

РАЗЛИЧИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ ХВОЙНЫХ ПОРОД В ЕВРОПЕЙСКИХ И КАНАДСКИХ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСАХ: МОДЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

О.Г. Чертов^{1*}, А.С. Комаров², С.С. Быховец², Дж.С. Бхатти³

¹Бингенский политехнический университет, Бинген, Германия;

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
Пушино Московской области, Россия;

³Северный лесоводственный центр Канадской лесной службы, Эдмонтон, Канада

E-mail: chertov@fh-bingen.de, s_bykhovets@rambler.ru, Jagtar.Bhatti@NRCan-RNCan.gc.ca

Статья поступила в редакцию 13.06.2015; принята к печати 20.07.2015

Обсуждается роль распределения по органам (аллокации) биологической нетто-продуктивности (net biological productivity, NBP) деревьев как параметра, отражающего их экологическую стратегию. Использование индивидуально-имитирующей пространственно распределенной модели «дерево-почва» EFIMOD для европейских и североамериканских бореальных лесов выявило существенные отличия экологических параметров европейской сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea abies* L. [Karst.]) от североамериканской сосны Банкса (*Pinus banksiana* Lamb.) и ели черной (*Picea mariana* Mill.). Были обнаружены сильные различия между этими древесными породами по аллокации NBP между хвоей и тонкими корнями. У североамериканских хвойных пород в сравнении с европейскими значительно большая часть NBP расходуется на образование тонких корней. Для исследования влияния аллокации NBP на компоненты баланса углерода и продукцию древесины был поставлен вычислительный эксперимент. Дополнительно был использован параметр «емкость круговорота» (turnover capacity, TC), представляющий собой сумму NBP, дыхания почвы и потерь биомассы с рубками и пожарами. Сравнение североамериканских и европейских хвойных пород проводилось в двух вариантах. В первом модельная имитация с изменением аллокации NPP проводилась при «произрастании» деревьев в их естественных условиях (канадские в Канаде, европейские в России). Во втором варианте «рост» канадских видов имитировался в условиях русского климата и почв, а европейских – в соответствующих канадских условиях. Результаты выявили существенные различия роста деревьев, изменения почв и параметров баланса углерода в зависимости от типов распределения NBP. Породы с высокой долей NBP, расходуемой на рост тонких корней, показали меньшую скорость роста даже при достаточно высокой емкости биологического круговорота в более мягком климате европейской России. Породы с более выравненным «европейским» распределением NBP росли лучше канадских даже в более континентальном холодном климате центральной Канады. Были идентифицированы два уровня производительности древостоев в зависимости от перераспределения NBP и от емкости круговорота экосистем. Эти уровни ясно показывают, что производительность древостоев (прирост древесины) может существенно различаться при одинаковых значениях NBP и емкости круговорота, если древесные породы имеют различные типы реаллокации. Это отражает адаптацию североамериканских хвойных пород к суровым климатическим условиям с очень холодными почвами на севере и очень сухими на юге бореальных лесов центральной Канады. Предложен индекс распределения NBP (отношение NBP листьев к NBP тонких корней) в качестве показателя устойчивости деревьев к стрессу, адаптации к суровым климатическим условиям и экологической стратегии.

Ключевые слова: модель EFIMOD, североамериканские и европейские хвойные породы, биологическая нетто-продуктивность, баланс углерода, емкость биологического круговорота, прирост древесины.

DIFFERENCE IN THE ECOLOGICAL STRATEGIES OF CONIFEROUS TREE SPECIES IN EUROPEAN AND CANADIAN BOREAL FORESTS: A MODELING ANALYSIS

O.G. Chertov¹, A.S. Komarov², S.S. Bykhovets², J.S. Bhatti³

¹University of Applied Sciences, Bingen, Germany;

²Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Puschino,
Russia;

³Canadian Forest Service, Northern Forestry Centre, Edmonton, Canada

E-mail: chertov@fh-bingen.de, s_bykhovets@rambler.ru, Jagtar.Bhatti@NRCan-RNCan.gc.ca

The role of net primary productivity (NPP) allocation to tree organs as a parameter reflecting the ecological strategy of trees is discussed. The application of an individual-based spatially explicit simulation model of the tree-soil system (EFIMOD) to European and North American boreal forests reveals significant differences in ecological parameters (silvics) between North American jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and black spruce (*Picea mariana* Mill.) of Canadian boreal forests and European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]). A significant difference between these species was found in NPP allocation between the needles and fine roots. In the North American coniferous species, the proportion of annual biomass increment, as reflected by NPP, which is allocated to fine root production is higher than in the European ones. A simulation experiment was performed to investigate the influence of NPP allocation on the components of carbon balance and wood productivity. Additionally, a parameter „turnover capacity“ (TC) as the sum of NPP and soil respiration was used. North American and European conifers were compared in two sets of modeling runs. In the first set, the model was run upon changes

in NPP allocation in tree species 'growing' under their native conditions (Canada or Russia). In the second set, the Canadian conifers were simulated under Russian climate and soil conditions, whereas the European ones, under respective Canadian conditions. The results showed considerable dissimilarities of tree growth rate, soil development and parameters of carbon balance depending of NPP allocation patterns. The trees with relatively higher NPP proportions allocated to fine root production demonstrated lower growth rate even at a high carbon turnover capacity corresponding to the milder climate of European Russia. On the other hand, trees with the European, more uniform, NPP allocation pattern showed higher growth rates compared with the Canadian trees even under the colder continental conditions of Central Canada. The results suggest that wood productivity levels may be significantly different at similar NPP and turnover capacity if trees have different NPP allocation patterns. This difference reflects the adaptation of the North American coniferous species to harsh soil and climatic conditions, which are very cold in the northern and very dry in the southern part of Central Canadian boreal forests. NPP allocation index (NPP partitioning between leaves and fine roots) is proposed as a measure of tree stress tolerance, adaptation to severe climatic conditions, and ecological strategy.

Keywords: EFIMOD model, North-American and European coniferous tree species, NPP allocation pattern, carbon balance, turnover capacity, wood production.

Введение

Хвойные породы доминируют в бореальных лесах северного полушария. Известно, что одни и те же роды деревьев растут как в Европе, так и в Северной Америке, но они существенно различаются по архетипам роста. Прежде всего это относится к родам сосны (*Pinus* spp.) и ели (*Picea* spp.). Понятно, что эти различия определены природными условиями и историей эволюции этих видов в Европе и Америке. Надо полагать, что эволюционно (генетически) детерминированные типы распределения биологической нетто-продуктивности (NBP) между органами деревьев служат важными функциональными параметрами растений [1, 6, 28, 32, 34].

В геоботанике для классификации жизненных стратегий растений обычно используется треугольник Грайма [18, 19]: «рудералы – стресс толеранты – конкуренты». Эта классификация, которая первоначально основывалась на качественных показателях, теперь содержит ряд количественных характеристик. В частности, этот подход применялся для европейских древесных пород авторами [3], которые использовали экологические параметры деревьев (silvics), как в «гэп-моделях» [40], вместе с рядом других экологических параметров по пятиразмерной ординационной шкале с целью детализации треугольника Грайма. Был также предложен набор достаточно простых индексов экологической стратегии растений [51], в которых важным показателем был индекс «соотношение массы и площади листьев–продолжительность жизни листьев» (leaf mass per area–leaf life span, LMA-LL), отражающий скорость оборота органов растений, время удержания элементов питания и реакцию растений на условия произрастания. Также подчеркивалась важность сбалансированного рассмотрения надземных и подземных процессов в экосистемах и органах растений в имитационных экспериментах по влиянию типов распределения NBP между листьями и корнями на рост растений и конкуренцию за свет и почвенный азот [48]. Существенная роль биологических аллометрических закономерностей в биоте и экосистемах подчеркивается в концепции биологической стехиометрии [13, 14], которая успешно развивается в почвенной зоологии и микробиологии.

Типы распределения (аллокации) NBP являются генетически детерминированными функциональными параметрами, определяющими жизненные формы растений. Они также в известной степени служат и адаптивными характеристиками, изменяющимися в определенных границах в зависимости от природных условий. Последнее хорошо известно в агроэкологии

в отношении однолетних растений [12, 15, 24, 47]: чем богаче почва, тем меньше доля корней в биомассе и NBP растений.

Значение типов распределения NBP для функционирования экосистем подчеркивается лесными физиологами [29] и, более обстоятельно, лесными экологами [11, 26, 31, 37], уделяющими особое внимание роли типов распределения в продуктивности лесов и адаптации к природным стрессам. Однако до сих пор не уделялось внимания количественному анализу влияния типов распределения NBP на функционирование экосистем и продуктивность растений и их роли в качестве адапционного механизма.

В эколого-физиологических лесных моделях существуют процедуры динамической аллокации ассимилятов фотосинтеза между органами растений [16, 25, 33, 42, 46, 47, 49]. В других моделях лесных экосистем NBP разделяются по видоспецифичным правилам, иногда с определенными адапционными функциями [23, 27, 28, 30, 35, 39]. Такой подход основан на идее видоспецифических экологических параметров («силвивики», silvics).

Целью данной работы является оценка влияния типов распределения NBP на рост деревьев и изменения почв в экосистемах с доминированием четырех хвойных пород в Европе и Северной Америке и анализ их стратегий в отношении ассимиляции углерода при различных сценариях (рубки, пожары, изменение климата). Для этой цели была использована модель лесной экосистемы EFIMOD.

Объекты и методы

Модель EFIMOD

Эта модель имитирует рост каждого дерева с его пространственными координатами в древостое в системе «дерево-почва» [1, 4, 6, 28]. Особенностью модели является акцент на почвенных процессах в функционировании экосистем. Для модели EFIMOD требуется набор экологических параметров («силвиков») каждой моделируемой древесной породы. Одними из наиболее важных «силвиков» служат аллометрические правила распределения общей NBP между частями дерева (листья, ветви, древесина ствола, толстые и тонкие корни). Постулировано, что эти правила отражают как генетический архетип вида, так и его адапционную стратегию по отношению к внешним факторам роста дерева. В модели принимается во внимание обратная связь между азотом почвы и продуктивностью дерева. В ней рассчитывается NBP, распределяемая между органами дерева в соответствии с видоспецифичными типами аллокации.

Почвенные процессы динамики органического вещества почв и азота рассчитываются моделью ROMUL [5] в зависимости от поступления опада и отпада деревьев и температуры и влажности почв с обратной связью к дереву в виде пула доступного азота почв.

Модель EFIMOD была создана для широкого спектра климатических и эдафических условий существования ряда европейских древесных пород, включая сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.) и европейскую ель (*Picea abies* L. [Karst.]). Эту модель широко и успешно применяли в Европе для решения проблем, связанных с устойчивым лесоводством и изменениями природной среды [1, 7, 8, 10, 28, 44]. Кроме того, модель использовали в центральной Канаде в бореальных лесах по программе BFTCS (Boreal Forest Transect Case Study), являющейся продолжением предыдущей долговременной программы BOREAS [2, 9, 43]. На экспериментальных участках в Канаде доминируют сосна Банкса (*Pinus banksiana* Lamb.) и ель черная (*Picea mariana* Mill.).

Характеристика экспериментальных участков

Для сравнения американских и европейских древесных пород были выбраны экспериментальные участки по проекту BFTCS в Канаде и лесной массив в центре европейской части России. Канадские экспериментальные пробные площади от тундры до степи и методы исследований детально описаны [2, 17, 20–22, 43, 45]. По тысячекилометровой трансекте расположены постоянные пробные площади, где проводится детальное изучение биомассы древостоев, почвенных характеристик и экологических процессов в их динамике и развитии. Для моделирования были выбраны пробные площади с сосной Банкса и черной елью на экспериментальном участке Кэндл Лэйк. Климат территории – континентальный со средней годовой температурой +0,6 °С, осадками 351 мм летом и 82 мм зимой. Зима характеризуется сильными морозами, а лето – жаркой и сухой погодой. Сосна Банкса занимает сухие песчаные местообитания с бедными органическим веществом почвами (District Brunisols). Черная ель растет по влажным слабо дренированным местообитаниям с глеевыми суглинистыми почвами и мощным органическим горизонтом.

