

УДК 581.52/581.524.3/574.9

ОЦЕНКИ ВЛИЯНИЕ ГЛОБАЛЬНОГО ПОТЕПЛЕНИЯ НА БИОЛОГИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЖИГУЛЕВСКИХ ГОР¹

© 2007 Э.Г. Коломыц, Н.А. Сурова

Институт экологии Волжского бассейна РАН

С помощью функционального ординационного анализа установлены направления и скорости изменений дискретных параметров круговорота лесных фитомасс при развитии термоаридного климатического тренда. Сформулирована принципиальная схема-модель, описывающая движущие силы климатогенных сукцессий, преобразующих лесную экосистему в лесостепную и степную.

Введение

В основных направлениях биоэкологического и геосистемного мониторинга [2, 6] приоритетными задачами являются изучение внутреннего оборота веществ в различных природных экосистемах и оценка сбалансированности биологического круговорота как необходимого условия их устойчивости. Эти положения в полной мере относятся к прогнозным оценкам экологических последствий глобального потепления, однако они нуждаются в существенном уточнении. Механизмы ответных биосферных реакций на фоновые климатические воздействия должны зарождаться на локальном (топологическом) уровне, поскольку сфера топов представляет собой, как известно [17], наиболее комплексную и активную часть природной среды, ее функциональное ядро. Еще в 1968 г. Н.В. Тимофеев-Ресовский определил биогеоценоз как элементарную единицу биологического круговорота, представляющую собой весьма сложную саморегулируемую систему [21]. Абсолютное доминирование в ландшафтной фации вертикальных (межкомпонентных) связей [17] предопределяет высокую степень скоррелированности составляющих ее геокомпонентов и достаточно жесткую замкнутость биогенного цикла вещественно-энергетического обмена [10]. «Вещественный и энергетический круговороты биогеоценозов взаимосвязаны и образуют гигантский кру-

говорот биосферы Земли» [19, с. 90].

Одним из путей развития *прогнозного направления в топологии гео(эко-)систем* может служить постановка экспериментов по изучению механизмов локального отклика на глобальные и региональные климатические сигналы, с выявлением системы передаточных и трансформирующих функций в ландшафтных связях. Бореальный экотон Волжского бассейна охватывающий широкий спектр природных зон и подзон [8, 9], – весьма благоприятная модельная территория для проведения таких экспериментов. Исследования должны быть нацелены, прежде всего, на решение фундаментальной экологической проблемы современности, особенно актуальной для южной полосы Среднего Поволжья, – проблемы сохранения в условиях меняющегося климата лесных экосистем и воспроизводства лесных ресурсов в зоне переходов от леса к степи, где лесные сообщества находятся в состояниях, близких к критическим.

Эмпирический материал для моделирования

Поставленная задача решалась на основе материалов крупномасштабных ландшафтно-экологических съемок, проведенных на территории Природного национального парка «Самарская Лука». Съемка выполнялась лабораторией ландшафтной экологии ИЭВБ РАН в течение 1-14 июля 1996 г. по специально разработанной методике [8] на экспериментальном полигоне в восточной части

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 04-05-96506.

Жигулевских гор – в районе Ширяевской долины и ее окрестностей, с захватом дубравного плато на территории соседнего Жигулевского заповедника. Координаты полигона – 53°23' с.ш. и 50°00' в.д.. Полигон охватывает достаточно широкий спектр лесных биогеоценозов (ландшафтных фаций) Самарской Луки: от ксероморфных остепненных редкостойных сосняков крутых солнцепечных склонов и мезо-ксероморфных сосново-широколиственных лесов теневых и нейтральных склонов до мезоморфных кленово-липовых дубрав средних и нижних частей склонов и гидро-мезоморфных плакорных теневых широколиственных (вязово-кленово-липовых) лесов, а также кленовников и осинников днищ малых глубоко врезаемых долин.

Было выделено шесть фациальных групп, охватывающих основное разнообразие типов леса и расположенных в векторной системе локальных ландшафтных сопряжений (катен) – от элювиальных и трансэлювиальных типов местоположений до аккумулятивных и супераккумулятивных, согласно классификации [4]. Собранные на 40 пробных площадях эмпирическая информация включала около 80 характеристик структурно-функционального состояния лесных топоэкосистем (см. [8]). Перечислим основные измеренные и рассчитанные дискретные параметры малого биологического круговорота, с указанием их обозначений.

А. Фитомассы (т/га): 1) запас древесины – BW ; 2) скелетная древесно-кустарниковая фитомасса – BS ; 3) общая живая надземная фитомасса – BL ; 4) масса корней – BR ; 5) общая зеленая фитомасса – BV ; 6) общая живая фитомасса (надземная и подземная) – BC ; 7) масса лесной подстилки – ML ; 8) мертвая скелетная масса (валеж и сухостой) – WD ; 9) общая мертвая надземная фитомасса – BD ; 10) масса гумуса – HU .

Б. Продуктивность (т/га в год): 11) общая годовая продукция лесного фитоценоза – PC ; 12) годичный прирост скелетной фитомассы – PS ; 13) годовая продукция зеленой массы – PV .

В. Комплексные показатели биологического круговорота: 14) отношение продуктив-

ности к фитомассе – $KE = PC/BC$; 15) аллометрический коэффициент – $KA = \log(PC)/\log(BC)$; 16) коэффициент годового оборота фитомассы – $KR = PV/BL$; 17) подстильно-опадный индекс – $KY = PV/ML$, лет; 18) коэффициент многолетней деструкции фитомассы – $(KP = BD/BL)$; 19) коэффициент утилизации мертвой надземной фитомассы – $KU = (BL - BD)/BL$; 20) показатель скорости многолетней деструкции фитомассы – $ID = BD/(PV + PS)$, лет. Первые четыре комплексных показателя уже известны, остальные – предложены нами.

Малый биологический круговорот в лесных экосистемах служит, как известно, [5, 10], одним из механизмов, обеспечивающих устойчивость природной среды в соответствии с принципом Ле Шателье. По отношению к круговороту углерода в биосфере данный принцип выражается следующим постулатом: скорость поглощения углерода биотой пропорциональна концентрации углекислого газа в окружающей среде по отношению к невозмущенному периоду. При выполнении принципа Ле Шателье коэффициент пропорциональности должен быть положительным [18]. Состояние природной среды будет устойчивым, если любое спонтанное увеличение содержания CO_2 в атмосфере сопровождается таким же ростом поглощения углерода биотой суши и океана. Явным признаком нарушения принципа Ле Шателье является случай, когда биота из стока углерода превращается в его источник, т.е. при внешнем воздействии сама выбрасывает углекислый газ в атмосферу [5].

