

УДК 581.5; 504.7

В.А. Усольцев^{1,2}

¹Уральский государственный лесотехнический университет,
²Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ ЕВРАЗИИ С ПОЗИЦИЙ БИОГЕОГРАФИИ



Биогеография представляет науку на стыке биологии и географии, которая изучает закономерности распространения и распределения животных, растений и микроорганизмов в географических градиентах (Dansereau, 1957; Воронов, 1963; Второв, Дроздов, 2001; Lomolino et al., 2006). «В наиболее общем виде биогеография изучает распределение биологических объектов по Земле, - пишет Елена Наймарк (2009). - Но если задуматься, то это не столько предмет, сколько задача этой науки – обрисовать и объяснить закономерности пространственного распределения биологических объектов. А предметом в этом случае должны быть сами живые объекты и их специфические свойства, относящиеся к пространству: то есть, ареал, фауна, экосистема, таксоценоз и еще некоторые другие свойства живых организмов и их группировок. В зависимости от выбора предмета биогеографии меняется методология и масштаб исследований – временной и пространственный» (с. 311). Иными словами, нет четкого определения предмета, изучаемого биогеографией.

До сих пор не сложилось также единого мнения и в отношении статуса биогеографии как науки. Например, А.И. Кафанов (2009) разделяет биологическую и географическую части биогеографии, мотивируя тем, что каждая из них имеет свой предмет, свои задачи и масштаб исследований: география занимается описанием местностей в терминах таксономии или экологии, а биология - выяснением происхождения видов того или иного района и динамики их пространственного распределения.

Марк Ломолино с соавторами (Lomolino et al., 2006) уходят от обсуждения подобных вопросов и сосредоточивают внимание на коренных отличиях биогеографии как науки от биологии и других, близких по своему статусу наук. Они полагают, что биогеография является не экспериментальной, а сравнительной и «наблюдательной» (observational) наукой, поскольку обычно изучает объекты в пространственно-временных шкалах, где экспериментировать невозможно. Другое отличие состоит в том, что биогеография имеет дело с данными, полученными многими исследователями, работавшими в разных областях и в течение продолжительного времени. И, наконец, биогеография является типичной синтетической наукой, объединяющей не только фактические данные, но и теории различных дисциплин.

В подтверждение изложенной концепции Марк Ломолино с соавторами (Lomolino et al., 2006) на обложку своей книги вынесли карту глобального распределения годичной чистой первичной продукции (ЧПП) растительного покрова, составленную по данным на 2002 год (рис. 1).

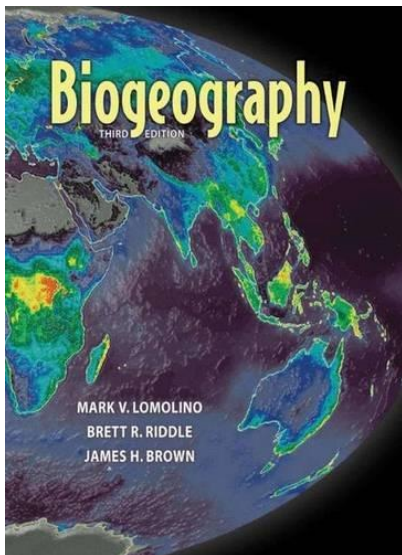


Рис. 1. Обложка книги Марка Ломолино с соавторами (2006) с нанесённой на ней картой распределения ЧПП растительного покрова планеты.

И это не случайно. М. Хастон и С. Волвертон (Huston, Wolverton, 2009) пишут: «Картина глобального распределения фитомассы и ЧПП является тем лекалом, по которому происходит эволюция жизни на Земле. Представлениями о глобальной модели биологической продуктивности сформированы многие аспекты экологической и эволюционной теории, особенно те, которые касаются биологического разнообразия, видообразования, динамики популяций, их устойчивости, реликтовых видов и их сохранения».

Необходимо отметить, что текущие попытки количественного географического анализа глобального распределения ЧПП лесного покрова сводятся к её анализу только по широтному градиенту, причем в состоянии, обезличенном по видовому составу, возрасту и морфологии (Anderson et al., 2006; Keeling, Phillips, 2007; Huston, Wolverton, 2009) (рис. 2, 3).