В России для модельного эксперимента был выбран бывший опытный лесхоз «Русский лес». Он расположен в 100 км южнее Москвы в центральной части Восточно-Европейской равнины по левому берегу Оки с песчаными и суглинистыми подзолистыми почвами. Климат района, расположенного к северу от границы с широколиственными лесами центральной России, мягкий континентальный. Среднегодовая температура +5,4 °С, осадки – 397 мм летом и 94 мм зимой [1]. Этот климат значительно мягче и теплее канадского в Кэндл Лэйк. Существенной особенностью природных условий на европейском участке является достаточно высокое поступление атмосферного азота, достигающее $10 \text{ кг N га}^{-1} \times \text{год}^{-1}$ против 2 в Кэндл Лэйк в Канаде. Выбранный для моделирования массив имеет площадь 273 га и 104 лесных выдела. Сосна обыкновенная занимает свежие, сухие и влажные песчаные местообитания. Ель с высокой продуктивностью произрастает на хорошо дренированных суглинистых почвах. Низкопродуктивные ельники занимают слабодренированные почвы с мощным органическим горизонтом. Здесь были вы-

браны сухие местообитания с сосняками и влажные местообитания с ельниками для лучшего сопоставления с американскими лесами.

Экологические параметры древесных пород

Экологические параметры (силвики) европейских и североамериканских деревьев (сосны обыкновенной, ели европейской, сосны Банкса и черной ели) были вычислены по опубликованным данным о биологической продуктивности и росте лесов [1, 2, 4, 6, 9, 28, 43]. Силвики этих деревьев отражают их потребности и отношение к элементам питания, продолжительность жизни хвои, естественную смертность и много других параметров. Наиболее выразительными являются типы распределения NBP (табл. 1). Между соснами нет значительных различий, хотя у сосны Банкса значительно большая часть NBP расходуется на тонкие корни, которые ответственны за потребление воды и элементов питания. Напротив, у елей наблюдается очень сильное различие по распределению NBP между хвоей и тонкими корнями: американская черная ель расходует на продукцию тонких корней в три раза больше ресурсов по сравнению со своей европейской родственницей. Соответственно, доля NBP, расходуемая на рост хвои и древесины, существенно ниже у черной ели.

Авторы предлагают выражать распределение NBP следующим набором индексов эффективности: продукции листы/хвои (leaves production efficiency, LPE) как доли NBP, расходуемой на синтез биомассы листы; продукции тонких корней (fine root production efficiency, FPE) как доли NBP для роста тонких корней; продукции древесины (wood production efficiency, WPE) как доли NBP для прироста биомассы древесины. Наиболее важны два первых индекса, поскольку они относятся к функциональным органам растений. Поэтому распределение NBP можно выразить (allocation pattern, AP): можно выразить как $AP = LPE/FPE$ (табл. 1). Чем выше величина AP, тем большая доля NBP расходуется на продукцию листы и меньшая – на рост тонких корней. В этом случае тип аллокации молодых и средневозрастных деревьев у сосны Банкса будет 0,70–0,75, сосны обыкновенной 1,00, ели черной 0,13–0,22 и ели европейской 0,96–1,7. Таким образом, различия по величине AP у сосен не слишком велики, однако очень существенны у американской и европейской елей.

Емкость биологического круговорота

Дополнительно был введен новый параметр емкости биологического круговорота TC (turnover capacity, $TC = NBP + Rh + DIST$), отражающий общую мощность процессов обмена органического вещества в экосистеме. Этот параметр тесно коррелирует с NBP и Rh при полностью сбалансированном бюджете углерода в ненарушенных экосистемах, когда $NEE = NBP - Rh = 0$, и $TC = 2NBP = 2Rh$. Однако встречаются случаи, когда NBP имеет практически нулевые значения, но почва активна (после рубок и других нарушений), и противоположная ситуация – когда растения растут быстро на голом субстрате (бобовые растения на богатом элементами безгумусовом субстрате). Более того, нарушения вносят существенный дисбаланс в биологический круговорот. Общее соответствие величин TC, NBP, Rh и NEE в лесной экосистеме при рубке леса отражено на рис. 1.

Коэффициенты аллокации первичной нетто-продуктивности (NBP)
для североамериканских и европейских древесных пород

Древесная порода	Возраст деревьев, годы	Хвоя	Ветви, ствол, толстые корни	Тонкие корни	Индекс типа аллокации, AP*
Сосна Банкса	<30	0,28	0,32	0,40	0,70
	31–130	0,30	0,30	0,40	0,75
Сосна обыкновенная	<30	0,30	0,40	0,30	1,00
	31–130	0,25	0,50	0,25	1,00
Ель черная	<30	0,10	0,15	0,75	0,13
	31–100	0,15	0,18	0,67	0,22
Ель европейская	<30	0,26	0,47	0,27	0,96
	31–100	0,27	0,50	0,23	1,17

* Пояснения в тексте.

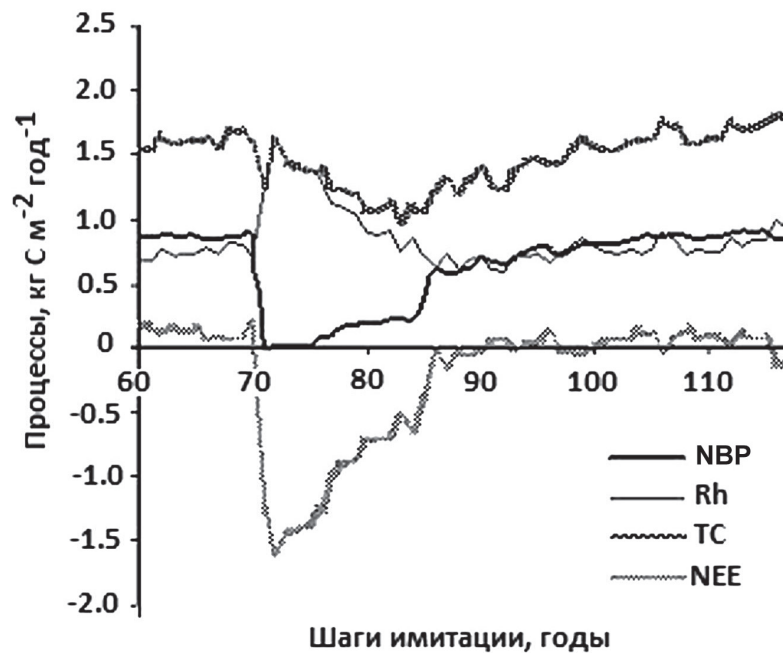


Рис. 1. Пример динамического ряда биологической нетто-продуктивности (NBP), гетеротрофного дыхания почвы (Rh), емкости круговорота (TC) и экосистемного нетто-обмена (NEE), все в $\text{кг}[\text{C}]\times\text{м}^{-2}\times\text{год}^{-1}$, для европейского сосняка в сценарии со сплошной рубкой и последующим возобновлением сосны через 5 лет. Масса заготовленной древесины ($12,01 \text{ кг}[\text{C}]\times\text{м}^{-2}$) не отражена на рисунке. Порубочные остатки (ветви, хвоя) оставлены на вырубке. Положительные значения NEE отражают сток углерода в экосистему, отрицательные – потери из экосистемы

Исходные данные для моделирования

При имитации использовались следующие исходные данные в начале прогонов модели: густота 3-летних сеянцев составляла 10000 елей или 2500 сосен на гектар; средняя высота сеянцев принималась за $0,3 \pm 0,1$ м с нулевым диаметром на высоте груди и случайным размещением деревьев на моделируемой площадке. Следует подчеркнуть, что начальная густота посадки не сильно влияет на итоговые экологические параметры экосистемы при использовании модели EFIMOD. Почвенные данные для сосняков на обоих континентах были взяты со сходных сухих песчаных почв с маломощной грубогумусной подстилкой (disrtic Brunisol в Канаде и слабоподзолистые Al-Fe-гумусовые почвы в России). Для ельников были выбраны сходные параметры слабо дренированных почв с мощной грубогумусной подстилкой и высоким уровнем грунтовых вод (суглинистые глеевые почвы в обеих странах).

Прогоны модели

Для всех древесных пород просчитывались 150-летние прогоны модели по следующим сценариям: без нарушений (естественное развитие за весь период имитации); только рубка; два верховых пожара; два низовых (подстилочных) пожара после рубки ухода; два низовых пожара после сплошной рубки; изменение климата при режиме без нарушений. Сценарий «рубка» представляет одну рубку ухода в 40-летнем возрасте и сплошную рубку с оставлением порубочных остатков на вырубке на разложение в течение в 70 и 145 лет при двух оборотах за 150 лет. Верховой пожар имитировался в конце каждой ротации с выгоранием 100% хвои, 60% ветвей, 5% стволов и 30% тонких корней. В сосняках «выгорало» 100% опада (горизонт O1) и 80% подстилки (O2 + O3), а в ельниках – 100% опада и всего 25% подстилки. При низовых пожарах имитировались те же параметры выгорания подстилки и 30% выгорания тонких

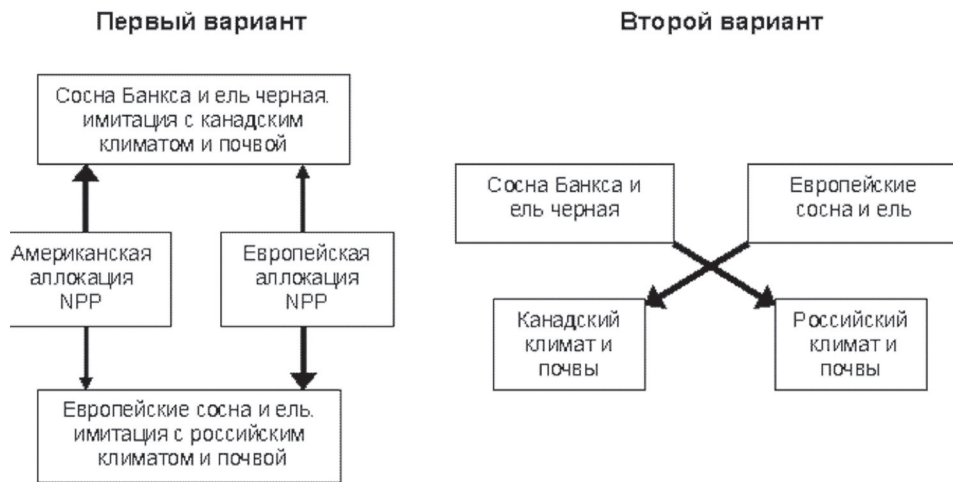


Рис. 2. Схема прогонов модели для североамериканских и европейских хвойных пород

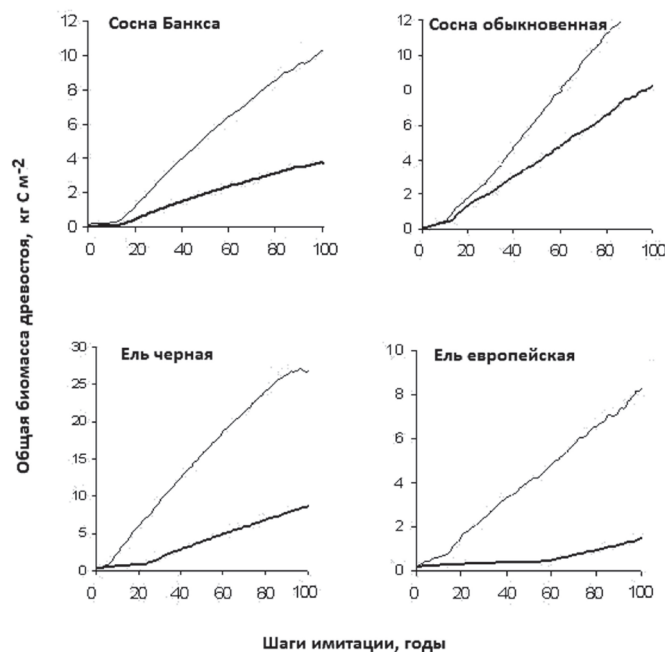


Рис. 3. Кривые роста биомассы древостоя ($\text{кг}[\text{C}]\times\text{м}^{-2}$) в сценарии без нарушений с американской (тонкие линии) и европейской (толстые линии) аллокацией NBP. Североамериканские древесные породы имитировались с канадским климатом и почвами, европейские – с российскими

корней, но без повреждения наземной биомассы деревьев. Низовые пожары имитировались на следующий год после второй рубки ухода и один год после сплошной рубки (в первой ротации на 41-м и 71-м шагах, а во второй – на 116-м и 146-м шагах моделирования). В сценариях с изменением климата были использованы прогнозные климатические оценки по канадской климатической модели CGCM A2 в Канаде [41] и сценарии Tyndal Centre for Climate Research HadCM3+A1Fi в России [36].

