

ГЕОГРАФИЯ И ЭКОЛОГИЯ

УДК 911.2(470)

К.Н. Дьяконов¹, А.С. Байбар², Т.И. Харитонова³**ВНУТРИВЕКОВАЯ ДИНАМИКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛЕСАМИ МЕЩЕРЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИ АКТИВНОЙ РАДИАЦИИ**

Для восьми типичных лесных фаций Центральной Мещеры рассмотрена эффективность использования фотосинтетически активной радиации (ФАР) за вегетационный период с 1958 по 2008 гг. КПД фотосинтеза понимается как отношение энергии, зафиксированной в фитопродукции, к приходящей ФАР за вегетационный период. Установлена синхронность внутривековой динамики КПД фотосинтеза в основных зональных фациях, за исключением интразонального комплекса сосняка багульниково-осоково-сфагнового. За рассматриваемый период во всех фациях проявились хроноинтервалы разнонаправленных трендов эффективности использования ФАР. Выявлена нелинейная зависимость КПД фотосинтеза от глубины залегания почвенно-грунтовых вод с мая по август, с зоной оптимума 0,7–1,0 м. Проведен анализ взаимосвязи КПД фотосинтеза с осадками. В гидроморфных фациях растения более эффективно используют солнечную энергию при меньшем количестве осадков; для остальных фаций пики КПД осадков и фотосинтеза совпадают, что объясняется геохимическими и геофизическими процессами, вызванными дождевыми водами. Подсчет корреляции между КПД фотосинтеза с годичным разрешением и индексами солнечной активности (числами Вольфа) положительного результата не дал.

Ключевые слова: биогеофизика ландшафта, фотосинтетически активная радиация, фитопродуктивность, дендрохронология, удельная энергетическая мощность фитомассы, КПД фотосинтеза, геосистемы локального уровня (фации).

Введение. Одним из важнейших биогеофизических и экологических показателей функционирования ландшафтов выступает КПД фотосинтеза по приходящей солнечной радиации – мера эффективности ее использования растительным покровом как составной части ландшафта. В работе использована формула: $KPD_f = F/FAR$, где $F = M \cdot q$, M – фитомасса за вегетационный период, q – удельная энергетическая мощность фитомассы (энергетический эквивалент фотосинтеза), FAR – фотосинтетически активная радиация. Размерность F и FAR – МДж/м² год.

Начиная с 60-х годов прошлого столетия в рамках выполнения Международной биологической программы появились первые обобщающие работы по эффективности использования фотосинтетически активной радиации в области 0,38–0,71 мкм (ФАР) растительным покровом [Ничипорович, 1966; Будыко, 1971; Раунер, 1972]. Дальнейшее развитие направления получило развитие в исследованиях В.А. Алексеева [1975], Н.Н. Выгодской [1977; 1987], И.А. Мурей, И.А. Шульгина [1978]; Ю.С. Насырова [1971], Ю.К. Росса [1975], Н.И. Руднева [2003], Х.Г. Тооминга [1984], И.А. Шульгина [1973, 2009] и др. В исследованиях зарубежных ученых, в особенности из Китая, Японии, США, значительное внимание уделяется роли ФАР и других

факторов в повышении КПД фотосинтеза сельскохозяйственных культур [Gitelson, Peng, Arkebauer et al., 2015; Wang, Sun, Hao, 2015].

Были получены оригинальные результаты биофизического, методического и регионального плана, но без рассмотрения специфики внутриландшафтного уровня, в частности, межгодовой динамики КПД фотосинтеза. А это – уже задача ландшафтных исследований.

Пространственно-временная организация геосистем локального уровня многоаспектна и фундаментальна, в изучении которой ведущую роль играют геохимия и геофизика ландшафта. Взаимодополняемость структурно-генетического и функционально-динамического направлений предусматривает одновременно изучения динамики процессов во времени и пространстве, то есть с учетом фациального разнообразия. Данное исследование относится к новому направлению – микробиогеофизики ландшафта.

Цель работы – выявить внутривековые колебания эффективности использования растительным покровом типичных фаций озерной Мещеры фотосинтетически активной радиации, с установлением возможной связи КПД фотосинтеза с солнечной активностью и количеством осадков.

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра физической географии и ландшафтоведения, зав. кафедрой, докт. геогр. н., проф., чл.-корр. РАН; *e-mail:* diakonov.geofak@mail.ru

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра физической географии и ландшафтоведения, студентка; *e-mail:* baybaranastasia@endex.ru

³ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, доцент, канд. геогр. н.; *e-mail:* kharito2010@gmail.com

Задачи:

1. Построение обобщенных дендрохронологий для каждой из пробных площадей (фаций) на основании радиального прироста деревьев;

2. Обоснование методики пересчета индексов внутривековой динамики радиального прироста по годам на «весовую» массу, выраженную в г/м² в год, на основании полевых измерений Мещерского физико-географического отряда, материалов лесной таксации и литературных данных

3. Сбор материала по ФАР, энергетическим эквивалентам фотосинтеза растений для определения энергетической ежегодной продукции, выраженной в МДж/м в год и расчета динамики КПД фотосинтеза для восьми фаций за период с 1958 по 2008 гг.

4. Определение степени синхронности КПД фотосинтеза между фациями.

5. Установление метеорологических сезонных факторов максимальных и минимальных значений КПД фотосинтеза для каждой фации.

6. Выявление связи КПД фотосинтеза с изменением атмосферных осадков и солнечной активности (индикатор числа Вольфа) за рассматриваемый период.

Объект исследования. Исследования проводились в Центральной (озерной) Мещере в Клепиковском районе Рязанской области. Территория представляет собой слабонаклонную низменность с высотами от 118 до 130 м над уровнем моря. Относится к двум видам ландшафта: озерному с террасами оз. Вликого и долинно-зандровому – водно-ледниковой песчаной равнине московского возраста. Краткая характеристика стандартных пробных площадей (фаций) отбора дендрохронологического материала представлена в табл. 1, в которой номера точек соответствуют полевым описаниям.

Исходный материал и методы исследования. В восьми типичных фациях приростным буром Пресслера были отобраны керны ели европейской (*Picea abies* L.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в десятикратной повторности по диаметру. Ширина годичных колец была получена на измерительном комплексе Lintab 5. С помощью программного обеспечения Rinntech TSAPWin проведено перекрестное датирование кернов для каждой пробной площади. Из исходного ряда годичных приростов для каждого дерева исключали монотонный тренд – «кривую большого роста», а затем были вычислены обобщенные дендрохронологии. Для обработки годичного прироста деревьев применена методика стандартизации, когда абсолютные величины прироста переводятся в относительные [Cook, 1985; Fritts, 1976]. Для статистической обработки полученных данных использован пакет программ ITRDB (The International Tree-Ring Data Bank) и входящий в него модуль Cobis Coorecorder (версия 2.0.14). Средние многолетние значения радиального прироста для каждой из пробных площадей приняты за 1.

Было принято допущение: динамика радиального прироста деревьев выступает индикатором внутривековых колебаний фитопроductивности лесных

фитоценозов, так как имеется тесная и достоверная зависимость между радиальным приростом и по объему. Доля древесного яруса в фитомассе лесных фитоценозов составляет от 75 до 90%.

