

ФАКТОРАЛЬНО-ДИНАМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ И ЕГО ПРОГНОЗНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2015 Н.А. Сурова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

Поступила 17.10.2014

На примере различных экорегионов основного водосбора Волжского бассейна показано, что местные геоморфологические и гидроэдафические факторы преломляют зональный фон и формируют региональные системы локальной зональности, состоящие из векторных рядов плакорных и экстразональных биогеоценозов. Эти ряды способны имитировать реакцию топоэкоцистем на глобальные изменения климата. На основе ординационного анализа дискретных параметров биологического круговорота по термо- и гидроэдафическим градиентам проведена эмпирическая имитация возможных климатогенных сдвигов в процессах создания и разложения органического вещества в лесных экосистемах.

Ключевые слова: плакорные и экстразональные экосистемы, региональные системы локальной зональности, дискретные параметры биологического круговорота, ординационный анализ, эмпирическая имитация термоаридного тренда.

ВВЕДЕНИЕ

Излагаемые в настоящем сообщении результаты исследования входят в разрабатываемую лабораторией ландшафтной экологии ИЭВБ РАН прогнозную топо-экологическую концепцию «Глобальные изменения на локальном уровне» как основы локального биоэкологического мониторинга лесных экосистем. Актуальность этой концепции состоит в необходимости сохранения и воспроизводства в условиях меняющегося климата лесных ресурсов в обширной зоне перехода на территории Волжского бассейна от бореального пояса к суббореальному, где лесные сообщества изначально находятся в состояниях, близких к критическим.

Лесной покров относится к числу ведущих факторов устойчивости континентальной биосферы в меняющемся климате. Лесные экосистемы – наиболее мощный регулятор и стабилизатор природных биогеохимических круговоротов [25], в том числе углеродного цикла и тесно связанного с ним температурного режима атмосферы [7, 26]. Вырубка лесов на планете рассматривается как одна из основных причин возрастания парникового эффекта атмосферы [11].

Одним из наиболее динамичных процессов планетарного масштаба, влиявших на эволюцию биосферы в прошлом и определяющих ее будущее состояние, является изменение климата планеты, обусловленное перестройкой химического состава атмосферы и соответствующим проявлением ее парникового эффекта [15, 30 и др.]. Современное потепление как начало беспрецедентных в истории биосферы глобальных антропогенных изменений климата является свершившимся фактом. При этом в большинстве регионов умеренных и высоких широт прогнозируется развитие термоаридного климатического тренда, кото-

рому будут свойственны повышение летних и зимних температур, сокращение количества осадков и иссушение почвы. С данным трендом ассоциируется и проведенный нами анализ базовых состояний лесных экосистем Волжского бассейна.

Существующие прогнозно-экологические разработки, связанные с предстоящим глобальным потеплением, носят преимущественно мелкомасштабный характер [8, 29, 30], поэтому они не в состоянии вскрыть причинные механизмы пространственного разнообразия ответной реакции наземных экосистем на глобальные климатические сигналы. Истоки этих механизмов сосредоточены на уровне локальных (топологических) экосистем. Сфера экосистем топологической размерности представляет собой, как известно [23], наиболее комплексную и активную часть природной среды, ее функциональное «ядро», поэтому механизмы, регулирующие вещественно-энергетический обмен в системе «почва – растительность – атмосфера», следует искать в состояниях и режимах локальных экосистем. Последние способны имитировать основные направления климатогенных экосистемных перестроек, создавая тем самым эмпирическую основу для ландшафтно-экологических прогнозов любого масштаба. На основе известных свойств самоподобия эргодической операционной системы [22] можно проводить своего рода имитацию локального отображения фонового климатического тренда, с определением соответствующего спектра направлений функциональных и структурных переходов между экосистемами [10]. Решению этой задачи с помощью факторально-динамического (ординационного) анализа состояний лесных экосистем посвящено данное сообщение.

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Ландшафтно-экологический анализ пространственной организации природных комплексов и их естественной и антропогенной динамики осно-

ван на построении *дискретных эмпирико-статистических моделей* их структуры и функционирования, по определению Г.С. Розенберга [19]. Такие модели использованы в данном исследовании. Они существенно отличаются от известных имитационных моделей, имеющих в той или иной мере априорный характер. Эмпирико-статистические модели являются апостериорными, где материалы натуральных исследований используются не в качестве проверки тех или иных расчетных данных, а как фактологическая база самого моделирования. Это позволяет получать результаты с гораздо более высокой степенью пространственного разрешения и эмпирически обоснованно выходить на достаточно широкие географические обобщения. В отличие от имитационных моделей, использованный нами *метод локального дискретного моделирования природных экосистем* [10] с гораздо большим основанием можно считать методом биогеоценотическим – в духе учения В.Н. Сукачева [25].