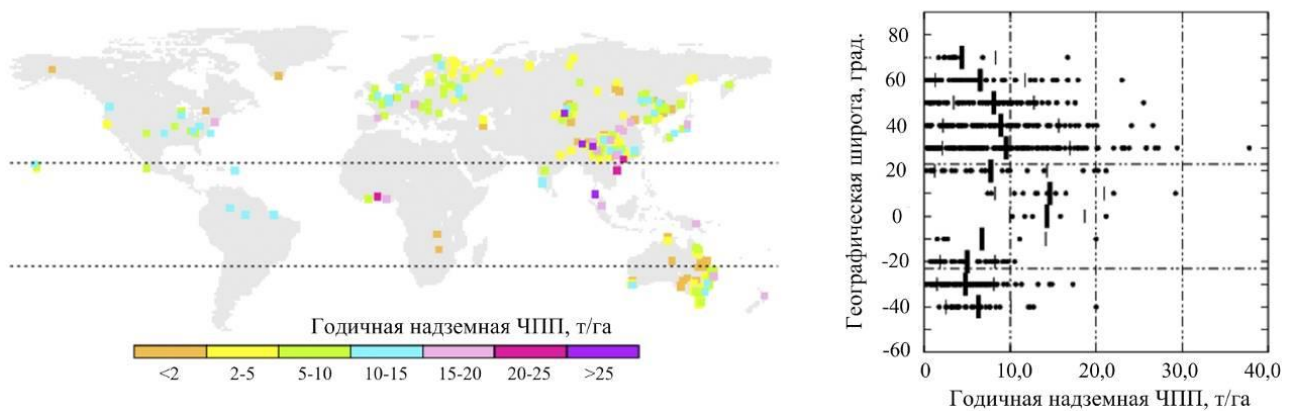


Рис. 2. Глобальное распределение годичной надземной ЧПП спелых насаждений планетарных лесов (Huston, Wolverton, 2009).

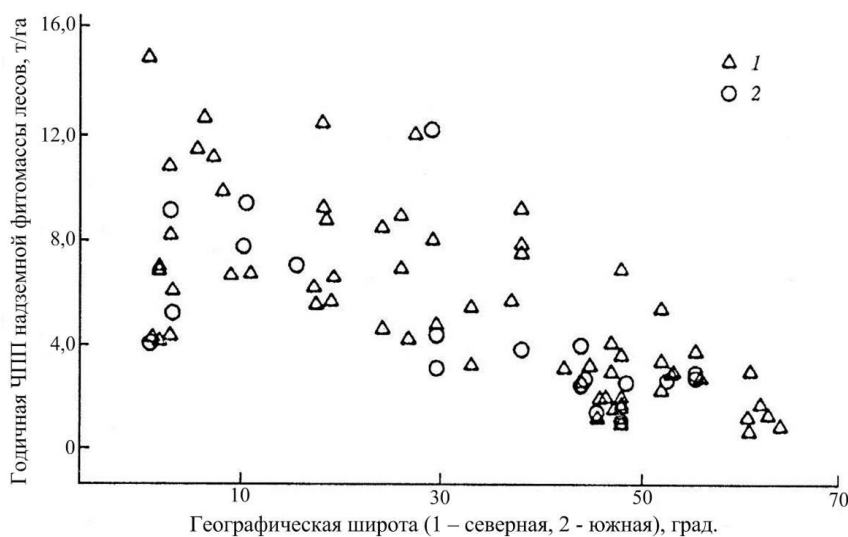
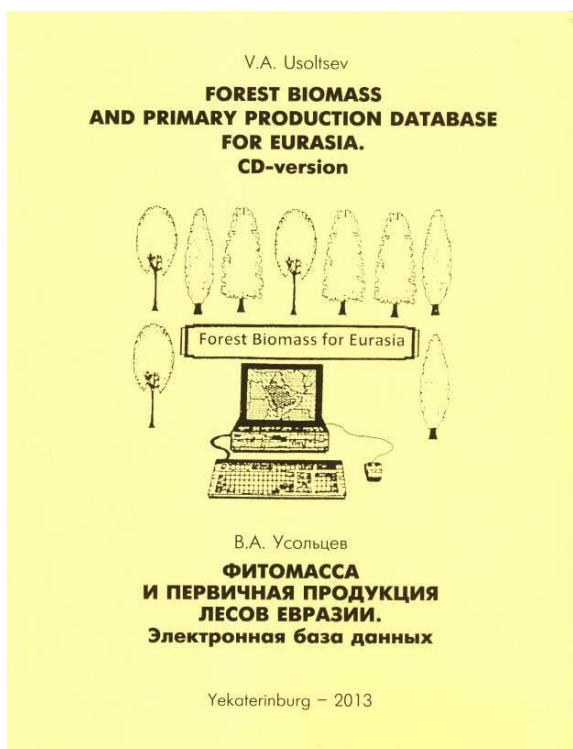