Были реализованы два варианта прогонов (рис. 2). В первом варианте осуществлялись прогоны модели древостоев канадских древесных пород в Кэндл Лэйк и европейской в Центральной России с соответствующими климатом и почвами. Однако для каждой древесной породы имитировались канадские и русские типы аллокации. Во втором варианте делались перекрестные прогоны. Это своего рода «компьютерное выращивание» инородных древесных пород

в новых условиях: сосна Банкса и черная ель имитировались в русском климате и на русских почвах. Европейские сосна и ель «выращивались» на канадской почве и в канадском климате.

Анализ результатов

Анализировались главным образом параметры баланса углерода: первичная биологическая неттопродуктивность (NBP), гетеротрофное дыхание почвы (эмиссия углерода CO_2 при минерализации органического вещества, Rh), потеря углерода при нарушениях (заготовленная древесина и пожары, DIST), баланс углерода как экосистемный нетто-обмен ($\text{NEE} = \text{NBP} - [\text{Rh} + \text{DIST}]$), емкость биологического круговорота ($\text{TC} = \text{NBP} + \text{Rh} + \text{DIST}$). При анализе результатов также учитывались общая биомасса деревьев (хвоя, ветви, стволы, толстые и тонкие корни), запасы древесины и органическое вещество почвы (OpВП).

Результаты

Результаты имитационного моделирования естественного развития леса без рубок с американским и европейским типом распределения NBP (рис. 3) демонстрируют значительно более высокую скорость роста деревьев при европейском типе распределения. Это справедливо в отношении биомассы деревьев и аккумуляции ОрВП, а также функциональных параметров цикла углерода: NBP, Rh, NEE и TC. Более того, мощность биологического круговорота (TC) при естественном развитии без нарушений была на $32,0 \pm 7,1\%$ ($n = 12$) выше таковой в лесу с имитированными рубками, тогда как при европейской аллокации эта разница составляла всего $15,8 \pm 6,1\%$ ($n = 12$).

Имитированные результаты влияния изменения типов распределения (аллокации) NBP американских и европейских древесных пород в сценариях с рубками леса представлены в табл. 2. Эти данные демон-

стрируют те же динамические тренды, относящиеся к влиянию типов аллокации на процессы в лесных экосистемах, на почвы и запасы древесины, что и в случае с естественным развитием леса. Во-первых, рассчитанная общая биомасса деревьев (надземная и подземная) существенно выше у сосен и елей с европейским типом аллокации. Во-вторых, параметры баланса углерода отражают возрастание NBP и Rh в 1,3–2,2 раза при европейской аллокации. Однако различия по емкости круговорота (TC) существенно ниже – максимум в 1,7 раза. Данные по балансу углерода (NEE) обнаруживают заметные положительные изменения в ассимиляции углерода при европейской аллокации NBP, тогда как при североамериканской аллокации европейская ель практически не «растет» в Европе. Это, очевидно, результат синергизма типов аллокации NBP с другими экологическими параметрами (теневыносливость, естественная смертность и т. д.).

Табл. 2

Рассчитанное по модели влияние изменения аллокации NBP (в сценарии с рубками) на некоторые экосистемные процессы* ($\text{кг} \times \text{м}^{-2} \times \text{год}^{-1}$), пулы ОрВП и запасы древесины в конце имитации. Североамериканские и европейские древесные породы имитировались в Канаде и России соответственно

Древесная порода	Тип аллокации	NBP-C*	Rh-C	DIST-C	NEE-C	TC-C	Углерод биомассы, $\text{кг}/\text{м}^2$	Углерод ОрВП, $\text{кг}/\text{м}^2$	Запас древесины, $\text{м}^3/\text{га}^{**}$	Отношение биомасса/ОрВП
Канада										
Сосна Банкса	Амер.	0,103	0,078	0,024	0,000	0,206	2,16	2,41	77	0,90
	Европ.	0,139	0,094	0,036	0,009	0,270	4,61	2,40	164	1,92
Ель черная	Амер.	0,338	0,291	0,043	0,003	0,895	5,54	8,17	163	0,68
	Европ.	0,495	0,300	0,158	0,037	0,953	16,05	12,52	475	1,28
Россия										
Сосна обькн.	Амер.	0,296	0,192	0,064	0,041	0,552	6,16	4,36	212	1,41
	Европ.	0,338	0,205	0,080	0,053	0,623	10,30	6,32	354	1,63
Ель европ.	Амер.	0,087	0,096	0,010	-0,020	0,193	0,29	3,34	32	0,10
	Европ.	0,195	0,121	0,050	0,024	0,367	5,58	7,13	165	0,78

* NBP-C – углерод биологической нетто-продуктивности; Rh-C – углерод дыхания почвы (эмиссии углекислого газа); DIST-C – потери/вынос углерода с рубками и пожарами; NEE-C – экосистемный нетто-обмен (баланс углерода); TC-C – углерод емкости круговорота; ОрВП-C – углерод пула органического вещества почвы.

** В конце второго оборота рубки.

Табл. 3

Результат перекрестной имитации (североамериканские породы в России и европейские в Канаде) в сценарии с рубками: влияние на некоторые экосистемные процессы* ($\text{кг} \times \text{м}^{-2} \times \text{год}^{-1}$), пулы ОрВП и запасы древесины в конце имитации

Тип аллокации	Древесная порода	NBP-C	Rh-C	DIST-C	NEE-C	TC-C	Углерод биомассы $\text{кг}/\text{м}^2$	Углерод ОрВП-C, $\text{кг}/\text{м}^2$	Запас древесины, $\text{м}^3/\text{га}$	Отношение биомасса/ОрВП
В России:										
Амер.	Сосна Банкса	0,296	0,187	0,069	0,040	0,553	7,18	5,14	256	1,40
	Ель черная	0,242	0,214	0,034	-0,006	0,469	1,65	6,81	141	0,24
В Канаде:										
Европ.	Сосна обькн.	0,193	0,129	0,049	0,015	0,371	6,28	4,99	216	1,26
	Ель европ.	0,293	0,194	0,082	0,017	0,569	13,96	9,60	272	1,45

* См. примечание к табл. 2.

Данные перекрестного видового и континентального сравнения представлены в табл. 3, где обнаруживается такая же картина, как и в результатах, описанных выше: сосна Банкса и черная ель растут в России медленнее местных видов, и напротив – европейские сосна и ель демонстрируют лучший рост и более высокую интенсивность биологического круговорота по сравнению с местными канадскими древесными породами. Эти различия хорошо пролеживаются у NBP, Rh, NEE и ТС. Важным обстоятельством является то, что: а) различия между американскими и европейскими древесными породами меньше в более благоприятном европейском климате и б) повышенная интенсивность биологического круговорота в лесах с европейскими древесными породами приводит как к увеличению запасов древесины, так и к усилению секвестрации углерода в почве. Поэтому суммарный вклад этих лесных экосистем в гармонизацию баланса углерода в атмосфере выше.

С точки зрения анализа режимов нарушений надо отметить, что рубки – обычная антропогенная интервенция – модифицируют компоненты баланса

углерода в лесных экосистемах. Данные в табл. 2 и 3 также показывают, что типы аллокации NBP рассматриваемых древесных пород определяют запасы древесины на корню: в конце каждого оборота рубки обнаруживается двукратное возрастание запасов древесины для европейских сосняков и пятикратное – для ельников с европейской аллокацией по сравнению с американской.

Типы аллокации NBP слабо влияют на последствия лесных пожаров (рис. 4). Более значимо влияние типов пожаров: максимальный ущерб причиняют верховые (крупные) пожары, а низовые пожары после рубок ухода вызывают минимальный ущерб. Снижение интенсивности процессов круговорота углерода варьирует между 6 и 10%. В отношении снижения запасов древесины отмечается слабое незначительное снижение в сосняках: $18,2 \pm 4,8\%$ ($n = 6$ здесь и далее) с американской аллокацией и $15,2 \pm 6,9\%$ с европейской. Однако выброс углекислоты при пожарах в атмосферу различается существенно: он в 1,6–1,9 раза выше в сосняках и в 1,4–4,8 раза выше в ельниках с европейской NBP аллокацией в сравнении с американской.

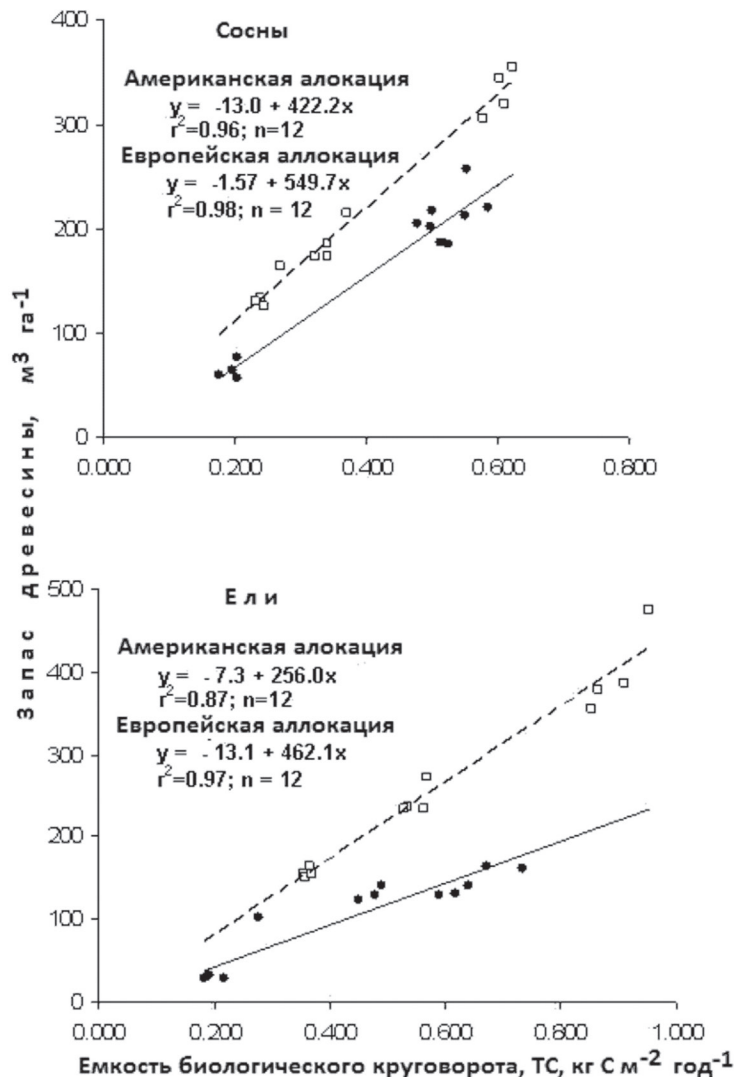


Рис. 4. Корреляция запасов древесины ($m^3 \times \text{га}^{-1}$) с типами аллокации (AP) и емкостью биологического круговорота (ТС, $\text{кг [C]} \times \text{м}^{-2} \times \text{год}^{-1}$, среднее за 150 лет) в конце имитации за исключением последнего нарушения (рубка, пожар) во всех вариантах с рубками и пожарами.

• – североамериканские AP, □ – европейские AP

Типы аллокации NBP слабо сказываются и на влиянии климатических изменений на лесные экосистемы. Заметна только слабая недостоверная тенденция более сильного отклика на изменение климата у всех древесных пород с американской аллокацией NBP, «растущих» в Канаде и России (емкость круговорота ТС оказывается на $19,8 + 8,3\%$ выше при изменении климата) против древесных пород с европейской аллокацией ($14,3 \pm 2,4$). Этот эффект не является отражением влияния различных сценариев изменения климата, поскольку проводилась перекрестная имитация.