Для сценариев глобального потепления такие возможные ситуации были нами выявлены с помощью *гидротермической ординации дискретных метаболических параметров* лесных экосистем в различных зонально-региональных и локальных условиях, в том числе на зональном экотоне леса и степи. Функциональная ординация позволила провести своего рода эмпирическую имитацию ожидаемых климатогенных изменений биологического круговорота в бореальных и неморальных лесах.

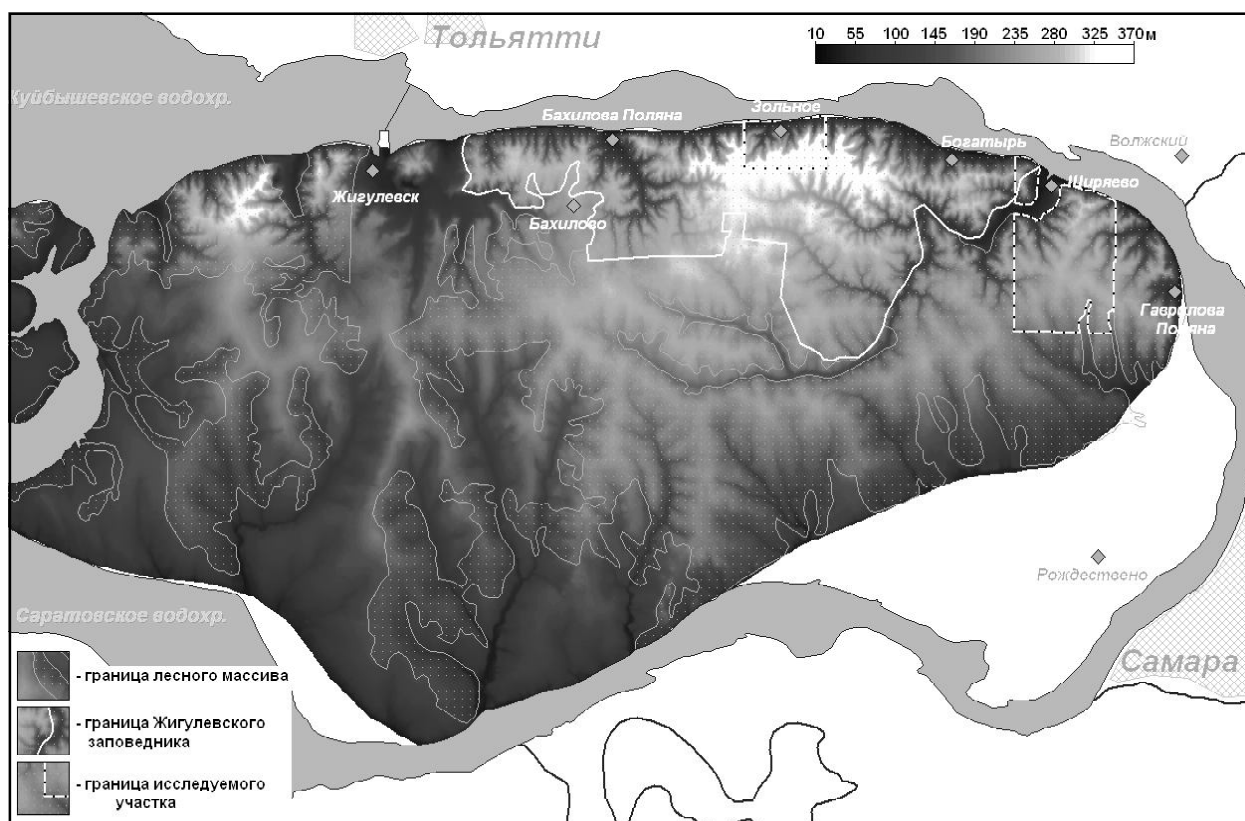


Рис. 1. Линейные поверхности распределения параметров продуктивности широколиственных и светлехвойных лесов Жигулевского массива в пространстве почвенных гидротермических факторов.

