

**УДЕЛЬНАЯ ЛИСТОВАЯ  
ПОВЕРХНОСТЬ (SLA)  
В СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ  
ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

И.А. Уткина, В.В. Рубцов  
Институт лесоведения РАН  
с. Успенское, Московская обл.

В экофизиологических исследованиях помимо других показателей соотношения между массой листьев и площадью их поверхности (фотосинтетически активной поверхностью) используется **удельная листовая поверхность (SLA, *specific leaf area*)** - часть площади листа, приходящаяся на единицу его массы, выражаемая в  $\text{см}^2 \cdot \text{г}^{-1}$ ,  $\text{дм}^2 \cdot \text{г}^{-1}$ ,  $\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ ,  $\text{га} \cdot \text{т}^{-1}$ ).

SLA в научной литературе долгое время рассматривалась исключительно в качестве переводного коэффициента от массы к площади поверхности листьев. В экофизиологических исследованиях и при анализе роста растений чаще использовали обратные показатели, SLW (*specific leaf weight*) или SLM (*specific leaf mass*), - **удельную поверхностную плотность** с единицами измерения  $\text{г} \cdot \text{см}^{-2}$ ,  $\text{г} \cdot \text{дм}^{-2}$ ,  $\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$ .

Но все чаще SLA используется вместо показателей массы листа в качестве базового показателя при характеристике фотосинтеза, дыхания, транспирации, содержания микроэлементов, хлорофилла как наиболее пластичный морфопоказатель листа.

Для травянистых растений, особенно сельскохозяйственных, собрано немало данных о SLA, тогда как для лесных растений, особенно древесных, подобной информации гораздо меньше.

Почти сто лет назад было сделано предположение, что ассимиляция в пересчете на единицу сухой массы листа есть функция SLA, а форма этой функции сходна с кривой роста растения в течение жизненного цикла.

Позднее было обнаружено, что связь SLA с интенсивностью фотосинтеза довольно слабая, что можно объяснить различным анатомическим строением листа и соотношением между массой и(или) объемом разных листовых структур.

Как правило, более низкая SLA, или бóльшая толщина листа, считается адаптивным свойством растений, способствующим более интенсивному максимальному фотосинтезу.

В последнее время внимание к экофизиологическим показателям, включая SLA, заметно возросло в связи с происходящими изменениями климата. Появилось много обзорных работ, обобщающих с помощью мета-анализа информацию, собранную в разных природных зонах (Wright et al., 2004; Lin et al., 2010; Niinemets, 2010; Maire et al., 2015; Wright et al., 2017; и др.).



**Анатолий Иванович Уткин  
(1929 – 2006)**

**доктор биологических наук, профессор,  
Заслуженный деятель науки РФ,  
лауреат премии имени В.Н. Сукачева**

**Уткин А.И., Ермолова Л.С., Замолодчиков Д.Г. Конверсионные коэффициенты для определения площади листовой поверхности насаждений основных лесообразующих пород России // Лесоведение. 1997. № 3. С. 74-78.**

«Главная задача исследования сводилась к получению сводного конверсионного показателя, интегрирующего в себе представления как о физическом состоянии листьев, так и запасах листы в насаждениях основных для России лесообразующих пород, различающихся возрастом насаждений. ... Физическое состояние листы характеризовалось "удельной листовой поверхностью" или SLA, т.е. величиной площади поверхности для единицы массы листьев. ... Экофизиологи растений, подробно изучавшие изменчивость различных характеристик листьев, признают среди них SLA одной из наиболее пластичных, удовлетворительно сопряженных с факторами внешней среды мест произрастания».