Представленные выше результаты показывают определенные различия параметров баланса углерода и запаса древостоев в зависимости от типов аллокации NBP. Изменение запасов древесины, возможно, более значимо для оценки «экономической» эффективности круговорота углерода. Величины запасов древостоев в зависимости от типов аллокации NBP и емкости круговорота представлено на рис. 4, где видно, что различия по запасам древесины в сосняках при американской и европейской аллокации NBP невелики. На рис. 4 левый кластер данных с американской аллокацией относится к сосне Банкса в Канаде, тогда как правый – к обеим соснам, имитированным в условиях России. Более выразительны данные для ельников с сильным влиянием аллокации NBP на запасы древесины, а именно: чем выше доля NBP, расходуемая на прирост тонких корней, тем ниже прирост древесины в лесных экосистемах с одинаковой емкостью биологического круговорота углерода (ТС), а также, очевидно, азота и других элементов. Это значит, что «коэффициент экономической эффективности» лесной экосистемы сильно зависит от типов аллокации NBP.

Обсуждение и заключение

Представленные в статье материалы являются попыткой оценить функциональные характеристики древесных растений, отражающие их экологическую стратегию. Эта попытка может внести вклад в переход от описательной к количественной оценке экологической и адаптивной стратегий растений. Такой характеристикой является тип распределения (аллокации) NBP между органами растений, который позволяет также рассматривать влияние экологических стратегий на биогеохимические циклы элементов и секвестрацию углерода в лесных экосистемах.

Мы полагаем, что тип аллокации NBP отчетливо отражает эволюционную и экологическую стратегию растений. Так, приоритетная роль выживания и стабильности растений в неблагоприятных природных условиях с нехваткой азота из-за низкой скорости разложения во влажных и холодных почвах Канады [38, 43, 50] привела к доминированию продукции тонких корней и формированию особого типа экосистем с относительно низкой продуктивностью наземной биомассы и высокой – подземной, а также к формированию значительного пула углерода почвы как стабилизирующего компонента экосистемы. Это видно на примере североамериканской и европейской елей. А в благоприятных климатических и эдафических условиях растения расходуют больше прироста биомассы (NBP) на надземные органы. Поэтому североамериканские типы аллокации отражают высокую адаптацию канадских хвойных пород к

суровому климату – очень холодному в северной и очень сухому в южной части бореальных лесов центральной Канады. Это хорошо отражено в параметре «биомасса/ОрВП» (табл. 2 и 3).

С типами аллокации NBP также связана проблема увеличения прироста древесины. Как было показано выше, запасы древесины сильно различаются в древостоях, где деревья имеют американский или европейский тип аллокации. Это означает, что лесные экосистемы с достаточно высокой NBP и емкостью круговорота (ТС) могут иметь различную производительность в зависимости от их типов аллокации NBP. Эта проблема обсуждалась ранее [32] с акцентом на отсутствие внимания к ней в лесной генетике, в отличие от агрономии. Манипуляция аллокацией NBP для увеличения производительности лесов может быть перспективным направлением в лесной генетике.

По этим причинам возможность выращивания европейских древесных пород в Канаде должна быть исследована достаточно детально. В реальности, европейские хвойные породы могут либо адаптироваться к канадскому климату, но возможно с увеличением доли тонких корней в распределении NBP, либо сильно повреждаться с потерей продуктивности в суровом канадском климате. Возможно, что интродукция сибирского экотипа сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) может оказаться успешной, поскольку она при одинаковой биологической продуктивности (NBP) характеризуется большей продукцией древесины в сравнении с сосной Банкса. То же можно ожидать от гибрида *Picea abies* × *P. obovata* (восточно-европейский экотип ели), адаптированного к континентальному климату Урала и Западной Сибири. Однако данные о типах аллокации этих древесных пород отсутствуют.

Обсуждаемые здесь результаты дают основание для утверждения, что формирование особых типов аллокации NBP в процессе эволюции растений служит одним из механизмов адаптации древесных растений к окружающей среде. Ранее был предложен количественный индекс «биомасса листвы на определенной площади – продолжительность жизни листвы» (leaf mass per area–leaf life span, LMA-LL [51]) для оценки экологической стратегии растений, однако он не учитывает процессы в подземной биомассе, на которые обращал внимание Тильман [48]. Действительно, ель черная имеет долгоживущую хвою с относительно высокой массой, если мы рассматриваем только надземную биомассу. Однако эта ель имеет быстро обновляющуюся биомассу тонких корней, на что расходуется большая часть биологической продуктивности. В этом случае индекс LMA-LL не отражает реальную интенсивность биологического круговорота и экологическую стратегию растений.

Авторы предлагают использовать описанный выше индекс типа аллокации AP в качестве индикатора экологической адаптации древесных пород к эдафическим и климатическим условиям. На самом деле, индекс AP является численным выражением шкалы Гримиана для толерантности к стрессу [3]. Мы уверены, что комбинация индексов AP и LMA-LL даст более информативный набор показателей экологической адаптации древесных растений. Единственной проблемой является то, что определение индекса AP требует методически сложных исследований.

Следует добавить, что уточнение обсуждаемых аспектов может дать импульс для будущих исследований типов аллокации NBP у широкого спектра древесных растений на различных онтогенетических стадиях и в разных природных условиях с особым вниманием к динамике тонких корней и продуктивности растений.

Работа частично поддержана грантом РФФИ 12-04-01269, программой 4 Президиума РАН (раздел VI, подраздел 54), грантом Немецкого исследовательского фонда (Deutsche Forschungsgemeinschaft Grant GI 171/20-2) и Канадским комитетом по исследованиям и развитию в энергетике (Federal Panel on Energy Research and Development, PERD, Canada).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Комаров АС, Чертов ОГ, Надпорожская МА, Быховец СС, Грабарник ПЯ, Зудин СЛ, Андриенко Г, Андриенко Н, Припутина ИВ, Зубкова ЕВ, Морен Ф, Бхатти Дж, Михайлов АВ. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. Москва: Наука; 2007.

Общий список литературы

1. Komarov AS, Chertov OG, Nadporozhskaya MA, Bykhovets SS, Grabarnik PYa, Zudin SL, Andrienko G, Andrienko N, Pripulina IV, Zubkova YeV, Mohren F, Bhatti J, Mikhailov AV. Modelirovanie dinamiki organicheskogo veschestva v lesnykh ekosistemakh [Modelling of Organic Matter Dynamics in Forest Ecosystems]. Moscow: Nauka; 2007 (In Russ.)

2. Bhatti J, Chertov O, Komarov A. Influence of climate change, fire, insect and harvest on C dynamics for jack pine in central Canada: simulation approach with the EFIMOD model // Int J Clim Change Impacts Responses. 2009;1:43-61.

3. Brzeziecki B, Kienast F. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. Forest Ecol Manag. 1994;69:167-87.

4. Chertov OG, Komarov AS, Tsiplianovsky AV. Simulation of soil organic matter and nitrogen accumulation in Scots pine plantations on bare parent material using forest combined model EFIMOD. Plant Soil. 1999;213:31-41.

5. Chertov OG, Komarov AS, Nadporozhskaya MA, Bykhovets SA, Zudin SL. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling. Ecol Mod. 2001;138:289-308.

6. Chertov O, Komarov A, Kolström M, Pitkänen S, Strandman H, Zudin S, Kellomäki S. Modelling the long-term dynamics of populations and communities of trees in boreal forests based on competition for light and nitrogen. Forest Ecol Managm. 2003;176:355-69.

7. Chertov O, Komarov A, Mikhailov A, Andrienko G, Andrienko N, Gatalsky P. Geovisualisation of forest simulation modelling results: a case study of carbon sequestration and biodiversity. Comp Electron Agr. 2005;49:175-91.

8. Chertov O, Komarov A, Loukianov A, Mikhailov A, Nadporozhskaya M, Zubkova E. The use of

forest ecosystem model EFIMOD for research and practical implementation at forest stand, local and regional levels. Ecol Mod. 2006;194:227-32.

9. Chertov O, Bhatti J, Komarov A, Apps M, Mikhailov A, Bykhovets S. Use the EFIMOD model to study the influence of climate change, fire and harvest on the carbon dynamics for black spruce in central Canada. Forest Ecol Manag. 2009;257:941-50.

10. Chertov OG, Komarov AS, Gryazkin AV, Smirnov AP, Bhatti JS. Simulation modeling of the impact of forest fire on the carbon pool in coniferous forests of European Russia and Central Canada. Contemp Probl Ecol. 2013;6:747-53.

11. Dewar RC, Ludlow AR, Dougherty PM. Environmental influences on carbon allocation in pines. Ecol Bull 1994;43,92-101.

12. Dwyer LM, Stewart DW, Balchin D. Rooting characteristics of corn, soybean and barley as a function of available water and soil physical characteristics. Can J Soil Sci. 1988;68:121-32.

13. Elser J. Biological stoichiometry: a chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology. Am Nat. 2006;168:25-35.

14. Elser JJ, Hamilton A. Stoichiometry and the new biology: the future is now. PLoS Biol. 2007;5:e181.

15. France J, Thornley JHM. Mathematical Models in Agriculture. London-Boston-Durban-Singapore-Sydney-Toronto-Wellington: Butterworth; 1984.

16. Friend AD, Stevens AK, Knox RG, Cannell MGR. A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (HYBRID v3.0). Ecol Mod. 1997;95:249-87.

17. Gower ST, Vogel J, Stow TK, Norman JM, Steele SJ, Kucharik CJ. Carbon distribution and above-ground net primary production of upland and lowland boreal forest in Saskatchewan and Manitoba. J Geophys Res. 1997;104:29029-41.

18. Grime JP, Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester – New York – Brisbane – Toronto: John Wiley & Sons; 1979.

19. Grime JPh. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. N.Y.: John Wiley & Sons; 2002.

20. Halliwell DH, Apps MJ. BOREal Ecosystem-Atmosphere Study (BOREAS) Biometry and Auxiliary sites: Locations and Descriptions. Edmonton (Alberta): Northern Forest Centre; 1997.