Эмпирико-статистическое моделирование функциональных параметров топоекосистем проведено нами на основе выдвинутого в свое время Н.В. Тимофеевым-Ресовским *биоэкологического подхода* [27], а именно принципа пространственной организации живым веществом круговорота вещества и энергии в биогеоценозах как дискретных элементарных структурных единицах биосферы. В соответствии с известными теоретическими разработками [7, 11, 12] каждый экорегион рассматривается нами как статистический ансамбль биогеоценозов – слабо взаимодействующих между собой, но внутренне высоко упорядоченных (на основе стабилизирующего отбора) элементарных биоэкологических единиц. Природной экосистеме данного уровня придаются

определенные функциональные свойства, связанные со структурой локальных вещественно-энергетических потоков. Такой подход позволяет выявлять закономерности поведения биотических сообществ в различных геоморфологических и эдафических условиях на основе собираемой на экспериментальных полигонах массовой эмпирической информации, при сохранении статистических методов ее анализа.

ИСХОДНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Объектом исследования послужили лесные экосистемы основного водосбора Волжского бассейна. Использованы материалы крупномасштабных ландшафтно-экологических съемок, проведенных на экспериментальных полигонах Среднего и Верхнего Поволжья по специально разработанной методике [10]. Для данного анализа были выбраны три полигона, относящихся к особо охраняемым природным территориям: 1) смешанные, хвойные и широколиственные леса низменной эрозионно-моренно-зандровой равнины, у южной границы подтаежной зоны в Южном Верхневолжье (Приокско-Террасный биосферный заповедник – ПТЗ); 2) смешанные и широколиственные леса возвышенного правобережного Присурья в подзоне типичной лесостепи (территория Чувашского национального природного парка «Чаваш Вармане»); 3) дубравы и остепненные сосняки Жигулевского низкогорного массива на зональном экотоне леса и степи (участок Национального природного парка «Самарская Лука»). Каждый полигон характеризует определенную *региональную экосистему (экорегион)*, с соответствующим условным названием (Жигули, Присурье, ПТЗ).

Таблица 1. Краткая характеристика лесных топоекосистем экспериментальных полигонов

№ групп биогеоценозов	Экорегионы (зональная принадлежность)		
	Приокско-Террасный заповедник (южная граница подтаежной зоны)	Национальный природный парк «Чаваш Вармане (средняя лесостепь)	Национальный природный парк «Самарская Лука» (южная граница южной лесостепи)
1	2	3	4
1	Ксероморфные и мезоксероморфные березово-сосновые, с осинкой и липой, плосковыпуклых междуречий и верхних частей склонов речных долин	Мезо-ксероморфные сосняки и елово-сосновые леса плоских водоразделов и выпуклых склонов песчаной равнины	Ксероморфные остепненные сосняки верхних и средних частей крутых (20–30°) солнцепечных склонов
2	Мезо-гидроморфные еловые, сосново-еловые и елово-сосновые леса, элювиальные и трансэлювиальные, кислично-зеленомошные, на моренных отложениях	Мезоморфные сосново-широколиственные и осиновые леса плоских водоразделов и склонов моренной равнины	Ксеро-мезоморфные сосняки сложные липово-дубовые и сосново-широколиственные леса верхних и средних частей крутых (до 20–25°) нейтральных и теневых склонов
3	Мезоморфные и ксеромезоморфные сосново-липово-дубовые и сосново-липовые леса, с широким диапазоном местоположений (от Э до ТА), на элювии известняка	Мезоморфные дубово-липовые и осиновые леса полого наклонных суглинистых водоразделов (плакоров)	Мезоморфные и ксеромезоморфные дубняки и производные от них осинники нейтральных и теневых склонов средней и высокой крутизны