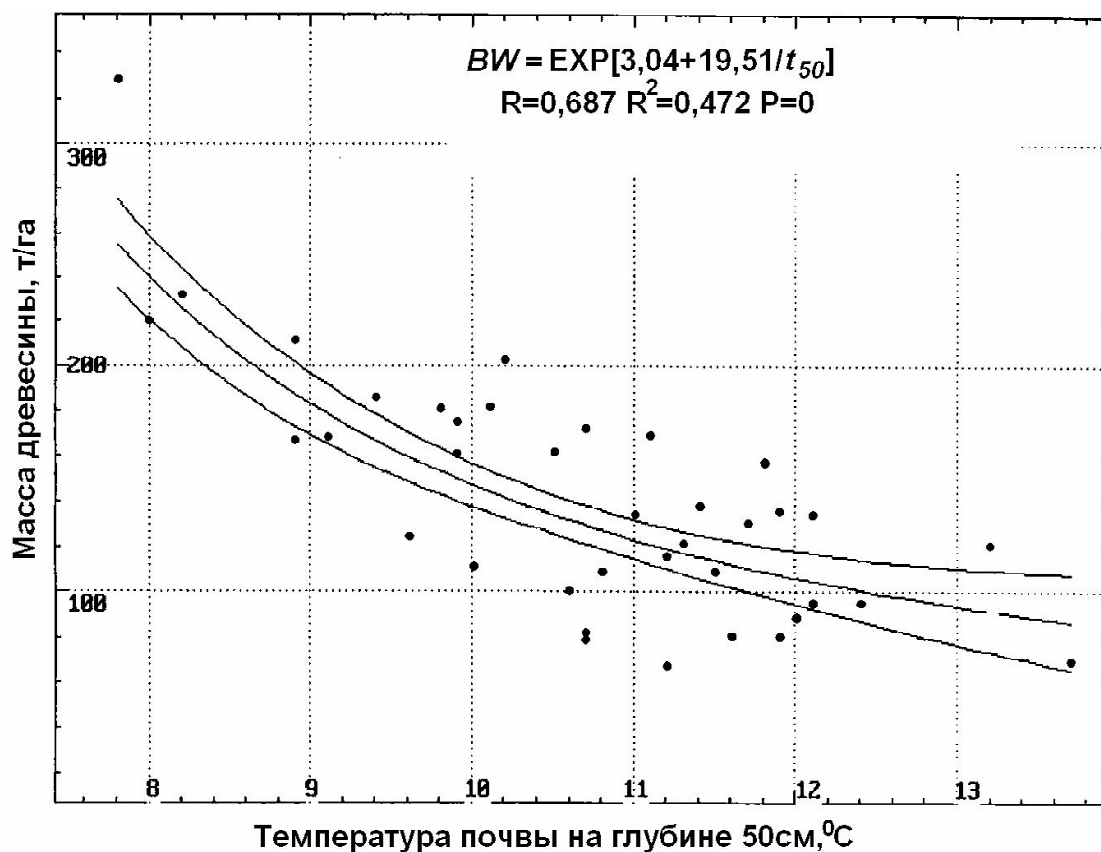


Рис. 2. Парциальные зависимости живых скелетных фитомасс жигулевских лесных экосистем от летней температуры почвы.

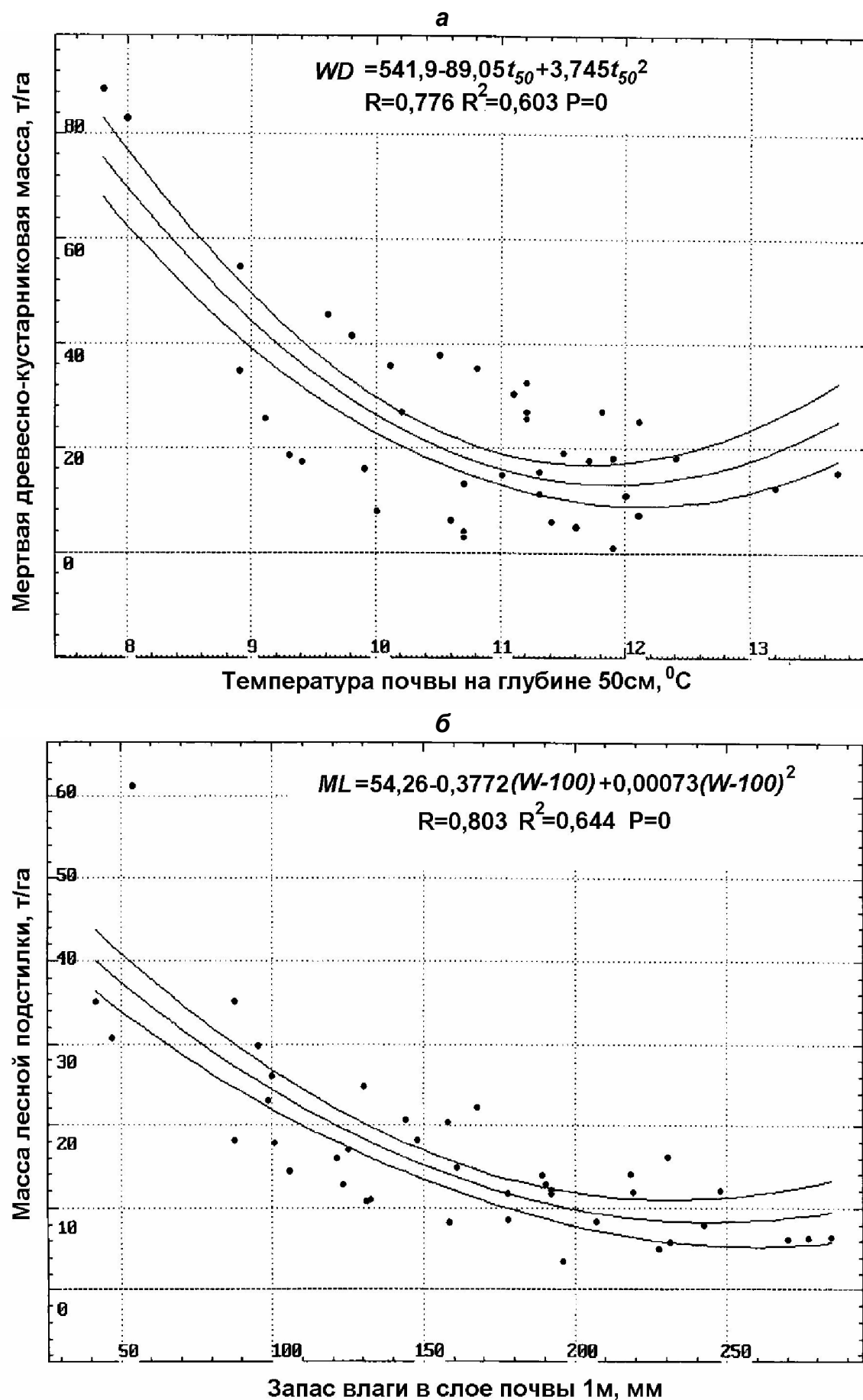


Рис. 3. Парциальные зависимости мертвых надземных фитомасс в дубравах и сосняках Жигулевского массива от температуры и влагосодержания почвы.

