

ЭКОЛОГИЯ



УДК 630*231

В.А. Усольцев, А.А. Маленко, В.А. Азарёнок
V.A. Usoltsev, A.A. Malenko, V.A. Azarenok

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ БЕРЁЗОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ

BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF BIRCH FORESTS IN EURASIA'S CLIMATIC GRADIENTS

Ключевые слова: *Betula L.*, фитомасса насаждений, фракции фитомассы, регрессионные модели, морфометрические показатели, зональные пояса, индекс континентальности, климатически обусловленные градиенты.

Установлено, что при данном индексе континентальности фитомасса всех фракций березняков и её совокупные показатели изменяются по колоколообразной кривой с максимумом в северном умеренном и южном умеренном зональных поясах, а при фиксированном зональном поясе (южный умеренный пояс) фитомасса стволов, ветвей, надземная и общая в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии снижается, а фитомасса листьев и корней возрастает. Изменение расчетных показателей фитомассы нижнего яруса по зональному градиенту берёзовых насаждений отличается от такового для надземной и общей фитомассы, монотонно увеличиваясь в направлении с севера на юг, а в пределах одного зонального пояса тренды фитомассы нижнего яруса и общей фитомассы совпадают, последовательно, снижаясь в направлении полюса континентальности. Отношение подземной фитомассы к надземной повышается как в направлении от субарктического к субэкваториальному поясу, так и в направлении полюса континентальности климата. Отношение фитомассы нижнего яруса к общей фитомассе березняков повышается как в направлении от субарктического зонального пояса к субэкваториальному при одном и том же индексе континентальности, так и в направлении к полюсу континентальности в пределах одного зонального пояса. Изложенные закономерности получены впервые и имеют предварительный характер: по мере дальнейшего наполнения базы фактических данных о фитомассе насаждений, применения

более совершенных расчётных алгоритмов и в связи с изменением климата они могут быть подвержены смещениям.

Keywords: *birch (Betula L.)*, forest biomass, biomass compartments, regression models, morphometric indices, zonal belts, index of climate continentality, climatically-related gradients.

It has been found that when the index of climate continentality is constant, biomass of all factions of birch forests and its total indices are changed according to bell curve with a maximum in the northern temperate and southern temperate zones. When zonal belt (southern temperate zone) is constant, biomass of stems, branches, aboveground and total biomass is reduced in the direction from the Atlantic and Pacific coasts to the continentality pole in Yakutia, and biomass of foliage and roots increases. The change of calculated indices of understory biomass according to zonal gradient of birch stands differs from that for aboveground and total biomass, when monotonically increasing from North to South; and within the same zonal belt the trends of understory and total biomass are equal, when dropping consistently towards the continentality pole. The ratio of underground biomass to aboveground one (root to shoot ratio) increases in the direction from the subarctic to the subequatorial zone and in the direction to the pole of climate continentality. The ratio of birch understory biomass to total one increases both in the direction from the subarctic zone to the subequatorial one when the same index of continentality, and towards the continentality pole within the same zonal belt. The regularities reported are obtained for the first time and are of a preliminary nature: as filling the database of forest biomass, using more sophisticated computational algorithms and due to climate change, they may be subject to changes.

Усольцев Владимир Андреевич, д.с.-х.н., проф., Засл. лесовод России, Уральский государственный лесотехнический университет; гл. н.с., Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург. Тел.: (343) 354-61-59. E-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Маленко Александр Анатольевич, д.с.-х.н., зав. каф. лесного хозяйства, Алтайский государственный аграрный университет. Тел.: (3852) 62-63-52. E-mail: malenko51@mail.ru

Азарёнок Василий Андреевич, д.с.-х.н., проф., Уральский государственный лесотехнический университет. E-mail: v.azarenok@yandex.ru.

Usoltsev Vladimir Andreyevich, Dr. Agr. Sci., Prof., Ural State Forestry Engineering University; Chief Staff Scientist, Botanical Garden, Ural Branch, Rus. Acad. of Sci., Yekaterinburg. Ph.: (343) 354-61-59. E-mail: Usoltsev50@mail.ru.

Malenko Aleksandr Anatolyevich, Dr. Agr. Sci., Assoc. Prof., Head, Chair of Forestry, Altai State Agricultural University. Ph.: (3852) 62-63-52. E-mail: malenko51@mail.ru.

