодаря этому погрешность удаётся снизить в среднем на 3% , а за счет более тщательного прикладывания шаблона к листовой пластинке — еще на 1% .

Д.Р. Ондок [Ondok, 1968] оценивал точность определения площади LA линейных листьев тростника предложенным им методом трапеций в сравнении с четырьмя другими методами. Для 10 образцов листьев по выбору в качестве стандартного метода обведения контуров листовых пластинок на миллиметровой бумаге были получены следующие стандартные ошибки: метод трапеции $\pm 0.75 \text{ см}^2$, весовой метод при планиметрировании ручным планиметром ± 2.71 , при использовании фотоэлектрического планиметра $\pm 2.46 \text{ см}^2$. Другими словами, метод трапеций для таких листьев оказывается наиболее точным, не говоря уже о небольших трудозатратах при его применении.

В специально выполненной методической работе [Beerling, Fgy. 1990] анализ точности, амплитуды изменчивости и требуемого времени был осуществлен для пяти методов определения площади LA, три из которых были аналоговыми: 1) регрессионный — на основе связи площади и массы отпечатков на миллиметровой бумаге. 2) планиметрирование, 3) графический с получением копий на прозрачной миллиметровой бумаге и подсчетом клеточек размером 1 мм². Остальные два метода микропроцессорные, с использованием: 1) измерителя площадей Delta-F; 2) сканирующего прибора L-3000, в обоих случаях в сочетании с дисплейным изображением и записью силуэтного облика листьев фотокамерой. При этом использовали листья четырех форм (двоякоперистые, ланцетные, эллиптические и треугольные), из которых формировали две группы по размерам: > 3000 мм² и ≤ 3000 мм². Во всех случаях объем выборки листовых пластинок был равен 200 экземплярам.

Оценку всех пяти методов отдельно выражали двояко: 1) точность — с помощью регрессионной функции (по коэффициентам регрессии и детерминации), 2) изменчивость данных — по средним величинам ошибок и их стандартным отклонениям (отдельно для листьев обеих групп по размерам). Точность всех методов была высокой ($R^2 \geq 0.99$), лишь планиметрирование для треугольных и (особенно) двоякоперистых листьев снижало оценки (R^2 , соответственно, 0.95 и 0.68). Точность регрессионного метода определения площади LA листьев треугольной и эллиптической формы возрастала с увеличением площади листовых пластинок. Для всех остальных методов отмечалось снижение точности определений по мере уменьшения размеров листьев. Разброс оценок, если ошибки индивидуальных измерений выражать в процентах от средней ошибки, был обусловлен формой листьев. У двоякоперистых листьев он был максимальным для метода планиметрирования и при использовании электронного измерителя площади. Сходный характер свойствен и эллиптическим листьям, хотя второе место переходит здесь к графическому методу.

Гораздо существеннее различия сравниваемых методов по трудоемкости. Общий расход времени для измерения площади LA 200 штук листьев регрессионным, планиметрическим и графическим методами составляет соответственно 261, 97 и 379 мин, тогда как с использованием измерителя площади и видеотехники лишь 57 и 46 мин, т.е. в 2–7 раз меньше. В общих трудозатратах на подготовку образцов листьев для анализа с использованием тех же методов требуется соответственно 45, 5 и 12 мин.

Таким образом, наибольшую точность и быстроту выполнения операций обеспечивали оба микропроцессорных метода, базирующиеся на дорогом оборудовании. Регрессионный и графический методы были наиболее дешевыми, но требовали больших затрат рабочего времени.

Способы определения площади поверхности хвои

Иглы голосеменных видов растений в отличие от простых листовых пластинок покрытосеменных представляют более сложные стереометрические образования. Листья в большинстве случаев моносимметричны, хвоя, как правило, бисимметрична. Хвоя имеет обычно 3-4 (иногда 5) сторон или компонентов поверхности, причем некоторые из них могут включать элементы сфер. Листовые пластинки мало дифференцированы в пределах вида и даже особи, но значительно различаются по размерам. Хвое свойственно существенное, экологически обусловленное разнообразие формы, особенно из-за изменчивости ее поперечного сечения у темнохвойных древесных пород. У ели, например, даже в пределах одного дерева поперечное сечение хвои из разных слоев кроны меняется от правильного ромбического в вершинной части дерева до почти плоского в основании кроны. Длина хвои меняется в зависимости от года своего формирования. У сосны хвоя собрана в пучки (по 2, 3, 5 шт.) почти одинаковых по размерам хвоинок. Поэтому предметом определения площади поверхности служат как отдельные хвоинки, так и их объединения в пучки. Плотность охвоения, т.е. число пучков на единицу длины побега, также может значительно меняться в зависимости от скорости сезонного роста побегов.

Если не считать случаев изогнутости хвои, то ее длину можно сравнительно легко измерить линейкой. Определение других размеров хвои на ее поперечном сечении (ширины граней, толщины, радиуса и др.) очень часто осуществляется оптическими инструментами.

Главным фактором, определяющим площадь поверхности хвои, остается форма ее поперечного сечения: именно она определяет выбор стереометрической формулы для вычисления поверхности (равным образом и объема) хвои с учетом длины последней. Отсюда решающее значение имеет выбор стереометрического уподобления какому-либо геометрическому телу как отдельных хвоинок (приближение к полуцилиндру, полуэллипсоиду,

трех- и четырехгранной призме и т.д.), так и пучков хвои (приближение к цилиндру, эллипсоиду и др.). Сама площадь поверхности хвои рассчитывается затем либо по линейным размерам хвоинок и пучков, включая периметр поперечного сечения, либо через объем отдельных хвоинок и (чаще) пучков хвои. При этом вдоль длины хвоинки сечение может меняться, выражая ее веретенообразную форму.

Следовательно, разработка **интактных методов** для определения площади поверхности отдельных игл или пучков у хвойных сопряжена с существенными трудностями. Размеры ширины и толщины хвои находятся обычно ниже предельных значений при использовании компьютеров и видеотехники, т.е. наиболее производительных методов при измерении площади поверхности листовых пластинок [Pieters, 1984; Barbarini, Takaki, 1988; и др.]. Поэтому большинство применяемых для хвои методов можно считать интактными с большой долей условности. К тому же в конце экспериментов приходится прибегать к корректировке полученных результатов измерений какими-либо более точными методами или привлекать к ранее выявленным закономерностям и алгоритмы, характеризующие связь LA с размерами (чаще всего с длиной), объемом хвои и т.д.

Если бы хвоя в результате операции измерения не погибала, то интактным методом следовало бы признать метод отпечатков. В его основе лежит покрытие поверхности игл коллодием с последующей (когда затвердеет наносимый материал) разверткой пленки, промеров ее линейных размеров и, наконец, расчета по ним площади отпечатков разных сторон хвои после увеличения под микроскопом. Метод был описан в 1911 г. М. Дилфом [цит. по: Л.А. Иванов, 1925] и повторно, спустя 60 с лишним лет, Хеллингом и Каушем [Helbing, Kausch, 1974]. Однако метод не получил признания из-за своей трудоемкости и вследствие этого невозможности применения при значительных объемах исследований.

К условно интактным следует отнести и получающий все большее признание в экофизиологических работах метод силуэтной поверхности охвоенных побегов [Carter, Smith, 1985; Diebolt, Mudge, 1988 и др.]. Площадь силуэта побегов или сеянцев в этом случае определяется с нескольких точек съемки в динамике с использованием видеотехники и компьютерной обработки. Система измерителя площади Delta-T в комплекте с видеомонитором и видеокамерой позволяет вести наблюдения в записи. Дифференцированным сканированием на установке Delta-T обеспечивается послойное определение проекционной площади поверхности (PA_S) в пределах силуэтной поверхности (SA_S) побега или сеянца

[Diebolt, Mudge, 1988]. Показатели PA_S и SA_S относятся к основным показателям для расчетов при актинометрических и связанных с ними экофизиологических исследованиях [Oker-Blom, Smolander, 1988 и др.]. Для более же широкой интерпретации, касающейся площади LA , в конце опыта обычно определяется общая (TA_n) и проекционная (PA_n) площадь хвои, рассчитываемые для горизонтальной проекции побега. Суть различий этих категорий площади поверхности хвои видна из рис. 5.

Перспективы использования в качестве интактного метода силуэтной поверхности побегов для определения LA хвои помимо технического обеспечения будут определяться в значительной мере и информационной недостаточностью, касающейся взаимосвязи между показателями разных категорий поверхности по отношению к SA_S , в том числе и с учетом для последней угла наклона хвои, угла прикрепления побегов и сферической (азимутальной) ориентации побега¹.

Так, для хвои разных мутовок ели ситхинской отношение SA_S/TA_n , обозначаемое как $STAR$, варьировало от 0.13 до 0.50, повышаясь с увеличением угла прикрепления, тогда как отношение PA_n/TA_n находилось в пределах 0.31–0.57 [Norman, Jarwis, 1974].

Для побегов ели *Picea engelmannii*, пихты *Abies lasiocarpa* и сосны *Pinus contorta*, собранных на солнечной и затененной сторонах крон взрослых деревьев, значения $STAR$ хвои ели, пихты и со-

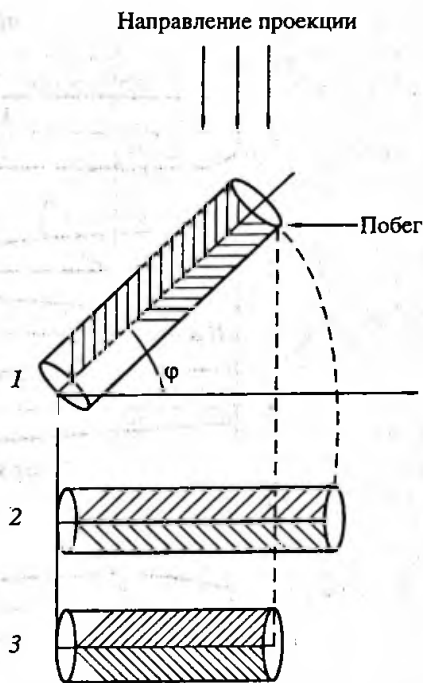


Рис. 5. Соотношение площади поверхности побега (1), проекционной площади побега (2) и силуэтной площади (3) [по: Oker-Blom, Smolander, 1988]

¹ В смысле PA_S предлагалось выражение «эффективная площадь LA » [Kaufmann et al., 1982]. Предложение по сути менее удачно, так как «эффективность работы» LA зависит не только от угла прикрепления листьев, но и от высоты Солнца.

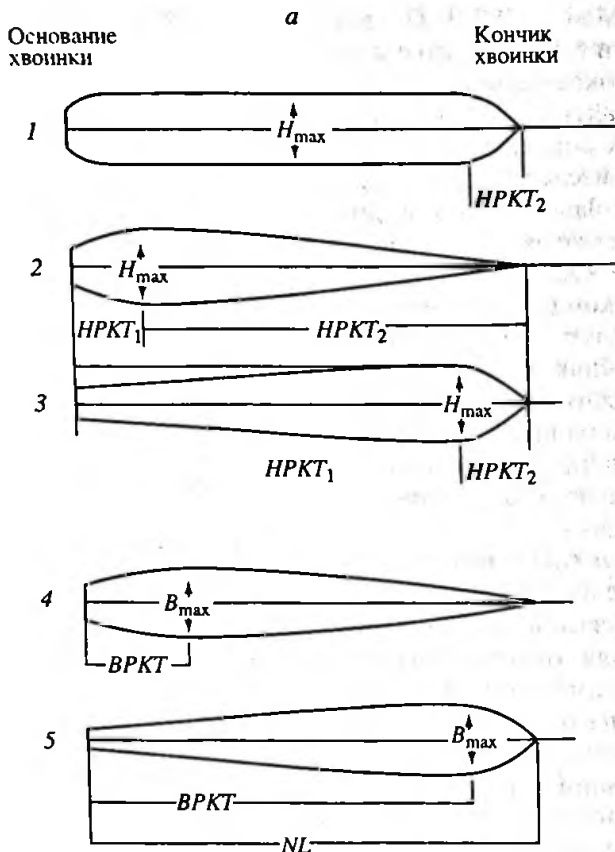


Рис. 6. Форма вертикального (1–3) и горизонтального (4, 5) сечения (а) и поперечного сечения (б) хвои ели световой (I), промежуточной (II) и теневой (III) форм [по: Кетер et al., 1977]. B_{\max} – максимальная ширина хвоинки, H_{\max} – максимальная высота ее поперечного сечения

Подробнее см. гл. 2

сны при сильном освещении были равны соответственно 0.12 ± 0.03 ; 0.15 ± 0.03 и 0.13 ± 0.02 , а при затенении: 0.18 ± 0.03 ; 0.31 ± 0.05 и 0.03 [Carter, Smith, 1985]. Величина STAR была обусловлена не только влияющим на SA_g углом прикрепления побегов, но и густотой охвоения побегов. Так, по данным тех же авторов, при увеличении числа хвоинок с 10 до 25 шт. на 1 см длины побега STAR уменьшается: у пихты с 0.35 до 0.18, у ели – с 0.25 до 0.15, у сосны – с 0.22 до 0.12.

При сравнении только максимальных значений STAR для затененных побегов семи хвойных пород варьировал от 0.57 до 0.99

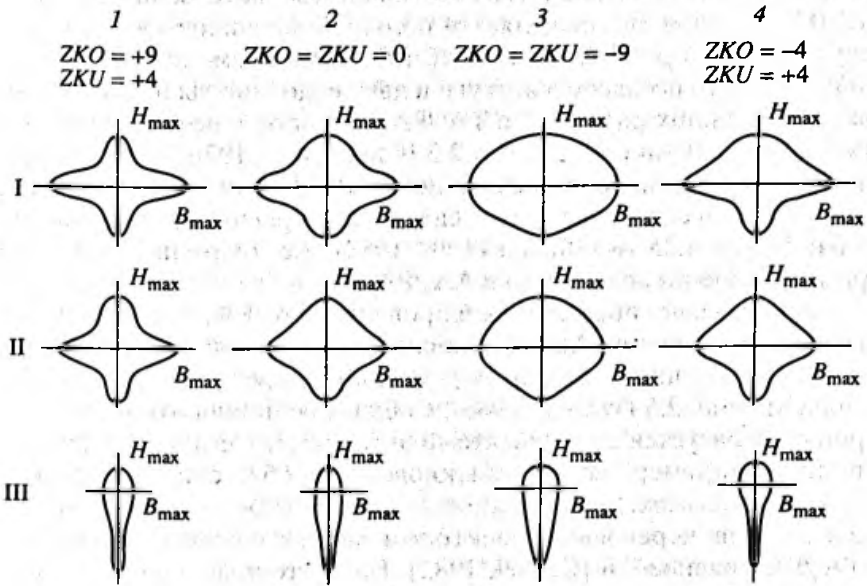


Рис. 6 (окончание)

[Leverenz, 1979; цит. по Oker-Blom, Smolander, 1988]. Для сосны обыкновенной среднее значение того же отношения STAR менялось для разных азимутов побегов от 0.09 до 0.21 (в среднем 0.14), а для сферически ориентированных отдельных хвоинок PA_S составляла в среднем 0.25 [Oker-Blom, Smolander, 1988].

Материалы, полученные для сосны обыкновенной, позволили подойти к математическому моделированию актинометрической структуры полога и поглощения ФАР в слое растительности.

Наряду со STAR рассчитывается и отношение PA_n/TA_n , характеризующее степень выпуклости хвои, т.е. боковую поверхность в линейных границах ее горизонтальной проекции. Если в расчете используется $1/2(TA_n)$, то получаемые оценки иногда называют «фиксированной площадью поверхности» (AA_n , от англ. *adjusted area*). Величина отношения AA_n/PA_n определяется размерами вертикальной оси (т.е. толщиной) хвоинки, причем абсолютное ее значение используется для расчета TA_n , в половинной доле – для AA_n . Допускается, что $2(AA_n) = TA_n$. Но AA_n верхней и нижней сторон хвоинок могут различаться, к тому же существенно, судя по отношению поперечных осей хвои ели европейской из разных частей полога (рис. 6, а–б). Для хвои выращиваемых в одинаковых условиях сеянцев псевдотсуги, ели ситхинской, тсуги

разнолистной значения STAR составили соответственно 1.18, 1.37 и 1.07, т.е. хвоя ели выделяется большей выпуклостью, чем хвоя двух других пород [Kreuger, Ruth, 1969]. Впрочем, для хвои взрослых деревьев псевдотсуги, тсуги и двух видов пихты не обнаруживается больших различий в TA_n/PA_n , которое у всех четырех пород почти одинаково и равно 2.3 [Gholz et al., 1976]. С учетом угла наклона хвои, т.е. в расчете по TA_n/SA_s , величины отношений для тсуги, псевдотсуги и ели сизой были равны соответственно 5.04; 5.04 и 5.25 [Kaufmann et al., 1982], т.е. оказались в четыре раза больше по сравнению с AA_n/PA_n .

Возможные пределы варьирования TA_n/PA_n у хвойных довольно большие: от 2.0 (хвоя абсолютно плоской формы) до 3.14 (хвоя цилиндрической формы). Можно принять поэтому среднее значение как 2.5 [Waring, 1983]. Средняя величина отношения хорошо согласуется с результатами экспериментов для хвои разных пород, например, сосны обыкновенной 2.57, ели европейской 2.74. При возможных обобщениях для хвои сосны и лиственницы всех видов переводным фактором может служить отношение TA_n/PA_n , равное 2.8 [Cannel, 1982]. Более точные данные о взаимозависимостях между TA_n/PA_n и SA_s получаются при использовании регрессионного анализа [Johnson, 1984; Diebolt, Mudge, 1988]. Показатели AA_n/PA_n , равным образом TA_n/PA_n и уравнения регрессии, могут, очевидно, служить количественной характеристикой древесных пород по их отношению к свету.

Это положение бесспорно для условий тропического леса с их очень большим градиентом светового режима в пологе и сочетается с глубокими различиями в морфолого-(анатомо-)экофизиологических особенностях листьев [Lee et al., 1986, 1990]. Для игл хвойных пород умеренных и бореальных лесов пока что отсутствуют однотипные и пригодные для сравнения материалы. К тому же хвоя разного возраста помимо экологической обусловленности в месте своего произрастания нередко дифференцирована в зависимости от погодных условий в год своего развития и в предшествующий год, а также в зависимости от возраста. Можно считать, тем не менее, что в комплексе с другими признаками относительные параметры площади поверхности хвои могут в экологическом плане оказаться полезными и емкими информативными показателями для хвойных древесных пород и формируемых ими насаждений.

К интактным отчасти относятся и **регрессионные методы**, свойственные в большей мере группе деструктивных. В частности, это касается регрессии TA_n и PA_n от длины хвои, рост которой фиксируется в динамике. При этом необходимо не только замерять длину хвои, но и отбирать в разные сроки ее образцы для

определения площади LA и массы. Это выполняется для того, чтобы экспериментальный материал был охарактеризован некоторой темпоральной совокупностью, пригодной не только для определения коэффициентов уравнений регрессии, но и для построения шаблонов TA_n и PA_n в зависимости от длины хвои и от ее календарного возраста.

В основном же регрессионный метод как одна из форм статистической обработки материалов очень широко используется при деструктивных способах определения LA хвои. В качестве независимых переменных используются как линейные размеры хвои, так и ее объем, масса, TA_n , PA_n и другие показатели.

Американскими исследователями для определения площади LA хвои отдельных деревьев и древостоев широко пропагандируется и используется интактный метод, основанный на отношении площади LA (m^2) к площади сечения заболони ствола на высоте 1.3 м или в начале кроны (SA , cm^2). Замеры в этом случае проводятся лишь для SA на высоте 1.3 м, через которую рассчитывали и площадь SA в основании кроны. Отношение LA/SA первоначально для древесных пород признавалось константным на видовом уровне [Waring et al., 1977; Waring, 1983; и др.]. Однако, изучая последующее варьирование значений отношения LA/SA для древесной породы в зависимости от таксационных характеристик древостоев и условий их местопроизрастания, связи между LA и SA стали выражать не корреляционно, т.е. по константам отношений, а на основе регрессий (прямолинейной со свободным членом или степенной функцией) [Whitehead, 1978; Albrektson, 1984; Dean et al., 1988; и др.]. Привлечение данной методики на уровне дерева достигается использованием в качестве аргумента информации, характеризующей индивидуальные показатели деревьев, например, расстояние между серединой кроны и высотой 1.3 м [Dean, Long, 1986; Dean et al., 1988]. При этом расчет LA осуществляется по формуле:

$$LA = aS^bD^c, \quad (10)$$

где D – удаление середины кроны от высоты 1.3 м, в м; SA – площадь сечения заболони на высоте 1.3 м, в cm^2 ; a, b, c – коэффициенты.

Точность аппроксимации по данным 20 модельных деревьев сосны скрученной по константному отношению LA/SA, равному 0.12 ± 0.009 , была ниже, чем по уравнению (10): коэффициент детерминации (R^2) составлял соответственно 0.86 и 0.99 [Dean et al., 1988]. Полученные обоими способами оценки LAI для 40 пробных площадей сосны скрученной, по данным тех же авторов, свиде-

тельствуют, что константное отношение LA/SA в среднем дает полуторное завышение результатов по сравнению с уравнением (10). Использование константного отношения LA к SA в начале кроны, равного 0.18, занижало оценки для древостоев с низкими и средними значениями LAI, но не завышало при высоких LAI.

По нашему мнению, метод расчетного определения площади LA хвои по константным для видов деревьев отношениям LA/SA перспективен для сравнительных экологических исследований на большом числе объектов. Здесь возможно использование и нормативной базы [Kaufmann et al., 1982]. При стационарных исследованиях целесообразно привлекать другие методы определения площади LA деревьев или выполнять вычисления по ранее полученным формулам вроде уравнения (10). Вообще же в лесоведении и лесной экологии пока что почти безраздельно преобладают деструктивные методы определения площади LA у хвойных пород.

Многие из деструктивных методов относятся к методам, которые используются довольно редко и преимущественно при решении методических вопросов. Это, в частности, уже обсуждавшиеся для листьев метод монослойной адсорбции метиленовой синьки [Дороничев, 1969] и как его развитие – метод седиментации мелких стеклянных шариков на поверхности, обработанной липкими соединениями [Thompson, Leyton, 1971; Drew, Running, 1975; Benecke, 1979; Davies, Benecke, 1980].

Широкое использование электронных планиметров для определения площади LA хвои и негласное признание PLA в качестве базовой фитометрической характеристики растительного покрова облегчило сбор такой информации. Но, как уже отмечалось, параметры PLA не могут служить характеристикой, пригодной для описания всех без исключения процессов, протекающих в любых экосистемах, в том числе лесных. Поэтому важно иметь эффективное представление о соотношении TLA/PLA для хвои разных пород, с учетом условий произрастания этих пород, экологической дифференциации в пологе фитоценоза, морфологической и возрастной структуры побегов в кронах и т.д.

В перспективе для хвойных наиболее эффективным способом определения PA_n остается, безусловно, **метод электронного планиметрирования**. К оценкам PA_n как базовым характеристикам расчетным путем должны быть «привязаны» и остальные параметры LA хвои, т.е. TA_n , AA_n . Отсюда возникает острая потребность как в получении информации, касающейся эквивалентов при переводе значений одной категории поверхности хвои в другую, так и выбора для определения TA_n способа, отве-

чавшего бы условиям максимальной точности при небольших трудозатратах.

Среди всех деструктивных методов по доступности вне конкуренции находится **геометрический метод**, основанный на принципе аналогии между отдельными хвоинками или (у сосен) их пучками с какими-либо телами, площадь поверхности и объем которых определяются по стереометрическим формулам. Геометрический метод определения TA_n представлен двумя модификациями, которые различаются исходной информацией, принимаемой для расчетов: а) на основе линейных размеров хвои и ее пучков, б) на основе объема хвои и ее пучков. В зависимости от того, с каким стереометрическим телом сравнивается хвоя и каким способом аппроксимирования достигается их сближение, существует большое число расчетных формул для определения TA_n .

Длина хвои (L), с которой прямо пропорционально связаны TA_n и объем хвои (V_n), не относится к формообразующим факторам. Следовательно, L не определяет выбор той или иной модели, т.е. расчетной формулы. Форму хвои определяет ее поперечное сечение (CA_n), которое меняется не только на видовом уровне, но и в связи с экологическими условиями (прежде всего с различиями в освещенности) в слое растительности.

Наиболее существенные различия CA_n свойственны видам рода *Pinus* (рис. 7). Но и здесь 2-, 3- и 5-хвойные сосны имеют следующую общую особенность. Если хвоинки в пучке сложить таким образом, чтобы они соприкасались своими плоскими гранями, то во всех случаях CA_n пучка хвои будет приближаться к кругу. Отдельные же секторы в составе CA_n , т.е. SA_n отдельных хвоинок в пучке, будут равновеликими. Отмеченная особенность, судя по рис. 7, сильнее проявляется для пучков двух- и треххвойных сосен и меньше для пятихвойных. У последних углы между плоскими гранями хвоинок больше отклоняются от 72° , тогда как у большинства видов CA_n отдельных хвоинок скорее приближается к равнобедренному треугольнику. Отсюда следует, что у пятихвойных сосен основанный на линейных параметрах геометрический метод для отдельных хвоинок и для пучков хвои вместе будет давать различные оценки TA_n .

Растущая одиночно, т.е. не в пучках, хвоя ели (рис. 8), пихты и большинства других видов хвойных, как и имеющей многохвойные пучки на побегах старше двух лет лиственницы (рис. 9) по сравнению с сосной не выделяется большим разнообразием средних форм CA_n . Последние у этих пород CA_n укладываются в интервал от ромбического сечения (нередко с округленными краями) до почти плоской формы. Но поскольку большинство видов

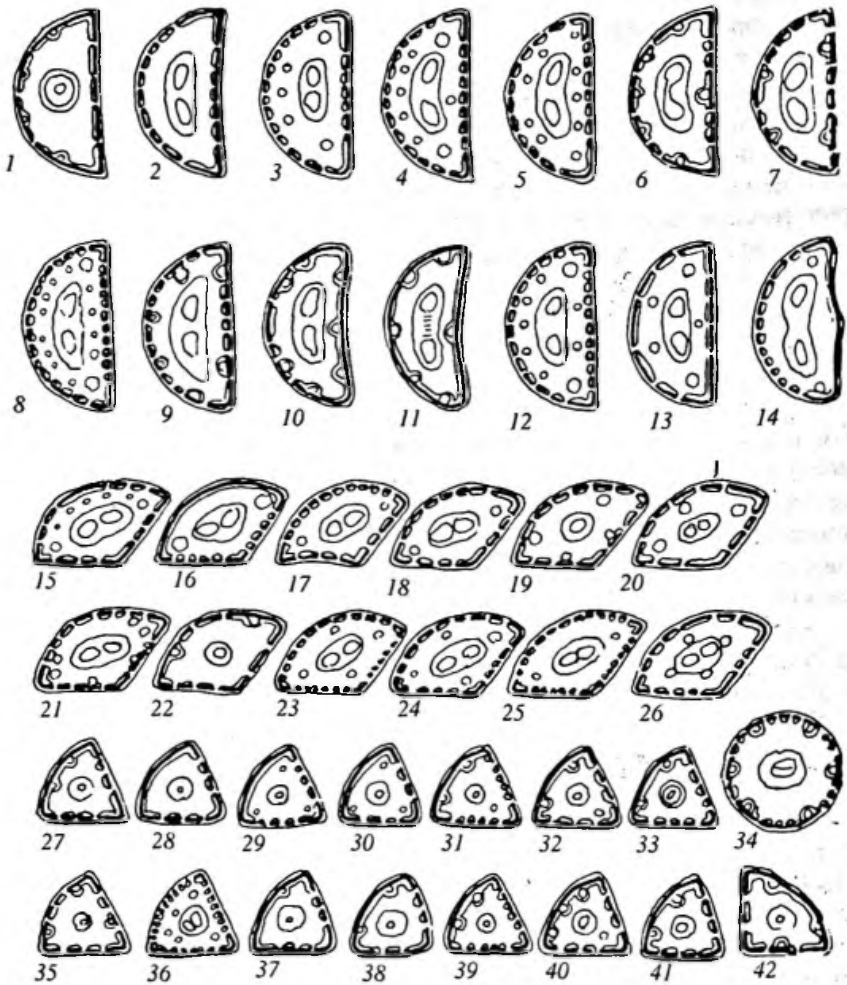


Рис. 7. Форма поперечного сечения хвои разных видов сосны с двуххвойными (1-14), треххвойными (15-26), четыреххвойными (42), пятихвойными (27-33, 35-41) пучками и одиночными хвоинками (34) [по: Krüssman, 1970/1971]

хвойных, SA_n , которых представлены на рис. 7 и 8, относятся к теневыносливым древесным породам, то им свойственна очень существенная изменчивость SA_n , причем даже для хвои в пределах кроны одного дерева. Установлено [Kerner et al., 1977; Фрей, 1981], что хвоя ели европейской неоднородна как по форме продольного сечения вдоль горизонтальной и вертикальной осей по



Picea

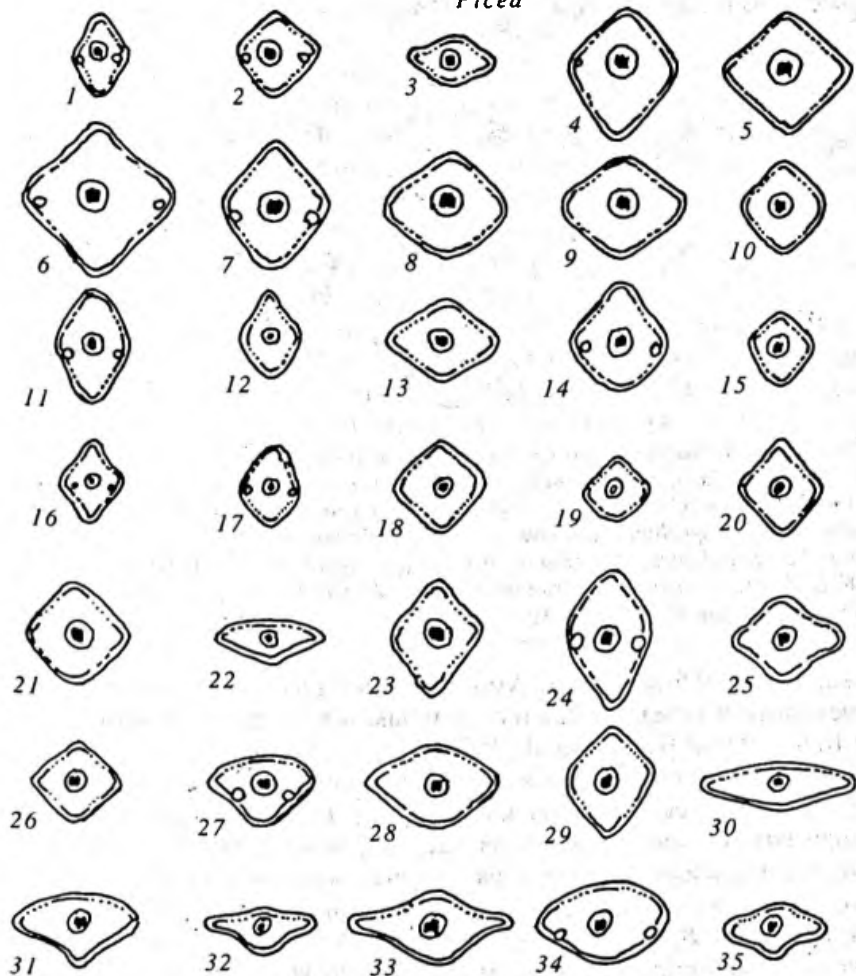


Рис. 8. Форма поперечного сечения хвои у видов *Picea* из секций *Eurpicea* (1–20), *Casicta* (21–31) и *Omorica* (32–35) [по: Krüssman, 1970/1971]

длине хвои, так и по форме CA_n (рис. 6). Если форма продольного сечения хвои оказывается заданной положением максимальных значений ширины B_{max} и высоты H_{max} хвоинок (рис. 6, а, б), то CA_n – отклонением этих величин от B_{max}/H_{max} , называемой X . Кернером с сотр. коэффициентом хвои (NQ). При величине NQ 1.5, 1.0, и 0.3 и отношению B/H , равному соответственно 1.8/1.2, 1.5/1.5, 0.3/1.0 мм, хорошо очерчиваются три типа хвои: световая, промежуточная и теневая (рис. 6), с увеличением L отдельных

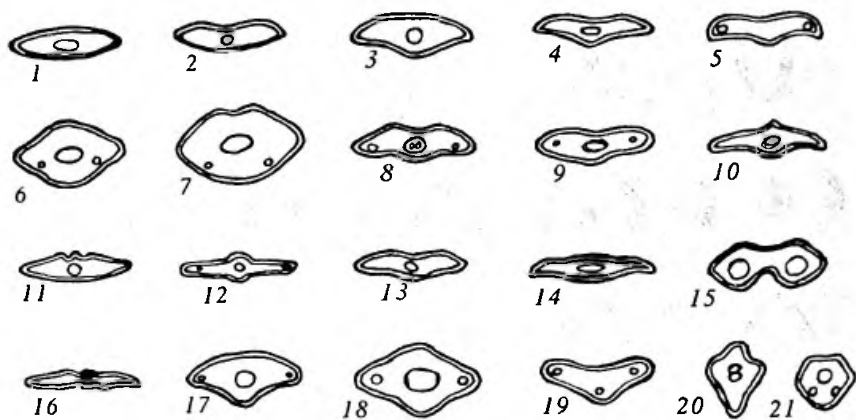


Рис. 9. Форма поперечного сечения хвои следующих видов: 1) *Abies concolor*, 2) *A. nordmaniana*, 3) *A. pinsapo*, 4) *A. arizonica*, 5) *A. amabilis*, 6) *A. magnifica*, 7) *A. procera*, 8) *A. grandis*, 9) *A. balsamea*, 10) *Taxus baccata*, 11) *Cephalotaxus fortunei*, 12) *Larix gmelinii* var. *japonica*, 13) *Tsuga formosana*, 14) *Cunninghamia lanceolata*, 15) *Scyadopytus verticillata*, 16) *Tsuga canadensis*, 17) *Larix occidentalis*, 18) *L. lialii*, 19) *Sequoiadendron giganteum*, 20) *Critotomeria japonica*, 21) *Cedrus libani* [по: Krüssman, 1970/1971]

хвоинок с 10.5 до 17 см. Амплитуда же различий площади хвои светового и теневого типа, по данным тех же авторов, возрастает с 10 до 40 мм² [Kerner et al., 1977].

Можно полагать, что морфолого-экологическая дифференциация хвои свойственна как ели, так и другим темнохвойным древесным породам. Отсюда следует, что: 1) при расчетах TA_n нельзя пользоваться для всех деревьев каким-либо одним усредненным значением CA_n ; 2) середина хвоинки не всегда будет соответствовать B_{max} и H_{max} . Поэтому априорно принимаемая веретенообразная форма хвои не отвечает этим условиям, в связи с чем для расчетов необходимо привлекать среднее значение CA_n ; 3) параметр PA_n хвои не может быть признан базовым, поскольку, судя по рис. 7 и 8, при фото- и электронном планиметрировании не только у разных древесных пород, но и в древостоях разного возраста и даже у одного дерева хвоя может «лежать» в разных плоскостях, что должно сказаться и на неоднородности морфологического содержания PA_n при сравнении хвойных пород по этому показателю.

Изменчивость CA_n по длине хвоинки учитывается при обмере нескольких сечений на каждой из них [Madgwick, 1964]. Достаточным считается использование трех CA_n : на середине хвои и при равном отступлении от середины к базальной и апикальной ее ча-

стям. Иногда хвоя рассматривается как комбинация из нескольких геометрических фигур: у сосны чаще всего – из цилиндра и круглого конуса на кончике [Steubing, Klee, 1970]. Измерение параметров CA_n осуществляется на поперечных срезах хвои под микроскопом, чаще же на микрофотографиях. Пучки хвои сосны предварительно перевязываются нитками. На рис. 10 а показаны основные параметры CA_n хвои сосны и ели. Из рис. 10 следует, что у сосны сохраняется принцип подобия для CA_n световой и теневой хвои, чего нельзя сказать о хвое ели, у которой длина осей при затенении изменяется не синхронно.

В табл. 8 приведены формулы для расчета TA_n хвои сосны и ели (равным образом и других темнохвойных древесных пород) по линейным замерам L и параметров CA_n . При этом мы стремились сохранить в формулах условные обозначения, используемые на рис. 10.

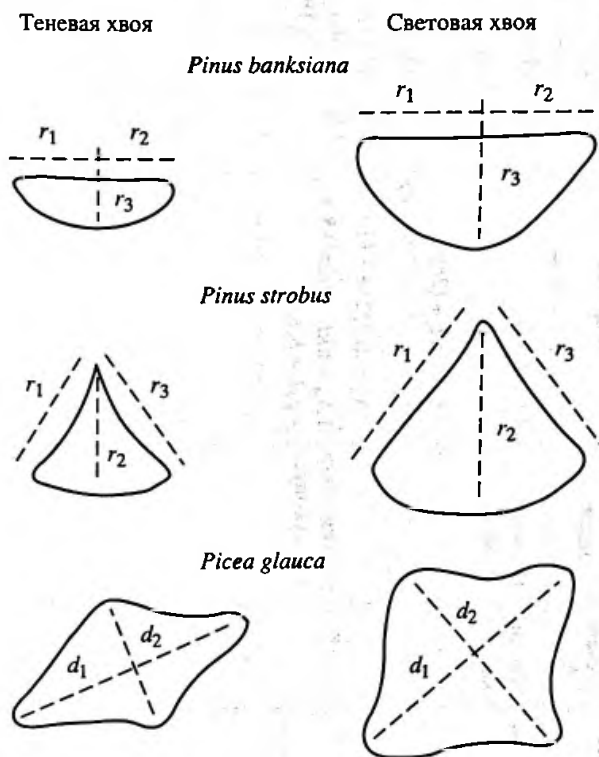


Рис. 10. Основные параметры формы хвои: поперечное сечение хвои *Pinus banksiana* (1), *Pinus strobus* (2), *Picea glauca* (3)

Подробнее см. текст гл. 2

Определение площади листовой поверхности (листьев и хвои) с помощью контактных методов свойственно главным образом экофизиологическим исследованиям. Деструктивные методы применяются в основном с целью определения площади поверхности листы сравнительно небольших образцов (навесок) и последующего определения коэффициентов конверсии массы в листовую поверхность. Конверсионные коэффициенты, включая удельную листовую поверхность (SLA), подробно обсуждаются в гл. 3.

Глава 3

Удельная листовая поверхность (SLA): закономерности изменения и экологическое значение

Показатель удельная листовая поверхность, SLA (от англ. *specific leaf area*), измеряемый в $\text{см}^2 \text{г}^{-1}$, $\text{дм}^2 \text{г}^{-1}$, $\text{м}^2 \text{кг}^{-1}$, в научной литературе долгое время рассматривался исключительно в качестве переводного коэффициента от массы к площади поверхности листьев. В экофизиологических исследованиях и при анализе роста растений чаще использовали обратные показатели SLW (от англ. *specific leaf weight*) или SLM (от англ. *specific leaf mass*) — удельная поверхностная плотность с единицами измерения: г см^{-2} , г дм^{-2} , кг м^{-2} . Другие синонимы этого показателя LMA (*specific mass area* [Westoby et al., 2002] и LWA (*leaf weight area*) [Niinemets, 1990] имеют тот же физический смысл и те же единицы измерения. Масса единицы площади поверхности листа более наглядно ассоциируется, а часто и коррелирует, с толщиной листа. Оба эти индекса наряду с анатомическими и морфологическими структурами листа довольно тесно связаны с его физиологическими функциями. Ниже при анализе литературы мы будем учитывать обратные значения этих показателей и, изменяя направление связей, для единообразия изложения будем использовать преимущественно SLA вне зависимости от того, какие показатели употребляют авторы обсуждаемых работ.

В свое время было высказано предположение, что ассимиляция в пересчете на единицу сухой массы листа есть функция количества LA на единицу его массы и что форма этой функции сходна с кривой роста растения в течение жизненного цикла [Briggs et al., 1920]. В дальнейшем подтвердилось наличие зависимости между интенсивностью фотосинтеза и SLW [Groen, 1973; Тооминг, 1975; Field, Mooney, 1983; Barden, 1977, цит. по Wooge, Barden, 1987; Jurik, 1985; Araus et al., 1986; Reich et al., 1994; Hanba et al., 2000 и др.]. Эта зависимость в модальной своей части носит линейный характер, но проявляется только при одинаковой ин-

тенсивности света [Bowes et al., 1972] или в условиях потенциальной интенсивности фотосинтеза [Groen, 1973; Tooming, 1974; Ананьева, Кашкарова, 1978; Jurik, 1986].

Анализируя некоторые исследования фотосинтеза разных видов, экологических групп и жизненных форм, можно обнаружить, что связь SLA с интенсивностью фотосинтеза иногда довольно слабая [Bernier et al., 2001] или неопределенная [Heichel, Musgrave, 1969; Ahaus et al., 1986; Лутков, 1977; Назаров, 1978]. Это связано прежде всего с различным анатомическим строением листа и соотношением между массой или объемом разных листовых структур (кутикулы, эпидермиса, проводящих тканей, клеточных стенок и т.д.). В то же время интенсивность фотосинтеза самих ассимилирующих тканей оказывается довольно стабильной величиной. Так, у листьев клена остролистного, выращиваемого в диапазоне освещенности 0.3–90% от полной, масса проводящих элементов уменьшалась с 40 до 18%, интенсивность фотосинтеза собственно ассимилирующих тканей без учета жилок увеличивалась всего лишь на 40%, а с учетом проводящих тканей – на 80% для сухой и на 250% для свежей массы листьев [Малкина, 1974]. Аналогично происходит адаптация степных трав к аридизации климата путем увеличения доли защитных и проводящих элементов листа без изменения функциональной активности фотосинтетических тканей [Воронин, 2003]. Различия в освещенности либо водообеспеченности, по-видимому, больше влияют на структуру листа, чем на работоспособность ассимилирующих тканей.

Д.Х. Мак Клендон [McClendon, 1962] считает интенсивность фотосинтеза (P) функцией SLW ассимилирующей ткани, причем $P = R(T-E)$, где R – коэффициент, равный $30 \text{ мгСО}_2 \text{ ч}^{-1} \text{ г}^{-1}$ свежей массы, T – общая SLW, E – SLW эпидермиса (сюда же можно отнести и другие анатомические структуры листа, препятствующие газообмену или являющиеся нейтральными по отношению к фотосинтезу). Иногда связь этих показателей с интенсивностью фотосинтеза бывает достоверной при расчете на единицу массы листа и недостоверной при расчете на единицу его площади [Chabot, Chabot, 1977]. У вечнозеленых растений с низкими значениями SLA и у листопадных с более высокими значениями SLA существуют достоверные различия по морфологическим и фотосинтетическим свойствам листьев, но у вечнозеленых видов неттофотосинтез бывает выше при расчете на площадь листьев и ниже – при расчете на массу [De Lucia, Schlesinger, 1995], тогда как у вечнозеленых твердолиственных пород Японии при любом расчете существует положительная корреляция между интенсивно-

стью фотосинтеза и SLW (т.е. отрицательная с SLA). На этом основании следует признать сомнительным положение, когда по величине нетто-ассимиляции в пересчете на единицу массы судят о ее более высоком уровне у листопадной лиственницы по сравнению с вечнозелеными хвойными породами, хотя при расчете той же величины на LA это различие не подтверждается [Fry, Phyllips, 1977]. Кроме того, по исследованиям П. Окер-Блума с сотр. [Oker-Blom, Kellomäki, 1981; Oker-Blom, Smolander, 1988], проверявшими обоснованность использования для хвойных пород при расчетах фотосинтетической деятельности поверхностной или объемной моделей хвои, объемная модель, предполагающая усвоение света не только наружными слоями, но и внутренними тканями хвои, более соответствовала реальным результатам.

Исследование листопадных и вечнозеленых хвойных пород показало возможность использования SLW в качестве показателя для расчета величины годовичного и сезонного нетто-фотосинтеза [Oger, Schulze, 1986]. По данным германских дендрофизиологов, возглавляемых Э.-Д. Шульце, SLW отражает преобладающий уровень ФАР, при увеличении которого формируется хвоя с большим числом слоев мезофилла и повышенным содержанием растворимых углеводов в расчете на единицу площади. Поскольку годовичное поглощение углерода отдельными слоями крон деревьев тесно связано с биомассой листвы (хвои), то произведение последней на SLW можно использовать в качестве комбинированного структурного индекса для расчетов поглощения CO₂ разными слоями крон деревьев и лесного полога [Schulze, 1970].

Как правило, более низкая SLA, или большая толщина листа, считается адаптивным свойством растений, способствующим более интенсивному максимальному фотосинтезу, что вначале детально было изучено на примере сельскохозяйственных и диких травянистых растений [Bjorkman, Holmgren, 1962; Barnes et al., 1969; Pearce et al., 1969; Khan, Tsunoda, 1970; Delaney, 1974; Pops, 1977; Louwerse, Zweerde, 1977; и др.], а позже появилось много исследований и для древесных пород [Starzecki, 1975; Nelson, Michael, 1982; Corte, 1983; Nygren, Kellomäki, 1983; Jurik, 1986; Karlsson, Nordell, 1988; Gratani, 1997; Niinemets et al., 1999; и др.]. Все это дает основание считать SLA экофизиологическим показателем, характеризующим как потенциальную интенсивность фотосинтеза [Bjorkman, 1981; Jurik, 1985; Wooge, Barden, 1987], так и продуктивность фотосинтеза, если учитывать продолжительность ассимиляционного периода и возрастную структуру листвы у вечнозеленых растений.

В экологической, в том числе и в лесоведческой, литературе чаще употребляется индекс SLA вместо SLW как показатель, более связанный с понятием LA растений. Хотя количественные значения SLA и SLW обусловлены одними и теми же внутренними (структура и возраст листа, генетическая обусловленность и т.д.) и внешними (проявление экологических факторов) причинами, показатель SLA позволяет доступно и более наглядно истолковывать многие особенности и закономерности ауто- и синэкологического плана.

Наличие такой связи SLA с внешними размерами и анатомической структурой листьев в слое полога растительных сообществ с разными условиями местопроизрастания обусловило проведение сравнительных исследований с разной тематической направленностью: морфолого-анатомической [Lee, Graham, 1986; Bongers, Popma, 1990; Lei, Lechowicz, 1990; Stewart et al., 1990; Воронин и др., 2003; Пьянков, Кондрачук, 2003; и др.], морфолого-физиологической [Comstock, Ehleringer, 1990; Stewart et al., 1990], с позиций продолжительности жизни листьев [Reich et al., 1991; Warten, Adams, 2000], обеспеченности растений элементами минерального питания [Bongers, Popma, 1991; Balter, Thomas, 2005], хода сукцессии в лесах разных природных зон [Jurik, 1986; Stewart et al., 1990; Reich et al., 1994], в связи с высотным градиентом местности [Woodward, 1983; и др.].

Морфологические характеристики листьев связаны с генетически закрепленной дифференциацией физиологических свойств. Так, для 20 сортов овса средние показатели SLW коррелируют с уровнем нетто-фотосинтеза [Criswel, Shibles, 1971]. Среди инбридных линий двух подвидов подорожника большого линия с более низкой SLA, т.е. с более высоким SLW, имела более высокую интенсивность фотосинтеза, причем большую долю сухого вещества в листьях нельзя было объяснить только повышенным содержанием в них углеводов [Dijkstra, Lambers, 1986].

В последнее время большое влияние уделяется физиологическим процессам содержания азота (N) в листьях. При этом, по мнению многих авторов, имеет значение способ расчета листового азота: на единицу площади или единицу массы листа. А.Дж. Петерсон и его соавторы [Peterson et al., 1989] считают, что содержание N в листьях может быть выражено и на той, и на другой основе, если при расчете связи ассимиляции углерода и концентрации азота применяется множественная регрессия с включением показателя SLA. В целом, как правило, концентрация азота в листьях положительно коррелирует с нетто-фотосинтезом. Различия в интенсивности фотосинтеза связаны с изменениями

SLA и содержания азота в единице массы листа, а при световом насыщении (например, на открытом месте) – и в единице площади поверхности листа [Field, Mooney, 1983; Ellsworth et al., 1993; Kloeppe, 1998; Maron, Ceulemans, 2006]. Иными словами, поступление азота в листья и увеличение интенсивности фотосинтеза происходит одновременно с конструированием клеточной стенки, и листья с низкой SLA требуют больше ресурсов на ее конструирование [Miyazawa et al., 1998].

Дальнейшее развитие теории взаимосвязи фотосинтеза с морфологией, анатомией и химизмом листьев (хвои) побудило включать все новые структуры и компоненты анализа, главные из которых, кроме обсужденных выше, следующие: возраст листа – как у листопадных, так и вечнозеленых видов, возраст дерева [Цельникер, Малкина, 1983], степень теневыносливости, особенности стратегии вида при демутиации сообществ, обусловленные изменением ферментативного метаболизма. Так, исследования в тропических лесах Австралии показали, что связь высоких показателей SLA листьев пионерных древесных видов по сравнению с видами коренного леса связана с большим содержанием цитоплазмы, уменьшающим долю сухого вещества в единице массы листьев. Это, в свою очередь, обусловлено повышением: 1) активности нитрат-редуктазы, 2) общего количества хлорофилла, 3) соотношением хлорофиллов b/a , 4) изменением изоформы хлоропластов [Stewart et al., 1990].

Общим для этих исследований результатом следует признать наличие (гораздо реже – отсутствие) статистически значимых связей SLA, с одной стороны, и морфологических, физиологических и экологических признаков на уровне популяций, видов и растительных сообществ, с другой. Если раньше предпринимались попытки использования SLA в качестве количественной характеристики какого-либо одного экологического признака растений, например светолюбия [Ананьева, Кашкарова, 1978], то сейчас SLA и SLW признаются интегральными показателями широкого экологического содержания [Medina, 1984; Specht, Specht, 1989; и др.], которые можно считать нормативными признаками отдельных лесообразующих пород [Руднев, Мусаев, 1986; Ермолова, Уткин, 1998; Уткин и др., 1997].

Воздействие внутренних и внешних факторов на изменение SLA проявляется неодинаково на разных уровнях организации материи, с чем необходимо считаться при оценке результатов исследований, появляющихся в последнее время. Например, в древостое *Picea mariana* в течение года проводили измерения газообмена на уровне побега, ветви и всего древостоя в целом. Были об-

Таблица 9

Основные факторы, влияющие на SLA, и способы их выражения для разных биологических систем

Уровень организации	Внутренние факторы		Основные внешние факторы				
	Генотип	Стадия онтогенеза	Свет	Температура	Минеральное питание	Влага	Концентрация CO ₂
Ткань (часть листа)	Анатомические различия тканей или частей листа	Различие возраста тканей или частей листа	Различие в освещенности разных частей листа				
Орган (лист, побег)	Морфологические и анатомические различия листьев одной особи	Различие возраста листьев на побеге, растении	Различие в освещенности листьев на растении, в пологе	Градиент температуры в слое растительности	Распределение влаги и минеральных веществ по органам растений		Градиент CO ₂ в слое растительности
Особь (растение)	Биологические различия особей в популяции, различие пола	Различие возраста и стадий онтогенеза особей	Различие освещенности растений; фотопериод	Различие микроусловий по факторам среды и индивидуальные реакции особей на их воздействия			
Популяция	Биологические различия популяций (разновидностей, сортов)	Различие возрастного и онтогенетического спектра популяций	Различие популяций в световом поле	Различие в механизмах адапционных реакций отдельных популяций (сорта, разновидности) на воздействие факторов среды			Различия в отношениях к низким и высоким концентрациям CO ₂
Вид	Видовые биологические различия (экобиоморфы, экотипы)	Различие типа онтогенетического развития	Гелиоморфы	Термоморфы	Трофоморфы	Гидроморфы	
Сообщество	Набор видов, различающихся по биологическим особенностям, отношению к экологическим факторам, по адаптивным реакциям						

наружены тесные соответствия между морфологическими и физиологическими параметрами на разных уровнях, направленные на увеличение оптимизации производительности фотосинтеза на каждой ступени [Rayment et al., 2002]. Однако и сейчас полнота и глубина изучения этого вопроса на отдельных уровнях остается неравноценной. Не касаясь глубоко уровней клетки и клеточных органелл, о чем отчасти упоминалось в предыдущих ссылках, приводим последовательность уровней, на которых могут быть рассмотрены разные факторы воздействия на SLA (табл. 9). Заметим, что дифференциация факторов воздействия на «внутренние» и «внешние» довольно условна, поскольку, начиная с уровня особи (а иногда и органа), воздействия общих для местообитания внешних факторов трансформируются внутренними генотипическими особенностями растений (вида, популяции и т.д.), их адаптивными реакциями на тот или иной фактор.

В общем объеме информации об SLA наибольшее число сведений имеется для видов и популяций (древостои, посевы), меньше для особей и еще меньше – для сообществ.

Известно, что у деревьев средней полосы разрастание листьев после появления из почки протекает более или менее равномерно, или у них имеется несколько меристематических зон, что затрудняет возможность исследования динамики SLA их тканей [Артюшенко, Соколов, 1952]. Изменение SLA с возрастом тканей лучше изучено на злаках, разрастание листа которых начинается в месте прикрепления его к стеблю, и все зоны листа последовательно проходят идентичные стадии развития тканей, хотя с возрастом в зоне меристематической активности листа усиливается его рост в толщину. Последнее обуславливает положение, когда у листа, например, пшеницы SLA тканей на конце листа без учета срединной жилки оказывается на 23%, а с жилкой на 38% больше по сравнению с тканями в основании листа [Rawson et al., 1987]. Исследования Д.В. Макдама и Ч.Д. Нельсона [McDam, Nelson, 1987] на листьях злака *Festuca arundinacea* показали, что в зоне меристематической активности тканей значения SLA наименьшие и увеличиваются в зоне растяжения клеток, достигая максимума в зоне их взросления, т.е. в направлении от основания к концу листа.

Таким образом, SLA целого листа злаков после появления его кончика из трубки быстро уменьшается (для пшеницы в течение 10 дней), затем значение SLA стабилизируется, и этот уровень можно считать видовой и сортовой характеристикой [Rawson et al., 1987]. Однако это не исключает различных значений SLA в пределах листа, что необходимо учитывать при использовании

метода высечек, особенно для листьев с крупной центральной жилкой, например кукурузы [Росс, 1967]. При осеннем оттоке ассимилятов в начале пожелтения листа SLA нижних листьев злаков может вновь повышаться [Мяги, Росс, 1969]. То же отмечается и при затенении нижних листьев верхними [Rawson et al., 1987].

Казалось бы, что появляющиеся позднее нижних, верхние листья злаков, как более молодые, должны иметь и более высокие значения SLA, чего, однако, не наблюдается из-за совместного действия многих факторов: изменения освещенности при взаимозатенении листьев, степени такого затенения и, прежде всего биологических и экологических особенностей вида. Так, у растущих при полном дневном свете однолетних культур или луговых видов более поздним листьям чаще всего свойственна более ксероформная структура [Friend et al., 1962; Мяги, Росс, 1969; Šestak et al., 1978; Wilson, 1977; Милютин, 1979; Palit, Rhatlacharya, 1984; Rawson et al., 1987]. Поэтому для анализа морфолого-анатомической структуры листьев злаковых сельскохозяйственных культур используют наибольший (так называемый «флаговый») лист, обычно 4–7-й по времени появления у разных видов и сортов.

У лесных подпологовых растений может быть обратная закономерность. По наблюдениям П. Элиаша [Eliš, 1980], в дубовограбовом лесу у медуницы аптечной и окопника клубненосного листья поздних сроков образования имели более высокую SLA, чем старшие листья. Аналогичная закономерность свойственна и побегам малины [наши расчеты по данным Khanmai, 1940], побегам подпологового листопадного кустарника *Asimina triloba* [Young, 1985]. Объяснением этому может служить, помимо меньшего возраста верхних листьев, ослабление потоков ФАР под полог леса после распускания листвы деревьев, а также увеличение массы старых листьев, что сопровождается уменьшением численных значений SLA.

При определении среднего для растения значения SLA важны количественные соотношения площади листьев с разными значениями SLA. У сельскохозяйственных культур и луговых трав вариации средней SLA соответствуют изменению средней SLA отдельных листьев и с возрастом растения, как правило, уменьшаются [Woodward, 1979; Фотосинтез, продуктивность ..., 1989], а к концу вегетации могут несколько возрасть [Росс, Нильсен, 1966; Barnes et al., 1969; Dornhoff, Shibles, 1970; Капралова, 1975]. Опыты с тенелюбивым лесным однолетником недотрогой мелкоцветковой [Evans, Hudhes, 1961] показали, что в процессе развития растений достижение максимального уровня SLA происходит в соответствии с теми световыми условиями, при которых расте-

ние существует. При освещенности в 7% от полного дневного света SLA очень быстро возрастает в онтогенезе и достигает гораздо большего уровня, чем при 42%-ном освещении, а в варианте полного дневного света значение SLA остается стабильным или несколько снижается. Очень сходные изменения получены для этого же вида и в других местообитаниях [Kriebitzsch, 1992]. Перенос растения в условия большего освещения или затенения влечет за собой соответственно снижение или, напротив, возрастание значений SLA.

Для листопадных (лиственных и хвойных) видов важным морфологическим фактором, влияющим на определение средних значений SLA у древесных пород, является структура листового аппарата по типам побегов. Если размеры, площадь и масса листьев с укороченных побегов (брахибластов), появляющихся на растениях раньше и в короткие сроки, рано стабилизируются, то листья ростовых побегов (ауксибластов) появляются в течение продолжительного периода, всегда представлены более молодыми и различающимися между собой по возрасту метамерами. Листья ростовых побегов при одинаковых размерах, как правило, легче листьев укороченных побегов, поэтому их SLA почти всегда выше [Ермолова и др., 2000, 2001]. Отклонения от этого правила связаны с морфологией кроны. Например, у взрослых деревьев тополя и лиственницы SLA на укороченных побегах больше, чем SLA ауксибластов, так как последние располагаются, как правило, в верхних или наружных частях кроны и испытывают влияние более высокой радиации [Pollard et al., 1972; Nelson, Michael, 1982; Цельникер, 1997].

Не менее трудно определять средние значения SLA у видов только с ростовыми побегами (ильмовые, ивы, отчасти ольха и др.). Сходная картина обнаружена у листьев эвкалипта, двух видов дуба и ростовых побегов березы [Doley, 1978; Viragh, 1979; Atkinson, 1984]. В частности, при высокой плотности потока суммарной солнечной радиации SLA снижается до 50-го дня жизни всходов (у эвкалипта) или стабилизируется на более низком уровне (у березы), чем при низкой плотности светового потока, при котором SLA повышается и стабилизируется на более высоком уровне.

По нашим наблюдениям, последовательно появляющиеся на ростовых побегах березы листья имеют SLA, увеличивающуюся от основания побега к середине, а затем вновь уменьшающуюся к его концу [Ермолова и др., 2000]. То же и у липы, по данным Фролова, Куклаевой [1989]. Особенностью ростовых побегов березы является то, что первые 2–3 листа соответствуют по времени по-

явления и морфологии укороченным побегам и имеют одинаковую с ними SLA, более низкую, чем последующие листья. Подобная закономерность наблюдается у сеянцев березы элгантной (*Betula alleghaensis*) в Канаде, у которой ранние листья весенней генерации существенно отличаются от более поздних. К тому же весенние листья испытывают влияние предыдущего года, когда в почках закладывались системы метамеров, и более пластичны при изменении световых условий [Labreque et al., 1989]. Такие модели поведения наблюдаются у древесных пород в других географических зонах и экологических условиях.

Сравнение вегетативных и генеративных побегов березы бурмажной показывает, что SLA генеративных побегов бывает больше и быстрее увеличивается после их появления из почек, чем у вегетативных [Caesar, Macdonald, 1983].

Еще более сложная картина возрастных изменений листового аппарата встречается у вечнозеленых, в частности хвойных, видов, хвоя которых может держаться на дереве 10–12 и более лет. Например, у сосны замечательной вариации SLA, зависящие от возраста хвои, составляют 10%, а от возраста древостоя и увеличения глубины пролога – 74% [Beets, Lane, 1987]. У хвойных пород наибольшие изменения значений SLA в течение вегетационного сезона бывают у хвои текущего года [Shelton, Switzer, 1984; McMurtrie et al., 1986]. Так, у сосен *Pinus strobus* и *P. rubens* к осени SLA этой хвои почти сравнивается с хвоей предшествующего года [Penner, Deblonde, 1996]. Дж. Фловер-Эллис [Flower-Ellis, 1993], исследуя соотношения морфологических характеристик при развитии кроны ели, пыталась выяснить, за счет чего происходит увеличение с возрастом массы хвои. Для этого в хвое и побегах определяли содержание крахмала и растворимых углеводов, принимая при определении роста хвои и побегов в течение сезона за основу остаточную сухую массу (т.е. исключались определяемые углеводы). Масса хвои в течение сезона вегетации продолжает расти и после того, как достигнута конечная длина, даже при исключении из расчетов определяемых углеводов. По мнению автора, при анализе роста хвои целесообразно учитывать «остаточную сухую массу» в качестве отдельной переменной величины. К сожалению, проверка гипотезы вторичного роста ксилемы или флоэмы хвои не всегда дает положительный результат. Так, у пихты бальзамической при непостоянном числе рядов клеток по классам возраста хвои нет определенного тренда, и различия в числе рядов невелики [Gilmore et al., 1995]. Сделаны также попытки определить влияние растворимых углеводов на изменения значений SLA листьев листопадных деревьев умеренной

зоны. В солнечную погоду увеличение концентрации углеводов в листьях приводит к снижению SLA по сравнению с пасмурным днем, при этом уровень растворимых углеводов отражает интенсивность фотосинтеза [Lichtenthaler, 1985].

Средние сортовые и внутривидовые различия SLA могут быть существенны как для сельскохозяйственных растений [Каллис и др., 1974; Rawson et al., 1987], так и для древесных: осины диплоидной и триплоидной форм в Эстонии [Тамм, 1975], разных по происхождению разновидностей сосны Банка [Magnussen et al., 1986]. У триплоидной осины к тому же листья распускались позже, обычно быстрее достигали своей окончательной массы и были более тяжелыми, имея при равной площади листовой поверхности более низкие значения SLA [Тамм, Росс, 1980]. Не столь явно на SLA листьев влияет пол растений. Наши расчеты по данным А.М. Ильина [1969] дали следующие величины SLA для осины двух женских и двух мужских клонов: 141 и 100 против 129 и 126 см² г⁻¹ абсолютно сухой массы, соответственно, т.е. с меньшим разбросом значений для мужских особей.

Реакции растений на повышенный уровень CO₂ видоспецифичны, не всегда проявляются в заметном снижении SLA листьев [Patterson, Flint, 1980] и связаны с сукцессионным статусом видов [Kinney, Linroth, 1992].