Ежегодная средняя многолетняя продуктивность по восьми фациям определена на основании полевых исследований, материалов лесной таксации и литературным данным. Использованы сведения о продуктивности типов лесов – аналогов. Экспериментальным образом установлена продуктивность сосняка чернично-зеленомошного, которая составила около 8 т/га в год. Данный прирост можно применить к точке 8 и 5, но с некоторыми допущениями, так как на точке 5 бонитет немного выше. На основании литературных данных, опубликованных Н.И. Базилевич [1993], приводится структура данного типа леса на основании обобщения по 61 пробной площади. Надземная биомасса составляет 87%, из которых на деревья отводится 78,3%, на кустарники, мхи и травы – 8,7%, оставшиеся 13% на корневую массу. Доля древесного яруса в надземной части – 90%. Вторая пробная площадь была заложена в сосново-еловом чернично-зеленомошно-долгомошно-сфагновом лесе с формулой древостоя 8Е+2С, ед. Б. Продукция составила 9,5 т/га в год. Ее можно применить к точкам 4 и 38. На основании данных, приводимых Н.И. Базилевич [1971, 1993], выявлено, что структура данного типа леса на основании обобщения более чем 60 пробных площадей (фаций) содержит 84,5% наземной биомассы (78,4% – деревья; кустарники, кустарнички, мох, трава – 6,5%) и 15,5% на корневую массу. Доля древесного яруса в надземной части – 92%. Для точки 12 с сосняком разнотравным использованы аналогии по Белорусскому Полесью [Юркевич, Ярошевич, 1974] и для зоны хвойно-широколиственных лесов на водоразделе Западной Двины и Днепра, обобщение по пяти пробным площадям [Базилевич, 1993]. Продукция составляет 8,3 т/га в год. Надземная фитомасса – 88%, из которых на древесной приходится 77%, на кустарники, мхи, травы – 11%. Подземная биомасса – 12%. Для точки с термокарстовой котловиной использованы три работы: Н.И. Базилевич [1993], С.Э. Вомперского, А.И. Иванова [1982] и И.Д. Юркевич, Э.П. Ярошевич [1974]. Продуктивность составляет 4,5 т/га в год.

Для основных видов растений Мещеры использованы определения энергетических эквивалентов фотосинтеза растений Мещеры, которые были определены ранее [Дьяконов, 1991], и материалы А.И. Уткина [1986]. Используемые в работе данные по удельной энергетической мощности фитомассы приведены в табл. 2. Значения ФАР за многолетний период, с 1958 по 2008 гг., получены в метеорологической обсерватории МГУ (предоставлены О.А. Шиловцевой). Использовано отношение $ФАР = 0,48Q$, где Q – коротковолновая радиация, и формула расчета по продолжительности солнечного сияния и высоты Солнца на 15-е число каждого месяца. Показатель солнечной активности – числа Вольфа.

Таблица 1

Характеристики пробных площадей (фаций) отбора дендрохронологического материала

Номер фации	Элемент формы мезорельефа, экспозиция, крутизна	Тип увлажнения	Диапазон глубины залегания почвенных (грунтовых) вод с мая по август	Почвенная разность	Тип леса, состав древостоя	Характеристики древостоя			
						класс возраста	высота деревьев 1-го яруса	сомкнутость крон древесного яруса	бонитет
II-4	Краевая часть ложбины стока ледниковых вод, сложенная супесями и песками ЮЮЗ экспозиции, крутизной 2–3°	Атмосферно-грунтовое	0,50–1,4, средняя – 0,9 м	Подзол иллювиально-гумусово-железистый оторфованный. Мощность гор. Ат = 50 см	Сосново-березовый ельник с ольхой черной, майниково-кисличный; 7Е1Б+О	V	21–23 м	0,7–0,8	I, реже II (у сосен)
II-5	Слабовыпуклая поверхность песчаной гряды ЮЗ экспозиции, крутизной 3–4°	Атмосферное	средняя 2,5 м	Подзол иллювиально-железистый, слабо-оторфованный	Елово-сосновый крушиново-орляковый зеленомошник; 8С+2Е	V	24–25	0,5–0,6	I–II
II-7	Средняя пологая часть склона долинного зандра ЮВ экспозиции, крутизной 2°, сложен песками с прослойками супеси	Атмосферно-грунтовое	0,9–2,3, средняя – 1,3 м.	Подзол иллювиально-железистой оторфованный на водно-ледниковых песках	Ельник сосново-березовый, рябиново-чернично-зеленомошный; 6Е+2С+2Б	IV–V	23–24 м	0,8–0,9	I, реже II
II-8	Привершинная слабовыпуклая поверхность водно-ледниково-эоловой песчаной гряды ЮВ экспозиции, крутизной 1–3°	Атмосферное	более 2,3 м	Подзол иллювиально-железистый, слабо-оторфованный	Сосняк орляково-зеленомошный, 10С	V	22–23 м	0,7	I–II
10	Центральная слабовыпуклая часть термокарстовой котловины овальной формы, шириной до 550 м	Атмосферное застойное	+0,10–0,25 м	Торфяник, мощностью до 230 см	Березово-сосновый багульниково-сфагновый редкостойный разновозрастный; 9С+1Б	V–X	15–17 м	0,3	IV–V
12	Пологий склон долинного зандра ЮЗ экспозиции, крутизной 3°, осложненный грядами эолового происхождения	Атмосферное	средняя – 2 м	Дерново-средне-подзолистое, слабо-оторфованные	Сосняк дубово-рябиново-разнотравно-зеленомошный; 10С	V–VIII	24–25 м	0,7–0,8	II
I-38	Пологий склон западины ЮВ экспозиции, крутизной 2°, сложенный мало-мощными песками до 1 м, с подстилкой опесчаненных суглинков с включением мелкого гравия	Атмосферно-грунтовое	0,55–0,95, средняя – 0,75 м	Торфянисто-подзолистая глееватая	Ельник чернично-долгомошно-сфагновый, 10Е+С	V	25–27 м	0,8–0,9	I
I-40	Склон ЮЮВ экспозиции водно-ледниковой песчаной гряды, крутизной 3–5°	Атмосферное, эпизодически грунтовое	0,75–2,0 м, средняя – 1,3 м	Подзол иллювиально-железистый оторфованный, сезонно-глеевая	Елово-сосновый чернично-зеленомошно-долгомошный; 7С+3Е	V	26–27,5	0,7–0,8	I

Таблица 2

Средние значения энергетической мощности фитомассы с учетом вертикальной структуры лесных фитоценозов

Точки	Тип леса	Средняя многолетняя продукция, г/м ² за вегетационный период	Энергетический эквивалент фотосинтеза, кДж/г	Средняя многолетняя энергетическая продукция (F), кДж/м ² за вегетационный период
П-4	Ельник-кисличник	950	19,25	18 287
П-5	Елово-сосновый разнотравный	850	19,67	16 720
Т-7	Сосново-еловый	850	19,25	16 362
Т-8	Елово-сосновый	800	19,67	15 736
І-38	Елово-сосновый	900	19,25	17 325
І-39, 40	Термокарстовая котловина	850	19,25	16 362
10	Березово-сосновое мелколесье	450	18,42	8 289
12	Сосняк разнотравный	830	18,83	15 629