Azarenok Vasily Andreyevich, Dr. Agr. Sci., Prof., Ural State Forest Engineering University. E-mail: v.azarenok@yandex.ru.

Введение

Биогеография представляет науку на стыке биологии и географии, которая изучает закономерности распространения и распределения животных, растений и микроорганизмов в географических градиентах [1-4]. Марк Ломолино с соавторами сосредоточивают внимание на коренных отличиях биогеографии как науки от биологии и других, близких по своему статусу наук [4]. 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 на обложку своей книги «Biogeography» вынесли карту глобального распределения чистой первичной продукции растительного покрова, составленную по данным на 2002 г. [4].

И это неслучайно. М. Хастон и С. Волвертон пишут: «Картина глобального распределения фитомассы и ЧПП является тем лекалом, по которому происходит эволюция жизни на Земле [5]. 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».

В предыдущем нашем сообщении была проанализирована география распределения фитомассы елово-пихтовых насаждений в двух климатически обусловленных градиентах: по зональным поясам и степени континентальности климата [6]. В продолжение названной темы в настоящем сообщении авторы анализируют в тех же двух градиентах Евразии фитомассу берёзовых насаждений.

Объекты и методы исследования

Для анализа климатически обусловленных закономерностей распределения фитомассы берёзовых лесов Евразии сформирована база данных в количестве 683 пробных площадей с определениями на них фитомассы разных видов рода *Betula* L. (рис. 1) [7]. Материалы по ним объединены в один исходный массив, структурированный в географическом плане.

Данные о фитомассе берёзняков распределены на территории Евразии следующим образом: Западная и Средняя Европа – 93, Россия – 392, Казахстан – 58, Китай – 131 и Япония – 9 определений.

Род *Betula* L. включает в себя около 120 видов, из которых данные о фитомассе имеются по 13 евразийским видам с количеством определений, показанным в таблице 1.

С целью выявления географических закономерностей в изменении биопродуктивности берёзовых лесов на территории Евразии каждая пробная площадь, на которой было выполнено определение фитомассы насаждений, позиционирована по зональным поясам (от 1-го до 5-го) на карте-схеме Евразии (рис. 2) и соотнесена с индексом континентальности на карте-схеме изоконт (рис. 3), рассчитанных по С.П. Хромову (1957).

Биологическая продуктивность берёзняков, как и елово-пихтовых насаждений, определяется климатическими факторами, но лишь в первом приближении, поскольку есть еще онтогенетический, ценотический, эдафический и другие уровни ее изменчивости. Поэтому в регрессионные уравнения в качестве объясняющих изменчивость независимых переменных включаются, наряду с климатическими параметрами, возраст, запас и густота древостоя. Последняя оказалась статистически незначимой для большинства фракций фитомассы и была исключена из последующих расчётов.

Как и при анализе фитомассы елово-пихтарников, применена «цепочка» последовательно связанных уравнений. По массиву исходных данных в количестве 683 определений выполнен многофакторный регрессионный анализ географической ординации запаса стволовой древесины и фитомассы берёзо-

вых насаждений согласно рекурсивной системе уравнений (стрелкой показана последовательность расчетов):

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

где M – запас стволовой древесины, м³/га;

A – возраст древостоя, лет;

P_i – фитомасса в абсолютно сухом состоянии стволов с корой, скелета ветвей, хвои, корней, надземная, общая и нижнего

яруса растительности (соответственно, $P_S, P_B, P_F, P_R, P_A, P_T$ и P_U), т/га;

Zon – номер зонального пояса: 1, 2, 3, 4 и 5, соответственно, субарктический, северный умеренный, южный умеренный, субтропический и субэкваториальный (рис. 2);

IC – индекс континентальности климата по С.П. Хромову, % (рис. 3).