Окончание таблицы 1

1	2	3	4
4	Мезоморфные и мезоксероморфные липово-березовые леса, с осинной, а также березняки и осинники, с дубом, липой и елью, на верхних и средних частях склонов	Мезо-гидроморфные ельники и сосняки слабо дренируемых междуречных понижений и высокой поймы	Гидро-мезоморфные и мезоморфные вязово-кленово-липовые и осиновые леса полого наклонных водоразделов (плакоров)
5	Мезо-гидроморфные ельники, а также со-сново-еловые и елово-сосновые леса, на средних и нижних частях склонов, на делювии известняка и суглинистой морене	Мезо-гидроморфные елово-липовые дубравы и сосново-березовые леса полого-вогнутых склонов песчано-суглинистых междуречий	Мезоморфные и мезо-гидроморфные дубово-вязово-липовые и осиново-березовые леса средних и нижних частей склонов высокой крутизны (20–30°)
6	Гидроморфные, заболоченные сосняки, ельники, березняки, черноольшаники, в речных долинах и западинах	Гидроморфные (заболоченные) сосняки, с елью и березой, междуречных западин моренной и песчаной равнин	Мезоморфные и мезо-гидроморфные липняки, кленовики и осинники днищ глубоко врезанных долин малых водотоков

В пределах каждого полигона на основе 42–45 пробных площадей выделялись шесть лесных биогеоценологических групп (табл. 1). Эти группы располагались по вектору локального ландшафтного сопряжения (микрокатены), согласно концепции [5, 14] – от элювиальных (Э) и трансэлювиальных (ТЭ) типов местоположений (МП) через транзитные (Т) и трансаккумулятивные (ТА) типы до аккумулятивных (А) и супераккумулятивных (Саq). Каждому типу МП соответствовал определенный набор типов леса. Среди биогеоценозов выделялась *плакорная группа*, по определению Г.Н. Высоцкого [4], как локальный зональный представитель данного экорегиона.

Изучались не только структурные, но и функциональные характеристики лесных топозко-систем, представленные дискретными параметрами малого биологического круговорота. Перечислим эти параметры.

А. Фитомассы (т/га): 1) запас древесины – BW ; 2) скелетная древесно-кустарниковая фитомасса – BS ; 3) живая надземная фитомасса – BL ; 4) общая зеленая масса – BV ; 5) общая живая фитомасса (надземная и подземная) – BC ; 6) масса лесной подстилки – ML ; 7) общая мертвая фитомасса – BW ; 8) масса лабильного гумуса – HU (в верхнем органо-минеральном слое почвы).

Б. Продуктивность (т/га в год): 9) общая годовая продукция лесного фитоценоза – PC ; 10) годичный прирост скелетной фитомассы – PS ; 11) годичная продукция зеленой массы – PV .

В. Комплексные показатели биологического круговорота: 12) отношение продуктивности к фитомассе – $KE = PC/BC$; 13) коэффициент годового оборота надземной фитомассы – $KR = PV/BL$; 14) подстилочно-опадный индекс – $KY = PV/ML$, лет.

МЕТОДЫ АНАЛИЗА

Известная двойственность организации географического пространства (интеграция–дифференциация) находит отражение в двух

ветвях иерархии гео(эко)-систем – компонентной и ареальной [6]. Соответственно различают два основных типа моделей ландшафтной организации – моносистемный и полисистемный [16]. Первый из них характеризует межкомпонентные ландшафтные связи, второй – связи межкомплексные.

Межкомпонентные связи наиболее адекватно описываются методами теории информации [2, 18, 28 и др.]. Основным параметром межкомпонентных связей, которые были нами использованы, является частный коэффициент связи C_{ij} , по которому определяется степень пространственной связности отдельных градаций a_i явления A и градаций b_j фактора B . По этому параметру устанавливали систему *экологических ниш* явления A в пространстве значений фактора B . Речь идет о пространственной и ресурсной трактовках известного многогранного понятия экологической ниши, близких к понятию местообитания, по Ю. Одуму [13], и характеризующих некоторую область потребления объектом вещественно-энергетических ресурсов [20].







В матрице значимых (>1) частных коэффициентов связи по столбцам идут градации явления, а по строкам – градации фактора (табл. 1–3). Каждый вектор-столбец описывает экологическую нишу определенной градации явления в пространстве значений данного фактора. Градации фактора с наибольшими значениями коэффициента связи образуют некоторую область доминирования явления (*экологический доминант*), остальные же относятся к «размытой» части ниши. Если обозначить в каждом векторе-столбце экологические доминанты символом «●», а «размытые» звенья ниши – знаком «+», то получаем формализованную матрицу экологической ниши (см. рис. 1–3).