Результаты исследования и их обсуждение.
Динамика многолетнего хода КПД фотосинтеза для восьми фаций представлена на рис. 1. Средние многолетние значение для семи зональных типов леса, за исключением интразонального по своей сущности редкостойного багульниково-сфагнового сосняка термокарстовой котловины, составило 1,42%, что близко к ранее полученному результату для этого региона [Дьяконов, Харитонова, Шиловецова, 2005]. Наибольшие средние многолетние значения эффективности использования ФАР растениями – 1,69 наблюдаются на пологом склоне ЮЮЗ экспозиции в краевой части ложбины стока талых ледниковых вод, где средняя глубина залегания грунтовых вод равна 0,9–1,0 м. Минимальные значения КПД фотосинтеза зарегистрированы в термокарстовой котловине, в интразональном комплексе – 0,75. Обращает на себя внимание значительная межгодовая амплитуда колебания КПД: в шести фациях из восьми она превышает среднюю величину для фации. КПД в различные годы в различных фациях изменяется от 0,22 до 2,95%.

Обнаружена нелинейная зависимость КПД фотосинтеза от средней глубины залегания грунтовых вод с мая по август, с зоной оптимума 0,8–1,6 м (рис. 2).

С разной степенью отчетливости прослеживаются разнонаправленные внутривековые тренды изменения КПД фотосинтеза (рис. 1). В фациях 7, 8, 12 и 38 можно выделить периоды явного увеличения (1958–1971/1988) и не менее явного уменьшения эффективности использования древесной растительностью солнечной энергии (1972/1988–2008). Второй тип внутривековой динамики проявляется в фациях 4 и 5, где четко выражена слабая тенденция снижения КПД. Более сложная структура внутривековых трендов в фациях соснового багульниково-сфагнового редколесья (т. 10) и в сосняке елово-чернично-зеленомошно-долгомошном (т. 39–40), где выделяются 3 разнонаправленных периода (рис. 1, В).

Причины такой динамики обусловлены, видимо, не только погодными условиями, сезонами года конкретных лет, но и другими факторами, в том числе антропогенными.

Важным для понимания сущности причин изменчивости КПД фотосинтеза по отдельным годам выступает рассмотрение их экстремальных (максимальных и минимальных) значений за период с 1958 по 2008 гг. для отдельных фаций. *Максимальные значения* отмечены в 1982 (фации І-38, І-40, 10), в 1959 (фации П-5 и П-7), в 1962 (фации І-4), в 1968 (П-8) и в 1989 гг. (фация 12). *Минимальные значения* зафиксированы в 2008 (фации І-38, І-40, и 12), в 1969 (фации П-4, П-8), в 1967 (фация П-5), 1996 (фация 10) и в 2003 гг. (фация П-7). Отметим, что к очень благоприятным и самым неблагоприятным годам по погодным условиям относится 10% лет, причем в 1982 г. максимальные значения КПД фотосинтеза отмечены в трех фациях, в 2008 г. также в трех зафиксированы минимальные значения.

Используя средние месячные данные по температуре воздуха и атмосферным осадкам для метеостанции Черусти, расположенной на расстоянии 28–30 км от объектов исследования, и расположенной в том же виде ландшафта, мы выявили ведущие факторы, которые в тот или иной год определили экстремальные значения КПД. В годы *максимальных значений* эффективности использования солнечной радиации за период с мая по август значения температуры воздуха и осадков близки к средним многолетним характеристикам и не превосходили средние квадратические отклонения за многолетний период (σ). Четко прослеживается роль погодных условий за период с декабря по февраль, особенно декабря и января. Очень теплые зимы 1959, 1962 и 1989 гг. (температура воздуха за период превышала среднюю многолетнюю на σ) или близкие к норме по температуре зимы, но снежные зимы с превышением нормы осадков на 51–64% (соответственно 1968 и 1982 гг.) обуславливают не-