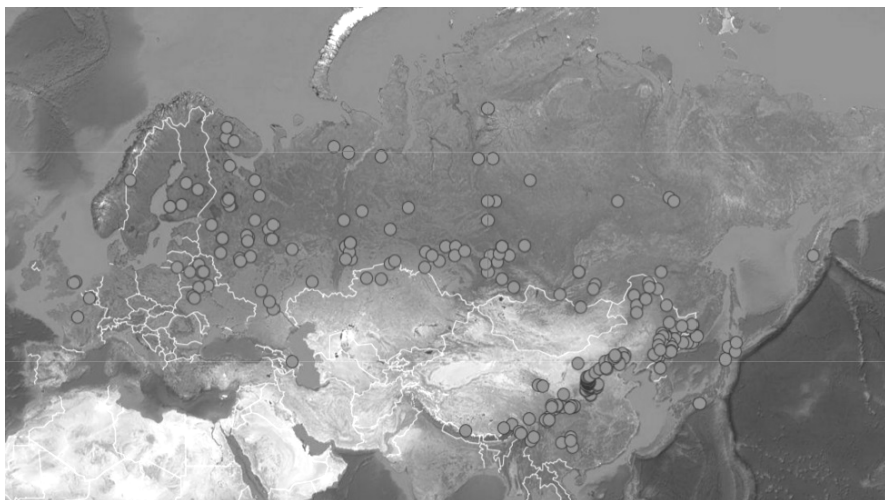


Рис. 1. Распределение пробных площадей с измерениями фитомассы (т/га) 683 насаждений берёзы (род *Betula* L.) на территории Евразии

Таблица 1

Распределение количества пробных площадей с определениями фитомассы рода *Betula* L. (т/га) по видам и странам

Вид	Систематическое название	Страна	Количество пробных площадей
Берёза белая	<i>Betula pendula</i> Roth. <i>B. pubescens</i> Ehrh.	Россия, Украина, Казахстан, Великобритания, Белоруссия, Азербайджан, Финляндия, Япония, Швеция, Монголия, Литва, Бельгия, Норвегия, Франция, Дания (Гренландия)	523
Б. полезная	<i>B. utilis</i> D.Don	Китай	127
Б. извилистая	<i>B. tortuosa</i> Ldb.	Россия	9
Б. плосколистная	<i>B. platyphylla</i> Suk.	Китай, Россия, Япония	6
Б. каменная	<i>B. ermanii</i> Cham.	Китай, Япония	4
Б. ребристая	<i>B. costata</i> Trautv.	Россия	4
Б. Максимовича	<i>B. maximowicziana</i> Rgl.	Япония	3
Б. Кузмищева	<i>B. kusmisscheffii</i> (Rgl) Suk.	Россия	2
Б. граболистная	<i>B. grossa</i> Sieb. et Zucc.	Япония	1
Б. шерстистая	<i>B. lanata</i> (Rgl.) V.Vas.	Россия	1
Б. Гмелина	<i>B. gmelinii</i> Bunge	Россия	1
Б. японская	<i>B. japonica</i> Sieb.	Россия	1
Б. карликовая	<i>B. nana</i> L.	Россия	1
Итого			683

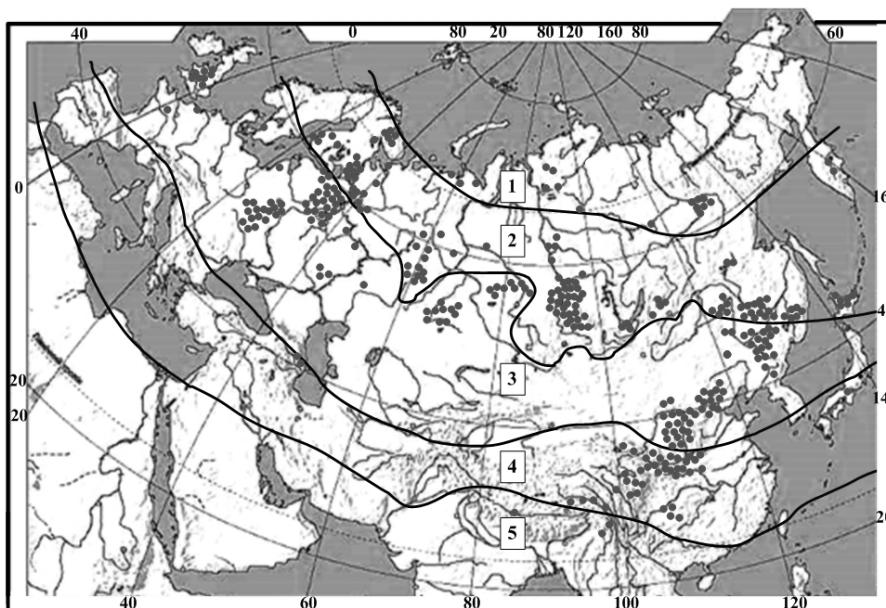


Рис. 2. Распределение пробных площадей в насаждениях рода *Betula* L. по зональным поясам:
 1 – субарктический; 2 – северный умеренный; 3 – южный умеренный;
 4 – субтропический; 5 – субэкваториальный [8, 9]