Данные большинства авторов и на их основе наши расчеты указывают на уменьшение или стабильные значения SLA листопадных древесных пород в течение вегетационного сезона [Смирнов, 1964; Araki, 1972; Ford, Newbold, 1971; Dickman et al., 1985; Kurachi et al., 1992]. При этом амплитуда колебаний SLA по времени в верхней части полога больше, чем в нижней части [Yurik, 1985, 1986]. Подробные исследования массы, площади поверхности и SLA в сезонной динамике листьев листопадных деревьев предпринимались неоднократно [Vanseveren, 1973; Masarovičova, Rožgaj, 1988; Yurik, 1986; Kloeppe et al., 1993; Eschenbach, Kappen, 1996]. После появления из почек в период распускания (растягивания) листьев их SLA сначала повышается, а затем, по мере роста листа в толщину, понижается и стабилизируется на некотором уровне, характерном для видов разной степени светолюбия и теневыносливости или теневых и световых листьев в пределах полога или кроны зарослей [Sampson, Samisch, 1935; Бранд, Тареева, 1967; Hughes M.K., 1971; Nelson, Michael, 1982; Jayasekera, Slosser, 1988; Killingbeck, Costigan, 1988]. Сходный характер сезонных изменений SLA свойствен и листьям тропических древесных бамбуков и ксероморфных кустарников [Taylor, 1970; Field, Mooney, 1983; Buwalda et al., 1991; Lin et al., 2004]. К концу сезона наблю-

дается некоторое увеличение уровня SLA в результате оттока питательных веществ в запасающие органы растений, как по нашим расчетам, так и по мнению многих авторов [Lin et al., 2004; Андреяшкина, 1971]. Все встречающиеся в литературе отклонения от рассмотренной динамики SLA для древесных видов чаще всего связаны с непродолжительными наблюдениями, которые «вписывались» лишь в некоторые отрезки этой кривой, не захватывая ее целиком [Eliáš, Masarovičova, 1980].

У листьев вечнозеленых лиственных деревьев, кустарников, кустарничков и трав возрастная динамика SLA имеет сходный характер с листопадными видами: молодые листья всегда характеризуются большей SLA, чем старые [Whittaker, 1962; Каменецкая и др., 1973; Westman, Rogers, 1977; Karlsson, 1985; Koukoura, 1987; Trabandt, Méthy, 1988]. Но воздействие внешних факторов может иногда нарушать эту закономерность. Так, в опыте с удобрением 10-, 40- и 70-дневные листья рододендрона понтийского имели SLA, соответственно, 149, 167 и 107 см² г⁻¹, тогда как без удобрений – 162, 98 и 87 см² г⁻¹ [Cross, 1975]. Перед опадением листьев, как уже упоминалось, их SLA увеличивается из-за уменьшения массы вследствие оттока питательных веществ [Whittaker et al., 1962].

Для вечнозеленых хвойных пород нами не встречено ни одного свидетельства об увеличении SLA с возрастом хвои на побегах разных лет ее формирования. Исключение составляют данные Н.И. Дороничева [1969], полученные при определении площади поверхности хвои упоминавшимся выше методом адсорбции метиленовой сини на ее поверхности. Причиной этого может быть тот факт, что с возрастом эпидермис и кутикула частично отслаиваются, поверхность хвои покрывается неровностями и складками без увеличения площади мезофила. В остальных случаях SLA хвои текущего года была выше, чем у более старой. Это касается всех исследованных пород: лжетсуги тисолистной или дугласовой пихты [Del Rio, Berg, 1979; Smith, Waring, 1981; Borghetti, Vendramin, 1986], разных видов сосны [Beneke, Havranek, 1980; Shelton, Switzer, 1984; Johnson et al., 1985; Waring et al., 1990; Dalton, Messina, 1995], ели [Hager, Sterba, 1985]. При отдельном определении SLA для хвои ели разного возраста точность средних значений намного выше, чем при определении SLA независимо от возраста, но в разных слоях полого 17-летнего насаждения. Для каждого слоя здесь средняя величина SLA определена в 50 ± 17 см² г⁻¹ [Hager, Sterba, 1985]. В сезонной динамике происходит постепенное уменьшение SLA у хвои всех возрастов [Lewandowska, Jarvis, 1977; Powell, 1988].

Влияние возраста деревьев на SLA можно оценить лишь на примере одиноко растущих деревьев, так как в древостоях влияние «фактора возраста» поглощается воздействием внешних факторов, в первую очередь света. Очевидно, здесь играет роль то, в каких условиях находятся сравниваемые особи. Если молодые растения относятся к подросту под пологом древостоя, то их SLA будет выше, чем у старых деревьев. При сравнении культур разного возраста необходимо учитывать, что у деревьев более старых древостоев возрастает доля теневой хвои в кроне, что способствует увеличению среднего значения SLA их хвои.

Тем не менее приводим некоторые, хотя и заведомо противоречивые, результаты подобных исследований для хвойных и лиственных лесных древесных пород. У каштана конского возрастом от 1 до 9 лет SLA снижается на 25% [Ford, Newbold, 1971]. Согласно нашим расчетам по данным В.В. Смирнова (1964), средняя за сезон SLA 45-летней березы по сравнению с 7-летней меньше на 17–18%, а у нескольких видов дуба по мере увеличения диаметра стволов, т.е. старения деревьев, SLA уменьшается в 1.8 раза [Monk et al., 1970]. У подростка вечнозеленого эвкалипта возрастом до 12 лет SLA достигает значений листопадных деревьев, снижаясь позднее до уровня хвойных пород, поскольку листья деревьев эвкалипта с возрастом становятся более ксероморфными [Linder, 1985].

Для лиственных пород средней полосы: осины, березы, дуба, причина, по-видимому, заключается в общем изменении фотосинтетического аппарата. По исследованию Ю.Л. Цельникер и И.С. Малкиной, у деревьев березы, осины и дуба 1–25 лет по мере увеличения возраста возрастает толщина листа, высота палисадной паренхимы, число хлоропластов на единицу площади и пр. При достижении возраста в 40–60 лет эти показатели изменяются более плавно, а позже начинают уменьшаться. Динамика интенсивности фотосинтеза очень сходна с динамикой изменений в структуре листьев [Цельникер, Малкина, 1983].

Результаты подобных исследований для хвойных пород противоречивы. Многие сообщают о снижении уровня SLA хвои с возрастом [Гулидова, 1959; Chaturvedi, Singh, 1982; Gholz, Fisher, 1982; Tucker et al., 1977: цит. по Johnson et al., 1982; Brand et al., 1987; Цельникер, 1997; Schulze et al., 1995]. В то же время имеются свидетельства достоверного постоянства SLA хвои сосны Эллиота в культурах 8–34-летнего возраста и увеличения SLA хвои сосны ладанной по мере увеличения возраста деревьев с 17 до 180 лет [Gholz, Fisher, 1982; Chaturvedi, Singh, 1982].

Чтобы объяснить влияние снижения SLA на продукцию древесины, выдвинуты две гипотезы: 1) при увеличении фитомассы хвои возрастает ее дыхание; 2) при снижении SLA происходит редукция фотосинтеза. В результате нетто-фотосинтез на единицу площади для однолетней хвои двух видов сосен у средневозрастных деревьев на 14–30% ниже, чем у молодых [Yoder et al., 1994]. Но нет разногласий в том, что у ювенильных растений всех биоморф и экотипов (для древесных – у семянцев и подроста) SLA всегда выше, чем у взрослых, что также говорит в пользу вышеприведенных гипотез.

Что касается внешних факторов воздействия, то наиболее очевидной, раньше и лучше всего исследованной причиной дифференциации SLA является световой режим. Изучение адаптаций растений к свету в природе позволило обнаружить солнечно-теневую дихотомию их листьев. Почти во всех исследованиях экологического направления выделяются листья светового и теневого типа, имеющие разные размеры, строение и физиологические проявления, прежде всего разную толщину листовых пластинок и хвои [Ramann, 1911; Williams, 1954; Оскретков, 1956; Starzeski, 1975; Nobel, 1977; Schulze et al., 1977; Benecke et al., 1981; Nygren, Kellomäki, 1983; Jayasekera, Schlosser, 1988]. SLA в верхней и нижней частях древостоя, а также в наружной и внутренней частях кроны может различаться в несколько раз, являясь способом акклиматизации к световым условиям в пологе [Рождественский и др., 1986; Barrit et al., 1987; Eliáš, 1990; Kodani, Togashi, 1995; Niinemets, 1996; Ashton et al., 1998; Kenefic, Seymour, 1999; Monserud, Marschall, 1999]. Показано также, что частота встречаемости уровня SLA хвои в древостое пихты бальзамической подчинена нормальному распределению [Bernier et al., 2001], и в определенных условиях SLA может служить световой характеристикой полога, так как доля увеличения этого показателя от верхнего до нижнего предела кроны в древостое относительно постоянна для породы [Hutchinson et al., 1986].

При этом разным видам свойственна различная приспособительная способность к уровню освещенности [Lohr, 1952; Lundegard, 1957; Löhr, Hansen, 1963; Jackson, 1967; Krueger, Ruth, 1969; Loach, 1970; Фролов, 1977; Kakubari, 1988; Suzuki et al., 1990; Barret, Ash, 1992; Niinemets, 1996; Kimura et al., 1998; Balter, Thomas, 2005]. Это подтвердили прямые эксперименты с изменением освещенности для травянистых подпологовых видов [Evans, Hughes, 1961; Hughes, Evans, 1962; Packham, Willis, 1977; Patterson et al., 1977; Hunt, Halligan, 1981; Schäfer, Lüttge, 1988; Poorter, Evans, 1998 и др.] и сельскохозяйственных культур [Johansson, 1987; Friend et al., 1962; Cooper, 1966; Rawson et al., 1987 и др.]

Эксперименты с древесными видами проводились в основном на сеянцах в посадках и в естественных молодняках березы [Araki, 1972; Atkinson, 1973; Öquist et al., 1982; Atkinson, 1984; Linder, Rook, 1984], эвкалипта [Doley, 1978], двух видов кастанопсиса [Hiroki, Ichino, 1998], дугласовой пихты [Drew, Ferrel, 1977], кипариса болотного [Neufeld, 1989], ивы [Differeces in chemical..., 1985], персика [Kappel, Flore, 1983] и других пород [Wassink et al., 1956; Khawanabe, Shidei, 1968; Цельникер, 1978; Wallace, Dumm, 1980; Цельникер и др., 1988; Jones, McLeod, 1990; Smith, 1991; Igbanugo, 1992; Stand, Bertin, 1998]. Во всех регионах мира, включая тропики, результаты оказались сходными [Wen et al., 1999]. В Мексике проводились эксперименты с десятью древесными породами тропического дождевого леса [Porta, Bonger, 1988], а в Венесуэле с 68 видами деревьев, кустарников и пальм [Borges, Porta, 1991]. В Уганде испытывали рост саженцев разных сортов кофе при освещенности от 12 до 100% полного дневного света [Huxley, 1967]. Во всех случаях при уменьшении освещенности SLA повышается, но это повышение не коррелирует с толерантностью вида к затенению.

М. Араки [Araki, 1972a, 1972b], детально изучавший сезонную динамику освещенности, массы, площади поверхности и толщины листьев в разных слоях полога молодняка березы плосколистной, выявил ряд закономерностей, свойственных, очевидно, любому пологу леса. Согласно его данным, 1) начальная точка снижения SLA в пологе лежит на уровне 70% освещенности; 2) в слое световых листьев увеличение толщины листа от 0.13 до 0.22 мм снижает SLA с 350 до 100 см² г⁻¹, а в зоне затенения – с 370 до 200 см² г⁻¹; 3) светопроницаемость пластинки (light transmissibility of blade) в пределах 0.5–1.5% сочетается с увеличением SLA со 190 (для световых листьев) и 200 (для теневых листьев) до 370 см² г⁻¹; 4) расстояние между слоями листовой поверхности находится в пределах 20–40 см и рассчитывается по соотношению $(LAI-1)H-H_{н.к.}$, где H – высота насаждения, $H_{н.к.}$ – высота начала кроны; 5) связь между SLA (см² г⁻¹) и относительной освещенностью (RLI, %) выражается следующим уравнением:

$$\log SLA = -b \log RLI + \log a, \quad (3.1)$$

где a , b – коэффициенты. Регрессии RLI-SLA получаются для отдельных особей с небольшими дисперсиями и, поскольку осенью листья вдвое тяжелее, чем весной, то введение коррекции по времени усиливало тесноту связи в уравнении (3.1).

Для разных древесных пород и при разной густоте древостоя значения коэффициентов уравнения (3.1) будут меняться, что

обусловлено массой листы и характером ее вертикального распределения в пологе. Сравнение листопадных (лиственниц и лиственных) и вечнозеленых пород свидетельствует, что у последних увеличение SLA с глубиной полога происходит постепенно, а разница значений между верхней и нижней частями полога составляет 1.5–2.0 раза, у листопадных – до 2.5–5.0 раз [Tadaki, 1970].

Что касается продолжительности освещения, то уменьшению SLA способствует увеличение суммарной солнечной радиации [Friend et al., 1962; Chabot et al., 1979; Bjorkman, 1981]. Например, на SLA хризантемы – растения короткого дня слабое продолжительное освещение оказывает такое же действие, как более интенсивная радиация в меньший промежуток времени [Hughes, 1973]. В то же время растения светолюбивой сои при экспонировании их в течение 14 часов при высокой радиации формируют в 1.7 раза более низкую SLA листьев, чем при добавлении к семи часам высокой радиации семь часов низкого «некондиционного» облучения, недостаточного для фотосинтеза [Chatterton, Silvius, 1979].

Изменения освещенности могут быть вызваны различной плотностью популяций или господствующего полога, что у сельскохозяйственных культур обусловлено нормой высева семян [Капралова, 1975; Тооминг, Таметс, 1984; Rawson et al., 1987], а у лесных растений – частичной вырубкой, самоизреживанием или плотностью закладки культур. При увеличении плотности популяции или ее полога SLA повышается как у лиственных древесных и кустарниковых пород [McLaughlin, Madgwick, 1968; Kato, Segawa, 1973; Lewandowska, Jarvis, 1977; Tucker, Emmingham, 1977; Del Rio, Berg, 1979; Hocker, 1982; Myers et al., 1987; Pearcy, 1987; Tucker et al., 1987], так и с увеличением плотности популяции или ее полога у лесных трав [Каллис и др., 1974; Буткус, Буткене, 1980].

При более детальных исследованиях на разных уровнях полога или разных по высоте частях растения обнаруживается, что SLA увеличивается по мере углубления в толщу полога. Это связано с уменьшением освещенности как в травянистых сообществах, у лиан и кустарников [Ананьева, Кашкарова, 1978; Кашкарова, 1978; Кнарр, Frank, 1985; Eliáš, 1992; Комарова, 1992], так и, особенно, в древесных. Изучение анатомических и физиологических свойств листьев и хвои в разных слоях лесных сообществ особенно расширилось в последние десятилетия, благодаря чему можно дать обширный список публикаций с указаниями на увеличение SLA листьев и хвои с углублением по профилю полога или

от периферии дерева к стволу. Общие закономерности сохраняются как для лиственных пород [Whittaker, 1962; Whittaker et al., 1963; Müller, Nilsen, 1965; Гейдеман, 1969; Kira et al., 1969; Tadaki et al., 1969; Schulze, 1970; Kato, Segawa, 1973; Jakucs, Viragh, 1975; Горышина и др., 1979; Комарова, Маленко, 1980; Masaravičova et al., 1980; Dickman et al., 1985; Jurik, 1985, 1986; Oberbauer, Strain, 1986; Halgerson et al., 1988; Hutchinson et al., 1986; Eliáš, 1990; Hochbicher, 1997; Niinemets, 1998], так и для хвойных [McLaughlin, Madgwick, 1968; Ведь, 1969; Dissescu, Florescu, 1969; Дороничев, 1969; Zavitkovski, 1981; Vanseveren, 1973; Kinnerson et al., 1974; Яцыно, 1974; Oker-Blom, 1981; Ford, 1982; Troeng, Linder, 1982; Nygren, Kellomäki, 1983; Ewers, Zimmerman, 1984; Shelton, Switzer, 1984; Hager, Sterba, 1985; Borghetti, Vendramin, 1986; Magnussen et al., 1986; Zutter et al., 1986; Benecke, Evans, 1987; Wooge, Barden, 1987; Цельникер и др., 1988; Powell, 1988; Baldwin et al., 1997; Eckmüller, Sterba, 2000; Palmroth, Hari, 2001].

Отношение разных видов к свету весьма неоднозначно. В каждой географической зоне созданы примерные шкалы светолюбия – теневыносливости древесных пород. Известно также, что в процессе онтогенеза эти характеристики для каждого вида могут сильно изменяться. Поскольку показатель SLA листвы в настоящее время рассматривается как комплексный экофизиологический показатель, появились попытки сопоставления пластичности разных видов по отношению к свету, наряду с другими свойствами листьев, в том числе и по этому признаку. Пластичность видов определялась по степени вариабельности SLA листьев при изменении световых условий. Наблюдения в природе, опыты по выращиванию саженцев в разных условиях освещения и последующему перемещению их в контрастные световые условия показали очень сходные закономерности для видов тропических лесов [Cao, 2000; Wen et al., 1999], букового леса с бамбуковым подлеском [Cao, 2001], видов умеренного пояса [Walters, Reich, 1996]. Пластичность видов, в том числе по SLA их листьев, определяет их сукцессионный статус. Согласно исследованиям в Японии сукцессионной стратегии нескольких древесных пород, пионерный вид, средне- и позднесукцессионные виды в условиях полной освещенности имели, соответственно, в 3.6, 1.7 и 1.5 раза меньшую SLA, чем при 5.2% света. Однако среднесукцессионный экзотический вид, привнесенный в местную флору с тропических островов, благодаря амплитуде колебаний в 2.6 раза SLA листьев в зависимости от световых условий, получал преимущество в ходе сукцессии [Yamashita et al., 2000; Bassow, Bazzaz, 1997].

У исследователей нет общего мнения по поводу того, как влияет плодородие почвы на изменение SLA. Большинство полагает, что между плодородием почвы и SLA листьев или хвои деревьев существует положительная связь, т.е. чем плодороднее почва, тем выше SLA [Shelton, Switzer, 1984; Jurik, 1986; Peterer, Körner, 1990]. Специальные опыты с удобрениями подтверждают этот вывод [Рихтер, 1964; Карманова, 1970; Huxley, 1976; Differences in chemical..., 1985; Matthes-Sears et al., 1988; Lim, Turner, 1996]. В ряде других работ отмечается обратная корреляция между плодородием почвы или удобрением ее азотом и SLA хвои и листьев деревьев [Vanseveren, Herbauts, 1977; Benecke, 1979] и травянистых растений [Chabot, 1978].

Так же противоречивы данные о связи SLA листьев и хвои с содержанием в них азота и других макроэлементов. У древесных видов тропических лесов существует прямая зависимость с высокой степенью достоверности между SLA листьев и содержанием в них N и P [Sobrado, Medina, 1980; Medina, Klinge, 1983]. При недостатке минерального питания С. Линдер и Д.А. Рук [Linder, Rook, 1984] наблюдали, что при повышении концентрации азота в листьях березы их SLA увеличивается в 2.0–2.5 раза, тогда как другие авторы [Smith et al., 1981; Pearcy, 1987; Karlsson, Nordell, 1988] указывают на обратную связь между SLA и содержанием N в листьях или хвое.

Значительную роль, помимо содержания N в тканях, играют другие факторы, влияющие на величину SLA. Так, у мексиканских перечных концентрация N в листьях бывает выше у видов, растущих на прогалинах и на открытом месте, где SLA листьев ниже, чем под пологом леса [Mooney et al., 1984]. Подобно этому в горах Новой Зеландии в листьях растений трех жизненных форм (древесных, кустарниковых и травянистых) концентрация N увеличивается с возрастанием высоты над уровнем моря, а SLA при этом уменьшается так же, как и размеры листьев, о чем будет сказано ниже [Körner et al., 1986]. По данным П.П. Трескина, после удобрения культур ели SLA хвои изменяется незначительно (лишь слегка увеличивается в нижней части кроны), а при исключении корневой конкуренции уменьшается на 10–25% [Трескин, 1983]. Не влияло внесение удобрений на SLA листовых видов Канады [Balter, Thomas, 2005]. Опыты в посевах пшеницы в условиях, когда основной фактор формирования листа – влажность почвы, показали, что SLA ее листьев не реагирует на изменение минерального питания [Милютин, 1979].

При изучении влияния содержания N в листьях и хвое на величину их SLA имеет значение, когда брались образцы, так как осе-

нию при оттоке питательных веществ из листьев их SLA уменьшается [Oland, 1963]. На бедных органикой почвах отток питательных веществ происходит более интенсивно, отчего SLA опавших листьев оказывается выше, чем на богатых почвах [Stachurski, Zimka, 1975]. На плодородных почвах тропического дождевого леса из трех исследованных видов деревьев у двух листьев при опадении теряют 9–14% исходного веса, а у третьего становятся даже тяжелее на 3% [Edwards, 1977]. То же самое можно сказать о богатых азотом листьях ольхи, которые в противоположность березе после опадения увеличивают свою массу [Hughes, 1971]. Также имеет значение способ расчета содержания N в листьях. При сравнении содержания N в листьях в расчете на единицу сухой массы листопадные виды с высокой SLA превосходили вечнозеленые с более низкой SLA, а при расчете N на единицу площади поверхности листьев наблюдалась обратная зависимость [Medina, 1984].

Исследования последних лет, связанные с экологией, физиологией, биохимико-ферментативными взаимодействиями при ассимиляции CO_2 в листовом аппарате древесных растений, придают гораздо большее значение содержанию азота в листьях, чем это было прежде. Накопление сведений об отдельных звеньях этого сложного процесса для большого ряда видов, различающихся по морфологии, анатомии и принадлежащих к разным систематическим и географическим группам, открыло новые взаимосвязи между интенсивностью фотосинтеза, концентрацией N в клеточном растворе (на единицу площади или массы листьев), SLA, содержанием хлорофилла и других его составляющих [Mooney, Gulmon, 1982].

П.Б. Райх с сотр., проанализировав обширные материалы собственные и других авторов, проследили систему отношений между максимальной интенсивностью фотосинтеза (A_{\max}) и содержанием азота в листьях (N) по всем видам C_3 -стратегии и заключили, что в целом они могут быть описаны общим уравнением. Но даже внутри групп твердолиственных и хвойных видов могут быть существенные различия в соотношении A_{\max} -N. В США (шт. Висконсин) у 22 твердолиственных листопадных видов N, измеренное на любой основе, и A_{\max} на основе массы коррелируют с SLA, а на основе площади с SLA коррелирует только N. В целом отношение A_{\max} -N является фундаментальным отличием экологических свойств групп видов (листопадные, вечнозеленые) с разным характером листьев [Reich et al., 1995].

Исследования связи SLA с влажностью почвы проводили по большей части в засушливых местообитаниях и (или) с ксеро-

морфными видами. Во всех случаях дефицит влаги в почве вызывал снижение SLA как у лиственных пород [Cunningham, Strain, 1969; Fekete, Szujko-Lacza, 1973; Linder, 1985; Gratani, Fiorentino, 1988], так и хвойных [Congroy, Barlow, 1986; Margolis, Waring, 1986; Pääkönen et al., 1998]. По этой же причине в Южной Калифорнии деревья дуба с низким предрассветным потенциалом давления влаги в ксилеме имели листья с более высокой SLA по сравнению с деревьями с высоким потенциалом [Callaway, Mahall, 1996]. Опыты, заложенные в ростовой камере с овсяницей восточной, дали сходные результаты [Grase, Russel, 1977]. Однако у лиственницы и ели в Канаде не было различий в SLA хвои на осушенных и неосушенных площадях [Macdonald, Liffers, 1990]. Водный стресс листвы не обязательно бывает связан с низкой влажностью почвы. Во взрослом древостое недостаток влаги могут испытывать верхние слои листьев из-за высокой плотности светового потока и необходимости интенсивного испарения воды для охлаждения листовых тканей. Так, при увеличении среднесуточной интегрированной плотности светового потока в разных слоях березово-осинового леса с липовым подлеском увеличивается толщина, плотность (г см^{-3}) и уменьшается SLA листьев липы и осины, а у последней изменяется даже форма листьев, приспособляясь к лучшему охлаждению листовых пластинок ветром [Niinemets et al., 1999].

В контролируемых условиях ростовых камер изучали влияние повышенного содержания CO_2 в атмосфере на уровень значений SLA. Обычно 2–3-кратное повышение концентрации CO_2 вызывало снижение SLA в листьях растений. Этот результат был характерен для семян и молодых деревьев лиственных и хвойных видов разных зон: умеренной [Brown, 1970; Congroy, Barlow, 1986; Gaudillere, Mousseau, 1989; Kinney, Lindroth, 1997; Tjoelker et al., 1998; Koike et al., 2000; Urban et al., 2003], субтропической [Wullschleger et al., 1992; Norby et al., 1992; Niinemets, 1999], тропической [Lowelock et al., 1998]. Это подтвердилось и для травянистых мезофилов [Hughes, 1971; Poorter et al., 1988; Hughes, Cockshull, 1971]. У сосны, тополя, березы карликовой, подорожника и хризантемы при высоком уровне освещенности увеличение вдвое концентрации CO_2 вызывало уменьшение SLA, тогда как у арктических кустарничковых и травянистых видов *Carex bigelovii* и *Ledum palustre* такого уменьшения не происходило. Сочетание внесения азотного удобрения с увеличением концентрации CO_2 не имело достоверной связи с изменением SLA у арктических видов [Oberbauer, Strain, 1986]. На примере 12-летних растений ели подтверждается гипотеза, что приспособление к по-

вышенному содержанию атмосферного CO_2 контролируется комбинацией биохимических, морфологических и физиологических механизмов обратной связи. Главным фактором влияния на биохимическую способность является концентрация N в хвое, а связь SLA с этим показателем при повышенном содержании CO_2 оказывается тесной: для световой хвои $R^2 = 0.86$, для теневой $R^2 = 0.97$ [Urban et al., 2003].

Влияние температурных условий на изменение SLA листьев проверялось больше на диких и культурных видах травянистых растений. Почти во всех случаях выращивания их в ростовых камерах повышение температуры вызывало увеличение SLA, порой в два раза [Beewers, Cooper, 1964; Wolege, Gewiss, 1969; Clough et al., 1979; Hunt, Halligan, 1981; Кислюк, Васьковский, 1981; Кислюк и др., 1982, 1983]. Чтобы правильно оценить влияние температуры воздуха, при которой развиваются листья, необходимо учитывать его в сопоставлении с другими факторами среды. Тонкие анатомические исследования листьев пшеницы, развивающейся при разных сочетаниях температуры, интенсивности света и фотопериода, показали, что при прочих равных условиях повышение температуры увеличивает скорость зарождения, появления и вытягивания листьев в длину, но уменьшает их прирост в толщину и ширину. В результате этого в пределах оптимума для листьев пшеницы SLA увеличивается, причем чем ниже интенсивность света, тем это увеличение больше [Friend et al., 1962]. Листья люцерны при более низких температурных условиях (день/ночь: 21/12 °C) аккумулировали больше крахмала, чем при более высокой температуре (32/24 °C), и имели меньшую SLA [Smith, Stuckmeyer, 1974]. Сходные результаты получены для растений овсяницы *Festuca arundinaceae* с низкой листовой продуктивностью, имеющих на всех стадиях развития от появления до созревания листа более низкую SLA при температуре воздуха 17 °C, чем при 25 °C, что обусловлено большей аккумуляцией воднорастворимых углеводов в первом случае. Начиная с температуры 20 °C и выше, высокопродуктивные сорта овсяницы имеют более низкую SLA, чем низкопродуктивные. Причиной различия в этом случае является бóльшая плотность структурного материала клеток высокопродуктивных сортов по сравнению с низкопродуктивными при сходстве состава воднорастворимых углеводов [McDam, Nelson, 1987].

Сложный механизм реакций SLA листьев на воздействие температуры по-разному проявляется у растений разных жизненных форм, с чем связано появление противоречивых результатов исследований. С другой стороны, как было выяснено при выращи-

вании растений в контролируемых условиях, при увеличении температуры воздуха SLA развивающихся листьев уменьшается как у земляники – растения умеренной зоны [Chabot, Chabot, 1977], так и у кустарников аридной зоны [Mooney et al., 1978; Ehleringer, Björkman, 1978].

Кроме описанных выше причин вариации SLA листьев, на этот показатель влияет и много других природных и антропогенных факторов. Так, подъем над уровнем моря является комплексным фактором, включающим в себя снижение температуры воздуха и почвы, уменьшение продолжительности вегетационного периода, снижение атмосферного давления, градиента концентрации CO₂ и прочее. Единого мнения о влиянии высоты над уровнем моря на изменение SLA нет. Основательные исследования Ч. Кернера с соотр. показали, что у растений трех жизненных форм – деревьев, эрикоидных кустарников и травянистых растений рода лютиков, с подъемом в горы SLA уменьшается [Körner et al., 1986]. Это объясняется уменьшением размеров листовой пластинки наряду с увеличением общих размеров и толщины оболочек кутикулярных и эпидермальных клеток, а также толщины всего листа. Наиболее заметна связь морфоструктурных изменений с высотой над уровнем моря у травянистых растений, затем у кустарников, менее пластичны древесные породы. Многолетние травянистые растения, растущие в равнинных условиях, в среднем имеют более высокую SLA, чем настоящие горные виды [Körner, Renhard, 1987]. Редукция SLA является общим свойством высокогорных видов древесных и травянистых растений [Maguyama, 1977]. При переносе их в равнинные условия это их свойство частично сохраняется [Körner et al., 1989]. Растения рододендрона, растущие высоко в горах, также снижают SLA по сравнению с более низко расположенными растениями [Gholz, 1979]. Это же можно сказать о деревьях псевдотсуги, наблюдаемых в летнее время (в зимнее время замечена обратная зависимость, согласно [Smith et al., 1981]), и о вечнозеленых кустарничках и карликовой березе в Хибинских горах [Лукьянова и др., 1990]. Исследования четырех хвойных видов растений и нотофагуса в разных условиях среды не показали достоверных изменений SLA при подъеме над уровнем моря [Benecke, Navranek, 1980; Benecke et al., 1981]. Не было также существенных различий SLA хвой саженцев ели европейской разного высотного происхождения. По расчетам Р. Уиттекера с сотрудниками [Whittaker et al., 1974], средняя SLA крупных видов деревьев в горах увеличивается при подъеме над уровнем моря. Это же можно сказать относительно SLA листьев березы [Karlson, Nordell, 1988]. По-видимо-

му, причиной таких разноречивых результатов в упомянутых исследованиях являются разные соотношения первичных факторов среды, одни из которых являются ведущими, а другие играют второстепенную роль.

Среди других факторов, воздействующих на вариабельность SLA листьев, нужно назвать различные стрессовые ситуации, не компенсированные адаптационной перестройкой растений по данному фактору. Можно назвать некоторые из них: воздействие насекомых, о чем будет сказано ниже (гл. 5), копытных животных [Гусев, 1986], подтопление в мангровых лесах [Parolin, 2002], кислотные и другие промышленные загрязнения [Burton et al., 1991; Shelburne et al., 1993; Masarovičova, Stefanik, 1996], солевой стресс при воздействии больших доз NaCl [Khavari-Nejad, 1998], повышенное содержание озона в атмосфере [Pääkönen et al., 1999], заражение микоризой [Ekwebelam, Reid, 1983] и т.д. При этом, почти во всех стрессовых ситуациях, как и при выходе за пороговый уровень обычных экологических компонентов среды (температуры, солнечной радиации, водного и минерального снабжения), если воздействие фактора было достаточно высоким, повышалась доля механических тканей или углеродных клеточных структур, и SLA снижалась.

Сложнее всего определять средние показатели SLA листьев для сообществ разного таксономического ранга. Хотя такие попытки предпринимались давно [Whittaker, Garfine, 1962; Whittaker, 1962; Tadaki, 1976; Medina, 1984; Sobrado, 1991; Schulze et al., 1994], но определения проводились чаще всего для SLA листьев или хвои доминирующих видов [Mooney, Gulmon, 1982]. В таком виде они имели скорее интерес для ботанико-географических сравнений, чем для индивидуальных характеристик сообществ и их типов. Так, например, средние значения многих морфолого-анатомических показателей, включая SLW, а также оводненности и содержания N, P, K для световых листьев 68 видов деревьев, кустарников и пальм дождевого тропического леса Венесуэлы отличаются от таких же в лесах других районов [Bongers, Porta, 1990].

Учитывая, что в густом многоярусном лесу варьирование SLA листьев растений одного и того же вида из верхнего яруса и подраста может перекрывать амплитуду SLA для многих других входящих в сообщество видов, в последние годы все чаще появляются попытки получения усредненных значений физиологических, морфологических и прочих характеристик листового аппарата, прежде всего с точки зрения их количественных соотношений. При этом также важны расчеты средних показателей SLA.

Группировка видов по различным свойствам листьев внутри сообщества может происходить по ярусам, слоям полога [Maquyama, 1977; Eliáš et al., 1984], по теневыносливости и стратегии поведения [Stewart et al., 1990; Reich et al., 1994; Ellis et al., 2000].

Для отдельных видов среднее значение SLA листьев в пологе можно получить, складывая средневзвешенные по массе или площади значения, а для хвойных еще и значения SLA хвои разных классов возраста [Warten, Adams, 2000]. Другой способ – нахождение у дерева определенной высоты или слоя в пологе, характеристики которого совпадают со средневзвешенными показателями всего дерева или листового слоя [Ермолова и др., 2000]. Третий способ состоит в определении частоты встречаемости показателя в разных слоях полога. Он применялся для определения числа вегетативных и генеративных побегов, имеющих разную SLA листьев, в пологе березы бумажной [Caesar, Macdonald, 1983].

В этом отношении интересна работа по изучению характеристик листового аппарата (продолжительность жизни листьев, концентрация в них азота, связь N-пула с продуктивностью нетто-фотосинтеза) для четырех многовидовых субтропических и альпийских сообществ в девственных лесах Тибета вдоль высотного градиента [Luo et al., 2005]. С помощью серии средневзвешенных шкал получены средневидовые показатели и амплитуды их колебаний для доминирующих видов и для всего сообщества, которые сравнили (в том числе и по SLA) для одних и тех же видов в разных сообществах, а также средние показатели этих сообществ со сходными сообществами США и Китая.

В табл. 10 сведены показатели SLA, собранные нами по литературным данным для сообществ разных природных зон, их отдельных ярусов и слоев. Можно заметить, что SLA, как правило, увеличивается с продвижением в пологе от верхних ярусов к нижним.

В настоящее время SLA листьев входит как полноправный компонент в серию показателей при определении стратегии видов при сукцессиях [Westoby et al., 2002] и инвазиях на незанятых территориях. Так, на вулканических почвах разного возраста вулкана Мауна Лоа инвазионные виды имели преимущества в эффективности освоения ресурсов из-за более высоких значений SLA, концентрации N и P в листьях (соответственно на 22.5, 30.5 и 37.5%), нетто-ассимиляции CO_2 и меньшему расходу энергии на построение углеродного скелета, чем местные виды [Baruch, Goldstein, 1999]. Можно заключить, что такой сравнительно легко определяемый индекс, как LMA листьев (по терминологии ав-

Средние значения SLA в растительных сообществах разных природных зон, см² г⁻¹

Сообщества	Деревья	Подрост	Кустарники	Травы	Среднее SLA	Автор
Лиственные леса умеренной зоны						
Дубово-грабовый лес	51.26*					Oszlanyi, 1980
Леса США, Канады, Швеции, Японии	92-200					Cannell, 1982
Дубово-грабовые леса	76-128	300-370	285-385	300-640		Eliš, 1984
Дубняк: 9Д1С	162.9***					Лесничий, 1977
Липняк волосисто-осоковый	185-200	280	167	280	197.9	Карманова и др., 1987
Камфорное дерево (культуры)	106		143; 133**	250		Satoo, 1968
Широколиственные под пологом метасеквойи	274		336			Satoo, Madgurck, 1982
Буковые леса Бельгии	195-244					Vanseveren, 1977
Открытые эвкалиптовые леса Австралии					87-19	Specht, Specht, 1989
Хвойные леса умеренной зоны						
Лиственничные	1 яр.-118 2 яр.-274		336		339	Satoo, 1970
Сосновый лес	173.9-115.3					Whittacker, 1963
Сосновая пустошь	120.4					
Лес с тсугой и буком	95.4					
Тсугово-рододедровый лес	90.0					
Елово-рододендровый лес	116.2					

Таблица 10 (окончание)

Сообщества	Деревья	Подрост	Кустарники	Травы	Среднее SLA	Автор
Суборь свежая: 6С4Д	126.2***					Лесничий, 1972
Суборь влажная: 5С5Д	149.7***					
Сосняк с дубом лещиново-разнотравный	103–235		265	500	165.5	Карманова и др., 1987
Сосняк с дубом осоково-разнотравный	107–184		343	454	168.0	
Сосняк с липой разнотравный	124–169		441			
Сосняк с липой рябиново-разнотравный	111–116		318	500	139	
Сосняк с липой снытево-кисличный	122–150		257	428	153	
Тропические и субтропические леса						
Низкогорный дождевой лес	1 яр. 37–127 2 яр. 85.2 среднее 58	90.5		81–216	61.8–79	Edwards, Grubb, 1977
Равнинный дождевой лес, полулистопадный					88.5–138	Tadaki, 1966
Тропический дождевой лес					165.6	
Вечнозеленый галерейный лес	85.1					
Умеренный вечнозеленый лес						
Листопадный твердолиственный	33–38*					
Вечнозеленый твердолиственный	35–44					Luo et al., 2005
Субтропический вечнозеленый твердолиственный лес	97					
Субтропический вечнозелено-листопадный твердолиственный лес	93					

Альпийский хвоеподобный лиственный лес	81-44						
Пограничный хвоеподобный лиственный лес	44						
Тропический дождевой лес	65	120**			118	Putz, 1983	
Культуры альбиции	180			222	267	Kawahara et al., 1981	
Культуры гмелины	150			225	183		
Культуры диптерокарпа	167			133	144		
Открытые эвкалиптовые леса от пергумидной до семиаридной зон тропики					118-44		Specht, Specht, 1989
субтропики					98-11		
Горные дождевые леса	30-160				58-92	Tanner, 1980	
Амазонские леса: смешанные	74					Medina, 1984	
долинные	76						
равнинные	47						
Двудольные деревья	66					Jordan, Uhl, 1978	
Пальмы	44						
Муссонный саванново-лесной экотон	76.1		185.7	175-289	128.6	Ogawa et al., 1965	
Муссонный лес	102.6		352.8	211-240	140.4		
Тропический дождевой лес	138.5		242		146.4		
Тропические сухие леса:							Medina, 1984
листопадные	127						
вечнозеленые	36						
Диптерокарповый саванновый лес	85.7		189	292.3	111	Ogawa et al., 1965	

Примечание. * рассчитано по свежему весу, ** лианы, *** рассчитано по полной поверхности хвои.

торов, т.е. $1/SLA$), наряду с продолжительностью их жизни, массой и продукцией семян – один из важных показателей видовой стратегии [Westoby et al., 2002].

Иногда при анализе роста растений и сравнении его в разных экологических условиях применяют показатели, аналогичные SLA и SLW , но проще определяемые – без использования площадных характеристик. Для хвои это удельная линейная масса хвои, SNL (от англ. *specific needle length*) – масса единицы длины хвои, измеряемая в $г\ см^{-1}$ [Малкина и др., 1993; Васфилов, 2005]. Отношение массы листа к его длине используют, например, для лиственных арктических кустарничков [Flower-Ellis, 1980a]. Для определения LAI фитоценоза в дальнейшем можно найти соотношение между длиной и площадью листа, а затем, зная среднюю длину одного листа и число листьев, определить требуемый показатель [Flower-Ellis, 1975]. Для корней применяют аналогичный показатель удельной длины корней, SRL (от англ. *specific root length*) [Reich et al., 1998].

У некоторых хвойных (например, криптомерий) ассимиляционная площадь не ограничивается одной хвоей: приходится учитывать и поверхность побеговых сегментов, в первые два года жизни содержащих хлорофилл. М. Кацуно и К. Хозуми [Katsuno, Hozumi, 1988, 1990] определяют SLA как отношение площади ассимилирующей поверхности побегового сегмента вместе с хвоей к его массе вместе с его древесной частью, а отношение площади поверхности собственно хвои к ее массе обозначают как SNA (от англ. *specific needle area*).

Глава 4

LAI: экологическое значение, экологическая и фитоценотическая обусловленность

Современные оценки LAI

В главе 1 А.И. Уткин подробно описал историю создания индекса листовой поверхности (LAI) и привел несколько определений этого параметра.

В настоящее время LAI в лесоведении, как у нас, так и за рубежом, стал одним из важнейших таксационных показателей древостоев. Однако в научной литературе до сих пор недостаточно количественных оценок LAI, особенно сопряженных с другими (в частности, продукционными) показателями. В сформированном нами под руководством А.И. Уткина банке данных по биопродуктивности лесов умеренной зоны Евразии и Америки оценки LAI определены для 30–50% древостоев лиственных пород и 15–30% хвойных.

Авторы одного из наиболее подробных обзоров зарубежной литературы признали, что LAI – ключевая переменная для региональных и глобальных моделей обмена энергии, углекислоты, водяного пара и других соединений биосферы и атмосферы [Asner et al., 2003]. Они обобщили 1008 оценок LAI для примерно 400 местообитаний. Одни биомы, для которых оценивали LAI, были достаточно широко представлены в литературе (сельхозугодья, леса и плантации), другие гораздо меньше (пустыни, кустарниковые заросли, тундра и болота). Примерно 40% оценок было сделано в 1991–2000 гг., 20% – раньше, в 1981–1990 гг. Средняя оценка (\pm SD) LAI, распределенная между 15 классами биомов, варьировала от 1.3 ± 0.9 в пустынях до 8.7 ± 4.3 для древесных плантаций, причем наивысшие оценки среднего LAI, лежащие в пределах 5.1–6.7 – в умеренных вечнозеленых (хвойных и широколиственных) лесах среди естественных наземных классов растительности.

После статистической обработки данных глобальное среднее значение LAI уменьшилось с 5.2 ± 4.1 до 4.5 ± 2.5 , с максимальным значением LAI 18. Биомы с наивысшими значениями LAI расположились в порядке убывания: плантации > умеренные вечнозеленые леса > болота; с наименьшими оценками LAI – в следующем порядке: пустыни < саванны, степи < тундра. При использованных методах средние оценки LAI для всех биомов не различались статистически. Прямые и косвенные измерения дали аналогичные значения LAIV. В 1990-е гг., когда стало проводиться больше исследований и улучшилась их методология, средние значения LAI для всех биомов существенно уменьшились.

Применение глобальной базы данных по LAI, по мнению Asner et al. [2003], дает обширное пространство для экологических, физических и климатологических исследований. Включенные в базу оценки LAI служат входной информацией для моделей наземных экосистем, оценки глобальных результатов дистанционных исследований, сравнения исследований в природных условиях и др. Подробно обсуждаются примеры использования базы данных в исследованиях по глобальной продуктивности растений, поглощению фракционной энергии и дистанционным наблюдениям. Растительный полог – место, где сосредоточены физические и биогеохимические процессы в экосистеме. Функциональные и структурные параметры растительного полога испытывают влияние микроклиматических условий, динамики нутриентов, деятельности фитофагов и многих других факторов. Количество листьев, содержащееся в пологе – одна из базовых экологических характеристик, показывающая интегрированный эффект этих факторов. В свою очередь, площадь листовой поверхности полога служит в качестве доминантного контроля первичной продукции (фотосинтеза), транспирации, энергообмена и других физиологических параметров, имеющих отношение к проходящим в экосистемах процессам. Следовательно, площадь листовой поверхности часто употребляется как центральный элемент при исследованиях в природе и моделировании.

Вопреки широко осознанному значению LAI для разнообразных физиологических и экологических исследований и несмотря на обилие исследований на отдельных пробных площадях и баз данных по LAI, в литературе довольно мало сравнительных обзоров данных по LAI. Waring [1983] рассматривал LAI лесонасаждения в качестве показателя конкуренции в пологе за рост и свет, но не систематизировал данные предыдущих исследований. Schulze [1982] анализировал площадь поверхности и перехват света на примере 62 оценок LAI из 12 биомов. Asner [1998] изучал вариации

цию отражательной способности полога, используя компиляцию 29 оценок LAI для 20 типов растительности. Gower et al. [1999] рассматривали методику оценки LAI, но также не суммировали многие предыдущие данные. По мнению Asner et al. [2003], в более ранних исследованиях сообщались наивысшие оценки LAI для хвойных пологов, иногда >15 , хотя это частично есть функция того, как определяется и измеряется LAI (см. следующий раздел). Beadle [1993] сообщил о наблюдаемом максимуме LAI в 6–8 для лиственного леса и 2–4 – для урожая однолетников. Schulze [1982] свидетельствует, что типичные оценки LAI для большинства биомов (кроме пустыни и тундры) варьировали в пределах 3–19, при этом наибольшие оценки были в бореальных хвойных лесах. Вопреки сообщениям этих и других авторов, нет исследований, которые дали бы всеобъемлющий анализ и компиляцию данных, необходимых для широких определений ранжирования и свойств оценок LAI по биомам, в глобальном или временном масштабе.

С сожалением отметим, что наиболее обильный период сбора данных о LAI, как отмечено выше, 1991–2000 гг. – это время резкого изменения политической и экономической ситуации в России, приведшего к катастрофическому ухудшению положения в отечественной науке, выразившемуся в сокращении полевых исследований. Поэтому вряд ли можно говорить о многочисленных оценках LAI на территории России, не говоря об улучшении их методологии.

В обзорной работе [Bréda, 2003, 121 источник литературы] констатируется, что в настоящее время имеются взаимно дополняющие друг друга подходы к описанию взаимодействия света и полога, и LAI лишь один из нескольких показателей, описывающих полог. Он может быть определен либо прямым, либо одним из косвенных методов.

Обе категории методов взаимно дополняют друг друга, поскольку для косвенных методов до сих пор необходима калибровка. Недавние исследования [Bréda, 2003] пытались улучшить оценки LAI путем более детального описания и учета неоднородности полога (вертикальной и горизонтальной), кустистости, сомкнутости полога или просветов в нем, и т.д. По-прежнему нужно разработать новые инструменты или алгоритмы, чтобы пересчитывать PAI в LAI. Трудно делать какие-либо обобщения, так как каждый исследователь должен выбирать методы, наиболее подходящие к его конкретной ситуации, подразумевая при этом мысленно физиологическую сторону процесса. Взятие выборок часто имеет решающее значение, так как пространственная вариабельность полога очень велика, и всегда следует делать

несколько повторностей в разных местах при определении LAI. Например, используются совершенно разные технические возможности, если исследователь больше интересуется индексом листовой поверхности, чем детальной оценкой геометрии полога. Наконец, главная вызывающая проблемы задача улучшения измерения LAI – отчетливо выявить причины вариации. Определение вариабельности LAI – важная проблема, все еще недостаточно исследованная, чтобы определить, до какой степени изменяется площадь листовой поверхности от местообитания к местообитанию и от года к году. Происходит ли флуктуация LAI из-за изменений размера листьев, их числа или того и другого вместе? Имеются ли пространственные или временные изменения в угле наклона листьев и их куцении? Каков вклад вертикальной структуры полога в вариацию LAI?

Ответы на эти вопросы, как полагает N. Bréda [2003], вероятно, появятся в ближайшем будущем и помогут в новом осмыслении LAI.

В последние годы проблема оценки LAI привлекает все большее внимание специалистов разного профиля в связи с изменениями климата. В частности, обсуждается связь LAI с повышенным содержанием CO_2 . По мнению некоторых исследователей, вариабельность LAI связана с климатическими и ростовыми условиями, в том числе с концентрацией CO_2 , и может быть высокой, как это показано на примере сельскохозяйственных растений. В то же время часто прибегают к моделированию фотосинтеза, который иногда представляется неадекватно детализированным в моделях продуктивности растений. Куда меньше усилий сосредоточено на моделировании динамики листовой площади, отчего еще нет понимания того, как будут взаимодействовать повышенный уровень CO_2 , LAI и рост растений. Необходимо прояснить относительную важность LAI для ассимиляции полога и прироста биомассы в условиях повышения CO_2 и обсудить связанные с этим положения для построения динамической модели. Имитационный эксперимент на основе урожая пшеницы показал [Ewert, 2004], что моделирование LAI часто имеет решающее значение, формируя важный источник неопределенности в моделях продуктивности растений, особенно в условиях ограниченных ресурсов. Автор сделал вывод, что прогресс в оценивании роста растений и продуктивности в условиях повышенной концентрации CO_2 вряд ли может быть достигнут без улучшения моделирования LAI. А это возможно при лучшем понимании процессов размещения субстратов, динамики развития и старения листовой площади и роли LAI в адаптации растений к изменяющимся внешним условиям.

Но чтобы определить размер площади листовой поверхности на участке сообщества определенного размера (т.е. LAI), необходимо рассчитать среднюю площадь LA одного растения. При этом возникает ряд специфических проблем. Поскольку все листья на растении имеют разную площадь, то необходимо сначала определить среднюю площадь листа, а затем умножить ее на число листьев на растении или побеге. Иногда площадь листа оказывается величиной очень постоянной для вида. Эта закономерность встречается как среди травянистых видов [Kubiček, 1975; Nangju, Wanki, 1980], так и среди древесных пород и лиан [Усманов, Азимов, 1978; Desei, 1983; Козлов, Соколова, 1984]. К тому же у древесных видов близкой к постоянной может быть суммарная площадь листьев на укороченных побегах – брахибластах, составляющая в древостоях старше 10 лет довольно стабильный процент от общей массы листьев [Ермолова и др., 2000]. У плодовых деревьев эти побеги носят название «кольчатки», по их числу на дереве можно определить листовую площадь всех укороченных побегов [Инденко, Расулов, 1978]. Иногда для определения площади «репрезентативного» листа, определяющего средний размер листа на растении, находят место его расположения на побеге. В.Б. Гедых [1976] нашел, что у черники и брусники этот лист располагается в середине годовичного побега. Для картофеля брали листья в средней части побега, и рассчитав их площадь по формуле множественной регрессии, по их числу определяли листовую поверхность всего куста [Olteanu, Pamfil, 1977]. У других видов на ростовых годовичных побегах (ауксибластах) изменение размеров листьев на побеге происходит по параболической закономерности, что отмечалось для древесных пород [Ермолова, 2006] и винограда [Manivel, Weaver, 1974].

Аллометрические связи между морфологическими показателями растений дают возможность в достаточной степени точно определять их листовую поверхность, не прибегая к трудоемким измерениям и сложным расчетам. У сельскохозяйственных культур и многих дикорастущих злаков число листьев на побеге или растении бывает довольно постоянно. Это позволяет находить корреляцию между площадью или длиной и шириной одного листа с определенным расположением на побеге и площадью всей листовой поверхности. Чаще всего этот лист (или несколько листов) является и наибольшим по площади на растении или побеге [Francis et al., 1969; Литун и др., 1976; Рогаченко, Строкач, 1976; Sastry et al., 1977; Eggens, 1980; Ferraris, Wood, 1980]. У плодовых деревьев суммарная площадь четырех наибольших листьев на по-

беге хорошо коррелирует с площадью листовой поверхности всего побега [Boynnton, Harris, 1950].

Для травянистых злаков характерна хорошая корреляция площади листовой поверхности с высотой растения [Савина, 1966], на чем основан метод типового или эффективного растения [Carleton, Foote, 1965; Мяги, 1971], позволяющий по средней высоте растения в посеве определять листовую поверхность. У древесных растений этой зависимости соответствует корреляция площади поверхности листьев с суммарной длиной годичных побегов, изучавшаяся на плодовых деревьях и винограде [Boynnton, Harris, 1950; Шевченко, 1975; Инденко, Расулов, 1978; Лучкина, Таукчи, 1979], а также на лесных древесных видах [наши расчеты по данным: Фролов и Куклаева, 1989; Ермолова и др., 2000].

Для древесных пород часто применяются поиски аллометрических зависимостей массы, а также площади поверхности листьев (хвои) с площадью поперечного сечения, диаметром или периметром несущей их ветви [Holand, 1978; Инденко, Расулов, 1978; Филонов, 1978; Козлов, Соколова, 1984; Vreštiak, 1985, 1986, Гульбе и др., 1991]. Эта же закономерность связывает площади листы и с диаметром всего дерева. У более мелких деревьев ($d < 3$ см) она достоверна для площади поперечного сечения основания ствола, а у более крупных ($d \geq 3$ см) точнее оказывается связь с площадью сечения под кроной дерева [Козлов, Соколова, 1984]. На уровне особи физиологически более обоснованной с точки зрения передвижения в растении воды и питательных веществ и статистически более достоверной является зависимость площади поверхности листы древесных растений с площадью поперечного сечения заболони [Kaufmann, Troendle, 1981; Waring et al., 1982; и др.], о чем уже говорилось в гл. 1. При переходе же на уровень древостоя эта корреляция ослабляется из-за влияния полноты, возрастного состава и других факторов.

В настоящее время предпринимаются многочисленные попытки использовать поперечное сечение стволов или объем заболони для определения площади листовой поверхности деревьев и древостоев [Вомперский, Иванов, 1984; Berninger, Nikimaa, 1994; Eckmüller, Sterba, 2000; и др.].

Наши оценки зависимости LAI от суммы площадей сечений древостоев (Σ_g) наиболее распространенных древесных видов средней полосы лесной зоны, полученные по литературным источникам с привлечением собственных исследований, оказались противоречивыми. Для некоторых лиственных пород (береза, дуб) корреляция была достоверной, хотя и недостаточно высокой

(коэффициент корреляции R^2 соответственно 0.75 и 0.69). Для хвойных пород корреляция еще слабее: лишь у ели она была на уровне $R^2 = 0.58$, а у сосны, лиственницы и пихты корреляция не наблюдается.

Более тесно с LAI связана продуктивность древостоев. Общая годовая продукция имеет достаточно высокую корреляцию с LAI: для ели и пихты коэффициент корреляции R^2 составляет соответственно 0.67 и 0.59, а для березы, бука и дуба – 0.84, 0.79 и 0.57, соответственно.

Возможность определения LAI посредством регрессионных зависимостей его с массой листвы представлена в табл. 11, составленной по результатам обработки данных из литературных источников с учетом собственных исследований. Для разных групп пород эта связь оказалась неоднозначной. Среди лиственных видов тесная связь найдена для березы, тополя (осины), липы ($R^2 = 0.85$; 0.85 и 0.95, соответственно). У бука среди трех совместно определявшихся видов наиболее слабая зависимость оказалась у *Fagus silvatica*. Два других вида (*Fagus crenata* и *Fagus grandifolia*) имеют высокую зависимость LAI от массы листьев ($R^2 = 0.82$ и 0.76, соответственно). У хвойных пород хорошая корреляция заметна для лиственницы, сосны сибирской (кедра), пихты ($R^2 = 0.83$; 0.85; 0.72, соответственно), несколько слабее связаны эти показатели у ели европейской ($R^2 = 0.61$) и у сосен, рассчитанных вместе ($R^2 = 0.59$). В отличие от других древесных пород совсем не обнаружилась зависимость LAI от массы листьев у дуба. Мы провели проверку этой взаимосвязи отдельно для дубовых древостоев Америки и Японии и также не получили заметной связи. Причины этого, возможно, кроются в особенностях сезонной динамики ассимиляционного аппарата дуба, сменяющего листья иногда несколько раз за сезон.

Стремясь проверить влияние возраста на аллометрические связи, для каждой породы мы выделили три возрастные категории в зависимости от возраста рубки для Центрального экономического района следующим образом (табл. 12).

Связь массы листвы (хвои) с LAI можно считать удовлетворительной, хотя для разных пород и древостоев разного возраста теснота ее бывает большей или меньшей. В целом, коэффициент корреляции между массой листвы и LAI для ели, пихты, лиственницы, березы, дуба и бука колеблется между 0.74 и 0.83. Теснота этой связи индивидуальна для каждого вида и возрастной группы древостоя (табл. 13).

Как видим, у большинства пород (сосна, ель, береза, дуб), если судить по коэффициенту детерминации, бывает наибольшей

Таблица 11

Значения LAI ($\text{га} \cdot \text{га}^{-1}$) и его связь с массой листьев ($F_1, \text{т} \cdot \text{га}^{-1}$) (из банка данных)

Порода	Вариант	n	Средний LAI, $\text{га} \cdot \text{га}^{-1}$	S_{LAI}	Средняя $F_1, \text{т} \cdot \text{га}^{-1}$	S_{F_1}	Уравнения регрессий: 1) линейное; 2) степенное	R^2	$\Sigma y/x$	Δ
Дуб	1	62	4.52	1.57			1) LAI = 2.81+0.36F ₁	0.099	1.88	4.41
	2	39	3.27	1.25	3.99	1.44	2) LAI = 1.61 F ₁ ^{0.75}	0.074	2.24	0.44
Клен	1	13	4.68	1.00			1) LAI = 3.15+0.56F ₁	0.48	0.48	1.07
	2	9	2.01	1.25	3.30	1.46	2) LAI = 3.35 F ₁ ^{0.34}	0.48	0.49	0.16
Липа	1	8	4.13	1.52			1) LAI = 0.47+1.79F	0.95	0.09	1.10
	2	7	3.78	1.29	1.85	0.70	2) LAI = 2.30 F ₁ ^{0.82}	0.94	0.10	0.08
Ясень	1	6	4.76	0.94			1) LAI = -0.25+1.82F ₁	0.65	0.32	0.72
	2	5	4.61	0.96	2.67	4.28	2) LAI = 1.41 F ₁ ^{1.20}	0.63	0.34	0.12
Бук	1	100	5.60	1.44			1) LAI = 430+0.33F ₁	0.51	1.02	0.91
	2	88	5.46	1.44	3.50	3.09	2) LAI = 3.29 F ₁ ^{0.42}	0.56	0.91	0.20
Береза	1	67	4.51	2.43			1) LAI = 0.94+1.43F ₁	0.85	1.43	1.68
	2	58	4.68	2.48	2.62	1.53	2) LAI = 2.04 F ₁ ^{0.85}	0.85	1.38	0.26
Тополь, осина	1	84	3.15	1.53			1) LAI = -0.06+1.32F ₁	0.85	0.39	0.28
	2	58	2.91	1.63	2.26	1.14	2) LAI = 1.28 F ₁ ^{0.98}	0.85	0.40	0.21
Ольха	1	26	3.81	1.17			1) LAI = 1.61+0.93F ₁	0.43	0.84	0.70
	2	24	3.83	1.21	2.39	0.86	2) LAI = 2.15 F ₁ ^{0.65}	0.44	0.83	0.21

Ель	1	68	6.03	2.72			1) LAI = 0.80+0.56F ₁	0.61	3.04	0.51
	2	56	5.79	2.80	11.69	3.89	2) LAI = 0.30 F ₁ ^{1.17}	0.60	3.16	0.47
Пихта	1						1) LAM = 0.60+0.51F ₁	0.72	2.57	0.43
	2	24	7.20	3.05	12.90	5.07	2) LAI = 0.79 F ₁ ^{0.86}	0.71	2.72	0.27
Сосна обыкновенная	1	120	2.41				1) LAI = 0.14+0.47F ₁	0.66	0.54	0.49
	2	113	2.39	1.25	4.81	2.17	2) LAI = 0.47 F ₁ ^{0.01}	0.65	0.55	0.31
Сосна сибирская	1						1) LAI = 0.91+0.31F ₁	0.83	0.11	0.54
	2	10	3.20	0.82	7.30	2.39	2) LAI = 0.71 F ₁ ^{0.76}	0.85	0.10	0.09
Сосна, все вместе	1	263	2.83	1.31	2.70	1.40	1) LAI = 0.92+0.28F ₁	0.59	0.81	0.54
	2	190	2.70	1.40			2) LAI = 0.58 F ₁ ^{0.83}	0.57	0.84	0.35
Лиственница	1						1) LAI = 0.20+0.57F ₁	0.83	0.08	0.31
	2	21	1.43	0.70	2.13	1.12	2) LAI = 0.71 F ₁ ^{0.92}	0.83	0.08	0.18

Примечание. n – число наблюдений (древостоев): 1 – общее число наблюдений LAI, 2 – число наблюдений LAI, сопряженных с измерением массы листьев (F₁); S_{LAI} – стандартное отклонение LAI, S_{F₁} – стандартное отклонение F₁, Σy/x – остаточная дисперсия, Δ – относительная ошибка уравнения.

При расчете статистических показателей учитывались следующие виды: дуб – суммарно *Quercus robur* L. и *Q. petraea* L), клен – *Acer campestre* L., липа – *Tilia cordata* Mill., ясень – *Fraxinus excelsior* L.; бук – суммарно *Fagus sylvatica* L., *F. americana* Sweet, и *F. grandifolia* Ehrh.; береза – суммарно *Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh); тополь – суммарно *Populus tremula* L. и *P. tremuloides* Michx.; ольха – *Alnus incana* (L.) Moench., ель – *Picea excelsa* Link., пихта *Abies alba* Mill.; для сосны расчеты проводили отдельно для *Pinus sylvestris* L. и *P. sibirica* (Rupr.) Mayr., совместные расчеты LAI включали 14 видов.

Таблица 12

Возрастные категории основных лесообразующих пород Центрального экономического района в зависимости от возраста рубки [по: «Общесоюзные нормативы для таксации лесов». М.: Колос, 1992. 496 с.]

Порода	Возраст рубки, лет	Возраст древостоя, лет				
		А	Б	В	Г	Д
		Категория возраста				
		1		2		3
Береза, липа, ольха, дуб порослевой	61–70	1–10	11–20	21–50	51–60	61–80
Осина, тополь	41–50	1–10	11–20	21–30	31–40	41–60
Дуб семенной	101–120	1–20	21–40	41–80	81–100	101–120
Сосна, ель, пихта лиственница	81–100	1–20	21–40	41–60	61–80	81–120

Примечание. А – молодняки I группы, Б – молодняки II группы, В – средневозрастные древостой, Г – приспевающие, Д – спелые и перестойные.

в молодняках. С возрастом в спелых и перестойных древостоях она ослабевает. Вообще, скорее всего, причины такой сравнительно низкой корреляции между массой листвы и LAI кроются в разных методах определения этих показателей разными авторами. При определении LAI дистанционными методами из-за перекрытия слоев листьев и проекций крон «недобирается» размер их площади. При получении LAI расчетным путем конверсии через SLA, площадь листвы может быть превышена, если неправильно выбрать слой кроны для определения SLA. Видимо поэтому в молодняках, где SLA меньше различается в разных слоях крон и где проще выбрать средний ее показатель, корреляция рассматриваемых величин бывает более высокой. По этой же причине связь чаще всего бывает более тесной при включении в расчет меньшего числа древостоев, к тому же, исследованных одним-двумя авторами и в географически близких местообитаниях.

Получение наиболее точных показателей AI наземными методами в лесах разного состава, возраста и продуктивности приобрело особую важность при сравнении с данными широко развивающихся дистанционных методов для получения конверсионных коэффициентов для перехода к продуктивности фитоценозов и для других показателей, определяемых при аэро- и космической съемке.