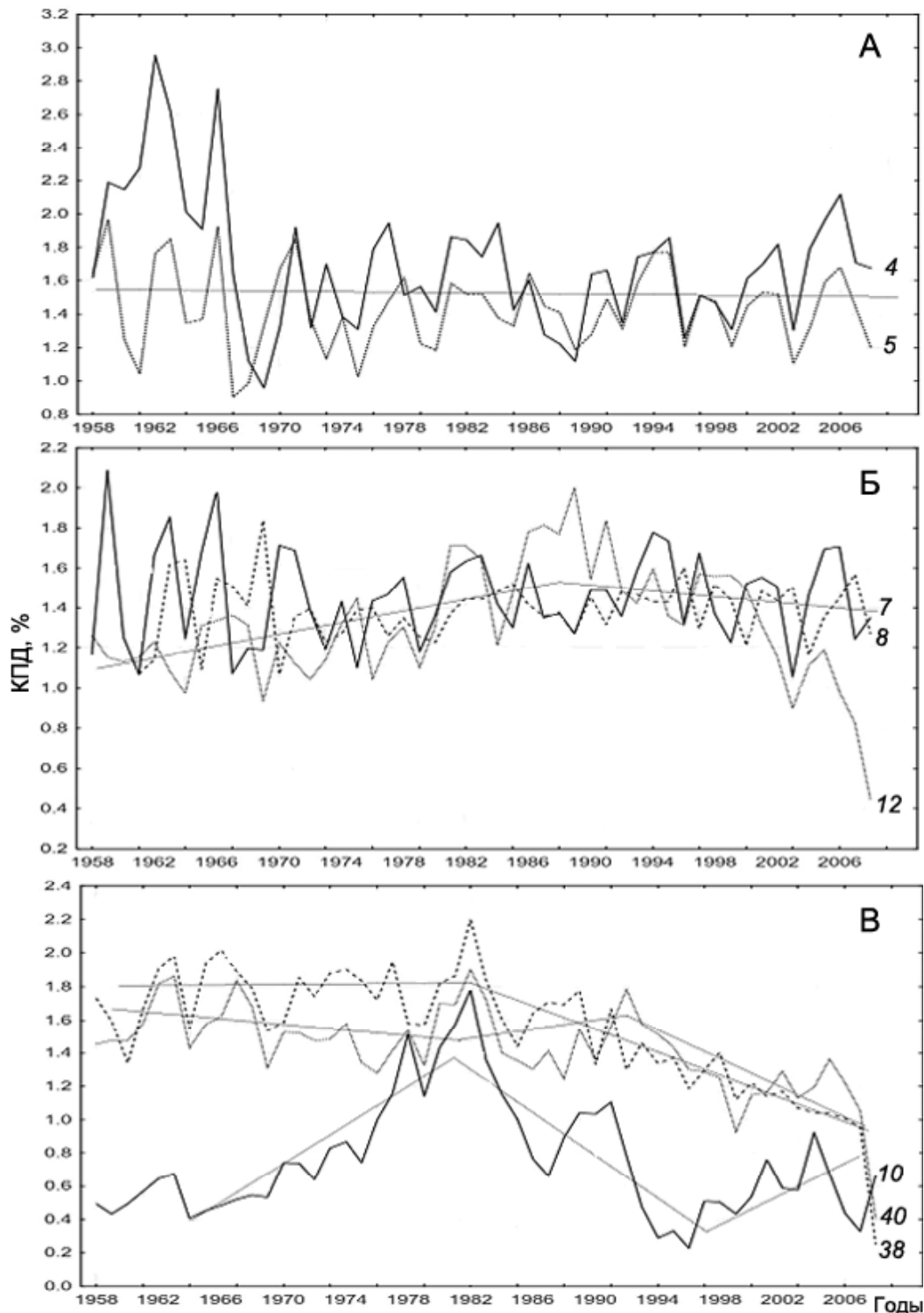


Рис. 1. Многолетняя динамика КПД фотосинтеза в точках 4 и 5 (А); в точках 7, 8, 12 (Б); в точках 10, 38, 40 (В). Тренды показаны линиями

Fig. 1. Multi-annual dynamics of photosynthesis efficiency: (A) site points 4 and 5; (Б) site points 7, 8 and 12; (B) 10, 38 and 40. The trends are shown by lines

глубокое промерзание почвы (не более 25 см), быстрый прогрев весной и более раннее начало вегетационного периода в условиях сходного температурного режима.

Еще более ярко проявились погодные условия периода с декабря по февраль в *минимальных значениях* КПД фотосинтеза. Наиболее глубокое и сильное промерзание почвы характерно для зим с

аномально низкими температурами и низкими значениями атмосферных осадков (табл. 3). Холодные зимы 1967, 1969, 1996, 2003 гг. с отклонением сумм месячных температур воздуха от средних многолетних значений на величину более $0,5\sigma$, при зимних осадках меньше на 25–40% от нормы за декабрь–февраль обусловили снижение КПД фотосинтеза в фациях П-4, П-5, П-7, П-8 и 10 от средних многолет-

них значений соответственно на 44, 37, 27, 23 и 71%. В фациях 38, 40 и 12 экстремальное уменьшение КПД фотосинтеза в 2008 г. составило соответственно 84, 72 и 85% от нормы в условиях аномально теплой зимы (зимние температуры воздуха превышали σ), а летние осадки с мая по август были больше нормы на 40%, что также больше σ .

Еще одна важная закономерность. Точки 4, 5, 7 и 8 образуют сопряженный ряд фаций (катену), на одной форме мезорельефа – песчаной водно-ледниковой гриве, осложненной постледниковыми эоловыми процессами. Расстояние между точками 4 и 8 около 200 м; относительная высота поверхности фаций возрастает от т. 4 (краевой части древней ложбины стока) до т. 8 (вершинной поверхности песчаной гряды) на 4 м. Отсюда следует вывод: с увеличением высоты от дна ложбины стока до самой верхней фации (т. 8) уменьшается отклонение КПД фотосинтеза от средней величины с 77 до 56%. Этот факт можно объяснить более низкими температурами

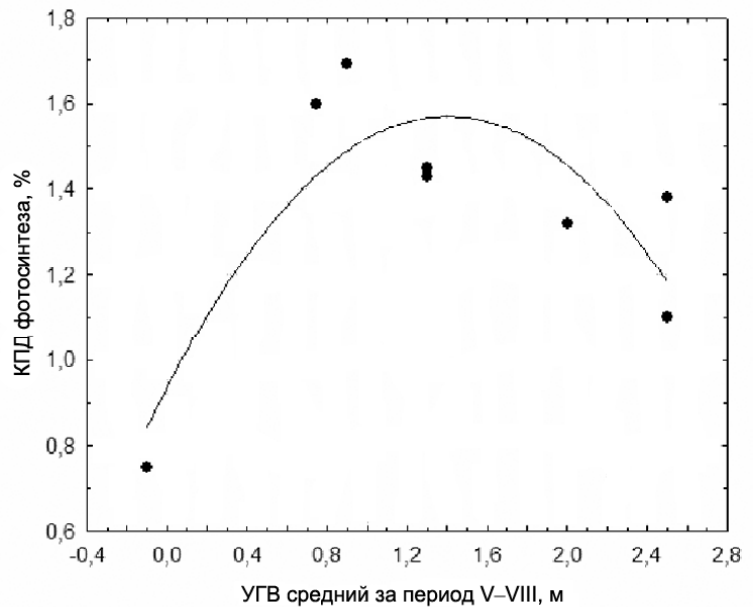


Рис. 2. Связь КПД фотосинтеза с положением уровня грунтовых вод с мая по август

Fig. 2. Relation between the photosynthesis efficiency and the ground water level during May–August

Таблица 3

Пространственно-временная синхронность/асинхронность КПД фотосинтеза между фациями (показатели – коэффициент детерминации R^2 , коэффициент корреляции r)

$R^2 r$	4	5	7	8	10	12	38	40
4	•	0,28	0,18	0,06	0,01	0,06	0,03	0,07
5	0,53	•	0,76	0,12	0,00	0,01	0,01	0,03
7	0,43	0,87	0,00	0,28	0,00	0,02	0,01	0,05
8	0,25	0,35	0,53	•	0,00	0,08	0,03	0,14
10	-0,08	-0,06	0,02	0,01	•	0,09	0,07	0,09
12	-0,24	0,08	0,13	0,29	0,30	•	0,03	0,14
38	0,17	0,11	0,11	0,18	0,39	0,40	•	0,64
40	0,27	0,18	0,23	0,38	0,30	0,38	0,80	0,00

воздуха (зимней инверсией) и, как следствие, большей глубиной промерзания и охлаждения почв в нижней части катены по сравнению с верхней.

Анализ парных корреляций КПД фотосинтеза между фациями позволяет сделать вывод о синхронности колебаний этого процесса (табл. 4). Особенно высока степень синхронности между ельником сосново-березовым (т. 7) и елово-сосновым зеленомошником (т. 5); ельником чернично-долгомошно-сфагновым (т. 38) и елово-сосновым чернично-зеленомошным лесом (т. 39–40), где R^2 равен соответственно 75,6 и 64,3. Внутривековая динамика КПД имеет одинаковые фазы колебаний. Некоторые различия заключаются в запаздывании фаз в наиболее увлажненных (гидроморфных) фациях.

Рассмотрим более подробно взаимосвязь количества осадков и КПД фотосинтеза. Для выявления связи между осадками и эффективностью использования солнечной энергии растениями были выделены

годы с недостаточным, нормальным (580–600 мм) и избыточным увлажнением. Далее восемь фаций были разбиты на 3 группы по типу питания, а их значения усреднены. Для точек 5, 8, 40 и 12 характерно преимущественно атмосферное питание, для точек 4, 38 – атмосферно-грунтовое и в отдельную категорию выделена термокарстовая котловина (табл. 5).