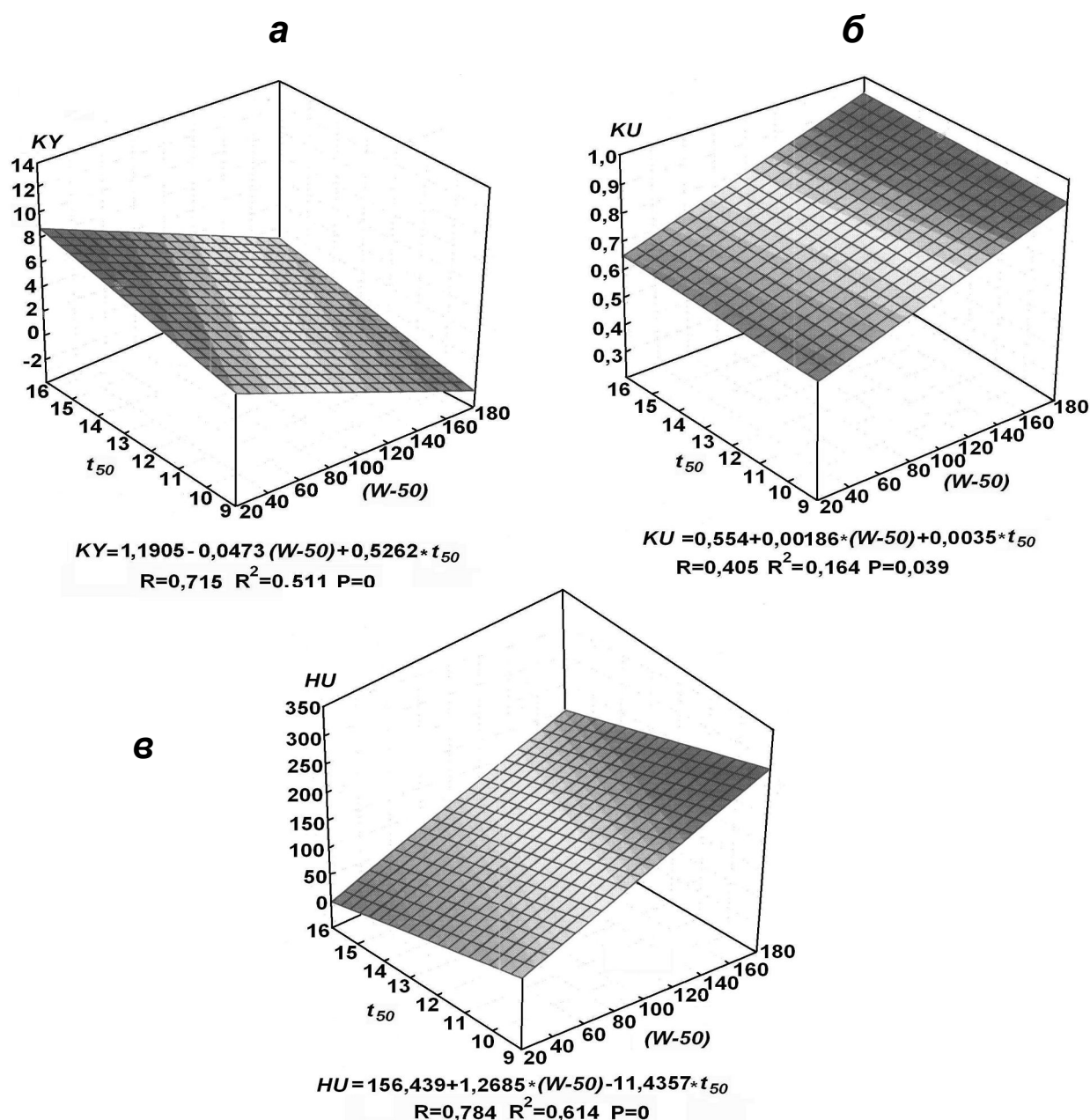


Рис. 4. Линейные поверхности распределения дискретных показателей детритогенеза в лесах Жигулевского массива в пространстве почвенных гидротермических параметров.

Основные черты регионального гидротермического прогноза

Региональные климатические сценарии на период до 2100 г. были взяты из двух прогнозно-климатических моделей общей циркуляции атмосферы AOGCMs: 1) более умеренной – GISS [23] и 2) более экстремальной – HadCM3, версия A2 [24]. Первая модель дает повышение к концу XXI в. среднеиюльской температуры в Среднем Поволжье на 3,5-4,5°, вторая – на 5,5-7,0° [9]. Годовое количество осадков при этом почти не изме-

нится (по модели HadCM3), либо увеличится незначительно (до 200-350 мм по гиссовской модели), поэтому коэффициенты увлажнения Высоцкого-Иванова будут повсеместно снижаться. В южной лесостепи района Жигулей экстремальное вековое падение коэффициента составит с 0,95 до 0,36. Таким образом, вплоть до конца XXI столетия в районе, как и по всему бореальному экотону Волжского бассейна (см. [9]), *будет развиваться термоаридный климатический тренд*, который и был положен нами в основу гидро-

термической ординации функциональных параметров лесных экосистем.

Ожидаются весьма высокие темпы аридизации почвы, особенно по экстремальной модели HadCM3. Наибольшему иссушению подвергнутся почво-грунты остепненных редкостойных сосняков солнцепечных склонов Жигулевских гор. Последние к середине XXI в. сохраняют свои почвенные влагозапасы лишь на 23%, а к 2100 г. сокращение влаги в почве здесь будет 5,5-кратным. Для слоя почвы 0-100 см (*W-100*) запасы почвенной влаги упадут в среднем со 115 мм (исходная базовая норма) до 21 мм, т.е. они окажутся гораздо ниже пределов критических значений летнего влагосодержания, установленных нами для разреженных лесов и редколесий (табл. 1). По состоянию гидроэдафотопов эти лесо-лугово-степные топоэкосистемы в конечном итоге должны перейти в режим южной (сухой и даже опустыненной) степи (см. [9]).

Мезофильные кленово-вязово-липовые леса жигулевского плато, обладающие наиболее высоким влагосодержанием почвы (базовая норма параметра (*W-100*) = 355 мм), снизят его, согласно модели HadCM3, в 2050 г. до 125 мм. К концу XXI в. модель дает потерю влагозапасов в 4,7 раза (в среднем до 73 мм). Очевидно, плакорные дубравы Жигулей должны подвергнуться существенному и достаточно быстрому остепнению. При этом, судя по критическим значениям летних влагозапасов (см. табл. 1), их гидроэдафотопы перейдут через критический рубеж (*W-100*) = 80 мм и окажутся в состояниях, исключаящих существование сплошных массивов широколиственного леса. На их месте должны формироваться островные леса и редко-

лесья, чередующиеся с остепненными лугами. Очевидно, прогнозируемая динамика летнего влагосодержания почвы указывает на неизбежность резкого ухудшения лесорастительных условий в зоне перехода от леса к степи в процессе глобального потепления.

Год проведения съемок в Жигулях был аномально теплым и сухим. Лесные экосистемы Жигулевского массива оказались в гидротермических условиях южной лесостепи, т.е. произошло их режимное смещение к югу на целую подзону. В результате этого июльские запасы продуктивной влаги в метровом слое почвы снизились почти в два раза (с многолетней нормы 72 мм до 46 мм) и оказались ниже того критического уровня, который еще обеспечивает нормальное функционирование сплошного лесного покрова (см. табл. 1). Таким образом, полученные в результате съемки функциональные характеристики лесных биогеоценозов Жигулевских гор уже отображали начавшееся глобальное потепление.