**По А.И. Уткин и др., 1997:**

Средние значения SLA, га·г<sup>-1</sup>

Сосна 1,23

Ель 1,27

Пихта 1,29

Лиственница 2,29

Кедр 0,42

Дуб 1,48

Бук 2,29

Ясень 1,76

Береза 1,99

Осина 1,59

Липа 2,76

Ольха 2,21

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

На основе созданной базы данных по площади листьев разных групп лесных растений для основных древесных пород вычислены среднестатистические величины "удельной листовой поверхности" SLA. Виды и роды деревьев объединены в группы, принятые для государственных учетов лесов, с дополнительной дифференциацией на деревья основного яруса и на подрост. Показатели SLA представляют проекционную площадь поверхности листьев и хвои, т.е. отношение проекций отдельных хвоинок и односторонней площади листовых пластинок к их абсолютно сухой массе. Располагая данными по массе листьев отдельных видов деревьев и подроста на конкретных участках леса, можно рассчитать несколько характеристик поверхности листьев, включая "индекс листовой поверхности" (leaf area index – LAI) полога леса и отдельных ярусов древостоя.



**Л.С. Ермолова, А.И. Уткин, 1998:**

У отдельных видов растений амплитуда значений SLA связана преимущественно с массой листьев, зависящей от разных факторов:

- 1) толщины листовых пластинок, длины, ширины и толщины хвои, положения листьев в кроне (листья деревьев из нижнего слоя полога и нижних частей крон хорошо развитых особей имеют обычно меньшую массу при одинаковых величинах площади поверхности);
- 2) возраста листьев (молодые листья легче более старших при одинаковом размере), их генерации (весенняя генерация или летняя) и типа побегов (укороченные или ростовые);
- 3) химического состава листьев, связанного с условиями местопроизрастания (в первую очередь температурой воздуха и влажностью почвы, составом почвенных растворов); с химическим составом также связано понижение SLA от года к году по мере старения листьев у вечнозеленых видов растений и повышение – перед опадением листьев у листопадных пород;
- 4) анатомической структуры листьев - в ксерофильных условиях формируются обычно более плотные листья из-за большей доли механических тканей в структуре.

**Уткин А.И., Ермолова Л.С., Уткина И.А.  
Площадь поверхности лесных растений :  
сущность, параметры, использование.  
М.: Наука, 2008. 292 с.**

Глава 3. Удельная листовая поверхность  
(SLA): закономерности изменения и  
экологическое значение (автор – Л.С.  
Ермолова)













**Уткина И.А., Рубцов В.В., Дудоров А.В. Определение площади поверхности листьев дуба по их линейным размерам // Лесоведение. 1997. № 4. С. 49-55.**



Предложен метод быстрого расчета площади одного листа или совокупности листьев дуба черешчатого на основе измерений у них двух-трех линейных параметров: длины листовой пластинки, половины максимальной ширины листовой пластинки, половины максимального расстояния между выемками в контуре листа.

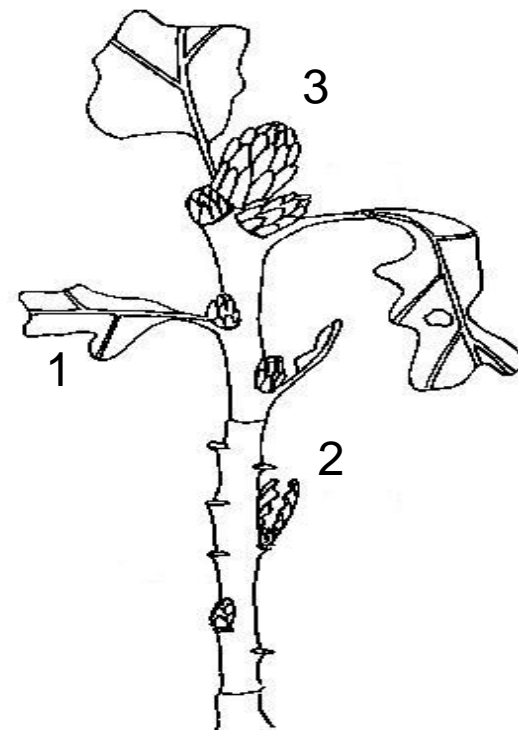
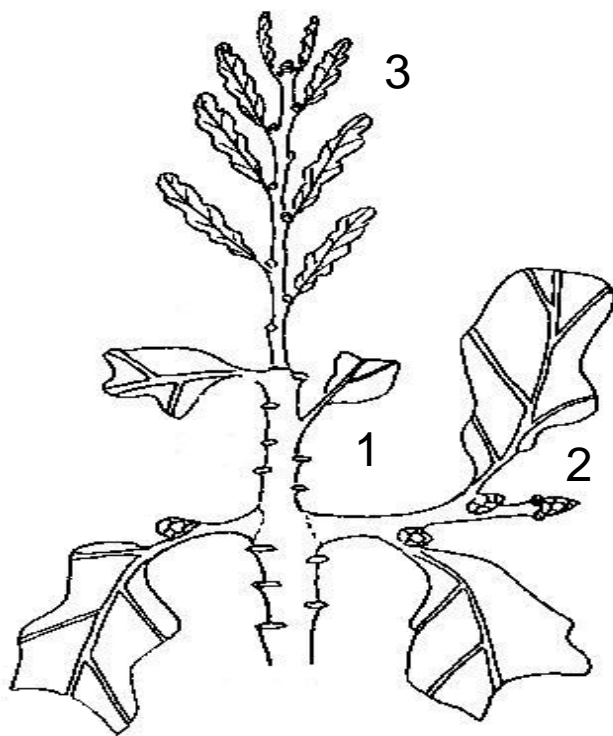