Изначально нами была выдвинута гипотеза, что максимальный КПД фотосинтеза должен наблюдаться в годы с количеством осадков – от 580 до 600 мм. Дальнейшее уменьшение или увеличение осадков приведет к падению эффективности использования солнечной энергии. Но из данных табл. 4 вытекает, что высокие значения появляются в годы с аномально низкими и высокими осадками. Для отражения более объективной ситуации, все полученные значения усреднены по трем группам по количеству осадков.

Таблица 4

Минимальные значения КПД фотосинтеза по фациям в зависимости от погодных условий

Номер фации	Средний КПД	Минимальный КПД	Доля от нормы	Год	Погодные условия	
					зима (XII–II месяцы)	лето (V–VIII месяцы)
					%	
II-4	1,69	0,95	56	1969	Температура ниже нормы на 38%. Осадки ниже нормы на 40%	Температура – норма. Осадки ниже нормы на 33%
II-5	1,43	0,9	63	1967	Температура ниже нормы на 37%. Осадки ниже нормы на 40%	Температура выше нормы на 8%. Осадки ниже нормы на 22%
II-7	1,45	1,05	72	2003	Температура ниже нормы на 16%. Осадки ниже нормы на 25%	Температура равна норме. Осадки выше нормы на 15%
II-8	1,38	1,06	77	1969	Температура ниже нормы на 38%. Осадки ниже нормы на 40%	Температура – норма. Осадки ниже нормы на 33%
I-38	1,60	0,25	16	2008	Температура выше нормы на 47%. Осадки ниже нормы на 24%	Температура ниже нормы на 10%. Осадки выше нормы на 40%
I-40	1,43	0,40	28	2008	Температура выше нормы на 47%. Осадки ниже нормы на 24%	Температура ниже нормы на 10%. Осадки выше нормы на 40%
10	0,75	0,23	29	1996	Температура ниже нормы на 17%. Осадки ниже нормы на 36%	Температура – норма. Осадки меньше нормы на 22%
12	1,32	0,44	33	2008	Температура выше нормы на 47%. Осадки ниже нормы на 24%	Температура ниже нормы на 10%. Осадки выше нормы на 40%

Выявлено, что для термокарстовой котловины максимальный КПД наблюдается в засушливые годы, так как уменьшается количество «излишней воды» на поверхности, активнее протекают процессы. На эту закономерность обратил внимание Н.В. Ловелиус на примере северной и средней тайги. Он утверждает, что ярче всего прямая связь прироста с осадками бывает выражена у древостоев, приуроченных к сырým заторфованным днищам ложбин временного стока, а также к самым окраинам верховых и переходных болот. При этом пик прироста приходится на сухие и теплые летние месяцы.

Для точек с атмосферным увлажнением незначительный перевес значений наблюдается в сторону сухих и избыточно влажных лет, наименьшие значения в годы с оптимальным количеством осадков.

Для точек с атмосферно-грунтовым типом питания выявлено увеличение КПД фотосинтеза при росте осадков, самые большие значения для избыточного увлажнения.

Для проверки правильности наших суждений, все данные были ранжированы от больших значений к меньшим (табл. 6). Для фаций с атмосферным увлажнением и термокарстовой котловины ха-

Таблица 5

КПД фотосинтеза в годы с недостаточным, нормальным и избыточным увлажнением

Увлажнение	Годы	Осадки, мм	КПД фотосинтеза					
			тип увлажнения, точки			среднее по точкам		
			атмосферное увлажнение (8, 12, 40)	атмосферно-грунтовое увлажнение (4, 38)	термокарстовая котловина	8, 12, 40	4, 38	10
Ниже нормы	1963–1964	410	1,21	1,78	0,40	1,43	1,55	0,79
	1987–1988	359	1,42	1,46	0,89			
	1990–1991	461	1,59	1,66	0,78			
	1991–1992	373	1,51	1,32	1,10			
Норма	1964–1965	618	1,45	1,92	0,45	1,36	1,64	0,63
	1970–1971	623	1,47	1,88	0,73			
	1984–1985	590	1,39	1,43	1,00			
	2006–2007	606	1,49	1,33	0,32			
Выше нормы	1961–1962	841	1,61	2,43	0,64	1,41	1,64	0,65
	1989–1990	787	1,37	1,49	1,03			
	1997–1998	765	1,43	1,45	0,51			
	1998–1929	761	1,22	1,21	0,43			

Таблица 6

Изменение КПД фотосинтеза для трех групп фаций при высоком уровне осадков

Годы	Количество осадков, мм	КПД для точек с атмосферным увлажнением	КПД для точек с атмосферно-грунтовым увлажнением	Термокарстовая котловина
1987–1988	359	1,42	1,46	0,89
1991–1992	373	1,51	1,32	1,10
1963–1964	410	1,21	1,78	0,40
1990–1991	461	1,59	1,66	0,78
1984–1985	590	1,39	1,43	1,00
2006–2007	606	1,14	1,33	0,32
1964–1965	618	1,45	1,92	0,45
1970–1971	623	1,48	1,88	0,73
1998–1929	761	1,22	1,21	0,43
1997–1998	765	1,43	1,45	0,51
1989–1990	787	1,37	1,49	1,03
1961–1962	841	1,61	2,43	0,64

рактены более или менее однородные значения, без значительной амплитуды. Следовательно, посчитанные ранее средние значения могут объективно оценивать взаимосвязь между осадками и КПД фотосинтеза. А для точек 4, 38 в 1961–1962 г. наблюдается аномально высокий КПД, что вероятно связано с чрезвычайно теплой зимой.

Итак, на территории Мещеры осадки взаимосвязаны с КПД фотосинтеза, но предполагаемый закон оптимума не проявляется. В наиболее гидроморфных фациях при уменьшении количества осадков, влажности и уровня грунтовых вод возрастает эффективность использования солнечной энергии растениями. А для наиболее дренированных точек осадки, выпавшие в конце весны и начале лета, благотворно влияют на КПД. Во-первых, они способствуют увеличению вегетационного периода, так как способствуют разрушению льдистой мерзлоты в торфе. Во-вторых, дождевые воды помогают справиться деревьям с кислородным голоданием на болотах. В-третьих, В.Е. Кабаева доказала, что перекись водорода, содержащаяся в дождевой воде, связывает атмосферный азот в соединения, легко усваиваемые растениями, увеличивает подвижность многих элементов в почве, усиливает фотосинтез. В-четвертых, в воде растворены минеральные и органические вещества, чаще всего находящиеся в виде серноокислых, двууглекислых и хлористых соединений, идущих на удовлетворение потребностей местной растительности. В-пятых, дождевые воды способствуют латеральному переносу питательных веществ при помощи поверхностного и грунтового стока, например, в краевые зоны болот [Ловелиус, 1979].

Солнечная активность и КПД фотосинтеза. Для анализа возможной связи КПД фотосинтеза и солнечной активности использованы данные МЦД-SILSO Королевской обсерватории Бельгии,

официально признанные International Scientific Association astronomer (рис. 3).

Солнечная активность достигала своего максимума последний раз лишь в 1959 г., который является началом периода рассмотрения КПД фотосинтеза. С течением времени наблюдается сокращение солнечной активности с небольшими всплесками.