Рис. 3. Распределение годичной ЧПП надземной фитомассы лесов (т/га) от тропиков к полюсам (Anderson et al., 2006).

Однако еще столетие назад русским учёным В.Л. Комаровым (1921) было разработано учение о меридиональной зональности растительного покрова, которая дополняет широтную зональность и должна учитываться при выделении биогеографических областей. В.Л. Комаров различает на крупных континентах два типа флор: приокеанские, вытянутые полосой вдоль побережий, и континентальные, развивающиеся в отдалении от первых. Пересекаясь с известными семью широтными поясами, они дают на пространствах Старого и Нового Света 42 флористических округа, каждый со своим климатом, почвой, своим эндемизмом растений и преобладающим типом растительного покрова.



Автором в течение нескольких лет разработан методический подход, на основе которого выполнен количественный анализ распределения фитомассы, ЧПП и других показателей биологической продуктивности каждого из основных семи лесообразующих видов (родов) Евразии по двум климатически обусловленным географическим градиентам – природной (широтной) зональности и континентальности климата в направлении от тихоокеанского и атлантического побережий к полюсу континентальности в Якутии. Результаты опубликованы в монографии «Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2016».



Анализ выполнен не по обезличенным показателям биологической продуктивности лесов, а дифференцированно, по их фракционному составу, т.е. отдельно по стволам, ветвям, ассимиляционному аппарату, корням и нижнему ярусу, поскольку каждая фракция вносит в общую продукцию свой специфический вклад и имеет свои скорости круговорота веществ.

Это стало возможным благодаря базе данных о фитомассе и ЧПП, впервые сформированной автором в наиболее полном объеме – более 8 тыс. определений фитомассы и 2,6 тыс. определений ЧПП и фитомассы (Usoltsev, 2013). Она опубликована на английском и русском языках и имеется в свободном доступе в интернете (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>).

Необходимо отметить, что попытки выявления глобальных закономерностей из-

менения ЧПП лесов от таких климатических показателей, как температура и осадки, сегодня пока безуспешны, поскольку не обнаруживают статистически значимых закономерностей (рис. 4). Причина в том, что игнорируются возраст и основные морфометрические показатели древостоев, которые варьируют в естественных условиях в широком диапазоне, перекрывающем диапазон варьирования ЧПП под влиянием собственно температуры и осадков.