Зависимость массы листвы (y , $t \cdot \text{га}^{-1}$) для разных пород от LAI (x , $\text{га} \cdot \text{га}^{-1}$) для разных пород и их возрастных пород

Порода	Число древостоев	Кэффи- циент кор- реляции	Уравнение связи вида $y = a + bx$		
			a	b	R^2
Хвойные породы					
Сосна в целом	104	—	2885.9	541.2	0.363
1	30	—	2598.6	537.6	0.585
2	39	—	4245.7	234.1	0.444
3	35	—	2478.7	713.0	0.471
Ель в целом	44	0.739	4471.1	585.1	0.546
1	6	0.986	-2871.5	1879.9	0.972
2	11	0.837	5474.7	477.2	0.700
3	24	0.826	4081.3	571.9	0.682
Пихта в целом	32	0.828	-1382.6	1425.9	0.686
1	12	0.751	0.508.3	1170.7	0.563
2	11	0.983	2270.1	703.0	0.966
3	9	0.938	-3295.7	1890.4	0.879
Лиственница	39	0.817	587.5	503.8	0.668
Лиственные породы					
Береза в целом	62	0.779	-819.6	924.4	0.626
1	18	0.928	-58.2	591.3	0.862
2	34	0.742	-498.0	771.8	0.550
3	10	0.932	-1490.7	1440.4	0.868
Дуб в целом	66	0.766	913.1	554.1	0.587
1	50	0.792	822.0	574.3	0.628
2	16	0.658	1284.0	497.1	0.432
Бук в целом	37	0.834	321.5	48.5	0.695
2	20	0.880	-116.3	578.6	0.774
3	17	0.800	1106.4	324.2	0.639

Примечание. 1, 2, 3 – группа возраста.

Так, в работе Ю.Л. Цельникер и И.С. Малкиной по древостоям пяти древесных видов с использованием литературных (в том числе и наших) данных показана зависимость годичного накопления углерода от так называемого хлорофилльного индекса древостоя, т.е. количества хлорофилла, содержащегося в фитоценозе на определенной, занимаемой им площади [Цельникер, Малкина, 1994]. Поскольку хлорофилльный индекс тесно связан с LAI и легко может быть определен дистанционно по спектраль-

ной яркости полога, то это, возможно, позволит с достаточной точностью определять продуктивность сообществ. В указанной работе хлорофилльный индекс оказался одинаков для четырех древесных пород, что может еще больше облегчить его определение и расчет величины годичного накопления углерода в разных фитоценозах.

Листовая поверхность растений травяного покрова (опыт составления справочника)

В вопросе определения площади LA лесных сообществ наиболее слабо изученной областью оказывается площадь поверхности травяно-кустарничкового яруса. По сравнению с сельскохозяйственными культурами, LAI которых для разных видов в период наибольшего развития может достигать $5-11.2 \text{ м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$ [Brougham, 1958], величина LAI травяного покрова в лесу бывает, как правило, меньше. Так, в Германии в буковом лесу на известняках в группировках травяного с преобладанием пролесника многолетнего (*Mercurialis perennis*) LAI составляет $1.47-1.78 \text{ м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$ [Kriebitzsch, 1992]. При этом в течение вегетационного сезона проводился мониторинг LAI методом Граф-Марина [Graf-Marin, 1934].

Однако травяной покров, в том числе и размеры его LA, особенно на ранних этапах развития леса, может играть решающую роль в формировании состава и структуры древостоя, а в дальнейшем влиять на поселение и рост подроста, обеспечивая или ограничивая его будущее.

LAI сельскохозяйственных и древесных растений влияет на формирование оптимального SLW растительного покрова [Gutschick, Wiegel, 1988]. В Швеции и на Аляске для растительности горных тундр найдена очень тесная прямая линейная зависимость между LAI и содержанием общего азота на занятой растительностью площади и обратная – с SLW [Wijk et al., 2005].

Чтобы восполнить недостаток сведений о площади LA травянистых растений, мы попытались составить вспомогательную таблицу для определения площади листьев лесных травянистых растений по их линейным размерам – длине и ширине. Составление такой таблицы для как можно более полного списка видов травянистых растений дает возможность без больших затрат времени, труда и дорогостоящей аппаратуры с достаточной точностью определять площадь листовой поверхности отдельных видов и в целом травяного покрова. По средним показателям линейных размеров и количество листьев, а также числа побегов

каждого вида на единице площади можно будет рассчитать LAI сообщества.

Особенно важны эти данные при исследованиях в охраняемых сообществах или для мониторинга на площадках или трансектах, где наблюдения проводятся периодически в течение сезона вегетации. Совершенно необходимы они для редких видов, входящих в «Красную книгу» и требующих особо бережного отношения, а также на охраняемых природных объектах (заповедниках, заказниках и пр.).

В дальнейшем предстоит выяснить, насколько велики колебания средних показателей размеров листьев каждого вида в различных экологических и ценологических условиях, и проверить, насколько велика ошибка при определении площади листовой поверхности сообществ лишь по числу листьев, или даже только побегов, на единицу площади, занимаемом фитоценозом. Если ошибка окажется в пределах допустимой для исследуемых объектов нормы, то окажется возможным получение показателей LAI по линейным размерам листьев и для уже исследованных сообществ, где проводился учет лишь количества побегов на единице площади.

Методически процедура определения зависимости площади листьев от показателей их длины (L , см) и ширины (B , см) происходила следующим образом. Контуры листьев разных размеров и возможно более различающихся для вида форм наносились на миллиметровую бумагу. Подсчетом числа занятых контуром клеток определяли их площадь, длину листа от сочленения черешка с пластинкой до апикального конца по центральной жилке и ширину листа в самом широком месте измеряли линейкой с точностью до 1 мм. Для простых листьев определяли отношение произведения длины на ширину листа к его площади методом регрессии по формуле $y = a + bx$, где y – площадь листа, x – произведение длины листа на его ширину в наиболее широком месте. У листьев с зубчатым краем за ширину листа принимали расстояние от вершины зубца с одной стороны до впадины между зубцами с другой стороны листа. Для листьев с сильно оттянутым основанием пластинки или с крылатым черешком началом пластинки считалось место, где ширина пластинки с одной стороны от средней жилки была равной ширине жилки¹.

Для отдельных и сложных листьев, кроме регрессии площади по произведению длины на ширину всего листа, иногда опреде-

¹ Название формы листьев и их частей приводится согласно «Атлас по описательной морфологии высших растений» [Федоров и др., 1956].

ляли это соотношение для отдельных листочков или долей, а также соотношение площади всего листа и ($L*B$) верхнего листочка (доли, сегмента) или трех верхних долей (сегментов), например для листьев *Aegopodium podagraria*, *Chelidonium majus*, *Comarum palustre* и др.

У растений с разной формой розеточных и стеблевых листьев или генеративных и вегетативных побегов определение этих зависимостей проводили отдельно. Площадь сильно рассеченных листьев папоротников и других видов (например, *Geranium Robertianum*, розеточные листья *Pimpinella saxifraga*) определяли точечным методом. Для этого, накладывая листья на прозрачную миллиметровую бумагу в проходящем свете, подсчитывали число наложений тканей листа и точек пересечения ячеек известного размера (см. или мм – в зависимости от размера листа). Число совпавших точек выражали в процентах от их числа в прямоугольнике размером ($L*B$).

Регрессионные уравнения, полученные для многих видов, показали, что коэффициент b во многом зависит от формы листьев (табл. 14). Он соответствует коэффициенту k в уравнении $A = k(L*B)$, где A – площадь листа, ($L*B$) – произведение длины листа L на ширину B . При малом значении a коэффициент b показывает, какую часть площадь листа составляет от площади описывающего его прямоугольника со сторонами L и B . Форма большинства простых цельных листьев составлена элементами треугольника и эллипса. Так как площадь треугольника, независимо от соотношения длины сторон прямоугольника, соответствует половине площади описывающего его прямоугольника, а площадь эллипса занимает ~78.5% его, то коэффициент b может колебаться в пределах 0.50–0.785. Более низкий коэффициент может быть у листьев с вытянутой верхушкой или основанием листовой пластинки. Коэффициент снижается также за счет относительного уменьшения эллиптической части пластинки в пользу ее треугольной части, на что соотношение длины и ширины листа оказывает существенное влияние.

Анализ таблицы показывает, что коэффициент b , равный 0.45–0.55, имеют простые листья и сегменты сложных листьев с сильно оттянутым основанием и (или) струговидно надрезанные листья (например, *Cirsium oleracium*, розеточные листья *Crepis paludosa*, *Platanthera bifolia*). У ланцетных листьев (от широко- до линейно-ланцетных) коэффициент b равен 0.56–0.60, у заостренно-эллиптических (до ланцетных) этот коэффициент повышается до 0.65 (например, *Melampyrum nemorosum*, *Paris quadrifolia*, *Trientalis europaea*). Продолговато- и узко-яйцевидные (или, соот-

Таблица 14

Показатели уравнений площади листьев лесных травянистых растений (y) по их линейным размерам (x – произведение длины L на ширину B)

Вид	Число листьев	Пределы размеров листьев, см ²	Показатели уравнения вида $y = a + bx$		
			a	b	σ^2
Простые листья или листочки сложных листьев					
<i>Ajuga reptans</i> L.					
(в)	34	1.6–49.25	0.0372	0.6605	0.6354
(г)	38	0.16–10.3	0.1161	0.6529	0.2974
<i>Alliaria petiolata</i> (M.B.) Cavara					
(р)	19	55–33.34	–0.0674	0.7535	0.1626
(с1-2П)	5	3.10–67.34	–0.0351	0.7706	0.0095
(с2П)	6	4.19–118.01	–0.5688	0.7716	0.5587
(с3П)	11	5.60–91.87	–0.9727	0.7220	3.6174
(с5П)	14	2.66–138.15	–0.6996	0.6950	4.8561
(с6П)	11	0.73–149.72	–1.4631	0.6983	4.2753
(с7П)	7	1.29–115.47	–3.8988	0.6693	19.3867
(с8-10П)	15	2.80–112.38	0.1640	0.6005	0.5717
(с11-15П)	8	1.36–35.39	0.2873	0.5425	0.4493
<i>Allium ursinum</i> L.	47	0.63–57.40	–0.5537	0.6766	0.6286
<i>Asarum europaeum</i> L.	25	0.5–54.85	–1.2534	1.0927	1.4922
<i>Calla palustris</i>	58	4.84–156.9	–1.8314	0.8416	4.7349
<i>Campanula persicifolia</i> L.					
(р)	51	0.41–17.2	–0.1689	0.6300	0.4054
(с)	10	0.68–12.05	–0.3490	0.6955	0.2562
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	57	0.21–67.58	–0.3320	0.6930	1.5922
<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) Nutt.	22	0.28–7.25	0.1041	0.5557	0.1566
<i>Chrisosplenium alternifolium</i> L.	19	0.28–13.9	–0.1313	1.1389	0.2504
<i>Circaea alpina</i> L.	24	0.05–10.84	–0.0662	0.7133	0.2014
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	40	7.19–379.0	9.2820	0.5692	11.459
<i>Cirsium oleracium</i> (L.) Scop.	50	3.7–909.4	25.671	0.4080	56.708
отдельно цельные листья	17	14.2–434.4	5.8785	0.5448	21.411
отдельно дольчатые листья	33	3.7–904.4	18.6878	0.4075	64.086

Таблица 14 (продолжение)

Вид	Число листьев	Пределы размеров листьев, см ²	Показатели уравнения вида $y = a + bx$		
			<i>a</i>	<i>b</i>	σ^2
<i>Convalaria majalis</i> L.	32	16.2–148.5	1.002	0.6435	2.7727
<i>Crepis paludosa</i>					
(p)	30	0.42–47.96	1.0808	0.5440	1.3619
(c)	36	0.99–72.67	3.2436	0.5922	3.9079
<i>Cypripedium macranthum</i> Sw.	24	5.0–141.83	-0.1091	0.6338	2.5988
<i>Epilobium montanum</i> L.	45	0.4–19.7	-0.1431	0.6364	0.3435
<i>Epipactis palustris</i> (Mill.) Grantz	38	0.85–36.05	0.2890	0.6563	0.8728
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.					
(b)	30	0.65–21.93	-0.2206	0.7165	0.3242
(r)	23	0.4–11.95	-0.4090	0.6911	0.7857
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.	15	0.58–14.5	0.0128	0.6290	0.1449
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.					
(b)	28	0.45–4.84	-0.0755	0.5960	0.1872
(rp)	22	0.52–4.94	0.2000	0.5985	0.2076
(rc)	25	0.18–1.9	-0.0706	0.7233	0.0794
<i>Hieracium pilosella</i> L.	32	0.09–11.86	0.00277	0.6008	0.1491
<i>Hieracium umbelatum</i> L.	37	0.45–16.76	90.0424	0.6173	0.5525
<i>Hypericum maculatum</i> Grantz	23	0.22–7.22	-0.0731	0.6652	0.1828
<i>Impatiens noli tangere</i> L.	30	0.11–23.35	0.1952	0.6805	0.3781
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	35	0.20–63.43	-0.4205	0.6426	1.5204
<i>Lamium album</i> L.	56	0.63–22.42	0.4205	0.5982	0.9481
<i>Lunaria rediviva</i> L.	21	6.22–275.2	-13.900	0.8193	12.926
<i>Lusula pilosa</i> (L.) Willd.	14	1.73–17.7	-0.0474	0.5818	0.4289
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	62	0.05–2.53	-0.0640	0.7610	0.05073
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	34	0.23–25.57	0.1341	0.5982	0.4780
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	27	4.2–26.3	-1,0025	0,9313	1,3297
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	16	0.39–12.38	-0.0424	0.5676	0.2445
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	36	0.07–6.5	0.1511	0.6172	0.2420
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garke	47	0.38–39.75	0.1964	0.6485	1.0280

Таблица 14 (продолжение)

Вид	Число листьев	Пределы размеров листьев, см ²	Показатели уравнения вида $y = a + bx$		
			<i>a</i>	<i>b</i>	σ^2
<i>Melandrium rubrum</i> (Wieg.) Gracke	40	0.55–36.6	-0.0497	0.6151	0.4758
<i>Mercurialis perennis</i> L.	44	0.72–46.9	-0.1312	0.7034	0.4387
<i>Myosoris palustris</i> Lam.	47	0.48–11.27	-0.0870	0.6697	0.6595
<i>Orchis maculata</i> L.					
(в)	9	0.22–39.7	0.1516	0.6180	0.9784
(г)	89	11.8–42.65	0.1071	0.6913	1.0155
<i>Orobus vernus</i> L.					
(л)	47	0.51–33.2	0.0053	0.5976	0.8354
<i>Paris quadrifolia</i> L.	36	0.8–47.43	0.4047	0.5999	0.9392
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) L.C. Rich.	88	0.22–78.35	0.0463	0.4757	1.9922
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	36	3.27–56.53	0.1368	0.6836	0.4552
<i>Polygonatum officinale</i> All.	25	2.14–44.3	0.1641	0.6466	0.9945
<i>Primula veris</i> L.	42	1.3–83.36	0.8727	0.6723	1.8346
<i>Pulmonaria obscura</i> Dum.					
(в)	34	0.04–133.0	-0.1036	0.6872	0.2983
(г)	19	0.63–16.52	0.0405	0.6751	1.6209
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	25	4.55–21.32	-0.7259	0.7915	0.6595
<i>Pyrola virescens</i> Schweigg.					
(в)	163	0.25–9.56	0.0243	0.6859	0.3803
(г)	77	0.25–9.74	0.1076	0.6694	0.9414
<i>Ramieshia secunda</i> (L.) Garke	33	0.33–10.0	-0.1567	0.7210	0.2176
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	19	6.2–118.1	0.1022	1.1126	3.3242
<i>Rubus idaeus</i> L.					
(л)	321	0.85–74.5	0.4720	0.6382	2.8906
<i>Rubus saxatilis</i> L. (л)	42	0.25–29.0	0.4087	0.6350	0.7392
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	26	0.35–88.57	-0.6956	0.9077	3.2458
<i>Scrofularia nodosa</i> L.	27	0.42–91.9	-0.3562	0.6323	3.7888
<i>Solidago virgaurea</i> L.	51	0.38–55.1	0.45499	0.6380	1.4971
<i>Stachis sylvatica</i> L.	26	0.28–66.0	-0.2040	0.7105	1.3596
<i>Stellaria holostea</i> L.	27	0.22–5.72	0.0689	0.6501	1.9104
<i>Stellaria nemorum</i> L.	40	0.07–17.5	0.1593	0.6945	0.5376
<i>Succisa pratensis</i> Moench	103	1.35–149.4	1.1368	0.6356	2.4963
<i>Trientalis europaea</i> L.	38	0.09–13.9	0.2378	0.5735	0.3242

Таблица 14 (продолжение)

Вид	Число листьев	Пределы размеров листьев, см ²	Показатели уравнения вида $y = a + bx$		
			<i>a</i>	<i>b</i>	σ^2
<i>Urtica dioica</i> L.	37	0.58–144.9	0.4244	0.6825	3.5715
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	38	0.09–4.35	0.3435	0.6298	0.1301
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	30	0.2–6.05	0.0644	0.7109	0.1848
<i>Veronica officinalis</i> L.	28	0.46–9.05	-0.1987	0.6671	0.2852
<i>Viola hirta</i> L.	40	0.48–32.67	-0.2178	0.8224	1.8164
<i>Viola mirabilis</i> L.	41	1.5–65.5	2.0555	0.9677	2.3327
<i>Viola palustris</i> L.	13	5.28–34.85	0.00374	0.8531	0.4294
<i>Viscaria vulgaris</i> Bernh.	102	0.12–7.68	-0.1227	0.6102	0.1044
Листья сложные, дольчатые, глубоковыемчатые, перистые и пр.					
<i>Aconitum excelsum</i> Reichb. (р)	5	146–995	-57.103	0.855	71.498
<i>Actea spicata</i> L.					
с _{1п}	9	208.20–	36.329	0.6061	1980.92
с _{2п}	10	558.85	78.727	0.4629	1972.44
с _{3п}	6	205.85–	–	0.9153	40.16
с _{4п}	5	412.85	142.344	0.6193	96.34
с _{5–12п}	22	110.60–	-33.451	0.4437	34.96
л	56	368.35	-1.841	0.6083	15.354
л _б	33	31.0–179.35	0.5574	0.6902	1.4599
л _к	23	3.72–111.45	-0.6471	0.6698	14.809
Л	3	6.64–88.42	-4.8478	0.3614	0.648
Л _{3ЛК}	3	6.64–29.45	28.934	1.1361	946.337
		20.88–88.42	-9.856		
		239–650			
<i>Aegopodium podagraria</i> L.					
л	99	0.97–64.61	0.4064	0.6509	2.0610
(Л)	14	4.42–431.7	13.908	0.3331	26.1244
(Л _{3ЛК})	13		9.8677	0.9517	235.758
<i>Catarium palustre</i> L.					
(л)	264	0.23–36.4	0.1942	0.6834	2.8201
(Л)	47	7.47–178.	2.1116	0.4552	12.385
(5Л _{3ЛК})	27	7.47–126.8	0.3054	0.4905	79.930
(6–7Л _{3ЛК})	20	19.6–178.48	-11.0245	0.620	86.633
<i>Chelidonium majus</i> L.					
(вр)	44	4.22–131.8	7.2677	0.4458	10.7120
(вЛ _{1ЛК})	24	0.25–215.1	-3.0364	2.3643	77.0367
(вЛ _{3ЛК})			-5.3716	0.9486	5178.96
(гс)			1.3796	0.5093	14.2859
(гЛ _{1ЛК})			-13.654	2.5094	284.765
(гЛ _{3ЛК})			-10.855	0.9337	469.402

Таблица 14 (окончание)

Вид	Число листьев	Пределы размеров листьев, см ²	Показатели уравнения вида $y = a + bx$		
			<i>a</i>	<i>b</i>	σ^2
<i>Dryopteris filix mas</i> (L.) Schott	20	65–1188	26.191	0.3840	46.855
<i>Dryopteris laeolotristata</i> (Hoffm.) Alston	24	10.8–386.2	2.5129	0.3727	30.540
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	29	2.85–171.4	-10.900	0.4753	8.8313
(Л)			-12.403	1,049	576,813
(Лк)	29	2.76–75.48	-4.3666	0.4640	5.5294
(Лб)	153	0.54–25.3	0.1308	0.6292	0.5884
<i>Fragaria vesca</i> L.	33	0.66–43.63	0.0490	0.6462	1.3474
<i>Geranium Robertianum</i> (L.)					
(р)	24	0.33–19.45	-0.0916	0.3779	0.9338
(с)	22	0.52–19.56	0.2964	0.2707	0.9235
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	15	19.8–112.4	-1.8838	0.9316	8.1415
<i>Hepatica nobilis</i> Garsault.	77	2.43–54.86	-0.8247	0.5922	3.9079
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	41	1.28–146.0	0.4895	0.5491	5.3598
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dum.	83	0.23–107.8	1.7317	0.4163	3.8758
<i>Oxalis acetosella</i> L.	30	0.18–13.62	-0.0069	1.1971	0.3976
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.					
(рл)	325	0.07–16.58	-0.0161	0.6344	0.3343
(рЛ)	37	0.69–128.1	0.2738	0.4686	7.2468
(сЛ)	33	0.8–35.75	-0.5627	0.2788	9.2493
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	14	91–4172.0	116.118	0.3302	234.036
<i>Pulsatilla patens</i> L.	30	0.29–67.74	-0.4516	0.4744	5.7030
<i>Sanicula europaea</i> L.	12	3.4–58.1	-1.4384	0.9415	2.9134
<i>Thelypteris phegopteris</i> (L.) Slosson	27	14.5–146.0	8.6114	0.2841	5.896

Примечание. Название видов приведено по П.Ф. Маевскому [1964]; *a* – листья вегетативных особей; *z* – листья генеративных особей; *p* – розеточные листья; *c* – стеблевые листья; *c*_{1–2п} – стеблевые листья 1–2 порядка, начинающиеся снизу стебля; *c*_{3п ... c}_{11–13п} – стеблевые листья 3... – 15 порядков; *gr*, *zc* – розеточные и стеблевые листочки генеративных побегов, соответственно; *vr* – розеточные листья вегетативных побегов; *л* – листочки (сложных листьев); *Л* – листья целиком (от *L***B* всего листьев); *лв* – листочки боковые, *лк* – листочки концевые (апикальные); *Л(3л)* – целые сложные от 3-х верхних листочков; *вл(1лк)* – весь лист вегетативной особи от верхней доли; *вл(3лк)* – весь лист вегетативной особи от 3-х концевых долей; *2Л_{1–АК}*, *2А(3лк)* – тоже для генеративных особей; *5Л_{3лк}*, *7Л_{3лк}* – сложные листья из 5–7 листочков.

ветственно, обратнойцевидные) листья *Stellaria nemorum*, *Veronica officinalis* и др. имеют еще больший коэффициент b (до 0.70). К этой же группе относятся удлиненно-лопатчатые листья и (или) листья с усеченным, выемчатым и слегка округлым основанием (такие, как у *Galeobdolon luteum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Urtica dioica* и др.). Более округлые листья (*Circaea alpina*, *Ramischia secunda*, *Veronica chamaedris*) имеют коэффициент b до 0.75, а почти круглые со слегка почковидным основанием — до 0.80.

У листьев с хорошо выраженным сердцевидным или почковидным основанием (таких, как *Calla palustris*, *Viola hirta*, *Lunaria rediviva*, *Hepatica nobilis*) коэффициент b повышается до 0.85, а у округлых и овальных листьев с таким же основанием — до 1.0 (розеточные листья *Sanicula europaea*, *Rubus chamaemorus*, *Viola mirabilis*), так как в этих случаях длина жилки составляет только часть всей длины пластинки от ее основания, и площадь листа лишь частично вписывается в прямоугольник, выраженный произведением ($L \cdot B$). У *Asarum europaeum* и *Ranunculus cassubicus* длина средней жилки почти вдвое короче высоты пластинки, а коэффициент b у них даже превышает 1.0.

У сильно рассеченных и сложных листьев амплитуда изменений коэффициента b еще более широкая. Пальчато- и перисто-рассеченные листья имеют коэффициент b от 0.2 до 0.55. При этом у гетерофилльных видов стеблевые листья, как правило, к вершине стебля становятся все более изрезанными, и коэффициент b у них снижается по сравнению с розеточными или расположенными в нижней части стебля листьями. У папоротников и других видов с сильно рассеченными листьями колебания коэффициента b менее велики (от 0.27 до 0.38) независимо от размера их листьев.

Связь вертикальной структуры массы и площади поверхности листьев со световыми условиями в зарослях крапивы (*Urtica dioica* L.)

В последнее время появилось довольно много работ, посвященных изучению связи структуры фитоценозов с их продуктивностью и условиями среды. В большинстве из них речь идет о древесном ярусе лесных сообществ или культурных растений [Ларин, Годлевская, 1949; Мяги, Росс, 1968; Самарина, 1969; Росс, Росс, 1969; Росс, 1975]. Лишь в некоторых работах делаются попытки охарактеризовать особенности вертикальной структуры естест-

Характеристика исследуемых сообществ

№ пр. пл.	Травяной покров в целом			
	покрытие, %	масса, г · м ⁻²	LAI, м ² · м ⁻²	освещенность над покровом, %
P-22	95-100	188.0	3.3	80.0
P-8a	60-65	55.0	1.2	3.2
АГ-1982	—	—	—	—
АГ-1983	80-85	107.0	1.45*	12.3

№ пр. пл.	Заросли крапивы			
	доля общей массы, %	масса, г · м ⁻²	число побегов, экз. · м ⁻²	максимальная высота растений, м
P-22	25.5	100-250	80-100	1.8
P-8a	18.5	39	36	1.3
АГ-1982	—	—	—	1.1
АГ-1983	6.8	90-100	35	1.6

Примечание. * LAI определялся только для заросли крапивы.

венных травянистых сообществ в связи со световыми условиями [Выгодская и др., 1970; Солнцева, 1982; Согге, 1983]. Между тем, установление количественных связей морфологической структуры с процессами формирования растительных сообществ, роста растений и накопления органического вещества в многовидовых многолетних фитоценозах с участием растений разного возраста и жизненных форм в конечном итоге даст детальную картину приспособления растений разных видов к фитоценотическим условиям и позволит выяснить его механизм, что имеет большое теоретическое и практическое значение [Алексеев, 1969].

Мы исследовали на примере относительно простого сообщества с доминированием одного вида — крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.), влияние условий произрастания, в первую очередь световых условий, на вертикальную структуру зарослей крапивы. Этот вид был выбран в качестве объекта из-за его способности образовывать почти чистые заросли с развитой вертикальной структурой и достаточной приспособленностью к различным условиям существования [Dierschke, 1974; Reif u.a., 1985].

Исследования проводили в трех фитоценозах, характеристика исследуемых сообществ дана в табл. 15, а краткое описание приводится ниже.

1. Двухлетняя вырубка осинника неморально-кисличного (пр. пл. Р-22), в дальнейшем называется просто «вырубка». Вырубка заросла порослью осины густотой 92 тыс. экз. · га⁻¹, с общей массой 9.4 т · га⁻¹. Травяной покров густой, высокий, без заметно выраженной ярусности. Преобладают сныть (*Aegopodium podagraria*), крапива, бор развесистый (*Milium effusum*), герань лесная (*Geranium sylvaticum*).

2. Осинник неморально-кисличный, 19 лет (пр. пл. Р-8а), далее именуется просто «осинник». Травяной покров не густой, местами трехъярусный. Верхний подъярус разреженный, представлен крапивой, папоротниками (*Athyrium filix mas*, *Dryopteris lanceolata-cristata*), малиной (*Rubus idaeus*), чистецом лесным (*Stachis sylvatica*), покрывает 15% площади. В среднем подъярусе с проективным покрытием 60% преобладает сныть, медуница (*Pulmonaria obscura*), звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum*); в нижнем подъярусе – кислица (*Oxalis acetosella*).

3. Ольшаник крапивно-чистотеловый, 35 лет (пр. пл. АГ-1), в дальнейшем – «ольшаник». Травяной покров густой с куртинным расположением видов. В верхнем подъярусе преобладают крапива и чистотел (*Chelidonium majus*). Проективное покрытие достигает 60%. В среднем подъярусе развиты звездчатка дубравная, сныть. Нижний подъярус представлен кислицей, селезеночником (*Chriosplenium alternifolium*), живучкой ползучей (*Ajuga reptans*).

Эдафические и гидрологические условия всех исследуемых участков являются оптимальными для травяного покрова.

Общая масса травяного покрова определялась в 30-кратной повторности на круговых площадках в 0.5 м². Для определения вертикальной структуры зарослей крапивы применялся статистический метод [Росс, Росс, 1969], для чего в нескольких местах на определенной площади зарослей крапивы срезались подряд все растения с таким расчетом, чтобы получить выборку в 100–130 надземных побегов этого вида. Растения распределялись по группам высот (в 1981 г. с интервалом в 50 см, в 1982–83 гг. – с интервалом 10 см), в каждой группе их разделяли на стебли, листовые пластинки, черешки, генеративные органы, высушивали до постоянного веса при температуре 105 °С и взвешивали. В 1983 г. на площади АГ-1 помимо деления на группы высот растения каждой группы разрезались по вертикали на слои длиной 10 см. Затем определяли массу разных фракций по слоям и суммировали для получения общей массы растений каждой высотной группы.

Площадь листьев крапивы рассчитывалась следующим образом. У 40 нанесенных на миллиметровую бумагу контуров листьев разного размера и формы подсчитывали число занимаемых

ными клеток и таким образом определяли их площадь. Затем находили регрессионную зависимость площади листьев от произведения их длины на ширину, зависимость оказалась очень тесной, с коэффициентом корреляции 0.99. По полученному уравнению линейной регрессии $y = 0.43 + 0.68x$, где y – площадь листа, x – произведение длины на ширину, определяли площадь всех листьев для каждой группы высот и каждого слоя. На основе массы листьев в сухом состоянии и их площади для каждого слоя и высотной группы определяли SLA листьев. Листовой индекс (LAI) для всего травяного покрова рассчитывали суммированием показателей, полученных для каждого вида тем же способом, что и для крапивы, с привлечением для некоторых видов данных других авторов [Уткин, 1967; Горышина, Киселева, 1981; Полякова и др., 1981].

В травяном покрове ольшаника (пр. пл. АГ-1) проводили измерения светового режима люксметром Ю-16, отрегулированным с использованием прибора, изготовленного во Всесоюзном научно-исследовательском светотехническом институте [Цельникер, 1969]. Освещенность измеряли в каждом 10-сантиметровом слое заросли не менее, чем в 50 точках. При расчете средних показателей освещенности учитывались поправки на разное пропускание в зависимости от высоты солнца в разное время измерения.

Структура заросли в целом зависит от количественного соотношения растений разных по высоте групп и от строения отдельных экземпляров каждой высотной группы. Сравнение массы растений в исследуемых фитоценозах показало, что хотя она и зависит от размеров растений, но для каждой высотной группы имеет также значение глубина ее расположения внутри травяного покрова. При достаточной плотности заросли, чем больше мощность слоя, расположенного выше растений этой группы, тем масса растений меньше (рис. 11). Так, масса растений высотой от 50 до 100 см на вырубке, где предельная высота заросли 1.8 м, оказалась в 2.2 раза меньше, чем в осиннике и в ольшанике в 1983 г. (максимальная высота зарослей 1.3 м и 1.6 м соответственно), и в 4.2 раза меньше, чем в ольшанике в 1982 г. (высота 1.1 м). При этом освещенность над травяным покровом почти не играет роли. В то же время растения верхнего полога заросли имеют тем большую массу, чем выше освещенность над ней. По степени убывания массы растений верхнего полога местообитания располагаются следующим образом: вырубка, ольшаник, осинник.

Если выразить высоту заросли по вертикальному профилю в относительных долях, а массу стеблей и листьев среднего для

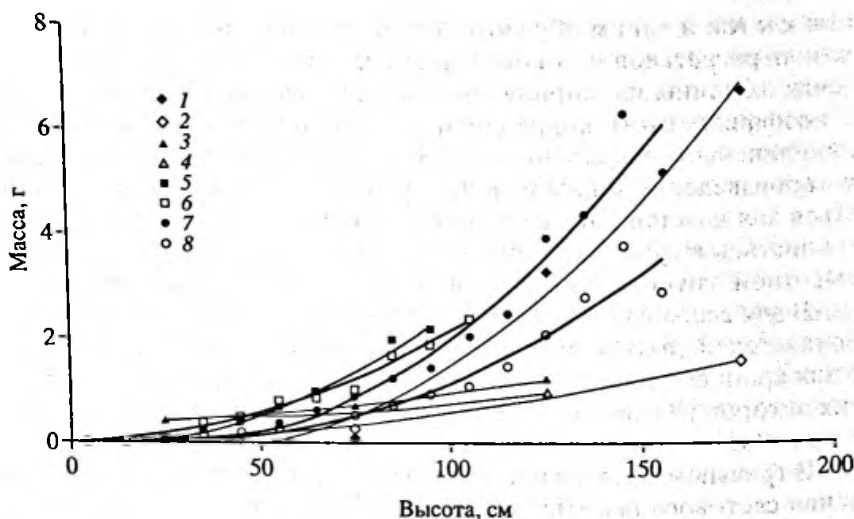


Рис. 11. Масса растений крапивы разной высоты на вырубке (стебли 1, листья 2), в осиннике (соответственно, 3 и 4) и ольшанике в 1982 г. (соответственно, 5 и 6) и в 1983 г. (соответственно, 7 и 8)

каждой из высотных групп растения в долях от наибольшей их массы для разных местообитаний, то масса стеблей в ольшанике и на вырубке оказывается очень близкой и может быть аппроксимирована единой кривой с высокой степенью корреляции ($R^2 = 0.99$) (рис. 12а). Масса листьев для этих местообитаний показывает несколько большие отклонения от общей кривой ($R^2 = 0.86$), но также оказывается очень близкой (рис. 12б). Одним из важнейших признаков структуры фитоценоза, тесно связанным с их продуктивностью, являются особенности вертикального распределения листовой поверхности. В зарослях крапивы распределение поверхности листьев согласуется с распределением их массы (рис. 12в).

В осиннике вертикальное распределение массы стеблей и листьев оказывается иным. Здесь растения более низких высотных групп имеют относительно большую массу, чем в ольшанике и на вырубке. Это можно объяснить меньшей массой и LAI травяного покрова в ольшанике, а также большей общей разреженностью, в частности, верхнего подъяруса с преобладанием крапивы по сравнению с другими местообитаниями.

Интересная закономерность прослеживается в разных фитоценологических условиях в соотношении стеблей и листьев (рис. 13). При уменьшении освещенности над травяным покровом

доля массы листьев от общей массы увеличивается. В результате на вырубке процент листьев оказывается самым низким (20–30%), в ольшанике несколько выше (35–40%), а в осиннике он наиболее высок (45%). Та же закономерность проявляется и в увеличении процента массы листьев от верхнего уровня вниз по вертикальному профилю. При низких показателях освещенности под пологом леса (в осиннике и ольшанике) масса листьев у высотных групп ниже 50 см превышает массу стеблей. Выше этого уровня соотношение стеблей и листьев по вертикальному профилю изменяется довольно мало, в среднем на 5–10%. Лишь в самых низких группах высоты, которые составляют незначительный процент в травостое, это уменьшение нужно принимать во внимание.

Процент черешков в общей массе растений крапивы в осиннике и ольшанике оказывается одинаковым по вертикальному профилю, в среднем он составляет 5%, на вырубке доля черешков незначительна – около 1%. В лесу при низком уровне света увеличение длины (отсюда и доли массы) черешков обусловлено необходимостью образования листовой мозаики и выноса листьев в более освещенные «блики».

Вертикальное распределение поверхности листьев в зарослях крапивы соответствует распределению их массы. Оно имеет два основных максимума. Один из них занимает обширный слой от 40 до 90 см и образован листьями крапивы, другой располагается в нижнем 10-сантиметровом слое и представлен листьями прочих видов, главным образом живучки ползучей и звездчатки дубравной. Листья прочих видов (в основном сныти) играют заметную роль и в двух вышележащих слоях до 30 см. Стебли крапивы являются незначительным препятствием для проникновения света вглубь заросли, но в нижней части вертикального профиля площадь их продольного сечения в процентном отношении к площади листьев значительна (25–95%). В среднем боковая поверхность продольного сечения стеблей составляет 4.3% от общей поверхности крапивы и 2.6% от площади поверхности всей группировки с включением других видов.

Закономерности структуры зарослей крапивы выражаются в определенном распределении по профилю общего количества листьев и соотношении листьев разной величины. Чтобы выяснить эту закономерность, все листья по методу Болда были распределены в зависимости от величины их площади на 11 классов с таким расчетом, чтобы расстояние между логарифмами средней площади класса было одинаковым (Bald, 1943). При этом увеличение площади от I до XI класса будет одинаковым в процентном отношении к площади листа предыдущего класса (см. гл. 2).

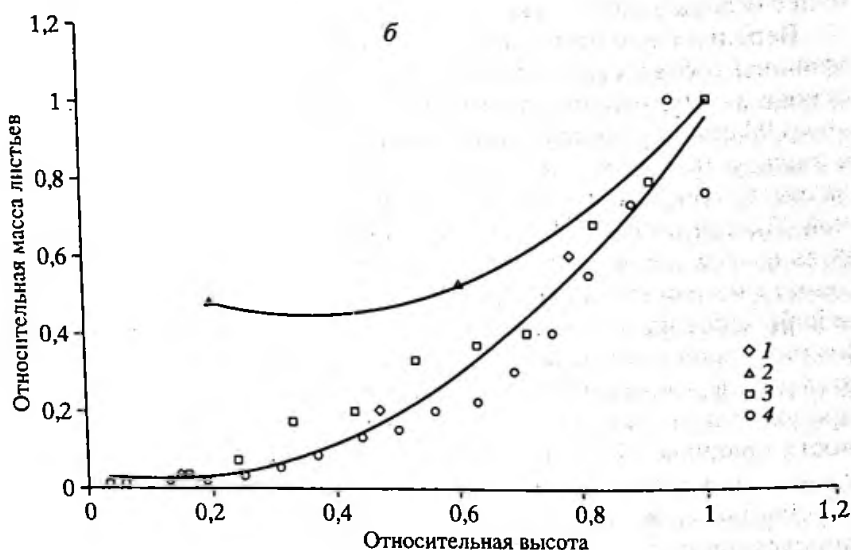
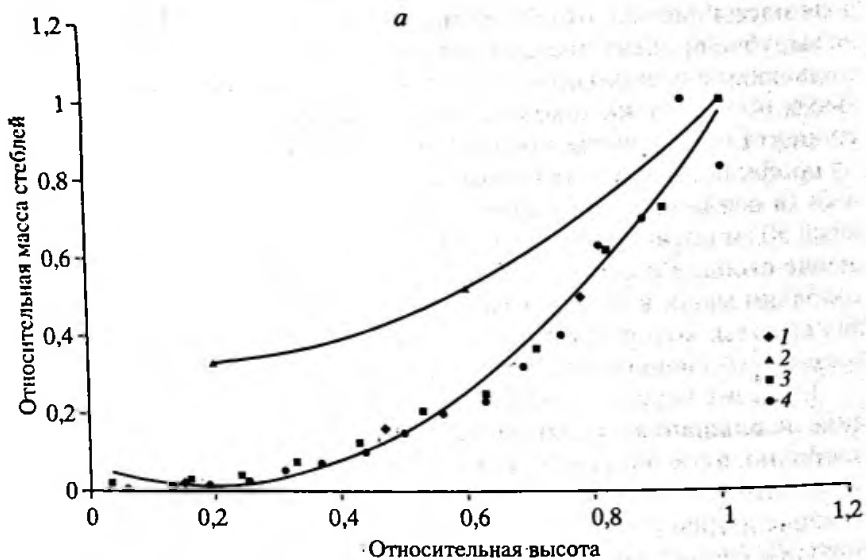


Рис. 12. Распределение относительной массы стеблей (а), листьев (б) и площади поверхности среднего растения крапивы (в) разных высотных групп по вертикальному профилю

Условные обозначения к а и б — см. рис. 11, к в: 1 — вырубка, 2 — осинник, 3 — ольшаник 1982 г., 4 — ольшаник 1983 г.

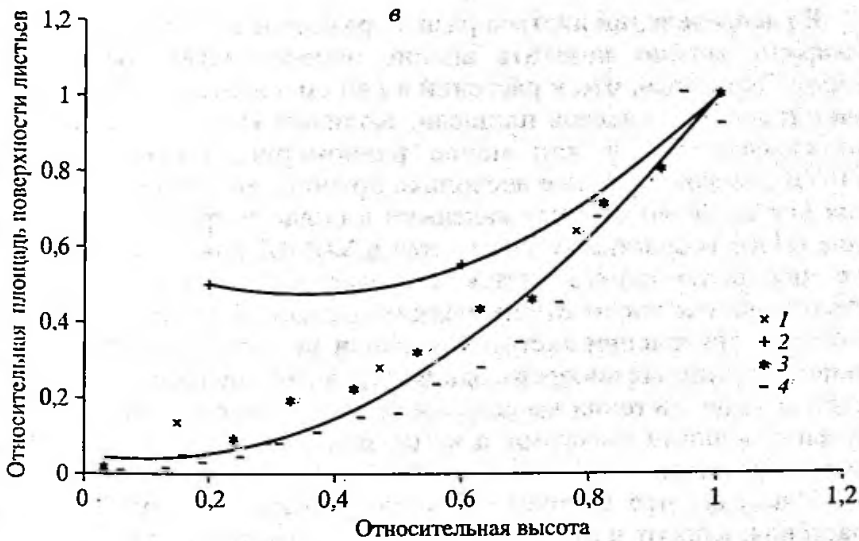


Рис. 12 (окончание)

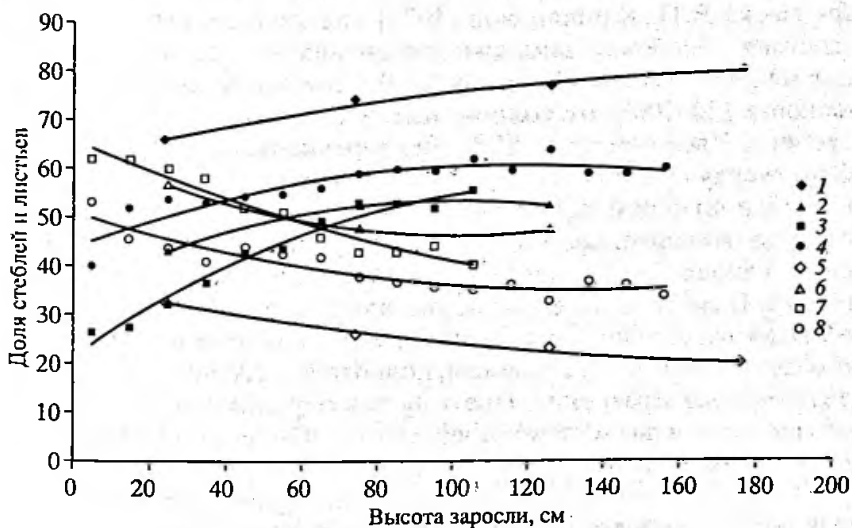


Рис. 13. Соотношение массы стеблей и листьев крапивы (%) в разных сообществах

Условные обозначения см. рис. 11.

В распределении листьев разных размеров по вертикальному профилю можно заметить вполне определенную закономерность. Оказалось, что у растений до 40 см высоты преобладают листья средних классов площади. Количество их распределено по классам более или менее равномерно, кроме листьев VI–VII классов, которые несколько преобладают. У более высоких растений (40–100 см) максимум в области крупных листьев еще более возрастает и смещается в VIII–IX классы величины, т.е. нижние листья становятся все более крупными. Кроме того, увеличивается число самых мелких листьев (I–II классов). Это говорит о появлении листовой мозаики за счет развития укороченных пазушных побегов с одной-двумя парами листьев. Наиболее высокие растения имеют еще большее число пазушных листьев с мелкими побегами, а их крупные листья относятся уже к X–XI классам.

Известно, что световые условия, при которых существуют растения, влияют и на их анатомическое строение. Средняя SLA крапивы независимо от местообитания увеличивается с уменьшением освещенности (рис. 14). Эта закономерность наблюдалась также В.П. Кашкаровой [1978] для травянистых растений лесостепи. Особенно заметные изменения SLA происходят при освещенности менее 15% от полной. При более высокой освещенности (20–100% от полной) изменения этого коэффициента невелики. Увеличивается SLA и по вертикальному профилю заросли сверху вниз как при расчете по высотным группам растений, так и по слоям заросли (рис. 15). В самых нижних слоях заросли до относительной высоты 0.3, где световые условия особенно напряженные, показатели SLA сильно отличаются от средних. В средних же слоях вертикального профиля или в средних высотных группах растений крапивы, которые преобладают по массе и количеству в заросли, колебания SLA находятся в пределах ошибки измерения. Поэтому при определении SLA растений листья, взятые из этих слоев, дают наиболее точные средние для вида показатели.

Изучение светового режима в заросли крапивы в ольшанике позволило выявить его связь со структурой листового аппарата. Ослабление светового потока в травяном покрове происходит в соответствии с увеличением LAI над уровнем измерения (рис. 16). Эта закономерность отмечалась уже для древесного полога [Гульбе и др., 1983] и для других травянистых сообществ [Выгодская и др., 1970]. Для одновидового травяного покрова связь оказалась еще более тесной, чем для сложного многовидового сообщества. Коэффициент экстинкции полога крапивы

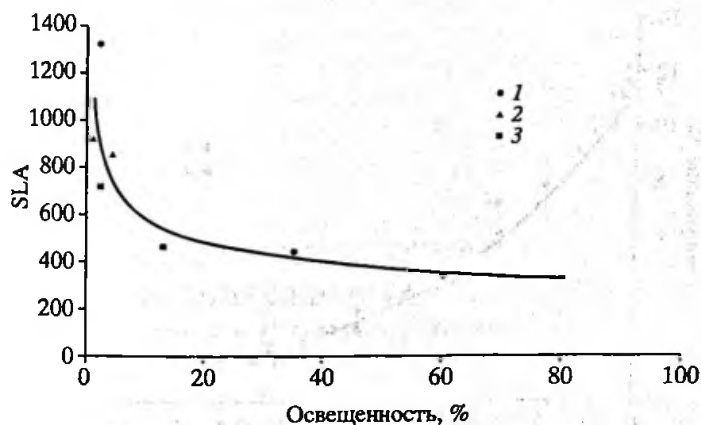


Рис. 14. Зависимость удельной листовой поверхности от освещенности в разных сообществах:

1 – вырубка, 2 – осинник, 3 – ольшаник

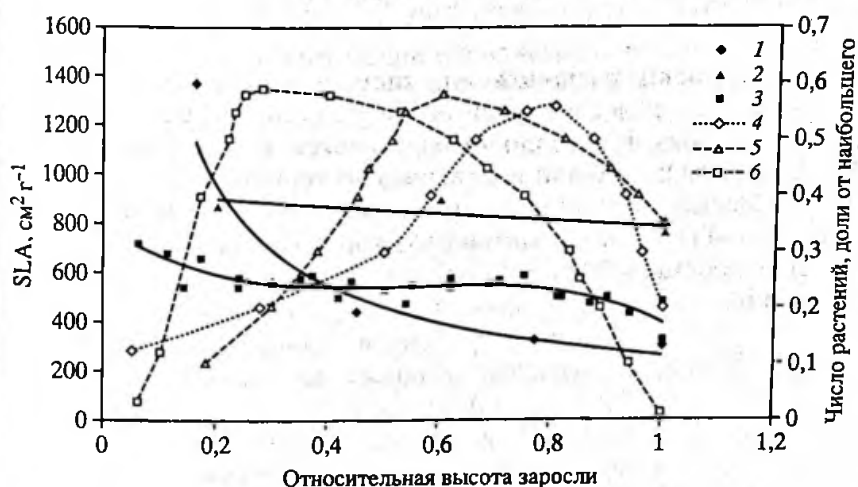


Рис. 15. Распределения SLA по вертикальному профилю на вырубке (1), в осиннике (2), и в ольшанике (3).

Пунктиром показано относительное распределение количества растений по высоте на вырубке (4), в осиннике (5), в ольшанике в 1983 г. (6)

оказался довольно высоким (1.6–3.0). При значительных колебаниях его по вертикальному профилю ($V = 19\%$) закономерного увеличения коэффициента экстинкции в нижней части яруса травы не происходит, как это наблюдается для древесного полога [Гульбе и др., 1983; Цельникер и др., 1988]. Это свидетельствует

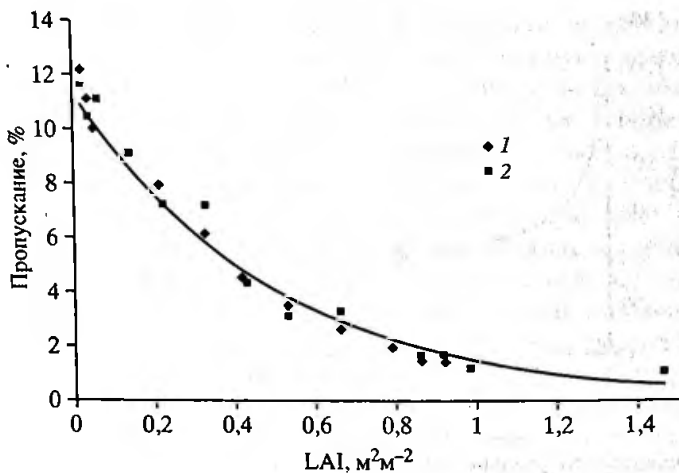


Рис. 16. Ослабление светового потока в травяном покрове по мере увеличения LAI над уровнем измерения при двух способах расчета

1 – по выровненной кривой освещенности, 2 – по экспериментальным данным

о горизонтальном расположении листьев крапивы во всех слоях профиля из-за недостаточной освещенности под пологом леса, что отмечалось для подпологовых растений еще Лундегардом [Lundegård, 1925] и было подтверждено теоретически [Тоолинг, 1968]. Средние значения коэффициента экстинкции для яруса крапивы 2.4 ($V = 5.6\%$). Кроме того, горизонтальное листорасположение вообще характерно для крапивы во всех условиях существования.

Глава 5

Потери и восстановление листовой поверхности как результат деятельности филлофагов

Давно признано, что взаимодействие растений – фотосинтезирующих продуцентов с различными консументами, в первую очередь патогенными грибами и насекомыми-фитофагами, – неотъемлемая часть связей внутри природных сообществ. Необходимо отметить, что не только растительные ткани служат пищей для консументов, но и поверхность органов растений (у деревьев – коры и листьев) является одновременно и местом обитания многих эпифитных организмов-продуцентов, представленных разнообразными видами водорослей и лишайников, а также представителей многих групп членистоногих, относящихся к хищникам.

В фитопатологии параметры поверхности растений (преимущественно площадь LA) используются довольно часто: по величине площади листы, пораженной грибами, оценивают степень поражения растения в целом [Waggoner, Berger, 1987], определяется индекс устойчивости видов растений к патогенам [Nouchi, 1988], с помощью электронного микроскопа изучают строение поверхности листьев как местообитания микроорганизмов [Holloway, 1971; Gellini et al., 1987], объекта промышленного загрязнения [Tuomisto, 1988; Pesticides on plant surface..., 1987] и места протекания катионо-обменных процессов в пологе [Satoshi, Masami, 1989]. При изучении болезней леса, вызванных грибами или химическими загрязнениями, анализируют преимущественно деструктивные изменения в пологе крон (LAI, продолжительность жизни хвои, химический состав листьев и др.). Иногда в диагностических целях привлекают площадь поверхности тонких корней [Blaschke et al., 1986], анатомическую структуру тканей хвои и листьев [Hagen, Chabot, 1986; Draxler, Ruppert, 1989].

Взаимодействие насекомых-фитофагов, питающихся теми или иными частями кормовых растений, в первую очередь лист-

вой – пожалуй, наиболее привлекающая внимание исследователей сторона обсуждаемого взаимодействия. Это объясняется, скорее всего, тем, что довольно часто воздействие фитофагов на растения имеет негативные последствия, с точки зрения человека, как, например, это происходит при вспышках массового размножения некоторых видов насекомых, когда резко снижается или даже полностью уничтожается урожай сельскохозяйственных культур, уменьшается выход деловой древесины, погибают отдельные деревья и целые лесные массивы и т.д.

Неудивительно, что став самостоятельной научной дисциплиной, энтомология сначала сосредоточила свое внимание именно на насекомых-фитофагах, традиционно называемых вредителями за их способность нанести серьезный ущерб сельскому или лесному хозяйству. Начиная с конца XIX в. было собрано немало информации о тех видах, результаты жизнедеятельности которых крайне нежелательны для человека – например, саранчи как опаснейшего вредителя сельскохозяйственных культур или непарного шелкопряда как вредителя, способного лишить листья огромные лесные массивы.

В 1960–1980 гг. были проведены многочисленные исследования, скоординированные Международной биологической программой и другими научно-исследовательскими проектами, которые позволили собрать много информации о движении и распределении потоков органического вещества в природных сообществах и о сложности процессов взаимодействия между компонентами биогеоценозов, в том числе лесных. Постепенно от энтомологии «отпочковалось» самостоятельное научное направление, связанное с определением количества органического вещества, отчуждаемого из годичной продукции на корм филофагов, так называемой «консумпции»¹). Первоначально консумпция выражалась в единицах массы, реже энергии. Позже, исходя из требований изучения продукционного процесса и задач экологического моделирования, аналогичные оценки стали осуществлять в показателях площади LA.

Анализ и обобщение полученных результатов в разных природных зонах позволили специалистам сделать выводы о неоднозначной роли разных групп насекомых и о неправомочности деления их на вредные и нейтральные. Появилось несколько обобщающих работ [Баранчиков, 1986; Schowalter et al., 1986; Landsberg,

¹ Можно выделить еще одно самостоятельное направление, «выросшее» из зоологии млекопитающих – оценку влияния объедания копытными на состояние пастбищных трав, кустарников и деревьев.

Таблица 16

Зональное сравнение средних размеров ($x \pm s_x$, %) отчуждения филофагами листовой поверхности в разных природных зонах (по: Ю.Н. Баранчиков, 1986)

Зона, подзона	<i>n</i>	$x \pm s_x$	Зона, подзона	<i>n</i>	$x \pm s_x$
Лесотундра	7	3.0±1.2	Переменно-влажные листопадные тропические леса	3	8.3±0.7
Средняя и южная тайга	9	8.1±2.2	Влажные тропические леса	3	7.2±0.7
Хвойно-широколиственные и широколиственные леса	17	7.1±1.2	Тропические ксерофильные редколесья	5	14.1±4.1
Ксерофильные редколесья и кустарниковые заросли	2	3.0±1.5	Мангры	1	8.1
Субтропические хвойно-широколиственные леса	5	4.8±1.5			

Примечание. *n* – число участков.

Ohmart, 1989; и др.]. Ранее [Мозолевская и др., 2004; Мозолевская, Уткина, 2004] нами сделан более подробный обзор научной литературы по обсуждаемой теме.

Как видно из обзора [Schowalter et al., 1986], в тот период времени в лесной энтомологии еще не появилось представления о поверхности растений как важной характеристике арены жизни филофагов и ксилофагов. Тем не менее, были опубликованы первые сводки о размерах консумции в лесах. Согласно одной из них [Landsberg, Ohmart, 1989], в лесах умеренного климатического пояса Евразии, Америки и Австралии (выборка из 38 участков) насекомыми отчуждается 3–17% площади LA, при средней оценке $x \pm s_x = 8.8 \pm 5.0\%$, в тропических лесах, включая мангры (общая выборка 25 участков) – $x \pm s_x = 8.8 \pm 3.5\%$ при колебаниях в пределах 3–15. Близкие значения получены и Ю.Н. Баранчиковым [1986] для всех лесных биогеоценозов: от предтундровых редколесий до тропических лесов (выборка 52 участка) $x \pm s_x = 7.0 \pm 0.8\%$ (с колебаниями от 0.1 до 18%). По отдельным зонам, подзонам и большим группам растительных сообществ он приводит следующие величины (табл. 16).

Появились данные о том, что в функционировании системы «филлофаг-дерево» автономные консортные механизмы сдерживания проявляют себя до определенных пределов разрушительной для продуцента деятельности фитофагов. С учетом отчуждения насекомых фитомассы всех ярусов растительности, а также деятельности паразитарных форм грибов, уровень консумции в пределах 10–12% площади LA, можно, очевидно, считать естественной нормой прямых потерь для лесных сообществ всех природных зон. Правда, иногда трудно оценить потери потенциального прироста органического вещества растений, поскольку изъятие площади LA первичными консументами необходимо «развернуть» во времени, учитывая одновременно нарастание LA за счет восстановления.

В очагах высокой численности филлофагов, относящихся к вредителям леса, учитываемые потери (т.е. без потенциальных) для годичной продукции растений эдификаторной синузидии обусловлены двумя временными факторами: 1) сроками объедания в динамике сезонного нарастания листовой пластинки разных типов побегов или хвои текущего и ближайших лет, 2) временем замещения нового ассимиляционного аппарата взамен объединенного (рефолиации).

Более развернутое представление о консумции в лесах требует, во-первых, накопления материалов, оценивающих в понятиях LA деятельность главных видов филлофагов для основных пород-лесообразователей, во-вторых, накопление информации о размерах самой консумции, поскольку данных здесь еще явно недостаточно. Между тем, справедливо признается [Гуров и др., 1990], что особенности сезонной динамики изъятия площади LA филлофагами – более существенные, чем количественные показатели, свойства при ранней диагностике вспышек массового размножения насекомых-филлофагов.

Наши собственные многолетние наблюдения за взаимоотношениями филлофагов и дуба черешчатого в Теллермановской дубраве (Воронежская обл.) позволили выполнить анализ этих взаимодействий, включая динамику изменений листовой поверхности в результате потребления листы и ее последующего восстановления. Наиболее подробно полученные результаты изложены в работах Уткиной [1991], Уткиной, Рубцова [1994], Рубцова, Уткиной [1995, 2001, 2007 и др.]. Некоторые аспекты выполненных исследований освещены нами и в работах, обобщающих анализ отечественной и зарубежной литературы [Мозолевская и др., 2004; Мозолевская, Уткина, 2004].

Проблемы взаимодействия филлофагов и их кормовых деревьев на протяжении более 40 лет детально изучались Е.Н. Иеру-

салимовым [2004 и др.]. Взаимодействию полярных ив и питающихся их листьями филофагов посвящен цикл работ И.А. Богачевой [1990 и др.].

К сожалению, обычно исследования советских, а потом российских ученых остаются неизвестными за рубежом. В уже упоминавшихся обзорах литературы по обсуждаемым вопросам [Schowalter et al., 1986; Landsberg, Ohmart, 1989] нет ни единой ссылки на источники из СССР или России. Авторы наиболее позднего из известных нам зарубежных обзоров [Singh, Desai, 1998], обобщая результаты 147 литературных источников за 1900–1995 гг., подсчитали, что более всего публикаций по обсуждаемой теме появилось в 1981–1995 гг. (к сожалению, литература на русском языке также оказалась за рамками этого обзора). Они констатируют на основе проанализированных работ, что влияние изъятия листовой площади на состояние деревьев варьирует в зависимости от интенсивности, частоты и сроков дефолиации. Кроме того, возраст дерева, схема восстановления и размещения листьев, их расположение в кроне и другие внешние факторы, вызывающие стресс у деревьев, могут также взаимодействовать с воздействием дефолиации. Сроки дефолиации могут быть определяться фенологией дерева в течение вегетационного периода у листопадных пород и возрастом листвы у вечнозеленых пород. Поэтому влияние дефолиации на физиологические процессы, компенсационное и репродуктивное поведение деревьев должно быть понято с учетом их целостности. Эти выводы вполне согласуются с результатами отечественных исследований [Богачева, 1990; Иерусалимов, 2004; Уткина, Рубцов, 1994; Рубцов, Уткина, 2007 и мн. др.].

Авторы обзора также отметили, что в течение почти столетнего периода были выполнены всесторонние исследования изменений водного режима, баланса углерода и его распределения, состава элементов питания и химических элементов, корневых выделений, репродуктивного поведения, качества древесины, морфологии растений, продуктивности биомассы и выживания дефолированных деревьев. Были сделаны попытки моделировать влияние дефолиации на деревья. Однако, по их мнению, все это время мало внимания уделялось воздействию на интегрированное функционирование целого дерева, причем особенно игнорировались развитие корней и дыхание. Методологическая разнородность и ограниченность большинства исследований сеянцами и очень молодыми деревьями ставит под вопрос возможность перенесения этих результатов на взрослые деревья [Singh, Desai, 1998].

Таблица 17

Связь повреждений насекомыми-минерами листьев дуба с их размерами
[по: Bultman, Faeth, 1986]

Минер	Листья минированные		Листья здоровые	
	выборка, шт.	площадь, см ²	выборка, шт.	площадь, см ²
<i>Cameratus</i> sp. nova	267	3.4 ± 0.11	1818	2.82 ± 0.18
<i>Stigmella</i> sp.	120	2.38 ± 0.12	1965	2.92 ± 0.17
<i>Stilbosis juvanties</i>	44	3.30 ± 0.11	2041	2.80 ± 0.17
<i>Tischeria</i> sp.	47	2.42 ± 0.19	2038	2.90 ± 0.17

Помимо корма филлофаги отчуждают часть фитомассы из годичной продукции в виде опада на почву огрызков листьев и других поедаемых органов растений, а также трансформированных по химическому составу экскрементов. В работах такой направленности обычно слабо используется информация о поверхности растений. Одним из немногих исключений надо считать многолетние комплексные исследования воздействия зеленой дубовой листовертки на дуб скальный в Англии [Carlisle et al., 1966]. По полученным здесь данным, в год высокой активности листовертки (1961) LAI дубравы составлял 3.98 га га⁻¹, а в период ослабления ее численности (1962–1964 гг.) колебался в пределах 4.75–5.47 га га⁻¹. Другими словами, за счет объедания листоверткой начальный, т.е. на весенний период, LAI уменьшается на 20–25%.

Судя по данным выноса элементов со стоком, из бассейнов, где постоянно объедается листва широколиственных насаждений, вынос NO₃ в 4–10 раз больше, чем с контрольного участка [Swank et al., 1981].

Данные о поверхности растений и их органов используются и при анализе биоценологических отношений в системе «филлофаг – дерево». Например, при изучении связи морфометрии листьев дуба с плотностью поселения на них насекомых-минеров [Bultman, Faeth, 1986] только одна группа продемонстрировала предпочтение более крупных листьев, что выражается следующими средними данными ($\bar{x} \pm s_x$) (табл. 17). Достоверность различий на 0.1%-ном уровне на площади минированных листьев свойственна лишь представителям родов *Stigmella* и *Tischeria*, личинки которых прокладывают ходы небольшого размера. Только бабочки вида *Cameratus* sp. nova предпочитали крупные листья (различие на 5%-ном уровне), где выживаемость была выше. Тогда как вид

Stilbosis juvanties, личинкам которого свойственны ходы среднего размера, избегал мелких и крупных листьев (различия площади здоровых и минированных листьев не достоверны).

По приведенным величинам трудно однозначно судить о наличии или отсутствии предпочтения насекомыми листьев разного размера, если не учитывать: 1) тип побегов, поскольку листья укороченных и ростовых побегов различаются своим возрастом (в днях); 2) положение листьев в пологе, которому свойственна существенная дифференциация микроклиматических условий по вертикальному профилю крон; 3) возможные различия в толщине и химическом составе листьев, 4) давность последней вспышки размножения листогрызущих насекомых, влекущей за собой временное ослабление процессов роста деревьев.