21. Halliwell DH, Apps MJ. BOREal Ecosystem-Atmosphere study (BOREAS) Biometry and

- Auxiliary sites: Overstory and Understory data. Edmonton (Alberta): Northern Forest Center; 1997.
22. Halliwell DH, Apps MJ. BOREal Ecosystem-Atmosphere Study (BOREAS) Biometry and Auxiliary sites: Soils and Detritus Data. Edmonton (Alberta): Northern Forest Centre; 1997.
 23. Harmon ME, Marks B. Effects of silvicultural practices on carbon stores in Douglas-fir – western hemlock forests in the Pacific Northwest, U.S.A.: results from a simulation model. *Can J Forest Res.* 2002;32:863-77.
 24. Johnson IR, Thornley JHM. A model of shoot: root partitioning with optimal growth. *Ann Bot.* 1987;60:133-42.
 25. Kellomäki S, Väisänen H, Strandman H. FinnFor: A Model for Calculating the Response of the Boreal Forest Ecosystem to Climate Changes. Res Note 6. Faculty Forestry, University Joensuu, Finland; 1993.
 26. Kimmins JP. *Forest Ecology: A Foundation for Sustainable Development.* Upper Saddle River (NJ): Prentice-Hall Inc; 1997.
 27. Kimmins JP, Mailly D, Seely B. Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in FORECAST. *Ecol Mod.* 1999;122:195-224.
 28. Komarov A, Chertov O, Zudin S, Nadorozhskaya M, Mikhailov A, Bykhovets S, Zudina E, Zoubkova E. EFIMOD 2 – A model of growth and elements cycling in boreal forest ecosystems. *Ecol Mod.* 2003;170:373-92.
 29. Kozlowski TT, Pallardy SG. *Physiology of Woody Plants*, 2nd ed. San Diego (CA): Academic Press; 1997.
 30. Kurz WA, Apps MJ. A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector. *Ecol Appl.* 1999; 9:526-547.
 31. Landsberg JJ. *Physiological Ecology of Forest Production.* London: Acad Press; 1986.
 32. Landsberg J. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. *Can J Forest Res.* 2003;33:385-97.
 33. Mäkelä A. Modeling structural-functional relationships in whole-tree growth: resource allocation. In: Dixon RK, Mehdahl RS, Ruark GA, Warren WC, eds. *Process Modelling of Forest Growth Responses to Environmental Stress.* Portland: Timber Press; 1990. p. 81-95.
 34. Mäkelä A, Landsberg JJ, Ek AE, Burk TE, Ter-Mikaelian M, Ågren G, Oliver CD, Puttonen P. Process-based models for forest ecosystem management: current state-of-the-art and challenges for practical implementation. *Tree Physiol.* 2000;20:289-98.
 35. Messier C, Fortin M-J, Schmiegelow F, Doyon F, Cumming SG, Kimmins JP, Seely B, Welham C, Nelson J. Modelling tools to assess the sustainability of forest management scenarios. In: Burton PJ, Messier C, Smith DW, Adamowicz WL, eds. *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest.* Chapter 14. Ottawa: NRC Research Press; 2003. p. 531-80.
 36. Mitchell TD, Carter TR, Jones PD, Hulme M, New M. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100). Tyndall Centre Clim Change Res, Work Paper 55. 2004. http://www.cru.uea.ac.uk/~timm/grid/TYN_SC_2_0.html
 37. Nadelhoffer KJ, Raich JW. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology.* 1992;73:1139-47.
 38. Newton PF, Amponsah IG. Systematic review of short-term growth responses of semi-mature black spruce and jack pine stands to nitrogen-based fertilization treatments. *Forest Ecol Manag.* 2006;237:1-14.
 39. Porté A, Bartelink HH. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecol Mod.* 2002;150:141-88.
 40. Prentice IC, Helmisaari H. Silvics of north European trees: compilation, comparisons and implications for forest succession modelling. *Forest Ecol Manag.* 1991;42:79-93.
 41. Price DT, McKenney DW, Papadopol P, Logan T, Huhinson MF. High resolution future scenario climate data for North America. Proc Amer Meteor Soc 26th Conf Agr Forest Meteorol, Vancouver (B.C.), 23-26 Aug 2004, 13 p. CD-ROM.
 42. Running SW, Gower ST. FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiol.* 1991;9:147-60.
 43. Shaw C, Chertov O, Komarov A, Bhatti J, Nadorozhskaya M, Apps M, Bykhovets S, Mikhailov A. Application of the forest ecosystem model EFIMOD 2 to jack pine along the Boreal Forest Transect Case Study. *Can J Soil Sci.* 2006;86:171-85.
 44. Shanin VN, Komarov AS, Mikhailov AV, Bykhovets SS. Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes. *Ecol Mod.* 2011;222:2262-75.
 45. Steele SJ, Gower ST, Vogel J, Stow TK, Norman JM. Root mass net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forest in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiol.* 1997;17:577-87.
 46. Thornley JHM, Cannell MGR. Nitrogen relations in a forest plantation – soil organic matter ecosystem model. *Ann. Bot.* 1992;70:137-51.
 47. Thornley JHM, Johnson IR. *Plant and Crop Modelling. A Mathematical Approach to Plant and Crop Physiology.* Caldwell, New Jersey: Blackburn Press; 2000.
 48. Tilman D. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities.* Monographs in Population Biology. Princeton University Press; 1988.
 49. Wallman P, Sverdrup H, Svensson MGE. FORSAFE an integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments. Lund: Lund University Chemical Engineering; 2003.
 50. Westbrook CJ, Devito KJ, Allan CJ. Soil N cycling in harvested and pristine Boreal forests and peatlands. *Forest Ecol Manag.* 2006; 234:227-37.
 51. Westoby MDS, Falster AT, Moles PA, Vesk I, Wright J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann Rev Ecol Systematics.* 2002;33:125-59.

DIFFERENCE IN THE ECOLOGICAL STRATEGIES OF CONIFEROUS TREE SPECIES IN EUROPEAN AND CANADIAN BOREAL FORESTS: A MODELING ANALYSIS

O.G. Chertov¹, A.S. Komarov², S.S. Bykhovets², J.S. Bhatti³

¹University of Applied Sciences, Bingen, Germany;

²Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Puschino, Russia;

³Canadian Forest Service, Northern Forestry Centre, Edmonton, Canada

The role of net primary productivity (NPP) allocation to tree organs as a parameter reflecting the ecological strategy of trees is discussed. The application of an individual-based spatially explicit simulation model of the tree-soil system (EFIMOD) to European and North American boreal forests reveals significant differences in ecological parameters (silvics) between, on one hand, North American jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and black spruce (*Picea mariana* Mill.) of Canadian boreal forests and, on the other hand, European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]). A significant difference between these two groups of species was found in the NPP allocation between needles and fine roots. The proportion of annual biomass increment reflected by NPP that is allocated to fine root production is higher in the North American coniferous species than in the European ones. Simulation experiments were performed to investigate the influence of NPP allocation on the components of carbon balance and wood productivity. Additionally, a parameter “turnover capacity” (TC), which is defined as the sum of NPP and soil respiration, was used. North American and European conifers were compared in two sets of simulations. In the first set, simulation was performed upon changes in NPP allocation in tree species ‘growing’ under their native conditions (Canada or Russia). In the second set, the Canadian conifers were simulated under the Russian climate and soil conditions, whereas the European ones, under the respective Canadian conditions. The results showed considerable differences, which depended on the NPP allocation patterns, in tree growth rate, root development, and parameters of carbon balance. Trees with relatively high NPP proportions allocated to fine root production demonstrated lower growth rates even at a high carbon turnover capacity corresponding to the milder climate of European Russia. On the other hand, trees with the European, more uniform, NPP allocation pattern showed higher growth rates compared with the Canadian trees even under the colder continental conditions of Central Canada. The results suggest that wood productivity levels may be significantly different at similar NPP and TC if trees have different NPP allocation patterns. This difference reflects the adaptation of the North American coniferous species to harsh soil and climatic conditions, which are very cold in the northern and very dry in the southern part of Central Canadian boreal forests. NPP allocation index (NPP partitioning between leaves and fine roots) is proposed as a measure of tree stress tolerance, adaptation to severe climatic conditions, and ecological strategy. **Keywords:** EFIMOD model, North-American and European coniferous tree species, NPP allocation pattern, carbon balance, turnover capacity, wood production.

Introduction

Coniferous tree species are dominant in the boreal forest biome of the Northern hemisphere. It is well known that tree genera growing in both Europe and North America may be significantly different in their growth archetypes. First of all this refers to pines (*Pinus* spp.) and spruces (*Picea* spp.). These differences are most likely determined by environmental conditions and the evolutionary history of these tree species in Europe and America. The evolutionary (genetically) determined allocation patterns of net primary productivity (NPP) partitioning between tree organs seems to be an important functional plant parameter [1, 6, 28, 32, 34].

The Grime triangle (ruderal – stress tolerator – competitor) [18, 19] is most often used for classification of plant life strategy in ecological botany. Being initially developed on a qualitative basis, this classification now becomes supplemented with a set of quantitative parameters. A quantitative approach was developed by Brzeziecki and Kienast [3] for European tree species. They applied tree parameters called silvics, which are used in the ‘gap-models’ [40], and some additional ecological parameters expressed against a five-points scale to specify Grime triangle for tree species in more detail. Westoby

et al. [51] suggested a set of simple quantitative indices of plant ecological strategy, an important one being the ‘leaf mass per area – leaf life span (LMA-LL), which reflects plant parts turnover rates, nutrient residence times, and plant response to growth conditions. The importance of a balanced consideration of both aboveground and belowground plant and ecosystem processes and their adaptive behavior for the evaluation of plant ecological strategy was stressed by Tilman [48] who performed computer experiments to define the effects of NPP “leaves-roots” allocation pattern on plant growth and competition for light and soil nitrogen. The importance of allometric biological relationships in biotic and ecological systems is highlighted in the concept of biological stoichiometry, which is successfully implemented in soil zoology [13, 14].

NPP allocation patterns are determined genetically; however, they may vary to a certain extent as far as plant ontogenesis depends on current environmental factors. This is well known in agro-ecology, mostly concerning annual plants [12, 15, 24, 47]: the richer are soils, the lesser is roots contribution to plant biomass and NPP.

The importance of NPP allocation patterns for ecosystem functioning is emphasized by tree physiologists [29] and, more elaborately, by forest ecologists [11, 26, 31, 37]

who stress the role of allocation type in forest productivity and adaptation to environmental stresses. However, no special attention was paid to the quantitative analysis of the effects of NPP allocation patterns on ecosystem functioning and plant productivity and its role as adaptation mechanisms.

Procedures used to partition photosynthetic products between plant organs in order to optimize tree growth are available in ecophysiological forest models [16, 25, 33, 42, 46, 47, 49]. In other forest models, NPP partitioning according to species-specific fixed allocation rules is sometimes assumed to have certain adaptation functions [23, 27, 28, 30, 35, 39]. These approaches are based on the concept of species-specific ecological parameters ('silvics').

The objective of the present article is to evaluate the role of NPP allocation patterns in tree growth and soil changes in ecosystems dominated by four coniferous tree species in Europe and North America and then to analyze the strategies of these tree species related to carbon sequestration upon different silvicultural scenarios. For this, the tree-soil forest ecosystem model EFIMOD was used.

Material and Methods

The EFIMOD model

The EFIMOD is an individual-based spatially explicit simulator of tree-soil systems [1, 4, 6, 28]. The specific feature of the model is the emphasis on the importance of soil processes in ecosystem functioning. EFIMOD requires a set of parameters called silvics for every modeled tree species. One of the most important silvics is the allometric rules of the partitioning of total NPP between tree components (leaves, branches, stem wood, and coarse and fine roots). These rules reflect both, the genetic archetype of a species and, possibly, its strategy of adaptation to specific environmental factors that affect tree growth. The model captures feedbacks between soil nitrogen and tree productivity. It uses species-specific allocation patterns to calculate biomass increment (NPP) distribution between tree organs.

Soil organic matter (SOM) and nitrogen (N) dynamics are calculated using the soil model ROMUL [5] based on tree litter fall amount and soil temperature and moisture with a feedback to trees manifested as the annual pool of available soil nitrogen.

EFIMOD has been adapted to a wide range of climatic and edaphic conditions of growth of European tree species, including Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]). EFIMOD was widely applied in Europe to tackle the problems of sustainable forestry and environmental changes [1, 7, 8, 10, 28, 44]. Besides, the model was applied to central Canadian boreal forests in the Boreal Forest Transect Case Study (BFTCS), which was launched as a sequel of the BOREAS program [2, 9, 43]. Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and black spruce (*Picea mariana* Mill.) are the dominant tree species at sites encompassed by BFTCS.

Experimental sites

Experimental sites encompassed by BFTCS in Canada and forest lots in Central European Russia were used to compare American and European tree species. A comprehensive characterization of Canadian BFTCS, from tundra to grasslands, including the description of the methods used in field studies, is published in detail elsewhere [2, 17, 20–22, 43, 45]. A 1000-km transect has a

set of permanent sample plots where stand biomass, soil parameters and the ecological processes of their development have been studied comprehensively. The BFTCS experimental area Candle Lake with its jack pine and black spruce sample plots was selected for simulation. The climate of the area is continental, its mean annual temperature being +0.6 °C and mean precipitation being 351 mm in summer and 82 mm in winter. Strong frosts occur in winter, and periods of hot and dry weather occur in summer. Jack pine occupies dry sandy sites with soils poor in organic matter (Distric Brunisols). Black spruce grows on wet poorly drained sites with gley loamy soils and high levels of accumulated organic matter in the thick forest floor.

In Russia, Russky Les ('Russian forest') State Forest Enterprise was used for EFIMOD-based modelling. It is situated 100 km south of Moscow in the central part of East European Plain. Russky Les Forest occupies the left bank of Oka River where soils are sandy and loamy (Brunisol and Albeluvisol). The climate of the region north of the border of broad-leaved forests of Central European Russia is mildly continental. The mean annual temperature is +5.4°C, and precipitation is 397 in summer and 94 mm in winter [1]. This climate is significantly milder and warmer than in Candle Lake, Canada. An important environmental feature on the European site is its rather high atmospheric nitrogen deposition reaching 10 kg N ha⁻¹×year⁻¹ vs. 2 kg N ha⁻¹×year⁻¹ in Candle Lake, Canada. A 273-ha forest lot consisting of 104 forest compartments (stands) has been selected for modeling. Scots pine occupies dry, mesic, and wet sandy sites. Norway spruce grows mostly on well-drained sandy loams featuring high productivity and at poorly drained sites with thick organic horizon, where its growth rate is relatively low. The dry sites for Scots pine and wet sites for Norway spruce were selected for simulation to make comparability with Canadian sites better.