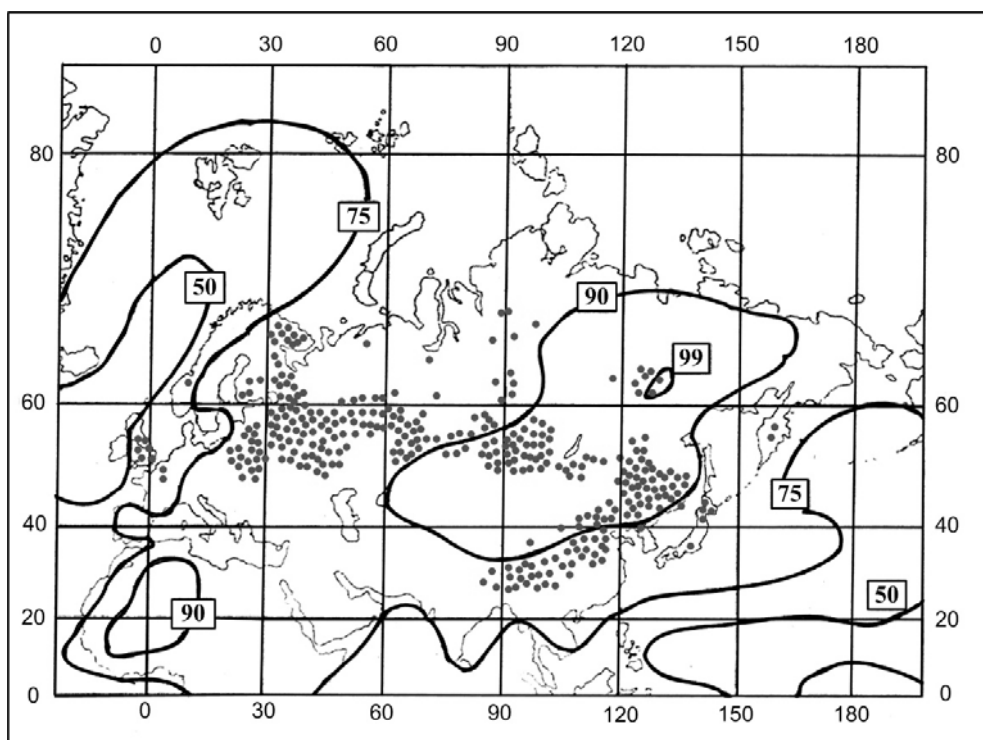


Рис. 3. Распределение пробных площадей в насаждениях рода *Betula* L. на карте-схеме изоконт Евразии, предложенной С.П. Хромовым [10]; индексы континентальности показаны цифрами

Результаты и их обсуждение

Характеристика полученных уравнений приведена в таблице 2.

Уравнения, приведенные в таблице 2, характеризуются достаточно высокими коэффициентами R^2 , которые составили: для M – 0,615; для P_{S_i} , P_{B_i} , P_{F_i} , P_{R_i} , P_{A_i} , P_T и P_U – соответственно, 0,980; 0,801; 0,478; 0,821; 0,975;

0,906 и 0,327. Но независимо от величины R^2 все регрессионные коэффициенты при переменных значимы на уровне вероятности P_{95} , что свидетельствует об их адекватности и воспроизводимости. Соотношение фактических и полученных по уравнениям (1) значений анализируемых показателей показано на рисунках 4-6.

Характеристика уравнений (1) для берёзовых насаждений

Зависимые переменные	Константы и независимые переменные уравнений (2.17)							R ²	SE
	a ₀	a ₁ (lnA)	a ₂ (lnA) ²	a ₃ (lnM)	a ₄ ln(Zon)	a ₅ (lnZon) ²	a ₆ (lnC)		
ln(M)	1,5590	1,9763	-0,1567	-	2,5994	-1,4548	-0,6363	0,615	0,46
ln(P _S)	-0,9771	0,2356	-0,0342	0,9855	-	-	-	0,980	0,14
ln(P _B)	-1,6200	0,2536	-	0,6321	-	-	-	0,801	0,34
ln(P _F)	-5,6293	-0,1350	-	0,4342	-	-	1,1758	0,478	0,35
ln(P _R)	-7,4267	0,9400	-0,1271	0,6859	0,4507	-	1,1510	0,821	0,31
ln(P _A)	-0,0233	-	-	0,9132	-	-	-	0,975	0,14
ln(P _T)	0,8694	0,0823	-	0,7313	-	-	-	0,906	0,17
ln(P _U)	-2,1554	0,3683	-	0,2157	0,7952	-	-	0,327	0,55