Особенности функционального ординационного анализа

Ранее нами было эмпирически установлено [9], что основной пропускной канал связей региональных и локальных гео(эко-)систем с фоновой климатической системой проходит через *летнее влагосодержание почвы*, которое, с одной стороны, служит достаточно надежным геофизическим индикатором состояния природных комплексов, а с другой, – является наиболее мощным экологическим фактором, который предопределяет их территориальную организацию. Выявлено также, что главный фактор климатогенной трансформации природных экосистем в регионе – гидротермические условия вегетаци-

Таблица 1. Критические показатели июльских запасов продуктивной влаги (мм) для слоев почвы 0-20, 0-50 и 0-100 см, при которых происходят резкие функционально-структурные изменения в лесном покрове на зональном экотоне леса и степи в Среднем Поволжье

Характеристики июльских запасов продуктивной влаги в почве	Критические влагозапасы для сплошного полноценного лесного покрова			Критические влагозапасы для разреженных лесов и редколесий		
	(<i>W-20</i>)	(<i>W-50</i>)	(<i>W-100</i>)	(<i>W-20</i>)	(<i>W-50</i>)	(<i>W-100</i>)
Средневзвешенная норма	23	43	80	17	32	61
Минимальное значение	16	28	55	14	21	40

Таблица 2. Параметры моделей, описывающих изменения показателей малого биологического круговорота в биогеоценозах региональной экосистемы Жигули под влиянием трендов температуры почвы и почвенного влагосодержания в вегетационный период

Вид модели (расчетная формула) ^{*)}	Метаболические параметры ^{**)}	Коэффициенты					Статистические характеристики ^{***)}				
		b_0	b_1	b_2	b_3	R	R ²	P	S_y		
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	PW	7,288	-0,185	0,01089	-0,04292	0,663	0,44	2·10 ⁻⁴	1,34		
	PS	4,496	-0,01344	0,01907	-0,0135	0,785	0,616	0	1,1		
	KE	-0,0026	0,00719	0,00003	-0,0002	0,61	0,372	1,1·10 ⁻³	0,013		
	KR	0,019	0	0,00008	0,00006	0,455	0,207	1,5·10 ⁻²	0,008		
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2$	PC	17,46	-0,5772	0,03508		0,537	0,288	2,5·10 ⁻³	3,32		
	KA	0,441	0	0,000433		0,623	0,389	0	0,028		
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2$	BD	94,49	-0,6606	0,001509		0,645	0,416	1·10 ⁻⁴	12,32		
	ML	44,08	-0,3611	0,00091		0,699	0,483	0	17,75		
	HU	82,54	-0,3988	0,00519		0,781	0,61	0	42,0		
	PR	2,585	-0,02665	0,000268		0,827	0,684	0	0,66		
	KY	14,65	-0,1457	0,000391		0,795	0,632	0	1,92		
	KP	0,797	-0,00762	0,000021		0,758	0,574	0	0,104		
	KU	0,493	0,00315	0,000006		0,666	0,444	0	0,09		
	ID	8,828	-0,06754	0,00016		0,804	0,647	0	1,04		
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	WD	-0,8296	38,68			0,506	0,256	0	12,56		
	BW	3,04	19,51			0,687	0,472	0	39,0		
$y = \exp(b_0 + b_1/x_2)$	BS	3,706	15,42			0,611	0,374	0	39,3		
	BL	3,433	18,55			0,693	0,481	0	49,74		
	BV	0,576	14,03			0,489	0,239	0	2,56		
	BR	1,768	26,26			0,614	0,377	0	12,25		

χ^2_1 – температурный параметр; χ^2_2 – параметр продуктивности влаги в слое почвы 0–50 см (W_{50}); χ^2_3 – среднесуточный прирост леса.

^{*)} Расшифровку параметров см. в тексте.

^{**) R} – коэффициент корреляции; ^{R²} – коэффициент детерминации; ^P – уровень значимости (критерий Пирсона); ^{S_y} – стандартное отклонение. Полужирным шрифтом выделены коэффициенты при значимых аргументах в уравнениях множественной регрессии.

онного периода. Таковы исходные идеологические позиции функционально-ординационного анализа.

В основе эмпирико-имитационного моделирования функциональных параметров топоэкосистем лежит выдвинутый в свое время Н.В. Тимофеевым-Ресовским биохорологический подход, а именно принцип пространственной организации живым веществом круговорота вещества и энергии в биогеоценозах как дискретных элементарных структурных единицах биосферы [20]. Пространственное разнообразие вещественно-энергетических круговоротов в биосфере создается самой структурной неоднородностью биогеоценозов.

Термо- и гидроэдафическая ординация метаболических характеристик топогеосистем в пределах экспериментального полигона проведена по двум геофизическим параметрам: температуре почвы на глубине 50 см (t_{50}) и запасам летней продуктивной влаги в слое почвы 0-50 см (W_{50}). С данными параметрами функциональные характеристики лесных сообществ обнаруживают наиболее высоко корреляцию. Расчетные модели ординации для лесных экосистем Жигулевского массива представлены в табл. 2. Как видим, корреляционные связи не всегда достаточно высоки, хотя и вполне значимы (критерий значимости Пирсона $P \ll 0,05$). При слабой связи последнюю можно интерпретировать лишь как некоторую общую тенденцию изменений данного метаболического параметра под влиянием геофизического тренда на фоне значительного «шумового» воздействия других факторов локального порядка (прежде всего, факторов литогенной основы ландшафтов). Тем не менее, выявление даже таких общих тенденций немаловажно, поскольку оно позволяет полнее представить разностороннюю картину климатогенных функциональных сдвигов в состоянии топогеосистем.

Прогнозная интерпретация гидротермической ординации различных параметров малого биологического круговорота страдает неопределенностью в своих экстремальных показателях. В рамках полигона экологичес-

кие градиенты термо- и гидроэдафотопов недостаточно велики, чтобы описать все возможные будущие состояния эдафотопов на примере исходных состояний. Особенно недостаточно представлены ксероморфная и аридная ветви термо- и гидроэдафических рядов. Отсюда неизбежность экстраполяции – гипотетического выхода за пределы имеющейся выборки в сторону более аридных зональных экосистем, что делает данную часть прогноза весьма «размытой».