Trees' ecological parameters (silvics)

The ecological parameters of European and North American coniferous species – Scots pine, Norway spruce, jack pine and black spruce – were derived from published data on the biological productivity and growth of the trees [1, 2, 4, 6, 9, 28, 43]. The silvics show that these tree species differ in their responses to light and nitrogen, needle lifespan, natural mortality rate, and many other parameters. The most dramatic differences are in NPP allocation patterns (Table 1). Pines show no sharp differences; however, the jack pine features a greater proportion of biomass increment (NPP) allocated to fine roots, which are responsible for water and nutrient supply. Conversely, spruces are very contrasting with regard to the proportions of NPP allocated to needles and fine roots: the American black spruce allocates a 3-fold greater part of NPP to fine roots, in comparison with its European relative. Correspondingly, NPP proportion allocated to needles and wood is significantly lower in black spruce.

We propose to express NPP partitioning with a combination of indices: leaves production efficiency (LPE) is the proportion of NPP allocated to leaves production; fine root production efficiency (FPE) is the proportion of NPP allocated to fine root growth, and wood production efficiency (WPE) is the proportion of NPP allocated to woody organs increment. The two first indices are more important because they refer to the functional tree or-

gans. Therefore, we can express NPP partition as a single index of allocation pattern, $AP = LPE/FPE$ (Table 1). A higher AP is the manifestation of a higher proportion of NPP allocated to leaves and a lower proportion allocated to fine roots. AP values for young and moderately aged trees are about 1.00 in Scots pine and range from 0.70 to 0.75 in jack pine, from 0.13 to 0.22 in black spruce, and from 0.96 to 1.17 in Norway spruce. Thus, AP differences between pine species are not very large; however, they are quite dramatic when American and European spruces are compared.

Turnover capacity

We analyzed mainly the parameters of carbon balance: net primary productivity (NPP), heterotrophic respiration of soil (Rh) defined as CO_2 emission from mineralized organic matter, carbon losses caused by fires and wood harvesting (DIST), and net ecosystem turnover $NEE = NPP - [Rh + DIST]$.

Additionally, we introduced a new parameter of the rate of ecosystem processes: "turnover capacity" (TC). $TC = NPP + Rh + DIST$. TC reflects the rate of biological carbon cycling in an ecosystem. It is closely correlated with NPP and Rh in the case of a fully balanced carbon budget in undisturbed ecosystems when $NEE = NPP - Rh = 0$, and $TC = 2NPP = 2Rh$. However, there are cases when NPP is equal to zero whereas soil is active (after harvesting and upon other disturbances) and opposite situations when plants grow fast on a bare substrate (e.g. leuminius plants *Fabaceae* on a humus-free substrate rich in its elemental composition). Moreover, disturbances, too, can contribute significantly to biological cycle misbalance. The correspondence between TC, NPP, Rh and NEE in the case of harvesting is illustrated in Fig. 1. The pools of total tree biomass (needles, branches, trunk, and coarse and fine roots), soil organic matter (SOM) and growing stock were also taken into consideration in our analysis.

Baseline data for modeling

Baseline data for all simulations were as follows: 3 years of age for all seedlings; 10000 pine seedlings per 1 hectare, 2500 spruce seedlings per 1 hectare; mean seedling height 0.3 ± 0.1 m, zero diameter at breast height (DBH) and random disposition of trees on a simulated plot. It should be pointed out that the baseline stand density did not strongly influence EFIMOD-simulated ecological output parameters. Soil data for pine stands in both countries were assumed as similar to those of dry sandy soils with shallow raw humus layer (disrtic Brunisol in Canada and 'weakly podzolic Al-Fe-humus soil in Rus-

sia). Soil data for spruce stands were assumed as similar to those of poorly drained soils with thick raw humus and high groundwater table (gley soils in both countries).

Modeling scenarios

Several scenarios were modeled for all species, which were traced for 150 virtual years: no disturbances (natural development over 150 years), harvesting, two crown fires, two ground fires after thinning, two ground fires after clear cutting, and climate change at the no disturbances regime. Harvesting consisted of one thinning at 40 years and one clear-cutting at 70 years, making two rotations over 150 years. Crown fire simulated at the end of every rotation was assumed to result in burning-out of 100% of needles, 60% of branches, 5% of stem wood, and 30% of fine roots. In pine stands, 100% of litter (L) and 80% of humified forest floor (F+H) was assumed to burn-out, vs. 100% and 25%, respectively, in spruce stands. Ground fires were simulated using the same parameters for soil burning and 30% for burning of fine roots without damage to aboveground tree biomass. Ground fires were simulated the next year after the last thinning and the

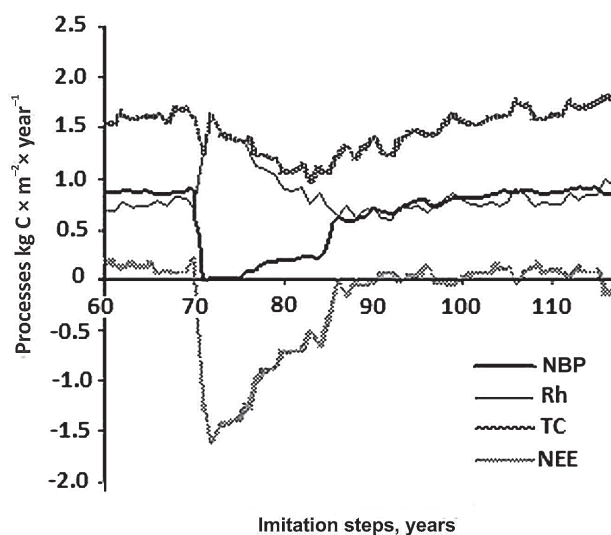


Fig. 1. Time series of net primary productivity (NBP), soil respiration (Rh), carbon turnover capacity (TC), and net ecosystem exchange (NEE), $kg\ C \times m^{-2} \times year^{-1}$, in Scots pine forest upon the harvesting scenario at the transition through clear cutting disturbance at the 70th time step following pine regeneration 5 years later. The pool of harvested wood ($12.01\ kg\ C \times m^{-2}$) is not shown in the figure. Cutting residues are left in the area of clear cutting. The positive NEE values reflect carbon sink into, and the negative values, carbon discharge from the ecosystem

Table 1

Net primary production (NPP) allocation coefficients, parts of unity, for the North American and European tree species

Species	Tree age, years	Needles	Woody organs (branches, stem wood, coarse roots)	Fine roots	Index of allocation pattern, AP*
Jack pine	<30	0.28	0.32	0.40	0.70
	31–130	0.30	0.30	0.40	0.75
Scots pine	<30	0.30	0.40	0.30	1.00
	31–130	0.25	0.50	0.25	1.00
Black spruce	<30	0.10	0.15	0.75	0.13
	31–100	0.15	0.18	0.67	0.22
Norway spruce	<30	0.26	0.47	0.27	0.96
	31–100	0.27	0.50	0.23	1.17

* Explanations are in the main text

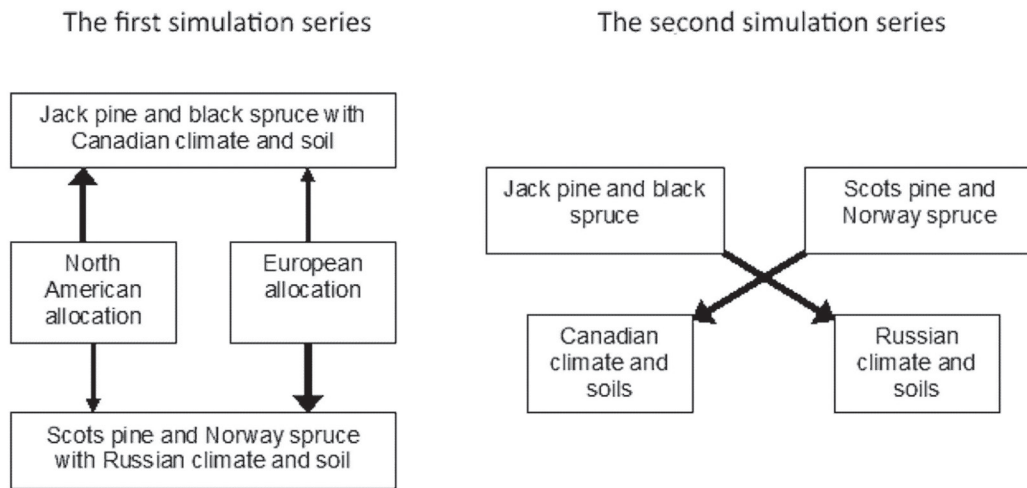


Fig. 2. Scheme of simulation of Canadian and European coniferous species

next year after clear cutting (at the 41st and 71st year of the first rotation and at the 116th and 146th year of the second rotation). For scenarios including climate changes, the predicted climatic data for simulation in Canada were derived from Canadian Climatic Model CGCM A2 (Price et al., 2004), and for Russia, from Tyndal Centre for Climate Research HadCM3+A1Fi (Mitchell et al., 2004).

Two simulation series were carried out (Fig. 2). In the first series, Canadian trees were simulated under their native conditions at Candle Lake, and European trees, under Central Russia climate and soil conditions, each simulation performed using both allocation patterns, Canadian and Russian, for every tree species. The second series was of a crisscross design: jack pine and black spruce were simulated under the Russian soil and climate conditions, and Scots pine and Norway spruce under the Canadian ones.

Analysis of the results

We analyzed carbon balance parameters: net primary productivity (NPP), heterotrophic soil respiration rate (CO_2 emission from mineralized soil organic matter, Rh),

carbon loss upon disturbances including wood harvesting and fires (DIST), and net ecosystem carbon turnover ($\text{NEE} = \text{NPP} - [\text{Rh} + \text{DIST}]$). Total tree biomass (needles, branches, stem, and thick and fine roots), growing stock and soil organic matter (SOM) were also estimated.

Results

Simulation results using American and European NPP allocation patterns in natural forest development settings (Fig. 3) demonstrate that the trees that feature the European NPP allocation pattern have significantly higher growth rates. This is true with regard to tree biomass and SOM accumulation and to the parameters of carbon cycle: NPP, Rh, NEE, and TC. Moreover, with the American NPP allocation pattern, TC in undisturbed forests is by $32.0 \pm 7.1\%$ (mean \pm standard deviation; $n=12$) higher than upon harvesting; however, with the European NPP allocation pattern, this difference is $15.8 \pm 6.1\%$ only ($n=12$).

The results of simulation of the effect of NPP allocation on changes in American and European coniferous trees ecosystems upon harvesting are presented in Table 2. The data demonstrate the same dynamic pattern of the effect of allocation on forest ecosystems, soil, and grow-

Table 2
Simulated effect of the change of NPP allocation in harvesting scenario on some ecosystem processes*, $\text{kg} \times \text{m}^{-2} \times \text{year}^{-1}$, soil organic matter pool and growing stock at the end of simulation; North American and European trees were simulated under their native countries

Tree species	Allocation pattern	NPP-C*	Rh	DIST-C	NEE-C	TC-C	Biomass-C, $\text{kg} \times \text{m}^{-2}$	SOM-C, $\text{kg} \times \text{m}^{-2}$	Growing stock, $\text{m}^3 \times \text{ha}^{-1}$ **	Biomass / SOM ratio
Canada										
Jack pine	American	0.103	0.078	0.024	0.000	0.206	2.16	2.41	77	0.90
	European	0.139	0.094	0.036	0.009	0.270	4.61	2.40	164	1.92
Black spruce	American	0.338	0.291	0.043	0.003	0.895	5.54	8.17	163	0.68
	European	0.495	0.300	0.158	0.037	0.953	16.05	12.52	475	1.28
Russia										
Scots pine	American	0.296	0.192	0.064	0.041	0.552	6.16	4.36	212	1.41
	European	0.338	0.205	0.080	0.053	0.623	10.30	6.32	354	1.63
Norway spruce	American	0.087	0.096	0.010	-0.020	0.193	0.29	3.34	32	0.10
	European	0.195	0.121	0.050	0.024	0.367	5.58	7.13	165	0.78

* NPP-C: net primary productivity; Rh: soil respiration (carbon dioxide emission); DIST-C: carbon loss upon harvesting and fire; NEE-C: net ecosystem exchange; TC-C: carbon turnover capacity; SOM-C: carbon of soil organic matter pool

** At the second rotation

Crisscross simulation results. Ecosystem rate parameters ($\text{kg m}^{-2}\text{year}^{-1}$) and soil organic matter pool and growing stock at the end of simulation of North American trees in Russia and European trees in Canada using the harvesting scenario

Allocation pattern	Tree species	NPP-C*	Rh	DIST-C	NEE-C	TC-C	Biomass-C, $\text{kg}\times\text{m}^{-2}$	SOM-C, $\text{kg}\times\text{m}^{-2}$	Growing stock, $\text{m}^3\times\text{ha}^{-1}$	Biomass / SOM ratio
	<i>In Russia</i>									
American	Jack pine	0.296	0.187	0.069	0.040	0.553	7.18	5.14	256	1.40
	Black spruce	0.242	0.214	0.034	-0.006	0.469	1.65	6.81	141	0.24
	<i>In Canada</i>									
European	Scots pine	0.193	0.129	0.049	0.015	0.371	6.28	4.99	216	1.26
	Norway spruce	0.293	0.194	0.082	0.017	0.569	13.96	9.60	272	1.45

* See notes to Table 2.

ing stock as in the case of natural development. First, the calculated total tree biomass (aboveground and belowground) is significantly higher in pines and spruces having the European NPP allocation pattern. Second, the parameters of carbon balance reflect a 1.3- to 2.2-fold increase in NPP and Rh when allocation pattern is of the European type. However, differences in turnover capacity (TC) are significantly lower (1.7 times maximum). Carbon balance data (NEE) are overtly positive suggesting that net carbon sequestration occurs when trees have the European allocation pattern. SOM pools of the second rotation growing stocks at the end of simulation are significantly higher in trees with the European NPP allocation pattern, whereas results obtained with Norway spruce are shocking in that the tree showed virtually no "growth" in "Europe" when NPP allocation pattern assigned to it was North American. This obviously is an effect of NPP allocation interaction with other ecological parameters (shade tolerance, mortality rate, etc.).