Подтверждением некоторых из высказанных соображений могут служить материалы табл. 18, полученные при изучении морфологии побегов и листьев деревьев двух видов дуба: листопадного *Quercus suber* и вечнозеленого *Q. ilex*, растущих на двух расположенных рядом участках леса – повреждавшемся и не повреждавшемся непарным шелкопрядом весной 1983 г. [Picolo, Terradas, 1989].

Сравнивая с использованием многофакторного дисперсионного анализа приведенные в табл. 18 и прочие показатели (длина, ширина листьев, ряд отношений и др.), авторы отмечают высокую значимость различий между обоими древостоями, двумя видами дуба, частями кроны, положением листьев и побегов по длине ветвей. Простой дисперсионный анализ обнаруживает высокий уровень значимости (1%-ный) между деревьями, но только в том случае, если используется многофакторный анализ лишь для SLW, числа почек и числа побегов первого прироста, а для LA – только в зависимости от положения листьев в кроне и по длине ветви.

Изучение изменчивости микропопуляций филлофага *Epirrita autumnata* на березе извилистой (подвид *Betula pubescens* var. *tortuosa*), произрастающей на северном пределе лесов в Финляндии, показал, что почти в половине случаев различия в изменчивости обусловлены химическим составом листьев, прежде всего содержанием азота и фосфора [Aures et al., 1987]. Согласно дисперсионной модели, в изменчивости микропопуляций наибольшей обусловленностью выделяются два фактора: содержание N и содержание P, тогда как воздействие фактора SLW характеризуется лишь средними значениями. Привлекательность для бабочек листьев отдельных деревьев и даже ветвей березы обусловлена, оказывается, не размерами листовых пластинок, а содержанием

Таблица 18

Морфологические показатели облиствения побегов в верхней и нижней частях кроны деревьев двух видов дуба, повреждавшихся и не повреждавшихся непарным шелкопрядом [по: R. Picola, J. Terradas, 1989]

Показатель	Вид дуба			
	<i>Quercus ilex</i>		<i>Quercus suber</i>	
	верх	низ	верх	низ
Неповреждавшиеся деревья				
Число побегов 1-го прироста, шт.	16.83	10.48	28.60	10.27
То же 2-го прироста, шт.	11.52	12.91	19.70	9.57
Длина побегов 1-го прироста, см	34.66	18.36	45.32	16.59
То же побегов 2-го прироста, см	25.99	33.98	43.98	18.76
Число почек, шт.	61.10	41.41	101.05	38.8
SLW, мг см ⁻²	20.05	18.86	16.9	14.79
LA листа, см ²	249.03	225.30	444.7	164.43
Сухая масса листа, г	4.48	5.60	7.48	6.96
Повреждавшиеся деревья				
Число побегов 1-го прироста, шт.	32.72	20.05	27.39	23.71
То же 2-го прироста, шт.	14.83	8.40	16.70	15.39
Длина побегов 1-го прироста, см	41.40	16.75	45.40	20.82
То же побегов 2-го прироста, см	39.73	15.19	37.71	37.96
Число почек, шт.	20.20	18.03	50.48	50.47
SLW, мг см ⁻²	18.83	17.13	16.57	13.57
LA листа, см ²	384.73	178.87	271.38	188.87
Сухая масса листа, г	6.19	6.52	8.16	8.70
<i>Примечание.</i> Средние значения получены по данным пяти учетных деревьев каждого вида на каждом участке, с каждого дерева отбирали по четыре ветви из каждой части кроны.				

в них фенолов, количество которых связано обратной зависимостью с содержанием N.

Как сама дефолиация, так и ее сроки по-разному влияют на размеры листьев, появляющихся на следующий год. Последнее подтверждается в опыте, заложенном в тех же лесных островах из березы повислой в Финляндии [Tuomi et al., 1989]. В 1985 г.

Таблица 19

Размеры листьев березы на следующий год после искусственной дефолиации
[по: Tuomi et al., 1989]

Показатель	Вариант		
	Контроль	Дефолиация в июне	Дефолиация в июле
Доля раскрытия почек, %	0.99±0.1	0.62±0.36	0.97±0.8
Средняя длина листа, мм	18.32±2.83	9.66±2.97	12.90±2.83
Средняя площадь листа, см ²	4.84±1.15	2.10±1.63	3.14±0.90

часть ветвей березы была дефолирована на стадиях разворачивания листьев (июнь) и зрелых листьев (июль). Весной следующего года определяли долю раскрывшихся почек от общего их числа, замерялась длина листьев, в августе – их площадь. Получены следующие результаты (табл. 19).

Хотя и имеется тенденция к уменьшению раскрытия почек после июньской дефолиации, но различия во всех случаях не достоверны. Значимыми были различия для контроля и июльской дефолиации, и то лишь для площади поверхности листьев. Поэтому можно считать, что поздняя дефолиация березы сочетается с некоторым уменьшением размеров листьев в следующем году, но разница при этом не бывает значительной.

В последние 20–30 лет компенсационные процессы растений в ответ на их повреждение насекомыми становятся объектом более пристального внимания. В результате экспериментальных исследований (преимущественно на небольших растениях травянистых, кустарничках или сеянцах древесных пород) появились гипотетические модели взаимодействия фитофагов и кормовых растений, касающихся и компенсационных процессов. Так, согласно одной из них [van der Meijden et al., 1988], механизмы защитных реакций растений и их способность к регенерации – альтернативны. Это означает, что каждый вид растений способен либо хорошо восстанавливаться и слабо защищаться, либо иметь хорошо развитую защиту и плохую регенеративную способность, либо занимать промежуточное положение. Поэтому возможна положительная корреляция между степенью дефолиации и регенеративной способностью растения. Вероятно, эти же соображения можно отнести и к древесным растениям, но проверить эту гипотезу трудно методически.

Пример компенсации площади листовой поверхности в том же вегетационном периоде после весеннего повреждения фил-

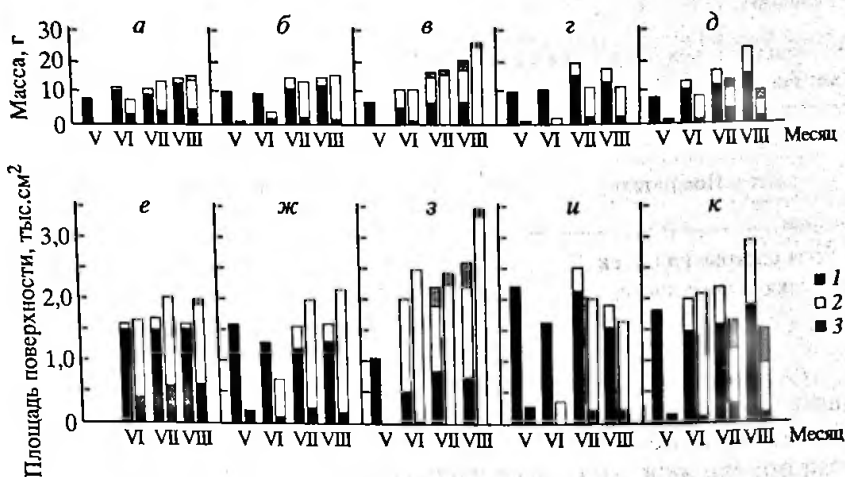


Рис. 17. Сухая масса и площадь поверхности листьев в пересчете на 1 м суммарной длины боковых ветвей деревьев дуба черешчатого с умеренным (левые столбики) и сильным (правые столбики) повреждением листьев в пойменной ландышево-ежевичной дубраве 85 лет (а, б, в – масса, е, ж, з – площадь) в 1986–1988 гг., соответственно и 105 лет (г, д – масса; и, к – площадь) в 1987–1988 гг. [по: Уткина, 1991; Уткина, Рубцов, 1994]

1 – весенняя листва, 2 – июньская листва, 3 – июльская листва

лофагами дан на рис. 17. На одних и тех же деревьях дуба 80–105 лет, по-разному повреждавшихся несколько лет подряд, ежемесячно (с мая по август) брали учетные однометровые ветви для детальной оценки степени повреждения и восстановления листвы на нескольких генерациях побегов: весенних, замещающих и вторичных (подробнее типы регенеративного побегообразования рассмотрены в работах Уткиной [1991], Уткиной, Рубцова [1994] и др.). Для того, чтобы можно было сравнивать разные по густоте ветви, был выбран условный показатель – масса или площадь поверхности листвы, приходящаяся на 1 м суммарной длины боковых ветвей, т.е. ветвей, отходящих от осевой однометровой ветви. Рисунок демонстрирует, что эта величина – довольно постоянная: к концу вегетационного периода суммарная масса или площадь поверхности листьев у деревьев с умеренной (20–40%) и сильной (80–100%) степенью дефолиации примерно одинаковая. Если повреждение листвы продолжается три и более года подряд, то способность дуба к компенсации листвы резко снижается, деревья слабеют и при неблагоприятных условиях погибают. Однако, по нашим данным, такие ситуации бывают довольно редко, поэтому можно утверждать, что дуб черешчатый обычно хорошо

компенсирует утраченную листовую поверхность за счет способности образовывать несколько генераций побегов в течение одного вегетационного сезона и особенностей их роста. Собственных данных о компенсационных процессах в кронах других древесных пород у нас нет, поэтому, опираясь на литературные источники, мы можем предполагать, что поведение вида в аналогичной ситуации будет определяться его особенностями роста в сочетании с внешними (особенно погодными) условиями.

В модели взаимодействия фитофагов и растений в зависимости от наличия ресурсов [Bryant, Curopat, 1980; Bryant et al., 1983; Landsberg, Ohmart, 1989; и др.] лежит предположение, что уровень изъятия листы варьирует в зависимости от наличия ресурсов в местах обитания растений. Например, богатые условия местообитания благоприятны для видов с потенциально быстрым ростом и высокой конкурентоспособностью. В этих условиях растения без труда восполняют утраченные в связи с дефолиацией ресурсы, а расходы на собственную защиту могут быть неэффективны. Если потенциальный рост растений ограничивается условиями местообитания, то восполнение ресурсов взамен изъятых становится более «дорогим», а расходы на защитные реакции, напротив, — более эффективными. Таким образом, уровень изъятия листовой продукции, то есть степень дефолиации, относительно высок у быстрорастущих растений в богатых местообитаниях и относительно низок у медленнорастущих растений в бедных местообитаниях. Кроме того, качество местообитания, определяемое наличием света, влаги и элементов питания, может варьировать как в региональном масштабе (от пустынь к более влажным регионам качество повышается), так и в локальном (затененный нижний ярус — качественно хуже, чем просветы в древесном пологе). Bryant, Curopat [1980] на примере различных видов растений Субарктики, сделали вывод, что защитная стратегия растений интегрируется с их первичной адаптивной стратегией, что особенно важно в начальные периоды жизни.

Имеются также доказательства того, что в системе взаимоотношений «филлофаг — древесные растения» определяющими по своей роли должны выступать трофические связи, обусловленные прежде всего качеством корма. Этот фактор в большей мере зависит от возраста листьев и их положения в кроне, чем от линейных размеров. В свою очередь, качество корма должно зависеть от SLA или SLW, которые в определенной мере отражают экологические условия в вертикальной толще полога и анатомическое строение листьев. Во всяком случае, судя по данным для нескольких видов клена из Северной Америки [Hagen, Chabot,

1986), различия в анатомической структуре листьев, влияющей на их химический состав, сочетается с поражаемостью листьями филлофагами.

Приведенные выше немногочисленные примеры качественного и количественного разнообразия во взаимодействии растений и фитофагов лишь незначительно отражают всю сложность как самих процессов, так и их адекватной оценки. Как и в случае с определением LAI (см. гл. 4), вновь надо повторить, что необходимо накопление новых фактов о деятельности филлофагов в связи с площадью LA и размерами листьев, в том числе и при оценке роли хищников в системе более сложных биоценологических взаимоотношений [Bergelson, Lawton, 1988]. Показатели LA древостоев начинают использоваться и орнитологами для решения своих задач [Robinson, Holms, 1984; Боголюбов, 1988], а также зоологами при учетах повреждений подроста и подлеска лосем [Danell, Huss-Danell, 1985; и др.].

При изучении группировок ксилофагов и плотности их поселения обычно учитывают боковую поверхность ствола на участках с разной толщиной, т.е. с разным возрастом коры. С этой целью составлены даже специальные таблицы и номограммы для ели и сосны [Катаев, 1989], хотя получение такой информации по таблицам объема и сбеге не представляет каких-либо затруднений.

Что касается методов учета отчуждаемой листовой площади, то, как свидетельствует наша многолетняя работа с листьями дуба [Уткина, Рубцов, 1994; Уткина и др., 1997], сама по себе трудоемкая процедура определения площади поверхности листьев со сложным краем становится гораздо сложнее, если листья повреждены. Обычно огрызки листьев имеют форму, совершенно не поддающуюся описанию математической формулой. Остаются либо допотопные, трудоемкие, но зато исключительно дешевые методы: взвешивание бумажных отпечатков или подсчет миллиметровых квадратиков, либо применение современного оборудования типа LI-COR 3100 или аналогичного, что для отечественных специалистов обычно невозможно. Правда, еще можно получать оцифрованные изображения листьев или их огрызков с помощью сканера, соединенного с компьютером, в котором есть специальная программа определения площади замкнутой фигуры, или даже воспользоваться аналогичной программой свободного доступа на некоторых Интернет-сайтах. К сожалению, в полевых условиях, особенно российских, все это маловероятно.

Заключение

Поверхность надземных и подземных органов растений – разделительная сфера между живой и косной материей и одновременно зона активного обмена между ними веществом и энергией, т.е. протекания физических, химических и физиологических процессов. Вследствие этого определение площади поверхности растений – важный аспект экологических исследований разного направления.

Показатели поверхности растений широко используются для совершенствования методов исследования, в т.ч. математического моделирования и экологического прогнозирования. В лесоведении применение характеристик поверхности особенно важно при проведении комплексных исследований структурно-функциональной организации биогеоценозов, оценке роли лесного биогеоценозического покрова в биосферных процессах. При этом важно учитывать адаптивные реакции листовой поверхности, связанные с ее сезонной динамикой, разнообразием типов леса, изменением погодно-климатических условий и стрессовыми ситуациями (лесохозяйственные мероприятия, повреждение патогенными организмами, пожары и другие стихийные бедствия).

До сих пор большинство характеристик, связанных с площадью отдельных органов (преимущественно листья или хвои), нуждаются в точном определении и упорядочении. Сделано недостаточно количественных оценок индекса листовой поверхности (LAI), особенно сопряженных с продукционными характеристиками, нет четкого понимания причин его вариабельности. В то же время LAI признан одним из важнейших показателей в лесоведении, экофизиологии растений, метеорологии, при дистанционных исследованиях Земли, а также служит ключевой переменной для региональных и глобальных моделей обмена энергии, углекислоты, влаги и других соединений биосферы и атмосферы.

При оценке состояния отдельных растений и их сообществ также важно оценивать площадь их поверхности, так как она является сферой жизни для многих групп организмов, включая эпифитные растения и беспозвоночных животных. Обобщение результатов исследований привело к выводам о том, что потребление

ние фитофагами 10–12% площади листовой поверхности – естественная норма в лесных сообществах всех природных зон. Реакция растений на увеличение степени дефолиации (изъятия их листовой поверхности) варьирует в зависимости от сочетания различных внешних и внутренних факторов: интенсивности, частоты и сроков дефолиации, видовых и индивидуальных особенностей деревьев, условий местообитания и погодных условий. Поэтому степень рефолиации (восстановления листовой поверхности взамен отчужденной) также варьирует, что приводит к противоречивым мнениям относительно влияния дефолиаторов на стабильность природных сообществ.

Математическое моделирование морфологической структуры крон и отдельных ветвей по признакам массы и площади листовой поверхности должно стать первоочередной задачей продукционной морфологии растений. В перспективе должны осуществляться исследования, направленные на получение новых массивов сведений о поверхности растений, прежде всего LAI и SLA – переходного коэффициента от массы листьев к площади их поверхности. Получение аллометрических связей между этими и другими дендрометрическими и лесоводственными показателями позволит разработать применимые в лесоведении и лесоводстве нормативы поверхностных характеристик древостоев с учетом типов леса, а в дальнейшем – экорегионов.

Список литературы

Алексеевко Л.Н. Количественные методы изучения пространственного размещения биомассы в травянистых фитоценозах // Количественные методы анализа растительности. 1969. С. 35–238.

Анализ продукционной структуры древостоев / Под ред. С.Э. Вомперского и А.И. Уткина. М.: Наука, 1988. 240 с.

Ананьева Л.М., Кашкарова В.П. Количественная характеристика светолюбия некоторых травянистых растений центральной лесостепи // Биогеофизические и математические методы исследования геосистем. М., 1978. С. 135–146.

Андрейшикина Н.И. О соотношении веса зеленых и опавших листьев при определении опада у некоторых гипоарктических кустарников и кустарничков // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 121–123.

Аникеев В.В., Кутузов Ф.Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 8. С. 375–377.

Анучин Н.П. Новый метод определения текущего прироста насаждений // Лес. хоз-во. 1959. № 11. С. 5–10.

Артюшенко З.Т., Соколов С.Я. О росте пластинки листа у некоторых древесных пород // Ботан. журн. 1952. Т. 37, № 5. С. 610–628.

Астрологова Л.Е. Динамика площади листьев растений на луговой вырубке // Лесн. журн. 1976. № 4. С. 27–30.

Бабич А.А., Макаров О.В. Аналитический метод изучения процесса формирования листовой поверхности сои // Вестн. с.-х. науки. 1969. № 1. С. 97–102.

Баранчиков Ю.Н. Сходство функциональной роли насекомых-филлофагов в лесных биогеоценозах планеты // Общие проблемы биогеоценологии: Тез. докл. II Всесоюз. совещ., 11–13 нояб. 1986 г. М., 1986. Кн. 1. С. 252–253.

Богачева И.А. Упрощенный метод определения доли листовой поверхности, изъятый листогрызущими насекомыми // Применение количественных методов в экологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 110–116. (Тр. Ин-та экологии растений и животных; Вып. 119).

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1990. 137 с.

Боголюбов А.С. Зависимость пространственной структуры и численности сообществ птиц от площади поверхности фитоэлементов в лесных биогеоценозах // Экология. 1988. № 5. С. 57–61.

Божко Н.В. К методике определения площади листа фундука // Вестн. с.-х. науки. 1973. Т. 28, № 1. С. 21–22.

Борсук В.Е., Глазырин Г.Е. Определение листовой поверхности кроны фисташки по модельным деревьям // Тр. Среднеаз. НИИГМИ. 1974. Вып. 19(100). С. 100–104.

Боханова Н.С. Сравнительная оценка методов определения листовой поверхности // Лесоведение. 1969. № 4. С. 58–63.

Брандт А.Б., Тагеева С.В. Оптические параметры растительных организмов. М.: Наука, 1967. 301 с.

Буткус В.Ф., Буткене З.П. Влияние освещенности на величину и анатомическое строение листьев клюквы, брусники, голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Петрозаводск, 1980. С. 35–37.

Бязров Л.Г., Старостина И.Е. Косвенный метод определения массы эпифитных лишайников // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 222–225.

Валетов В.В., Ивкович В.С., Кудин М.В. Продукционно-биометрическая оценка растительности заповедных болот. Минск: Урожай, 1989. 127 с.

Варукадзе Д.А., Чанукадзе С.А. К методике изучения площади листьев чая, цитрусовых и лавра благородного // Субтроп. культуры. 1973. № 4. С. 156–159.

Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. 208 с.

Васфилов С.П. Изменчивость сухой массы и содержание воды в хвое *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Ботан. журн. 2005. Т. 90, № 8. С. 1235–1247.

Ведь И.П. Некоторые фитометрические характеристики и продуктивность молодого насаждения сосны крымской // Лесоведение. 1978. № 6. С. 63–68.

Ведь И.П., Дехнич М.П. Вертикальное распределение фитомассы в 40-летней дубраве лесостепи УССР // Там же. 1969. № 6. С. 28–36.

Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах / Под ред. С.Э. Вомперского и А.И. Уткина. М.: Наука, 1986. 262 с.

Волков В.Я., Селевцев В.Ф. Расчет площади ассимиляционной поверхности огурцов // Физиология растений. 1959. Т. 6, № 5. С. 610–622.

Вомперский С.Э., Иванов А.И. Связь площади поперечного сечения заболони с массой хвои сосны обыкновенной // Лесоведение. 1984. № 3. С. 60–65.

Воронин П.Ю., Иванова Л.А., Ронжина Д.Л. и др. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 680–687.

Выгодская Н.Н. Радиационный режим и структура горных лесов. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 261 с.

Выгодская Н.Н., Зукерт Н.М., Солнцева О.Н. Связь структуры и продуктивности луговых фитоценозов с радиационным режимом // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, № 6. С. 86–98.

Гедых В.Б. Коэффициенты формы листовой пластинки некоторых брусничных // Тр. БелНИИЛХ. 1973. Вып. 23. С. 72–73.

Гедых В.Б. Определение площади листы черники // Ботаника: (Исследования). Минск: Наука и техника, 1976. Вып. 18. С. 63–70.

Гейдеман Т.С. О размерах листовой поверхности листообразующих древесных пород в свежей буковой дубраве // Изв. АН МССР. Сер биол. и хим. наук. 1969. № 3. С. 61–63.

Гладышев И.П. К методике определения площади листьев яблони // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 10. С. 1511–1575.

Головин В.В., Рахматов Р.Р. Определение средней площади листа сорго по параметрам // Тр. Тадж. с.-х. ин-та. 1977. Т. 31. С. 70–71.

Горышина Т.К., Заботина Л.Н., Пружина Е.Г. Особенности ассимиляционных тканей и пластидного аппарата листа в разных частях кроны у некоторых древесных пород в лесостепной дубраве // Вестн. ЛГУ. Биология. 1979. № 3, вып. 1. С. 67–76.

Гулидова И.В. Определение поверхности хвои у ели // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1959. Вып. 11. С. 49–50.

Гульбе Я.И., Ермолова Л.С., Рождественский С.Г. и др. Вертикальное распределение поверхности листьев и световой режим в листовых молодых южной тайги // Лесоведение. 1983. № 2. С. 21–29.

Гульбе Т.А., Рождественский С.Г., Уткин А.И. и др. Опыт оценки массы крон мелколиственных древостоев по параметрам ветвей и ствола // Там же. 1991. № 2. С. 48–58.

Гуров А.В., Петренко Е.С., Петренко Н.М. Прогнозно-экологическое значение параметров освоения кормовой базы насекомыми-фитофагами // Там же. 1990. № 6. С. 49–57.

Гусев А.А. Воздействие копытных и продуктивность древесно-кустарниковой растительности в лесостепи // Динамика биоты в экосистемах центральной лесостепи. М.: Ин-т географии АН СССР, 1986. С. 76–90.

Гурова М. Върху определянето на площата на листата при соята // Науч. трудове / Висш. селскостоп. инст. «В. Коларов». Пловдив, 1980. Т. 25, кн. 4. С. 71–79.

Деева Н.М., Михайлов В.В., Резункова Н.А. Сезонные изменения индекса листовой поверхности основных доминантов дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундры (Западный Таймыр) // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 2. С. 224–228.

Довнар В.С. К методике измерения площади листьев у злаковых культур // С.-х. биология. 1979. Т. 14, № 2. С. 235.

Доровская Ю.Ф. К методике определения размеров ассимиляционной поверхности кукурузы // Тр. Гор. с.-х. ин-та. Орджоникидзе, 1964. Т. 23. С. 97–103.

Доронищев Н.И. Определение величины поверхности хвои адсорбционным методом // Лесоведение. 1969. № 5. С. 93–95.

Дылис Н.В., Носова Л.М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосквья. М.: Наука, 1977. 144 с.

Дымова Г.И. Разработка методики определения площади листовой поверхности сладкого перца // Исследование регуляторов роста и полимерных материалов в овощеводстве. Л., 1984. С. 32–34.

Ермолова Л.С. Структура площади листовой поверхности годичных побегов у молодых растений ольхи серой и березы повислой // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 4. С. 41–45.

Ермолова Л.С., Уткин А.И. Удельная листовая поверхность основных лесообразующих пород России // Экология. 1998. № 3. С. 178–183.

Ермолова Л.С., Уткин А.И., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И. Связь типов побегов со структурой листовой поверхности в пологе древостоя березы // Лесоведение. 2000. № 1. С. 68–78.

Ермолова Л.С., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Уткин А.И. Ростовые побеги как элемент структуры крон в пологе березняка // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 5. С. 79–89.

Жукова В.М. Надземная фитомасса осины в лесных сообществах Подмосквья // Лесоведение. 1969. № 3. С. 39–46.

Иванов А.И. О сбалансированности процессов роста и отпада в древостоях болотных сосняков до и после осушения // Эксперимент и математическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот: Тез. докл. М.: Лаб. лесоведения АН СССР, 1987. С. 218–221.

Иванов Л.А. Водный режим древесных пород зимой (по наблюдениям в дендрологическом саду Ленинградского лесного института) // Изв. Ленингр. лесн. ин-та. 1925. Вып. 32. С. 3–38.

Ивченков В.И. Влияние механических повреждений в лесных культурах на площадь листовой поверхности // Лесн. хоз-во. 1970. № 8. С. 25–26.

Иерусалимов Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: КМК, 2004. 263 с.

Ильин А.М. Определение пола у осины по листьям // Лесоведение. 1969. № 6. С. 66–70.

Ильинский В.И. Опыт введения таксации в луговодство. М.: Новая деревня, 1922. 36 с.

Инденко И.Ф., Расулов А.Р. Усовершенствование метода ускоренного определения общей площади листьев на дереве // Сб. науч. тр. ВНИИ садоводства. 1978. Вып. 27. С. 66–70.

Кайбияйнен Л.К., Хари П., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои // Лесоведение. 1986. № 1. С. 31–37.

Каллис А., Сыбер А., Тооминг Х. Связь фотосинтеза и проводимости CO_2 с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью // Экология. 1974. № 2. С. 5–12.

Каменецкая И.В. Изменение массы и морфологии хвои разных возрастов в кронах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по годам в разных типах леса // Продуктивность и структура растительности молодых сосняков. М.: Наука, 1973. С. 63–86.

Каменецкая И.В., Зворыкина К.В., Мальшева Т.В. Продуктивность растительного покрова в некоторых типах молодых одновозрастных сосняков южной тайги // Продуктивность и структура растительности молодых сосняков. М.: Наука, 1973. С. 5–62.

Камчатный В.И., Синковець Г.О. До методики визначення площі листків овочевих рослин // Овочівництво и баштанництво. 1981. Вип. 26. С. 85–87.

Капралова Н.П. К методу определения листовой поверхности в посевах кенафа // Тр. Узб. опыт. станции лубяных культур. Ташкент, 1975. Вып. 6. С. 10–12.

Капустинская Т.К., Русецкас Ю.Ю. Таблицы для определения листовой поверхности и веса различных частей дерева в лесных фитоценозах: Метод. рекомендации. Каунас, 1982. 10 с.

Карманова И.В. Экспериментальное изучение роста и развития подраста ели сосны и клена при разных режимах питания и освещенности // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970. С. 54–85.

Карманова И.В., Судницына Т.Н., Ильина Н.А. Пространственная структура сложных сосняков. М.: Наука, 1987. 192 с.

Катаев О.А. Определение боковой поверхности стволов ели и сосны и их частей при лесопатологических работах // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч.тр. Л.: ЛТА, 1989. С. 47–52.

Кашкарова В.П. Удельная поверхностная плотность (УПП) листьев и возможности ее использования для характеристики светолюбия растений // Биофизические и математические методы исследования геосистем. М., 1978. С. 121–133.

Кіндрук М.О., Сідак П.Т. До методики визначення поверхні ассимиляційного апарату жита // Вісн. с.-г. науки. 1973. № 10. С. 23–24.

Киндякова М.Д. Определение площади листьев лещины обыкновенной // Учен. зап. Горьк. гос. пед. ин-та. Сер. биол. наук. 1969. Вып. 100. С. 48–54.

Кирильчик Л.А. Методические указания по определению площадей листьев газонных растений. Минск, 1971. 75 с.

Кислюк И.М., Александров В.Я., Шухтина Г.Г. Модификационные адаптации к температуре среды различных клеточных функций водорослей и высших растений // Цитология. 1982. Т. 24, № 4. С. 418–429.

Кислюк И.М., Васьковский М.Д. Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 12. С. 1710–1720.

Кислюк И.М., Васьковский М.Д., Буболо Л.С., Палеева Т.В. Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез *Carex lugens* (Cyperaceae) и *Arctagrostis arundinacea* (Poaceae) // Там же. 1983. Т. 68, № 10. С. 1325–1332.

Кожемяченко Е.А., Кушхов М.К. Расчетный метод определения площади листьев проса // Метеорология, гидрология и климатология. 1974. № 10. С. 95–99.

Жожемяченко Е.А., Пыхтина М.А., Гулькина Н.В., Каминская С.А. Определение площади несрезанных листьев баклажанов и гречихи по их параметрам // Там же. 1975. № 11. С. 85–86.

Козлов М.В., Соколова И.В. Методика определения площади и массы листы берез // Лесоведение. 1984. № 1. С. 79–82.

Колосов И.И. Положительная способность корневых систем. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 388 с.

Комарова Т.А. О биологии и фитомассе некоторых видов травяного покрова пихтово-еловых и кедрово-широколиственных лесов // Биоценологические исследования на Верхнеуссурийском стационаре. Владивосток. 1978. С. 114–125.

Комарова Т.А. Развитие и продуктивность бузины сибирской (*Sambucus sibirica* Nacsi) в южном Сихотэ-Алине // Биологические исследования в лесах южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 105–117.

Комарова Т.А. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций // Леса южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальнаука, 1992. 183 с.

Комарова Т.А., Маленко У.Л. Развитие клена бородчатого *Acer barbinerve* Maxim, в кедрово-широколиственных лесах // Комплексные исследования лесных биогеоценозов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1988. С. 34–44.

Коняев Н.Ф. Математический метод определения площади листьев растений // Докл. ВАСХНИЛ. 1970а. № 9. С. 5–6.

Коняев К.Ф. Продуктивность растений и площадь листьев. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1970б. 18 с.

Корона В.В. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1987. 270 с.

Костенко А.И., Торопова А.Г. Об измерении площади листьев табака // Тр. САНИГМИ. 1974. Вып. 19 (100). С. 94–99.

Крюковский Ф.В. Определение листовой поверхности у древесных пород // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 5. С. 678–681.

Ксенофонтова Т. Морфометрия в продукционно-биологических исследованиях // Перспективы теории фитоценологии: Тез. симпоз., Лазлату-Пухту, 16–20 мая, 1988. Тарту, 1988. С. 111–114.

Купцов Н.С., Миско И.В. Методика определения площади листовой поверхности желтого люпина с помощью поправочного коэффициента // Земледелие и растениеводство в БССР. Минск, 1981. Вып. 24. С. 59–60.

Купцов Н.С., Синкевич А.И., Мечковская П.А. Методика определения площади листьев люпина и ее практическое использование // Пути повышения продуктивности полевых культур. 1984. Вып. 15. С. 75–79.

Ларин И.В., Годлевская Т.Р. Структура урожая многолетних трав // Ботан. журн. 1949. Т. 34, № 6. С. 582–592.

Лесничий В.Е. Масса и поверхность фотосинтетического аппарата в чистых и смешанных культурах дубово-сосновых культурфитоценозах Малого Полесья // Науч. тр. Львов. с.-х. ин-та. 1977. Т. 73. С. 71–75.

Ливанов К.В. Методические наблюдения за приростом надземной массы и листовой поверхности растений в полевых опытах // Изв. Куйбышев. с.-х. ин-та. 1971. Т. 29, вып. 1. С. 118–122.

Литун П.П., Голик В.С., Аладын В.С., Повиенко В.И. Новый способ определения площади поверхности листьев у яровой пшеницы // Селекция и семеноводство. 1976. № 2. С. 24–28.

Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Пономаренко Т.Н., Политова Н.Ю. Пигментный аппарат листьев растений разных растительных поясов Хибинских гор // Ботанические исследования за Полярным кругом. Кировск, 1990. С. 107–134.

Лутков А.А. Максимальный потенциальный фотосинтез и удельная плотность листа у инсугт-линий сахарной свеклы // Физиология растений. 1977. Т. 24, № 3. С. 473–477.

Лучкина А.А., Таукчи М.И. Метод определения площади листовой поверхности саженцев винограда // Науч. тр. УСХА. 1979. Вып. 237. С. 38–40.

Лябих Б.В., Волохин Ю.В. Метод определения площади листовой поверхности винограда // Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии. 1965. № 10. С. 27–29.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с.

Макаров С.Н. Упрощенная методика определения площади листьев винограда // Тр. НИИ садоводства, виноградарства и виноделия. 1964. Т. 9. С. 129.

Малкина И.С. Анализ единиц расчета интенсивности фотосинтеза при изучении продуктивности растений // Лесоведение. 1974. № 1. С. 61–67.

Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Ковалев А.Г. Интенсивность фотосинтеза в кроне у листьев, закончивших рост // Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. С. 73–84.

Мартыненко Г., Акрамов А. Определение площади листовой поверхности // Хлопководство. 1985. № 6. С. 38.

Махаева Л.В. О площади листьев травостоя нагорной луговой степи Крыма // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 5. С. 676–680.

Медведев Л.Н., Каландадзе Н.И. Опыт учета потребления листы березы фитофагами // Лесоведение. 1972. № 1. С. 67–70.

Мешинев Т., Николов В. Индекс на листната поверхность и интенсивность на продукционная процесс в две дъброви сообщества от Еленская Предбалкан // Тр. Нац. конф. по ботаника. София, 1987. Т. 3. С. 59–64.

Миленков М., Георгиев С. Коэффициенты за изчисляване на площта на листата при някои черешови и вишневи сортове: (Корректировочные коэффициенты для определения площади листьев у некоторых сортов вишни и черешни) // Градин. и лозарска наука. 1979. Т. 16, № 1. С. 14–18.

Милютин Н.Н. Исследование удельной плотности листьев как основного параметра, определяющего формирование листовой поверхности растений // Докл. ВАСХНИЛ. 1979. № 3. С. 41–42.

Мозолевская Е.Г., Рубцов В.В., Уткина И.А. Оценка роли дендрофильных насекомых в лесных биогеоценозах // XX Чтения памяти ака-

демника В.Н. Сукачева: Насекомые в лесных биогеоценозах. М.: КМК, 2004. С. 5–31.

Мозолевская Е.Г., Уткина И.А. О роли хвое- и листогрызущих насекомых в лесных экосистемах // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2004. Вып. 3. С. 4–27.

Морозов В.Л., Белая Г.А. Экология дальневосточного крупнотравья. М.: Наука, 1988. 255 с.

Мяги Х. Определение зеленой площади фитоэлементов в посевах ячменя по эффективному растению // Сб. науч. тр. Эст. с.-х. акад. 1971. № 67. С. 152–162.

Мяги Х., Росс Ю. Фитометрические характеристики и фотосинтетическая продуктивность посева ячменя. I. Агротеморологическая характеристика и геометрическая структура посева ячменя // Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту, 1968а. С. 102–143.

Мяги Х., Росс Ю. Фитометрические характеристики и фотосинтетическая продуктивность посева ячменя. II. Динамика роста ассимилирующей площади и накопление фитомассы посева // Там же. 1968б. С. 144–173.

Назаров С.К. Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата: Вопросы регулирования фотосинтеза. Свердловск, 1978. Вып. 4. С. 108–111.

Нахметов А.Г. Методы определения площади листа диплоидной и тетраплоидной шелковицы // Экспериментальная полиплоидия у шелковицы. Баку: Элм, 1976. Т. 2. С. 103–106.

Ничипорович А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. М.: Изд-во СССР, 1958. 93 с. (Тимирязев. чтения; Вып. 25).

Ничипорович А.А., Строганова Л.Е., Чмора С.Н., Власова М.П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 134 с.

Оскретков М.Я. Изменения количества и качества хвои сосны в зависимости от полноты и возраста древостоев // Тр. Брян. лесохоз. ин-та. 1956. Т. 7. С. 26–37.

Поздняков Л.К., Протопопов В.В., Горбатенко В.М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск, 1969. 155 с.

Полякова Г.А., Малышева Т.В., Флеров А.А. Антропогенное влияние на сосновые леса Подмоскovie. М.: Наука, 1981. 144 с.

Просунко В.М., Козел А.И. Определение площади листовой поверхности риса расчетным методом // С.-х. биология. 1979. Т. 14, № 2. С. 232–234.

Протопопов В.В. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука, 1975. 328 с.

Пьянков В.И., Кондрачук А.В. Основные типы структурных перестроек мезофилла листа растений Восточного Памира при адаптации к высокогорным условиям // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 1. С. 34–42.

Раунер Ю.Л. Тепловой баланс растительного покрова. Л.: Гидрометеониздат, 1972. 210 с.

Рихтер И.Э. Влияние многолетнего люпина на содержание хлорофилла в хвое ели обыкновенной // Ботаника: Исслед. Белорус. отд. ВБО. 1964а. Вып. 6. С. 186–194.

Рихтер И.Э. Влияние многолетнего люпина (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) на фотосинтез сосны обыкновенной // Изв. вузов. Лесн. журн. 1964б. № 1. С. 17–23.

Рогаченко А.Д., Строкач Н.К. К методике определения площади листьев и надземной массы кукурузы // Тр. Укр. н.-и. гидрометеорол. ин-та. 1976. Вып. 151. С. 52–58.

Рогаченко А.Д., Тимошенко Г.Л. О расчете площади листьев озимой пшеницы и кукурузы // Тр. Укр. регион. НИИ / Госкомгидромет СССР. 1982. Вып. 195. С. 108–111.

Родионов М.С. К методике определения количества листы в молодых полезащитных лесных насаждениях // Ботан. журн. 1956. Т. 42, № 4. С. 532–534.

Родионов М.С. Об определении массы листы защитных лесополос // Там же. 1959. Т. 44, № 3. С. 333–337.

Рождественский С.Г., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И. и др. Определение характеристик листовой поверхности и древостоев // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М.: Наука, 1986. С. 24–28.

Рождественский С.Г., Гульбе Т.А., Уткин А.И. и др. Инвариантные продукционно-морфологические характеристики крон деревьев мелколиственных пород // Лесоведение. 1991. № 1. С. 31–41.

Росс В. К вопросу определения листовой поверхности растений // Фитоактинометрические исследования растительного покрова / Ин-т физики и астрономии АН ЭССР. Таллин: Валгус, 1967. С. 150–163.

Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гидрометеониздат, 1975. 342 с.

Росс Ю., Нильсен Т. Вертикальное распределение биомассы в сельскохозяйственных посевах // Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М.: Наука, 1966. С. 96–108.

Росс Ю., Росс В. Вертикальное распределение листовой поверхности в посевах // Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту, 1969. С. 44–58.

Рубин С.С., Данилевская О.Л. Определение площади листьев плодовых деревьев // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 5. С. 728–730.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние насекомых-филлофагов на прирост древесины дуба черешчатого // Лесоведение. 1995. № 2. С. 22–30.

Рубцов В.В., Уткина И.А. О показателях уровня восстановления крон у дуба после дефолиации насекомыми-филлофагами // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы: Материалы совещ., Москва, 18–20 сент. 2001 г. Тула: Гриф, 2001. С. 287–288.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Модель уровня рефолиации крон дуба после повреждения филлофагами // Лесоведение. 2007. № 6.

Руднев Н.И., Мусаев Е.К. Методика и некоторые результаты исслед-

дования пространственного распределения ассимилирующей поверхности листьев и хвои в пологе Кологривского леса // Кологривский лес. М.: Наука, 1986. С. 34–55.

Савина С.С. Определение площади листьев зерновых культур по материалам наблюдений сети агрометеостанций // Метеорология и гидрология. 1966. № 5. С. 50–51.

Самарина Н.Н. Методика и некоторые результаты исследований биометрической структуры сельскохозяйственных культур // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1969. № 1. С. 106–114.

Самцов А.С. Динамика роста листьев дуба черешчатого // Ботаника: Исследования. 1966. Вып. 8. С. 197–201.

Сидорук В.С. Визначення площі поверхні листків барвінку малого та копитняку європейського // Рослини ресурси України, їх використання та збагачення. Київ: Наук. думка, 1976. С. 101–104.

Смирнов В.В. Сезонный прирост главнейших древесных пород. М.: Наука, 1964. 166 с.

Соколова Н.К. О методике определения площади листа // Сборник научно-технической информации по возделыванию овощных культур. М.: Изд-во МСХ РСФСР, 1959. С. 40–42.

Солнцева О.Н. Вертикальная структура травяного покрова лесных биогеоценозов и связь ее с условиями среды // Комплексные исследования в лесах Подмоскovie. М., 1982. С. 54–60.

Тамм Ю.А. Морфометрия листьев мужских и женских деревьев осины // Лесоведение. 1979. № 3. С. 41–50.

Тамм Ю., Росс В. Закономерности роста листа осины // Изв. АН ЭССР. 1980. Т. 29, № 1. С. 61–72.

Тамм Ю.А., Ханнус Я.М. О морфометрии листа осины // Metsanduslikud uurimused. 1977. Т. 13. С. 242–266.

Тамм Ю.А., Ярвекюльз Л.Я. Результаты поисков триплоидной осины в Эстонской ССР // Лесоведение. 1975. № 6. С. 19–26.

Тооминг Х.Г. Связь геометрической структуры листвы с радиационным режимом, фотосинтезом и свойствами растительного покрова в географическом разрезе // Учен. зап. Тарт. гос. ун-та. 1968. Вып. 211. С. 30–68.

Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 343 с.

Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 263 с.

Тооминг Х.Г., Тамметс Т.Х. Связь удельной поверхностной плотности листьев некоторых видов растений с радиацией приспособления и режимом ФАР // Физиология растений. 1984. Т. 31, № 2. С. 258–264.

Трескин П.П. Структура годичных побегов // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 186–188.

Усманов А., Азимов А.Р. Как определить площадь листовой поверхности винограда // Сб. науч. тр. / Тадж. зональный НИИ садоводства и виноградарства. 1978. Т. 14. С. 119–123.

Уткин А.И. Лесная наука и исследования по международной биологической программе (МБП) // Раст. ресурсы. 1967. Т. 3, вып. 4. С. 490–504.

Уткин А.И. Основные направления в исследованиях по первичной продуктивности лесных фитоценозов за рубежом // Лесоведение. 1969. № 1. С. 63–83.

Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты // Итоги науки и техники. Лесоведение и лесоводство. М.: ВИНТИ. 1975. Т. 1. С. 9–189.

Уткин А.И., Бязров Л.Г., Дылис Н.В., Солнцева О.Н. Вертикально-фракционное распределение фитомассы и принципы выделения биогеогеографических горизонтов в лесных биогеоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 85–100.

Уткин А.И., Дылис Н.В., Солнцева О.Н. Первичная продуктивность и вертикальная биоценозическая структура 83-летнего березняка волосисто-осокового // Там же. 1980. Т. 85, вып. 3. С. 100–117.

Уткин А.И., Ермолова Л.С., Замолодчиков Д.Г. Конверсионные коэффициенты для определения площади листовой поверхности насаждений основных лесобразующих пород России // Лесоведение. 1997. № 3. С. 74–78.

Уткин А.И., Рождественский С.Г., Гульбе Я.И., Катина Н.Ф. Продукционная инвариантность древостоев // Там же. 1988. № 2. С. 12–23.

Уткина И.А. Восстановление листы дуба черешчатого после дефолиации крон листогрызущими насекомыми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Рефолиация дуба после повреждения насекомыми // Лесоведение. 1994. № 3. С. 23–31.

Уткина И.А., Рубцов В.В., Дуборов А.В. Определение площади поверхности листьев дуба по их линейным размерам // Там же. 1997. № 4. С. 49–55.

Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с.

Филонов В.Б. Регрессионный метод определения листовой поверхности яблони // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1976. № 3. С. 18–51.

Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений. Киев: Наук. думка, 1989. 151 с.

Фрей Д.М. Экоморфологический анализ хвои ели и полога ельника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1981. 17 с.

Фролов А.К. Влияние условий освещенности в лесостепной дубраве на ассимиляционный аппарат съити (*Aegopodium podagraria* L.) // Вестн. ЛГУ. Биология. 1977. Вып. 1, № 3. С. 60–65.

Фролов А.К., Куклаева Е.Г. Изменчивость строения фотосинтетического аппарата листьев в пределах годичного побега липы мелколистной. I. Удлиненные побеги // Там же. 1989. Вып. 1, № 3. С. 38–45.

Фулга И.Г. Изучение фотосинтетической поверхности растений. Кишинев: Карта молдовеняскэ, 1975. 179 с.

Хайлов К.М., Каменир Ю.Г. Фотоассимиляционная поверхность растений и ее соответствие дыхательной поверхности животных в размерных рядах // Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49, № 6. С. 844–853.

Цельникер Ю.Л. Определение листовой массы древостоев // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 4. С. 557–563.

Цельникер Ю.Л. Радиационный режим под пологом леса. М.: Наука. 1969. 100 с.

Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука. 1978. 215 с.

Цельникер Ю.Л. Структура кроны лиственницы // Лесоведение. 1997. № 3. С. 40–50.

Цельникер Ю.Л., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И. и др. Световой режим и структура фотосинтетического аппарата мелколиственных молодняков // Анализ продукционной структуры древостоев. М.: Наука. 1988. С. 132–142.

Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Влияние возраста листа и возраста дерева на структуру и функцию фотосинтетического аппарата // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л., 1983. С. 376–377.

Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 3. С. 325–330.

Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г. Структурная и функциональная характеристика хвои сосны и ели у побегов разной длины // Лесоведение. 1994. № 3. С. 325–330.

Чернышева Л.С. К методике определения листовой поверхности посевов риса // Тр. Дальневост. н.-и. гидрометеорол. ин-та. 1970. Вып. 33. С. 54–59.

Чирков Ю.И. Агрометеорологические показатели прироста кукурузы, установленные с учетом площади листовой поверхности // Тр. ЦИП. 1961. Вып. 107. С. 35–43.

Чуркина В.П. К методике определения площади листьев бука европейского // Вестн. МГУ. Биология, почвоведение. 1973. № 1. С. 106.

Шапошников Д.С. Фотопериодизм и географическое происхождение эвкалиптов // Сов. субтропики. 1935. № 7. С. 16–25.

Швебс А.В. К методике определения площади листовой поверхности томатов // Метеорология, климатология и гидрология. 1974. Вып. 10. С. 100–103.

Шевченко В.В. Расчет площади листьев яблони по суммарному приросту побегов // Сборник научных трудов Одесского сельскохозяйственного института. Одесса, 1975. С. 18–24.

Шмелко Ш. Биометрические отношения между боковой поверхностью ствола, таксационными величинами и приростом деревьев в насаждении // Zb. Ved. Pr. Lesn. Fak. Vys. Šk. Lesn. A drevarske Zvolene. 1980. Roč. 22. S. 161–181.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: Приспособление и среда: В 2 кн. Кн. 1. М.: Мир, 1982. 414 с.

Шульгин И.А., Выгодская Н.Н. Закономерности распределения пигментов в хвое ели // Сообщения секретариата *Picea*. Тарту, 1977. С. 23–29.

Щебланов В.Ю. Методы определения площади листовой пластинки и расчета поверхности листовой кроны древесных пород // Бюл. ВНИАЛМИ. 1977. Вып. 2(24). С. 58–60.

Щербина И.Г., Касьянов П.Ф., Бояр Е.В. Об определении площади листьев различных видов пшеницы // Биол. науки. 1985. № 5. С. 105–108.

Яцыно Л.П. Сравнение методов определения поверхности листьев древесных пород // Тр. Новочеркас. инж.-мелиор. ин-та. 1977. Т. 17, вып. 3. С. 20–24.

Abrams M.D., Kubiske M.E. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in Central Wisconsin: influence of light regime and shade-tolerance rank // Forest. Ecol. Manag. 1990. Vol. 31, N 4. P. 245–253.

Adedeji F.O. Leaf area dynamics and chlorophyll changes of weeds following forest clearing in subhumid tropical Nigeria // Acta oecol. 1985. Vol. 6(20), N 4. P. 359–402.

Albrektson A. Sapwood basal area and needle mass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in Central Sweden // Forestry. 1984. Vol. 57. P. 35–43.

Amman G.D., McGregor M.D., Schmitz R.F., Oakes R.D. Susceptibility of lodgepole pine to infestation by mountain pine beetles following partial cutting of stands // Canad. J. Forest. Res. 1988. Vol. 18, N 6. P. 688–695.

Anten N.P.R. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence // Ann. Bot. 2005. Vol. 95, N 3. P. 495–506.

Antos J. Underground morphology and habitat relationships of three pairs of forest herbs // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75, N 1. P. 106–113.

Araki M. Analysis of some characters in foliage in a young congested birch (*Betula platyphylla* Sukatchev. var. *japonica* (Miq.) stand: (A preliminary report) // J. Jap. Forest Soc. 1972a. Vol. 54, N 6. P. 192–198.

Araki M. The studies on the specific leaf area of forest trees. II. The effects of RLI, season and shading on the specific leaf area in young birch (*Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* (Miq.)) stand // Ibid. 1972b. Vol. 54, N 6. P. 184–191.

Araus J.L., Alegre L., Tapia L. et al. Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73, N 12. P. 1760–1770.

Ardhana I.P.G., Takeda H., Sakimoto M., Tsutsumi T. The vertical foliage distributions of six understory tree species in a *Chamaecyparis obtusa* Endl. forest // Trees. 1988. Vol. 2, N 3. P. 143–149.

Arkel H. van. Leaf area determination in sorghum and maize by the length-width method // Netherl. J. Agr. Sci. 1978. Vol. 26, N 2. P. 170–180.

Arp P.A., McGrath T.P. A parameter-based method for modeling biomass accumulations in forest stands: theory // Ecol. Modell. 1987. Vol. 36, N 1/2. P. 29–48.

Arp P.A., McGrath T.P., Beck J.A. A parameter-based method for modeling biomass accumulations in forest stands: an application // Ibid. 1987. Vol. 36, N 1/2. P. 49–64.

Asada T. Studies on productivity of standard-sized apple trees. II. Leaf area, fruit numbers per unit leaf area, and yield relationships on an orchard basis // Bull. Fac. Agr. Hirosaki Univ. 1988, N 50. P. 46–54.

Ashley D.A., Doss B.D., Bennett O.L. A method of determining leaf area in cotton // Agron. J. 1963. Vol. 55. P. 584–585.

Ashton P.M.S., Olander L.P., Berlyn G.P. et al. Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock // Canad. J. Bot. 1988. Vol. 76, N 9. P. 1180–1187.

Asner G.P. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance // Remote Sensing Environment. 1998. Vol. 64. P. 234–253.

Asner G.P., Scurlock J.M.O., Hicke J.A. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies // Global Ecol. and Biogeogr. 2003. Vol. 12. P. 191–205.

Atkinson C.J. Quantum flux density as a factor controlling the rate of growth, carbohydrate partitioning and wood structure of *Betula pubescens* seedlings // Ann. Bot. 1984. Vol. 54, N 3. P. 397–411.

Attiwill P.M. A method for estimating crown weight in eucalyptus, and some implications of relationships between crown weight and stem diameter // Ecology. 1966. Vol. 47, N 5. P. 795–804.

Aussenac G., Ducrey M. Étude climatologique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.) de l'Est de la France. I. Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire // Ann. Sci. Forest. 1977. Vol. 34, N 4. P. 265–284.

Ayres M.P., Suomela J., MacLean S.F., Jr. Growth performance of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) on mountain birch: trees, broods, and tree × brood interactions // Oecologia. 1987. Vol. 74, N 3. P. 450–457.

Bacon C.G., Zedaker S.M. Leaf area prediction equations for young southeastern hardwood stems // Forest Sci. 1986. Vol. 32, N 3. P. 818–821.

Bald J.G. Estimation of the leaf area of plants for pathological studies // Phytopathology. 1943. Vol. 33, N 10. P. 922–932.

Baldocchi D.D., Hutchison B.A., Matt D.R., McMillen R.T. Canopy radiative transfer models for spherical and known leaf inclination angle distributions: a test in an oak-hickory forest // J. Appl. Ecol. 1985. Vol. 22. P. 539–556.

Baldwin V.C., Jr., Peterson K.D., Burkhardt H.E. et al. Equations for estimating loblolly pine branch and surface area distributions // Canad. J. Forest. Res. 1997. Vol. 27, N 6. P. 918–927.

Balter J.L., Thomas S.C. Leaf optical responses to light and soil-nutrient availability in temperate deciduous trees // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92, N 2. P. 214–223.

Ball M.C., Cowan I.R., Farquhar G.D. Maintenance of leaf temperature and the optimization of carbon gain in relation to water loss in a tropic mangrove forest // Austral. J. Plant Physiol. 1988. Vol. 15, N 1/2. P. 263–276.

Bancalary M.A., Perry D.A., Marshall J.D. Leaf area – sapwood area relationships in adjacent young Douglas-fir stands with different early growth rates // Canad. J. Forest. Res. 1987. Vol. 17. P. 174–180.

- Bannister P.* Physiological ecology and plant nutrition // Methods in plant ecology / Ed. By S.B. Champan. Oxford etc.: Blackwell, 1976. 536 p.
- Barbarini N.R., Takaki M.* A simple method for measuring leaf area with PC microcomputer // Arq. biol. e technol. 1988. Vol. 31, N 3. P. 409-412.
- Barkmann J.J.* A new method to determinate some characters of vegetation structure // Vegetatio. 1988. Vol. 78, N 1/2. P. 81-90.
- Barnes D.K., Pearce R.B., Carlson G.E.* et al. Specific leaf weight differences in alfalfa associated with variety and plant age // Crop Sci. 1969. Vol. 9, N 4. P. 421-423.
- Barnes P.W., Beyschlag W., Ryel R.* et al. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. III. Influence of canopy structure in mixtures and monocultures of wheat and wild cat // Oecologia. 1990. Vol. 82, N 4. P. 560-566.
- Barret D.J., Ash J.E.* Growth and carbon partitioning in rainforest and eucalypt forest species of south Costal New South Wales, Australia // Austral. J. Bot. 1992. Vol. 40, N 1. P. 13-25.
- Barrit B.H., Rom C.R., Guelich K.R.* et al. Canopy position and light effects on spur, leaf, and fruit characteristics of «Delicious» appl. // Hort. Sci. 1987. Vol. 22, N 3. P. 402-405.
- Baruch Z.* Elevational differentiation in *Espletia schultzei* (Compositae) a giant rosette plant of the venezuelan paramos // Ecology. 1979. Vol. 60, N 1. P. 85-98.
- Baruch Z., Goldstein G.* Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of nature and invasive species in Hawaii // Oecologia. 1999. Vol. 121, N 2. P. 183-192.
- Bassow S.L., Bazzaz F.A.* Intra- and interspecific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest // Ibid. 1997. Vol. 109, N 4. P. 507-515.
- Batens W.D., Muncie J.H.* A new method for computing sugar beet leaf areas // Phytopathology. 1943. Vol. 33, N 11. P. 1071-1075.
- Bazzaz F.A., Bliss L.C.* Net primary production of herbs in a central Illinois deciduous forest // Bull. Torrey Bot. Club. 1971. Vol. 98, N 2. P. 90-94.
- Beadle C.L.* Growth analysis // Photosynthesis and production in a changing environment: A field and laboratory manual / Ed. by D.O. Hall. L.: Chapman and Hall, 1993. P. 36-46.
- Berling D.J., Fry J.C.* A comparison of the accuracy, variability and speed of five different methods for estimating leaf area // Ann. Bot. 1990. Vol. 65, N 5. P. 483-488.
- Beets P.N., Lane P.M.* Specific leaf area of *Pinus radiata* as influenced by stand age, leaf age, and thinning // N.Z. J. Forest. Sci. 1987. Vol. 17, N 2/3. P. 283-291.
- Beewers L., Cooper J.P.* Influence of temperature on growth and metabolism of ryegrass seedlings. I. Seedling growth and yield components // Crop. Sci. 1964. Vol. 4, N 2. P. 139-143.
- Benecke U.* Surface area of needles in *Pinus radiata* variation with respect to age and crown position // N.Z. J. Forest. Sci. 1979. Vol. 9, N 3. P. 267-271.

Benecke U., Evans G. Growth and water use in *Nothofagus truncata* (hord beech) in temperate hill country, Nelson, New Zealand // The temperate forest ecosystem: ITE Symp. N 20. Cumbria: Inst. Terrest. Ecol., 1987. P. 131–140.

Benecke U., Havranek W.M. Phenological growth characteristics of trees with increasing altitude, Craigieburn range, New Zealand // Mountain environments and subalpine tree growth. 1980. P. 155–174. (N.Z. Forest Serv. Forest Res. Inst. Techn. Pap.; N 70).

Benecke U., Schulze E.-D., Matyssek R., Havranek W.M. Environmental control of CO₂-assimilation and leaf conductance in *Larix decidua* Mill. I. A comparison of contrasting natural environments // Oecologia. 1981. Vol. 50, N 1. P. 54–61.

Bently S., Whittaker J.B. Effects of grazing by a chrysomelid beetle, *Gastrophysa viridula*, on competition between *Rumex tusifolius* and *Rumex crispus* // J. Ecol. 1979. Vol. 67, N 1. P. 79–90.

Berg A., Kjølsvik S., Wielgolaski F.E. Measurement of leaf areas and leaf angles of plants at Hardangervidola, Norway // Plant and microorganisms. B. etc.: Springer, 1975. P. 103–129. (Ecol. Stud.; Vol. 16, pt 1).

Bergelson J.M., Lawton J.H. Does foliage damage influence predation on the insect herbivores of birch? // Ecology. 1988. Vol. 69, N 2. P. 434–445.

Bernier P.Y., Raulier F., Stenberg P., Ung C.-H. Importance of needle age and shoot structure on canopy net photosynthesis of balsam fir (*Abies balsamea*): a spatially inexplicit modeling analysis // Tree Physiol. 2001. Vol. 21. P. 815–830.

Berninger F., Nikimaa E. Foliage area – sapwood area relationships of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees in different climates // Canad. J. Forest Res. 1994. Vol. 24, N 11. P. 2263–2268.

Bhan V.M., Pande H.K. Measurement of leaf area of rice // Agron. J. 1966. Vol. 58. P. 454.

Binkley D. Douglas-fir stem growth per unit leaf area increased by interplanted Sitka alder and red alder // Forest Sci. 1984. Vol. 30, N 1. P. 259–263.

Binkley D., Reid P. Long-term responses of stem growth and leaf area to thinning and fertilization in a Douglas-fir plantation // Canad. J. Forest. Res. 1984. Vol. 14, N 5. P. 656–660.

Bjorkman O. Responses to different quantum flux densities // Encyclopedia of plant physiology / Ed. O.Z. Lange et al. B., etc.: Springer, 1981. P. 57–107.

Bjorkman O., Holmgren P. Adaptability the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats // Physiol. Plant. 1963. Vol. 16, N 4. P. 889–914.

Blank L.W., Roberts T.M., Skeffington R.A. New perspectives on forest decline // Nature. 1988. Vol. 336, N 6194. P. 27–30.

Blaschke H., Brehmer U., Schwarz H. Wurzelschäden und Waldsterben: Zur Bestimmung morphometrischer Kenngrößen von Feinwurzelsystemen mit dem IBAS – erste Ergebnisse // Forstwiss. Cbl. 1986. Bd. 104, H. 3/4. S. 199–205.

Blue M.P., Jensen R.J. Positional and seasonal variation in oak (*Quercus*; Fagaceae) leaf morphology // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75, N 7. P. 939–947.

- Blümel K., Tonn W.* Vegetation indices and other vegetation parameters // Riv. Meteorol. Acron. 1987. Vol. 47, N 2. P. 135–150.
- Bond W.J., Midgley J.* Allometry and sexual differences in leaf size // Amer. Natur. 1988. Vol. 131, N 6. P. 901–910.
- Bongers F., Popma J.* Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to canopy gaps // Oecologia. 1990. Vol. 82. P. 122–127.
- Borchert R., Slade N.A.* Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 3. P. 394–401.
- Borghetti M., Vendramin G.G., Giannini R.* Specific leaf area and leaf area index distribution in a young Douglas-fir plantation // Canad. J. Forest. Res. 1986. Vol. 16, N 6. P. 1283–1288.
- Boring L.R., Swank W.T., Monk C.D.* Dynamics of early successional forest structure and processes in the Coweeta basin // Ecol. Stud. 1987. Vol. 66. P. 161–179.
- Bowes G., Ogren W.L., Hageman R.H.* Light saturation, photosynthesis rate, RuDP carboxylase activity, and specific leaf weight in soybeans grown under different light intensities // Crop. Sci. 1972. Vol. 12, N 1. P. 77–79.
- Box E.O.* Macroclimate and plant forms: An introduction to predicative modeling in phytogeography // Tasks for vegetation science. The Hague etc.: Junk, 1981. 258 p.
- Box E.O.* Productivity and plant types – some thoughts on a synthesis // Portug. acta biol. A. 1983. Vol. 17, N 1/4. P. 129–148.
- Boyce S.G.* The use of bole surface in the estimation of woodland production // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1975. Vol. 271, N 911. P. 139–148.
- Boynton D., Harris R.W.* Relationships between leaf dimension, leaf area and shoot length in the McIntosh Apple, Alberta Peach, and Italian Prune // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1950. Vol. 55. P. 16–20.
- Boysen-Jensen P.* Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena: Fischer, 1932. 108 S.
- Brand D.G.* Estimating the surface area of spruce and pine foliage from displaced volume and length // Canad. J. Forest. Res. 1987. Vol. 17, N 10. P. 1305–1308.
- Bray J.R.* Primary consumption in three forest canopies // Ecology. 1964. Vol. 45, N 1. P. 165–167.
- Bréda N.J.J.* Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies // J. Exp. Bot. 2003. Vol. 54, N 392. P. 2403–2417.
- Briggs G.E., Kidd F., West C.* A quantitative analysis of plant growth. P. I // Ann. Appl. Biol. 1920. Vol. 7, N 1. P. 103–123.
- Brix H.* An analysis of dry matter production of Douglas-fir seedling in relation to temperature and light intensity // Canad. J. Bot. 1967. Vol. 45, N 11. P. 2063–2072.
- Brix H.* Effects of thinning and nitrogen fertilization on branch and foliage production in Douglas-fir // Canad. J. Forest. Res. 1981. Vol. 11, N 3. P. 502–511.
- Brix H., Ebell L.F.* Effect of nitrogen fertilization on growth, leaf area and photosynthesis rate in Douglas-fir // Forest Sci. 1969. Vol. 15. P. 189–196.

Brix H., Mitchell A.K. Thinning and nitrogen fertilization effects on sapwood development and relationships of foliage quantity to sapwood area and basal area in Douglas-fir // *Canad. J. Forest. Res.* 1983. Vol. 13, N 3. P. 384-389.

Brougham R.W. Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants // *Austral. J. Agr. Res.* 1958. Vol. 9, N 32. P. 39-52.

Brown J.K. Ratios of surface area to volume for common fine fuels // *Forest Sci.* 1970. Vol. 16, N 1. P. 101-105.

Bryant J.H., Curopat P.J. Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1980. Vol. 11. P. 261-285.

Bryant J.H., Stuart F.S., III, Klein D.R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory // *Oikos.* 1983. Vol. 46, N 3. P. 311-316.