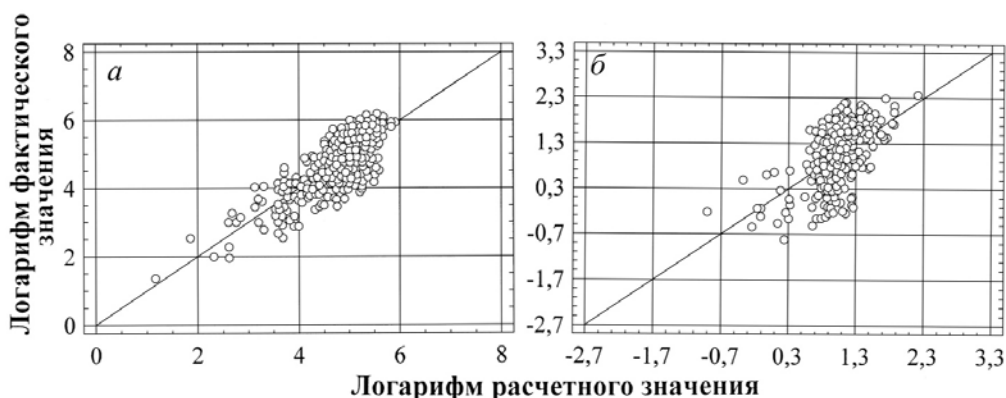


Рис. 4. Соотношение фактических и расчетных значений M (а) и P_U (б), полученных согласно уравнениям (1) для берёзовых насаждений Евразии

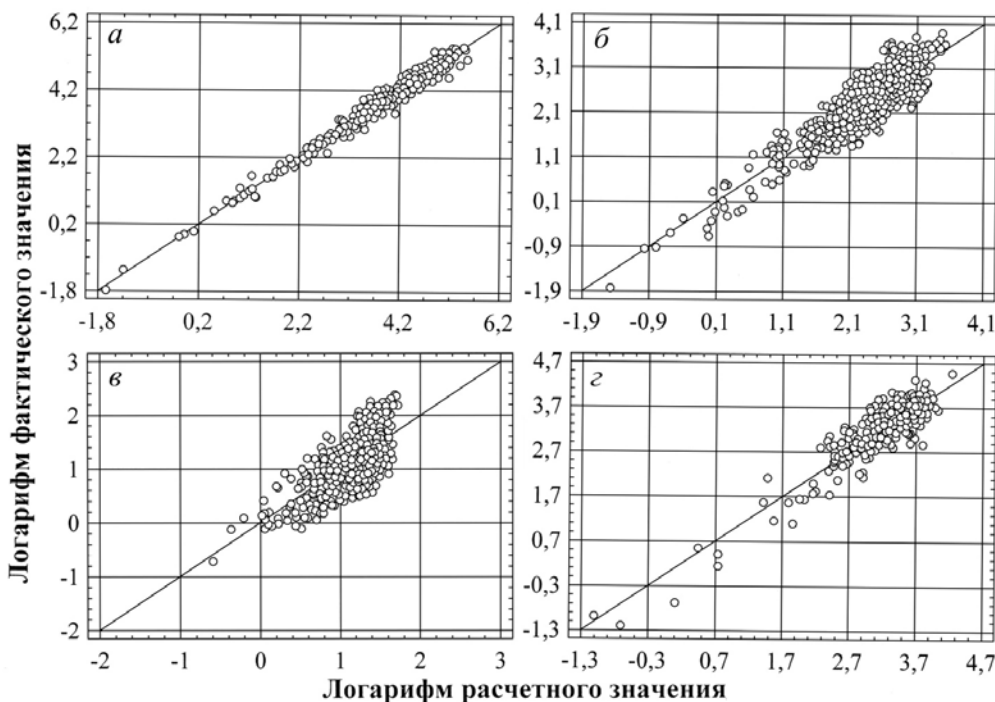


Рис. 5. Соотношение фактических и расчетных значений P_S (а), P_B (б), P_F (в) и P_R (г), полученных согласно уравнениям (1) для берёзовых насаждений Евразии