The data of crisscross comparison of species and continents are presented in Table 3. They suggest the same pattern as observed in the above simulation experiments: jack pine and black spruce grow in Russia slower than the native tree species do, and *vice versa*: Scots pine and Norway spruce in Canada demonstrate better growth and higher biological turnover than indigenous trees do. These differences are quite apparent with NPP, Rh, NEE and TC. It is important that (i) differences between American and European trees are less in a more favorable European climate, and (ii) the increased carbon turnover in European trees stands is associated with both, increase in growing stock and exceptionally high carbon sequestration in soil. Therefore, the total contribution of such forest ecosystems to harmonizing the atmospheric carbon balance must be higher.

With regard to disturbing regimes, the harvesting as a regular 'prescribed' anthropogenic intervention does modify carbon balance in forest ecosystem. Data shown in Tables 2 and 3 suggest also that the NPP allocation patterns of the simulated tree species strongly influence growing stock and, correspondingly, the amount of harvested wood: upon the European vs. American NPP allocation pattern, there is a 2-fold increase in the growing stock of both pine species and even a 5-fold increase in that of Norway spruce.

The effect of forest fires is not strongly influenced by NPP allocation patterns (Fig. 3). More important is the type of fire: the maximum damage is caused by the crown

fires, whereas the ground fires after thinning produce a relatively small negative impact. Decreases in carbon cycling after fires vary from 6% to 10%. As to decreases in growing stock, only a small and insignificant difference is found in pines: $18.2\pm 4.8\%$ ($n=6$ here and below) with the American and $15.2\pm 6.9\%$ with the European allocation pattern. However, carbon dioxide discharges in the atmosphere after fires differ dramatically: they are 1.6 to 1.9 times higher in pine stands and 1.4 to 4.8 times higher in spruce stands with the European NPP allocation pattern vs. the American one.

Tree NPP allocation patterns do not significantly influence the effects of climate changes on forest ecosystems. There is only a weak and insignificant trend to a higher response to climate changes in all tree species with the American NPP allocation pattern "growing" in both, Canada and Russia (TC is $19.8\pm 8.3\%$ higher upon simulated climate change) than in trees with the European pattern (14.3 ± 2.4). This effect is not an artifact of different scenarios of climate change because we used a crisscross simulation design.

The above results suggest that changes in carbon balance and growing stock depend on NPP allocation patterns. Growing stock changes seem to be more important for the evaluation of the 'economical' effectiveness of carbon cycle. Growing stock values as they depend on allocation patterns and turnover capacity are represented in Fig. 4. Among the data referred to the American allocation pattern, the left cluster relates to jack pine in Canada, whereas the right cluster relates to Scots pine and jack pine growing in Russia. One can see that, with pine stands, differences in growing stock between the American and European NPP allocation patterns are not significant, probably because both pine species themselves are not different in their allocation patterns. Spruces show a stronger effect of NPP allocation patterns on growing stock: the higher is the proportion of NPP allocated to fine roots, the lower is wood production in a forest ecosystem with the same biological carbon cycle capacity and, perhaps, with the same balance of nitrogen and other elements. Taken together, this means that the economic efficiency of forest ecosystem must strongly depend on tree NPP allocation patterns.

Discussion and conclusions

The article presents an attempt to evaluate the degree of the dependence of the functional characteristics of trees upon their ecological strategies and thus to move from

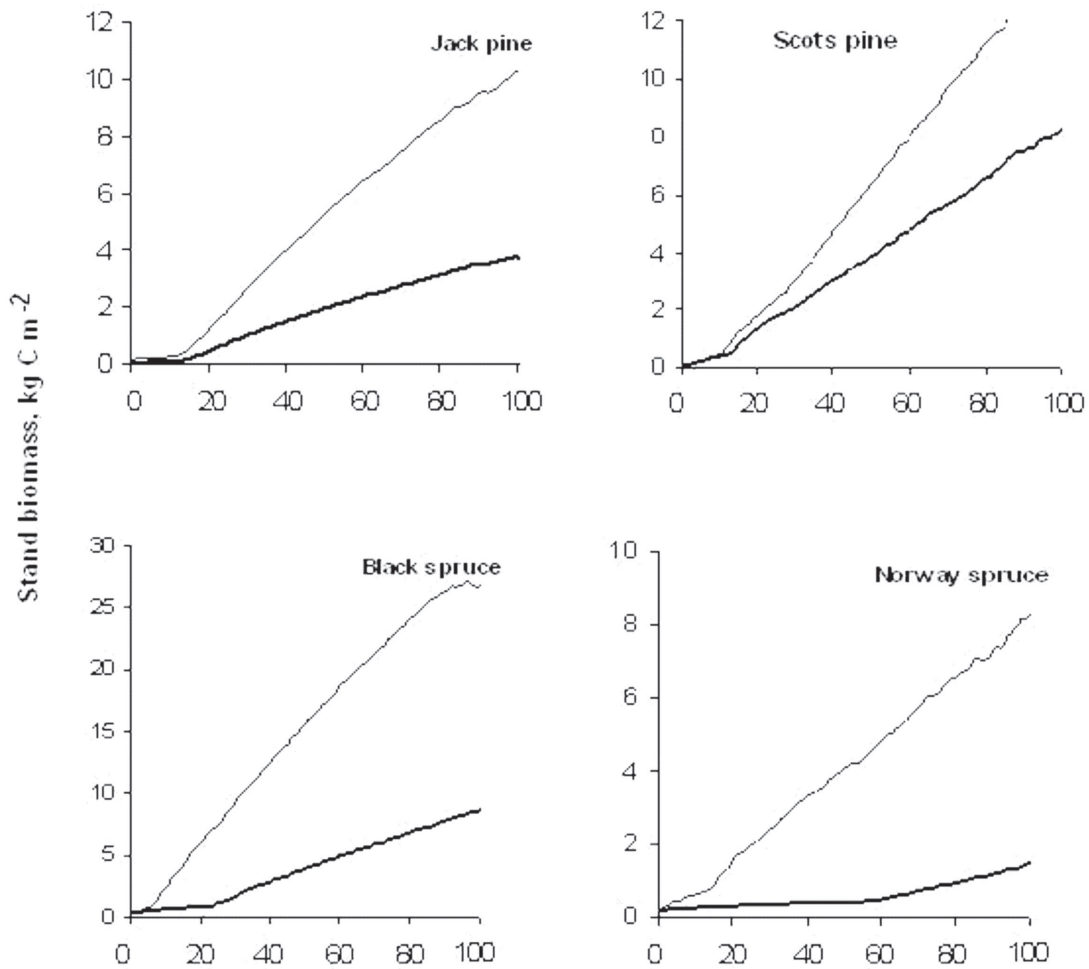


Fig. 3. Tree biomass growth curves ($\text{kg}\times\text{m}^{-2}$) obtained by simulation of Canadian (**thick lines**) and European (**thin lines**) NPP allocation using scenarios without disturbances with. North American trees were simulated under the Canadian climate and soil conditions, and European trees, under the Russian ones

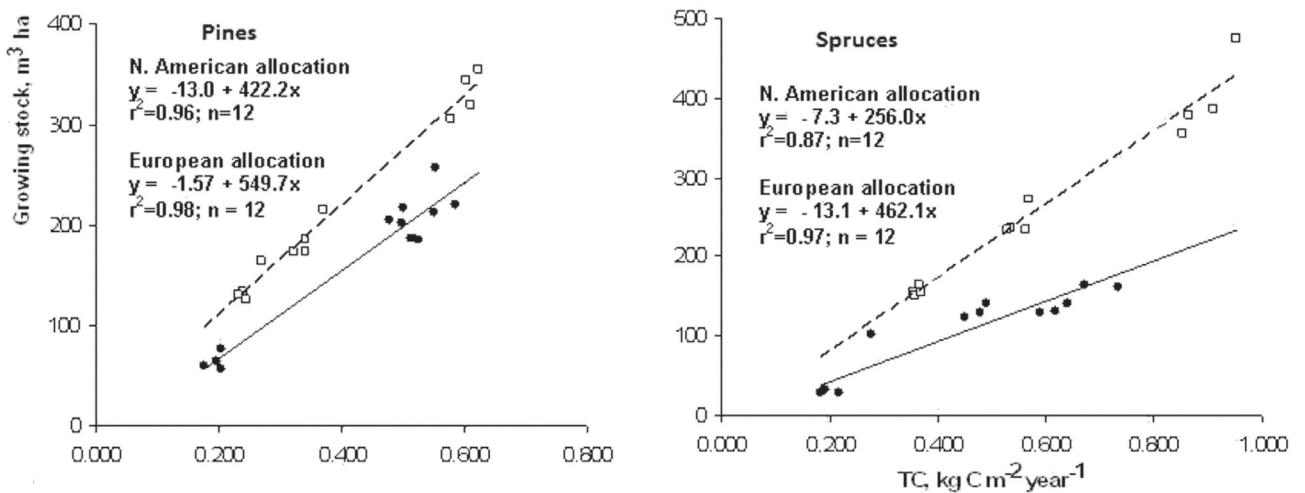


Fig. 4. Correlation of growing stock ($\text{m}^3 \times \text{ha}^{-1}$) with allocation patterns, AP, and TC ($\text{kg C m}^{-2} \times \text{year}^{-1}$, averaged over 150 years) at the end of simulation before the last disturbance in simulation using harvesting and fires.

- North American AP
- European AP

descriptive representation to quantitative assessment of plant ecological and adaptation strategies. A characteristic useful for such assessments is NPP allocation pattern, which also makes it possible to consider the effects of ecological strategies on the biogeochemical cycles and carbon sequestration in forest ecosystem.

We suggest that NPP allocation patterns accurately reflect plant evolutionary and ecological strategies. In general, the priority of survival and stability for plants growing under unfavorable environmental conditions featuring nitrogen deficit caused by slow decomposition of organic matter in wet and cold soils of Canada [38, 43, 50] leads to preference for higher fine roots production and to the formation of a specific pattern of forest ecosystem featuring relatively low aboveground and high belowground productivity and massive pools of soil carbon as a stabilizing component of the ecosystem. This is apparent in the differences between the North American and European spruces. Plants adapted to more favorable climatic and edaphic European environment allocate more of their biomass increment (net primary productivity, NPP) to their aboveground organs. The North American allocation pattern reflects the adaptation of Canadian coniferous species to harsh climate, which is very cold in the northern and very dry in the southern part of central Canadian boreal forests. This adaptation is reflected by the low "biomass/SOM" ratio (Tables 2 and 3).

Growing stock increments also relate to NPP allocation patterns. As shown above, growing stocks are significantly different in stands with either, the American or European NPP, allocation pattern. This means that a forest ecosystem with high NPP and TC can have various levels of wood productivity depending on NPP allocation patterns. This problem was discussed earlier [32] with emphasis on the lack of attention to this aspect of plant physiology in forest genetics, at difference from agricultural sciences. Forest geneticists, too, can use NPP allocation patterns as selection criteria for increasing wood productivity.