В графически преобразованных матрицах частных коэффициентов связи смена состояний экосистем и их отдельных компонентов имеет векторный характер – адекватно общей тенден-

ции аридизации локальных ландшафтно-экологических условий в соответствии с предполагаемыми региональными климатическими изменениями. Иерархически упорядоченный ряд таких векторных ординаций имитирует последовательность передачи гидротермических сигналов по каналам межкомпонентных связей, а также соответствующие изменения состояний самих систем в том направлении, которое задано фоно-

вым климатическим прогнозом. Подобные схемы бинарной топоэкологической ординации предназначены для дальнейшего «проигрывания» (на основе принципа актуализма) реальных направлений функционально-структурных преобразований фитоценологических, почвенных и ландшафтных комплексов под действием климатических изменений.







Таблица 2. Приокско-Террасный биосферный заповедник. Моренно-эрозионная равнина. Хвойные, смешанные и лиственные леса. Распределение биогеоценотических групп по зонально-географическим группам (матрица частных коэффициентов связи)

Зонально-географические группы биогеоценозов	Группы биогеоценозов					
						
Бореальная таежная		2.57 •		1.00	1.29 X	1.29 X
Бореальная боровая	2.81 •			0.63		2.41 •
Неморально-бореальная	2.81 •				1.61 •	1.61 X
Бореально-неморальная		1.61 X	2.41 •	0.63	1.21 X	0.40
Неморальная		0.80	0.80	3.13 •	0.80	

← Направление термоаридного климатического тренда

• – экологический доминант; X – «размытая» часть экологической ниши. Расшифровку групп биогеоценозов см. в табл. 1.





Таблица 3. Чаваш Вармане (Присурье). Распределение групп лесных биогеоценозов по их зонально-географическим группам (матрица частных коэффициентов связи)

Группы биогеоценозов	Зонально-географические группы				
	Бореальная таежная	Бореальная боровая	Неморально-бореальная	Неморальная евро-зиатская	Неморальная евро-пейская
	0.36 X	0.18 X	0.12		0.09
		0.82 •			
			0.33 •	0.26 X	0.34 X
			0.18	0.59 •	0.14
			0.37 •	0.15	0.42 •
	0.64 •				

► Направление термоаридного климатического тренда

Условные обозначения те же, что и в табл. 2.

Таблица 4. Самарская Лука (Жигули). Распределение групп лесных биогеоценозов по их зонально-географическим группам (матрица частных коэффициентов связи)

Группы биогеоценозов	Зонально-географические группы биогеоценозов					
	Бореальная боровая	Неморально-бореальная	Бореальная + неморальная	Бореально-неморальная	Неморальная	Лесолугово-степная
 1						0.73 •
 2	0.47 •	0.19 X		0.14		0.27 X
 3		0.30 X	0.24 X	0.34 •		
 4			0.19 X	0.17 X	0.65 •	
 5	0.53 •		0.17 X	0.16	0.35 X	
 6		0.51 •	0.40 •	0.19 X		

► Направление термоаридного климатического тренда
Условные обозначения те же, что и в табл. 2.

Согласно [17], наиболее вероятное значение экологической ниши данной градации считается наиболее устойчивым, отвечающим равновесному процессу изменения состояний явления по градиенту состояний фактора. Очевидно, чем шире ниша, тем более толерантно данное состояние явления к изменению состояний фактора и в этом смысле оно более устойчиво. И наоборот, более узкая ниша (в предельном случае состоящая из одного доминанта, без «размытых» частей) указывает на жесткую детерминацию данного состояния явления тем или иным фактором, т.е. на его высокую чувствительность к изменению этого фактора.

Полисистемные модели природно-территориальной организации основаны на представлениях о сходстве и различии между элементами конечного множества признаков, адекватного тому или иному состоянию гео(эко-)системы. Описывая природный комплекс как сложную систему, исследователь получает набор признаков, которые образуют, как правило нечеткие, «размытые» (или «весовые») множества, где функция принадлежности меняется от 0 до 1, а не принимает жестко значений 0 или 1, как это имеет место в классических множествах [21]. Нами использована мера включения $J(A; B)$ одного объекта A в другой объект B [1, 9]. Оценивались бинарные отношения объектов (A, B, C и т.д.) по множеству параметров их структуры или функционирования, которые выступали в качестве их элементов. По матрицам меры $J(A; B)$ рассматриваемых объектов строились соответствующие орграфы их взаимного включения.