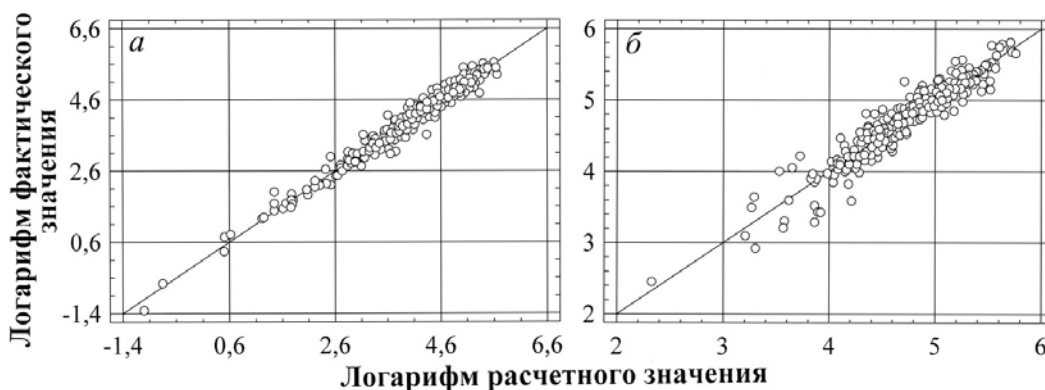


Рис. 6. Соотношение фактических и расчетных значений P_A (а) и P_T (б), полученных согласно уравнениям (1) для берёзовых насаждений Евразии

Расчет регрессионных коэффициентов «цепочки» уравнений (1) выполнен в следующей последовательности: вначале рассчитывается уравнение для M с использованием независимых переменных A , Zon и IC ; затем уравнения для фракций фитомассы P_i с использованием тех же независимых переменных A , Zon и IC , а также переменной M , статус которой сменился, и ранее зависимая переменная на данном этапе стала независимой (по рекурсивному принципу).

Путем последовательного табулирования уравнений (1), приведенных в таблице 2, получены возрастные тренды искомых величин для каждого зонального пояса, а в зональных поясах – для индексов континентальности климата в пределах от 55 до 95. Из расчетных возрастных трендов взяты значения фракций фитомассы для возраста 50 лет, по-

строены графики ее зависимости от порядкового номера зонального пояса при индексе континентальности климата территории, равном 75 (рис. 7), а также графические представления связи фитомассы со значениями индекса континентальности в 3-м зональном поясе (рис. 8).

Согласно полученным результатам, при данном индексе континентальности фитомасса всех фракций березняков и её совокупные показатели изменяются по колоколообразной кривой с максимумом во 2-3-м зональных поясах (рис. 7), а при фиксированном зональном поясе (пояс 3) фитомасса стволов, ветвей, надземная и общая в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Якутии снижается, а фитомасса листьев и корней возрастает (рис. 8).

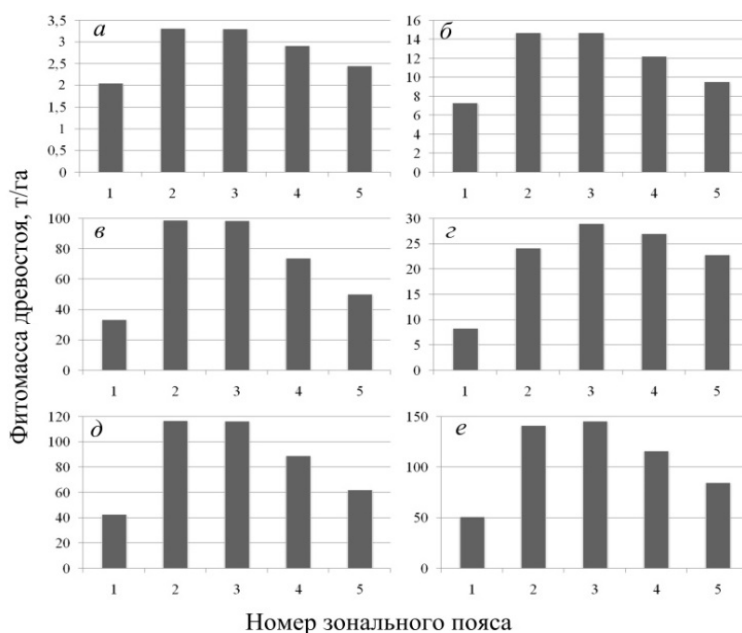


Рис. 7. Изменение расчетных показателей фитомассы березняков: листьев (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 50 лет по климатическим поясам при индексе континентальности климата по С.П. Хромову, равном 75%