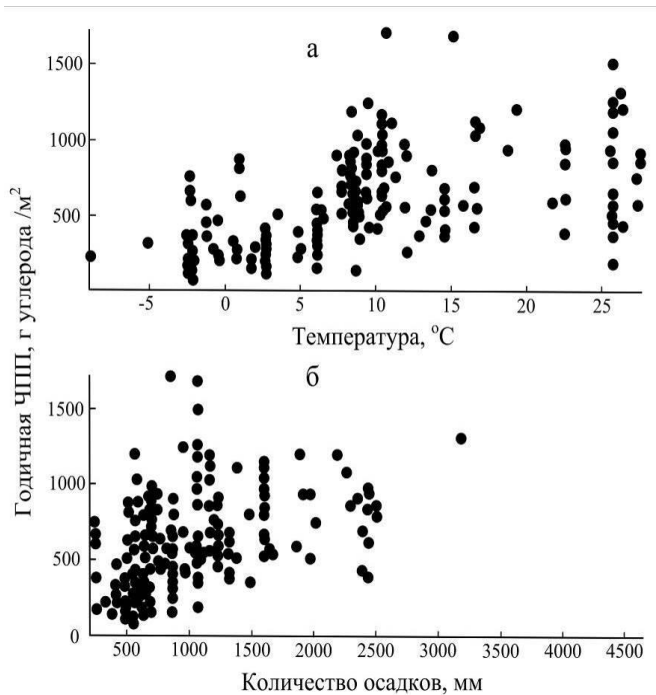


Рис. 4. Зависимость годичной ЧПП по углероду по данным 513 местобитаний 8 биомов Земного шара от среднегодовой температуры (а) и среднегодового количества осадков (б) (Luyssaert et al., 2007).

Полученные результаты (Усольцев, 2016) покажем на примере наиболее представленного в базе данных подрода *Pinus* L. (двухвойных сосен). Распределение пробных площадей с определениями ЧПП и фитомассы сосняков на карте Евразии показано на рис. 5. С целью выявления географических закономерностей в изменении ЧПП каждая пробная площадь, на которой было выполнено её определение, позиционирована по

зональным поясам (от 1-го до 5-го) на карте-схеме Евразии (рис. 6) и соотнесена с индексом континентальности на карте-схеме изоконт С.П. Хромова (рис. 7).



Рис. 5. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 3020 сосновых насаждений (подрод *Pinus*) на территории Евразии.

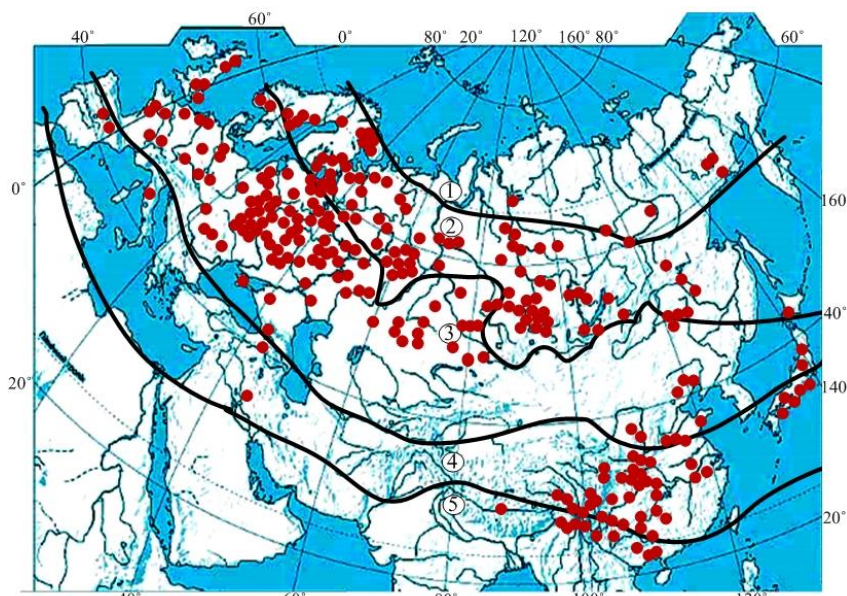


Рис. 6. Распределение пробных площадей, на которых определена фитомасса насаждений сосны (т/га), по зональным поясам: 1 – субарктический, 2 – северный умеренный, 3 – южный умеренный, 4 – субтропический, 5 – субэкваториальный (Алисов, Полтараус, 1974; Базилевич, Родин, 1967).