Анализ КПД фотосинтеза и солнечной активности для восьми фаций. Для выполнения анализа роли солнечной активности в интенсивности биопродукционного процесса (КПД фотосинтеза) следует обосновать его методологию. Сложность заключается в том, что рассматриваемые величины лежат в разных физических плоскостях.

Рассматривая графики как математическое образование или функцию, необходимо учесть, что по оси ординат лежат величины разной физической природы. Солнечная активность определяется «числами Вольфа», ФАР в Дж/м² в год, коэффициент КПД фотосинтеза – безразмерная величина. Следовательно, анализировать графики с физической точки зрения не совсем корректно, но так как мы хотим увидеть поведенческую закономерность между разнофизическими величинами, то можно рассматривать графики чисто математически.

Подсчет коэффициентов парной корреляции между КПД фотосинтеза по фациям с индексами солнечной активности позволил сделать вывод об отсутствии линейности взаимосвязи (табл. 7). Данные таблицы показывают статическую несопоставимость графиков солнечной активности и КПД фотосинтеза, хотя при визуальном наблюдении просматривается четкая двуграничная взаимосвязь графиков.

Данный метод для анализа динамического поведения графиков не подходит по нескольким причинам. Во-первых, совокупность значений должна

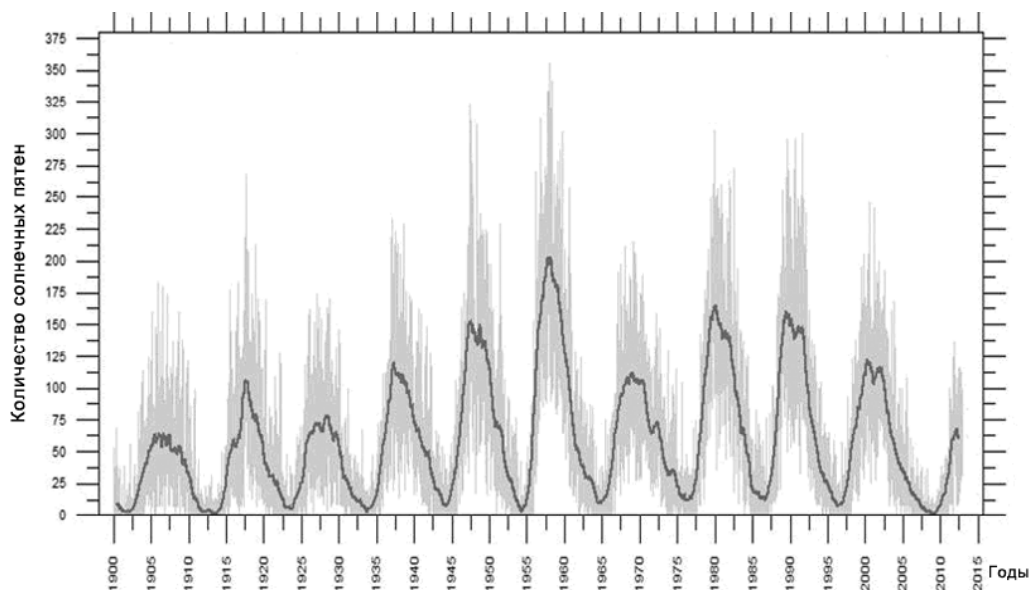


Рис. 3. Индексы солнечной активности (числа Вольфа) по данным Королевской обсерватории Бельгии (Брюссель)

Fig. 3. Solar activity indices (Wolf numbers) according to the data of the Belgian Royal Observatory (Brussels)

быть качественно однородной. Во-вторых, факт корреляционной зависимости не дает основания утверждать, что одна из переменных предшествует или является причиной изменений, или то, что переменные вообще причинно связаны между собой, а не наблюдается действие третьего фактора. В-третьих, объем совокупности недостаточен для проведения формального тестирования на нормальность распределения. В этом случае закон распределения определяется визуально на основе корреляционного поля. Этот вопрос требует специального рассмотрения.

Таблица 7

Коэффициенты парной корреляции между КПД фотосинтеза по фациям и солнечной активностью за период 1958–2008 гг.

№ точек	4	5	7	8	10	12	38	40
r	-0,20	-0,04	-0,10	-0,07	0,33	0,26	0,16	0,23

Выводы:

– средние многолетние значения КПД фотосинтеза для зональных фаций Мещерской провинции составили 1,42%. Наименьшая эффективность использования солнечной радиации растениями (0,75%) наблюдается в термокарстовой котловине, наибольшая (1,69%) – в краевой части днища ложбины стока талых ледниковых вод. Амплитуда КПД фотосинтеза на уровне отдельных фаций и по годам варьирует от 0,22 до 2,95%;

– установлена зависимость КПД фотосинтеза от глубины залегания почвенно-грунтовых вод. Оптимальная глубина их залегания в период с мая по август составляет 0,7–1,0 м;

– согласно подсчетам парной корреляции КПД фотосинтеза между фациями, все имеют положи-

тельную зависимость между собой, исключением является редколесье в термокарстовой котловине. Наибольшая синхронность КПД установлена между сопряженными в пространстве фациями; внутривековые колебания соответствуют друг другу точки 5–7 ($R^2=75,6$) и точки 38–40 ($R^2=64,3$);

– внутривековая динамика КПД фотосинтеза в различных фациях характеризуется одинаковыми фазами колебаний; различие же заключается в запаздывании фаз в наиболее увлажненных фациях. С разной степенью отчетливости прослеживаются разнонаправленные внутривековые тренды изменения КПД фотосинтеза. За рассматриваемый период с 1958 по 2008 гг. можно выделить 3 группы фаций по структуре трендов: первая характеризуется периодом повышения до середины 80-х годов прошлого века, а затем снижением; во второй группе наблюдается слабая тенденция снижения КПД за весь хроноинтервал; третья группа характеризуется более сложной структурой, которая насчитывает по три внутривековых хроноинтервала разной направленности;

– годы с максимальным значением КПД фотосинтеза по фациям характеризуются летними погодными условиями по температуре и осадкам близкими к средним многолетним характеристикам. Очень теплые зимы или близкие к норме по температуре в сочетании с превышением нормы зимних осадков обуславливали неглубокое промерзание почвы, более быстрый прогрев почвы и более раннее начало вегетационного периода, с чем также связаны очень высокие значения эффективности использования солнечной радиации. Минимальные значения КПД фотосинтеза прежде всего отмечены в годы с холодной зимой и осадками ниже нормы на величину, равную их среднему квадратическому отклонению. Подтверждено положение о существенной роли погодных условий зимнего периода на биопродуктив-

ность в регионах континентального климата. Установлена закономерность роли мезо- и микрорельефа в значении резкого снижения КПД фотосинтеза за счет зимних инверсий температуры воздуха;

– проведен анализ взаимосвязи КПД фотосинтеза и количества осадков. Выявлено, что в гидроморфных фациях растения более эффективно используют солнечную энергию при меньшем количестве