Bultman T.L., Faeth S.H. Leaf size selection by leaf-mining insects on *Quercus emoryi* (Fagaceae) // *Ibid.* 1986. Vol. 46, N 3. P. 311-316.

Burbacher H. Modelhafte Untersuchungen über Wirtschaftliche Auswirkungen der neuartigen Waldschäden auf den Bauernwald im Schwarzwald // *Mitt. Forstl. Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg.* 1988. H. 137. S. 1-217.

Burton A.J., Pregitzer K.S., Reed D.D. Leaf area and foliar biomass relationships in northern hardwood forests located along and 800 km acid deposition gradient // *Forest Sci.* 1991. Vol. 37, N 4. P. 1041-1059.

Buwalda J.G., Meekings J.S., Smith G.S. Seasonal changes in photosynthetic capacity of leaves of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) vines // *Physiol. Plant.* 1991. Vol. 83. P. 93-98.

Cable D.R. Estimating surface area of ponderosa pine foliage in Central Arizona // *Forest Sci.* 1958. Vol. 4. P. 45-49.

Caesar J.C., Macdonald A.D. Shoot development in *Betula papyrifera*. II. Comparison of vegetative and reproductive short-shoot growth // *Canad. J. Bot.* 1983. Vol. 61, N 12. P. 3066-3071.

Cain S.A., de Oliveira Castro G.M. Applications of some phytosociological techniques to the Brazilian rain forest // *Am. J. Bot.* 1956. Vol. 43. P. 911-941.

Callaway R.M., Mahall B.E. Cariatation in leaf structure and function in *Quercus douglassii* trees differing in root architecture and drought history // *Intern. J. Plant. Sci.* 1996. Vol. 157, N 1. P. 129-135.

Canham C.D. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps // *Ecology.* 1988. Vol. 69. P. 786-795.

Cannel M.G.R. World biomass and primary production data. L.: Acad. press, 1982. 390 p.

Cao K.-F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in contrasting light conditions in a Bornean heath forest // *Canad. J. Bot.* 2000. Vol. 78, N 10. P. 1245-1253.

Cao K.-F. Morphology and growth of deciduous and evergreen broad-leaved saplings under different light conditions in a Chinese beech forest with dense bamboo undergrowth // *Ecol. Res.* 2001. Vol. 16, N 3. P. 509-517.

- Carleton A.E., Foote W.H. A comparison of methods for estimating total leaf area of barley plants // *Crop Sci.* 1965. Vol. 5. P. 602–603.
- Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J. The litter fall, leaf production and effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak (*Quercus petraea*) woodland // *J. Ecol.* 1966. V. 54, N 1. P. 65–85.
- Carlson G.E., Barnes D.K., Hart R.H., Hanson C.H. Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa // *Crop Sci.* 1969. Vol. 9, N 4. P. 423–426.
- Carter G.A., Smith W.K. Influence of shoot structure on light interception and photosynthesis in conifers // *Plant Physiol.* 1985. Vol. 79, N 4. P. 1038–1043.
- Caruthers R.S. A scale for measuring areas of *Ribes* leaves // *Phytopathology.* 1929. Vol. 19. P. 399–405.
- Causton D.R. Biometrical, structural and physiological relationships among tree parts // *Attributes of trees as crop plants.* 1985. P. 137–159.
- Čermák J. Solar equivalent leaf area: an efficient biometrical parameter of individual leaves, trees and stands // *Tree Physiol.* 1989. Vol. 5. P. 269–289.
- Ceulemans R., Impens I., Steenackers V. Genetic variation in aspects of leaf growth of *Populus* clones, using the leaf plastochron index // *Canad. J. Forest. Res.* 1988. Vol. 18, N 8. P. 1069–1077.
- Chabot B.F. Environmental influences on photosynthesis and growth in *Fragaria vesca* // *New Phytol.* 1978. Vol. 80, N 1. P. 87–98.
- Chabot B.F., Chabot J.F. Effects of light and temperature on leaf anatomy and photosynthesis in *Fragaria vesca* // *Oecologia.* 1977. Vol. 26, N 4. P. 363–377.
- Chabot B.F., Hicks D.J. The ecology of leaf life spans // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1982. Vol. 13. P. 229–259.
- Chabot B.F., Jurik T.W., Chabot J.F. Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis // *Amer. J. Bot.* 1979. Vol. 66, N 8. P. 940–945.
- Chappelka A.H., III, Chevone B.J., Burk T.E. Growth response of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) seedlings to ozone, sulfur dioxide and simulated acidic precipitation, alone and in combination // *Environ. Exp. Bot.* 1985. Vol. 25, N 3. P. 233–244.
- Chatterton N.J., Silvius J.E. Photosynthate partitioning into starch in soybean leaves // *Plant Physiol.* 1979. Vol. 64, N 5. P. 749–753.
- Chaturvedi O.P., Singh I.S. Total biomass and biomass production of *Pinus roxburghii* trees growing in all-aged natural forests // *Canad. J. Forest. Res.* 1982. Vol. 12, N 3. P. 632–640.
- Chen H.Y.H., Klinka K., Kayahara G.J. Effects of light on growth, crown architecture, and specific leaf area for naturally established *Pinus contorta* var. *latifolia* and *Pseudotsuga menziensis* var. *glauca* saplings // *Ibid.* 1996. Vol. 26, N 7. P. 1149–1157.
- Chiba Y. Plant form analysis based on the pipe model. I. A statical model within the crown // *Ecol. Res.* 1990a. Vol. 5, N 2. P. 207–220.
- Chiba Y. A quantitative analysis of stem form and crown structure: the S-curve and its application // *Tree Physiol.* 1990b. Vol. 7, N 2. P. 162–182.
- Chiba Y., Fujimori T., Kiyono Y. Another interpretation of the profile dia-

gram and its availability with consideration of the growth processes of forest trees // J. Jap. Forest. Soc. 1988. Vol. 70, N 6. P. 245-254.

Clough J.M., Randall S.A., Teeri J.A. Photosynthetic adaptation of *Solanum dulcamara* L. to sun and shade environments. II. Physiological characterization of phenotypic response to environment // Plant. Physiol. 1979. Vol. 64, N 1. P. 25-30.

Codignola A., Fieschi M., Maffei M., Fusconi A. Leaf anatomy and photosynthetic characteristics of succulent alpine plants growing at high elevations // Nord. J. Bot. 1990. Vol. 10, N 1. P. 49-56.

Codignola A., Maffei M., Fusconi A., Fieschi M. Leaf anatomy of alpine plants as related to altitudinal stress // Ibid. 1987. Vol. 7. P. 673-685.

Comstock J., Ehleringer J. Effect of variations of life size on morphology and photosynthetic rate of twigs // Funct. Ecol. 1990. Vol. 4, N 2. P. 209-221.

Conroy J., Barlow E.V.P. Response of *Pinus radiata* seedlings to carbon dioxide enrichment at different levels of water and phosphorus: growth, morphology and anatomy // Ann. Bot. 1986. Vol. 57, N 2. P. 165-177.

Coombe D.B., Hadfield W. An analysis of the growth of *Musanga cecropioides* // J. Ecol. 1962. Vol. 50, N 1. P. 221-234.

Cooper A.W. A further application of length-width values to the determination of leaf-size classes // Ecology. 1960. Vol. 41, N 4. P. 810-811.

Cooper C.S. Response of bird foot trefoil and alfalfa to various levels of shade // Crop. Sci. 1966. Vol. 6, N 1. P. 63-66.

Corner E.J.H. The durian theory, or the origin of the modern tree // Ann. Bot. 1949. Vol. 13, N 52. P. 367-414.

Corre W.J. Growth and morphogenesis of sun and shade plants. I. The influence of light intensity // Acta bot. neerl. 1983. Vol. 32, N 1/2. P. 49-62.

Coyne R.J., Van Cleve K. Fertilizer induced morphological and chemical responses of a quaking aspen stand in interior Alaska // Forest Sci. 1977. Vol. 23, N 1. P. 92-102.

Criensven J.J.M. van, Kros J., Breemen N. van et al. Simulated response of an acid forest soil to acid deposition and mitigation measures // Netherl. J. Agr. Sci. 1989. Vol. 37, N 4. P. 279-299.

Criswell J.G., Shibles R.M. Physiological basis for genotypic variation in net photosynthesis of oat leaves // Crop Sci. 1971. Vol. 11, N 4. P. 550-553.

Cross J.R. Biological flora of the British Isles: *Rhododendron ponticum* L. // J. Ecol. 1975. Vol. 63, N 1. P. 345-364.

Cummings W.H. A method for sampling the foliage of a silver maple tree // J. Forest. 1941. Vol. 39, N 4. P. 382-384.

Cunningham G.L., Strain B.R. Ecological significance of leaf variability in a desert shrub // Ecology. 1969. Vol. 50, N 3. P. 400-408.

Dalton C.T., Messina M.G. Water relations and growth of loblolly pine seedling planted under a shelter wood in a clear-cut // Tree Physiol. 1995. Vol. 15, N 1. P. 19-26.

Danell K., Huss-Danell K. Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moss browsing // Oikos. 1985. Vol. 44, N 1. P. 75-81.

Darrow G.M. Experimental studies on the growth and development of strawberry plants // J. Agr. Res. 1930. Vol. 41, N 4. P. 307-325.

Davies C.E., Benecke U. Fluidized bed coating of conifer needles with glass beads for determination of leaf surface area // Forest. Sci. 1980. Vol. 26, N 1. P. 29–32.

Davis J.M., Taylor S.E. Leaf physiognomy and climate: a multivariate analysis // Quatern. Res. 1980. Vol. 14, N 3. P. 337–348.

De Lucia E.H., Schlesinger W.H. Photosynthetic rates and nutrient-use efficiency among evergreen and deciduous shrubs in Okefenokee swamp // Intern. J. Plant Sci. 1995. Vol. 156, N 1. P. 19–28.

De Slover J., Lebrun J., Marynen T. Quelques paramètres foliaires liés au bilan d'eau des strates ligneuses de types de forêts Belges // Acad. Roy. Belg. Bull. Cl. Sci. Ser. 5. 1964. Vol. 51. P. 640–671.

Dean T.I., Long J.N. Variation in sapwood area – leaf area relations within two stands of lodgepole pine // Forest Sci. 1986. Vol. 32. P. 749–758.

Dean T.I., Long J.N., Smith F.W. Bias in leaf area – sapwood area ratios and its impact on growth analysis in *Pinus contorta* // Trees. 1988. Vol. 2, N 2. P. 104–109.

Decei I. Etude de la phytomasse du feuillage dans les peuplements de *Fagus sylvatica* L. // Colloques INRA. 1983. N 19. P. 301–309.

Decourt N. Production primaire, production utile: méthodes d'évaluation, indices de productivité // Ann. Sci. Forest. 1973. Vol. 30, N 3. P. 219–238.

Del Rio E., Berg A. Specific leaf area of Douglas-fir reproduction as affected by light and needle age // Forest Sci. 1979. Vol. 25, N 1. P. 183–186.

Delaney R.H., Dobrenz A.K. Morphological and anatomical features of alfalfa leaves as related to CO₂ exchange // Crop Sci. 1974. Vol. 14, N 3. P. 444–447.

Dickman D.J., Steinbeck K., Skinner T. Leaf area and biomass in mixed and pure populations of sycamore and black locust in the Georgia Piedmont // Forest Sci. 1985. Vol. 31, N 2. P. 509–517.

Diebolt K.S., Mudge K.W. Use of a video-imaging system for estimating leaf surface area of *Pinus sylvestris* seedlings // Canad. J. Forest. Res. 1988. Vol. 18, N 3. P. 377–380.

Dierschke H. Saumgesellschaften im Vegetations- und Waldrändern. // Scr. geobot. 1974. N 6. 246 s.

Dijkstra P., Lambers H. Photosynthesis and respiration of two inbred lines of *Plantago major* L. differing in relative growth rate // Biological control of photosynthesis / Ed. R. Marcelle et al. The Hague: Nijhoff, 1986. P. 251–255.

Dissescu R., Florescu I.J. Contributii în problema mărimii aparatului foliar la molid // Rev. Pădurilor. 1969. Vol. 84, N 12. P. 611–615.

Doley D. Effects of shade on growth in seedlings of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. // Austral. J. Plant Physiol. 1978. Vol. 5, N 6. P. 723–728.

Dolph G.E. The effect of different calculational techniques on the estimation of leaf area and the construction of leaf size distributions // Bull. Torrey Bot. Club. 1977. Vol. 104, N 3. P. 264–269.

Dolph G.E., Dilcher D.L. Variation in leaf size with respect to climate in the tropics on the Western Hemisphere // Ibid. 1980. Vol. 107, N 2. P. 154–162.

Dornhoff G.M., Shibles R.M. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves // Crop Sci. 1970. Vol. 10, N 1. P. 42–45.

Draskovits R.M. Light and pigments investigations on species in a Hungarian beechwood // *Acta bot. Acad. sci. hung.* 1979. Vol. 25, N 3/4. P. 309–324.

Draxler G., Ruppert W. Anatomische Studien an geschädigten Fichtennadeln aus dem Höhenprofil «Zillertal» // *Phyton.* 1989. Bd. 29, fasc. 3: Special issue «Zillertal». S. 133–145.

Drew A.P., Ferrel W.K. Morphological acclimation to light intensity in Douglas-fir seedlings // *Canad. J. Bot.* 1977. Vol. 55, N 15. P. 2033–2042.

Drew A.P., Running S.W. Comparison of two techniques for measuring surface area of conifer needles // *Forest Sci.* 1975. Vol. 21, N 3. P. 231–232.

Ebermayer E. Untersuchungen über die Zahl und Grösse der Blätter in Eichen- und Buchenbeständen // *Forstwiss. Cbl.* 1882. Bd. 4, H. 3. S. 160–170.

Eckesten H. Light penetration and photosynthesis in a willow stand // *Ecology and management of forest biomass production systems / Dep. Ecol. and Environ. Res. Stockholm*, 1984. P. 29–45. (Swed. Univ. Agr. Sci. Rep.; N 15).

Eckmüller O., Sterba H. Crown condition, needle mass, and sapwood area relationships of Norway spruce (*Picea abies*) // *Canad. J. Forest. Res.* 2000. Vol. 3, N 10. P. 1646–1654.

Edmeades G.O., Daynard T.B. The development of plant- to plant variability in maize at different planting densities // *Canad. J. Plant. Sci.* 1979. Vol. 59, N 3. P. 561–576.

Edwards P.J. Studies of mineral cycling in montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter // *J. Ecol.* 1977. Vol. 65, N 3. P. 971–992.

Edwards P.J., Grubb P.J. Studies of mineral cycling in montane rain forest in New Guinea. I. The distribution of organic matter in the vegetation and soil // *Ibid.* 1977. Vol. 65, N 3. P. 943–969.

Eggers J.L. Use of the third youngest leaf to estimate leaf area in Kentucky bluegrass // *Agron. J.* 1980. Vol. 72, N 6. P. 1061–1063.

Ehleringer J.R. Changes in leaf characteristics of species along elevational gradients in the Wasatch Front, Utah // *Amer. J. Bot.* 1988. Vol. 75, N 5. P. 680–689.

Ehleringer J.R., Björkman O. A comparison of photosynthetic characteristics of *Encelia* species possessing glabrous and pubescent leaves // *Plant Physiol.* 1978. Vol. 62, N 2. P. 185–190.

Ekwebelam S.A., Reid C.P.P. Effect of light, nitrogen fertilization, and mycorrhizal fungi on growth and photosynthesis of lodgepole pine seedlings // *Canad. J. Forest. Res.* 1983. Vol. 13, N 6. P. 1099–1106.

El Sawah M.N. Gyors módszer a paradicsom levélfelületének meghatározására // *Zöldségtermesztési Kut. Int. Bull. Kecskemet.* 1980. Vol. 14. P. 31–40.

Eliáš P. Some ecophysiological features in leaves of plants in an oak-hornbeam forest // *Folia geobot. phytotaxon.* 1979. Vol. 14, N 1. P. 29–42.

Eliáš P. Gradients of several leaf characteristics on stems to two forest herbs // *Biol. Plant.* 1980. Vol. 22. P. 42–49.

Eliáš P. Adaptation of understory species to exist in temperate deciduous forests // *Tasks for vegetation science. The Hague*, 1984. Vol. 13. P. 157–165.

- Eliáš P. Stomata in forest communities: density, size and conductance // Acta Univ. Carol. Biol. 1988. Vol. 31, N 1/2. P. 27–41.
- Eliáš P. Effects of the canopy position on shoots and leaves in various trees of an oak-hornbeam forest // Biologia (Bratislava). 1990. Vol. 45, N 1. P. 31–42.
- Eliáš P. Vertical structure, biomass allocation, and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual (*Impatiens parviflora* D.C.) on a clearing in SW Slovakia // Ekologia (ČSFR). 1992. Vol. 11, N 3. P. 299–313.
- Eliáš P., Masarovičová E. Chlorophyll content in leaves of plants in oak-hornbeam forest // Photosynthetica. 1980. Vol. 14, N 4. P. 604–610.
- Eliáš P., Masarovičová E. Vertical distribution of leaf-blade chlorophylls in a deciduous hardwood forest // Ibid. 1985. Vol. 19, N 1. P. 43–48.
- Ellis A.R., Hubbell S.P., Porvin C. In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis // Canad. J. Bot. 2000. Vol. 78, N 10. P. 1336–1347.
- Ellsworth D.S., Reich P.B. Leaf mass per area nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments // Funct. Ecol. 1992. Vol. 6, N 4. P. 423–435.
- Elowson S., Rytter L. Dynamics of leaf minerals, leaf area, and biomass from hardwoods intensively grown on a peat bog // Trees. 1988. Vol. 2, N 2. P. 84–91.
- Emmingham W.H., Waring R.H. An index of photosynthesis for comparing forest sites in Western Oregon // Canad. J. Forest. Res. 1977. Vol. 7, N 1. P. 165–174.
- Eschenbach Ch., Kappen L. Leaf area index determination in an alder forest: a comparison of three methods // J. Exp. Bot. 1996. Vol. 47, N 302. P. 1457–1462.
- Evans G.C., Hughes A.P. Plant, growth, and aerial environment. I. Effect of artificial shading on *Impatiens parviflora* // New Phytol. 1961. Vol. 60, N 1. P. 150–180.
- Ewel J., Benedict F., Berish C. et al. Leaf area, light transmission, roots and leaf damage in nine tropical plant communities // Agro-Ecosystems. 1982. Vol. 7, N 4. P. 305–326.
- Ewers F.W., Zimmerman M.H. The hydraulic architecture of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62, N 5. P. 940–946.
- Evert F. Modelling plant responses to elevated CO₂: how important is leaf area index? // Ann. Bot. 2004. Vol. 93, N 6. P. 619–627.
- Fails B.S., Lewis A.J., Barden J.A. Anatomy and morphology of sun- and shade-grown *Ficus benjamina* // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1982. Vol. 107, N 5. P. 754–757.
- Farrar J.F., Relton J., Rutter A.J. Sulphur dioxide and the growth of *Pinus sylvestris* // J. Appl. Ecol. 1977. Vol. 14, N 3. P. 861–875.
- Fekete G., Szujko-Lacza J. Leaf anatomical and photosynthetic reactions of *Quercus pubescens* Willd. to environmental factors in various ecosystems. I. Leaf anatomical reactions // Acta bot. hung. 1973. Vol. 18, N 1/2. P. 59–89.

Ferraris R., Wood J.T. Estimation of leaf area and plant leaf area in vegetative *Pennicetum purpureum* // Trop. Agr. 1980. Vol. 57, N 1. P. 69-73.

Fetcher N., Strain B.R., Oberbauer S.F. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees // Oecologia. 1983. Vol. 58, N 3. P. 314-319.

Field C., Mooney H.A. Leaf area and seasonal effects on light, water and nitrogen use efficiency in a California shrub // Ibid. 1983. Vol. 56. P. 348-355.

Field C., Mooney H.A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants // On the economy of plant form and function / Ed. T. Givnish. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1986. P. 25-52.

Fisher J.B. Tree architecture: relationships between structure and function // Contemporary problems in plant anatomy. Orlando etc.: Acad. press, 1984. P. 541-589.

Fisher J.B., Hibbs D.E. Plasticity of tree architecture: specific and ecological variations found in Aubreville's model // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, N 5. P. 690-702.

Fisher J.B., Honda H. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. I. Theoretical trees // Ibid. 1979a. Vol. 66, N 6. P. 633-644.

Fisher J.B., Honda H. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. 2. Survey of real trees // Ibid. 1979b. Vol. 66, N 6. P. 645-655.

Flower-Ellis J.G.K. Growth in populations of *Andromeda polifolia* L. on a subarctic mire // Plants and microorganisms. B. etc.: Springer, 1975. P. 129-134. (Ecol. Stud.; Vol. 16, pt 1).

Flower-Ellis J.G.K. Diurnal dry weight variation and dry matter allocation of some tundra plants. 1. *Andromeda polifolia* L. // Ecol. Bull. 1980a. Vol. 30, N 2. P. 139-162.

Flower-Ellis J.G.K. Diurnal dry weight variation and dry matter allocation of some tundra plants. 2. *Rubus chamaemorus* L. // Ibid. 1980b. Vol. 30, N 2. P. 163-179.

Flower-Ellis J.G.K. Dry matter allocation in Norway spruce branches: a demographic approach // Stud. Forest. Suec. 1993. N 191. P. 51-80.

Ford E.D. High productivity in a polestage Sitka spruce stand and its relation to canopy structure // Forestry. 1982. Vol. 55, N 1. P. 1-17.

Ford E.D., Newbold P.J. The leaf canopy of a coppiced deciduous woodland. I. Development and structure // J. Ecol. 1971. Vol. 59, N 3. P. 843-862.

Francis C.A., Rutger J.N., Palmer A.F.E. A rapid method for plant leaf area estimation in maize (*Lea mays* L.) // Crop Sci. 1969. Vol. 9, N 5. P. 537-539.

Friend D.J., Nelson V.A., Fisher J.E. Leaf temperature, light intensity and day length // Canad. J. Bot. 1962. Vol. 40, N 10. P. 1299-1311.

Frost N. An approximate formula for the daily photoproduction of forest tree canopies // Ecol. Modell. 1990. Vol. 49, N 3/4. P. 297-309.

Fry D.J., Phyllips D.J. Photosynthesis in conifers in relation to annual growth cycles and dry matter production. II. Seasonal photosynthetic capacity and mesophyll ultrastructure in *Abies grandis*, *Picea sitchensis*, *Tsuga hetero-*

phylla and *Larix leptolepis* growing in S.W. England // *Physiol. Plant.* 1977. Vol. 40, N 4. P. 300–306.

Galley F., Odum H.T., Wilson R.F. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May // *Ecology.* 1962. Vol. 1, N 1. P. 9–19.

Gardner E., Roy J. Modular and demographic analysis of plant leaf area in sward and woodland populations of *Dactylis glomerata* and *Bromus erectus* // *J. Ecol.* 1988. Vol. 76, N 3. P. 729–743.

Garg D., Mandahar C.L. Note on the measurement of leaf area of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants from linear parameters // *Ind. J. Agr. Sci.* 1972. Vol. 42, N 10. P. 958–959.

Garg R.K., Ranawat M.P.S., Vyas L.N. Studies on the production relations of deciduous forests of semi-arid zone of Rajasthan (India). Plant biomass and net production of *Butea monosperma* (Lamk.) Taub. // *Forstwiss. Cbl.* 1972. Bd. 91, H. 6. S. 357–364.

Gärtner E.J. Forest decline in the Federal Republic of Germany – appearance, extent, potential causes // *Geo Journal.* 1988. Vol. 17, N 2. P. 165–171.

Gaudillere J.-P., Mousseau M. Short term effect of CO₂ enrichment on leaf development and gas exchange of young poplars (*Populus euramericana* cv. I 214) // *Acta oecol.* 1989. Vol. 10, N 1. P. 95–105.

Gellini R., Grossoni P., Bussotti F. Danni di nuovo tipo in *Fagus sylvatica* L. Osservazioni al SEM delle superfici fogliari // *G. bot. ital.* 1987. Vol. 121, N 5/6. P. 337–351.

Geyger E. Methodische Untersuchungen zur Erfassung der assimilierenden Gesamtoberfläche von Wiesen // *Ber. Geobot. Inst. ETH.* 1964, N 35. S. 41–112.

Gholz H.L. Assessing stress in *Rhododendron macrophyllum* through an analysis of leaf physical and chemical characteristics // *Canad. J. Bot.* 1978. Vol. 56, N 5. P. 546–556.

Gholz H.L. Environmental limits on above ground net primary production, leaf area, and biomass in vegetation zones of the Pacific Northwest // *Ecology.* 1982. Vol. 63, N 2. P. 469–481.

Gholz H.L., Fisher R.F. Organic matter production and distribution in slash pine (*Pinus elliottii*) plantations // *Ibid.* 1982. Vol. 63, N 6. P. 1837–1839.

Gholz H.L., Fitz F.K., Waring R.H. Leaf area differences associated with old-growth forest communities in the western Oregon Cascades // *Canad. J. Forest. Res.* 1976. Vol. 6, N 1. P. 49–57.

Gholz H.L., Grier C.C., Campbell A.G., Brown A.T. Equations for estimating biomass and leaf area of plants in the Pacific Northwest. 1979. 41 p. (Oreg. State Univ. Forest. Res. Lab. Res. Pap.).

Gilmore D.W., Seymour R.S., Halteman W.A., Greenwood M.S. Canopy dynamics and the morphological development of *Abies balsamea* effects of foliage age on specific leaf area and secondary vascular development // *Tree Physiol.* 1995. Vol. 15, N 1. P. 47–55.

Givnish T.J. Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment // *Acta biotheor.* 1978. Vol. 27, N 6. P. 83–142.

Givnish T.J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests // *Physiological ecology of plants of the wet tropics* / Ed E. Medina et al. The Hague: Junk, 1984. P. 51–84. (Tasks for Veget. Sci.; Vol. 12).

Givnish T.J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints // *New Phytol.* 1987. Vol. 106, supplement. P. 131–160.

Glatzel G., Kzda M., Lindebner L. Die Belastung von Buchewaldökosystemen durch Schadstoffdeposition in nahbereich städtischer Ballungsgebiete: Untersuchungen im Wienerwald // *Düsseldorf. Geobot. Kolloq.* 1986, N 3. S. 15–32.

Goel N.S. Models of vegetation canopy reflectance and their use in estimation of biophysical parameters from reflectance data // *Remote Sensing Rev.* 1988. Vol. 4, N 1. P. 1–212.

Goulet F., Bellefleur P. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession // *Canad. J. Forest. Res.* 1986. Vol. 16, N 6. P. 1192–1195.

Gower S.T., Kucharik C.J., Norman J.M. Direct and indirect estimation of leaf area index, PhAR and net primary production of terrestrial ecosystems // *Remote Sensing Environment.* 1999. Vol. 70. P. 29–51.

Gower S.T., Richards J.H. Larches: deciduous conifers in an evergreen world // *Bio Science.* 1990. Vol. 40, N 11. P. 818–826.

Grase J., Russel G. The effect of continuous drought or wind on anatomy and water relations in *Festuca arundinacea* Schreb. // *J. Esp. Bot.* 1977. Vol. 25, N 103. P. 268–278.

Graf-Marin A. Studies of powdery mildew of cereals // *Cornell Univ. Agr. Exp. Station. Mem.* 1934. N 157. P. 1–48.

Gratani L. Canopy structure, vertical radiation in a *Quercus ilex* evergreen forest // *Photosynthetica.* 1997. Vol. 33, N 33. P. 139–149.

Gratani L., Fiorentino E. Variations in leaf characteristics of *Quercus ilex* L. over a microclimatic gradient // *Ibid.* 1988. Vol. 22, N 2. P. 228–231.

Gratani L., Fiorentino E., Camiz S., Fida C. Chlorophyll content, leaf parameters and climate: their correlation in beech leaves // *Ann. Bot. Fenn.* 1987. Vol. 24, N 4. P. 325–332.

Grier C.C., Running S.W. Leaf area of mature northwestern coniferous forests: relation to water balance. *Ecology.* 1977. Vol. 58. P. 893–899.

Grier C.C., Waring R.H. Conifer foliage biomass related to sapwood area // *Forest Sci.* 1974. Vol. 20, N 3. P. 205–206.

Groen J. Photosynthesis of *Calendula officinalis* L. and *Impatiens parviflora* Dc. as influenced by light intensity during growth and age of leaves and plants // *Med. Landbouwhoges.* 1973. Bd. 73, N 8.

Grosenbaugh L.R. Tree form: definition, interpolation, extrapolation // *Forest Chron.* 1966. Vol. 42, N 4. P. 444–457.

Gurumurti K., Srivastava V.K. Estimation of needle area in pines // *Ind. J. Forest.* 1982. Vol. 5, N 1. P. 52–54.

Gutschick V.P., Wiegel F.W. Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass // *Amer. Natur.* 1988. Vol. 132, N 1. P. 67–86.

Hadley J.L., Smith W.K. Influence of krummholz mat microclimate on needle physiology and survival // *Oecologia.* 1987. Vol. 73, N 1. P. 82–90.

Hagen R.H., Chabot J.F. Leaf anatomy of maples (*Acer*) and host use by *Lepidoptera* larvae // *Oikos.* 1986. Vol. 47, N 3. P. 335–345.

Hager H., Sterba H. Specific leaf area and needle weight of Norway spruce (*Picea abies*) in stands of different densities // *Canad. J. Forest. Res.* 1985. Vol. 15, N 2. P. 389–392.

Haines B.L., Jernstedt J.A., Neufeld H.S. Direct foliar effects of simulated acid rain. II. Leaf surface characteristics // *New Phytol.* 1985. Vol. 99, N 3. P. 407–416.

Halbdin S. Leaf and bark area distribution in a pine forest // *Forest-atmosphere interaction: Proc. Forest-environ.-meas. conf. Oak Ridge (Tenn.): Reidel*, 1985. P. 39–58.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson, P.B. *Tropical trees and forests: An architectural analysis.* B.: Springer, 1978. 441 p.

Hanba Y.T., Nima N., Umeki K. Relationship between leaf characteristics, tree sizes und species distributions along a slope in a warm temperature forest // *Ecol. Res.* 2000. Vol. 15, N 4. P. 393–403.

Harms W.R. Estimating leaf-area growth in pine // *Ecology.* 1971. Vol. 52, N 5. P. 931–934.

Harrington T., Tappeiner J.C., II, Walstad J.D. Predicting leaf area and biomass of 1- to 6-year-old tanoak (*Lithocarpus densiflorus*) and Pacific madrone (*Arbutus menziesii*) sprout clumps in Southwestern Oregon // *Canad. J. Forest. Res.* 1984. Vol. 14, N 2. P. 209–213.

Hartl H. Das Blattflächen Wachstum einiger heimischer Gehölzarten im Laufe von drei Vegetationsperioden // *Carinthia II.* 1980. Bd. 90. S. 301–319.

Hattori K., Ishida T.A., Miki K. et al. Difference in response to simulated herbivory between *Quercus dentata* // *Ecol. Res.* 2003. Vol. 18, N 5. P. 611–618.

Hedman C.W., Binkley D. Canopy profiles of some Piedmont hardwood forests // *Canad. J. Forest. Res.* 1988. Vol. 18, N 8. P. 1090–1093.

Heichel G.H., Musgrawe R.B. Varietal differences in net photosynthesis of *Zea mays* L. // *Crop Sci.* 1969. Vol. 9, N 4. P. 483–486.

Heinicke D.R. Note on estimation of leaf area and leaf distribution in fruit trees // *Canad. J. Plant Sci.* 1963. Vol. 43, N 3. P. 597–598.

Helbing C., Kausch W. Ein Beitrag zur Bestimmung der Oberfläche von Nadelblättern // *Angew. Bot.* 1974. Bd. 48, H. 3/4. S. 155–160.

Helgerson O.T., Gromack K., Stafford S. et al. Equations for estimating aboveground components of young Douglas-fir and red alder in a costal Oregon plantation // *Canad. J. Forest. Res.* 1988. Vol. 18, N 8. P. 1082–1085.

Heller H. Estimation of photosynthetically active leaf area in forests // *Integrated experimental ecology. B. etc.: Springer*, 1971. P. 29–31. (*Ecol. Stud.*; Vol. 2).

Herwitz S.R., Peterson D.L., Eastman J.R. Thematic mapper detection of changes in the leaf area of closed canopy pine plantations in Central Massachusetts // *Remote Sensing. Environment.* 1990. Vol. 29, N 2. P. 129–140.

Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover // *Ann. Bot.* 2005. Vol. 95, N 3. P. 521–533.

Hiroki S., Ichino K. Comparison of growth habits under various light conditions between two climax species, *Castanopsis sieboldii* and *Castanopsis*

despidata, with special reference to their shade tolerance // *Ecol. Res.* 1998. Vol. 13, N 1. P. 65–72.

Hobbs R.J., Mooney H.A. Leaf and shoot demography in *Baccharis* shrubs of different ages // *Amer. J. Bot.* 1987. Vol. 74, N 7. P. 1111–1115.

Hocker H.M., Jr. Effects of thinning on biomass growth in young *Populus tremuloides* plots // *Canad. J. Forest. Res.* 1982. Vol. 12, N 4. P. 731–737.

Hochbicher E. Blattparameter in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) des Wienerwaldes // *Cbl. Gesamtwesen.* 1977. Bd. 114, H. 2/3. S. 65–72.

Hoffman G.J. Estimating leaf area from length measurements for hybrid granex onion // *Agr. J.* 1971. Vol. 63. P. 948–949.

Holand D.A. The estimation of total leaf area on a tree // *Annu. Rep. East Malling Res. Station. Kent.* 1967/1968. P. 101–104.

Holloway P.J. The chemical and physical characteristics of leaf surface // *Ecology of leaf surface microorganisms.* L.; N.Y.: Acad. press, 1971. P. 39–53.

Honda H., Fisher J. Ratio of tree branch length: the equitable distribution of leaf clusters on branch // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1979. Vol. 76. P. 3875–3879.

Horn H.S. The adaptive geometry of trees. Princeton (N.J.): Univ. press, 1971. 144 p.

Hozumi K., Kirita H., Nishioka M. Estimation of canopy photosynthesis and its seasonal changes in a warm-temperate evergreen forest at Minamata (Japan) // *Photosynthetica.* 1972. Vol. 6. P. 158–168.

Huber B. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen // *Jb. Wiss. Bot.* 1928. Bd. 67, H. 5. S. 877–959.

Hughes A.P. A comparison of the effects of light intensity and duration on *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne in controlled environments // *Ann. Bot.* 1973. Vol. 37, N 150. P. 267–274.

Hughes A.P., Cockshull K.E. The effect of light intensity and carbon dioxide concentration on the growth of *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golde Anne // *Ibid.* 1971. Vol. 35. P. 899–914.

Hughes A.P., Evans G.C. Plant growth and the areal environment. II. Effects of light intensity on *Impatiens parviflora* // *New Phytol.* 1962. Vol. 61, N 1/3. P. 154–174.

Hughes B.R., Proctor T.A. Estimation of leaflet, leaf and total leaf area of *Panax quinquefolius* L. using linear measurements // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1981. Vol. 106. P. 167–170.

Hughes M.K. Tree biocontent, net production and litter fall in deciduous woodland // *Oikos.* 1971. Vol. 22, N 1. P. 62–73.

Humphries E.C., French S.A.W. The accuracy of the rating method for determining leaf area // *Ann. Appl. Biol.* 1963. Vol. 52, N 2. P. 193–198.

Humphries E.C., French S.A.W. Determination of leaf area by rating in comparison with geometric shapes // *Ibid.* 1964. Vol. 54, N 2. P. 281–284.

Hunt E.R., Jr., Weber J.A., Gates D.M. Differences between tree species in hydraulic press calibration of leaf water potential are correlated with specific leaf area // *Plant, Cell and Environment.* 1984. Vol. 7, N 8. P. 597–600.

Hunt W.T., Hope-Simpson I.F. Growth of *Pyrola rotundifolia* ssp. *maritima* in relation to shade // *New Phytol.* 1990. Vol. 114, N 1. P. 129–137.

- Hunt W.T., Halligan G. Growth and development of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) grown at constant temperature. I. Influence of light and temperature on growth and net assimilation // Austral. J. Plant Physiol. 1981. Vol. 8, N 1. P. 181-190.
- Hutchings M.J., Budd Ch.S.J. Plant self-thinning and leaf area dynamics in experimental and natural monocultures // Oikos. 1981. Vol. 36, N 3. P. 319-325.
- Hutchinson B.A., Matt D.R., McMillen R.T. et al. The architecture of a deciduous forest canopy in Eastern Tennessee, USA // J. Ecol. 1986. Vol. 74, N 3. P. 635-646.
- Huxley P.A. The effects of artificial shading on some growth characteristics of Arabica and Robusta coffee seedlings. I. The effect of shading on dry weight, leaf area and derived growth data // J. Appl. Ecol. 1967. Vol. 4, N 2. P. 291-308.
- Huzulák J., Eliáš P. Within-crown pattern of ecophysiological features in leaves of *Acer campestre* and *Carpinus betulus* // Folia Geobot. Phytotaxon. 1975. Vol. 10. P. 337-350.
- Ighanugo A.B.I. Characteristics of leaf structure and photosynthetic apparatus within the crown of systematically shaded *Quercus petraea* and *Nothofagus procera* seedlings // Biol. Plant. 1992. Vol. 34, N 5/6. P. 401-407.
- Isebrands J.G., Nelson N.D. Crown architecture of short-rotation intensively cultured *Populus*. II. Branch morphology and distribution of leaves within the crown of *P. tristis* as related to biomass production // Canad. J. Forest Res. 1982. Vol. 12. P. 853-864.
- Ito S., Suzuki T., Yahata H., Okano T. Ecological studies on the costal *Pasania edulis* forests in Northern Kyushu // Sci. Bull. Fac. Agr. Kiushi Univ. 1988. Vol. 42, N 3/4. P. 163-188.
- Jackson L.W.R. Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species // Ecology. 1967. Vol. 48, N 3. P. 498-499.
- Jain T.S., Misra D.K. Leaf area estimation by linear measurements in *Ricinus communis* // Nature. 1966. Vol. 212, N 5063. P. 741-742.
- Jakucs P., Viragh K. Changes in the area and weight of light- and shade-adapted leaves and shoots of *Quercus petraea* and *Quercus cerris* in a Hungarian oak forest ecosystem // Acta bot. 1975. Vol. 21, N 1/2. P. 25-36.
- Jayasekera R., Schlosser G.H. Seasonal changes in potential net photosynthesis of sun and shade leaves of *Fagus sylvatica* L. // J. Plant Physiol. 1988. Vol. 133, N 2. P. 216-221.
- Johansson Ch. Pine forest: a negligible sink for atmospheric NO_x in rural Sweden // Tellus B. 1987. Vol. 39, N 5. P. 426-438.
- Johansson N. Einige Versuche über die Einwirkung verschiedener Belichtung auf die vegetative Entwicklung von *Raphanus sativus* L. // Flora (Allg. Bot. Ztg.). 1927. Bd. 121. S. 222-235.
- Johnson J.D. A rapid technique for estimating total surface area of pine needles // Forest Sci. 1984. Vol. 30, N 4. P. 913-921.
- Johnson J.D., Zedaker Sh.M., Hairston A.B. Foliage, stem, and root interrelations in young loblolly pine // Ibid. 1985. Vol. 31, N 4. P. 891-898.
- Jones R.H., McLeod K.W. Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallow tree and Carolina ash seedling // Ibid. 1990. Vol. 36, N 4. P. 851-862.

Jordan C.T., Uhl C. Biomass of a «tierra firme» forest of the Amazonian Basin // *Oecol. Plant.* 1978. Vol. 13, N 4. P. 387–400.

Jurik T.W. Patterns of canopy structure, leaf photosynthetic capacity in northern hardwood successional forests // *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 1985. Vol. 66, N 2. P. 204.

Jurik T.W. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species // *Amer. J. Bot.* 1986. Vol. 73, N 8. P. 1083–1092.

Jurko A. Tvar, veľ'kost, perzistencia a konzistencia listov vegetácie Východoslovenskei nížiny // *Biologia (Bratislava)*. 1988. Vol. 43, N 9. P. 829–840.

Kakubari Y. Modelling the productive structure and function of natural forests of *Fagus crenata* at different altitudes in Naeba mountains: An analysis of dry matter production with an eco-physiological computer simulation model based on individual tree // *Bull. Tokyo Univ. Forests.* 1987. N 76. P. 107–160.

Kallis A., Tooming H. Estimation of the influence of leaf photosynthetic parameters, specific leaf weight and growth functions on yield // *Photosynthetica*. 1974. Vol. 8, N 2. P. 91–103.

Kandga A.K. Weight dynamics in immature *Anageissus*, *Tectona* and *Terminalia* // *Indian Forest.* 1974. Vol. 100, N 2. P. 93–100.

Kappel F., Flore J.A. Effect of shade on photosynthesis specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1983. Vol. 108, N 4. P. 541–544.

Karlsson P.S. Effects of water and mineral nutrient supply on a deciduous and an evergreen dwarf shrub: *Vaccinium uliginosum* L. and *V. vitis idaea* L. // *Holarctic Ecol.* 1985. Vol. 8, N 1. P. 1–8.

Karlsson P.S., Nordell K.O. Intraspecific variation in nitrogen status and photosynthetic capacity within mountain birch populations // *Ibid.* 1988. Vol. 11, N 4. P. 293–297.

Katainen H.-S., Mäkinen E., Jokinen J. et al. Effects of SO₂ on the photosynthetic and respiration rates in Scots pine seedlings // *Environ. Pollution.* 1987. Vol. 46, N 4. P. 241–251.

Kato R., Segawa K. Growth and primary productivity Kobanoyamahannoki (*Alnus inokumai* Murai et Kusaka) stands at Mamurogawa experimental plot // *Bull. Gov. Forest. Exp. Station.* 1973, N 252. P. 135–147.

Katsuno M., Hozumi K. Relationship between specific leaf area of a *Cryptomeria japonica* foliage shoot segment and its diameter // *Ecol. Res.* 1988. Vol. 3, N 3. P. 279–289.

Katsuno M., Hozumi K. Estimation of leaf area at the level of branch, tree and stand in *Cryptomeria japonica* // *Ibid.* 1990. Vol. 5, N 1. P. 93–109.

Kaufmann M.R., Edminster C.B., Troendle C.A. Leaf area determinations for subalpine tree species in the central Rocky Mountains. 1982. 7 p. (US Dep. Agr. Rocky Mt. Forest. Range Exp. Station. Gen. Techn. Rep.; RM-238).

Kaufmann M.R., Troendle C.A. The relationship between of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species // *Forest. Sci.* 1981. Vol. 27, N 3. P. 477–482.

Kawahara T., Kanazawa Y., Sakurai S. Biomass and net production of man-made forests in the Philippines // J. Jap. Forest Soc. 1981. Vol. 63, N 9. P. 320-327.

Kawanabe S., Shidei T. Ecological studies on the influence of light intensity upon the growth and development of forest trees. III. Effects of shading on the growth of some coniferous seedlings // Bull. Kyoto Univ. Forest. 1968. N 40. P. 111-121.

Kemp C.D. Methods of estimating the leaf area of grasses from linear measurements // Ann. Bot. 1960. Vol. 24. P. 491-499.

Kenefic L.S., Seymour R.S. Leaf area prediction models for *Tsuga canadensis* in Maine // Canad. J. Forest. Res. 1999. Vol. 29, N 11. P. 1574-1582.

Kerner H., Gross E., Koch W. Structure of the assimilation system of a dominating spruce tree [*Picea abies* (L.) Karst.] of closed stand: computation of needle surface area by means of a variable geometric needle model // Flora. 1977. Bd. 166, H. 5. S. 449-459.

Khan M.A., Tsunoda S. Growth analysis of cultivated wheat species and their wild relatives with special reference of dry matter distribution among different plant organs // Tohoku J. Agr. Res. 1970. Vol. 21, N 2. P. 47-59.

Khanmai M.A., Brown W.B. Correlations between leaf area and leaf weight and fruit production of red raspberries. Proc. Amer. Soc. Hort Sci. 1940. Vol. 37. P. 589-592.

Khavari-Nejad R.A. Photosynthetic and growth characteristics in NaCl-stressed *Tradescantia albiflora* L. // Photosynthetica. 1998. Vol. 22, N 1. P. 116-120.

Killingbeck K.T., Costigan S.A. Element resorption in a guild of understory shrub species: niche differentiation and resorption thresholds // Oikos. 1988. Vol. 53, N 3. P. 366-374.

Kimura K., Ishida A., Uemura A. et al. Effects of current-year and previous-year PPFs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica* // Tree Physiol. 1998. Vol. 18. № 7. P. 459-466.

Kimura M. Primary production of the warm-temperate laurel forest in the southern part of Osumi Peninsula, Kyushu, Japan // Misc. Rep. Res. Inst. Nat. Resources. 1960. Vol. 52/53. P. 36-47.

Kimura M., Funakoshi M., Suda S. et al. Productivity and mineral cycling in an oak coppice fores. 2. Annual net production of the forest // Bot. Mag. Tokyo. 1982. Vol. 95, N 1040. P. 359-373.

King D., Loucks O.L. The theory of tree bole and branch form // Rad. and Environment. Biophys. 1978. Vol. 15, N 2. P. 141-165.

Kinnerson R.S., Higginbotham K.O., Chapman R.C. The dynamics of foliage distribution within a forest canopy // J. Appl. Ecol. 1974. Vol. 11, N 1. P. 347-353.

Kinney K.K., Linroth R.L. Responses of deciduous tree species to atmospheric CO₂ and soil NO₃-availability // Canad. J. Forest Res. 1997. Vol. 27, N 1. P. 1-10.

Kira T. Primary production of forests // Photosynthesis and productivity in different environments / Ed. J.P. Cooper. L.: Cambridge Univ. press, 1975. P. 5-40. (Intern. Biol. Programme; Vol. 3).

Kira T., Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific // Jap. J. Ecol. 1967. Vol. 17, N 2. P. 70-87.

Kira T., Shinozaki K., Hozumi K. Structure of forest canopies as related to their primary productivity // Plant and Cell Physiol. 1969. Vol. 10, N 1. P. 129-142.

Kitajima K., Mulkey S., Wright S.J. Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees // Ann. Bot. 2005. Vol. 95, N 3. P. 535-547.

Kittredge J. Same quantitative relations of foliage in the chaparral // Ecology. 1945. Vol. 26, N 1. P. 70-73.

Klemm O. Acid neutralization of leaf surfaces: a call for a standard unit // Environ. and Exp. Bot. 1990. Vol. 30. P. 35-41.

Kloepfel B.D., Abrams M.D., Kubiske M.E. Seasonal ecophysiology and leaf morphology of four successional Pennsylvania barrens species in open versus environments // Canad. J. Forest Res. 1993. Vol. 23, N 2. P. 181-189.

Kloepfel B.D., Gower S.N., Treichel I.W., Kharuk S. Foliar carbon discrimination in *Larix* species and sympatric evergreen conifers: a global comparison // Oecologia. 1998. Vol. 114, N 2. P. 153-159.

Klossowski W., Szczepanski K. Metody mierenia powierzchni lisci drewnowocowych // Pr. Inst. sadow. skierniewice. 1964. Vol. 8. P. 287-304.

Knapp A.K., Frank S.G. Response of *Andropogon gerardii* (Poacea) to fire-induced high vs. low irradiance environments in tallgrass prairie: leaf structure and photosynthetic pigments // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 11. P. 1668-1671.

Knight D.H., Fahey T.J., Running S.W. Water and nutrient outflow from contrasting lodgepole pine forests in Wyoming // Ecol. Monogr. 1985. Vol. 55, N 1. P. 29-48.

Kodani J., Togashi K. Foliage production and winter bud formation in relation to twig growth patterns in *Cornus contraversa* Hemsley // Jap J. Ecol. 1995. Vol. 45, N 3. P. 237-245.

Kohyama T. Significance of architecture and allometry in saplings // Funct. Ecol. 1987. Vol. 1, N 4. P. 399-404.

Koike T., Yazaki K., Funada R. et al. Photosynthetic characteristics of dahurian larch, Scots pine and white birch seedlings to Eastern Siberia raised under elevated CO₂ // Eurasian J. Forest Res. 2000. Vol. 1. P. 31-37.

Koop H. Forest dynamics. SILVI-STAR: a comprehensive monitoring system. B. etc.: Springer, 1989. 229 p.

Korf V. Biometricky vyznan plochy kambia kmenů lesnich stronů a její vzstan k zakladnim taxačim veličinam // Lesnictvi. 1977. Roč. 23 (L), Č. 10. S. 755-774.

Körner C., Bannister P., Mark A.F. Altitudinal variation in stomatal conductance nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. Oecologia. 1986. Vol. 69. P. 577-588.

Körner Ch., Menedez-Riedl S.P., John P.C.L. Why are bonsai plants small? A consideration of cell size // Austral. J. Plant Physiol. 1989. Vol. 16, N 5. P. 443-448.

- Körner Ch., Renhardt U. Dry matter partitioning and root length / leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution // *Oecologia*. 1987. Vol. 74, N 3. P. 411-418.
- Koukoura Z. Light intensity effects on dynamic growth of kermec oak (*Quercus coccifera* L.) // *Ecol. mediterranea*. 1987. Vol. 13, N 3. P. 19-25.
- Kozłowski T.T., Schumacher F.X. Estimation of stomated foliar surface of pines // *Plant Physiol.* 1943. Vol. 18, N 1. P. 122-127.
- Krasser D., Kalapos T. Leaf water relations for 23 angiosperm species from steppe grass lands and associated habitats in Hungary // *Community Ecol.* 2000. Vol. 1, N 2. P. 124-131.
- Kriebitzsch W.-U. Jahresgänge des Chlorophyllgehaltes in den Blättern von Krautschichtpflanzen eines Kalkbuchenwaldes // *Acta oecol.* 1989. Vol. 10, N 4. P. 423-432.
- Kriebitzsch W.-U. Der CO₂ und H₂O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortsfactoren. CO₂-Bilanzen und Netto-Primärproduction // *Flora*. 1992. Bd. 187, H 1/2. S. 135-158.
- Krishnawami S., Vinaya Rai R.S., Srinivasan V.M. Genetic parameters and inter se correlation of morpho-physiological attributes in seven species of *Eucalyptus* // *Silvae Genet.* 1982. Vol. 31, N 2/3. P. 41-43.
- Krueger K.W., Ruth R.H. Comparative photosynthesis of red alder, Douglas-fir, Sitka spruce, and western hemlock seedlings // *Canad. J. Bot.* 1969. Vol. 47, N 4. P. 519-527.
- Krupa J. Anatomical structure of moss leaves and their photosynthetic activity // *Acta Soc. bot. pol.* 1984. Vol. 53, N 1. P. 43-51.
- Krüßmann G. Handbuch der Nadelgehölze. L. 2-5. B.; Hamburg: Perey, 1970/1971. 366 S.
- Kubiček F. Leaf area estimation in *Quercus petraea* using linear regression equations // *Photosynthetica*. 1971. Vol. 5, N 4. P. 426-428.
- Kubiček F. Comparison of methods for estimating the leaf area of hornbeam (*Carpinus betulus* L.) from litter fall // *Biologia* (Bratislava). 1974. Vol. 74, N 1. P. 21-28.
- Kubiček F. Prispěvek k meraniu listovej plochy *Asperula odorata* L. // *Ibid.* 1975. Vol. 30, N 10. P. 791-794.
- Kubiček F. Growth and development of *Asperula odorata* L. in an oak hornbeam ecosystem // *Ibid.* 1976. Vol. 31, N 1. P. 41-53.
- Kumar R., Srivastava R.P., Singh A.K., Bana D.S. Use of linear measurement in the estimation of leaf area of some apricot, peach, plum, pear, and guava varieties // *Ind. J. Hort.* 1977. Vol. 34, N 3. P. 229-236.
- Kummerow J., Mills J.N., Ellis B.A., Kummerow A. Growth dynamics of cotton-grass (*Eriophorum vaginatum*) // *Canad. J. Bot.* 1988. Vol. 66, N 2. P. 253-256.
- Küppers K., Klamp G. Effects of ozone, sulfur dioxide, and nitrogen dioxide on gas exchange and starch economy in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karsten) // *Geo Journal*. 1988. Vol. 17, N 2. P. 271-275.
- Küppers M. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. I. Photosynthetic characteristics // *Oecologia*. 1984. Vol. 64, N 3. P. 332-343.

Küppers M. Ecological significance of aboveground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships // *Tree*. 1989. Vol. 4, N 12. P. 375–379.

Kurachi N., Hagihara A., Hozumi K. Evaluation of the light interception by non-photosynthetic organs in a *Larix leptolepis* plantation // *Ecol. Res.* 1986. Vol. 1. P. 173–183.

Kurachi N., Hagihara A., Hozumi K. Effect of light interception by non-photosynthetic organs on canopy photosynthetic production // *Ibid.* 1989. Vol. 4. P. 187–197.

Kurachi N., Hagihara A., Hozumi K. Canopy photosynthetic production in a Japanese larch stand. I. Seasonal and vertical changes of leaf characteristics along the light gradient in a canopy // *Ibid.* 1992. Vol. 7. P. 255–265.

Kuschka V. Eine Methodik zur quantitativen Beschreibung der Phytozönose terrestrischer Ökosysteme (phytozönotische Aufnahme). III. Die quantitative Beschreibung der Strauch- und Baumschichten // *Feldes Reportorium*. 1989. Bd. 100, N 11/12. S. 673–679.

Kusumoto T. An ecological analysis of the distribution of broad-leaved evergreen trees, based on the dry matter production // *Jap. J. Bot.* 1961. Vol. 17, N 3. P. 307–331.

Kuuluvainen T. Branching dynamics in young Scots pine // *Silva Fenn.* 1989. Vol. 23, N 3. P. 233–241.

Kuuluvainen T., Kanninen M. Patterns in aboveground carbon allocation and tree architecture that favor stem growth in young Scots pine from high latitudes // *Tree Physiol.* 1992. Vol. 10, N 2. P. 69–80.

Kuuluvainen T., Kanninen M., Salmi J.-P. Tree architecture in young Scots pine: properties, spatial distribution and relationships of components of tree architecture // *Silva Fenn.* 1988. Vol. 22, N 2. P. 147–161.

Kvet J., Marshall J.K. Assessment of leaf area and other assimilating plant surfaces // *Plant photosynthetic production – manual and methods* / Ed Z. Šestak et al. The Hague: Junk, 1971. P. 517–555.

Labreque M., Bellfleur P., Simon J.P., Popovich S. Influence of light conditions on the predetermination of foliar characteristics in *Betula alleghaniensis* Britton // *Ann. Sci. Forest.* 1989. Vol. 46, supplement: Forest tree physiology / Ed. E. Dreyer et al. P. 497–501.

Lakshmanan R., Tajuddin E. Estimation of leaf area in pumpkin from leaf diameter // *Agr. Res. J. Kerala*. 1985. Vol. 23, N 1. P. 121–123.

Lal K.N., Subba Rao M.S. A rapid method of leaf area determination // *Nature*. 1951. Vol. 167, N 2. P. 72.

Landsberg J.J. *Physiological ecology of forest production*. Sydney: Acad. press, 1986. 198 p.

Landsberg J., Ohmart C. Levels of insect defoliation in forests: patterns and concepts // *Tree*. 1989. Vol. 4, N 4. P. 96–100.

Larson P.R., Isebrands J.G. The relation between leaf production and wood weight in first-year root sprouts of two *Populus* clones // *Canad. J. Forest. Res.* 1972. Vol. 2, N 1. P. 98–104.

Lavigne M.B. Stem growth and respiration of young balsam fir trees in thinned and unthinned stands // *Ibid.* 1988. Vol. 18. P. 483–489.

Lee D.R. Photosynthetic and morphological adaptation of alfalfa leaves to light intensity at different stages of maturity // *Crop Sci.* 1969. Vol. 9, N 6. P. 791-794.

Lee D.W., Bone R.A., Tarsis S.L., Starch D. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants // *Amer. J. Bot.* 1990. Vol. 77, N 3. P. 370-380.

Lee D.W., Graham R. Leaf optical properties of forest sun and extreme shade plants // *Ibid.* 1986. Vol. 73, N 8. P. 1100-1108.

Lei T.T., Lechowicz M.J. Shade adaptation and shade tolerance in saplings of three *Acer* species from eastern North America // *Oecologia.* 1990. Vol. 84, N 2. P. 224-228.

Lemeur R.J.P., Impens J.J. Stand architecture biomass production, energy flow and production efficiency in a man-made poplar ecosystem // XVII IUFRO World Congr. proc. Division I. Kyoto, 1981. P. 205-225.

Leopold L.B. Trees and streams: the efficiency of branching patterns // *J. Theor. Biol.* 1971. Vol. 31, N 4. P. 339-354.

Lewandowska M., Jarvis P.G. Changes in chlorophyll and carotenoid content, specific leaf area and dry weight fraction in sitka spruce, in response to shading and season // *New Phytol.* 1977. Vol. 79, N 2. P. 247-256.

Lichtenthaler H.K. Differences in morphology and chemical composition of leaves grown at different light intensities and qualities // *Control of leaf growth / Ed. by N.R. Backer et al. Cambridge: Univ. press, 1985. P. 201-221 (S.E.B. Seminar. Ser.; 27).*

Liebhold A.M., Elkinton J.S., Miller D.R., Wang Y.S. Estimating oak leaf area index and gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae), defoliation using canopy photographs // *Environ. Entomol.* 1988. Vol. 17, N 3. P. 560-566.

Lim T.M., Narayanan R. Estimation the area rubber leaves (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) using two leaflet parameters // *Exp. Agr.* 1972. Vol. 8, N 4. P. 311-314.

Lim W.H., Turner I.M. Resource availability and growth responses to defoliation in seedlings of three early successional, tropical, woody species // *Ecol. Res.* 1996. Vol. 11, N 3. P. 321-324.

Lin Y.-M., Peng Z.-Q., Lin P. Dynamics of leaf mass, leaf area and element relations location in *Phyllostachys pubescens* // *Acta bot. sinica.* 2004. Vol. 46, N 11. P. 1316-1323.

Linder S. Potential and actual production in Australian forest stands // *Forest Res. CSIRO.* 1985, N 1. P. 11-35.

Linder S., Rook D.A. Effects of mineral nutrition on carbon dioxide exchange and partitioning of carbon in trees // *Nutrition of plantation forests. L.: Acad. press, 1984. P. 211-236.*

Loach K. Shade tolerance in tree seedlings. I. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade // *New Phytol.* 1967. Vol. 66, N 4. P. 607-621.

Loach K. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade // *Ibid.* 1970. Vol. 69, N 2. P. 273-286.

Lockard R.G., Lockard J.M., Wounuan D.D. A rapid non-destructive method for the estimation of leaf areas in cassava // Ann. Bot. 1985. Vol. 55, N 1. P. 125–128.

Loehle C. Forest decline: endogenous dynamics, tree defenses, and the elimination of spurious correlation // Vegetatio. 1988. Vol. 77, N 1/3. P. 65–78.

Löhr E. Photosynthese von *Anemone nemorosa* // Physiol. Plant. 1952. Bd. 5, N 2. S. 221–227.

Löhr E., Hansen H.C. Physiologische spannweite der schattenpflanze *Oxalis acetosella* // Planta. 1963. Bd. 60, H. 1. S. 46–50.

Louwerse W., Zweerde W.V.D. Photosynthesis, transpiration and leaf morphology of *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays* grown at different irradiances in artificial and sunlight // Photosynthetica. 1977. Vol. 11, N 1. P. 11–21.

Lowelock C.E., Winter K., Merits R., Popp M. Responses communities of tropical tree species to elevated CO₂ in a forest clearing // Oecologia. 1998. Vol. 116, N 1. P. 207–218.

Lundegård H. Klima und Boden. Jena: Fischer. 1925. 419 S.

Luo T., Luo J., Pan Y. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau // Oecologia. 2005. Vol. 142, N 2. P. 261–273.

Lusk C.H., Contreras O. Foliage area and crown nitrogen turnover in temperate rain forest juvenile trees of differing shade tolerance // J. Ecol. 1999. Vol. 87. P. 973–983.

Lusk C.H., Reich P.B. Relationships of leaf dark respiration with light environment and tissue nitrogen content in juveniles of 11 cold-temperate tree species // Oecologia. 2000. Vol. 123, N 3. P. 318–329.

Mabbett T.H., Phelps R.H. Predictor equations for calculating leaf area of tomato, cucumber and grapefruit // Thai J. Agr. Sci. 1980. Vol.13, N 3. P. 205–212.

Macdonald S.E., Liffers V.I. Photosynthesis, water relations and foliar nitrogen of *Picea mariana* and *Larix laricina* from drained and undrained peatlands // Canad. J. Forest. Res. 1990. Vol. 20, N 7. P. 995–1000.

Madgwick H.A.I. Estimation of surface area of pine needles with special reference to *Pinus resinosa* // J. Forest. 1964. Vol. 62, N 9. P. 636.

Madgwick H.A.I., Olson D.F. Leaf area index and volume growth in thinned stands of *Liriodendron tulipifera* L. // J. Appl. Ecol. 1974. Vol. 11. P. 575–579.

Madhusudana Rao D.W., Veera Reddy O.Ch., Satyanarayana G., Appa Rao R.V. A simple method for leaf area determination in cottot varieties // Food Farming Agri. 1977. Vol. 9, N 5. P. 106–108.

Magnussen S., Smith V.G., Yeatman C.W. Tree size, biomass, and stem volume growth of twelve 34-year-old Ontario jack pine provenance // Canad. J. Forest. Res. 1985. Vol. 15. P. 1129–1136.

Magnussen S., Smith V.G., Yeatman C.W. Foliage and canopy characteristics in relation to aboveground dry matter increment of seven pine provenances // Ibid. 1986. Vol. 16, N 3. P. 464–470.

Mandelbrot B.B. Fractals: Form, chance, and dimension. San Francisco: Freeman, 1977. 365 p.

Manivel L., Weaver R.J. Biometric correlations between leaf area and length measurements of «Grenache» grape leaves // Hort. Sci. 1974. Vol. 9, N 1. P. 27–28.

Margolis H.A., Waring R.H. Carbon and nitrogen allocation patterns of Douglas-fir seedlings fertilized with nitrogen in autumn. II. Field performance // Canad. J. Forest Res. 1986. Vol. 16, N 7. P. 903–909.

Mari J.A., Torrecilla G. Determinación del área foliar en la variedad de tabaco negro «Escambray 70» // Rev. Centro Agr. 1986. Vol. 13, N 2. P. 18–23.

Marini R.P., Marini M.Ch. Seasonal changes in specific leaf weight, net photosynthesis, and chlorophyll content of peach leaves as affected by light penetration and canopy position // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1983. Vol. 108, N 4. P. 600–605.

Marković L. Method određivanja lisne površine domaćeg oraaha (*Juglans regia* L.) u poljskim uslovima // Zb. Rad. / Inst. Sumar. Drvnu Ind. Beograd. 1982. Vol. 18/19. P. 113–119.

Marks P.L. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems // Ecol. Monogr. 1974. Vol. 44, N 1. P. 73–88.

Marks P.L. On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States // Bull. Torrey Bot. Club. 1975. Vol. 102, N 2. P. 172–177.