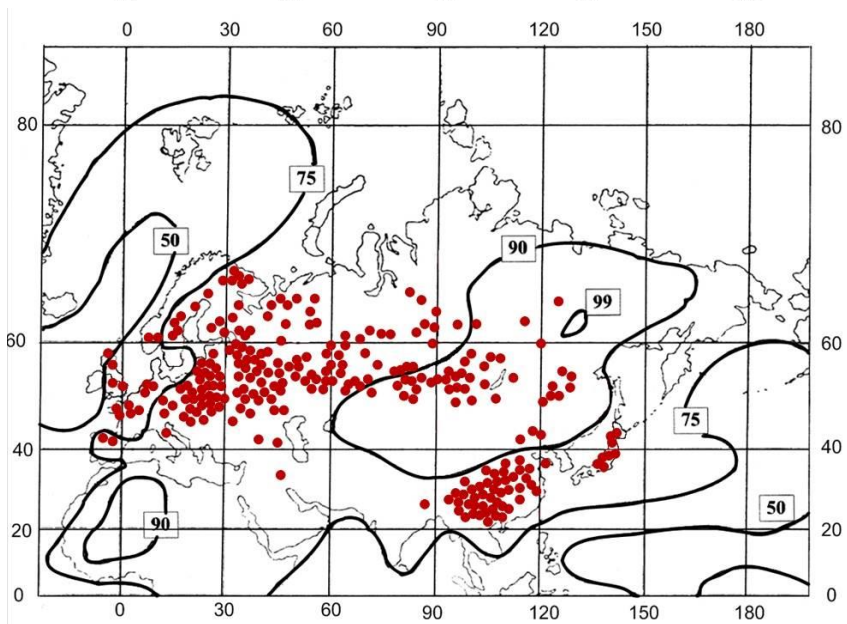


Рис. 7. Карта-схема изолиний континентальности климата Евразии (Хромов, 1957) с нанесенным положением пробных площадей, на которых выполнено определение фитомассы сосновых насаждений (т/га).

Закономерности географического распределения ЧПП сосняков получены на основе многофакторного регрессионного моделирования, при котором в

число независимых переменных включены не только номер зонального пояса и индекс континентальности, снятый с карты-схемы изоконт, но также возраст древостоев и их морфометрические показатели, связанные в рекурсивной системе уравнений:

$$N=f(A, Zon, IC) \rightarrow M=f(A, N, Zon, IC) \rightarrow P_i=f(A, N, M, Zon, IC) \rightarrow \ln Z_i = f(A, N, P_i, Zon, IC),$$

где N - число стволов, тыс. экз/га; A – возраст древостоя, лет; M – запас стволовой древесины, м³/га; P_i - фитомасса в абсолютно сухом состоянии стволов с корой, ветвей, хвои, корней, надземная, общая и нижнего яруса растительности, в который включены, живой напочвенный покров, подрост (соответственно $P_S, P_B, P_F, P_R, P_A, P_T$ и P_U), т/га; Z_i – ЧПП i -й фракции ($Z_S, Z_B, Z_F, Z_R, Z_A, Z_T$ и Z_U , соответственно: стволов, ветвей, хвои, корней, надземной, общей и нижнего яруса) сосновых насаждений, т/га в год; Zon – номер зонального пояса: 1, 2, 3, 4 и 5, соответственно субарктический, северный умеренный, южный умеренный, субтропический и субэкваториальный; IC – индекс континентальности климата по С.П. Хромову, %.

Полученные расчетом уравнения протабулированы по задаваемым значениям возраста, а также показателям зональности и континентальности, из полученных возрастных трендов взяты значения ЧПП для возраста 100 лет и нанесены на графики за-

висимости от номера зонального пояса (рис. 8) и индекса континентальности климата (рис. 9). Показатели общей ЧПП как древостоя (см. рис. 8 и 9), так и нижнего яруса (суммарный показатель напочвенного покрова, подроста и подлеска) (рис. 10) увеличиваются в направлении от северной к южной оконечности Евразии и снижаются в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности, а по некоторым фракциям (ветви и корни) закономерности имеют колоколообразный характер.