Путем дальнейших операций с матрицами мер включения, изложенных в работе [9], создавались *структурные схемы доминирования* объектов, которые трактуются как обобщенные модели парциальных *полисистемных геоэкологических пространств*. Эти схемы строились при критических значениях порога неразличимости ($Z_{\text{крит}}$ меры включения), когда еще не нарушена непрерывная цепь пересечения экологических ниш и орграф сохраняет свою целостность. В системе отношений включения находились связи толерантности (взаимно однозначного соответствия), сильно- и слабосвязные объекты, а также критические связи, исчезновение которых ведет к распаду всего орграфа отношений включения.

Меры включения в системе гидроклиматической ординации экосистем позволили упорядочить их в определенные ряды – *экотипы*, по определению [3]: от эвритопного (широкого пространственного диапазона) до стенотопного (узкого диапазона), по терминологии [13]. Эко-типы лесных биогеоценозов характеризуют уровень их структурно-функционального развития, а также степень эффективности использования ими ресурсов абиотической среды. При $J(A; B) > J(B; A)$ можно говорить о том, что экосистема A имеет более широкое распространение в пространстве данного фактора и она более устойчива к его изменениям, нежели система B , а при $J(B; A) > J(A; B)$ – напротив, она оказывается более стенотопной и соответственно менее устойчивой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Зонально-географическая дифференциация лесных топоэкосистем. Местные геоморфологи-

ческие и эдафические факторы преломляют фоновые биоклиматические условия и формируют в различных экорегионах, помимо плакорных экосистем, отражающих, как уже говорилось, зонально-региональный фон данной территории, множество экстразональных категорий [24] как представителей других зональных типов географической среды, не только соседних, но и весьма удаленных. В этом состоит явление биоклиматической полизональности топоэкосистем как форма их реакции на глобальные изменения климата [10]. Образуются *региональные системы локальной зональности*, которые имитируют основные направления и масштабы местных экосистемных перестроек, создавая тем самым эмпирическую основу для численных прогнозных построений и корректировки их результатов. Рассмотрим такие системы по каждому из трех экспериментальных полигонов.

У южной границы подтаежной зоны (Приокско-Тerrasный заповедник) региональная система локальной зональности отличается *высокой контрастностью даже на плакорных типах местоположений* (табл. 2). Бореальная таежная группа биогеоценозов (Э и ТЭ еловые и елово-сосновые зеленомошно-разнотравные леса – группа фаций 2) соседствуют с зональными представителями неморальнолесной подзоны (ТЭ и Т дубово-липово-березовыми лесами – группа биогеоценозов 4), а также с промежуточными экосистемами подтаежного типа (сосново-липово-дубовыми разнотравными лесами – группа 3), при почти одинаковом механическом составе почвообразующих пород (карбонатно-суглинистых отложениях, перекрытых тонким песчаным плащом). Это указывает на *значительное перекрытие их экологических ниш*, вызывающее их обостренную взаимную конкуренцию и как следствие – *высокую потенциальную способность к взаимным функционально-структурным переходам* при том или ином климатическом тренде.

В подзоне типичной лесостепи (Присурье) зональные группы лесных биогеоценозов достаточно разнообразны и четко дифференцированы в зависимости от литогенных и почвенно-гидрологических факторов. Присутствуют топогеосистемы бореальных (собственно таежных и боровых), смешанных и неморальных лесов (табл. 3). Неморальнолесные сообщества состоят как из европейские представителей, так и евразийских, типичных для более континентального лесостепного климата.

Приуроченность таежных ландшафтных представителей (сосново-еловых сфагново-долгомошных лесов) почти исключительно к аккумулятивным, элювиально-аккумулятивным и супераккумулятивным местоположениям указывает на явно экстразональный характер их присутствия в подзоне типичной лесостепи. В то же время мезоксерофитные сосняки тяготеют к противополож-

ному «полюсу» ландшафтных сопряжений – трансэлювиальным и элювиальным типам МП. Суглинистые плакоры заняты мезофитными дубово-липовыми лесами с разнотравьем европейского типа. На более крутых склонах распространены елово-липовые леса евразийского облика.