Marron N., Ceulemans R. Genetic variation of leaf traits related to productivity in a *Populus deltoides* × *Populus nigra* family // Canad. J. Forest Res. 2006. Vol. 36, N 2. P. 390–400.

Marshall J.K. The photographic-photoelectric planimeter combination method for leaf area measurement // Photosynthetica. 1968a. Vol. 2, N 1. P. 1–9.

Marshall J.K. Methods for leaf area measurement of large and small leaf samples // Ibid. 1968b. Vol. 2, N 1. P. 41–47.

Maruyama K. Comparison of forest structure, biomass and net productivity between the upper and lower parts of beech forest zone // Primary productivity of terrestrial communities. Tokyo, 1977. P. 180–201. (JIBP Synthesis; Vol. 16).

Masarovičova E., Minačič P. Photosynthetic response and adaptation of *Fagus sylvatica* L. trees to light conditions. 2. Leaf chlorophyll contents, leaf dry matter, specific leaf area and mass, stomatal density // Biologia (Bratislava). 1985. Vol. 40, N 5. P. 473–481.

Masarovičova E., Požgaj J. Comparative analysis of the leaf area in three oak species: A methodical contribution // Biologia (ČSSR). 1988. Vol. 43, N 5. P. 449–457.

Masarovičova E., Stefanik I. Ecophysiological, biochemical, anatomical and production characteristics of beech (*Fagus sylvatica* L.) leaves from regions with different degree of immission impact // Ecologia (Bratislava). 1996. Vol. 15, N 3. P. 337–351.

Massman W.J. Foliage distribution in old-growth coniferous tree canopies // Canad. J. Forest Res. 1982. Vol. 12, N 1. P. 10–17.

Matsuda K., McBride J.R., Kimura M. Seedling growth form of oaks // *Ann. Bot.* 1989. Vol. 64, N 4. P. 439–446.

Matsuda M., Baumgartner A. Ökosystemische Stimulation des Nutzeffektes der Sonnenenergie für Wälder // *Forstwiss. Cbl.* 1974. Bd. 94, H. 2/3. S. 89–103.

Matthes-Sears U., Matthes-Sears W.C., Hastings S.J., Oechel W.C. The effects of topography and nutrient status on the biomass, vegetative characteristics, and gas exchange of two deciduous shrubs on an Arctic tundra slope // *Arct. and Alp. Res.* 1988. Vol. 20, N 3. P. 342–351.

Matussek R., Schulze E.D. Carbon uptake and respiration in aboveground parts of a *Larix decidua* // *Trees.* 1988. Vol. 2, N 4. P. 233–241.

McClendon J.H. The relationship between the thickness of deciduous leaves and their maximum photosynthetic rate // *Amer. J. Bot.* 1962. Vol. 49, N 4. P. 320–322.

McClendon J.H., McMillen G.G. The control of leaf morphology of woody plants // *Bot. Gaz.* 1982. Vol. 143, N 1. P. 79–83.

McDam J.W., Nelson C.J. Specific leaf weight in zones of cell division, elongation and maturation in tall fescue leaf blades // *Ann. Bot.* 1987. Vol. 59, N 4. P. 369–376.

McGrow J.B., Antonovics J. Experimental ecology of *Drias octopetala* ecotypes. I. Ecotypic differentiation and life-cycle stages of selection // *J. Ecol.* 1983. Vol. 71, N 3. P. 879–897.

McKee G.W. A coefficient for computing leaf area in hybrid corn // *Agron. J.* 1964. Vol. 56, N 2. P. 240–241.

McLaughlin S.B., Madgwick H.A.J. The effects of position in crown on the morphology of needles of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) // *Amer. Midl. and Natur.* 1968. Vol. 8, N 2. P. 547–550.

McLeod S.D., Running S.W. Comparing site quality indices and productivity in ponderosa pine stands of Western Montana // *Canad. J. Forest Res.* 1988. Vol. 18, N 3. P. 346–352.

McMurtrie R.E., Linder S., Benson M.L., Wolf L. A model of leaf area development for pine stands // *Crown and canopy structure in relation to productivity* / Ed. T. Fujimori, D. Whitehead. Ibaraki: Forestry and Forest Products Res. Inst., 1986. P. 284–307.

Medina E. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level // *Physiological ecology of wet tropics* / Ed. E. Medina et al. The Hague: Junk, 1984. P. 139–154.

Medina E., Klinge H. Productivity of tropical forests and tropical woodlands // *Ecosystem processes, mineral cycling productivity, and man's influence.* N.Y.: Springer, 1983. P. 281–303.

Meijden E. van der, Wijn M., Verkaar H.J. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores // *Oikos.* 1988. Vol. 51. P. 355–363.

Mengel K., Hogrebe A.M.R., Esch A. Effect of acidic fog on needle surface and water relations of *Picea abies* // *Physiol. Plant.* 1989. Vol. 75, N 2. P. 201–207.

Midgley J., Bond J. Leaf size and inflorescence size may be allometrically related traits // *Oecologia.* 1989. Vol. 78, N 3. P. 427–429.

Miller P.C. Leaf orientation and energy exchange in quaking aspen (*Populus tremuloides*) and Gambell's oak (*Quercus gambellii*) in Central Colorado // *Oecol. Plant.* 1967. Vol. 2, N 2. P. 241-270.

Miller P.C. Tests of solar radiation models in three forest canopies // *Ecology.* 1969. Vol. 50. P. 878-885.

Müller R.F., Eddleman L.E., Angell R.F. Relationships of western juniper stem conducting tissue and basal circumference to leaf area and biomass // *Great Basin Naturalist.* 1987. Vol. 47, N 3.

Miyazawa S.-I., Satomi S., Terashima I. Slow leaf development of evergreen broad-leaved tree species in Japanese warm temperate forests // *Ann. Bot.* 1998. Vol. 82, N 6. P. 859-869.

Möller C.M. Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes // *Det forstl. Forsøgsvaesen Denmark.* 1945. Bd. 17. S. 287.

Monk C.D., Child G.I., Nicholson S.A. Biomass, litter, and surface area estimates of an oak-hickory forest // *Oikos.* 1970. Vol. 21, N 1. P. 138-141.

Monserud R.A., Marshall J.D. Allometric crown relations in three northern Idaho conifer species // *Canad. J. Forest Res.* 1999. Vol. 29, N 5. P. 521-535.

Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // *Jap. J. Bot.* 1953. Vol. 14, N 1. P. 22-52.

Monsi M., Saeki T. On the factor light in plant communities and its importance for matter production // *Ann. Bot.* 2005. Vol. 95, N 3. 549-567.

Montgomery E.G. Correlation studies in corn // *Nebr. Agr. Exp. Station. Annu. Rep.* 1911. Vol. 24. P. 108-159.

Mooney H.A., Ferrar P.J., Slatyer R.O. Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of *Eucalyptus* // *Oecologia.* 1978. Vol. 36. P. 103-111.

Mooney H.A., Field C., Vázquez-Yánes C. Photosynthetic characteristics of plants of wet tropical // *Tasks Veget. Sci.* 1984. Vol. 12. P. 113-128.

Mooney H.A., Gulmon S.L. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory // *Bio Sci.* 1982. Vol. 32, N 3. P. 198-201, 204-206.

Müller D., Nielsen J. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale // *Det forstl. Forsøgsvaesen Denmark.* 1965. Bd. 29, N 2. S. 69-160.

Müller-Stoll W.R. Ökologische Untersuchungen on Xerothermpflanzen des Kraichgaus // *Ztschr. Bot.* 1935. Bd. 29. S. 161-253.

Murach D., Ulrich B. Destabilization of forest ecosystems by acid deposition // *Geo Journal.* 1988. Vol. 17, N 2. P. 253-260.

Murtrie R.E., Linder S., Benson M.L., Wolf L. A model of area development for pine stands // *Crown and canopy structure in relation to productivity / Ed. T. Fujimori, D. Whitehead. Ibaraki: Forestry and Forest Products Res. Inst.,* 1986. P. 284-307.

Myers B.J., Robichaux R.H., Unwin C.L., Craig I.E. Leaf water relations and anatomy of a tropical rainforest tree species vary with crown position // *Oecologia.* 1987. Vol. 74, N 1. P. 81-85.

- Myneni R.B., Ross J., Asrar Ch.* A review on the theory of photon transport in leaf canopies // *Agr. and Forest Meteorol.* 1989. Vol. 45, N 1/2. P. 1–153.
- Nangju D., Wanki B.C.* Estimating leaf areas of cowpea and soyabean of terminal leaflets // *Exp. Agr.* 1980. Vol. 16, N 2. P. 149–151.
- Nelson N.D., Michael D.* Photosynthesis, leaf conductance, and specific leaf weight in long and short shoots of populus «Tristis-1» grown under intensive culture // *Forest Sci.* 1982. Vol. 28, N 4. P. 737–744.
- Nemani R.R., Running S.W.* Testing a theoretical climate-soil-leaf area hydrologic equilibrium of forests using satellite data and ecosystem simulation // *Ag. and Forest Meteorol.* 1989. Vol. 44. P. 245–260.
- Neufeld H.S.* Effects of light on growth, morphology, and photosynthesis in baldcypress (*Taxodium distriatum* (L.) Rich.) and pondcypress (*T. ascendens* Brongn.) seedlings // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1983. Vol. 110, N 1. P. 43–54.
- Niinemets Ü.* Energy requirement for foliage formation is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees // *New Phytol.* 1990. Vol. 141. P. 459–470.
- Niinemets Ü.* Changes in foliage distribution with relative irradiance and tree size: differences between the saplings of *Acer platanoides* and *Quercus robur* // *Ecol. Res.* 1996. Vol. 11, N 3. P. 269–281.
- Niinemets Ü.* Growth of young trees of *Acer platanoides* and *Quercus robur* along a gap-understory continuum: interrelationships between allometry biomass partitioning, nitrogen, and shade tolerance // *Intern. J. Plant Sci.* 1998. Vol. 159, N 2. P. 318–330.
- Niinemets Ü.* Research review: Components of leaf dry mass per area thickness and density alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants // *New Phytol.* 1999. Vol. 144, N 1. P. 35–47.
- Niinemets Ü., Kuul K.* Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability // *Forest Ecol. and Manag.* 1994. Vol. 70. P. 1–10.
- Niinemets Ü., Sober A., Kuul O.* et al. Apparent controls on leaf conductance by soil water availability and via light – acclimation of foliage structural and physiological properties in a mixed deciduous, temperate forest // *Intern. J. Plant Sci.* 1999. Vol. 160, N 4. P. 707–721.
- Nilsen E.T.* Quantitative phenology and leaf survivorship of *Rhododendron maximum* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian Mountains // *Amer. J. Bot.* 1986. Vol. 73, N 6. P. 822–831.
- Nilsen E.T., Sharifi M.R., Rundel P.W., Virginia R.A.* Influence of microclimatic conditions and water relations on seasonal leaf dimorphism of *Prosopis glandulosa* var. *torregana* in the Sonoran Desert, California // *Oecologia.* 1986. Vol. 69, N 1. P. 95–100.
- Nilsson L.O.* Leaf development of willow. Methods and application // *Colloq. INRA.* 1983. Vol. 83, N 19. P. 21–30.
- Nilsson L.O.* Aspects on willow leaf area measurement procedures // *Ecology and management of forest biomass production systems.* Stockholm, 1984. P. 461–466. (Dep. Ecol. and Environ. Res. Swed. Univ. Agc. Sci. Rep.; N 15).

- Nizinski J.J., Saugier B. A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest // J. Appl. Ecol. 1988. Vol. 25. P. 643-655.
- Nobel P.S. Internal leaf area and cellular CO₂ resistance: photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species // Physiol. Plant. 1977. Vol. 40, N 2. P. 137-144.
- Norby R.J., Gunderson C.A., Wullschlegel S.D. et al. Productivity and compensatory responses of yellow-poplar trees in elevated CO₂ // Nature. 1992. Vol. 357, N 6376. P. 322-324.
- Norman J.M., Jarvis P.G. Photosynthesis in Sitka hemispruce (*Picea sitchensis* [Bong.] Carr.) // J. Appl. Ecol. 1974. Vol. 11. P. 375-398.
- Nouchi I. Leaf injury of plants and mechanism of injury by photochemical oxidants (ozone and peroxyacetal nitrate) // Bull. Nat. Inst. Agro-Environmental Sci. 1988, N 5. P. 1-121.
- Numata M. The structure and succession of *Bamboo* vegetation // Ecology of grasslands and bamboolands in the world. The Hague etc., 1979. P. 237-275.
- Nur I.M. Different methods for determining leaf area of some oil crops // J. Agr. Sci. 1971. Vol. 77, N 1. P. 19-24.
- Nygren M.K., Kellomäki S. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birch, *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh. // Forest Ecol. Manag. 1983. Vol. 7, N 2. P. 119-132.
- Oberbauer S.F., Sionit N., Hastings S., Oechel W. Effects of CO₂ enrichment and nutrition on growth, photosynthesis, and nutrient concentration of Alaskan tundra plant species // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64, N 12. P. 2993-2998.
- Oberbauer S.F., Strain B.R. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73, N 3. P. 409-416.
- Ogawa H., Yoda K., Ogino K., Kira T. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass // Nature and Life SE Asia. 1965. Vol. 4. P. 49-80.
- Okali D.U.U. Rates of dry-matter production in some tropical forest tree seedlings // Ann. Bot. 1971. Vol. 35, N 1. P. 87-97.
- Okano K., Machida T., Totsuda T. Absorption of atmospheric NO₂ by several herbaceous species: estimation by the ¹⁵N dilution method // New Phytol. 1988. Vol. 109, N 2. P. 203-210.
- Oker-Blom P., Kellomäki S. Light regime and photosynthetic production in the canopy of a scots pine stand during a prolonged period // Agr. Meteorol. 1981. Vol. 24, N 3. P. 185-199.
- Oker-Blom P., Smolander H. The ratio of shoot silhouette to total needle area in Scots pine // Forest Sci. 1988. Vol. 34, N 4. P. 894-906.
- Oland K. Changes in the content of dry matter and major nutrient elements of apple foliage during senescence and abscission // Physiol. Plant. 1963. Vol. 16, N 3. P. 682-693.
- Olteanu G., Pamfil G. Contributii la imbunatatirea metodei pentru determinarea suprafetei foliare la cartof // Lucrări stiintifice. cartoful. (An. Inst. Cerc. Pentru Cult. Cartofului sfeclei de Zahăr - Braşov). 1977. Vol. 8. P. 177-185.
- Ondok J.P. Measurement of leaf area in *Phragmites communis* Irin // Photosynthetica. 1968. Vol. 2, N 1. P. 25-30.

Ondok J.P. Calculation of mean leaf area ratio in growth analysis // *Ibid.* 1971. Vol. 5, N 3. P. 269–271.

Onimaru K., Yabe K. Comparisons of nutrient recovery and specific leaf area variation between *Carex lasiocarpa* var. *occultans* and *Carex thunbergii* var. *appendiculata* with reference to nutrient conditions and shading by *Phragmites australis* // *Ecol. Res.* 1996. Vol. 11, N 2. P. 139–147.

Oohata S., Shidei T. Studies on the branching structure of trees. I. Bifurcation ratio of trees in Horton's law // *Jap. J. Ecol.* 1971. Vol. 21, N 1/2. P. 7–14.

Oohata S., Shinozaki K. A statistical model of plant form – further analysis of the pipe model theory // *Ibid.* 1979. Vol. 29. P. 323–335.

Oren R., Schulze E.-D., Matyssek R., Zimmerman R. Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass // *Oecologia.* 1986. Vol. 70, N 2. P. 187–193.

Oren R., Schulze E.-D., Meyer J. et al. Performance of two *Picea abies* (L.) Karst. stands at different stages of decline. I. Carbon relations and stand growth // *Ibid.* 1988. Vol. 75, N 1. P. 25–37.

Oren R., Schulze E.-D., Werk K.S., Meyer J. Performance of two *Picea abies* (L.) Karst. stands at different stages of decline. VII. Nutrient relations and growth // *Ibid.* 1988. Vol. 77, N 2. P. 163–173.

Oren R., Werk K.S., Schulze E.-D. et al. Performance of two *Picea abies* (L.) Karst. stands at different stages of decline. VI. Nutrient concentration // *Ibid.* 1988. Vol. 77, N 2. P. 151–162.

Orshan G. Plant form as describing vegetation to environment // *Ann. Bot.* 1986. Vol. 44. P. 7–38.

Oszlanyi J. Analysis of the surface area of above-ground parts of tree species in the oak-hornbeam forest at BAB // *Biol. pr.* 1980. Vol. 26, N 5. P. 1–165.

Otterman I., Staenz K., Itten K.I., Kukla G. Dependence of snow melting and surface-atmosphere interactions on the forest structure // *Boundary-Layer Meteorol.* 1988. Vol. 45, N 1/2. P. 1–8.

Öquist G., Brunel L., Hällgren J.-E. Photosynthetic efficiency of *Betula pendula* acclimated to different quantum flux densities // *Plant, Cell and Environ.* 1982. Vol. 5, N 1. P. 9–15.

Pääkönen E., Günthardt-Goerg M.S., Holojminen T. Responses of leaf processes in a sensitive birch (*Betula pendula* Rot) clone to ozone combined with drought // *Ann. Bot.* 1998. Vol. 82, N 1. P. 49–59.

Packham J.R., Harding D.J.L. Ecology of woodland processes. L.: Arnold, 1982. 262 p.

Packham J.R., Willis A.J. The effects of shading on *Oxalis acetosella* // *J. Ecol.* 1977. Vol. 65, N 2. P. 619–642.

Packham J.R., Willis A.J. The influence of shading and of soil type on the growth of *Galeobdolon luteum* // *Ibid.* 1982. Vol. 70, N 2. P. 491–512.

Palaniswami K.M., Gomez K.A. Length-width method for estimating leaf area of rice // *Agron. J.* 1974. Vol. 66, N 3. P. 430–433.

Palit P., Rhattacharyya A.C. Measurement of leaf area per plant white jute (*Corchorus capsularis* L.) and tossa jute (*C. olitorius* L.) using the average specific leaf weight value // *Trop. Agr.* 1984. Vol. 61, N 1. P. 59–62.

Palmroth S., Hari P. Evaluation of the importance of acclimation of needle structure, photosynthesis, and respiration to available photosynthetically active radiation in a Scots pine canopy // *Canad. J. Forest Res.* 2001. Vol. 31, N 9. P. 1235–1243.

Paoletti E., Udisti R., Pantani F. Elemental leaching from *Quercus ilex* L. in response to simulated acidic fog // *Water, Air and Soil Pollut.* 1989. Vol. 47, N 1/2. P. 35–46.

Parker J.N., Long J.N. Intra- and interspecific tests of some traditional indicators of relative tolerance // *Forest Ecol. and Manag.* 1989. Vol. 28, N 3/4. P. 177–189.

Parkhurst D.F., Loucks O.L. Optimal leaf size in relation to environment // *J. Ecol.* 1972. Vol. 60, N 2. P. 505–537.

Parolin P. Seasonal changes of specific leaf mass and leaf size in trees of Amazonian Floodplains // *Phyton.* 2002. Vol. 12, N 1. P. 169–185.

Patterson D.T., Bunce J.A., Alberte R.S., Van Volkenburgh E. Photosynthesis in relation to leaf characteristics of cotton from controlled and filled environments // *Plant Physiol.* 1977. Vol. 59, N 3. P. 384–387.

Patterson D.T., Duke S.O. Effect of growth irradiance on the maximum photosynthetic capacity of water hyacinth [*Eichhornia crasipes* (Mart.) Solms] // *Plant, Cell Physiol.* 1979. Vol. 20, N 1. P. 177–184.

Patterson D.T., Flint E.P. Potential effect of global atmospheric CO₂ enrichment on the growth and competitiveness of C₃ and C₄ weed and crop plants // *Weed Sci.* 1980. Vol. 28, N 1. P. 71–75.

Pearce R.B., Carlson G.E., Barnes D.K. et al. Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa // *Crop Sci.* 1969. Vol. 9, N 4. P. 423–426.

Pearson J.A., Fahey T.J., Knight D.H. Biomass and leaf area in contrasting lodgepole pine forests // *Canad. Forest. Res.* 1984. Vol. 14, N 2. P. 259–265.

Pearcy R.W. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments // *Funct. Ecol.* 1987. Vol. 1, N 3. P. 169–178.

Penka M., Vyskot M., Klimo E., Vašíček F. Floodplain forest ecosystem. I. Before water management measures. Praha: Akademia, 1985. 466 p.

Penner M., Deblonde G. The relationship between leaf area and basal area growth in jack pine trees // *Forest. Chron.* 1996. Vol. 72, N 2. P. 170–175.

Pesticides on plant surface / Ed. H.J. Cottrell. Chichester etc.: Wiley, 1987. 86 p. (Crit. Rep. Appl. Chem. Vol. 18).

Peterer J., Körner Ch. Das problem der Bezugsgröße Untersuchungen an Koniferennadeln // *Forstwiss. Cbl. / Ztschr. gesamte Forstwesen Umweltforschung und Naturschutz.* 1990. Bd. 109. S. 220–241.

Peterson A.G., CMEAL participants. Reconciling the apparent difference between mass- and area-based expression of the photosynthesis-nitrogen relationship // *Oecologia.* 1999. Vol. 118, N 2. P. 144–150.

Peterson D.L., Arbaugh M.J., Lardner M.A. Leaf area of lodgepole pine and whitebark pine in a subalpine Sierra Nevada forest // *Canad. J. Forest. Res.* 1989. Vol. 19, N 3. P. 401–403.

Picolo R., Terradas J. Aspects of crown reconstruction and leaf morphology in *Quercus ilex* L. and *Quercus suber* L. after defoliation by *Lymantria dispar* L. // Acta oecol. 1989. Vol. 10, N 1. P. 69–78.

Pieters G.A. A television leaf area meter // Photosynthetica. 1984. Vol. 18, N 4. P. 454–458.

Pollard D.F.W. Leaf area development on different shoot types in a young aspen stand and its effect upon production // Canad. J. Bot. 1970. Vol. 48, N 10. P. 1801–1804.

Pollard D.F.W. Above ground dry matter production in three stands of trembling aspen // Canad. J. Forest. Res. 1972. Vol. 2, N 1. P. 27–33.

Polster H., Reichenbach H. Bestimmung von Blattflächen *in situ* durch lineare Messungen // Biol. Cbl. 1958. Bd. 77, H. 3. S. 265–277.

Pons T.L. An ecophysiological study on the field layer of ash coppice. II. Experiments with *Geum urbanum* and *Cirsium palustre* in different light intensities // Acta bot. nederl. 1977. Vol. 26, N 11. P. 29–42.

Pook E.W. Canopy dynamics of *Eucalyptus maculata* Hook. II. Canopy leaf area balance // Austral. J. Bot. 1984. Vol. 32. P. 405–413.

Poorter H., Evans J.R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area // Oecologia. 1998. Vol. 116, N 1. P. 26–37.

Poorter H., Pot S., Lambers H. The effect of an elevated atmosphere CO₂ concentration on growth, photosynthesis and respiration of *Plantago major* // Physiol. Plant. 1988. Vol. 73, N 4. P. 553–559.

Poorter H., Remkes C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 species differing in relative growth rate // Oecologia. 1990. Vol. 83. P. 553–559.

Popma I., Bongers F. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species // Ibid. 1988. Vol. 75. P. 625–632.

Popma J., Bongers F., Meave del Castillo J. Pattern in the vertical structure of the lowland tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico // Vegetatio. 1988. Vol. 74. P. 81–91.

Powell G.R. Shoot elongation, leaf demography and bud formation in relation to branch position on *Larix laricina* saplings // Trees. 1988. Vol. 2, N 3. P. 150–164.

Putz F.E. Liana biomass and leaf area of a «Tierra forest» in the Rio Negro Basin, Venezuela // Biotropica. 1983. Vol. 16, N 3. P. 185–189.

Radwan M.S. Leaf area estimation in Berseem clover // Savremena poljoprivreda. 1973. G. 21, br. 1. S. 53–56.

Rai S.N. Leaf area of some tropical rain forest species of Western Ghat // Ind. J. Ecol. 1979. Vol. 6, N 2. P. 1–6.

Rai S.N. Photosynthetic biomass and leaf area index in tropical rain forest of Western Ghats // Ibid. 1984. Vol. 11, N 1. P. 19–26.

Ramann E. Blättergewicht und Blattflächen einiges Buchen // Ztschr. Forst- und Jagdw. 1911. Bd. 43, H. 12. S. 916–919.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical Plant Geography. L.: Clarendon, 1934. 632 p.

Rawson H.M., Gardner P.A., Long M.J. Sources of variation in specific leaf

area in wheat crown at high temperature // Austral. J. Plant Physiol. 1987. Vol. 14. P. 287-298.

Rayment M.B., Loustau D., Jarvis P.G. Photosynthesis and respiration of black spruce at three organizational scales: shoot, branch, and canopy // Tree Physiol. 2002. Vol. 22, N 2. P. 219-229.

Read J. Photosynthetic and growth responses to different light regimes of the major canopy species of Tasmanian cool temperate rainforest // Austral. J. Ecol. 1985. Vol. 10, N 3. P. 328-334.

Read J., Hill R. Photosynthetic response to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rainforest dynamics // New Phytol. 1985. Vol. 101, N 4. P. 731-742.

Rees A.R. Relationship between crop growth rate and leaf area index in the oil palm // Nature. 1963. Vol. 197, N 4862. P. 63-64.

Reich P.B., Kloeppel B.D., Ellsworth D.S., Walters M.B. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species // Oecologia. 1995. Vol. 104, N 1. P. 24-30.

Reich P.B., Tjoelker M.G., Walters M.B. et al. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light // Funct. Ecol. 1998. Vol. 12, N 3. P. 327-338.

Reich P.B., Uhl C., Walters M.B., Ellsworth D.S. Leaf lifespan as a determination of leaf structure and function among 23 amazonian species // Oecologia. 1991. Vol. 86, N 1. P. 16-24.

Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S., Uhl C. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities // Ibid. 1994. Vol. 97, N 1. P. 62-70.

Reichle D.E., Goldstein R.A., Van Hook R.J., Dodson G.J. Analysis of insect consumption in a forest canopy // Ecology. 1973. Vol. 54, N 5. P. 1076-1084.

Reif A., Teckelmann M., Schulze E.-D. // Die Standortamplitude der Grossen Brennessel (*Urtica dioica* L.) - eine Auswertung vegetationskundlicher Aufnahmen auf der Grundlage der Ellenbergischen Zeigenwerte // Flora. 1985. Bd. 176, N 3. S. 365-382.

Reiners W.A. Achievements and challenges in forest energetics // Concepts of ecosystem ecology. N.Y. etc.: Springer, 1988. P. 75-114. (Ecol. Stud.; Vol. 67).

Remphrey W.R., Powell G.R. Crown architecture of *Larix laricina* samplings: production and desposition of foliage and their simulation // Canad. J. Bot. 1988. Vol. 66, N 11. P. 2234-2246.

Rhodenbaugh E.J., Pallardy S.D. Water stress, photosynthesis and early growth patterns of cuttings of three *Populus* clones // Tree Physiol. 1993. Vol. 13, N 2. P. 213-226.

Robinson P.P., Shands W.A., Storman C.L., Simpson G.W. An improved optical planimeter for measuring the area of detached leaves used in estimating populations of aphids // J. Econ. Entomol. 1970. Vol. 63, N 4. P. 1159-1162.

Robinson S.K., Holmes R.T. Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds // Auk. 1984. Vol. 101, N 4. P. 672-684.

Rogers R., Hinckley T.M. Foliar weight and area related to current sapwood area in oak // Forest Sci. 1979. Vol. 25, N 2. P. 298–303.

Roloff A., Römer H.-P. Beziehungen zwischen Krone und Wurzel bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) // Allg. Forst.- und Jagdzeitung. 1989. Bd. 190, H. 9/10. S. 200–205.

Roth I. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure. The Hague: Junk, 1984. 522 p. (Tasks Veget. Sci.; Vol. 6).

Rothacher I.S., Blow F.E., Potts S.M. Estimating the quantity of tree foliage in oak stands in the Tennessee Valley // J. Forest. 1954. Vol. 52, N 4. P. 169–173.

Rundel R.W. (coordinator). Vegetation, nutrition and climate – data tables. (2). Foliar analysis // Mediterranean-type ecosystems: A data source book. Dordrecht: Kluwer, 1988. P. 63–88. (Tasks Veget. Sci.; Vol. 19).

Running S.W. Relating plant capacitance to the water relations of *Pinus contorta* // Forest. Ecol. Manag. 1980. Vol. 2. P. 237–252.

Running S.W. Microclimate control of forest productivity: analysis by computer simulation of annual photosynthesis/transpiration balance in different environments // Agr. and Forest Meteorol. 1984. Vol. 32, N 3/4. P. 267–288.

Running S.W., Coughlan J.C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes // Ecol. Modell. 1988. Vol. 42. P. 125–154.

Saeki T., Nomoto N. On the seasonal change of photosynthetic activity of some deciduous and evergreen broadleaf trees // Bot. Mag. Tokyo. 1958. Vol. 71. P. 235–241.

Sakai S. Patterns of branching and extension growth of vigorous sapling of Japanese *Acer* species in relation to their regeneration strategies // Canad. J. Bot., 1987. Vol. 65, N 8. P. 1578–1585.

Sampson A.W., Samisch R. Growth and seasonal changes in composition of oak leaves // Plant Physiol. 1935. Vol. 10, N 4. P. 735–751.

Sanderson J.B., Daynard T.B., Tollenaar M. A mathematical model of the shape of corn leaves // Canad. Plant Sci. 1981. Vol. 61, N 4. P. 1009–1011.

Sandrino C.R., Hernandez M.L. Nuevo metodo para determinar el area de las hojas de *Pinus caribaea* Morelet var. *caribaea* // Cene. boil. / Acad. Cienc. Cuba. 1986. N 16. P. 111–114.

Sarmiento G., Monasterio M. Life form and phenology // Ecosystem of world. Vol. 13. Tropical savannas. Amsterdam etc.: Elsevier, 1983. P. 79–108.

Sastry K.P., Reddi G.H.S., Reddy M.N. Estimation of leaf area in finger millet // Intern. J. Agr. Sci. 1977. Vol. 47, N 8. P. 421–423.

Satoo T. Primary production and distribution of produced dry matter in a plantation of *Cinnamomum camphora* // Bull. Tokyo Univ. Forest. 1968. N 64. P. 241–275.

Satoo T. Primary production in a plantation of Japanese larch, *Larix leptolepis*: a summarized report of IPTF-66 KOIWAI // J. Jap. Forest Soc. 1970. Vol. 52, N 5. P. 154–158.

Satoo T. A quantitative estimation of sporophyte development in *Dryopteris filix mas* (L.) Schott. determined from the overwintering phenology in the leaf // Flora. 1987. Bd. 179, H. 2. S. 99–108.

Satoo T., Madgwick H.A.I. Forest biomass. The Hoque: Junk, 1982. 152 p.
Satoshi Y., Masami I. Role of forest canopies in the collection and neutralization of airborne acid substances // Sci. Total Environ. 1989. Vol. 84. P. 35-43.

Savoie J.-M., Comps B., Letouzey J. Bilan hydrique de hêtraies mixtes en relation avec le compartement et la regeneration du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) // Acta oecol. 1988. Vol. 9, N 3. P. 285-300.

Schäfer C.H., Krieger H. Modeling the responses of mature forest trees to air pollution // Geo Journal. 1988. Vol. 17, N 2. P. 279-287.

Schäfer C.H., Lüttge U. Effects of high irradiances on photosynthesis growth and crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Kalanchoë uniflora* // Oecologia. 1988. Vol. 75, N 4. P. 567-574.

Schmid J.M., Morton M.B. Distribution of foliage on open-grown white fir and Douglas-fir in northern New Mexico, USA // Canad. J. Forest Res. 1981. Vol. 11, N 3. P. 615-619.

Schneider W., Staudt G. Eine einfache Methode zur Bestimmung von Blattflächen bei Reben // Mitt. Klosterneuburg. 1981. H. 31; N 5. S. 186-189.

Schöpfer W. Beiträge zur Erfassung des Assimilationsapparatus der Fichte // Schriftenr. Landesforstverwaltung Baden-Wurtemberg. 1961. Bd. 10. S. 1-127.

Schowalter T.D., Hargrove W.W., Crossley D.A., Jr. Herbivory in forested ecosystem // Annu. Rev. Entomol. 1986. Vol. 31. P. 177-196.

Schroeder P.E., McCandlish B., Waring R.H., Perry D.A. The relationship of maximum canopy leaf area to forest growth in eastern Washington // North-West Sci. 1982. Vol. 56, N 2. P. 121-130.

Schuler T.M., Smith F.W. Effect of species mix on size / density and leaf area relation in southwest *Pinion / Juniper* woodlands // Forest Ecol. Manag. 1988. Vol. 25, N 3/4. P. 211-220.

Schulze E.-D. Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland // Flora. 1970. Bd. 159. H. 1/2. S. 177-232.

Schulze E.-D. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations // Physiological plant ecology. II. Now series. Vol. 12b. Water relations and carbon assimilation. B. etc.: Springer, 1982. P. 615-676.

Schulze E.-D., Fuchs M., Fuchs M.I. Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest in Northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO₂-uptake in different crown layers // Oecologia. 1977. Vol. 29, N 1. P. 43-61.

Schulze E.-D., Kelliher P.M., Körner Ch. et al. Relationships between maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate and plant nitrogen nutrition: A global ecology scaling exercise // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1994. Vol. 25. P. 629-660.

Schulze E.-D., Schulze W., Kelliher F.M. et al. Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian *Larix* stands in Eastern Siberia // Canad. J. Forest Res. 1995. Vol. 25, N 6. P. 943-960.

Sepaskhah A.R. Estimation of individual and total leaf areas of safflowers // Agron. J. 1977. Vol. 69, N 5. P. 783-785.

Šestac Z., Solarova J., Zima J., Vaclavik J. Effect of growth irradiance on photosynthesis and transpiration in *Phaseolus vulgaris* // Biol. Plant. 1978. Vol. 20, N 3. P. 234–238.

Shaw R.H., Den Hartog G., Neumann H.H. Influence of foliar density and thermal stability on profiles of Reynolds stress and turbulence intensity in a deciduous forest // Boundary-Layer Meteorol. 1988. Vol. 45, N 4. P. 391–409.

Shelburne V.B., Readton J.C., Paynter V. The effects of acid rain and ozone on biomass and leaf area parameters of shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.) // Tree Physiol. 1993. Vol. 12, N 1. P. 161–172.

Shelton M.G., Switzer G.L. Variation in the surface area relationships of loblolly pine fascicles // Forest Sci. 1984. Vol. 3, N 2. P. 355–363.

Shepherd K.R., Sa-ardavut P. Allometric relationships between leaf dry weight and leaf area in provenances // Austral. For. Res. 1984. Vol. 14, N 4. P. 265–270.

Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory I. Basic analyses // Jap. J. Ecol. 1964a. Vol. 14, N 3. P. 97–105.

Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology // Ibid. 1964b. Vol. 14, N 4. P. 133–139.

Sievänen R., Burk T.E., Ek A.R. Construction of a stand growth model utilizing photosynthesis and respiration relationships in individual trees // Canad. J. Forest Res. 1988. Vol. 18, N 8. P. 1027–1035.

Singh K.A., Desai A.R. Tree response to defoliation – a review // Agr. Rev. 1998. Vol. 19, N 2. P. 105–119.

Small E. Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants // Canad. J. Bot. 1972. Vol. 50, N 11. P. 2227–2239.

Smith D., Stuckmeyer B.E. Gross morphology and starch accumulation in leaves of alfalfa grown at high and low temperatures // Crop Sci. 1974. Vol. 14, N 3. P. 433–436.

Smith R.B., Waring R.H., Perry D.A. Interpreting foliar analyses from Douglas-fir as weight per unit of leaf area // Canad. J. Forest Res. 1981. Vol. 11, N 3. P. 593–598.

Smith W. K., Schoettle A.W., Cui M. Importance of the method of leaf area measurement to the interpretation of gas exchange of complex shoots // Tree Physiol. 1991. Vol. 8, N 2. P. 121–127.

Sobrado M.A. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species // Funct. Ecol. 1991. Vol. 5, N 5. P. 608–616.

Sobrado M.A., Medina E. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the «bana» vegetation of the Amazonas // Oecologia. 1980. Vol. 45; N 3. P. 341–345.

Spanner M.A., Pierce L.L., Running S.W., Peterson D.L. The seasonality of AVHRR data of temperate coniferous forests: relationship with leaf area index // Remote Sensing. Environ. 1990. Vol. 33. P. 97–112.

Spanner M.A., Teuber K.B., Acevedo W. et al. Remote sensing of the leaf area index of temperate coniferous forests // Symp. on machine proceeding of remotely sensed data. 1984.

Specht R.L., Specht A. Canopy structure in *Eucalyptus*-dominated communities in Australia along climatic gradients // Acta oecol. 1989. Vol. 10, N 2. P. 191-213.

Stachurski A., Zimka J.R. Methods of studying forest ecosystems: leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees // Ecol. Pol. 1975. Vol. 23, N 4. P. 637-648.

Stand M., Bertin N. Light and temperature dependence of the emission of cyclic and acyclic monoterpenes from holm oak (*Quercus ilex* L.) leaves // Plant, Cell and Environ. 1998. Vol. 21, N 4. P. 385-395.

Starzeski B. Ecophysiological investigation on photosynthetic productivity of leaves of chosen tree species // Pol. Ecol. Stud. 1975. Vol. 1, N 1. P. 51-63.

Steubing L. Untersuchungen zur Empfindlichkeit der Waldbödenflora gegenüber Luftverunreinigungen im Schiftenberger Forst // Oberhess. Naturwiss. Ztschr. 1987, N 49. S. 11-23.

Steubing L., Klee R. Vergleichende Untersuchungen zur Staubfilterwirkung von Laub- und Nadelgehölzen // Andew. Bot. 1970. Bd. 44, H. 1/2. S. 73-85.

Stewart G.R., Gracia C.A., Hegarty E.E., Specht R.L. Nitrate reductase activity and chlorophyll content in sun leaves of subtropical Australian closed-forest (reinform) and open-forest communities // Oecologia. 1990. Vol. 82, N 4. P. 544-551.

Stickler F.C., Pauli A.W. Leaf removal in green *Sorghum*. I. Effects of certain defoliation treatments on yield and components of yield // Agron. J. 1961. Vol. 53. N 2. P. 99-102.

Strong T.F., Zavitcovski T. Morphology of jack pine and tamarack needles in dense stands. 1978. 6 p. (US Forest Serv. Res. Pap.; NC-153).

Suzuki M., Tange T., Suzuki T., Suzuki S. Growth and biomass of manmade *Zelkova serrata* stands in Tokyo University forest in Chiba // Bull. Tokyo Univ. Forest. 1990. N 82. P. 113-130.

Suzuki T., Jacalne D.V. Above-ground biomass and the growth of bamboo stands in the Philippines // Jap. Agr. Res. Quart. 1986. Vol. 20, N 1. P. 85-91.

Swank W.T., Schreuder H.T. Comparison of three methods of estimating surface area and biomass for a forest of young eastern white pine // Forest Sci. 1974. Vol. 20, N 1. P. 91-100.

Swank W.T., Waide J.B., Crossley D.A., Jr., Todd R.D. Insect defoliation enhances nitrate export from forest ecosystems // Oecologia. 1981. Vol. 51, N 3. P. 297-299.

Tadaki Y. Some discussions on the leaf biomass of forest stands and trees // Bull. Gov. Forest Exp. Station Meguro. 1966. N 184. P. 135-159.

Tadaki Y. Studies on the production structure of forest. XVII. Vertical change of specific leaf area in forest canopy // J. Jap. Forest Soc. 1970. Vol. 52. P. 263-268.

Tadaki Y. Biomass of forests with special reference to the leaf biomass of forests in Japan // Ibid. 1976. Vol. 58. P. 416-423.

Tadaki Y., Hatiya K., Tochiaki K. Studies on the production of forest. XV.

Primary productivity of *Fagus crenata* in plantation // *Ibid.* 1969. Vol. 51, N 12. P. 331–339.

Takahashi K., Seino T., Kohyama T. Responses to canopy openings in architectural development of saplings in eight deciduous broad-leaved tree species // *Canad. J. Forest Res.* 2001. Vol. 31, N 8. P. 1336–1247.

Tanner E.V.I. Studies on the biomass and productivity in a series of mountain rein forests in Jamaica // *J. Ecol.* 1980. Vol. 68, N 2. P. 573–588.

Tateno R., Morozumi S., Takeda H. Interspecific comparison of leaf area loss caused by insect herbivores in relation to leaf properties in a cool temperate deciduous broad-leaved forest // *Jap. J. Forest Environ.* 2003. Vol. 45, N 1. P. 29–33.

Taylor F.I. Some aspects of the development of mango (*Mangifera indica* L.) leaves. I. Leaf area, dry weight and water content // *New Phytol.* 1970. Vol. 69, N 2. P. 377–394.

Terashima I., Araya T., Miyazawa S.-I. et al. Construction and maintenance of the optimal photosynthetic systems of the leaf, herbaceous plant and tree: an eco-developmental treatise // *Ann. Bot.* 2005. Vol. 95, N 3. P. 507–519.

Thompson F.B., Leyton L. Method for measuring leaf surface area of complex shoots // *Nature.* 1971. Vol. 229, N 5286. P. 572.

Thompson M.L., Zhang H., Kazemi M., Sandor I.A. Contribution of organic matter to cation exchange capacity and specific surface area of fractionated soil materials // *Soil Sci.* 1989. Vol. 148, N 4. P. 250–257.

Tieren L. Über die Grosse der Nadelfläche einiger Kiferbestände // *Medd. Statens Stogsförsöksanstalt.* 1927. Vol. 23. P. 295–336.

Tipton J.L. Variation in desert willow flower and leaf size // *Hort. Sci.* 1987. Vol. 22, N 5. P. 938–939.

Tjolker M.G., Oleksyn J., Reich P.B. Temperature and ontogeny mediate growth response to elevated CO₂ in seedlings of five boreal tree species // *New Phytol.* 1998. Vol. 140, N 2. P. 197–210.

Tokar F. Leaf area and dry matter production of the aboveground biomass of various types of chestnut tree (*Castanea sativa* Mill.) stands // *Ekologia (ČSSR).* 1984. Vol. 3, N 2. P. 139–148.

Tokar F. Biomass of selected foreign woody species in the forest of SW Slovakia (in Slovak). Bratislava. VEDA, 1987. 116 p.

Trabaud L., Méthy M. Modification dans le système photosynthétique de réponses apparaissant après feu de deux espèces ligneuses dominantes des garrigues méditerranéennes // *Acta oecol.* 1988. Vol. 9, N 3. P. 229–243.

Trautner F., Eiden R. A measuring device to quantify deposition of fog water and ionic input by fog on small spruce trees // *Trees.* 1988. Vol. 2, N 2. P. 92–95.

Troeng E., Linder S. Gas exchange in 20-year-old stand of Scots pine. I. Net photosynthesis of current and one-year-old shoots within and between seasons. II. Variation in net photosynthesis and net photosynthesis and transpiration within and between trees // *Physiol. plant.* 1982. Vol. 54, N 1. P. 7–23.

Troumbis A.Y., Trabaud L. Some questions about flammability in fire ecology // *Acta oecol.* 1989. Vol. 10, N 2. P. 167–175.

Tuba Z. Examination of the vertical pigment structure in an oak forest // *Acta bot. Acad. sci. hung.* 1977. Vol. 23, N 3/4. P. 413–426.

Tucker G.F., Emmingham W.H. Morphological changes in leaves of residual western hemlock after clear and shelterwood cutting // For. Sci. 1977. Vol. 23. P. 195-202.

Tucker G.F., Huncley T.M., Lewerenz J., Jiang S. Adjustment of foliar morphology in the acclimation of understory pacific silver fir following clear-cutting // Forest Ecol. Manag. 1987. Vol. 21, N 3/4. P. 249-268.

Tuomi J., Niemelä P., Jussila I. et al. Delayed budbreak: a defensive response of mountain birch to early-season defoliation? Oikos. 1989. Vol. 54, N 1. P. 87-91.

Tuomisto H. Use of *Picea abies* needles as indicator of air pollution: epicuticular wax morphology // Ann. Bot. Fenn. 1988. Vol. 25, N 4. P. 351-364.

Tyree M.T., Graham M.E.D., Cooper K.E., Bazos L.J. The hydraulic architecture of *Thuja occidentalis* // Canad. J. Bot. 1983. Vol. 61, N 8. P. 2105-2111.

Tyree M.T., Sperry J.S. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem disfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model // Plant Physiol. 1988. Vol. 88. P. 574-580.

Tyree M.T., Sperry J.S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism // Annual Review of Plant Physiol. and Plant Mol. Biol. 1989. Vol. 40. P. 19-38.

Umeda Y., Tujii T., Inoue T. et al. The relation of ground-water depth to invasion of Sas in Sarobetsu peatland // Meteorol. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 1988. Vol. 16, N 1. P. 30-81.

Urban O., Pokorny R., Kalina J., Marek M.V. Control mechanisms of photosynthetic capacity under elevated CO₂ concentration: evidence from three experiments with Norway spruce trees // Photosynthetica. 2003. Vol. 41, N 1. P. 69-75.

Valadares F., Hernandez L., Dobarro I. et al. The ratio of leaf total photosynthetic plastic response to light of green-stemmed leguminous shrub seedlings // Ann. Bot. 2003. Vol. 91, N 5. P. 577-584.

Valentine H.T. Tree-growth models: derivations employing the pipe-model theory // J. Theor. Biol. 1985. Vol. 117, N 4. P. 579-585.

Vanseveren J.P. Evolution saisonnière de la masse foliaire, de la quantité de chlorophylles et de l'index foliaire // Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 1973. Vol. 106, N 2. P. 289-303.

Vanseveren J.P., Herbauts J. Index foliare, paramètres foliaires et caractéristiques édaphiques stationnelles dans quelques peuplements forestiers de Lorraine belge // Ann. Sci. Forest. 1977. Vol. 34, N 3. P. 215-229.

Vašiček F. Structure and biomass of the herb layer // Floodplain forest ecosystem. Vol. 1. Before water management measures / Ed. M. Penka et al. Praha: Academia, 1985a. P. 121-169.

Vašiček F. The shrub layer in the ecosystem of the floodplain forest // Ibid. 1985b. P. 121-170.

Verduin J. Photosynthesis in conifers computed per unit leaf area, dry weight, volume, chlorophyll content and respiratory rate // Ecology. 1959. Vol. 40, N 4. P. 738.

Viragh K. Wachstumsanalyse der Sonnen- und Schattenblätter von *Quercus cerris* und *Quercus petraea* // Acta bot. Acad. sci. hung. 1979. Vol. 25, N 1/2. P. 143-164.

Vitousek P.M., Matson P.A., Turner D.R. Elevational and age gradients in Hawaiian mountain rainforest: foliar and soil nutrients // *Oecologia*. 1988. Vol. 77, N 4. P. 565–570.

Vlcek J., Cheung E. Fractal analysis of leaf shapes // *Canad. J. Forest Res.* 1986. Vol. 16, N 1. P. 124–127.

Vooková B. Overground shrub layer biomass in the forest ecosystems of the Male Karpaty in MAB areas, transection I // *Biologia (ČSSR)*. 1981. Vol. 36, N 7. P. 531–538.

Vooková B., Eliáš P. Vplyv obmedzenia plochy listových čepeli driaňa obyčajneho (*Cornus mas* L.) na niektoré ich vlastnosti // *Ibid.* 1988. Vol. 43, N 9. P. 821–828.

Vose J.M. Patterns of leaf area distribution within crowns of nitrogen and phosphorus-fertilized loblolly pine trees // *Forest Sci.* 1988. Vol. 34, N 3. P. 564–573.

Vose J.M., Allen H.L. Leaf area, stemwood growth, and nutrition relationships in loblolly pine // *Ibid.* 1988. Vol. 34, N 3. P. 547–563.

Vreštiak P. Answertung der Winterlinde (*Tilia cordata* Mill.) nach der Grösse der Blattfläche in den Objekten des städtischen Grüns von Nitra // *Folia Dendrol. (Bratislava)*. 1985. Vol. 12. P. 89–109.

Vreštiak P. Evaluation of planar and spatial development of leaf biomass in horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) in urban greenery // *Ekologia (ČSSR)*. 1986a. Vol. 5, N 1. P. 33–47.

Vreštiak P. Development of the Norway maple (*Acer platanoides* L.) leaf biomass in urban greenery // *Ibid.* 1986b. Vol. 5, N 2. P. 147–160.

Vreštiak P. Development of leaf surface area of plane maple-leaf tree (*Platanus acerifolia* [Ait.] Willd) biomass in urban greenery // *Ibid.* 1988. Vol. 5, N 2. P. 147–162.

Vuorisalo T. Walls M., Kuitunen H. Gollmite (*Eriphytes laevis*) infestation and leaf removal effect growth of leaf area in black alder (*Alnus glutinosa*) short shoots // *Oecologia*. 1990. Vol. 84, N 1. P. 122–125.

Vyas L., Garg R.K., Ranawan M.P.S., Shrimal R.L. Studies on the production relations of deciduous forests of semiarid zone of Rajasthan (India) // *Biologia (ČSSR)*. 1973a. Vol. 28, N 7. P. 499–506.

Vyas L.N., Kanawat P.S., Garg K.K. Studies on the production relations of deciduous forests of semi-arid zone of Rajasthan (India). Plant biomass and net production of *Adina cordifolia* Hook. f. // *Forstwiss. Cbl.* 1973b. Bd. 92, H. 6. S. 343–349.

Vyscot M. Biomass production of the tree layer in a floodplain forest near Lednice // *Oslo biomass studies: XVI Intern. Congr. IUFRO. Pap. Pres. Meet.* S4.01. Oslo, 1976.

Waggoner P.E., Berger R.D. Defoliation, disease, and growth // *Phytopathology*. 1987. Vol. 77, N 3. P. 393–398.

Wallace L.L., Dunn E.L. Comparative photosynthesis of three canopy phase successional tree species // *Oecologia*. 1980. Vol. 45, N 3. P. 331–340.

Walters M.B., Reich P.B. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings // *Ecology*. 1996. Vol. 77, N 3. P. 841–853.

Wargo P. Correlations of leaf area with length and width measurements of leaves of black oak, white oak and sugar maple. 1978. 3 p. (USDA Forest Serv. Res. Note; NE-256).

Waring R.H. Estimates of forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area // *Adv. Ecol. Res.* 1983. Vol. 13. P. 327-354.

Waring R.H. Imbalanced forest ecosystems: assessments and consequences // *For. Ecol. Manag.* 1985. Vol. 12. P. 93-112.

Waring R.H. Characteristics of trees predisposed to die // *BioScience.* 1987. Vol. 37, N 8. P. 569-574.

Waring R.H., Emmingham W.H., Gholz H.L., Grier C.C. Variation in maximum leaf area of coniferous forests in Oregon and its ecological significance // *Forest Sci.* 1978. Vol. 24, N 1. P. 131-140.

Waring R.H., Gholz H.L., Grier C.C., Plummer M.L. Evaluating stem conducting tissue as an estimator of leaf area in four woody angiosperms // *Canad. J. Bot.* 1977. Vol. 55, N 11. P. 1474-1477.

Waring R.H., McDonald A.J.S., Larsson S. et al. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition // *Oecologia.* 1985. Vol. 66, N 2. P. 157-160.

Waring R.H., Newman K., Bell J. Efficiency of tree crowns and stemwood production at different canopy leaf densities // *Forestry.* 1981. Vol. 54, N 2. P. 129-137.

Waring R.H., Running S.W. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir // *Plant Cell Environ.* 1978. Vol. 1. P. 131-140.

Waring R.H., Schlesinger W.H. Forest ecosystems: concepts and management. Orlando etc.: Acad. press, 1985. 340 p.

Waring R.H., Schroeder P.E., Oren R. Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area // *Canad. J. Forest Res.* 1982. Vol. 12, N 3. P. 556-560.

Waring R.H., Thies W.G., Muscato D. Stem growth per unit of leaf area: a measure of tree vigor // *Forest Sci.* 1980. Vol. 26, N 1. P. 112-117.

Warren Ch., Adams M. Trade-offs between the persistence of foliar and productivity in two *Pinus species* // *Oecologia.* 2000. Vol. 124, N 4. P. 487-494.

Wassink E.C., Richardson S.D., Pieters G.A. Photosynthetic adaptation to light intensity in leaves of *Acer pseudoplatanus* // *Acta bot. nederl.* 1956. Vol. 5, N 3. P. 247-256.

Watanabe M., Koizumi H. Correlation between trunk and branch age in trees as a new parameter in the analysis of tree architecture // *Vegetatio.* 1986. Vol. 68, N 2. P. 103-108.

Watson D.J. Comparative physiological studies in the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years // *Ann. Bot.* 1947. Vol. 11, N 41. P. 41-76.

Watson D.J. The dependence of net assimilation rate on leaf-area index // *Ibid.* 1958. Vol. 22, N 85. P. 37-54.

Webb L.J. A physiognomic classification of Australian rain forests // *J. Ecol.* 1959. Vol. 47. P. 551-570.

Wen D., Kong G., Lin Z., Ye W. A comparative study on the growth responses to light intensity in seedlings of four subtropical tree species // J. Trop. Subtrop. Bot. 1999. Vol. 7, N 2. P. 125–132.

Wendt C.W., Haas R.H., Runkles J.R. Area measurement of mesquite (*Prosopis glandulosa*) leaves by using leaf-length measurements // Bot. Gaz. 1967. Vol. 128, N 1. P. 22–24.

Werger M.J.A., Dusink E.M., Fliervoet L.M. Types of phytomass and leaf area index profiles in grassland vegetation // Vegetatio. 1986. Vol. 65, N 1. P. 39–45.

Werger M.J.A., Laar E.M.J.M. van. Seasonal changes in the structure of the herb layer of a deciduous woodland // Flora. 1985. Bd. 176. H. 5/6. S. 351–364.

Werk K.S., Oren R., Sculze E.-D. et al. Performance of two *Picea abies* (L.) Karst. stands at different stages of decline. III. Canopy transpiration of green trees // Oecologia. 1988. Vol. 76, N 4. P. 519–524.

West P.W., Wells K.F. Estimation of leaf weight of standing trees of *Eucalyptus regnans* // Canad. J. Forest Res. 1990. Vol. 20, N 11. P. 1732–1738.

Westman W.E., Rogers R.W. Biomass and structure of a subtropical eucalypt forest, North Stradbroke Island // Austral. J. Bot. 1977. Vol. 25, N 1. P. 171–191.

Westoby M. Self-thinning driven by leaf area not by weight // Nature. 1977. Vol. 265, N 5592. P. 330–331.

Westoby M., Falster D.S., Moles A.T. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2002. Vol. 33. P. 125–159.

White P.S. Corner's rules in eastern deciduous trees: allometry and its implications for the adaptive architecture of trees // Bull. Torrey Bot. Club. 1983a. Vol. 110, N 2. P. 203–212.

White P.S. Evidence that temperate east north American evergreen woody plants follow Corner's rules // New Phytol. 1983b. Vol. 95, N 1. P. 139–145.

Whitehead D. The estimation of foliage area from sapwood basal area in Scots pine // Forestry. 1978. Vol. 51, N 2. P. 137–149.

Whitehead D., Edwards W.R.N., Jarvis P.G. Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta* // Canad. J. Forest Res. 1984. Vol. 14, N 6. P. 940–947.

Whitehead D., Jarvis P.G., Waring R.H. Stomatal conductance, transpiration and resistance to water uptake in a *Pinus sylvestris* spacing experiment // Ibid. 1984. Vol. 14, N 5. P. 692–700.

Whittaker R.H. Net production relations of shrub in the Great Smoky mountains // Ecology. 1962. Vol. 43, N 3. P. 357–377.

Whittaker R.H. Net production of heath bogs and forest heaths in the Great Smoky mountains // Ecology. 1963. Vol. 44, N 1. P. 176–182.

Whittaker R.H., Bormann F.H., Likens G.E., Siccama T.G. The Hubbard Brook ecosystem study forest biomass and production // Ecol. Monogr. 1974. Vol. 44, N 2. P. 233–252.

Whittaker R.H., Cohen N., Olson J.S. Net production relations of tree species at Oak Ridge, Tennessee // Ecology. 1963. Vol. 44, N 4. P. 806–810.

- Whittaker R.H., Garfine V. Leaf characteristics and production in *Rhododendron maximum* // Ibid. 1962. Vol. 43, N 1. P. 120-125.
- Whittaker R.H., Woodwell G.M. Surface area relations of woody plants and forest communities // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54, N 8. P. 931-939.
- Whittaker R.H., Woodwell G.M. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York // Ecology. 1968. Vol. 56, N 1. P. 1-25.
- Wijk M.T., van Williams M., Shaver G.R. Tight coupling between leaf area index and foliage N content in arctic plant communities // Oecologia. 2005. Vol. 142, N 3. P. 421-427.
- Williams R.F. Estimation of leaf area for agronomic and plant physiological studies // Austral. J. Agr. Res. 1954. Vol. 5, N 2. P. 235-246.
- Willstätter R., Stoll A. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlendäure. B.: Springer, 1918. 448 S.
- Wilson B.F. Tree branches as population of twigs // Canad. J. Bot. 1989. Vol. 67, N 2. P. 434-442.
- Wilson D., Cooper J.P. Apparent photosynthesis and leaf characters in relation to leaf position and age, among contrasting *Lolium* genotypes // New Phytol. 1969. Vol. 68, N 3. P. 645-655.
- Wilson J.R. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. III. Tissue water relations // Austral. J. Plant Physiol. 1977. Vol. 4, N 5. P. 733-743.
- Wolege J., Gewiss O.K. The effect of temperature during growth on subsequent rate of photosynthesis in leaves of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) // Ann. Bot. 1969. Vol. 33 (133), N 4. P. 897-913.
- Woodward F.I. The climatic control of the altitudinal distribution of *Sedum roseum* (L.) Scop and *S. telephyum* L. II. The analysis of plant growth in controlled environments // New Phytol. 1975. Vol. 74, N 2. P. 335-348.
- Woodward F.I. The differential temperature responses of the growth of certain plant species from different altitudes. I. Growth analysis of *Phleum alpinum* L., *P. bertolonii* D.C., *Sesleria albicans* Kit., and *Dactylis glomerata* L // Ibid. 1979. Vol. 82, N 2. P. 385-396.
- Woodward F.I. The significance of interspecific leaf area to the growth of selected herbaceous species from different altitudes // Ibid. 1983. Vol. 95, N 2. P. 313-323.
- Woodward F.I., Pigott C.D. The climatic control of the altitudinal distribution of *Sedum roseum* (L.) Scop and *S. telephyum* L. I. Field observations // Ibid. i 1975. Vol. 74, N 2. P. 323-334.
- Wooge J.D., Barden J.A. Seasonal changes in specific leaf weight and leaf anatomy of apple // Hort Sci. 1987. V. 22, N 2. P. 292-294.
- Wullschlegel S.D., Norby R.J., Hendrix D.L. Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment // Tree Physiol. 1992. Vol. 10, N 1. P. 21-31.
- Yamamoto T., Yamaguchi E. A quick analyzing system of tree form and structure of leaf canopy of fruit trees. Development of a new system with two -side- photographs // Bull. Yamagata Univ. Agr. Sci. 1989. Vol. 10, N 4. P. 869-901.

Yamamura J. Matter economical roles of the evergreen foliage of *Aucuba japonica*, an understory shrub in the warm temperate region of Japan. I. Leaf demography, productivity and dry matter economy // *Bot. Mag. Tokyo*. 1986. Vol. 99. P. 323-332.

Yamashita N., Ishida A., Kushima H., Tanaka N. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan // *Oecologia*. 2000. Vol. 125, N 3. P. 412-419.

Yoder B.J., Ryan M.G., Waring R.H. et al. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees // *For. Sci.* 1994. Vol. 40, N 3. P. 513-523.

Young D.R. Crown architecture, light interception, and stomatal conductance patterns for sympatric deciduous and evergreen species in a forest understory // *Canad. J. Bot.* 1985. Vol. 63, N 12. P. 2425-2429.

Young D.R., Smith W.K. Influence of sunlight on photosynthesis, water relations, and leaf structure in the understory species *Arnica cordifolia* // *Ecology*. 1980. Vol. 61, N 6. P. 1380-1390.

Zavitkovski J. Structure and seasonal distribution of litterfall in young plantations of *Populus Tristis*≠1' // *Plant and Soil*. 1981. Vol. 60, N 3. P. 409-422.

Zimmerman M.H. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees // *Canad. J. Forest Res.* 1978. Vol. 56, N 18. P. 2286-2295.

Zimmerman M.H. Xylem structure and the ascent of sap. B. etc.: Springer, 1983. 143 p.

Zimmerman M.H., Brown C.L. Trees: structure and function. N.Y.: Springer, 1971. 336 p.

Zutter B.R., Gjertad D.H., Glover G.R. Effects of interfering vegetation on biomass fascicle morphology and leaf area of loblolly pine seedlings // *Forest Sci.* 1986. Vol. 32, N 4. P. 1016-1031.

Приложения

Вопросы, связанные с применением...

1. ...

2. ...

3. ...

4. ...

5. ...

6. ...

7. ...

8. ...

9. ...

10. ...

11. ...

12. ...

13. ...

14. ...

15. ...

16. ...

17. ...

18. ...

19. ...

20. ...

21. ...

22. ...

23. ...

24. ...

25. ...

26. ...

27. ...

28. ...

29. ...

30. ...

31. ...

32. ...

33. ...

34. ...

35. ...

36. ...

37. ...

38. ...

39. ...

40. ...

41. ...

42. ...

43. ...

44. ...

45. ...

46. ...

47. ...

48. ...

49. ...

50. ...

51. ...

52. ...

53. ...

54. ...

55. ...

56. ...

57. ...

58. ...

59. ...

60. ...

61. ...

62. ...

63. ...

64. ...

65. ...

66. ...

67. ...

68. ...

69. ...

70. ...

71. ...

72. ...

73. ...

74. ...

75. ...

76. ...

77. ...

78. ...

79. ...

80. ...

81. ...

82. ...

83. ...

84. ...

85. ...

86. ...

87. ...

88. ...

89. ...

90. ...

91. ...

92. ...

93. ...

94. ...

95. ...

96. ...

97. ...

98. ...

99. ...

100. ...