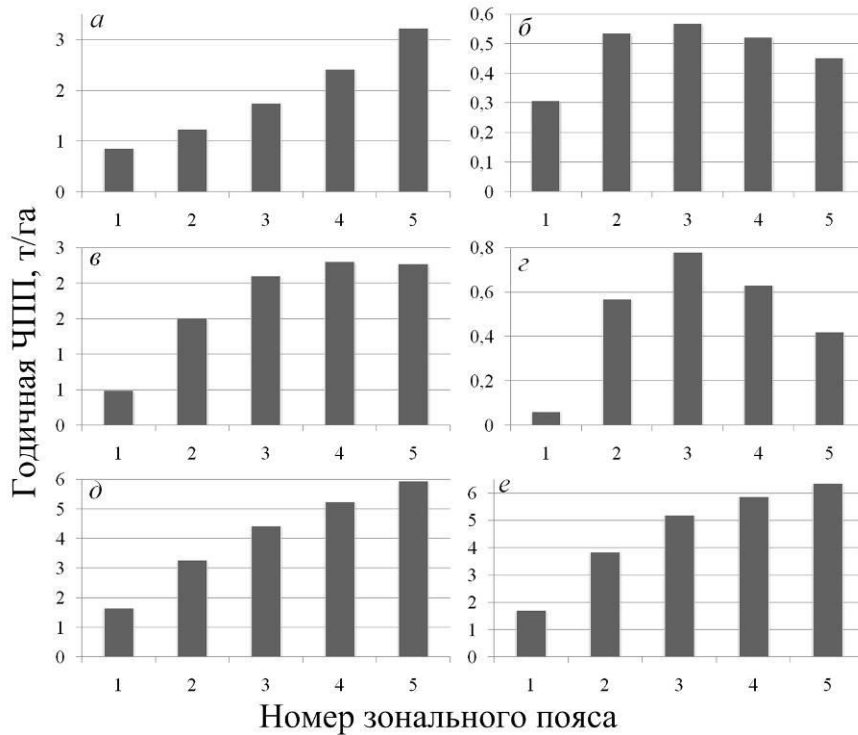


Рис. 8. Изменение расчетных показателей ЧПП двухвойных сосен, т/га: хвои (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 100 лет по климатическим поясам при индексе континентальности климата по С.П. Хромову, равном 80%.

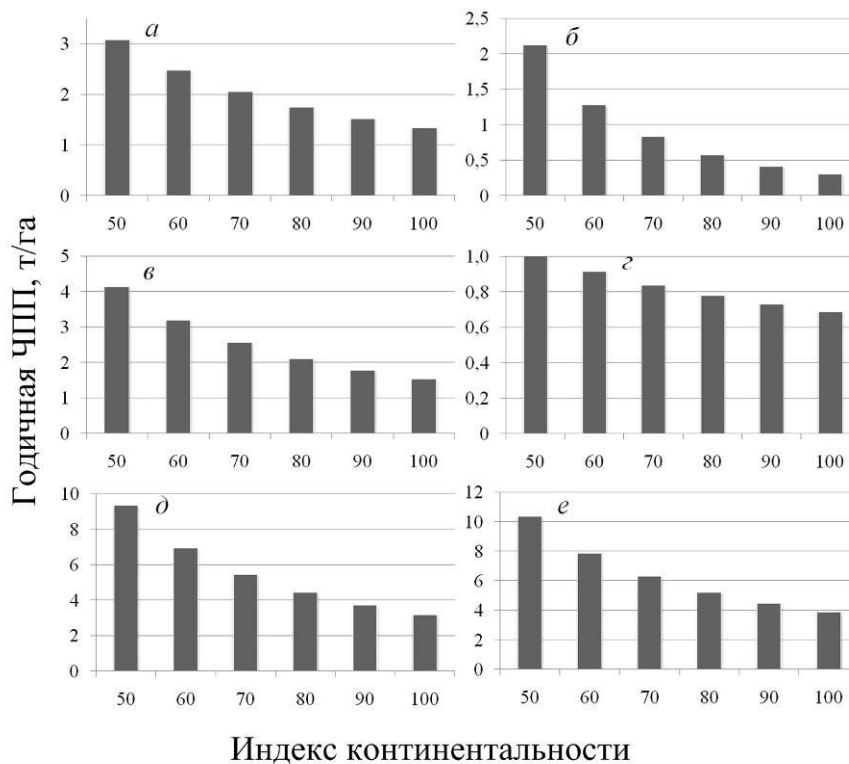


Рис. 9. Изменение расчетных показателей ЧПП двухвойных сосен, т/га: хвои (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 100 лет в связи с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе.