Схематичное соотношение между весенними и регенеративными побегами при разной скорости их роста в зависимости от погодных условий: 1 – весенние, 2 – замещающие, 3 – вторичные побеги





**А.И. Уткин и др., 2008:**

Глава 5. Потери и восстановление листовой поверхности как результат деятельности филлофагов (автор – И.А. Уткина)

С учетом отчуждения насекомыми фитомассы всех ярусов растительности, а также деятельности паразитарных форм грибов, уровень консумпции в пределах 10-12% площади листовой поверхности можно считать естественной нормой прямых потерь для лесных сообществ всех природных зон. Правда, иногда трудно оценить потери потенциального прироста органического вещества растений, поскольку изъятие площади листовой поверхности первичными консументами необходимо «развернуть» во времени, учитывая одновременно нарастание площади листьев за счет восстановления.

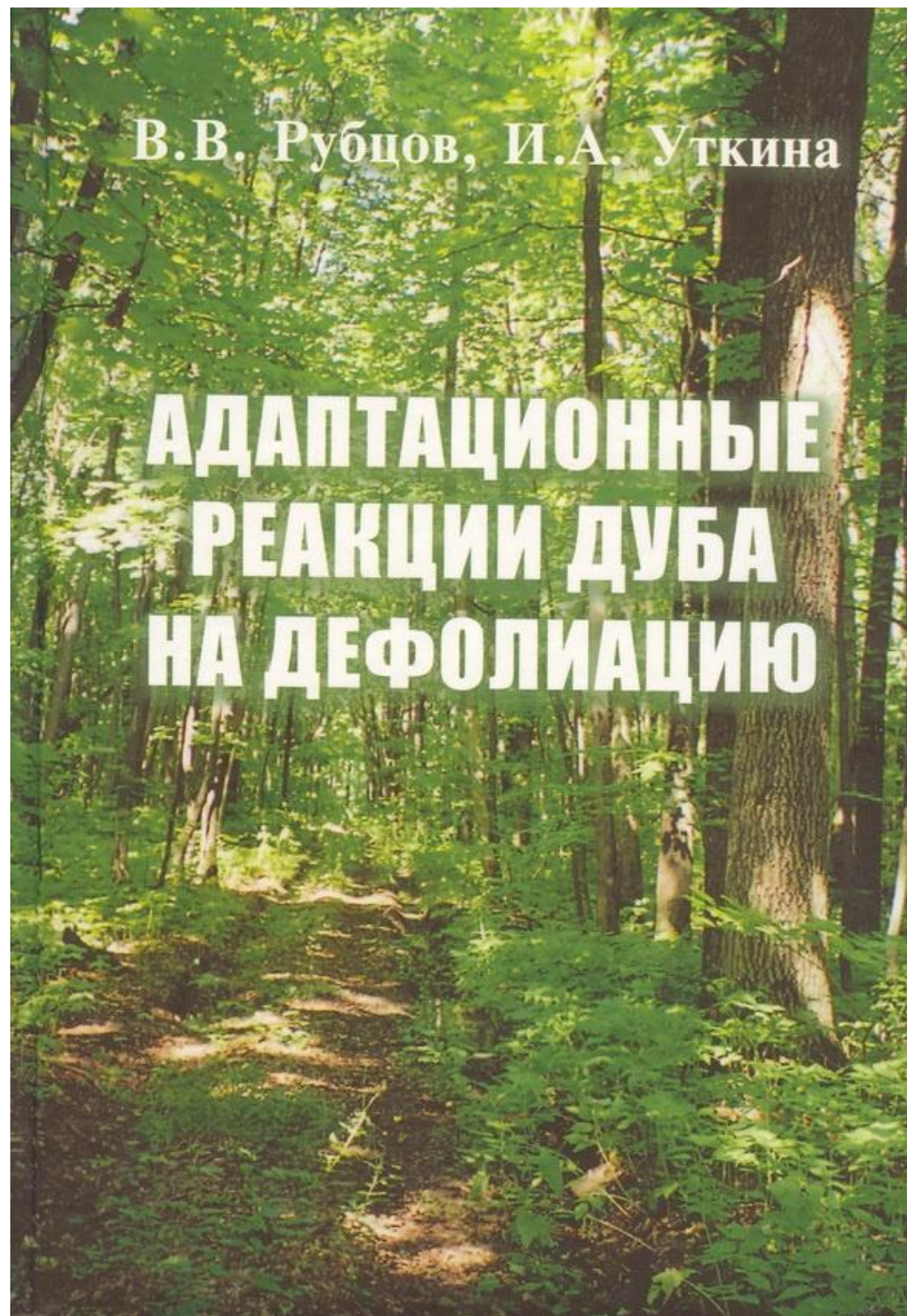
## **А.И Уткин и др., 2008, глава 5:**

В очагах высокой численности филлофагов, относящихся к вредителям леса, учитываемые потери годичной продукции растений обусловлены двумя временными факторами: 1) сроками объедания в динамике сезонного нарастания листовой пластинки разных типов побегов или хвои текущего и ближайших годов, 2) временем рефолиации - замещения нового ассимиляционного аппарата взамен съеденного.

Более развернутое представление о консумпции в лесах требует: а) накопления материалов, оценивающих в понятиях площади листвы деятельность главных видов филлофагов для основных пород-лесообразователей; б) накопления информации о размерах и особенностях сезонной динамики изъятия площади листвы.



**В.В. Рубцов, И.А. Уткина.**  
**Адаптационные реакции дуба на**  
**дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 300 с.**



Согласно нашим данным, вторичная листва, образовавшаяся на побегах дуба взамен уничтоженной насекомыми-филлофагами, обладает бóльшими значениями SLA по сравнению с весенней листвой:

**SLA в конце вегетационного периода, см<sup>2</sup>·г<sup>-1</sup>:**

Деревья с сильным повреждением (4 дерева):