осадков, для остальных фаций пики КПД фотосинтеза и осадков совпадают. В целом, это объясняется геохимическими и геофизическими процессами, вызванными дождевыми водами;

– о связи солнечной активности (чисел Вольфа – W) с КПД фотосинтеза. Подсчет корреляции между КПД фотосинтеза и индексами солнечной активности W , положительных результатов не дал.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-05-06468)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
- Базилевич Н.И., Родин Л.Е.* Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по материалам СССР) // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971. С. 5–32.
- Волперский С.Э., Иванов А.И.* Первичная биологическая продуктивность болотных сосняков // Биогеоэкологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. М.: Наука, 1982. 12 с.
- Дьяконов К.Н.* Геофизика ландшафта. Биоэнергетика, модели, проблемы. Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 96 с.
- Кац А.Л.* Сезонные изменения общей циркуляции атмосферы и долгосрочные прогнозы. Л.: Гидрометеоздат, 1960.
- Костин С.И.* Солнечная активность и влияние ее на прирост деревьев и состояние лесных насаждений в центральной части лесостепи Русской равнины // Тр. ГГО. 1961. Вып. III. С. 108–117.
- Ловеллус Н.В.* Изменчивость прироста деревьев. Дендрологическая индикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука, 1979. 232 с.
- Ловеллус Н.В., Пальчиков С.Б., Ретеюм А.Ю.* Аномальные приросты сосны в Карелии и факторы среды // Общество. Среда. Развитие. 2015. Т. 3. № 36. С. 193–197.
- Макарова Е.А., Харитонов А.В., Казачевская Т.В.* Поток солнечного излучения. М.: Наука, 1991. 400 с.
- Мурей И.А., Шульгин И.А.* Увеличение эффективности использования ФАР на фотосинтез в посевах по мере затенения листьев // Физиология растений. 1978. № 3(25). С. 492–499.
- Мурей И.А., Шульгин И.А.* Эффективность использования ФАР на истинный фотосинтез и образование биомассы растений // Ботанический журнал. 1978. № 12. С. 1731–1743.
- Ничипорович А.А.* Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности // Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М.: Наука, 1966.
- Ретеюм А.Ю.* Дендрохронология больших циклов Солнечной системы // Лесной вестник. 2014. № 5. Т. 18. С. 125–133.
- Росс Ю.К.* Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л.: Гидрометеоздат, 1975.
- Руднев Н.И.* Средообразующая роль растительности тропических и умеренных широт. М., 2003. 307 с.
- Тооминг Х.Г.* Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоздат, 1984.
- Уткин А.И.* Теплота сторания как экологическая мера // Чтения памяти В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1986. Вып. 3. С. 13–60.
- Шульгин И.А.* Растение и Солнце. Л.: Гидрометеоздат, 1973. 251 с.
- Шульгин И.А.* Солнечные лучи в зеленом растении. М., 2009. 213 с.
- Эйгенсон М.С., Гневыхов М.Н., Оль А.И.* и др. Солнечная активность и ее земные проявления. М.–Л.: Гостехиздат, 1948. 322 с.
- Экология и продуктивность лесов Нечерноземья (на примере Валдая) / Под ред. М.А. Глазовской. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 143 с.
- Юркевич И.Д., Ярошевич Э.П.* Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов. Минск: Наука и техник, 1974.
- Gitelson A., Peng Y., Arkebauer T.J., Suyker A.E.* Productivity, absorbed photosynthetically active radiation, and light use efficiency in crops: Implications for remote sensing of crop primary production // J. Plant Physiology. 2015. № 177. 100 p.
- Chernosky E.J., Hagan M.P.* The Zurich sunspot number and its variations for 1700–1957 // J. Geophys. Research, 1958. Le Opere di Galileo Galilei. – Firenze: G. Barbero Editore, B.5 (Historia e dimostrazioni intorno alle Macchie Solari, 1613), 1929–1939.
- Leepitrapaiboon S., Boonyawat S., Sarobol Ed.* Estimation of Solar Radiation Use Efficiency in Paddy and Cassava Fields // Kasetsart J. (Nat. Sci.). 2009. № 43. P. 642–649.
- Ritnan J.* Absorption of Photosynthetically Active Radiation, Radiation Use Efficiency and Spectral Reflectance of Bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) Canopies // Annals of Botany. 2000. № 85. P 101–111.
- Schneider J.R., Caron B.O.* et al. Conversion efficiency of photosynthetically active radiation in soybean cultivars during planting seasons // Australian J. Basic and Applied Sciences. 2016. № 1. P. 209–216.
- Schneider J.R., Caron B.O.* et al. The high density of plants increases the radiation use efficiency of photosynthetically active seedlings of Japanese grape (*Hovenia dulcis*) // Australian J. crop Science. 2017. № 11. P. 50–54.

Поступила в редакцию 27.03.2017
Принята к публикации 04.05.2017

K.N. Diakonov¹, A.S. Bajbar², T.I. Kharitonova³

**INTERDECADAL DYNAMICS OF THE EFFICIENCY
OF PHOTOSYNTHETICALLY ACTIVE RADIATION UTILIZATION
IN THE FORESTS OF MESHHERA**

The efficiency of the utilization of photosynthetically active radiation (PhAR) during the vegetation periods of 1958–2008 is studied for the eight forest sites typical for the Central Meshhera region. The photosynthesis efficiency is thought of as a ratio between the energy assimilated in phytomass and the incoming PhAR during the vegetation period. The study revealed the synchrony of the interdecadal dynamics of photosynthesis efficiency between the zonal site types, except the intrazonal *Ledum palustre* / *Carex vesicaria* / *Sphagnum* pine forest site. During the study period all sites showed the certain intervals of the multidirectional trends of photosynthesis efficiency. The photosynthesis efficiency has a nonlinear relation with the average groundwater level in May–August; the optimal depth for the photosynthesis is 0,7–1,0 m. In hydromorphic sites the vegetation utilizes solar energy more effectively during the years with low precipitation, while in other sites the peaks of photosynthesis efficiency correspond to those of precipitation. This may be due to the geophysical and geochemical processes caused by rain water. The correlation between the annual values of the photosynthesis efficiency and the solar activity indices (the Wolf numbers) is insignificant.

Key words: photosynthetically active radiation (PhAR), phytomass productivity, dendrochronology, energy equivalent of phytomass, photosynthesis efficiency, local geosystems (sites).

Acknowledgements. The study was financially supported by the Russian Foundation for Fundamental Research (project № 15-05-06468).