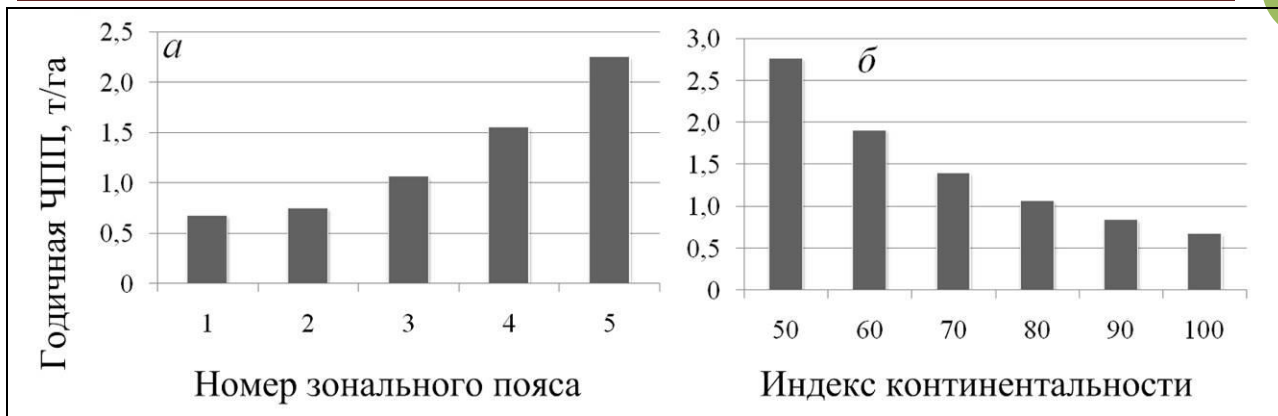


Рис. 10. Связь расчетных показателей ЧПП нижнего яруса в возрасте сосняков 100 лет с их зональной принадлежностью при индексе континентальности климата, равном 80% (а) и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б).

Названные закономерности во многом видоспецифичны, причём, не только в количественных показателях совпадающих трендов, но и в характере самих трендов (колоколообразные, монотонные убывающие или возрастающие). При этом определённого сходства или, напротив, различия между хвойными и лиственными видами не обнаружено.

Зато такие различия проявились при анализе продуктивности ассимиляционного аппарата (ПАА) (foliage efficiency), или относительной ЧПП, т.е. величины ЧПП, приходящейся на единицу массы ассимиляционного аппарата (рис. 11). Очевидно, что в направлении от северного умеренного до субэкваториального зонального пояса ПАА у листопадных видов снижается, а у вечнозеленых ели с пихтой и сосны в том же диапазоне возрастает.

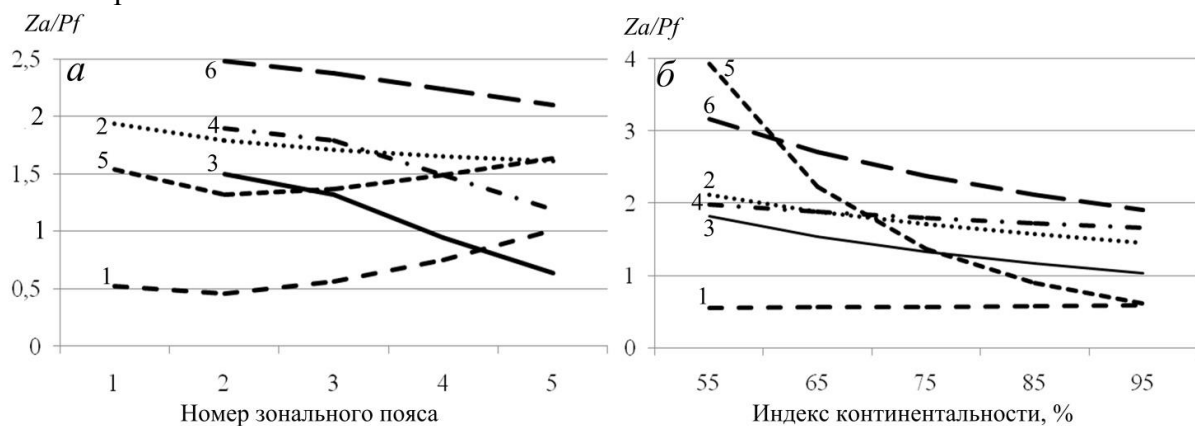


Рис. 11. Связь расчётных значений ПАА древостоев в возрасте 50 лет в березняках и осинниках и 100 лет в древостоях остальных видов с зональной принадлежностью при индексе континентальности, равном 75 (а), и с индексом континентальности в южном умеренном поясе (б). Обозначения древесных видов: 1 – ель и пихта, 2 – лиственница, 3 – берёза, 4 – дуб, 5 – сосна, 6 – осина и тополи.