Приложение 1

Значение удельной листовой поверхности (SLA) листьев (расчет на одностороннюю поверхность) и хвои (расчет на проекционную поверхность) деревьев, кустарников и кустарничков

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
Лиственные древесные растения, кустарники и кустарнички					
<i>Acacia molissima</i>	Япония	98		1	Tadaki, 1976
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> (сеянцы)	35°18'N; 135°43'E 42°40'N; 141°36'E	127.8		2	Tateno et al., 2003
<i>Acer campestre</i>	СССР, Болгария, ЧССР	150 → 250	328 → 476	14	Takachashi et al., 2001
<i>Acer circinatum</i>	США: шт. Орегон	460	105 → 400	2	Eliaš, Masarovičova, 1980
<i>Acer grandidentata</i>	США: шт. Юта	162.5	440–617		Waring et al., 1977
<i>Acer mono</i>	Япония	133.3		2	Comstock, Ehleringer, 1990
сеянцы		277–352		1	Tateno et al., 2003
<i>Acer hircanum</i>	СССР	248		1	Takachashi et al., 2001
<i>Acer negundo</i>	США, СССР, Германия	200 → 300	146 → 380	7	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Acer palmatum</i> (сеянцы)	Япония	282–362		1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Acer pennsylvanicum</i>	США, СССР, Германия	340–400		2	Takachashi et al., 2001
<i>Acer platanoides</i>	Европа	180 → 294	140 → 810	11	Jurik, 1986
<i>Acer pseudoplatanus</i>	СССР, Бельгия, Германия	140–180	142–280	5	Горышина и др., 1979
<i>Acer rubrum</i>	США, Канада	140 → 243	88 → 475	2	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Acer saccharinum</i>	США, Канада	144–278		3	Hutchinson et al., 1986
подрост		294 → 490*			McClendon, McMillen, 1982
<i>Acer saccharum</i>	США	150 → 200	94 → 400	9	Jurik, 1986

<i>Acer sieboldianum</i>	35°18'N; 135°43'E	155.0*		1	Tateno et al., 2003
<i>Acer spicatum</i>	США	243–360	243 → 351	3	Hagen, Chabot, 1986
<i>Acer tataricum</i>	СССР, Болгария	206 → 400		2	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Actinodaphne</i> sp.	Новая Гвинея	79.8		1	Edwards, 1977
<i>Adenostoma fasciculata</i>	США: шт. Калифорния	125		1	Rundel, 1988
<i>Adina cordifolia</i>	Индия	41.4		1	Vyas et al., 1973
<i>Aesculus pseudocastanus</i>	СССР, Германия	164 → 290	156 → 667	3	Цельникер, 1978
<i>Aesculus turbinata</i>	35°18'N; 135°43'E	150.0*		1	Tateno et al., 2003
<i>Aextoxicon punctatum</i>	40°12'S; 73°26'W	78.9		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Ailantus altissima</i>	СССР	266	226–308	1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Albizzia falcata</i>	Япония	130 → 147		1	Kawahara et al., 1981
<i>Allocasuarina pusilla</i>	Австралия	26.3		1	Rundel, 1988
<i>Alnus fruticosa</i>	СССР: Сибирь	200		1	Поздняков и др., 1969
<i>Alnus glutinosa</i>	Европа	190–230	120–283	5	De Slover et al., 1964
<i>Alnus hirsuta</i>	СССР, Япония		177–102	2	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Alnus incana</i>	Европа	120 → 303	114 → 333	6	Цельникер, 1978
<i>Alnus inocumai</i>	Япония	127 → 136		1	Kato, Segawa, 1973
<i>Alnus rubrum</i>	США, Канада	125 → 240		1	Helgerson et al., 1988
<i>Alnus rugosa</i>	Канада	110.2		1	Small, 1972
<i>Alnus sieboldiana</i>	Япония	137.2		1	Tadaki, 1966
<i>Alongium villosum</i>	Новая Гвинея	110		1	Edwards, 1977
<i>Alseis blackiana</i>	9°09'N; 79°51'W	351.9		1	Ellis et al., 2000
<i>Alstonia scholaris</i>	Индия	178.6		1	Rai, 1984
<i>Amomyrtus luma</i>	40°12'S; 73°26'W	70.9		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Ampelopsis quiquefolia</i>	Германия	319		1	Willstätter, Stoll, 1918
<i>Amphitecna tuxtensis</i>	Мексика	182–208		1	Popma et al., 1988
<i>Andromeda glaucophyllia</i>	Канада	42.4		1	Small, 1972

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Andromeda polifolia</i>	Европа	90–160	57–374	5	Каменецкая и др., 1973
<i>Annona squamosa</i>	Индия	172.2		1	Vyas et al., 1973
<i>Anogeissus latifolia</i>	Индия	90–100	90–280	2	Kandga, 1974
<i>Antidesma</i> sp.	4°34'N; 114°30'E	97–109		1	Caio, 2000
<i>Aporosa lindleyana</i>	Индия	296.2		1	Rai, 1984
<i>Arbutus meziensis</i>	США: шт. Орегон	76–84		2	Harrington et al., 1984
<i>Arbutus unedo</i>	Франция	53–57		1	Rundel, 1988
<i>Arctostaphylos alpinum</i>	68°38'N; 149°34'W	135		1	Wijk et al., 2005
<i>Arctostaphylos glandulosa</i>	США: шт. Калифорния	71		1	Kittredge, 1945
<i>Arctostaphylos glauca</i>	США: шт. Калифорния	37–79		1	Kittredge, 1945
<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	СССР: Сибирь	45		1	Протопопов, 1975
<i>Ardisia sieboldia</i>	30°20'N; 130°30'E,	83–100*		1	Hanba et al., 2000
<i>Ardisia</i> sp.	Новая Гвинея	54.1		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Argyrodendron petrolatum</i>	Австралия	41 → 88		1	Pearcy, 1987
<i>Aronia melanocarpa</i>	Канада, Эстония	94–103		2	Small, 1972
<i>Artocarpus heterophyllus</i>	Индия	170.3		1	Rai, 1984
<i>Artocarpus hirsutus</i>	Индия	61.9		1	Rai, 1984
<i>Asimina triloba</i>	США: шт. Вирджиния	365–446		1	Young, 1985
<i>Aspidosperma alba</i>	Венесуэла	46–104		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Atherosperma moschatum</i>	Тасмания	131–149		1	Read, 1985
<i>Athrotaxus selaginoides</i>	Тасмания	24 → 52		1	Read, 1985
<i>Aucuba japonica</i>	Япония	154	118 → 200	1	Yamamura, 1986

<i>Aulax cneorifolia</i>	Южная Африка	45.2 (♂); 37.6 (♀)		1	Rundel, 1988
<i>Banksia aemula</i> старые листья молодые листья	Австралия	19-46 40-52		2	Rundel, 1988
<i>Banksia marginata</i>	Австралия	45.5 → 67		1	Rundel, 1988
<i>Banksia oblongifolia</i>	Австралия	47.6-50		1	Rundel, 1988
<i>Banksia ornata</i>	Австралия	38.5		1	Rundel, 1988
<i>Banksia robur</i>	Австралия	31.2		1	Rundel, 1988
<i>Barsonima coccolobaefolia</i>	Тропические саванны	57-84		1	Sarmiento, Monasterio, 1983
<i>Barsonima crassifolia</i>	Тропические саванны	68-86		2	Sarmiento, Monasterio, 1983
<i>Barberia nervosa</i> (<i>Mahonia nervosa</i>)	США: шт. Орегон	143.8		1	Gholz et al., 1976
<i>Beilschmiedia pendula</i>	9°09'N; 79°51'W	166.2		1	Ellis et al., 2000
<i>Berberis vulgaris</i>	58°-59 °N; 22°-28 °E	131.5		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Betula alleghensis</i>	США, Канада		125-493	2	Goulet, Bellefleur, 1986
<i>Betula ermani</i>	Япония	116 → 284	до 290	3	Tadaki, 1966
<i>Betula fruticosa</i>	СССР: Сибирь	204		1	Поздняков и др., 1969
<i>Betula lutea</i>	США	230		1	Whitteker et al., 1974
<i>Betula maximowicziana</i>	Япония	200	186-312	2	Cannel, 1982
<i>Betula nana</i>	США, Европа	140-200	93-278	4	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Betula occidentalis</i> = <i>B. fontinalis</i>	США: шт. Юта	162			Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Betula papyrifera</i> подрост	США	114 → 330 203 → 256		2	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Betula pendula</i> (<i>B. verrucosa</i>)	Европа	150 → 230	120 → 658	18	Цельникер и др., 1988

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Betula platyphylla</i>	СССР, США, Япония	91 → 200	до 262	3	Jurik, 1986
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	Япония	160 → 200	100 → 375	1	Tadaki, 1966
<i>Betula populifolia</i>	Канада	111			Small, 1972
<i>Betula pubescens</i>	Европа, США, Гренландия	180 → 260	120 → 513	12	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Betula pubescens</i> var. <i>tortuosa</i>	Швеция	112-123	97-148	1	Karlsson, Nordell, 1988
<i>Betula pumila</i>	Канада	117		1	Small, 1972
<i>Betula</i> sp.	Германия, СССР	198-284		4	Hartl, 1980
<i>Berzelia lanuginosa</i>	Южная Африка	57.5		1	Rundel, 1988
<i>Bischofia javanica</i>	США: шт. Флорида	55.9		1	Lee, Graham, 1986
<i>Bowdichia vigilioides</i>	Тропические саванны	92-116		1	Sarmiento, Monasterio, 1983
<i>Brabejum stellatifolium</i>	Южная Африка	40.3		1	Rundel, 1988
<i>Brosimum alicastrum</i>	Мексика	37 → 135		1	Popma et al., 1988
<i>Brassai actinophylla</i>	США: шт. Флорида	30.8		1	Lee, Graham, 1986
<i>Bruguiera gimnorrhiza</i>	Австралия	75 → 108		1	Ball et al., 1988
<i>Bulnesia arborea</i>		110		1	Medina, 1984
<i>Vupleurum fruticosum</i>	Франция	63.3		1	Rundel, 1988
<i>Bursera simarouba</i>	США: шт. Флорида	52.1		1	Lee, Graham, 1986
<i>Butea monosperma</i>	Индия	39-47		2	Vyas et al., 1973
<i>Bucsus sempervirens</i>	Бельгия	59.5 → 86.2		1	De Slover et al., 1964

<i>Caldcluvia nymanii</i>	Новая Гвинея	57.8		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Caliguaja odorifera</i>	Чили	37.0		1	Rundel, 1988
<i>Calophyllum inophyllum</i>	США: шт. Флорида	44.4		1	Lee, Graham, 1986
<i>Camelia japonica</i>	Япония	70-80	47-133	3	Cannel, 1982
<i>Camelia sasanque</i>	Япония	143		1	Kohyama, 1987
<i>Camelia sinensis</i>	Кения	41-67		1	Cannel, 1982
<i>Capparis aristiguetae</i>	10°15'N; 20° 00'W	69		1	Sobrado, 1991
<i>Capparis linearis</i>	Саванны	20.6		1	Medina, 1984
<i>Capparis odoratissima</i>	Саванны	36.2		1	Medina, 1984
<i>Capparis pachaea</i>	Саванны	44.6		1	Medina, 1984
<i>Capparis verrucosa</i>	10°15'N; 20° 00'W	89		1	Sobrado, 1991
<i>Carpinus betulus</i>	Европа	220-290	128 → 355	11	De Slover et al., 1964
<i>Carpinus caroliniana</i>	США	261.7	178 → 420	2	Parker, Long, 1989
<i>Carpinus caucasica</i>	СССР: Кавказ	274	143 → 450	1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Carpinus laxiflora</i>	35°18'N; 135°43'E	200.0*		1	Tateno et al., 2003
<i>Carpinus orientalis</i>	Болгария	240	217-262	1	Мешинев, Николов, 1987
<i>Carpinus tschonoski</i>	35°18'N; 135°43'E	238.9*		1	Tateno et al., 2003
<i>Carya ovalis</i>	США	202		1	Monk et al., 1970
<i>Carya pallida</i>	США	153-181		1	Monk et al., 1970
<i>Carya spp.</i>	США	109-256		2	Bacon, Zedaker, 1986
<i>Carya tomentosa (C. alba)</i>	США	111		1	Monk et al., 1970
<i>Casearia sylvestris</i>	Саванны	125	110-144	2	Medina, 1984
<i>Cassia maschata</i>	Саванны	95.2		1	Medina, 1984
<i>Cassinia laevis</i>	Австралия	32.3		1	Rundel, 1988
<i>Castanea sativa</i>	СССР, ЧСФР, Англия	120 → 290	68 → 378	1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Castanopsis chrysophilla</i>	США: Орегон	140		1	Gholz et al., 1976
<i>Castanopsis cuspidata</i> (сеянцы)	Япония, Швеция	86	79 → 110 97-216	3 1	Hiroki, Ichino, 1998

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Cornus nuttallii</i>	США: шт. Орегон	351		1	Gholz et al., 1976
<i>Cornus sanguinea</i>	Бельгия, ЧСФР	374.5	164-460	2	De Slover, Lebrun, 1964
<i>Cornus sericea</i>	США: шт. Юта	128.8		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Coronilla juncea</i> (сеянцы)	Испания	325.7-347.2		1	Valadares et al., 2003
<i>Corylus avellana</i>	СССР, Бельгия, Германия	310-380	170-416	7	Карманова и др., 1987
<i>Corylus cornuta</i>	США: шт. Орегон	424.4		1	Gholz et al., 1976
<i>Corynocarpus crillbia</i>	Новая Гвинея	57.7		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Cotinus cogigria</i>	СССР	219.5		1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Crataegus curvisepala</i>	58°-59°N; 22°-28°E	113.6		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Crataegus laevigata</i>	ЧСФР	295		1	Eliš, 1979
<i>Crataegus macracantha</i>	Германия	91-125		1	Küppers, 1984
<i>Crataegus monogina</i>	Бельгия, Эстония	180	91-250	3	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Crataegus oxyacantha</i>	ЧСФР	238		2	Vooková, 1981
<i>Crataegus pedicellata</i>	США, Бельгия	121 → 208		1	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Cryptocaria alba</i>	Чили	50		1	Rundel, 1988
<i>Cryptocaria</i> sp.	Новая Гвинея	61.3		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Curatella americana</i>	Саванны	74	70-96	3	Sarmiento, Monasterio, 1983
<i>Cyclobalanopsis acuta</i>	Япония	130		1	Kusumoto, 1961
<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	Япония	112.7-140		2	Kusumoto, 1961
<i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	Япония	95.5-102		2	Cannel, 1982

<i>Cyclobalanopsis oxylodon</i>	29°32'–29°37'N; 101°58'–102°03'E	62	49–67	1	Luo et al., 2005
<i>Cyclobalanopsis</i> sp.	Япония	106		1	Cannel, 1982
<i>Cytisus scorpius</i> (сеянцы)	Испания	70–211		1	Valadares et al., 2003
<i>Daphne mesereum</i>	ЧСФР, Эстония	324–400		2	Vooková, 1981
<i>Diospiros montana</i> var. <i>cordifolia</i>	Индия	147.6		1	Vyas et al., 1973
<i>Dipterix panamensis</i>	9°09'N; 79°51'W	159.1		1	Ellis et al., 2000
<i>Dipterocarpus borneensis</i>	4°34'N; 114°30'E	151–168		1	Cao, 2000
<i>Dipterocarpus</i> sp.	Япония, Тайланд		88–148	2	Tadaki, 1966
<i>Distylium racemosum</i>	Япония		77–120	3	Tadaki, 1966
<i>Doryphora sassafras</i>	Австралия		109–196	1	Read, Hill, 1985
<i>Dryas octopetala</i>	США: шт. Аляска	90–100	74–118	1	McGrouw, Antonovics, 1983
<i>Dryas punctata</i>	СССР: Таймыр		74–118	1	Деева и др., 1982
<i>Drimys winteri</i>	40°12'S; 73°26'W	55.9		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Dysoxylum</i> sp.	Новая Гвинея	57.8		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Elacocarpus ptilanthus</i>	Новая Гвинея	65.3		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Elacocarpus sayeri</i>	Новая Гвинея	127		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Elacocarpus tuberculatus</i>	Индия	81.6		1	Cannel, 1982
<i>Elaeis guinensis</i>	Нигерия	65–72		1	Cannel, 1982
<i>Elegia parviflora</i>	Южная Африка	104		1	Rundel, 1988
<i>Embothrium coccineum</i>	40°12'S; 73°26'W	96.9		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Empetrum nigrum</i>	68°21'N; 18°49'	41		1	Wijk et al., 2005
<i>Encelia californica</i>	США	113–214		1	Ehleringer, Björkman, 1978
<i>Encelia farinosa</i>	США, Мексика	85–166		2	Ehleringer, Björkman, 1978
<i>Encelia frutescens</i>	США	110.2		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Erica arborea</i>	Франция	54		1	Rundel, 1988

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Castanopsis sieboldii</i> (сеянцы)	35°05'N; 137°35'E	69.6–128.8		1	Hiroki, Ichino, 1998
<i>Castanospermum australe</i>	Австралия	93 → 241		1	Myers et al., 1987
<i>Catostema</i> sp.	Венесуэла	30 → 112		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Ceanotus groggii</i>	США: шт. Калифорния	27		1	Rundel, 1988
<i>Ceanotus crassifolium</i>	США	53		1	Kittredge, 1945
<i>Ceanotus velutinus</i>	США: шт. Юта	89		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Мексика	125 → 287	до 325	1	Popma et al., 1988
<i>Cecropia isignis</i>	9°09'N; 79°51'W	284.0		1	Ellis et al., 2000
<i>Cecropia latiloba</i>	Амазонка	128.2–134.0	88.7–228.3	1	Parolin, 2002
<i>Cecropia pellata</i>	США: шт. Флорида	128.2		1	Lee, Graham, 1986
<i>Ceiba pentandra</i> (сеянцы)	Гана	180–185		1	Okali, 1971
<i>Cerasus vulgaris</i>	58°–59°N; 22°–28°E	373.1		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Ceratopetalum apetalum</i>	Австралия	113 → 120		1	Read, Hill, 1985
<i>Cercis canadensis</i>	США	228		2	Backon, Zedacker, 1986
<i>Cerios tagal</i> v. <i>australis</i>	Австралия	53–82		1	Ball et al., 1988
<i>Chamaedaphne caliculata</i>	Канада, СССР		84 → 130	3	Small, 1972
<i>Chlorophora excelsa</i>	Гана	264		1	Okali, 1971
<i>Chrysothamnus nanayseosus</i>	США: шт. Юта	106.5		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Chylopsis linearis</i>	США: шт. Аризона	84.3		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Cidonia (Chenomeles)</i> <i>japonica</i>	Германия	66.9		1	Willstätter, Stoll, 1918

<i>Cinnamomum camphora</i>	Япония	102–108	56–146	4	Cannel, 1982
<i>Cinnaomomum zeilomicum</i>	Индия	132		1	Rai, 1984
<i>Cistus albidus</i>	Франция	38.9		1	Rundel, 1988
<i>Cistus monspellensis</i>	Франция	39.1		1	Rundel, 1988
<i>Cistus salvifolius</i>	Франция	32.0		1	Rundel, 1988
<i>Citrus paradisi</i>		95		1	Schulze et al., 1995
<i>Cleistanthus baramicus</i>	4°34'N; 114°30'E	99–138		1	Cao, 2000
<i>Clematis vitalba</i>	Германия, Бельгия	164–207	до 730	2	Willstätter, Stoll, 1918
<i>Clerodendron trichotomum</i>	Германия	164.2		1	Willstätter, Stoll, 1918
<i>Clethra acuminata</i>	США, Австралия	376	195 → 495	2	Whittacker, 1962
<i>Clethra barinervis</i>	35°18'N; 135°43'E	100*		1	Tateno et al., 2003
<i>Cleyera japonica</i>	Япония	62.6	40–83	2	Kohyama, 1987
<i>Clusia</i> sp.	Венесуэла	40–61		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Coccoloba uvifera</i>	США: шт. Флорида	34		1	Lee, Graham, 1986
<i>Cochlospermum vitifolia</i>	Мексика	131–185		2	Medina, 1984
<i>Coloneaster integerrimus</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	187.3		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Comptonia peragrana</i>	Канада	133.2		1	Small, 1972
<i>Copaifera palustris</i>	4°34'N; 114°30'E	110		1	Cao, 2000
<i>Copaifera pubiflora</i>	Экв. Африка	83.3		1	Medina, 1984
<i>Cordia alliodora</i>	Коста-Рика	100		1	Ewel et al., 1982
<i>Cordia bicolor</i>	9°09'N; 79°51'W	242.9		1	Ellis et al., 2000
<i>Cordia megalanthea</i> (сеянцы)	Мексика		61 → 290	1	Popma et al., 1988
<i>Cornus asperifolia</i>	США: шт. Мичиган	222–333		1	Jurik, 1986
<i>Cornus canadensis</i>	США: шт. Орегон	254.8		1	Gholz et al., 1976
<i>Cornus florida</i>	США	236–238	294 → 435	4	Backon, Zedacker, 1986
<i>Cornus mas</i>	Германия, ЧСФР, Бельгия, Болгария	243–294	179–385	7	De Slover et al., 1964

Приложение I (продолжение)

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Erica cordifolia</i>	Южная Африка	39.2		1	Rundel, 1988
<i>Erica pulchella</i>	Южная Африка	27.8		1	Rundel, 1988
<i>Eucalyptus baxteri</i>	Австралия	40		1	Rundel, 1988
<i>Eucalyptus behriana</i>	Австралия	37.7		1	Rundel, 1988
<i>Eucalyptus blakleyi</i>		49		1	Schulze et al., 1995
<i>Eucalyptus brassiana</i> (сеянцы)	Австралия	195.7		1	Krishnawami et al., 1982
<i>Eucalyptus calophylla</i>	Австралия	58.8		1	Cannel, 1982
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> (сеянцы)	Австралия	270	130–300	2	Krishnawami et al., 1982
<i>Eucalyptus diversicolor</i>	Австралия	57.8			Cannel, 1982
<i>Eucalyptus diversifolia</i>	Австралия	32.3		1	Rundel, 1988
<i>Eucalyptus drepanophylla</i> (сеянцы)	Австралия	106.4		1	Krishnawami et al., 1982
<i>Eucalyptus exserta</i> (сеянцы)	Австралия	125.8		1	Krishnawami et al., 1982
<i>Eucalyptus foecunda</i>	Австралия	30.3		1	Rundel, 1988
<i>Eucalyptus globulus</i>	Австралия	27.5–36.4		1	Linder, 1985
<i>Eucalyptus gomphocephala</i>	Австралия	40.3		1	Specht, Specht, 1989
<i>Eucalyptus goniocalyx</i>	США	183–383		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Eucalyptus grandis</i> (сеянцы)	Австралия	43–88	22–181	1	Doley, 1978
<i>Eucalyptus incrassata</i>	Австралия	22.7		1	Rundel, 1988
<i>Eucalyptus leucoxylon</i>	Австралия	38.5		1	Rundel, 1988

<i>Eucalyptus macrorhyncha</i>	США	134-301		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Eucalyptus maculata</i>	Австралия	51		1	Pook, 1984
<i>Eucalyptus marginata</i>	Австралия	65.9		1	Cannel, 1982
<i>Eucalyptus microcarpa</i>	Австралия	43.5		1	Rundel, 1988
<i>Eucalyptus microtheca</i> (сеянцы)	Австралия	80.8		1	Krishnawami et al., 1982
<i>Eucalyptus nitens</i>	Новая Зеландия	39.4		1	Linder, 1985
<i>Eucalyptus obliqua</i>	Австралия	74	43.5-136.4	2	Cannel, 1982
<i>Eucalyptus orophyla</i> (сеянцы)	Австралия	235.5		11	Krishnawami et al., 1982
<i>Eucalyptus pauciflora</i>	Австралия	31		1	Schulze et al., 1995
<i>Eucalyptus regnans</i>	Австралия	74-136		1	Cannel, 1982
<i>Eucalyptus sieberiana</i>	Австралия	43-121		1	Cannel, 1982
<i>Eucalyptus signata</i>	Австралия	36 → 44	19 → 61	1	Westmann, Rogers, 1977
<i>Eucalyptus socialis</i>	Австралия	26-33		1	Rundel, 1988
<i>Eucalyptus tereticornis</i> (сеянцы)	Австралия	177.3		1	Krishnawami et al., 1982
<i>Eucalyptus umbra</i> var.	Австралия	30-36	21-42	1	Westman, Rogers, 1977
<i>Eucalyptus viminalis</i>	Австралия	66.7		1	Rundel, 1988
<i>Eucryphia cordifolia</i>	40°12'S; 73°26'W	81.6		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Eucryphia lucida</i> (сеянцы)	Тасмания	172	132 → 229	1	Read, 1985
<i>Eucryphia moorei</i>	Австралия		137 → 186	1	Read, Hill, 1985
<i>Euonymus europaea</i>	Бельгия, Эстония	254-348	196-365	4	De Slover et al., 1964
<i>Euphoria longana</i>	Индия	131.7		1	Rai, 1984
<i>Euria japonica</i>	Япония	125-135	71-156	4	Kusumoto, 1961
<i>Fagus crenata</i> (F. sieboldii)	Япония	143 → 326	78-489	4	Cannel, 1982
<i>Fagus grandifolia</i>	США, Канада	253	146 → 500	5	Loach, 1970
<i>Fagus lucida</i>	25°50'N; 110°49'E	155.2-225.5		1	Cao, 2001

Приложение I (продолжение)

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Fagus orientalis</i>	СССР	491	380 → 631	1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Fagus silvatica</i>	Европа	183 → 310	108 → 500	26	Aussenac, Ducrey, 1977;
<i>Fagus</i> sp.	Япония	130 →		1	Kira et al., 1969
<i>Faramea occidentalis</i>	9°09'N; 79°51'W	206.2		1	Ellis et al., 2000
<i>Fatsia japonica</i> (сеянцы)	Испания	217.4		1	Araus et al., 1986
<i>Ficus bengamina</i>	США	119 → 175		1	Falis et al., 1982
<i>Ficus insculpa</i>	Новая Гвинея	51.9		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Flindersia pimentaliana</i>	Новая Гвинея		254–393	1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Fordia splendidissima</i>	4°34'N; 114°30'E	115–181		1	Cao, 2000
<i>Frangula alnus</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	383.1			Niinemets, Kuul, 1994
<i>Fraxinus americana</i>	США: шт. Висконсин	241 → 373	109–373	2	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Fraxinus anomalia</i>	США: шт. Юта	109.4		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Fraxinus excelsior</i>	Европа	120–200	65 → 230	8	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Fraxinus lanceolata</i>	СССР: Куйбышевская обл.	123.4–124.5		1	Ивченков, 1970
<i>Fraxinus lanuginose</i> (сеянцы)	42°40'N; 141°36'E	232.6–312.5		1	Takahashi et al., 2001
<i>Fraxinus mandshurica</i>	Япония	195		1	Tadaki, 1966
<i>Fraxinus nigra</i>	США: шт. Висконсин	183 → 337		1	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Fraxinus ornus</i>	Болгария	254–393		1	Мешинев, Николов, 1987
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	СССР, США	182–257		2	Руднев, Мусаев, 1986

<i>Fraxinus</i> sp.	США	223		1	Bakon, Zedaker, 1986
<i>Fraxinus</i> spp.	ЧСФР	150	98 → 470	1	Penka et al., 1985
<i>Fraxinus velutina</i>	США: шт. Юта	135		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Freycinetia</i> sp.	Новая Гвинея	81.2		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Galbulimima belgraveana</i>	Новая Гвинея	53.1		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Gaultheria antipoda</i>	Новая Зеландия	88.2–90.6		1	Körner et al., 1986
<i>Gaultheria depressa</i>	Новая Зеландия	73.6		1	Körner et al., 1986
<i>Gaultheria shallon</i>	США: шт. Орегон	75–100	50–221	2	Gholz et al., 1976
<i>Gaylussacia baccata</i>	США, Канада	150–160	148–180	4	Whittaker, 1962
<i>Gaylussacia ursina</i>	США	363.6		1	Whittaker, 1962
<i>Genipa americana</i> (<i>G. caruto</i>)		104–107		2	Medina, 1984
<i>Genista scorpius</i> (сеянцы)	Испания	85.5–144.5		1	Valadares et al., 2003
<i>Glycine max</i>		267–347		2	Schulze et al., 1995
<i>Gmelina arborea</i>	Коста-Рика, Япония	114–147		2	Ewel et al., 1982
<i>Goodmania macrocarpa</i>		81–113		1	Medina, 1984
<i>Gossypium hirsutum</i>		200		1	Schulze et al., 1995
<i>Gryselina littoralis</i>	Новая Зеландия	93.5–96.3		1	Körner et al., 1986
<i>Hakea gibbosa</i>	Австралия	22.7		1	Rundel et al., 1988
<i>Hakea mulleruna</i>	Австралия	37		1	Rundel et al., 1988
<i>Hamamelis virginiana</i>	США: шт. Висконсин	121 → 333		1	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Hedera helix</i>	Бельгия, ЧСФР, Германия	128	104–198	3	De Slover et al., 1964
<i>Heteromeles arbutifolia</i>		49		1	Schulze et al., 1995
<i>Heteropteris</i> sp.	Венесуэла	51 → 71		1	Sobrado, Medina, 1980

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Hevea brasiliensis</i>	Малайзия	100–136		1	Cannel, 1982
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	США: шт. Флорида	55.6		1	Lee, Graham, 1986
<i>Hirtella punctillat</i>	Венесуэла	40 → 48		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Holodiscus discolor</i>	США: шт. Орегон	420.6		1	Gholz et al., 1976
<i>Hopea parvifolia</i>	Индия	292.5		1	Rai, 1984
<i>Hopea pentanervia</i>	4°34'N; 114°30'E	110–132		1	Cao, 2000
<i>Hopea wightiana</i>	Индия	88		1	Rai, 1984
<i>Humiria balsamifera</i>	Венесуэла	44 → 47	до 50	1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Humulus lupulus</i>	Бельгия	833.4		1	De Slover et al., 1964
<i>Hydrangea arborescens</i>	США	568.2		1	Whittaker, 1962
<i>Hypodiscus cristatus</i>	Южная Африка	50		1	Rundel, 1988
<i>Ilex aquilegifolium</i>	Англия, Бельгия	102		2	Cannel, 1982
<i>Ilex europaeus</i> (сеянцы)	Испания	92.8–222.7		1	Valadares et al., 2003
<i>Ilex opaca</i>	США: шт. Вирджиния	78.6		1	Young, 1985
<i>Ilex verticellata</i>	Канада	192		1	Small, 1972
<i>Illicium religiosum</i> (<i>I. anisatum</i>)	Япония	172		1	Kusumoto, 1961
<i>Jacquinia revoluta</i>		40.2		1	Medina, 1984
<i>Juglans regia</i>	Европа	120–160	95–196	4	Tokar, 1987
<i>Kageneckia oblonga</i>	Чили	47.6		1	Rundel, 1988
<i>Kalmia latifolia</i>	Австралия	60–80	51–135	2	Whittaker, 1962
<i>Kalmia angustifolia</i>	Канада	83.5		1	Small, 1972

<i>Kalmia polifolia</i>	Канада	70.1		1	Small, 1972
<i>Kalopanax pictum</i> (сеянцы)	42°40'N; 141°36'E	259-355		1	Takahashi et al., 2001
<i>Lagarostrobos franklinii</i>	Тасмания	42 → 64		1	Read, 1985
<i>Larrea divaricata</i>	США: шт. Калифорния	42-80	до 153	1	Mooney et al., 1978
<i>Larrea tridentata</i>	США: шт. Калифорния	44-111		1	Kittridge, 1945
<i>Larrea varicata</i>	США	150		1	Cannel, 1982
<i>Laureliopsis philippiana</i>	40°12'S; 73°26'W	74.7		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Lauria nobilis</i>	Германия	125.2		1	Willstätter, Stoll, 1918
<i>Lavandula stoechas</i>	Франция	37.7		1	Rundel, 1988
<i>Ledum groenlandicum</i>	Канада	88.7		1	Small, 1972
<i>Ledum palustre</i>	Европа	65-137		2	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Ledum tridentata</i>	Аляска	44-111		1	Kittridge, 1945
<i>Leiophyllum lyonii</i>	США	67.1		1	Whittaker, 1962
<i>Leptospermum myrsinoides</i>	Австралия	25 → 67		1	Rundel, 1988
<i>Leucadendron laureolum</i>	Южная Африка	30 (♀); 33 (♂)		1	Rundel, 1988
<i>Leucadendron salignum</i>	Южная Африка		37-46	1	Rundel, 1988
<i>Leucadendron xanthoconeus</i>		91		1	Schulze et al., 1995
<i>Leucanthoe editorum</i>	США	250		1	Whittaker, 1962
<i>Ligustrum vulgare</i>	Бельгия, ЧСФР	132 → 298		2	De Slover, Lebrun, 1964
<i>Lindera pulcherrina</i>	29°32'-29°37'N; 101°58'-102°03'E	82	73-90	1	Luo et al., 2005
<i>Lionia ligustrina</i>	США	153.4		1	Whittaker, 1962
<i>Liquidambar styracifolium</i>	США	152-187	143-221	3	Bacon, Zedaker, 1986
<i>Liriodendron tulipifera</i>	США, Европа	186 → 276	91 → 460	9	Bacon, Zedaker, 1986
<i>Lithocarpus densiflora</i>	США: шт. Орегон	57.8		1	Harrington et al., 1984
<i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	29°32'-29°37'N; 101°58'-102°03'E	60	44-74	1	Luo et al., 2005

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Lithocarpus edulis</i> (сеянцы)	Япония	44–57	до 114	2	Kusumoto, 1961
<i>Lithraea caustica</i>	Чили	38.5		1	Rundel, 1988
<i>Lithocarpus hancei</i>	25°50'N; 110°49'E	81.8–86.9		1	Cao, 2001
<i>Litsea acuminata</i>	Япония	69–151		2	Kohyama, 1987
<i>Litsea wightiana</i>	Индия	82.5		1	Rai, 1984
<i>Lonchocarpus dipteroneurus</i>	10°15'N; 20° 00'W	242		1	Sobrado, 1991
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Мексика	166	65 → 171	1	Popma, Bongers, 1988
<i>Lonicera baltica</i>	58°–59°N; 22°–28°E	135.0		1	Niemets, Kuul, 1994
<i>Lonicera implexa</i>	Франция	80		1	Rundel, 1988
<i>Lonicera tatarica</i>	Германия	249		1	Wilstätter, Stoll, 1918
<i>Lonicera xylostemum</i>	58°–59°N; 22°–28°E	249.4		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Lucea candida</i>	Саванны	233–317		2	Medina, 1984
<i>Lucea seemanii</i>	9°09'N; 79°51'W	220.9		1	Ellis et al., 2000
<i>Lyonia ligustrina</i>	США	142.8		1	Whittaker, 1962
<i>Lyonia ovalifolia</i>	35°18'N; 135°43'E	222.2*		1	Tateno et al., 2003
<i>Macairea rufescens</i>	Венесуэла	38 → 54		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Machilus</i> sp.	Япония	73.8		1	Tadaki, 1966
<i>Machilus thunbergii</i>	Япония	74.2		2	Kusumoto, 1961
сеянцы		307.1			
<i>Magnolia obovata</i> (сеянцы)	42°40'N; 141°36'E	202.4–343.6		1	Takahashi et al., 2001
<i>Madhuca nervifolia</i>	Индия	189.8		1	Rai, 1984
<i>Mallotus philippinensis</i>	Индия	222.1		1	Rai, 1984

<i>Malus domestica</i>	Европа	156	62–258	1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Malus silvatica</i>	Болгария, Эстония	127, 198		2	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Mangifera indica</i>	Сьера-Леоне, США	47.6–65	до 200	3	Lee, Graham, 1986
<i>Mansoa verrucifera</i>	10°15'N; 20° 00'W	175		1	Sobrado, 1991
<i>Melaleuca (Leptospermum) lanceolata</i>	Австралия	17.9		1	Rundel, 1988
<i>Melaleuca leucadendron</i>	Камбоджа	50		1	Cannel, 1982
<i>Melaleuca nodosa</i>	Австралия	17.5		1	Rundel, 1988
<i>Melaleuca sieberi</i>	Австралия	27.8		1	Rundel, 1988
<i>Melaleuca uncinata</i>	Австралия	27.7		1	Rundel, 1988
<i>Melodinus naoguinense</i>	Новая Гвинея	53.8		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Metrosideros polymorpha</i>	Гавайские острова	36–43	34–73	3	Vitousek et al., 1988
<i>Michelia nigrica</i>	Индия	218.7		1	Rai, 1984
<i>Miconia argenta</i>	9°09'N; 79°51'W	191.8		1	Ellis et al., 2000
<i>Mitragina parviflora</i>	Индия	60–74		1	Vyas et al., 1973
<i>Morus alba</i>	США: шт. Небраска	111–193		2	McClendon, McMillen, 1982
<i>Mouriri uncithecra</i>	Венесуэла	22 → 31		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Musanga cecropioides</i> (сеянцы)	Англия, Гана	370	232 → 432	2	Coombe, Hadfield, 1962
<i>Murica gale</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	102.2		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Murica rubra</i>	Япония	170.5		1	Kusumoto, 1961
<i>Myriocarpa longipes</i>	Мексика	118	88 → 330	1	Popma, Bongers, 1988
<i>Myrsine segume</i>	Япония	67–118		2	Kohyama, 1987
<i>Nastus productus</i>	Новая Гвинея	216		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Nectandra amazonum</i>	Амазонка	71.4–84.1	61.0–105.3	1	Parolin, 2002
<i>Nemopanthus mucronata</i>	Канада	159.6		1	Small, 1972
<i>Neolitsea aciculata</i> сеянцы	Япония	55.6–80 125		2	Kohyama, 1987

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Nerium oleander</i>	США	154-266		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Notofagus alpina</i> (сеянцы)	Австралия	238 → 413		1	Read, Hill, 1985
<i>Notofagus betuloides</i>	40°12'S; 73°26'W	59.7		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Notofagus bolandri</i>	Новая Зеландия	62.5	56-64	1	Benecke, Havranek, 1980
<i>Notofagus carrii</i>	Новая Гвинея	102-120		1	Read, 1985
<i>Notofagus cunninghamii</i> (сеянцы)	Австралия	120-130	73 → 152	3	Read, 1985
<i>Notofagus dombeyi</i> сеянцы	Австралия Чили	77-94 137-316	74-117	2	Read, Hill, 1985
<i>Notofagus grandis</i>	Австралия	124		1	Read, 1985
<i>Notofagus gunnii</i>	Австралия	145-151		2	Read, 1985
<i>Notofagus menziensi</i>	Новая Зеландия	73.5-51.7		1	Körner et al., 1986
<i>Notofagus moorei</i>	Австралия	105 → 138		2	Read, 1985
<i>Notofagus nitida</i>	40°12'S; 73°26'W	66.4		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Notofagus obliqua</i> (сеянцы)	Австралия	228 → 442		1	Read, Hill, 1985
<i>Notofagus perryi</i>	Новая Гвинея	95		1	Read, 1985
<i>Notofagus pseudoresinosa</i>	Новая Гвинея	93		1	Read, 1985
<i>Notofagus pulli</i>	Новая Гвинея	159-168		1	Read, 1985
<i>Notofagus truncata</i>	Новая Зеландия	140 → 250		1	Benecke, Havranek, 1987
<i>Nyssa sylvatica</i>	США	233-276		2	Bacon, Zedaker, 1986
<i>Ocotea esmeraldione</i>	Венесуэла	38-76		1	Müller, Nilsen, 1965
<i>Ochroma pyramidale</i>	США, Панама	133-190		2	Lee, Graham, 1986

<i>Omphalea oleifera</i>	Мексика	49 → 131		1	Popma, Bongers, 1988
<i>Ostria virginiana</i> (<i>O. americana</i>)	США	235–420	до 467.3	2	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Ovidia pillo-pillo</i>	40°12'S; 73°26'W	101.2		2	Lusk, Contreras, 1999
<i>Oxidendrum arboreum</i>	США	329		1	Monk et al., 1970
<i>Padus avium</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	256.4		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Palaquium ellipticum</i>	Индия	155.8		1	Rai, 1984
<i>Palicourea arigida</i>	Саванны	65–76		2	Medina, 1984
<i>Palicourea guianensis</i>	9°09'N; 79°51'W	315.2		1	Ellis et al., 2000
<i>Pasania edulis</i>	Япония	46–70		1	Ito et al., 1988
<i>Pentaclethra macroloba</i>	США	145 → 396		1	Oberbauer, Strain, 1986
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	202.0		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Pernettya alpina</i>	Новая Зеландия	68.1		1	Körner et al., 1986
<i>Perottetia alpestris</i>	Новая Гвинея	69.8		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Phillyrea angustifolia</i>	Франция	49.0–50.5		1	Rundel, 1988
<i>Phillyrea latifolia</i>	Франция	54		1	Rundel, 1988
<i>Phoebe chinensis</i>	29°32'–29°37'N; 101°58'–102°03'E	87.5	53–119	1	Luo et al., 2005
<i>Photinia arbutifolia</i>	США: шт. Калифорния	96		1	Kittredge, 1945
<i>Phyllanthus choristylus</i>	Новая Гвинея	93.2		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Phyllota remota</i>	Австралия	55.6		1	Rundel, 1988
<i>Physocarpus malvaceus</i>	США: шт. Юта	166.1		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Physocarpus opulifolius</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	243.9		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Phytolacca rivinoides</i>	Коста-Рика	268.2		1	Ewel et al., 1982
<i>Platanus occidentalis</i>	США: шт. Джорджия	116 → 250		1	Dickman et al., 1985
<i>Platanus orientalis</i>	Германия	149.1		1	Wilstätter, Stoll, 1918
<i>Piper aurita</i>	Мексика	251 → 558		1	Mooney et al., 1984

Вид растения	Местонахождение	SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Pyrus communis</i>	Бельгия, Болгария	135.2	52–212	3	De Slover et al., 1964
<i>Quercus agrifolia</i> (сеянцы)	США	162; 167		3	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus alba</i>	США:	100 → 200	84 → 424	9	Hutchinson et al., 1986
<i>Quercus cerris</i>	Венгрия, ЧСФР, Болгария	100 → 140	76 → 339	5	Eliš, Masarovičova, 1980
<i>Quercus chrisolepis</i>	США: шт. Калифорния	97		1	Kittredge, 1945
<i>Quercus coccifera</i>	Франция	66 → 116	52 → 156	2	Rundel, 1988
<i>Quercus coccinea</i>	США	84–118		4	Whittaker, Woodwell, 1968
<i>Quercus crispula</i>	Япония	167–186	122–275.5	2	Hattori et al., 2003
<i>Quercus delechtampii</i>	Болгария	198.7		1	Мишенев, Николов, 1987
<i>Quercus dentata</i>	43 °N, 141 °E	136–152		1	Hattori et al., 2003
<i>Quercus dumosa</i> (сеянцы)	США: шт. Калифорния	135		1	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus douglasii</i>	США: шт. Калифорния	157–161		2	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus falcata</i> (<i>Q. digitata</i>)	США	205–221		2	Bacon, Zedaker, 1986
<i>Quercus frainetto</i>	Болгария	166.2		1	Мишенев, Николов, 1987
<i>Quercus gambelii</i>	Болгария	120	102–142	3	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Quercus hartwissiana</i>	СССР	170		1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Quercus ibericus</i>	СССР	188	143–230	1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Quercus ilex</i>	Франция, Италия, Испания	57 → 102	45 → 131	5	Rundel, 1988

<i>Quercus ilicifolia</i>	США	112	75-132	2	Whittaker, Woodwell, 1968
<i>Quercus kelloggii</i>	США	86-102	185	3	Kittredge, 1945
<i>Quercus lobata</i> сеянцы	США	83 204		2	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus macrocarpa</i>	США: шт. Вирджиния	128 → 225		1	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Quercus mongolica</i>	Япония	176		1	Tadaki, 1966
<i>var. grosseserrata</i>					
<i>Quercus myrsinaefolia</i> (сеянцы)	США	200 → 312		1	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus petraea</i> (<i>Q. sessiliflora</i>)	Европа	115 → 220	97 → 55	11	Eliš Masarovičova, 1980
<i>Quercus phillyraeoides</i>	США, Япония	112.7	98 → 172	2	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus prinus</i>	США		78 → 274	1	Hutchinson et al., 1986
<i>Quercus pubescens</i> var. <i>lanuginosa</i>	Румыния, Венгрия	104.2		1	Cannel, 1982
<i>Quercus robur</i> (<i>Q. pedunculata</i>)	Европа	150-200	97 → 314	26	Карманова и др., 1987; Schulze et al., 1995
<i>Quercus rubra</i> подрост	США, ЧСФР	110-200 280 → 346*	76-337	10	Jurik, 1986
<i>Quercus salicina</i>	30°20'N; 130°30'E	64.5-76.9*	57.1-80.0	1	Hanba et al., 2000
<i>Quercus serrata</i> (сеянцы) (<i>Q. glandulifera</i>)	США: шт. Калифорния	239 → 455		1	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus stellata</i>	США	156	92 → 221	2	Monk et al., 1970
<i>Quercus suber</i>	Испания	59 → 74		1	Piccolo, Terradas, 1989
<i>Quercus turbinella</i>	США: шт. Юта	80		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Quercus velutina</i>	США	140-150	123 → 291	4	Rogers, Hinckley, 1979

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Pistacea lentiscus</i>	Франция	44.8; 46.1		2	Rundel, 1988
<i>Pithecolobium conabobense</i>		117.6		1	Medina, 1984
<i>Pithecellobium dulce</i>	10°15'N; 20° 00'W	151		1	Sobrado, 1991
<i>Pithecellobium ligustrium</i>	10°15'N; 20° 00'W	154		1	Sobrado, 1991
<i>Pittosporum tobira</i>	Япония	55.6		1	Saeki, Nomoto, 1958
<i>Planchonella firma</i>	Новая Гвинея	43.2		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Poeciloneuron indicum</i>	Индия	446.7		1	Rai, 1984
<i>Polyosma scyphocalix</i>	Новая Гвинея	135		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Populus alba</i>	СССР	195-276		1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Populus balsamifera</i>	США: Висконсин	172.5-221.6		1	Rhodenbaugh, Pallardy, 1993
<i>Populus balsamifera</i> × <i>P. tridentalis</i>	США	148 → 202	115 → 345	2	Isebrands, Nelson, 1982
<i>Populus deltoides</i> (<i>P. canadensis</i>)	США, Европа	100-161.3	156 → 189	4	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Populus dividiana</i>	Япония	109-111		2	Tadaki, 1966
<i>Populus euramericana</i> (сеянцы)	Франция	159 → 253		1	Guadillere, Moussean, 1989
<i>Populus fremonti</i>	США: шт. Юта	92.8		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Populus grandidentata</i>	США	118-200	до 284	2	Jurik, 1986
<i>Populus nigra</i> саженцы	США, Франция	85-135 149		2	Rhodenbaugh, Pallardy, 1993

<i>Populus nigra</i> × <i>P. deltoides</i>	Франция	100	84–118	1	Marron, Ceulemans, 2006
<i>Populus pyramidalis</i>	Германия	147.8		1	Wilstetter, Stoll, 1918
<i>Populus tremula</i>	Европа	120 → 220	80 → 464	15	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Populus tremuloides</i>	США, Канада	110–170	79 → 254	17	Loach, 1970
<i>Populus trichocarpa</i>	США: шт. Висконсин	163.1–213.5		1	Rhodenbaugh, Pallardy, 1993
<i>Poulsenia armata</i> (сеянцы)	Мексика, Панама	73–150	181.5	2	Popma, Bongers, 1988
<i>Prosopis glandulosa</i> var. <i>torrejana</i>	США: шт. Калифорния	53–62	до 100	1	Nilsen et al., 1986
<i>Protium tenuifolium</i>	9°09'N; 79°51'W	235.2		1	Ellis et al., 2000
<i>Prunus avium</i>	Бельгия	250–294		2	De Slover, 1964
<i>Prunus fasciculata</i>	США: шт. Аризона	89.5		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Prunus grisea</i>	Новая Гвинея	44.1		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Prunus ilicifolia</i>		46		1	Schulze et al., 1995
<i>Prunus persica</i> (<i>P. vulgaris</i>)	США, Канада	140–190	90 → 232	2	Marini, Marini, 1983
<i>Prunus pullei</i>	Новая Гвинея	62.2		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Prunus serotina</i>	США	130	129 → 352	3	Bacon, Zedaker, 1986
сеянцы		84–132			
<i>Prunus spinosa</i>	Европа	140–220	100 → 333	5	De Slover et al., 1964
<i>Prunus virginiana</i>	США	162.7	263 → 472	2	Comstock, Ehleringer, 1990
подро́ст		196 → 280*			
<i>Pseudolmedia oxiphyllana</i>	Мексика		54 → 169	1	Popma, Bongers, 1988
(сеянцы)					
<i>Psychotria simiarum</i> (сеянцы)	Мексика		82 → 250	1	Popma, Bongers, 1988
<i>Pterostyrax hispida</i>	35°18'N; 135°43'E	100.0*		1	Tateno et al., 2003
<i>Pultenaea myrtilloides</i>	Австралия	90.9		1	Rundel, 1988

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Pyrus communis</i>	Бельгия, Болгария	135.2	52–212	3	De Slover et al., 1964
<i>Quercus agrifolia</i> (сеянцы)	США	162; 167		3	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus alba</i>	США:	100 → 200	84 → 424	9	Hutchinson et al., 1986
<i>Quercus cerris</i>	Венгрия, ЧСФР, Болгария	100 → 140	76 → 339	5	Eliáš, Masarovičova, 1980
<i>Quercus chrisolepis</i>	США: шт. Калифорния	97		1	Kittredge, 1945
<i>Quercus coccifera</i>	Франция	66 → 116	52 → 156	2	Rundel, 1988
<i>Quercus coccinea</i>	США	84–118		4	Whittaker, Woodwell, 1968
<i>Quercus crispula</i>	Япония	167–186	122–275.5	2	Hattori et al., 2003
<i>Quercus delechampii</i>	Болгария	198.7		1	Мишенев, Николов, 1987
<i>Quercus dentata</i>	43 °N, 141 °E	136–152		1	Hattori et al., 2003
<i>Quercus dumosa</i> (сеянцы)	США: шт. Калифорния	135		1	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus douglasii</i>	США: шт. Калифорния	157–161		2	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus falcata</i> (<i>Q. digitata</i>)	США	205–221		2	Bacon, Zedaker, 1986
<i>Quercus frainetto</i>	Болгария	166.2		1	Мишенев, Николов, 1987
<i>Quercus gambelii</i>	Болгария	120	102–142	3	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Quercus hartwissiana</i>	СССР	170		1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Quercus ibericus</i>	СССР	188	143–230	1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Quercus ilex</i>	Франция, Италия, Испания	57 → 102	45 → 131	5	Rundel, 1988

<i>Quercus ilicifolia</i>	США	112	75–132	2	Whittaker, Woodwell, 1968
<i>Quercus kelloggii</i>	США	86–102	185	3	Kittredge, 1945
<i>Quercus lobata</i> сеянцы	США	83		2	Matsuda et al., 1989
		204			
<i>Quercus macrocarpa</i>	США: шт. Вирджиния	128 → 225		1	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Quercus mongolica</i>	Япония	176		1	Tadaki, 1966
var. <i>grosseserrata</i>					
<i>Quercus myrsinaefolia</i>	США	200 → 312		1	Matsuda et al., 1989
(сеянцы)					
<i>Quercus petraea</i>	Европа	115 → 220	97 → 55	11	Eliš Masarovičova, 1980
(<i>Q. sessiliflora</i>)					
<i>Quercus phillyraeoides</i>	США, Япония	112.7	98 → 172	2	Matsuda et al., 1989
<i>Quercus prinus</i>	США		78 → 274	1	Hutchinson et al., 1986
<i>Quercus pubescens</i> var. <i>lanuginosa</i>	Румыния, Венгрия	104.2		1	Cannel, 1982
<i>Quercus robur</i>	Европа	150–200	97 → 314	26	Карманова и др., 1987; Schulze et al., 1995
(<i>Q. pedunculata</i>)					
<i>Quercus rubra</i>	США, ЧСФР	110–200	76–337	10	Jurik, 1986
подрост		280 → 346*			
<i>Quercus salicina</i>	30°20'N; 130°30'E	64.5–76.9*	57.1–80.0	1	Hanba et al., 2000
<i>Quercus serrata</i> (сеянцы)	США: шт. Калифорния	239 → 455		1	Matsuda et al., 1989
(<i>Q. glandulifera</i>)					
<i>Quercus stellata</i>	США	156	92 → 221	2	Monk et al., 1970
<i>Quercus suber</i>	Испания	59 → 74		1	Piccolo, Terradas, 1989
<i>Quercus turbinella</i>	США: шт. Юта	80		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Quercus velutina</i>	США	140–150	123 → 291	4	Rogers, Hinckley, 1979

Вид растения	Местонахождение	SLA, $\text{cm}^2 \text{г}^{-1}$		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Radyera farragei</i> (саженцы)	США	132–243		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Rapanea neriifolia</i>	Япония	105.8		1	Kusumoto, 1961
<i>Rapanea umbellata</i>	4°34'N; 114°30'E	98–128		1	Cao, 2000
<i>Remijia morilloi</i>	Венесэла	28 → 32		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Retiniphyllum concolor</i>	Венесуэла	59 → 71		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Rhamnus alaternus</i>	Франция	44.8		1	Rundel, 1988
<i>Rhamnus californica</i>	США	85		1	Schulze et al., 1995
<i>Rhamnus cathartica</i>	Европа	85–156.2	85–195.5	3	De Slover et al., 1964
<i>Rhamnus frangula</i>	ЧСФР, СССР	350	279–455	2	Уткин, 1967
<i>Rhisophora apiculata</i>	Австралия, Тайланд	67 → 107		2	Ball et al., 1988
<i>Rhisophora bamarckii</i>	Австралия	66 → 118		1	Ball et al., 1988
<i>Rhisophora mangle</i>	Пуэрто-Рико	34.5 → 72.0		1	Galley et al., 1962
<i>Rhisophora stilosa</i>	Австралия	59 → 94		1	Ball et al., 1988
<i>Rhododendron carabiiian</i>	США	87 → 153		1	Whittaker, 1962
<i>Rhododendron caroliniana</i>	Австралия	90–100	87–153	1	Whittaker, 1962
<i>Rhododendron catawbiense</i>	США, Австралия	71 → 92	61 → 119	21	Whittaker, 1962
<i>Rhododendron macrophyllum</i>	США	150 → 250	127 → 358		Gholz, 1978
<i>Rhododendron maximum</i>	США, Австралия	60 → 80	42 → 108	4	Whittaker, 1962
<i>Rhododendron ponticum</i>	Англия	30 → 162		1	Cross, 1975

<i>Rhus ovata</i>	США: шт. Калифорния	47.6		1	Rundel, 1988
<i>Rhus</i> spp.	США: шт. Вирджиния	251		1	Bacon, Zedaker, 1986
<i>Rhus trilobata</i>	США: шт. Юта	142.2		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Ribes alpinum</i>	58°–59°N; 22°–28°E	158.7		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Ribes nigrum</i>	ЧСФР, Эстония	357–377		2	Vašiček, 1985a
<i>Ribes pauciflorum</i>	СССР: Сибирь	243		1	Поздняков и др. 1969
<i>Ribes rubrum</i>	58°–59°N; 22°–28°E	334.4		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Ribes spicatum</i>	58°–59°N; 22°–28°E	383.1		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Ribes uva-crispa</i>	Бельгия, Германия		154 → 455	2	De Slover et al., 1964
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Япония, США	175–200	128 → 263	4	Tadaki, 1966
<i>Rodognaphalopsis discolor</i>	Венесуэла	24 → 40		1	Sobrado, Medina, 1980
<i>Rondichia virgilioides</i>		56.2		1	Medina, 1984
<i>Rosa acicularis</i>	СССР: Сибирь	264		1	Поздняков и др. 1969
<i>Rosa caesia</i>	58°–59°N; 22°–28°E	119.0		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa canina</i>	Европа	106–118		3	De Slover et al., 1964
<i>Rosa ciesielski</i>	58°–59°N; 22°–28°E	92.5		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa dumalis</i>	58°–59°N; 22°–28°E	113.1		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa glauca</i>	58°–59°N; 22°–28°E	110.9		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa majalis</i>	58°–59°N; 22°–28°E	194.2		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa mollis</i>	58°–59°N; 22°–28°E	128.2		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa rugosa</i>	58°–59°N; 22°–28°E	83.3		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa spinosissima</i>	58°–59°N; 22°–28°E	139.5		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa subcanina</i>	58°–59°N; 22°–28°E	94.6		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Rosa</i> sp.	Бельгия	167		1	De Slover et al., 1964
<i>Rosa woodsii</i>	США: шт. Юта	148		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Roupala complicata</i>	Бразилия	53–62		1	Medina, 1984
<i>Rubus corglifolius</i>	Германия	143 → 200		1	Küppers, 1984
<i>Rubus hispidus</i>	Канада	144.4		1	Small, 1972

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Rubus idaeus</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	270.3		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix acutifolia</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	175.7		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix alba</i>	СССР, Бельгия	150	101 → 268	2	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Salix aquatica</i> (<i>S. aurita, cinerea</i>)		125 → 357		1	Waring et al., 1985
<i>Salix aurita</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	120.5		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix aurita</i> × <i>cinerea</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	103.1		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix caprea</i>	СССР	220	168 → 252	2	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Salix cinerea</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	99.8		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix daphnoides</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	106.4		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix dasyclados</i>	Швеция	125	107–200	2	Elowson, Rytter, 1988
<i>Salix dasyclados</i> × <i>phylicifolia</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	90.1		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix fragilis</i>	Канада, Европа	112	104–146	2	Small, 1972
<i>Salix herbacea</i>	Норвегия	146–227		1	Berg et al., 1975
<i>Salix lapponum</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	99.0		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix myrsinifolia</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	131.9		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix myrtilloides</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	152.9		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix pentandra</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	143.5		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix phylicifolia</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	101.3		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix pulchra</i>	США: шт. Аляска	102–110		1	Matthes-Sears et al., 1988
<i>Salix purpurea</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	95.0		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix rosmarinifolia</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	95.0		1	Niinemets, Kuul, 1994

<i>Salix starkeana</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	111.6		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix triandra</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	121.0		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix viminalis</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	132.3		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Salix</i> sp.	СССР, США	121		2	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Salix xerophilla</i>	СССР: Сибирь	206		1	Поздняков и др., 1969
<i>Sambucus coerulea</i>	Германия, Бельгия	175	155–625	3	De Slover et al., 1964
<i>Sambucus nigra</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	181.2		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Sambucus racemosa</i>	ЧСФР, Эстония	250	208 → 625	2	Vooková, 1981
<i>Sambucus sibirica</i>	СССР: Сибирь	140	108–181	1	Комарова, 1982
<i>Sapium sebiferum</i>	Япония	19–314		1	Tadaki, 1966
<i>Sarracenia purpurea</i>	Канада	113.5		1	Small, 1972
<i>Satureja gulliesii</i>	Чили	125		1	Rundel, 1988
<i>Schrebera swietensis</i>	Индия	40.9		1	Garg et al., 1972
<i>Senna reticulata</i>	Амазонка	154–202	115–395	1	Parolin, 2002
<i>Shiia sieboldi</i>	Япония	55.6		1	Saeki, Nomoto, 1958
<i>Shorea robusta</i>	Индия	81	75–134	1	Vyas et al., 1973
<i>Shorea multiflora</i>	4°34'N; 114°30'E	144–135		1	Cao, 2000
<i>Shorea packyphilla</i>	4°34'N; 114°30'E	110		1	Cao, 2000
<i>Simaruba amara</i>	9°09'N; 79°51'W	237.5		1	Ellis et al., 2000
<i>Sloanea pulleniana</i>	Новая Гвинея	47.4		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	246.3		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Sorbus alnifolia</i>	35°18'N; 135°43'E	161.1*		1	Tateno et al., 2003
<i>Sorbus aria</i>	Бельгия	119–122		2	De Slover et al., 1964
<i>Sorbus aucuparia</i>	СССР, Эстония	151.5–308	до 347	2	Карманова и др., 1987
<i>Sorbus intermedia</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	119.0		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Sorbus scopulina</i>	США: шт. Юта	140		1	Comstock, Ehleringer, 1990
<i>Sorbus torminalis</i>	Бельгия, ЧСФР	128		1	De Slover et al., 1964

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Soymidia fabrifuga</i>	Индия	39.8		1	Vyas et al., 1973
<i>Sphenostemon papuan</i>	Новая Гвинея	42.5		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Spirea alba</i>	Канада	123.2		1	Small, 1972
<i>Spirea media</i>	СССР: Сибирь	452		1	Поздняков и др., 1969
<i>Spirea salicifolia</i>	Япония	557		1	Tadaki, 1966
<i>Spirea tomentosa</i>	Канада	133		1	Small, 1972
<i>Spyridium subochreatum</i>	Австралия	18.2		1	Rundel, 1988
<i>Staberoha cernua</i>	Южная Африка	50.8		1	Rundel, 1988
<i>Streblus uraphilus</i>	Новая Гвинея	100		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Swida controversa</i>	35°18'N; 135°43'E	200.0*		1	Tateno et al., 2003s
<i>Swida sanguinea</i>	58°-59 °N; 22°-28 °E	213.7		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Swietenia macrophylla</i>	Филиппины, Панама	97.8-112		2	Kawahara et al., 1981
<i>Swietenia mahogani</i>	США: Флорида	90.1		1	Lee, Graham, 1986
<i>Symplocos glauca</i>	Япония	136		1	Kohyama, 1987
<i>Symplocos lucida</i>	Япония	148.7		1	Kusumoto, 1961
<i>Symplocos prunifolia</i> (сеянцы)	Япония	43.5-57.1*		2	Hanba et al., 2000
<i>Symplocos sp.</i>	Новая Гвинея	55.1		1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Symplocos tanacea</i>	Япония	109		1	Kohyama, 1987
<i>Syringa vulgaris</i>	Германия, Эстония	113.2-156.2		2	Willstätter, Stoll, 1918
<i>Syzigium cuminii</i>	Индия	40.5		1	Rai, 1984
<i>Syzigium malaecen</i>	Новая Гвинея	37.9		1	Edwards, Grubb, 1977

<i>Tabebuia barbata</i>	Амазонка	103.6–131.1	74.9–299.4	1	Parolin, 2002
<i>Talebuta bilbergiana</i>	Тропики	192.3		1	Medina, 1984
<i>Tectonia grandis</i>	Индия	88.2		1	Kandga, 1974
<i>Terminalia catappa</i>	США: шт. Флорида	74.1		1	Lee, Graham, 1986
<i>Terminalia ivorensis</i> сеянцы	Гана, Камерун	84–101 219		2	Okali, 1971
<i>Terminalia tomentosa</i>	Индия	70–140		1	Kandga, 1974
<i>Ternstroemia aneura</i>	4°34'N; 114°30'E	54–79		1	Cao, 2000
<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	30°20'N; 130°30'E	36.4–44.4*		1	Hanba et al., 2000
<i>Thamnochorus dichotomus</i>	Южная Африка	40.3–45.5		1	Rundel, 1988
<i>Tilia americana</i>	США	173–220	173 → 483	2	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Tilia caucasica</i>	СССР	238	227–246	1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Tilia cordata</i>	Европа	150 → 400	98 → 833	12	Карманова и др., 1987
<i>Tilia japonica</i> (сеянцы)	42°40'N; 141°36'E	327.9–476.2		1	Takahashi et al., 2001
<i>Tilia platyphyllos</i>	Бельгия	203	до 500	2	De Slover et al., 1964
<i>Tilia tomentosa</i> (<i>T. argentea</i>)	СССР, Болгария	311.8		2	Мешинев, Николов, 1987
<i>Trema guinensis</i> (сеянцы)	Англия	377–451		2	Coombe, Hadfield, 1962
<i>Trema micrantha</i>	9°09'N; 79°51'W	172.5		1	Ellis et al., 2000
<i>Trewia trinervis</i>	Чили	125		1	Rundel, 1988
<i>Trichilia tuberculata</i>	9°09'N; 79°51'W	161.8		1	Ellis et al., 2000
<i>Tristanopsis obovata</i>	4°34'N; 114°30'E	83–92		1	Cao, 2000
<i>Ulmus alata</i>	США: шт. Вирджиния	227		1	Bacon, Zedaker, 1986
<i>Ulmus americana</i>	Канада	139.4		1	Small, 1976
<i>Ulmus campestris</i>	Болгария	254.1		1	Мешинев, Николов, 1987
<i>Ulmus carpinifolia</i>	ЧСФР	240–250	127 → 408	2	Vyscot, 1976
<i>Ulmus glabra</i>	СССР, Бельгия	220–260	137 → 327	2	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Ulmus minor</i>	Бельгия, Болгария	254–263		2	De Slover et al., 1964
<i>Ulmus laevis</i>	СССР	130 → 390		2	Горышина и др., 1979