Диапазон наибольшего разброса средних летних температур почвы (и воздуха) между крайними группами фаций в их топологическом ряду составляет около 4° . Такой интервал почти полностью соответствует максимальным отклонениям температуры июля по модели GISS на конец XXI в., однако для модели HadCM3 он адекватен отклонениям только на период до 2050 г. Экологический прогноз по этой модели на вторую половину столетия целиком носит экстраполяционный характер.

Наиболее эффективный путь оценки и прогноза функциональных состояний экосистемы – анализ отдельных звеньев биологического круговорота и их соотношений. Рассмотрение логично начать с созидательной ветви метаболизма.

Автотрофный биогенез

В Жигулевском низкогорном массиве, расположенном на южном форпосте переходов от леса к степи, подавляющее большинство метаболических параметров находится в линейной, параболической или экспоненциальной зависимости от летнего влагосодержания почвы (см. табл. 2), которое служит здесь главным передаточным звеном воздействия климатических сигналов на биогеоценозы. В южной и типичной лесостепи, где коэффициент увлажнения близок к единице или несколько меньше ее, прослеживается однозначное и достаточно четко выраженное снижение продукционного потенциала лесных и лесостепных сообществ как при повышении летней температуры почвы, так и еще в большей степени при уменьшении почвенного влагосодержания (рис. 1 а, б). Очевидно, в

южных маргинальных лесах глобальное потепление должно привести к уменьшению количества CO_2 , изымаемого фитоценозами из атмосферы при фотосинтезе. Следовательно, восходящая ветвь биологического круговорота будет вызывать здесь дополнительное повышение парникового эффекта атмосферы и тем самым усиливать глобальное потепление.

Вместе с тем, реакция различных фациальных групп Жигулевского массива на термоаридный сигнал будет существенно дифференцированной. Так, наибольшее падение общей годичной продукции: в среднем с 18-23 до 13-17 т/га, – имеет место при уменьшении ($W-50$) с 200-220 до 130-140 мм, что лежит в диапазоне базовых значений влагосодержания для наиболее гидроморфных биогеоценозов Жигулей – плакорных вязо-липняков, липовых дубрав теневых и нейтральных склонов и кленово-березовых сообществ днищ малых долин. Роль этих лесных сообществ как стока углерода из атмосферы при глобальном потеплении будет существенно уменьшаться.

На всем же остальном интервале иссушения почвы, со снижением ($W-50$) до 60-40 мм, продуктивность лесов не имеет сколько-нибудь определенных тенденций своих изменений, оставаясь на общем пониженном уровне, с флуктуациями от 8-10 до 16-18 т/га в год. Это означает, что вызванный глобальным потеплением термоаридный тренд практически не скажется на продукционном процессе биогеоценозов семиаридной плеяды – прежде всего, разреженных остепненных сосняков и сосново-широколиственных лесов крутых привершинных склонов.

Термозадафический фактор действует на продукционный процесс гораздо менее определено, чем фактор гидрозадафический. В целом намечается тенденция снижения общей продуктивности лесных экосистем Жигулевского массива в среднем с 18-21 до 12-15 т/га при росте t_{50} от 8-9° до 13-14°. Соответственно падают и запасы древесины (рис. 2). Как видим, оба фактора интерферируют с одинаковым знаком, что придает термоаридному тренду достаточно высокую эффективность.

Принцип оптимальности в функционировании экосистем

Большое внимание было уделено интегральной оценке автотрофного биогенеза с помощью безразмерных параметров KE , KA и KR (см. выше), которые служат характеристиками внутреннего оборота фитомассы в лесном сообществе [14, 15]. Наиболее обобщающим является параметр $KE = PC/BC$. Показателем также коэффициент KR , который используется как мера «оборачиваемости» фитомассы в расчетных динамических моделях для установления серии переходных состояний между лесом и степью [12].

Оценка отношения PC/BC проведена на основе известного принципа оптимальности, который выражается аллометрическим законом [16, 22]. Согласно последнему, для каждого зонального типа ландшафтов существует некоторое постоянное значение параметра $KA = \log P / \log B$, несмотря на существенные в пределах этого типа колебания продуктивности и биомассы [15]. Этот параметр является своего рода показателем скорости роста продуктивности, причем в его расчетах фитомасса B играет роль «физиологического времени» [16]. Аллометрический параметр KA характеризует степень однородности региональных ландшафтов и служит наиболее объективным критерием выделения их зональных типов [15]. В зонально-региональном масштабе (для плакорных типов местоположений) данный коэффициент монотонно возрастает от 0,53-0,54 в лесотундре и северной тайге до 0,60-0,62 в равнинных и горных широколиственных лесах и затем более резко повышается до 0,84-0,88 при переходе к луговым и далее сухим степям суббореального пояса. Наряду с этим в каждом зональном подразделении географической среды имеются и более высокие, чем у плакоров, значения KA , соответствующие растительным сообществам на более увлажненных местообитаниях.

Последняя закономерность, проявляющаяся сравнительно слабо на уровне зональных типов (или подтипов) ландшафтов, получает свое развитие и становится феноменальным явлением на локальном уровне (см. рис. 1 в). Еще более четко вырисовываются отклоне-

ния от плакоров в сторону меньших значений KA у верхнего, ксероморфного звена ландшафтных сопряжений. Значения KA для плакорных лесных фитоценозов Среднего Поволжья в целом отвечают указанным выше зональным нормам. Местные отклонения аллометрического коэффициента могут быть вызваны либо влиянием локальных факторов (прежде всего, гидро-морфности-литоморфности), либо антропогенной дигрессией лесных сообществ [8].

В каждом экорегионе ксероморфные звенья местного гидроэдафического ряда биогеоценозов, выступающие в качестве представителей более южных биоклиматических условий, характеризуются и более низким KA (в целом по Среднему Поволжью $\leq 0,40-0,35$). В то же время группы фаций, имитирующие более северные зональные условия, имеют значения коэффициента до $0,75-0,80$. Это указывает на то, что экологическая эффективность (КПД) продукционного процесса в целом возрастает в направлении от сухих местообитаний к влажным и далее сырым, достигая максимума в заболоченных лесах. Следовательно, *термоаридный тренд должен вызывать определенное падение степени оптимальности биологического круговорота*, что будет означать общее снижение уровня функционирования лесных топоэкосистем.