У вечнозелёных сосны и ели в зональном градиенте (см. рис. 11а) при переходе от субарктического к северному умеренному поясу ПАА снижается, что, по-видимому, связано с тем, что в этом направлении происходит сдвиг деревьев сосны одного и того же возраста от виргинильной к сенильной стадии онтогенеза (Санников и др. 2012) с соответствующим снижением ПАА. Далее в южном направлении вследствие более высоких зимних температур возрастает зимнее накопление ассимилятов, сопряженное с

осенне-зимним опадом хвои, что, по-видимому, определяет тенденцию увеличения ПАА в направлении от умеренного к субэкваториальному поясу.

Показатели ПАА листопадных лиственницы, дуба, берёзы и осины, во всяком случае в умеренном поясе, выше, чем у вечнозеленых (см. рис. 11а), что соответствует известной в физиологии древесных растений повышенной физиологической активности листопадных по сравнению с вечнозелеными (Крамер, Козловский, 1983). Но в зональном градиенте ПАА листопадных в направлении от умеренного к субэкваториальному поясу не возрастает, как у вечнозелёных, а снижается, возможно, за счет всё более высоких затрат на дыхание при более коротком физиологически активном периоде по сравнению с вечнозелёными.

Изложенные закономерности получены впервые и будут уточняться по мере наполнения базы данных и совершенствования алгоритмов моделирования ПАА. Результаты исследования полезны при валидации результатов имитационных экспериментов по оценке углерододепонирующей способности лесов, в менеджменте биосферных функций лесов и могут дать представление о возможных смещениях показателей биологической продуктивности лесов в связи со сдвигами широтной и меридиональной зональности под влиянием изменения климата.

Благодарности. Автор выражает признательность д.б.н., профессору С.Н. Санникову, инициировавшему данное исследование и давшему ряд полезных советов при обсуждении полученных результатов.

Список использованной литературы

- Алисов Б.П., Полтараус Б.В.* Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Базилевич Н.И., Родин Л.Е.* Картосхемы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши // Изв. ВГО. 1967. Т. 99. № 3. С. 190-194.
- Воронов А.Г.* Биogeография (с элементами биологии) /учебник для вузов. М.: МГУ, 1963. 342 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биogeография /учебник для вузов. М.: Владос-Пресс, 2001. 302 с.
- Кафанов А.И.* Биogeография: география или биология? // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 1. С. 46–65.
- Комаров В.Л.* Меридиональная зональность организмов // Дневник I всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. Вып. 3. Петроград, 1921. С. 27-28.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т.* Физиология древесных растений / пер. с англ. М.: Лесная пром-сть, 1983. 462 с.
- Наймарк Е.Б.* О предмете биogeографии // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 4. С. 311–313.
- Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В.* Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 273 с.
- Усольцев В.А.* Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии (к менеджменту биосферных функций лесов). Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2016. 384 с.
- Хромов С.П.* К вопросу о континентальности климата // Известия Всесоюзного географического общества. 1957. № 3. С. 221-225.
- Anderson K.J., Allen A.P., Gillooly J.F., Brown J.H.* Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession // Ecology Letters. 2006. No. 9. P. 673-682.

Dansereau P.M. Biogeography; an ecological perspective. N. Y.: Ronald Press Co, 1957. 394 p.

Huston M.A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox // *Ecological Monographs*. 2009. V. 79. No. 3. P. 343–377.

Keeling H.C., Phillips O.L. The global relationship between forest productivity and biomass // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. Vol. 16. P. 618-631.

Lomolino M.V., Riddle B.R., Brown J.H. Biogeography. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2006. 846 p.

Luysaert S., Inglima I., Jung M. et al. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13. P. 2509-2537 (doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x).

Usoltsev V.A. Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second edition, enlarged and re-harmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013 (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>).

Рецензент статьи: доктор сельскохозяйственных наук, профессор Уральского государственного лесотехнического университета В.А. Азарёнок.