REFERENCES

- Bazilevich N.I.* Biologicheskaya produktivnost ekosistem Severnoy Evrazii [Biological productivity of Northern Eurasia ecosystems]. Moscow: Nauka, 1993. 293 p. (in Russian).
- Bazilevich N.I., Rodin L.E.* Produktivnost i krugovorot elementov v estestvennykh i kulturnykh phytocenozach (po materialam SSSR) [Productivity and mineral cycling in natural and cultural phytocenoses (on material collected in the USSR)] // Biological productivity and Mineral Cycling in the Terrestrial Plant Communities. Leningrad: Nauka, 1971. P. 5–32 (in Russian).
- Cats A.L.* Sezonnii izmeneniya obshhej tsirculyatsii atmosfery i dolgosrochnie prognozy [Seasonal fluctuations of global atmosphere circulation and long-term forecasts]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1960 (in Russian).
- Chernosky E.J., Hagan M.P.* The Zurich sunspot number and its variations for 1700–1957 // J. Geophys. Research, 1958.
- Diakonov K.N.* Geofizika landshafta. Bioenergetika, modeli, problemy [Landscape geophysics. Bioenergetics, modelling, problems]. Moscow: MSU, 1991. 96 p. (in Russian).
- Eigenson M.S., Gnevishev M.N., Ol A.I. et al.* Solnechnaya aktivnost i eye zemnye proyavleniya [Solar activity and its earthly effects]. Moscow–Leningrad: Gostekhizdat, 1948. 322 p. (in Russian).
- Ekologiya i produktivnost lesov Nechernozem'ya (na primere Valdai) [Ecology and productivity of forests in the Non-Chernozem zone (case study of the Valdai region)] / Ed. M.A. Glazovskaya. Moscow: Moscow university publishing house, 1980. 143 p. (in Russian).
- Gitelson A., Peng Y., Arkebauer T.J., Suyker A.E.* Productivity, absorbed photosynthetically active radiation, and light use efficiency in crops: Implications for remote sensing of crop primary production // Journal of Plant Physiology. 2015. № 177. 100 p.
- Kostin S.I.* Solnechnaya aktivnost i eyo vliyanie na prirost dereviev i sostoyanie lesnykh nasazhdenij v tsentralnoy chasti lesostepi Russkoy ravniny [Solar activity and its effect on tree increment and the state of forests within the central forest-steppe belt of the Russian Plain] – Proceedings of Voeikov Main Geophysical Observatory, 1961. Vol. III. P. 108–117 (in Russian).
- Le Opere di Galileo Galilei. – Firenze: G. Barbero Editore, B.5 (Historia e dimostrazioni intorno alle Macchie Solari, 1613), 1929–1939.
- Leepipatpaiboon S., Boonyawat S., Sarobol Ed.* Estimation of Solar Radiation Use Efficiency in Paddy and Cassava Fields // Kasetsart Journal (Nat. Sci.), 2009. № 43. P. 642–649.
- Lovelius N.V.* Izmenchivost priposta dereviev. Dendroindikatsiya prirodnykh protsessov i antropogennykh vozdeystvij [Tree increment variability. Dendroindication of natural processes and anthropogenic impact]. Leningrad.: Nauka, 1979. 232 p. (in Russian).
- Lovelius N.V., Palchikov S.B., Reteum A.Yu.* Anomalnye prirosty sosny v Karelii i faktory sredy [Abnormal increments of pines in Karelia and environment factors] // Society. Environment. Development., 2015. Vol. 3. № 36. P. 193–197 (in Russian).
- Makarova E.A., Kharitonov A.V., Kazachevskaya T.V.* Potok solnechnogo izlucheniya [Solar irradiation flux] Moscow.: Nauka, 1991. 400 p. (in Russian).
- Murey I.A., Shulgin I.A.* Effektivnost ispolzovaniya FAR na istinnyj fotosintez i obrazovanie biomassy rastenij [Efficiency of PhAR utilization for net photosynthesis and plant biomass production] // Botanical Journal, 1978. № 12. P. 1731–1743 (in Russian).
- Murey I.A., Shulgin I.A.* Uvelichenie effektivnosti ispolzovaniya FAR na fotosintez v poseve po mere zatneniya list'ev

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Physical Geography and Landscape Science, Head of the Department, D.Sc. in Geography, Professor, Corresponding member of the RAS; e-mail: diakonov.geofak@mail.ru

² Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Physical Geography and Landscape Science, student; e-mail: baybaranastasia@endex.ru

³ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Physical Geography and Landscape Science, Associate Professor, PhD. in Geography; e-mail: kharito2010@gmail.com

[Growing efficiency of PhAR utilization in crops in the process of foliage shading] // *Plant physiology*, 1978. № 3(25). P. 492–499 (in Russian).

Nichiporovich A.A. Zadachi rabot po izucheniyu fotosinteticheskoy deyatel'nosti rastenij kak faktora produktivnosti [The goals of the study of plant photosynthetic activity as a productivity factor] // *Highly productive photosynthetic systems*. Moscow: Nauka, 1966 (in Russian).

Reteum A.Yu. Dendrokronologiya bolshikh tsiklov Solnechnoy sistemy [Dendrochronology of big cycles of Solar system] // *Forestry bulletin*, 2014. № 5. T. 18. P. 125–133 (in Russian).

Ritman J. Absorption of Photosynthetically Active Radiation, Radiation Use Efficiency and Spectral Reflectance of Bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) Canopies // *Annals of Botany*, 2000. № 85. P. 101–111.

Ross Yu.K. Radiatsionny rezhime i arkhitektura rastitelnogo pokrova [Radiation regime and architecture of vegetation cover], Leningrad: Gidrometeoizdat, 1975 (in Russian).

Rudnev N.I. Sredoobrazuyushhaya rol rastitelnosti tropicheskikh i umerennukh shirot [Environmental role of vegetation in tropical and temperate latitudes]. Moscow, 2003. 307 p. (in Russian).

Schneider J.R., Caron B.O. et al. Conversion Efficiency of Photosynthetically Active Radiation In Soybean Cultivars During

Planting Seasons // *Australian J. of Basic and Applied Sciences*. 2016. № 1. P. 209–216.

Schneider J.R., Caron B.O. et al. The high density of plants increases the radiation use efficiency of photosynthetically active seedlings of Japanese grape (*Hovenia dulcis*) // *Australian J. of Crop Science*, 2017. № 11. P. 50–54.

Shulgin I.A. Rastenie i Solntse [A Plant and the Sun]. Leningrad: Hydrometeoizdat, 1973. 251 p. (in Russian).

Shulgin I.A. Solnechnye luchy v zelenom rastenii [Solar rays in a green plant]. Moscow, 2009. 213 p. (in Russian).

Tooming H.G. Ekologicheskie printsipy maksimalnoj produktivnosti posevov [Ecological principles of maximal crops productivity]. Leningrad: Hydrometeoizdat, 1984 (in Russian).

Utkin A.I. Teplota sgoraniya kak ekologicheskaya mera [Combustion heat as an ecological measure] // *Readings in the Memory of Academician V.N. Sukachev*. Iss. 3. Moscow: Nauka, 1986. P. 13–60 (in Russian).

Vompersky S.E., Ivanov A.I. Pervichnaya biologicheskaya produktivnost bolotnykh sosnyakov [Primary production of bogged pine forests] // *Biocenological study of bogged forests in the context of hydro-amelioration*. Moscow: Nauka, 1982. 12 p. (in Russian).

Yurkevich I.D., Yaroshevich E.P. Biologicheskaya produktivnost tipov i assotsiatsij osnovnykh lesov [Biological productivity of pine forests types and associations]. Minsk: Nauka i Technika, 1974 (in Russian).

Received 27.03.2017

Accepted 04.05.2017