Таким образом, фактор эдафического увлажнения создает на локальном уровне принципиально иную картину пространственного распределения параметров KE и KA по сравнению с фактором увлажнения атмосферного на уровне зонально-региональном. Проследим подробнее динамику аллометрического коэффициента в пространстве вариаций гидроэдафического фактора и связанной с ними территориальной дифференциацией топоэкосистем в пределах рассматриваемого нами зонального экотона леса и степи.

Плакорные биогеоценозы Жигулевского массива (элювиальные мезо-гигроморфные вязо-липняки) имеют значения $KA \approx 0,51-0,60$ (таксономическая норма равна $0,54$), которые приближаются к зональной норме равнинных и горных широколиственных лесов, по А.И. Перельману [15], – $0,58-0,59$. Такому

локальному соотношению продуктивности и биомассы отвечает наиболее высокий уровень летнего почвенно-грунтового увлажнения – $(W-50) \approx 140-160$ мм. При переходе к хорошо дренируемым и соответственно гораздо более сухим трансэлювиальным местоположениям, где запасы влаги в слое почвы $0-50$ см падают до $70-90$ мм на теневых склонах и до $30-50$ мм на склонах солнцепечных, параметр KA снижается соответственно до $0,49-0,51$ и $0,45-0,48$.

Как видим, зонально-региональная норма экологической эффективности продукционного процесса на зональном экотоне леса и степи обеспечивается аномально высоким уровнем почвенно-грунтового увлажнения, который компенсирует низкий уровень увлажнения атмосферного и обусловлен, в свою очередь, слабым дренажом в условиях плоского платообразного рельефа, суглинистого субстрата и близкого залегания грунтовых вод [13]. В этом состоит механизм локальной имитации неморальнолесных зонально-географических условий в подзоне южной лесостепи на ее границе с северной степью. С переходом же к крутым склонам влагосодержание почвы падает и это вызывает снижение аллометрического коэффициента. Более того, на солнцепечных склонах с лесо-лугово-степным растительным комплексом, имитирующим южную лесостепь и даже соседнюю степную зону, параметр KA опускается до наиболее низкого в данном регионе уровня (в таксономической норме около $0,43-0,45$), который совершенно не соответствует зональной норме равнинных и горных ксерофитных лесов, редколесий, горных лугов и степей – $0,68-0,84$, согласно [15].

Аридизация почв в средней и южной лесостепи Приволжской возвышенности при глобальном потеплении должна вызвать общее снижение параметра KA с базового таксономического уровня $0,54-0,56$ (максимального для данных зонально-региональных условий) до $0,43-0,45$. При этом наиболее сильное падение эффективности продукционного процесса произойдет в лесных сообществах элювиальных (плакорных), трансаккумулятивных и аккумулятивных местоположений, где исходные значения $(W-50) \geq 100$ мм.

Здесь при уменьшении ($W-50$) до 60-80 мм параметр KA снизится с 0,56-0,60 до 0,48-0,50. Согласно прогнозно-климатической модели GISS это может случиться в середине XXI столетия, а по модели HadCM3 – наступит уже к 2030 г. К указанным срокам общий продукционный потенциал наиболее ценных в экологическом и хозяйственном отношениях широколиственных лесов Жигулевских гор может снизиться в 2-2,5 раза.

Детритогенез

Возрастающий при глобальном потеплении дефицит влаги будет тормозить разложение и минерализацию лесной подстилки. По мере иссушения всего метрового слоя почвы ML увеличивается, причем с достаточно высокими коэффициентами корреляции (рис. 3 б). Накопление массы подстилки будет означать дополнительную консервацию углерода, поглощаемого из атмосферы при фотосинтезе. Таким образом, для данных зонально-региональных условий подтверждаются результаты машинных экспериментов с имитационными моделями: в процессе глобального потепления должен идти рост поглощения подстилкой углерода из атмосферы [18]. Однако, как установлено нами эмпирически, адекватность этой расчетной модели не выходит за пределы лесостепной зоны. В бореальном же поясе картина совершенно иная.

С увеличением массы подстилки возрастают подстилочно-опадный индекс KY (рис. 4 а), а также доля всей мертвой фракции BD в общей наземной фитомассе. Одновременно уменьшается количество детрита, утилизируемого сапротрофами и используемого в последующих трофических цепях (рис. 4 б), поэтому существенно увеличивается время ID , требуемое для полного разложения данного количества мортмассы.

В отличие от лесной подстилки, масса древесно-кустарникового отпада WD (сухостоя и валежа) зависит почти исключительно от температуры почвы (см. табл. 2). По-видимому, термоаридный тренд должен вызвать общее усиление процессов разложения мертвой древесины, с дополнительными выбросами CO_2 в атмосферу, о чем свидетельствует об-

щее сокращение мертвой скелетной фитомассы при повышении летней температуры почвы (рис. 3 а). Особенно заметно это проявится на гигро- и мезоморфных эдафотопях элювиальных и трансаккумулятивных местоположений, с их пониженной температурой. Однако активизирующая роль термического фактора проявится только при наличии достаточной влаги в верхних слоях почвы. В ксероморфных трансэлювиальных биогеоценозах, где базовые значения ($W-50$) $\geq 11-11,5^\circ$, рост температуры почти не скажется на величине WD . Более того, при высоких температурах возможно даже ее некоторое увеличение.

Таким образом, при глобальном потеплении в маргинальных лесных сообществах лесостепной зоны должно произойти общее понижение пропускной способности детритной ветви метаболизма, что вызовет остаточное накопление мортмассы и как результат – неизбежное замедление всего биологического круговорота. Будет увеличиваться консервация в лесах мертвой органики, соответственно ослабнут потоки CO_2 из нее в атмосферу. Однако возникающий от этого дефицит атмосферного углекислого газа с лихвой будет перекрываться тем его гораздо большим количеством, которое останется в атмосфере по причине резкого снижения годичной продуктивности лесных экосистем.

Аридизация лесного почвенно-растительного покрова сопровождается ростом интенсивности физико-химических и микробиологических процессов разложения и минерализации органического вещества почвы [11], что ведет к существенному сокращению запасов гумуса HU . На зональном экотоне леса и степи оба гидротермических фактора: температура и влагосодержание почвы, – достаточно значимы и при термоаридном тренде интерферируют с одинаковым знаком, что усиливает их совместное влияние (см. рис. 4 в). С ростом летних температур и снижением запасов влаги содержание органического вещества в почве резко падает и выделяющийся при его разложении CO_2 уходит в атмосферу. При этом ведущую роль играет изменение запасов почвенной влаги.