Весенняя листва 102; 107; 0; 0

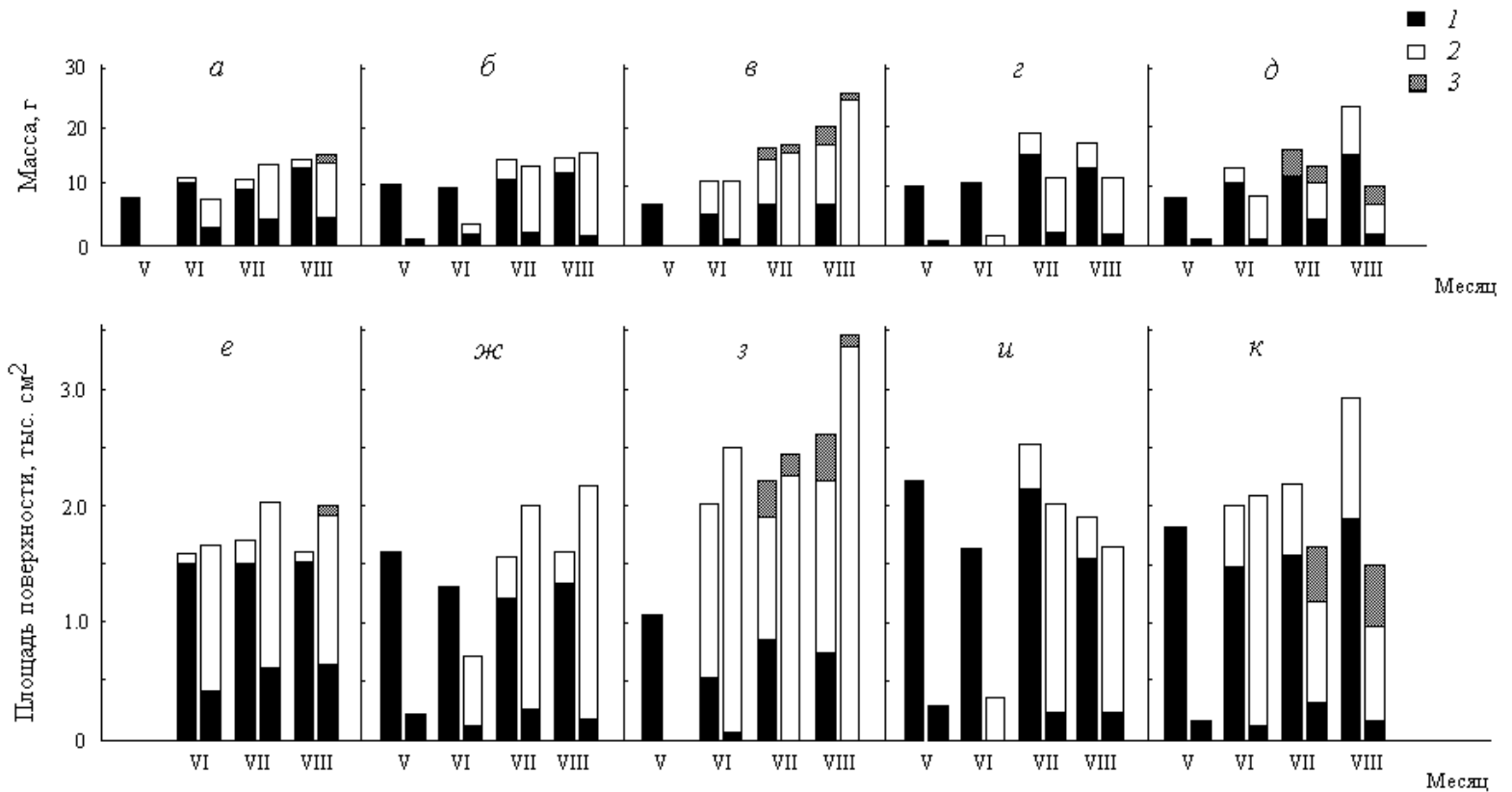
Вторичная листва 103; 108; 123; 118

Деревья с умеренным повреждением (2 дерева):

Весенняя листва 97; 100

Вторичная листва 0; 0

*Примечание: данные только для верхней части кроны*



Сухая масса и площадь поверхности листьев дуба в пересчете на 1 м суммарной длины ветвей деревьев с умеренным (левые столбики) и сильным (правые столбики) повреждением листвы: 1 – весенняя листва, 2 – июньская листва, 3 – июльская листва.

## Заключение

Определение площади поверхности растений – важный аспект экологических исследований разного направления.

В лесоведении применение характеристик поверхности, особенно листовой, особенно важно при проведении комплексных исследований структурно-функциональной организации биогеоценозов, оценке роли лесного биогеоценотического покрова в биосферных процессах. При этом нужно учитывать адаптивные реакции листовой поверхности, связанные с ее сезонной динамикой, разнообразием типов леса, изменением погодноклиматических условий и стрессовыми ситуациями. До сих пор большинство характеристик, связанных с площадью отдельных органов (преимущественно листья или хвой), нуждаются в точном определении и упорядочении. 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.





**Спасибо за внимание!**