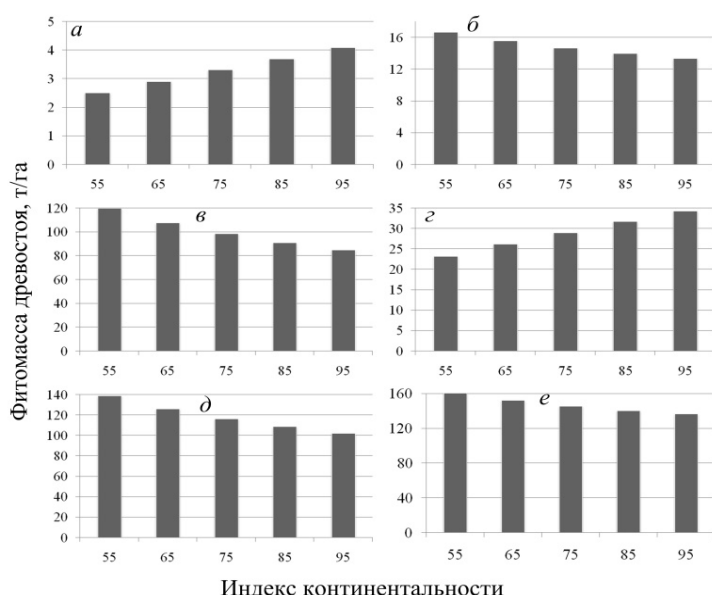


Рис. 8. Изменение расчетных показателей фитомассы березняков: листвы (а), ветвей (б), стволов (в), корней (г), надземной (д) и общей (е) в возрасте 50 лет с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 2)

Изменение расчетных показателей фитомассы нижнего яруса по зональному градиенту берёзовых насаждений (рис. 9а) отличается от такового для надземной и общей фитомассы, монотонно увеличиваясь в направлении с севера на юг, а в пределах одного зонального пояса тренды фитомассы нижнего яруса и общей фитомассы совпадают, после-

довательно снижаясь в направлении полюса континентальности (рис. 9б).

Отношение подземной фитомассы к надземной (P_R/P_A) повышается как в направлении от субарктического к субэкваториальному поясу, так и в направлении полюса континентальности климата (рис. 10).

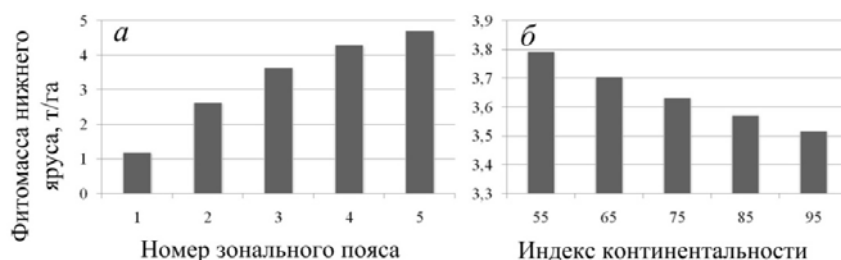


Рис. 9. Связь расчетных показателей фитомассы нижнего яруса в возрасте 50 лет с зональной принадлежностью березняков при индексе континентальности климата, равном 75% (а), и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б)

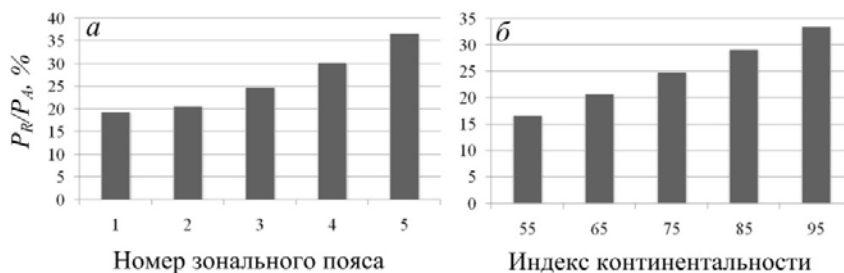


Рис. 10. Изменение отношения P_R/P_A в 50-летних березняках в связи с номером зонального пояса при индексе континентальности, по С.П. Хромову, равном 75% (а), и с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе (б)