Движущие силы климатогенных сукцессий

На основе результатов проведенного градиентного анализа сформулирована общая *схема-модель, описывающая принципиальный механизм перехода от функциональных изменений экосистем к их структурным преобразованиям* под воздействием глобального потепления. Этот механизм должен проявиться наиболее ярко на зональных экотонах леса и степи. При устойчивом развитии термоаридного климатического сигнала схема преобразований лесной экосистемы в степную имеет следующий вид:

ускорение «работы» детритной ветви метаболизма при одновременном снижении КПД фитопродукционного процесса



нарушение сбалансированности (замкнутости) биологического круговорота как важнейшего условия устойчивого функционирования экосистемы



деградация и распад лесного сообщества, замена его сначала аридным редколесьем (типичной лесостепью), а затем травянисто-степной формацией



повышение КПД автотрофного биогенеза



достижение сбалансированности биологического круговорота на новом («лугостепном» или «сухостепном») уровне функционирования экосистемы, что приводит ее в новое устойчивое состояние

По-видимому, такой же механизм цепных реакций должен срабатывать при ландшафтно-экологических переходах между самими лесными формациями – от более гидроморфных к менее гидроморфным.

В представленной системе цепных реакций ведущая роль принадлежит детритоге-

незу как функциональному блоку, в первую очередь реагирующему на гидротермические сигналы (об этом можно судить в частности по параметрам R и R^2 в табл. 2). Будучи наиболее узким пропускным каналом связей в биологическом круговороте и определяя в конечном итоге его интенсивность и сбалансированность [1, 15], детритная ветвь является основным лимитирующим фактором, влияющим на устойчивость лесных экосистем, и в то же время главным «дирижером» их структурных сдвигов при соответствующих внешних воздействиях.

Описанный механизм климатогенных сукцессий, по-видимому, можно отнести, согласно Н.В. Тимофееву-Ресовскому [21], к классу управленческих функций живого вещества, которые сосредоточены именно в биогеоценозах как элементарных хронологических единицах биосферы. Данный механизм вписывается также в рамки известной рефлекторной системы «условия (воздействие) – процесс – структура», которая лежит в основе фундаментальной неодокучаевской парадигмы в почвоведении [3]. Наконец, представленная схема-модель подтверждает положение функциональной экологии о том [7], что структурные преобразования экосистем происходят в результате смены режима их функционирования под влиянием устойчивых изменений внешних условий.

Заключение

Проведенный опыт функционального ординационного анализа топоэкосистем показал, что результаты эмпирико-статистического моделирования и их прогнозная интерпретация позволяют выходить на достаточно широкие теоретические обобщения, способствующие более глубокому пониманию закономерностей проявления глобальных изменений природной среды на локальном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Базилевич Н.И., Родин Л.Е.* Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л.: Наука, 1969.
2. *Герасимов И.П.* Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии Мира. М.: Наука, 1985.
3. *Герасимов И.П.* Учение В.В. Докучаева и

- современность (Научные основы ползащитного земледелия). М.: Мысль, 1986.
4. Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964.
 5. Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995.
 6. Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. Л.: Гидрометеиздат, 1979.
 7. Керженцев А.С. Механизм пространственно-временной изменчивости почв и экосистем // Экология и почвы. Избр. лекции VIII-IX Всероссийских школ (1998-1999 г.г.). Т. III. М.: Ин-т фунда. пробл. биологии РАН, 1999.
 8. Коломыц Э.Г. Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на бореальном экотоне Русской равнины // Известия РАН. Сер. геогр. 1995. № 3.
 9. Коломыц Э.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003.
 10. Кондратьев К.Я., Лосев К.С., Ананичева М.Д., Чеснокова И.В. Естественно-научные основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, Ин-т географии РАН, 2003.
 11. Кононова М.М. Органическое вещество почвы: его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
 12. Крутько В.Н., Пегов С.А., Хомяков Д.М., Хомяков П.М. Формализация оценки качества компонентов окружающей среды. М.: ВНИИ системных исследований, 1982. Препринт.
 13. Обидиентова Г.В. Происхождение Жигулевской возвышенности и развитие рельефа // Тр. Ин-та географии АН СССР. Вып. 13. Мат. по геоморфологии и палеогеографии СССР. Вып. 8. М.: Изд-во АН СССР, 1953.
 14. Одум Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975.
 15. Перельман А.И. Геохимия ландшафта. М.: Высшая школа, 1975. 341 с.
 16. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969.
 17. Сочава В.Б. Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974.
 18. Тарко А.М. Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование. М.: Физматлит, 2005.
 19. Тимофеев-Ресовский Н.В. Структурные уровни биологических систем // Системные исследования. Ежегодник 1970. М.: Наука, 1970.
 20. Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Об элементарных биохоро-логических подразделениях биосферы // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Т. LXXI. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1966.
 21. Тюрюканов А.Н., Федоров В.М. Биосферные раздумья. М.: РАЕН, 1996.
 22. Харвей Д. Научное объяснение в географии. Сокр. пер. с англ. М.: Прогресс, 1974.
 23. Hansen J.G., Hung I., Lasis A. et al. Global Climate Changes as Forecasted by Goddard Institute for Space Studies Three-Dimensional Models // J. Geophys. Res. 1988. Vol. 92.
 24. Pope V.D., Gallani M.L., Rowntree P.R., and Stratton R.A. The impact of new physical parametrizations in Hadley Centre climate model - HadCM3 // Climate Dynamics. 2000. Vol. 16.

EVALUATIONS OF GLOBAL WARMING INFLUENCE ON THE BIOLOGICAL CIRCLE AT THE FOREST ECOSYSTEMS OF THE ZHIGULY LOW-MOUNTAIN RANGE

© 2007 E.G. Kolomyts, N.A. Surova
Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti

The gradient (ordination) analysis was used to establish the predicted changes in the two branches of small biological cycle, production and detritus, in broad-leaved, mixed, and light-coniferous forests of the forest-steppe zonal ecotone. The general model scheme describes the driving forces of climatogenic successions - the fundamental mechanism of transition from functional changes to structural transformation of ecosystems under the effect of global warming.