В системе локальных ландшафтных сопряжений Присурья единый тренд зональности отсутствует и возникает явная «черезполосица» в распределении лесных сообществ различного зонального облика по формам микрорельефа. Это должно предопределить достаточно разнообразную картину фитоценологических преобразований топоэкосистем и смещения их границ при одном и том же фоновом гидротермическом сигнале. Климатогенная трансформация экосистем будет иметь разновекторный характер, поэтому могут возникнуть одновременные сдвиги межфациальных границ как вверх, так и вниз по цепи топологических ландшафтных сопряжений.

Наиболее устойчивыми к термоаридному климатическому сигналу могут оказаться таежные сообщества, имеющий повышенный «запас» гидроморфности, а наименее устойчивыми – ксерофитные боровые неморальнолесные ассоциации евразийского типа. Подтаежная фитоценологическая группа будет занимать промежуточное положение.

В Жигулевском низкогорном массиве на зональном экотоне леса и степи в Среднем Поволжье механизмы формирования зонально-географических категорий биогеоценозов существенно иные. Геоморфологическая детерминация этих категорий здесь выражена гораздо разнообразнее, нежели на равнинах Присурья, несмотря на более однородный почвообразующий субстрат Жигулей.

Зонально-географические группы фаций Жигулевских гор формируются по следующей схеме (табл. 4). Бореальные (боровые) и бореально-неморальные биогеоценозы распространены в достаточно широком диапазоне типов МП, но главным образом на средних участках ровных склонов – как солнцепечных, так и теневых. Им отвечают свежие и влажные эдафотопы с ксеромезофитным и мезофитным напочвенным покровом.

Переход к ТА местоположениям (нижним полого вогнутым склонам и их подножьям) сопровождается сменой почвенно-грунтового увлажнения на мезогигрофитное (сырые эдафотопы) и появлением (исключительно в теневых условиях) доминирующей неморальнолесной группы фаций, а на самих днищах долин – биогеоценозов смешанной бореально-неморальной группы. На плакорных (элювиальных) типах МП платообразных слабо расчлененных пространств Самарской Луки господствуют леса неморальной группы (вязово-кленово-липовые). Интересно отметить отсутствие в этих лесах чисто неморального на-

почвенного покрова. До 30% травостоя здесь составляют бореальные виды. Наконец, специфическая лесо-лугово-степная фациальная группа приурочена главным образом к хорошо инсолируемым и дренируемым верхним выпуклым частям крутых склонов (ТЭ типам МП) с ксерофитными и мезоксерофитными эдафотопами, однако она встречается и на плакорях.

В результате активного проникновения бореальных и степных видов в неморальнолесной покров Жигулевских гор большинство топогеосистем содержат виды – представители всех трех зональных биоклиматических систем данного экорегиона. Значительный размах ниш бинарной ординации зональных представителей по группам биогеоценозов свидетельствует об их высокой взаимной конкуренции, которая может вызвать быстрое и существенное преобразование

всего облика лесного сообщества при фоновых климатических воздействиях.

Экотипы лесных биогеоценозов. На основе расчетов мер сходства и включения дескриптивных множеств (экосистемных объектов) по набору параметров их функционирования были построены соответствующие оргграфы (рис. 1), по которым выявились четыре экологические группы (экотипы) объектов: эвритопные (доминирующие), субэвритопные, субстенотопные и стенотопные (редуцированные, банальные). Они отличаются друг от друга различным уровнем метаболизма и соответствующей мерой устойчивости к климатическим сигналам. Среди эвритопов выделяются два региональных экологических оптимума функционирования лесных экосистем Чувашско-Самарского Поволжья – бореальный подтаежный и суббореальный неморальнолесной.