In this regard, the idea to grow European trees in Canada should be examined in more detail. Actually, European coniferous trees can be adapted to Canadian climate perhaps at the expense of increasing the proportion of fine roots in their NPP allocation pattern, for otherwise they will be damaged by harsh Canadian climate and lose their productivity. Possibly, the introduction of the Siberian ecotype of Scots pine in Central Canada could be successful because it can have higher wood productivity

at the same NPP as that of jack pine. The same may be possible with the hybrid *Picea abies* × *P. obovata* (East European spruce ecotype), which is adapted to Ural and West Siberian continental climate. However, there is no data on NPP allocation patterns of these trees.

The data discussed here make reasons to believe that the formation of specific NPP allocation patterns in the process of plant evolution is one of the mechanisms of environmental adaptation of tree species. The quantitative index "leaf mass per area – leaf lifespan (LMA-LL)" [51] was proposed for the characterization of plant ecological strategy, but it does not account of belowground processes, as has been stressed by Tilman [48]. Indeed, black spruce has long-living needles whose total biomass may be regarded as relatively high only if the aboveground biomass is considered. However, this species has a rapidly recycling biomass of fine roots, which consumes the most part of its biological productivity. In this case, LMA-LL does not reflect the real rate of biological turnover and the ecological strategy of the plant.

We suggest a novel index of NPP allocation pattern: $AP = LPE/FPE$ (leaves production efficiency divided by fine-root production efficiency) as an indicator of the ecological adaptation of tree species to edaphic and climatic conditions. AP is actually a numerical parameter for the Grimian stress tolerance [3]. We believe that the combination of AP with Westoby's LMA-LL will give a more comprehensive set of indices of the ecological adaptation strategy of tree species. The only problem is that AP determination needs methodologically complicated studies.

In addition, ascertaining the above aspects of forest ecosystems modeling is important for more accurate accounting of the mechanisms and scales of carbon sequestration, which are different in various parts of the boreal zone of Circumpolar belt. The present paper may provide an incentive for further experimental studies of NPP allocation patterns in a range of tree species at different ontogenetic stages, with special attention to fine roots dynamics, carbon budget, and plant productivity.

Acknowledgements

This study was partly funded by the Russian Foundation for Basic Research (Grant 12-04-01269 of RAS Program 4, division VI, subdivision 54), Deutsche Forschungsgemeinschaft (Grant GI 171/20-2) and Federal Panel on Energy Research and Development (PERD), Canada.

Reference List

1. Komarov AS, Chertov OG, Nadporozhskaya MA, Bykhovets SS, Grabarnik PYa, Zudin SL, Andrienko G, Andrienko N, Pripulina IV, Zubkova YeV, Mohren F, Bhatti J, Mikhailov AV. Modelirovaniye dinamiki organicheskogo veshchestva v lesnykh ekosistemakh [Modelling of Organic Matter Dynamics in Forest Ecosystems]. Moscow: Nauka; 2007. (In Russ.)
2. Bhatti J, Chertov O, Komarov A. Influence of climate change, fire, insect and harvest on C dynamics for jack pine in central Canada: simulation approach with the EFIMOD model // Int J Clim Change Impacts Responses. 2009;1:43-61.
3. Brzeziecki B, Kienast F. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. Forest Ecol Manag. 1994;69:167-87.
4. Chertov OG, Komarov AS, Tsiplianovsky AV. Simulation of soil organic matter and nitrogen accumulation in Scots pine plantations on bare parent material using forest combined model EFIMOD. Plant Soil. 1999;213:31-41.

5. Chertov OG, Komarov AS, Nadporozhskaya MA, Bykhovets SA, Zudin SL. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling. *Ecol Mod.* 2001;138:289-308.
6. Chertov O, Komarov A, Kolström M, Pitkänen S, Strandman H, Zudin S, Kellomäki S. Modelling the long-term dynamics of populations and communities of trees in boreal forests based on competition for light and nitrogen. *Forest Ecol Managm.* 2003;176:355-69.
7. Chertov O, Komarov A, Mikhailov A, Andrienko G, Andrienko N, Gatalsky P. Geovisualisation of forest simulation modelling results: a case study of carbon sequestration and biodiversity. *Comp Electron Agr.* 2005;49:175-91.
8. Chertov O, Komarov A, Loukianov A, Mikhailov A, Nadporozhskaya M, Zubkova E. The use of forest ecosystem model EFIMOD for research and practical implementation at forest stand, local and regional levels. *Ecol Mod.* 2006;194:227-32.
9. Chertov O, Bhatti J, Komarov A, Apps M, Mikhailov A, Bykhovets S. Use the EFIMOD model to study the influence of climate change, fire and harvest on the carbon dynamics for black spruce in central Canada. *Forest Ecol Manag.* 2009;257:941-50.
10. Chertov OG, Komarov AS, Gryazkin AV, Smirnov AP, Bhatti JS. Simulation modeling of the impact of forest fire on the carbon pool in coniferous forests of European Russia and Central Canada. *Contemp Probl Ecol.* 2013;6:747–53.
11. Dewar RC, Ludlow AR, Dougherty PM. Environmental influences on carbon allocation in pines. *Ecol Bull* 1994;43, 92-101.
12. Dwyer LM, Stewart DW, Balchin D. Rooting characteristics of corn, soybean and barley as a function of available water and soil physical characteristics. *Can J Soil Sci.* 1988;68:121-32.
13. Elser J. Biological stoichiometry: a chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology. *Am Nat.* 2006;168:25-35.
14. Elser JJ, Hamilton A. Stoichiometry and the new biology: the future is now. *PLoS Biol.* 2007;5:e181.
15. France J, Thornley JHM. *Mathematical Models in Agriculture.* London-Boston-Durban-Singapore-Sydney-Toronto-Wellington: Butterworth; 1984.
16. Friend AD, Stevens AK, Knox RG, Cannell MGR. A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (HYBRID v3.0). *Ecol Mod.* 1997;95:249-87.
17. Gower ST, Vogel J, Stow TK, Norman JM, Steele SJ, Kucharik CJ. Carbon distribution and above-ground net primary production of upland and lowland boreal forest in Saskatchewan and Manitoba. *J Geophys Res.* 1997;104:29029-41.
18. Grime JP. *Plant Strategies and Vegetation Processes.* Chichester – New York – Brisbane – Toronto: John Wiley & Sons; 1979.
19. Grime JPH. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties.* N.Y.: John Wiley & Sons; 2002.
20. Halliwell DH, Apps MJ. BOREal Ecosystem-Atmosphere Study (BOREAS) Biometry and Auxiliary sites: Locations and Descriptions. Edmonton (Alberta): Northern Forest Centre; 1997.
21. Halliwell DH, Apps MJ. BOREal Ecosystem-Atmosphere study (BOREAS) Biometry and Auxiliary sites: Overstory and Understory data. Edmonton (Alberta): Northern Forest Center; 1997.
22. Halliwell DH, Apps MJ. BOREal Ecosystem-Atmosphere Study (BOREAS) Biometry and Auxiliary sites: Soils and Detritus Data. Edmonton (Alberta): Northern Forest Centre; 1997.
23. Harmon ME, Marks B. Effects of silvicultural practices on carbon stores in Douglas-fir – western hemlock forests in the Pacific Northwest, U.S.A.: results from a simulation model. *Can J Forest Res.* 2002;32:863-77.
24. Johnson IR, Thornley JHM. A model of shoot: root partitioning with optimal growth. *Ann Bot.* 1987;60:133-42.
25. Kellomäki S, Väisänen H, Strandman H. FinnFor: A Model for Calculating the Response of the Boreal Forest Ecosystem to Climate Changes. Res Note 6. Faculty Forestry, University Joensuu, Finland; 1993.
26. Kimmins JP. *Forest Ecology: A Foundation for Sustainable Development.* Upper Saddle River (NJ): Prentice-Hall Inc; 1997.
27. Kimmins JP, Mailly D, Seely B. Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in FORECAST. *Ecol Mod.* 1999;122:195-224.
28. Komarov A, Chertov O, Zudin S, Nadporozhskaya M, Mikhailov A, Bykhovets S, Zudina E, Zoubkova E. EFIMOD 2 – A model of growth and elements cycling in boreal forest ecosystems. *Ecol Mod.* 2003;170:373-92.
29. Kozlowski TT, Pallardy SG. *Physiology of Woody Plants,* 2nd ed. San Diego (CA): Academic Press; 1997.
30. Kurz WA, Apps MJ. A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector. *Ecol Appl.* 1999; 9:526-547.
31. Landsberg JJ. *Physiological Ecology of Forest Production.* London: Acad Press; 1986.
32. Landsberg J. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. *Can J Forest Res.* 2003;33:385-97.
33. Mäkelä A. Modeling structural-functional relationships in whole-tree growth: resource allocation. In: Dixon RK, Mehl Dahl RS, Ruark GA, Warren WC, eds. *Process Modelling of Forest Growth Responses to Environmental Stress.* Portland: Timber Press; 1990. p. 81-95.
34. Mäkelä A, Landsberg JJ, Ek AE, Burk TE, Ter-Mikaelian M, Ågren G, Oliver CD, Puttonen P. Process-based models for forest ecosystem management: current state-of-the-art and challenges for practical implementation. *Tree Physiol.* 2000;20:289-98.
35. Messier C, Fortin M-J, Schmiegelow F, Doyon F, Cumming SG, Kimmins JP, Seely B, Welcham C, Nelson J. Modelling tools to assess the sustainability of forest management scenarios. In: Burton PJ, Messier C, Smith DW, Adamowicz WL, eds. *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest.* Chapter 14. Ottawa: NRC Research Press; 2003. p. 531-80.

36. Mitchell TD, Carter TR, Jones PD, Hulme M, New M. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100). Tyndall Centre Clim Change Res, Work Paper 55. 2004. http://www.cru.uea.ac.uk/~timm/grid/TYN_SC_2_0.html
37. Nadelhoffer KJ, Raich JW. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology*. 1992;73:1139-47.
38. Newton PF, Amponsah IG. Systematic review of short-term growth responses of semi-mature black spruce and jack pine stands to nitrogen-based fertilization treatments. *Forest Ecol Manag*. 2006;237:1-14.
39. Porté A, Bartelink HH. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecol Mod*. 2002;150:141-88.
40. Prentice IC, Helmisaari H. Silvics of north European trees: compilation, comparisons and implications for forest succession modelling. *Forest Ecol Manag*. 1991;42:79-93.
41. Price DT, McKenney DW, Papadopol P, Logan T, Huhinson MF. High resolution future scenario climate data for North America. Proc Amer Meteor Soc 26th Conf Agr Forest Meteorol, Vancouver (B.C.), 23-26 Aug 2004, 13 p. CD-ROM.
42. Running SW, Gower ST. FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiol*. 1991;9:147-60.
43. Shaw C, Chertov O, Komarov A, Bhatti J, Nadporozskaya M, Apps M, Bykhovets S, Mikhailov A. Application of the forest ecosystem model EFIMOD 2 to jack pine along the Boreal Forest Transect Case Study. *Can J Soil Sci*. 2006;86:171-85.
44. Shanin VN, Komarov AS, Mikhailov AV, Bykhovets SS. Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes. *Ecol Mod*. 2011;222:2262-75.
45. Steele SJ, Gower ST, Vogel J, Stow TK, Norman JM. Root mass net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forest in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiol*. 1997;17:577-87.
46. Thornley JHM, Cannell MGR. Nitrogen relations in a forest plantation – soil organic matter ecosystem model. *Ann. Bot*. 1992;70:137-51.
47. Thornley JHM, Johnson IR. Plant and Crop Modelling. A Mathematical Approach to Plant and Crop Physiology. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press; 2000.
48. Tilman D. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Monographs in Population Biology. Princeton University Press; 1988.
49. Wallman P, Sverdrup H, Svensson MGE. ForSAFE an integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments. Lund: Lund University Chemical Engineering; 2003.
50. Westbrook CJ, Devito KJ, Allan CJ. Soil N cycling in harvested and pristine Boreal forests and peatlands. *Forest Ecol Manag*. 2006; 234:227-37.
51. Westoby MDS, Falster AT, Moles PA, Vesk I, Wright J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann Rev Ecol Systematics*. 2002;33:125-59.