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Ulmus parvifolia</i>	Япония	233		1	Tadaki, 1966
<i>Ulmus pumila</i>	СССР, Куйбышевская обл.	146.8–163.5		1	Ивченков, 1970
<i>Ulmus rubra (U. fulva)</i>	США: шт. Висконсин	228 → 365		1	Abrams, Kubiske, 1990
<i>Ulmus sp.</i>	Германия	179		1	Willstätter, Stoll, 1918
<i>Umbellularia californica</i>	США	125		1	Schulze et al., 1995
<i>Vaccinium angustifolium</i>	США	173.9		1	Whittaker, Woodwell, 1968
<i>Vaccinium constable</i>	США	148	131 → 265	1	Whittaker, 1962
<i>Vateria indica</i>	Индия	60.6		1	Rai, 1984
<i>Viburnum acerifolium</i>	США: шт. Мичиган	333–400		1	Jurik, 1986
<i>Viburnum alnifolium</i>	США	304.9		1	Whittaker, 1962
<i>Viburnum casinioides</i>	Канада	114.2		1	Small, 1972
<i>Viburnum lanata</i>	Бельгия	161.3		1	De Slover et al., 1964
<i>Viburnum opulus</i>	Бельгия	454.6		1	De Slover et al., 1964
<i>Vitex cymosa</i>	Амазонка	93.5–120.0	69.8–196.8	1	Parolin, 2002
<i>Vochysia venezuelana</i>	Венесуэла	87		1	Medina, 1984
<i>Weinmannia trichosperma</i>	40°12'S; 73°26'W	67.0		1	Lusk, Contreras, 1999
<i>Xanthorrhoea australis</i>	Австралия	17.9		1	Rundel, 1988
<i>Xanthorrhoea resinosa</i>	Австралия	22.7		1	Rundel, 1988
<i>Xylopia aromatica</i>	Тропики	90.9		1	Medina, 1984
<i>Zanthoxylum belizense</i>	9°09'N; 79°51'W	232.6		1	Ellis et al., 2000
<i>Zelkova serrata</i>	Япония	133	11–200	4	Tadaki, 1966

Хвойные древесные растения

<i>Abies alba</i>	Швейцария, ЧСФР, Румыния	50–60		4	Cannel, 1982
<i>Abies amabilis</i>	США: шт. Орегон	60–72	до 107.3	2	Gholz et al., 1976
<i>Abies balsamea</i>	Канада		38–104	3	Gilmore et al., 1995
молодая хвоя		37.6*			
старая хвоя		43.2*			
<i>Abies caucasica</i> (<i>A. nordmaniana</i>)	СССР	114	92 → 133	1	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Abies grandis</i>	США: шт. Орегон	62.4	51 → 82	1	Gholz et al., 1976
<i>Abies fabri</i>	29°32'–29°37'N; 101°58'–102°03'E	42.8	31–71	1	Luo et al., 2005
<i>Abies lasiocarpa</i>	США: Скалистые горы	88.6		1	Kaufman, Troendle, 1981
<i>Abies procera</i> (<i>A. nobilis</i>)	США: шт. Орегон	132	213	1	Gholz et al., 1976
<i>Abies sibirica</i>	СССР	95	47 → 184	2	Руднев, Мусаев, 1986
<i>Abies veitchii</i>	Япония	60	44 → 106	3	Tadaki, 1966
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	Япония	31.4–54.4		3	Cannel, 1982
<i>Cryptomeria japonica</i>	Япония	35–60	30–90	2	Tadaki, 1966
<i>Dacrycarpus cianotus</i>	Новая Гвинея	60.5	56.6–64.4	1	Edwards, Grubb, 1977
<i>Juniperus communis</i>	58°–59°N; 22°–28°E	105.8		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Juniperus occidentalis</i>	США	22.5		2	Cannel, 1982
<i>Larix dahurica</i> (<i>L. gmelini</i>)	СССР: Сибирь	73–98		1	Поздняков и др., 1969
<i>Larix decidua</i> (<i>L. europaea</i>)	Новая Зеландия, Европа	77–100	47–218	10	Benecke et al., 1981
<i>Larix decidua</i> x <i>L. leptolepis</i>	Германия	120	89 → 172	2	Oren et al., 1986
<i>Larix eurolepis</i>	США	126.5		1	Gower, Richards, 1990
<i>Larix gmelinii</i>		68–109	112–363	3	Schulze et al., 1995

Приложение I (продолжение)

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Larix laricina</i>	США	56 → 100	147–408	2	Powell, 1988
<i>Larix leptolepis</i>	Япония, Англия, Германия	100 → 150	78 → 174	6	Kurachi et al., 1986
<i>Larix lyallii</i>	США: Скалистые горы	132–137		1	Gower, Richards, 1990
<i>Larix occidentalis</i>		147		1	Schulze et al., 1995
<i>Larix sibirica</i>	СССР: Сибирь	54		1	Поздняков и др., 1969
<i>Metasequoia gliptostroboides</i>	Япония	120 → 300		1	Satoo, Madgwick, 1982
<i>Phyllocladus asplenifolium</i>	Тасмания	41 → 115		1	Read, 1985
<i>Picea engelmannii</i>	США; Скалистые горы	100		1	Kaufman, Troendle, 1981
<i>Picea abies (P. excelsa)</i>	Европа, Канада	50 → 100	78 → 338	3	Cannel, 1982
<i>Picea brachytyla</i>	29°32'–29°37'N; 101°58'–102°03'E	75	63–95	1	Luo et al., 2005
<i>Picea glauca</i>	Канада	56 → 69			Krueger, Ruth, 1969
<i>Picea mariana</i>	США	37–60		3	Cannel, 1982
<i>Picea pungens</i>	США	85		1	Verduin, 1959
<i>Picea sitchensis</i>	Англия, США	50 → 100	23–210	4	Lewandowska, Jarvis, 1977
<i>Pinus allicaulis</i>	США	51		1	Gower, Richards, 1990
<i>Pinus banksiana</i>	Канада	54.6–140	44–147	2	Magnussen et al., 1986
подрост		135 → 155	106 → 190		

<i>Pinus caribaea</i>	Индия, Куба	26		2	Sandrino, Hernandez, 1986
<i>Pinus contorta</i>	США, Канада, Новая Зеландия	30-45	15 → 98	11	Knight et al., 1985 Chen et al., 1996
<i>Pinus echinata</i>	США, Австралия	138	150-170	3	Whittaker et al., 1963
<i>Pinus elliottii</i>	Индия, США		55-75	2	Gurumurti, Srivastava, 1982
<i>Pinus mugo</i>	Германия, Новая Зеландия	42-46	36 → 62	2	Benecke, Hawranek, 1980
<i>Pinus nigra</i>	Англия	35-378		1	Linder, 1985
<i>Pinus nigra var. maritima</i>	Англия	33.9-38.8		1	Cannel, 1982
<i>Pinus pallasiana</i>	СССР: Крым	80.8		1	Ведь, 1978
<i>Pinus pinaster</i>	Канада, Эстония, Австралия	75.4-112.4		3	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Pinus ponderosa</i>	США	39 → 46	36-50	3	Cannel, 1982
<i>Pinus radiata</i>	Австралия, Новая Зеландия	62-79	43-85	6	Linder, 1985
подрост		102 → 116	88 → 128		
<i>Pinus resinosa</i>	США	48 → 51	37-51	2	Lusk, Reich, 2000
<i>Pinus roxburghii</i>	Индия	63		2	Gurumurti, Srivastava, 1982
<i>Pinus sibirica</i>	СССР: Сибирь	42		1	Поздняков и др., 1969
<i>Pinus sylvestris</i>	Европа, Новая Зеландия	60-142	30-250	29	Kuuluvainen, Kanninen, 1992; Cannel, 1982
подрост		120 → 180	70-458		
<i>Pinus strobus</i>	США, Швейцария	130	74-140	4	Cannel, 1982
<i>Pinus taeda</i>	США, Канада	56-102	27-130	8	McLaughlin, Madgwick, 1968
молодая хвоя			174-194		
<i>Podocarpus archboldii</i>	Новая Гвинея	36.5		1	Edwards, 1977
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	США, Канада, Европа	97-107	51-148	16	Gholz et al., 1976; Chen et al., 1996

Приложение I (окончание)

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² г ⁻¹		Источники	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Taxus baccata</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	128.0		1	Niinemets, Kuul, 1994
<i>Taxus brewifolia</i>	США: шт. Орегон	65–90		1	Gholz et al., 1976
<i>Taxodium ascendens</i> (сеянцы)	США: шт. Флорида	77–312		1	Neufeld, 1983
<i>Taxodium distichum</i>	США, Румыния	77–312		2	Neufeld, 1983
<i>Thuja plicata</i>	США: шт. Орегон	88		1	Gholz et al., 1976
<i>Thujaopsis dolobrata</i>	Япония	40–42		1	Cannel, 1982
<i>Tsuga canadensis</i>	Канада	67.1–77.5		1	Ewers, Zimmermann, 1984
<i>Tsuga chinensis</i>	29°32'–29°37'N; 101°58'–102°03'E	75	57–96	1	Luo et al., 2005
<i>Tsuga heterophylla</i>	США, Канада	65–92	44–151	6	Cannel, 1982
<i>Tsuga mertensiana</i>	США	29–46		2	Cannel, 1982

Примечания. Стрелкой показано направление изменений с уменьшением освещенности; звездочкой помечены показатели, снятые с графиков.

Значение удельной листовой поверхности (SLA) листьев (расчет на одностороннюю или проекционную поверхность)
травянистых растений, мхов и лишайников

Вид растения	Местонахождение	SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
Травянистые растения					
<i>Achillea asplendifolia</i>	Венгрия	96		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Achillea millefolium</i>	Германия	220–280	193–378	2	Körner et al., 1989
<i>Achillea pannonica</i>	Венгрия	114		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Achillea ochroleuca</i>	Венгрия	142		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Achillea setacea</i>	СССР: Крым	129		1	Махаева, 1973
<i>Aconitum basiosotum</i>	СССР: ЦЧО	250		1	Кашкарова, 1978
<i>Actea spicata</i>	СССР: Московская обл.	500		1	Уткин, 1967
<i>Achyls triphylla</i>	США: шт. Орегон	827.2		1	Gholz et al., 1976
<i>Aegopodium podagraria</i>	Эстония	300–450	270 → 1000	3	Каллис и др., 1974
<i>Agrimonia pilosa</i>	СССР: ЦЧО	322.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Agropiron caninum</i>	СССР: ЦЧО	384.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Agropyron cristatum</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	81.6*		1	Воронин и др., 2003
<i>Agropiron repens</i>	СССР: ЦЧО	161.3		1	Кашкарова, 1978
<i>Agropiron intermedium</i>	СССР: ЦЧО	120.5–149.2		1	Кашкарова, 1978
<i>Agrostis gigantea (A. alba)</i>	Германия	350		1	Geyger, 1964
<i>Agrostis sireischicowii</i>	СССР: ЦЧО	370.4		1	Кашкарова, 1978
<i>Agrostis tenuis (A. vulgaris)</i>	Англия	97–115		1	Woodward, 1983
<i>Agrostis vinealis</i>		125		1	Schulze et al., 1995
<i>Ajuga reptans</i>	СССР: Московская обл.	403.1		1	Уткин, 1967

Вид растения	Местонахождение	SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{r}^{-1}$		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Alchemilla fissa</i>	Европа: Ц. Альпы	214		1	Körner et al., 1989
<i>Alchemilla taurica</i>	СССР: Крым	114		1	Махаева, 1973
<i>Alchemilla vulgaris</i>	СССР, Германия		180–333	2	Müller-Stoll, 1935
<i>Allium bidentatum</i>	56°–43°N; 61°–103°E	102.2*		1	Воронин и др., 2003
<i>Allium ursinum</i>	Нидерланды, Германия	300–380	145–471	2	Werger, Laar, 1986
<i>Alopecurus pratensis</i>	Германия	239		1	Codignola et al., 1987
<i>Alopecurus vaginatus</i>	СССР: Крым	459		1	Махаева, 1973
<i>Alternanthera costaricensis</i>	США: шт. Флорида	285.7		1	Lee, Graham, 1986
<i>Alyssum tortuosum</i>	СССР: Крым	143		1	Махаева, 1973
<i>Amelanchier spicata</i>	58°–59°N; 22°–28°E	196.1		1	Nimemets, Kuul, 1994
<i>Andropogon gerardii</i>	США: шт. Канзас		194.9 → 297.7	1	Knapp, Frank, 1985
<i>Andropogon ischaemum</i>	Германия	416.7		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Androsace alpina</i>	Австрия	298		1	Körner et al., 1989
<i>Anemone taurica</i>	СССР: Крым	214		1	Махаева, 1973
<i>Anemone ranunculoides</i>	Венгрия	420.2		1	Draskovits, 1979
<i>Angelica sylvestris</i>	СССР, Германия	156–498		2	Geyger, 1964
<i>Antennaria carpatica</i>	Европа: Альпы	167		1	Körner et al., 1989
<i>Anthericum ramosum</i>	СССР, Германия	200–300	164–400	2	Müller-Stoll, 1935
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	Норвегия	200	118–251	1	Berg et al., 1975
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Европа	175		1	Schulze et al., 1995
<i>Anthriscus sylvestris</i>	СССР, Германия, Нидерланды	430	402–500	1	Geyger, 1964

<i>Antitoxicum officinale</i>	СССР: ЦЧО	250–270		1	Кашкарова, 1978
<i>Arabis alpine</i>	Австрия	255		1	Körner et al., 1978
<i>Arabis coerulea</i>	Австрия	212		1	Körner et al., 1989
<i>Arabis hirsuta</i>	Австрия	200		1	Körner et al., 1989
<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	СССР: Сибирь	45–47		1	Поздняков и др., 1969
<i>Arctous erythrocarpa</i>	СССР: Сибирь	233		1	Поздняков и др., 1969
<i>Arenaria microdenia</i>	СССР: ЦЧО	126.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Arnica cardifolia</i>	США: шт. Вайоминг	250	198.4 → 420.2	1	Young, Smith, 1980
<i>Arrenathera elatius</i>	СССР: ЦЧО	285.7		1	Кашкарова, 1978
<i>Artemisia genipi</i>	Австрия	241		1	Körner et al., 1989
<i>Artemisia</i> sp.	56°–43 °N; 61°–103 °E	125.4*		1	Воронин и др., 2003
<i>Artemisia tridentata</i> var. <i>tridentata</i>	США: шт. Орегон	100		1	Gholz, 1982
<i>Arum maculatum</i>	Германия	234–312		1	Kriebitzsch, 1989
<i>Asarum europaeum</i>	СССР, Германия	300–400	179–530	2	Kriebitzsch, 1989
<i>Asperula cynanchia</i>	Германия	270.3		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Asperula odorata</i>	ЧСФР	300–400	229–541	1	Kubiček, 1976
<i>Asperula tinctoria</i>	СССР: ЦЧО	143–196		1	Кашкарова, 1978
<i>Aster amellus</i>	Германия, Венгрия	151–357.1		2	Müller-Stoll, 1935
<i>Aster bellidiastrum</i>	Австрия	250–370		1	Körner et al., 1989
<i>Aster tripolium</i>	Венгрия	164		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Astragalus</i> sp.	56°–43 °N; 61°–103 °E	173.9*		11	Воронин и др., 2003
<i>Atriplex</i> sp.	56°–43 °N; 61°–103 °E	115.4*		1	Воронин и др., 2003
<i>Atriplex tatarica</i>	Венгрия	258		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Atriplex triangularis</i>	США: шт. Вайоминг	230 → 556		1	Vjorkman, 1981
<i>Baekea crassifolia</i>	Австралия	28.6		1	Rundel, 1988
<i>Begonia mazaе</i>	Мексика	200		1	Lee, Gracham, 1986

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² · г ⁻¹		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Centaurea scabiosa</i>	СССР, Германия		108.7–285.7	2	Кашкарова, 1978
<i>Cerastium arvense</i>	Австрия	100		1	Körner et al., 1989
<i>Cerastium biebersteinii</i>	СССР: Крым	111		1	Махаева, 1973
<i>Cerastium uniflorum</i>	Австрия	332		1	Körner et al., 1989
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	СССР	230.6–247	188–247	3	Поздняков и др., 1969
<i>Chenopodium album</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	148.1*		1	Воронин и др., 2003
<i>Chimaphyla umbellata</i>	США: шт. Орегон	213–252		1	Gholz et al., 1976
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>		194		1	Schulze et al., 1995
<i>Chrysanthemum morifolium</i>	Англия,	330	220 → 550	2	Hughes, 1973
<i>Cyperus setulociliata</i>	Мексика	151.5		1	Ewel et al., 1982
<i>Circaea lutetiana</i>	Венгрия	793.6		1	Draskovits, 1979
<i>Cirastium arvense</i>	СССР	200–333		2	Кашкарова, 1978
<i>Cirastium oleracium</i>	Германия	326.6		1	Geyger, 1964
<i>Cirastium palustre</i>	Нидерланды	256.4–666.7		1	Pons, 1977
<i>Cissus rhombifolia</i>	Испания	248.8		1	Araus et al., 1986
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	253.7*		1	Воронин и др., 2003
<i>Clematis recta</i>	СССР: ЦЧО	238.1–277.8		1	Кашкарова, 1978
<i>Clinopodium vulgare</i>	СССР: ЦЧО	384.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Clintonia uniflora</i>	США: шт. Орегон	365–478.5		1	Antos, 1988
<i>Convallaria majalis</i>	СССР, ЧСФР	300	222–440	4	Кашкарова, 1978
<i>Convolvulus Ammanii</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	148.1*		1	Воронин и др., 2003

<i>Convolvulus arvensis</i>	СССР: ЦЧО	161–333		1	Кашкарова, 1978
<i>Coptis laciniata</i>	США: шт. Орегон	599		1	Gholz et al., 1976
<i>Coronaria flos cuculi</i>	Австрия	217		1	Körner et al., 1989
<i>Coronilla varia</i>	Германия		333–400	1	Müller-Stoll, 1935
<i>Corydalis cava</i>	Венгрия	534.8		1	Draskovits, 1979
<i>Corydalis stricta</i>	Восточный Памир	90.6–100.0		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Corinephorus canescens</i>	Европа	160–331		2	Poorter, Remkes, 1990
<i>Crepis sibirica</i>	СССР: ЦЧО	312.5		1	Кашкарова, 1978
<i>Cucubalus baccifer</i>	СССР: ЦЧО	476.2		1	Кашкарова, 1978
<i>Synodon dactylon</i>	Венгрия	180–404		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Synosurus cristatus</i>	Нидерланды	320		1	Poorter, Remkes, 1990
<i>Cytisus rutenicus</i>	СССР: ЦЧО	161.3		1	Кашкарова, 1978
<i>Dactylis glomerata</i>	Европа	163–258	313–520	4	Geyger, 1964
<i>Danaea nodosa</i>	Россия	234		1	Lee, Gracham, 1986
<i>Datura stramonium</i>	США	269–570		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Deschampsia caespitosa</i>	Россия		110–234	2	Ильинский, 1922
<i>Deschampsia flexuosa</i>	США, Нидерланды		64.4–276	2	Poorter, Remkes, 1990
<i>Dentaria enneaphyllos</i>	Венгрия	490.2		1	Draskovits, 1979
<i>Dianthus carthusianorum</i>	Германия	222.2		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Dracocephalum foetidum</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	222.0*		1	Воронин и др., 2003
<i>Dryas octopetala</i>	США: шт. Аляска		76.2–117.9	1	McGrow, Antonowics, 1983
<i>Dryas punctata</i>	СССР: Таймыр		72,5–18	1	Деева и др., 1982
<i>Dryopteris amurensis</i>	СССР: ДВК	175.3–366.7		1	Комарова, 1978
<i>Dryopteris filix mas</i>	Япония	209–297		1	Satoo, 1987
<i>Echinichloa galli</i>	СССР: ЦЧО	333.3		1	Кашкарова, 1978
<i>Echium plantagineum</i>	США	226–431		1	Poorter, Evans, 1998

Приложение II (продолжение)

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² · г ⁻¹		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Betonica officinalis</i>	СССР: ЦЧО	123–238		1	Кашкарова, 1978
<i>Bidens pilosa</i>	Мексика	344.8		1	Ewel et al., 1982
<i>Bistorta vivipara</i>	Восточный Памир	123.0–216.9		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Brachyloma ericoides</i>	Австралия	37		1	Rundel, 1988
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Европа	370.4		3	Poorter, Remkes, 1990
<i>Briza media</i>	Нидерланды	351		1	Poorter, Remkes, 1990
<i>Bromus erectus</i>	Германия	231		1	Geyger, 1964
<i>Bromus inermis</i>	СССР: ЦЧО, Сибирь		95–303	2	Кашкарова, 1978
<i>Bromus riparius</i>	СССР: ЦЧО, Крым	150	111–161	2	Кашкарова, 1978
<i>Bunies orientalis</i>	СССР: ЦЧО	145		1	Кашкарова, 1978
<i>Bupleurum exaltatum</i>	СССР: Крым	168		1	Махаева, 1973
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	СССР: ЦЧО	144.9		1	Кашкарова, 1978
<i>Calamagrostis canescens</i>	Германия	313		1	Geyger, 1964
<i>Calamagrostis epigeios</i>	Германия, СССР	200	107.5–321.7	4	Geyger, 1964
<i>Calendula officinalis</i>	Нидерланды	241–526		1	Groen, 1973
<i>Caltha palustris</i>	Австрия	308		1	Körner et al., 1989
<i>Calytrix alpestris</i>	Австралия	21.3		1	Rundel, 1988
<i>Calytrix tetragona</i>	Австралия	41.7		1	Rundel, 1988
<i>Campanula barbata</i>	Австрия	193		1	Körner et al., 1989
<i>Campanula glomerata</i>	СССР: ЦЧО	161.3		1	Кашкарова, 1978
<i>Campanula persicifolia</i>	СССР: ЦЧО	156.2		1	Кашкарова, 1978

<i>Campanula rapunculoides</i>	СССР: ЦЧО	370.4		1	Кашкарова, 1978
<i>Campanula rotundifolia</i>	Австрия	303		1	Körner et al., 1989
<i>Campanula trachelium</i>	СССР: ЦЧО	277.8		1	Кашкарова, 1978
<i>Camphorosma annua</i>	Венгрия	227			Krasser, Kalapos, 2000
<i>Cardamina resedifolia</i>	Австрия	203		1	Körner et al., 1989
<i>Carex acutiformis</i>	Европа	139-171		2	Geyger, 1964
<i>Carex bigelowii</i>	Англия, США	100-110	62-122	3	Woodward, 1983
<i>Carex bigelowii</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	СССР: Таймыр	117.6-153		1	Деева и др., 1982
<i>Carex diandra</i>		88		1	Schulze et al., 1995
<i>Carex fusca</i>	Германия	152		1	Geyger, 1964
<i>Carex glauca</i>	Германия	232.6		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Carex gracilis</i>	Германия	166		1	Geyger, 1964
<i>Carex humilis</i>	СССР: ЦЧО, Крым	112-204		2	Кашкарова, 1978
<i>Carex lasiocarpa</i>	Европа	88-130		2	Onimaru, Yabe, 1996
<i>Carex michelii</i>	СССР: ЦЧО	243.9		1	Кашкарова, 1978
<i>Carex montana</i>	СССР: ЦЧО	322.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Carex pilosa</i>	СССР, Венгрия	250	157.5-270.3	2	Draskovičs, 1979
<i>Carex praecox</i>	СССР: ЦЧО	178.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Carex rostrata</i>		125		1	Schulze et al., 1995
<i>Carex thunbergii</i>	42°38'N; 141°45'E	120-220		1	Onimaru, Yabe, 1996
<i>Carex ussuriensis</i>	СССР: ДВК	95-97		1	Комарова, 1978
<i>Carum cavi</i>		264		1	Schulze et al., 1995
<i>Centaurea jacea</i>	СССР, Германия	119-303		2	Кашкарова, 1978
<i>Centaurea marschaliana</i>	СССР: ЦЧО	175.4		1	Кашкарова, 1978
<i>Centaurea pseudophrygia</i>	СССР: ЦЧО	147.1		1	Кашкарова, 1978

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² · г ⁻¹		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Eichhornia crassipes</i>	США	191.2 → 374.5		1	Patterson, Duke, 1979
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	СССР: ДВК	172–500		1	Комарова, 1982
<i>Empodisma minus</i>	Австралия	21.8		1	Rundel, 1988
<i>Equisetum arvense</i>	Германия	527.5		1	Geyger, 1964
<i>Equisetum</i> sp.	68°38'N; 149°34'W	55		1	Wijk et al., 2005
<i>Eranthis hiemale</i>	Австрия	227		1	Körner et al., 1989
<i>Erghrina poepigiana</i>	Коста-Рика	277,8		1	Ewel et al., 1982
<i>Erigeron acre</i>	Австрия	181		1	Körner et al., 1989
<i>Erigeron orientalis</i>	СССР: Крым	197		1	Махаева, 1973
<i>Erigeron uniflorum</i>	Австрия	212		1	Körner et al., 1989
<i>Eriophorum vaginatum</i>	США: шт. Аляска	236–240		1	Kummerov et al., 1988
<i>Erithrionium album</i>	США: шт. Иллинойс	200–274		1	Bazzaz, Bliss, 1971
<i>Erithrionium montanum</i>	США: шт. Орегон	442–535		1	Antos, 1988
<i>Espletia schultzei</i>	Венесуэла	47,2–81,3		1	Baruch, 1979
<i>Euphorbia cyperissiae</i>	Германия		455–526	1	Müller-Stoll, 1935
<i>Euphorbia semivillosa</i>	СССР: ЦЧО	263.2		1	Кашкарова, 1978
<i>Euphorbia</i> sp.	56°–43°N; 61°–103°E	108.4*		1	Воронин и др., 2003
<i>Euphorbia subtilis</i>	СССР: ЦЧО	769.2		1	Кашкарова, 1978
<i>Falcaria vulgaris</i>	СССР: ЦЧО	95.2–140		1	Кашкарова, 1978
<i>Festuca arundinacea</i>	Эстония	240–260	162–370	2	Kallis, Tooming, 1974
<i>Festuca ovina</i>	Англия, Нидерланды	120	72–253	2	Poorter, Remkes, 1990
<i>Festuca pratense</i>	СССР	154		2	Ильинский, 1922

<i>Festuca pseudovina</i>	Венгрия	88		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Festuca rubra</i> var. <i>fallax</i>	Германия	482.5		1	Geyger, 1964
<i>Festuca sulcata</i>	СССР; Крым	298		1	Махаева, 1973
<i>Festuca vaginata</i>	Венгрия	45		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Festuca valesiaca</i>	Венгрия	78		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Filipendula hexapetala</i>	СССР; Крым, ЦЧО	150	107-12	2	Махаева, 1973
<i>Filipendula ulmaria</i>	СССР, Германия	200	153.8-217.4	2	Geyger, 1964
<i>Fragaria moschata</i>	ЧСФР	394		1	Eliáš, 1979
<i>Fragaria vesca</i>	Европа, США	125	61.3-277.8	4	Chabot, Chabot, 1977
<i>Fragaria virginiana</i>	США	200-250	115 → 384.6	4	Chabot, Hicks, 1982
<i>Fragaria viridis</i>	СССР: Крым, ЦЧО		100-217.4	2	Кашкарова, 1978
<i>Gagea orientalis</i>	Эстония		253 → 483.1	1	Тооминг, Тамметс, 1984
<i>Galeobdolon luteum</i>	Европа	330-430	160 → 660	5	Packham, Willis, 1977
<i>Galeopsis tetrahit</i>	Европа		480 → 650	1	Corre, 1983
<i>Galinsoga parviflora</i>	Европа		500 → 800	2	Corre, 1983
<i>Galium apparine</i>	СССР: ЦЧО	476.2		1	Кашкарова, 1978
<i>Galium boreale</i>	СССР: ЦЧО	172.4-384.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Galium odoratum</i> (<i>Asperula odorata</i>)	ЧСФР, Венгрия	380	314.5-526.5	2	Draskovits, 1979
<i>Galium palustre</i>	Германия	660		1	Geyger, 1964
<i>Galium verum</i>	СССР, Германия	150-300	100-526	3	Müller-Stoll, 1935
<i>Genista tinctoria</i>	Германия		185.2-476.2	1	Müller-Stoll, 1935
<i>Gentiana cruciata</i>	СССР: Крым	147		1	Махаева, 1973
<i>Gentiana kochiana</i>	Европа: Альпы	153		1	Körner et al., 1989
<i>Gentiana verna</i>	Европа: Альпы	168		1	Körner et al., 1989
<i>Geonema cuneata</i>	США: шт. Флорида	161.3		1	Lee, Gracham, 1986
<i>Geranium pratense</i>	СССР: ЦЧО	294.1		1	Кашкарова, 1978
<i>Geranium sanguineum</i>	СССР, Германия	300	270.3-454.5	2	Кашкарова, 1978

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² · г ⁻¹		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Geranium silvaticum</i>	СССР: ЦЧО	312.5		1	Кашкарова, 1978
<i>Geum montana</i>	Европа: Альпы	143		1	Körner et al., 1989
<i>Geum reptans</i>	Европа: Альпы	142		1	Körner et al., 1989
<i>Geum rivale</i>	Европа	180–200	150–291	4	Körner et al., 1989
<i>Geum urbanum</i>	Европа		215 → 833	6	Körner et al., 1989
<i>Gigantochloa levis</i>	Филиппины	220		1	Suzuki, Jakalne, 1986
<i>Glechoma hederacea</i>	Германия	660		1	Geyger, 1964
<i>Glechoma hirsuta</i>	ЧСФР	420		1	Eliáš, 1979
<i>Glyceria maxima</i>	Германия	288		1	Geyger, 1964
<i>Grossularia reclinata</i>	58°–59 °N; 22°–28 °E	343.6		1	Niinemetts, Kuul, 1994
<i>Haplophyllum davuricum</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	104.5*		1	Воронин и др., 2003
<i>Hedysarum minjanense</i>	Восточный Памир	164.4–203.2		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Helianthemum chamaedris</i>	Германия		277.8–400	1	Müller-Stoll, 1935
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	СССР: Крым	169		1	Махаева, 1973
<i>Helleborus foetidus</i>	Германия	256.4		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Heracleum sphondylium</i>	Германия	257.5		1	Geyger, 1964
<i>Hilbertia riparia</i>	Австралия	52.6		1	Rundel, 1988
<i>Hilbertia sericea</i>	Австралия	21.3		1	Rundel, 1988
<i>Hieraceum pilosella</i>	Германия	357		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Hieraceum sp.</i>	СССР: Крым	168		1	Махаева, 1973
<i>Hippocrepis comosa</i>	Германия	277.8		1	Müller-Stoll, 1935

<i>Hoffmania refulgens</i>	США: Флорида	185.2		1	Lee, Gracham, 1986
<i>Holcus lanatus</i>	Нидерланды	437		1	Poorter, Remkes, 1990
<i>Hordeum europaeum</i>	Германия		294-412	1	Kriebitzsch, 1989
<i>Hordeum murinum</i>	Венгрия	338		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Hordeum vulgare</i>	СССР: ЦЧО	166.7-181.8		1	Кашкарова, 1978
<i>Hutchinsia alpine</i>	Европа: Альпы	138		1	Körner et al., 1989
<i>Hypericum hirsutum</i>	СССР: ЦЧО	370.4		1	Кашкарова, 1978
<i>Hypericum perforatum</i>	Европа	350-450	208.3-495	3	Кашкарова, 1978
<i>Hypolanea fastigiata</i>	Австралия	20.8		1	Rundel, 1988
<i>Impatiens parviflora</i>	Нидерланды	300 → 700	226.7 → 1270	5	Groen, 1973
<i>Inula hirta</i>	СССР: ЦЧО	86.2		1	Кашкарова, 1978
<i>Inula salicina</i>	СССР: ЦЧО	188.7		1	Кашкарова, 1978
<i>Iris aphylla</i>	СССР: ЦЧО	122-127		1	Кашкарова, 1978
<i>Iris sp.</i>	56°-43 °N; 61°-103 °E	52.0*		1	Воронин и др., 2003
<i>Kalanchoë uniflora</i>	Германия	88 → 168		1	Schäfer, Lüttge, 1988
<i>Kochia densiflora</i>	56°-43 °N; 61°-, 103 °E, Венгрия	139.5*		2	Воронин и др., 2003
<i>Kochia prostrata</i>	56°-43 °N; 61°-103 °E, Венгрия	111.8*-117		2	Воронин и др., 2003; Krasser, Kalapos, 2000
<i>Kochia scoparia</i>	Венгрия	359		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Koeleria gracilis</i>	СССР: Крым	174		1	Махаева, 1973
<i>Koeleria pyramidata</i>	Германия	333.3		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Krascheninnicovia ceratoides</i>	Восточный Памир	62.9-167.1		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Lamia skinei</i>	США: шт. Флорида	133.3		1	Lee, Gracham, 1986
<i>Latirus humilis</i>	СССР: Сибирь	292		1	Поздняков и др., 1969
<i>Leandra dichotoma</i>	США: шт. Флорида	333.3		1	Lee, Gracham, 1986
<i>Leocanthemopsis alpina</i>	Европа: Альпы	159		1	Körner et al., 1989

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² · г ⁻¹		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Leontodon hispidus</i>	Европа: Альпы	199–233		1	Körner et al., 1989
<i>Leonurus cardiaca</i>	СССР: ЦЧО	344.8		1	Кашкарова, 1978
<i>Lepidosperma carphoides</i>	Австралия	22.7		1	Rundel, 1988
<i>Lepidosperma laterale</i>	Австралия	22.7–26.3		1	Rundel, 1988
<i>Lepidosperma semiteres</i>	Австралия	21.8		1	Rundel, 1988
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Европа	200	194–217.4	3	Körner et al., 1989
<i>Libanotis intermedia</i>	СССР: ЦЧО	129.9		1	Кашкарова, 1978
<i>Limonium gmelinii</i>	Венгрия	58			Krasser, Kalapos, 2000
<i>Linnaea borealis</i>	США: шт. Орегон	561.2		1	Gholz et al., 1976
<i>Linnaria alpina</i>	Европа: Альпы	248		1	Körner et al., 1989
<i>Linum tenuifolium</i>	Германия	263.2		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Lolium perenne</i>	СССР, США	200–400	60–667	6	Wilson, Cooper, 1969
<i>Lotus corniculatus</i>	Германия, США		200 → 285	1	Cooper, 1966
<i>Luzula campestris</i>	СССР: Крым	260.3		1	Махаева, 1973
<i>Luzula pilosa</i>	СССР: Архангельская обл.	260.3		1	Астрологова, 1976
<i>Lysimachia nummularia</i>	СССР: ЦЧО	332.6–384.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Европа	345	60–422	3	Кашкарова, 1978
<i>Maianthemum bifolium</i>	СССР: ДВК		266.7–406.7	1	Комарова, 1978
<i>Maianthemum canadense</i>	США: шт. Мичиган	250–286		1	Jurik, 1986
<i>Medicago sativa</i>	СССР, США	200 → 300	180–586	10	Cooper, 1966
<i>Melampyrum cristatum</i>	СССР: ЦЧО	188.7		1	Кашкарова, 1978

<i>Melampyrum nemorosum</i>	СССР: ЦЧО	370.4		1	Кашкарова, 1978
<i>Melica nutans</i>	СССР: ЦЧО	434.8		1	Кашкарова, 1978
<i>Melica uniflora</i>	Германия	434–558		1	Kriebitzsch, 1989
<i>Melilotus albus</i>	Германия		256.4–416.7	2	Müller-Stoll, 1935
<i>Mercurialis perennis</i>	Германия, ЧСФР	385	312–388	2	Kriebitzsch, 1989
<i>Myosotis palustris</i>	Германия	550		1	Geyger, 1964
<i>Nepenta pannonica</i>	СССР: ЦЧО	192.3		1	Кашкарова, 1978
<i>Nicotina tabacum</i>	США	296–586		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Nitraria sibirica</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	61.7*		1	Воронин и др., 2003
<i>Origanum vulgare</i>	Европа	300–330	270–406	3	Кашкарова, 1978
<i>Orobis pannonicus</i>	СССР: ЦЧО	110–164		1	Кашкарова, 1978
<i>Orobis vernus</i>	СССР: ЦЧО	344.8		1	Кашкарова, 1978
<i>Oxalis acetosella</i>	Европа	700–760	510 → 910	3	Draskovits, 1979
<i>Oxalis oregana</i>	США: шт. Орегон	1193.6		1	Gholz et al., 1976
<i>Oxiria digina</i>	Австрия	393		1	Körner et al., 1989
<i>Oxycoccus quadripetalis</i>	СССР	87		2	Каменецкая и др., 1973
<i>Paris quadrifolia</i>	СССР: ЦЧО	434.8		1	Кашкарова, 1978
<i>Panicum iliceum</i>	СССР: ЦЧО	250		1	Кашкарова, 1978
<i>Paspalion fasciculatum</i>	Мексика	238.2		1	Ewel et al., 1982
<i>Pedicularis kernerii</i>	Австрия	155		1	Körner et al., 1989
<i>Phalaris arundinacea</i>	Германия	276.7		1	Geyger, 1964
<i>Phisalis peruvianum</i>	США	289–602		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Phleum alpinum</i>	Англия	460	133–485	2	Woodward, 1979
<i>Phleum bertolonii</i>	Англия		174–580	1	Woodward, 1979
<i>Phleum pratense</i>	Европа	450–500	200–619	4	Poorter, Remkes, 1990
<i>Phlomis tuberosa</i>	СССР: ЦЧО	222		1	Кашкарова, 1978
<i>Phragmites communis</i>	Германия	195.7		1	Geyger, 1964
<i>Phyllostachys bambucioides</i>	Япония	139.7–205.4		1	Numata, 1979

Приложение II (продолжение)

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² · г ⁻¹		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Phyllostachys edulis</i>	Филиппины	211.1		1	Suzuki, Jacalne, 1986
<i>Phyllostachys puberula</i>	Филиппины	185.4		1	Suzuki, Jacalne, 1986
<i>Philodendron scandens</i>	Испания	288.2		1	Araus et al., 1986
<i>Plantago indica</i>	Венгрия	174		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Plantago lanceolata</i>		150		1	Schulze et al., 1995
<i>Plantago major</i>	США	259–474		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Plantago maritima</i>	Венгрия	100		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Plantago stepposa</i>	Венгрия	102		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Polygonatum latifolium</i>	ЧСФР	470		1	Eliáš, 1979
<i>Polygonatum viviparum</i>	Австрия	145		1	Körner et al., 1989
<i>Polystichum minimum</i>	США: шт. Орегон	304.6		1	Gholz et al., 1976
<i>Potentilla alba</i>	СССР: ЦЧО	288.1		1	Кашкарова, 1978
<i>Potentilla anserina</i>		191		1	Schulze et al., 1995
<i>Potentilla arenaria</i>	Венгрия	103		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Potentilla aurea</i>	Австрия	211		1	Körner et al., 1989
<i>Potentilla crantzii</i>	Австрия	110		1	Körner et al., 1989
<i>Potentilla depressa</i>	СССР: Крым	111		1	Махаева, 1973
<i>Potentilla erecta</i>	СССР: ЦЧО	333.3		1	Кашкарова, 1978
<i>Potentilla frigida</i>	Австрия	192		1	Körner et al., 1989
<i>Potentilla moorcroftii</i>	Восточный Памир	78.5–87.0		1	Пьянков, Кондрачук, 2003

<i>Potentilla reptans</i>	Австрия	192		1	Körner et al., 1989
<i>Potentilla verna</i>	Германия	263.2		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Primula glutinosa</i>	Австрия	135		1	Körner et al., 1989
<i>Primula elatior</i>	Австрия	236		1	Körner et al., 1989
<i>Primula farinosa</i>	Австрия	221		1	Körner et al., 1989
<i>Primula veris</i>	СССР: ЦЧО	217.4–232.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Prunella grandiflora</i>	Австрия	277.8		1	Körner et al., 1989
<i>Psychotria suerrensii</i>	США: шт. Флорида		196,1–454,5	1	Lee, Gracham, 1986
<i>Ptilotrichum canescens</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	89.6*		1	Воронин и др., 2003
<i>Pulmonaria obscura</i>	ЧСФР, СССР	320–380	269,2–484	1	Eliáš, 1979
<i>Pulsatilla patens</i>	СССР: ЦЧО	104.2		1	Кашкарова, 1978
<i>Pultanea tenuifolia</i>	Австралия	37		1	Rundel, 1988
<i>Pyrola incarnata</i>	СССР: Сибирь	137		1	Поздняков и др., 1969
<i>Pyrola renifolia</i>	СССР: ДВК	100–155.6		1	Комарова, 1978
<i>Pyrola rotundifolia</i> ssp. <i>maritima</i>	Англия		102–241	1	Hunt, Hope-Simpson, 1990
<i>Ranunculus acris</i>	Австрия	153–167		2	Körner et al., 1989
<i>Ranunculus bulbosus</i>	Австрия	185		1	Körner et al., 1989
<i>Ranunculus cassubicus</i>	СССР	243.9–373.7		2	Уткин, 1967
<i>Ranunculus dissectus</i>	СССР: Крым	172		1	Махаева, 1973
<i>Ranunculus ensyisii</i>	Новая Зеландия	106		1	Körner et al., 1989
<i>Ranunculus ficaria</i>	Австрия	310		1	Körner et al., 1989
<i>Ranunculus glacialis</i>	Австрия	110–155		1	Körner et al., 1989
<i>Ranunculus happaceus</i>	Новая Зеландия	149.6		1	Körner et al., 1986
<i>Ranunculus hirtus</i>	Новая Зеландия	166.6		1	Körner et al., 1986
<i>Ranunculus lappaceus</i>		150		1	Schulze et al., 1995
<i>Ranunculus nemorosus</i>	Австрия		153–270	1	Körner et al., 1989

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² · г ⁻¹		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Ranunculus pachyrrhizus</i>	Новая Зеландия	95.5		1	Körner et al., 1986
<i>Ranunculus reptans</i>	Германия, Новая Зеландия	246–460.5		2	Geyger, 1964
<i>Ranunculus rufosepalus</i>	Восточный Памир	130.1–182.8		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Ranunculus sericophyllus</i>	Новая Зеландия	96.4		1	Körner et al., 1986
<i>Raphanus sativus</i>	США	293–616		1	Poorter, Evans, 1998
<i>Rubus chamaemorus</i>	Швеция	113.2		1	Flower-Ellis, 1980 a,b
<i>Rubus idaeus</i>	СССР, Германия	320–350	158.7 → 454.5	4	Kallis, Tooming, 1974
<i>Rubus lasiococcus</i>	США: шт. Орегон	296.7–333.3		1	Antos, 1988
<i>Rubus pedatus</i>	США: шт. Орегон	298.5–333.3		1	Antos, 1988
<i>Rubus saxatilis</i>	СССР	384.6–464.6		2	Уткин, 1967
<i>Ruellina makagana</i>	США: шт. Флорида	200		1	Lee, Gracham, 1986
<i>Rumex acetosa</i>	СССР, Германия	350	386.6–662	3	Geyger, 1964
<i>Rumex acetosella</i>	Новая Зеландия	161–349		1	Körner et al., 1986
<i>Rumex crispus</i>	США		199–396	1	Bently, Whittaker, 1979
<i>Rumex cristatus</i>	Нидерланды	494		1	Poorter, Remkes, 1990
<i>Rumex obtusifolia</i>	США	228–363		1	Bently, Whittaker, 1979
<i>Salsola canina</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	73.2*		1	Воронин и др., 2003
<i>Salvia pratensis</i>	Венгрия	225		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Sanguisorba officinalis</i>	СССР: ЦЧО	131.6–196.1		1	Кашкарова, 1978
<i>Sanicula europaea</i>	ЧСФР	395		1	Eliás, 1979

<i>Saussurea davurica</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	57.0*		1	Воронин и др., 2003
<i>Saxifraga brioides</i>	Австрия	199		1	Körner et al., 1986
<i>Saxifraga moschata</i>	Австрия	247		1	Körner et al., 1986
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	Австрия	208		1	Körner et al., 1986
<i>Saxifraga paniculata</i>	Италия, Альпы	182		1	Codignola et al., 1990
<i>Scabiosa columbaria</i>	Германия	294.1		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Schistostachyum lumanpoa</i>	Филиппины	172.3		1	Suzuki, Jacalne, 1986
<i>Schoenus</i> sp.	Австралия	31.2		1	Rundel, 1988
<i>Scrophularia nodosa</i>	СССР, Нидерланды	400–440	344.8 → 1300	3	Corge, 1983
<i>Scorzonera capito</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	90.7*		1	Воронин и др., 2003
<i>Secale sylvestre</i>	Венгрия	258		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Sedum atratum</i>	Италия, Альпы	124.9		1	Codignola et al., 1990
<i>Sedum roseum</i>	Англия		171–350	1	Woodward, 1975
<i>Sedum telephium</i>	Англия		215–588	1	Woodward, 1975
<i>Sempervivum montanum</i>	Италия, Альпы	114.6		1	Codignola et al., 1990
<i>Senecio connabifolium</i>	СССР: Сахалин	527	444–788	1	Морозов, Белая, 1988
<i>Senecio incanus</i>	Австрия	150		1	Körner et al., 1978
<i>Serratula inermis</i>	СССР: ЦЧО	113.6–238.1		1	Кашкарова, 1986
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Австрия	169		1	Körner et al., 1978
<i>Silene dioica</i>	Австрия	250–330		1	Körner et al., 1986
<i>Silene vulgaris</i>	Австрия	300–350		1	Körner et al., 1986
<i>Smelowskia pectinata</i>	Восточный Памир	170.4–224.5		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Smilacina stellata</i>	США шт. Орегон		497.3–714.3	1	Antos, 1988
<i>Solidago virgaurea</i>	СССР, Норвегия	250–350	247 → 833.3	2	Астрологова, 1976
<i>Sonchus arvensis</i>	СССР: ЦЧО	303.3–312.5		1	Кашкарова, 1978
<i>Stachis annua</i>	СССР: ЦЧО	476.2–555.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Stachis recta</i>	СССР, Германия	250	123.5–333.3	2	Müller-Stoll, 1935

Вид растения	Местонахождение	SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{г}^{-1}$		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Stachis sylvatica</i>	Нидерланды		400–700	1	Corre, 1983
<i>Stellaria palustris</i>	СССР: ЦЧО	227.3–243.9		1	Кашкарова, 1978
<i>Stellaria cherleriae</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	197.9*		1	Воронин и др., 2003
<i>Stipa glareosa</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	132.3*		1	Воронин и др., 2003
<i>Stipa krilovii</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	155.2*		1	Воронин и др., 2003
<i>Stipa pinnata</i>	СССР: ЦЧО		65.4–82.0	1	Кашкарова, 1978
<i>Streptopus roseus</i>	США: шт. Орегон		540.5–800	1	Antos, 1988
<i>Succisa pratensis</i>	Европа	200	150–300	2	Ильинский, 1922
<i>Swertia marginata</i>	Восточный Памир	162.3–216.9		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Symphytus tuberosum</i>	ЧСФР	320.4–369.1		1	Eliáš, 1979
<i>Tanacetum vulgare</i>	Германия	196		1	Geyger, 1964
<i>Taraxacum dissectum</i>	Восточный Памир	166.4		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Taraxacum leucanthum</i>	Восточный Памир	143.1–150.4		1	Пьянков, Кондрачук, 2003
<i>Taraxacum officinale</i>	Европа	370–400	158–441	4	Geyger, 1964
<i>Taraxacum serotinum</i>	Венгрия	128		1	Krasser, Kalapos, 2000
<i>Teucrium chamaedris</i>	Германия		200–384,6	1	Müller-Stoll, 1935
<i>Thalictrum alpinum</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	115.4*		1	Воронин и др., 2003
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	СССР: ЦЧО	303		1	Кашкарова, 1978
<i>Thalictrum minus</i>	СССР: ЦЧО	117.6–159.5		1	Кашкарова, 1978

<i>Thymus callieri</i>	СССР: Крым	203		1	Махаева, 1973
<i>Thymus serpyllum</i>	Германия	384.6–416.7		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Tribulus terrestris</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	169.5*		1	Воронин и др., 2003
<i>Trifolium ambiquum</i>	СССР: Крым	166		1	Махаева, 1973
<i>Trifolium montanum</i>	СССР: ЦЧО	137–151.5		1	Кашкарова, 1978
<i>Trifolium pratense</i>	СССР: Крым	100		1	Махаева, 1973
<i>Trifolium repens</i>	Германия, Нидерланды	367	295–404	3	Geyger, 1964
<i>Trifolium subterraneum</i>	Австралия, Египет	300–400	210–440	2	Radwan, 1973
<i>Triolena hirsuta</i>	США: шт. Флорида	294.1–333.3		1	Lee, Gracham, 1986
<i>Tussilago farfara</i>	СССР	200		1	Ильинский, 1922
<i>Urtica dioica</i>	Нидерланды, СССР	400	350 → 1250	3	Corre, 1983
<i>Vaccinium ovatum</i>	США: Калифорния	125		1	Westman, Rogers, 1977
<i>Vaccinium parvifolium</i>	США: шт. Орегон	514		1	Gholz et al., 1976
<i>Vacciniumz uliginosum</i>	СССР, Норвегия	130–140	102–250	4	Каменецкая и др., 1973
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	Европа	120–130	40–188	5	Каменецкая и др., 1973
<i>Veratrum lobelianum</i>	СССР: ЦЧО	104.2–147.1		1	Кашкарова, 1978
<i>Veratrum nigrum</i>	СССР: ЦЧО	153.8–204.1		1	Кашкарова, 1978
<i>Veronica bellioidea</i>	Австрия	100		1	Körner et al., 1986
<i>Veronica chamaedris</i>	СССР, Австрия	270–300	232.6 → 500	3	Körner et al., 1986
<i>Veronica gentianoides</i>	СССР: Крым	124		1	Махаева, 1973
<i>Veronica longifolia</i>	СССР, Германия		220.5–333.3	2	Geyger, 1964
<i>Vicia cracca</i>	СССР, Германия		300–448	2	Geyger, 1964
<i>Vicia sepium</i>	СССР: ЦЧО	476.2		1	Кашкарова, 1978
<i>Vicia tenuifolia</i>	СССР: ЦЧО	161.3		1	Кашкарова, 1978
<i>Vincetoxicum officinale</i>	Германия	588.2		1	Müller-Stoll, 1935
<i>Vincetoxicum sibiricum</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	143.4*		1	Воронин и др., 2003
<i>Viola canina</i>	СССР: ЦЧО	357.1		1	Кашкарова, 1978
<i>Viola hirta</i>	СССР: ЦЧО	384.6		1	Кашкарова, 1978
<i>Viola mirabilis</i>	СССР, ЧСФР	300–350	250 → 555.6	4	Каллис и др., 1974
<i>Viola orades</i>	СССР: Крым	254		1	Махаева, 1973

Приложение II (окончание)

Вид растения	Местонахождение	SLA, см ² · г ⁻¹		Источник	
		наиболее частые	пределы	число	основной
<i>Viola silvestris</i>	Венгрия		312.5–502.5	1	Draskovits, 1979
<i>Xerophyllum tenax</i>	США: шт. Орегон	81.4		1	Gholz et al., 1976
<i>Zygophyllum Rosowii</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	61.3*		1	Воронин и др., 2003
<i>Zygophyllum xanthoxylon</i>	56°–43 °N; 61°–103 °E	34.2*		1	Воронин и др., 2003
Мхи					
<i>Alonia rigida</i>	Польша	327.5		1	Крупа, 1984
<i>Catarinea undulata</i>	Польша	442.5		1	Крупа, 1984
<i>Funaria hygrometrica</i>	Польша	1176.5		1	Крупа, 1984
<i>Mnium punctatum</i>	Польша	628.9		1	Крупа, 1984
<i>Polytrichum piliferum</i>	Польша	186.6		1	Крупа, 1984
<i>Polytrichum juniperinum</i>	Польша	341.3		1	Крупа, 1984
Лишайники					
<i>Pleopsidium chlorophanum</i>	Монголия	246.0		1	Бязров, Старостина, 1977
<i>Aspicilla mikhnoi</i>	Монголия	708.1–720.5		1	Бязров, Старостина, 1977
<i>Dimellaena oreina</i>	Монголия	398.2		1	Бязров, Старостина, 1977
<i>Melanelia tominii</i>	Монголия	182.9		1	Бязров, Старостина, 1977

Примечания. Стрелкой показано направление изменений с уменьшением освещенности. Звездочкой помечены показатели, снятые с графиков. Названия растений даны так, как они приводятся у авторов.

Список сокращений

BCA – от *branch cambium area* (англ.) – камбиальная поверхность ветвей; размерность – см^2 или м^2 (для отдельных растений), $\text{м}^2 \cdot \text{га}^{-1}$ (для древостоев).

BLAD – от *balanced leaf area density* (англ.), сбалансированная плотность листовой поверхности, отношение LAI к объему крон деревьев в слое растительного покрова на определенной площади; размерность см. LAD.

BLAI – от *balanced leaf area index* (англ.), индекс сбалансированной листовой поверхности, отношение LA к площади участка, занятой лишь проекциями крон деревьев. При проекционной поверхности LA это – PBLAI, при полной поверхности LA – TBLAI.

CA – от *cambium area* (англ.) – камбиальная поверхность древесных органов растений; размерность – см^2 или м^2 (для отдельных деревьев), $\text{м}^2 \cdot \text{га}^{-1}$ (для древостоев).

g – площадь поперечного сечения ствола на высоте 1.3 м, размерность см^2 или м^2 .

G (или Σg) – площадь поперечных сечений стволов на высоте 1.3 м в пересчете на 1 га; размерность $\text{м}^2 \cdot \text{га}^{-1}$ (для древостоев).

GAJ – от *green area index* (англ.), отношение площади зеленой (т.е. фотосинтезирующей) поверхности к площади участка; размерность см. LAI.

LA – от *leaf area* (англ.), площадь листовой поверхности, площадь поверхности листьев или хвои; размерность см^2 , дм^2 , м^2 .

LAD – от *leaf area density* (англ.), плотность листовой поверхности – степень сконцентрированности LA в определенном объеме слоя (или яруса) растительного покрова; размерность см^{-1} , м^{-1} .

LADur – от *leaf area duration* (англ.), продолжительность существования LA, произведение LAI на число месяцев вегетационного периода или на число дней функционирования листьев, размерность определяется числом месяцев вегетационного периода или дней существования листьев.

LAI – от *leaf area index* (англ.) – индекс листовой поверхности, отношение площади листьев к площади поверхности участка; размерность $\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$, $\text{га} \cdot \text{га}^{-1}$.

LAR – от *leaf area ratio* (англ.), отношение площади поверхности листьев к абсолютно сухой массе растения, размерность $\text{см}^2 \cdot \text{г}^{-1}$, $\text{дм}^2 \cdot \text{г}^{-1}$, $\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$.

LWR – от *leaf weight ratio* (англ.) – отношение массы листьев к массе всего растения (все – в абс. сухом состоянии), размерность $г \cdot г^{-1}$, $кг \cdot кг^{-1}$ и др.

PAI – от *plant area index* (англ.) – отношение площади поверхности всего растения к площади его горизонтальной проекции; размерность $см^2 \cdot см^{-2}$, $м^2 \cdot м^{-2}$.

PLAI – от *projection leaf area index* (англ.), индекс проекционной листовой поверхности, отношение проекционной LA (для хвои) к площади, проецируемой на горизонтальную поверхность участка; размерность $см^2 \cdot см^{-2}$, $м^2 \cdot м^{-2}$.

RGR – от *relative growth rate* (англ.), относительная скорость роста, – прирост массы растения за единицу времени; размерность $г \cdot г^{-1} \cdot сут^{-1}$, $кг \cdot кг^{-1} \cdot год^{-1}$ и т.д.

RLE – от *rate of leaf emergence* (англ.), темп нарастания числа листьев, изменение числа листьев за конкретные сроки периода вегетации, размерность экз. мес.⁻¹ или экз. нед.⁻¹.

RLGR – от *relative leaf growth rate* (англ.), интенсивность прироста площади LA, прирост LA в единицу времени; размерность $см^2 \cdot сут^{-1}$, $м^2 \cdot мес^{-1}$ и др.

SA – от *sapwood area* (англ.), площадь сечения заболони, размерность $см^2$, $дм^2$ (для отдельных деревьев), $м^2 \cdot га^{-1}$ (для древостоев).

SBA – от *sapwood basal area* (англ.), площадь поперечного сечения заболони; то же, что SA.

SCA – от *stem cambium area* (англ.), камбиальная поверхность ствола; размерность $см^2$ или $м^2$ (для отдельных деревьев), $м^2 \cdot га^{-1}$ (для древостоев).

SLA – от *specific leaf area* (англ.), удельная площадь листовой поверхности, отношение площади поверхности листьев к их сухой массе, размерность $см^2 \cdot г^{-1}$, $дм^2 \cdot г^{-1}$, $м^2 \cdot кг^{-1}$.

SLM – от *specific leaf mass* (англ.) – удельная листовая масса, отношение массы листьев к площади их поверхности, размерность $г \cdot см^{-2}$, $г \cdot дм^{-2}$, $кг \cdot м^{-2}$.

SLW – от *specific leaf weight* (англ.) – поверхностная плотность листьев, сущность и размерность как у SLM (см. выше).

TBAI – от *total bark area index* (англ.) – индекс боковой поверхности осевых органов в коре; размерность см. LAI.

TCAI – от *total community area index* (англ.), индекс общей поверхности растительного сообщества (яруса) или индекс контактной поверхности фитомассы, размерность см. LAI.

TLAI – от *total leaf area index* (англ.), индекс полной (всесторонней) листовой поверхности, отношение «развернутой» площади поверхности хвои к площади занимаемого участка; размерность см. LAI.

ULR – от *unit leaf rate* (англ.), цена единицы площади листы – отношение прироста сухой массы растения за единицу времени к площади LA; размерность $г \cdot см^{-2} \cdot сут^{-1}$, $г \cdot см^{-2} \cdot нед^{-1}$, $г \cdot см^{-2} \cdot мес^{-1}$.

ZV₁ – прирост древесины по объему в древостое за текущий год, размерность $м^3 \cdot га^{-1} \cdot год^{-1}$.

ZV₅ – средний прирост древесины по объему в древостое за последние 5 лет, размерность $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$.

ZG₁ – прирост площади сечения стволов в древостое за 1 год, размерность $\text{дм}^2 \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$.

ZG₅ – средний прирост площади сечения стволов в древостое за последние 5 лет, размерность $\text{дм}^2 \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$.

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Поверхность растений: определение понятий, их сущность и значение для разных разделов науки.....	6
Основные понятия, их дефиниции и размерность	7
Параметры поверхности растений как общая информационная основа различных научных направлений.....	15
Глава 2. Методы определения площади листовой поверхности растений	56
Методы определения площади интактных листьев	57
Деструктивные методы определения площади поверхности листовых пластинок.....	75
Способы определения площади поверхности хвои	89
Глава 3. Удельная листовая поверхность (SLA): закономерности изменения и экологическое значение.....	105
Глава 4. LAI: экологическое значение, экологическая и фитоценотическая обусловленность.....	133
Современные оценки LAI.....	133
Листовая поверхность растений травяного покрова (опыт составления справочника).....	144
Связь вертикальной структуры массы и площади поверхности листьев со световыми условиями в зарослях крапивы (<i>Urtica dioica</i> L.).....	152
Глава 5. Потери и восстановление листовой поверхности как результат деятельности филлофагов	163
Заключение	175
Литература	177
ПРИЛОЖЕНИЯ	233
Список сокращений	289

Научное издание

Уткин Анатолий Иванович
Ермолова Людмила Сергеевна
Уткина Ирина Анатольевна

**Площадь поверхности
лесных растений:
сущность, параметры,
использование**

*Утверждено к печати
Ученым советом
Института лесоведения
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Н.М. Александрова*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *О.В. Аредова*
Корректоры *А.Б. Васильев, Р.В. Молоканова*

Подписано к печати 19.12.2007
Формат 60×90 1/16. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 18,5. Усл.кр.-отт. 19,0
Уч.-изд.л. 19,0. Тип. зак. 3033

Издательство «Наука»
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП «Типография «Наука»
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН**

Магазины "Книга-почтой"

- 121099 Москва, Шубинский пер., 6; (код 495) 241-02-52 Сайт: www.LitRAS.ru
E-mail: info@litras.ru
197110 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7 "Б"; (код 812) 235-40-64
ak@akbook.ru

**Магазины "Академкнига" с указанием букинистических отделов
и "Книга-почтой"**

- 690002 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга-почтой");
(код 4232) 45-27-91 antoli@mail.ru
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой");
(код 343) 350-10-03 kniga@sky.ru
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 ("Книга-почтой"); (код 3952) 42-96-20
aknir@irlan.ru
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90 akademkniga@bk.ru
220012 Минск, просп. Независимости, 72; (код 10375-17) 292-00-52, 292-46-52,
292-50-43 www.akademkniga.by
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; (код 495) 124-55-00 akadkniga@nm.ru;
(Бук. отдел 125-30-38)
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12; (код 495) 932-74-79
127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; (код 495) 621-55-96 (Бук. отдел)
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90; (код 495) 334-72-98
akademkniga@naukaran.ru
105062 Москва, Б. Сапоглинищевский пер., 8 строение 4; (код 495) 624-72-19
(Бук. отдел)
630091 Новосибирск, Красный проспект, 51; (код 383) 221-15-60 akademkniga@mail.ru
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга-почтой");
(код 383) 330-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru
142290 Пушкино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой");
(код 49677) 3-38-80
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57; (код 812) 272-36-65
ak@akbook.ru (Бук. отдел)
199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;
(код 812) 323-34-62 (Бук. отдел)
634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18;
(код 3822) 51-60-36 akademkniga@mail.tomsknet.ru
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой"); (код 3472) 23-47-62,
23-47-74 akademkniga@ufacom.ru
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 72-91-85 (Бук. отдел)

Коммерческий отдел, Академкнига. г. Москва
Телефон для оптовых покупателей: (код 495) 241-03-09
Сайт: www.LitRAS.ru

E-mail: info@litras.ru

Склад, телефон (код 499) 795-12-87

Факс (код 495) 241-02-77

А.И. Уткин Л.С. Ермолова И.А. Уткина

Площадь поверхности лесных растений

**Сущность
Параметры
Использование**

ISBN 978-5-02-034140-1



9 785020 341401 >

Наука