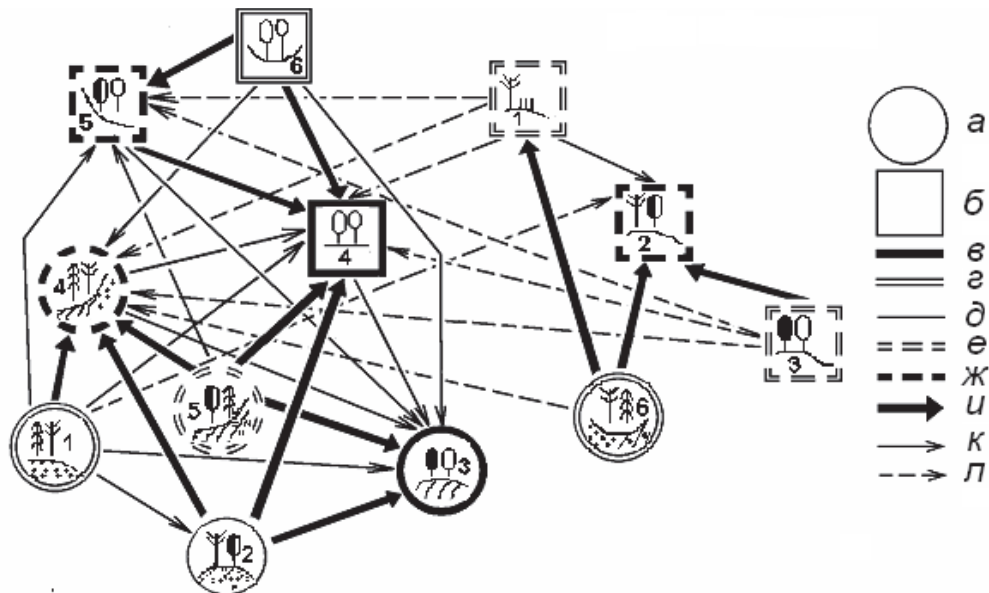


Рис. 1. Экотипы групп лесных биогеоценозов экорегионов Присурья (а) и Жигули (б) на оргграфе их отношений включения по полному набору параметров функционального фитоценоотического блока. Экотипы: *в* – эвритопы; *з* – субэвритопы; *д* – мезотопы; *е* – субстенотопы; *жз* – стенотопы. Направления включения при значении критического порога неразличимости $Z_{\text{крит}}$: *и* – 0,984; *к* – 0,970; *л* – 0,950. Расшифровку групп биогеоценозов см. в табл. 1.

Анализ структурной схемы показал, что общий уровень функционирования топоэкосистем, а также теснота латеральных межкомплексных взаимодействий на территории Национального парка Чаваш Вармане выше, чем в парке Самарская Лука. В условиях низкогорного рельефа Жигулей при дефиците атмосферного увлажнения преобладают функционально редуцированные лесные экосистемы. Одновременно происходит более резкое дробление функционального (и соответственно структурного) экологического пространства на относительно независимые фрагменты. Следовательно, на возвышенных равнинах Присурья может наблюдаться пространственно более упорядоченная и потому более предсказуемая картина климатогенных перестроек лесных

природных комплексов, основанная на векторной системе локальных ландшафтных сопряжений. В условиях же глубокого эрозийного расчленения Жигулевского массива должны возникать оргграфические барьеры на пути латерального распространения волн гидротермических сигналов, поэтому здесь следует ожидать гораздо большую пестроту ответной реакции лесных экосистем на потепление, нежели в Присурье.

В Жигулевском низкогорном массиве и по правобережью среднего Присурья доминирующими (эвритопными) экосистемами являются умеренно влажные *плакорные* неморальнолесные биогеоценозы (присурские дубо-липняки и жигулевские вязово-кленово-липовые леса). Им свойствен наиболее интенсивный метаболизм, соот-

ветствующий нормам восточноевропейских широколиственных лесов: максимальные величины живых фитомасс и продуктивности и наибольшая скорость разложения мертвой органики. Пониженный уровень функционирования имеют субдоминанты (субэвритопы): в Присурье – мезогидроморфные хвойные леса нижних частей склонов водноледниковой равнины; в Жигулях – сосново-широколиственные леса и липо-дубняки теневых и нейтральных склонов низкогорья и их подножий.

Редуцированные топоэкосистемы: субстенотопы и стенотопы, – отличаются минимальными запасами живой фитомассы, наименьшей продуктивностью фитоценозов и заторможенным биологическим круговоротом. Подобные метаболические признаки характерны для зональных условий северотаежных лесов Восточной Европы и/или подтайги резко континентальной Восточной Сибири. В Поволжье это, с одной стороны, ксероморфные остепненные сосновые боры древних песчаных дюн (Присурье) и крутых солнцепечных склонов (Жигули), а с другой – елово-сосновые заболоченные редины западин присурских зандров и субгидроморфные лиственные леса днищ малых глубоко врезанных долин Жигулевских гор. Налицо *достаточно высокая контрастность функциональных состояний лесных фитоценозов* в каждом из этих экорегионов, что

должно обеспечивать соответствующее многообразие их ответной реакции на одни и те же фоновые гидротермические сигналы.