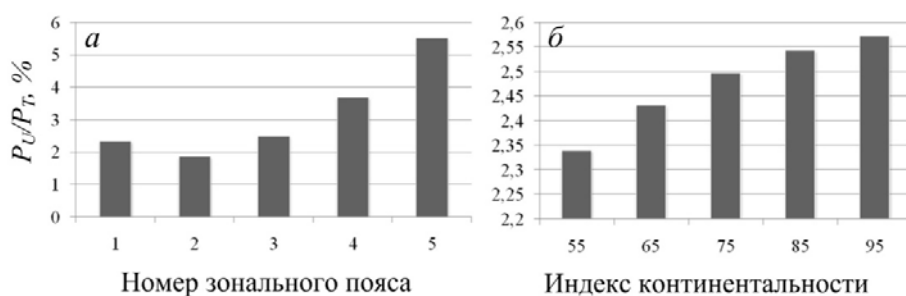


Рис. 11. Изменение отношения P_U/P_T в 50-летних березняках в связи: (а) с номером зонального пояса при индексе континентальности, равном 75%, и (б) с индексом континентальности, по С.П. Хромову, в южном умеренном климатическом поясе

Отношение фитомассы нижнего яруса к общей фитомассе березняков повышается как в направлении от 1-го зонального пояса к 5-му при одном и том же индексе континентальности, так и в направлении к полюсу континентальности в пределах одного зонального пояса (рис. 11).

Заключение

Таким образом, впервые для берёзовых насаждений, произрастающих на территории Евразии, получены закономерности распределения фракционного состава фитомассы, а также отношения подземной фитомассы к надземной и соотношения фитомасс нижнего и древесного ярусов в двух климатически обусловленных градиентах – природной зональности и континентальности климата.

Библиографический список

- Dansereau P.M. Biogeography; an Ecological Perspective. Ronald Press Co., New York, 1957. 394 p.
- 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.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Brown J.H. Biogeography. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2006. – 846 p.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Brown J.H. Biogeography. 3rd ed. Sunderland, MA: Sinauer, 2006. 846 p.
- Huston M.A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox // Ecological Monographs. – 2009. – Vol. 79 (3). – P. 343-377.
- Usoltsev V.A. Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second edition, enlarged and reharmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013 (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>).
- Алисов Б.П., Полтараус Б.В. Климатология. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 300 с.

- Базилевич Н.И., Родин Л.Е. Картограммы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши // Изв. ВГО. – 1967. – Т. 99. – № 3. – С. 190-194.

- Хромов С.П. К вопросу о континентальности климата // Известия Всесоюзного географического общества. – 1957. – № 3. – С. 221-225.

References

- Dansereau P.M. Biogeography; an Ecological Perspective. Ronald Press Co., New York, 1957. 394 p.
- Voronov A.G. Biogeografiya (s elementami biologii): uchebnik dlya vuzov. – M.: MGU, 1963. – 342 s.
- Vtorov P.P., Drozdov N.N. Biogeografiya: uchebnik dlya vuzov. – M.: Vlados-Press, 2001. – 302 s.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Brown J.H. Biogeography. 3rd ed. Sunderland, MA: Sinauer, 2006. 846 p.
- Huston M.A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox // Ecological Monographs. – 2009. – Vol. 79 (3). – P. 343-377.
- Usoltsev V.A., Malenko A.A., Azarenok V.A. Biologicheskaya produktivnost' elovopikhtovykh nasazhdeniy v klimaticheskikh gradientakh Evrazii // Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2016. – № 6 (140). – S. 65-71.
- Usoltsev V.A. Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second edition, enlarged and reharmonized. – Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013. (<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>).
- Alisov B.P., Poltarauus B.V. Klimatologiya. – M.: Izd-vo MGU, 1974. – 300 s.
- Bazilevich N.I., Rodin L.E. Kartoskhemy produktivnosti i biologicheskogo krugovorota glavneyshikh tipov rastitel'nosti sushy // Izv. VGO. – 1967. – Т. 99. – № 3. – S. 190-194.
- Khromov S.P. K voprosu o kontinental'nosti klimata // Izvestiya Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva. – 1957. – № 3. – S. 221-225.