Таким образом, на территории Чувашии-Самарского Правобережья высшая ступень функционирования и соответственно максимальная производительность свойственны плакорным мезофитным тенистым широколиственным лесам, произрастающим на водораздельных пространствах Приволжской возвышенности. Эти лесные сообщества обладают наибольшей способностью использования вещественно-энергетических ресурсов среды (тепла, влаги и минерального питания) и отличаются максимальными значениями живых фитомасс (древесных, кустарниковых и травянистых), первичной продуктивности и скорости разложения мертвого органического вещества.

Гидротермическая ординация метаболических параметров. Термо- и гидроэдафическая ординация метаболических характеристик лесных топоэкосистем 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 этими параметрами функциональные характеристики лесных сообществ обнаруживают наиболее тесные связи. Расчетные модели ординации представлены в табл. 5–7.

Таблица 5. 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)	МП	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	$2 \cdot 10^{-4}$	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	$1.1 \cdot 10^{-3}$	0.013
	KR	0.019	0	0.00008	0.00006	0.455	0.207	$1.5 \cdot 10^{-2}$	0.008
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2$	PC	17.46	-0.5772	0.03508		0.537	0.288	$2.5 \cdot 10^{-3}$	3.32
	$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	ML	44.08	-0.3611	0.00091		0.699	0.483	0
HU		82.54	-0.3988	0.00519		0.781	0.61	0	42.0
KY		14.65	-0.1457	0.000391		0.795	0.632	0	1.92
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	W	-0.8296	38.68			0.506	0.256	0	12.56
	D								
$y = \exp(b_0 + b_1/x_2)$	BW	3.04	19.51			0.687	0.472	0	39.0
	BS	3.706	15.42			0.611	0.374	0	39.3
	BV	0.576	14.03			0.489	0.239	0	2.56

Условные обозначения: МП – метаболические параметры (обозначения см. в тексте); x_1 – температура почвы на глубине 50 см (t_{50}); x_2 – запасы продуктивной влаги в слое почвы 0-50 см ($W-50$); x_3 – средневзвешенный возраст леса (τ); R – коэффициент корреляции; R² – коэффициент детерминации; P – уровень значимости (критерий Пирсона); S_y – стандартное отклонение. Полу жирным шрифтом выделены коэффициенты при значимых аргументах в уравнениях множественной регрессии.

На территории южной и типичной лесостепи (экорегионы Жигули и Присурье), где атмосферное увлажнение изначально имеет критические для лесной растительности значения (коэффициент увлажнения Высоцкого-Иванова составляет 0,95–1,05), четко выражено снижение продукционного потенциала лесных сообществ при повы-

шении летней температуры почвы и особенно уменьшении почвенного влагосодержания (табл. 5 и 6, рис. 2 а, б). Очевидно, в южных маргинальных лесах глобальное потепление должно привести к уменьшению количества CO₂, изымаемого фитоценозами из атмосферы при фотосинтезе. Восходящая ветвь биологического круговорота

будет вызывать здесь дополнительное повышение парникового эффекта атмосферы и тем самым усиливать глобальное потепление. Скелетная фитомасса должна сокращаться наибольшими темпами в плакорных дубравах жигулевского плато, а также в лесных сообществах речных долин. В то же время ксероморфные лесо-лугово-степные комплексы солнцепечных склонов (разреженные остепненные сосняки), почти не изменят базовых темпов продуцирования.

Возрастающий при глобальном потеплении дефицит влаги на зональном экотоне леса и степи затормозит разложение лесной подстилки и дре-

весного дубруса. С увеличением *ML* возрастает доля мертвой фракции в общей надземной фитомассе. Одновременно уменьшается количество надземной мортмассы, утилизируемой сапротрофами и используемой в последующих трофических цепях. Таким образом, здесь должно произойти общее понижение пропускной способности детритной ветви метаболизма, что вызовет накопление мертвой фитомассы и как результат – неизбежное замедление всего биологического круговорота, при одновременном интенсивном разложении гумуса (см. рис. 2 в) и резком снижении продуктивности лесов (см. рис. 2 а).

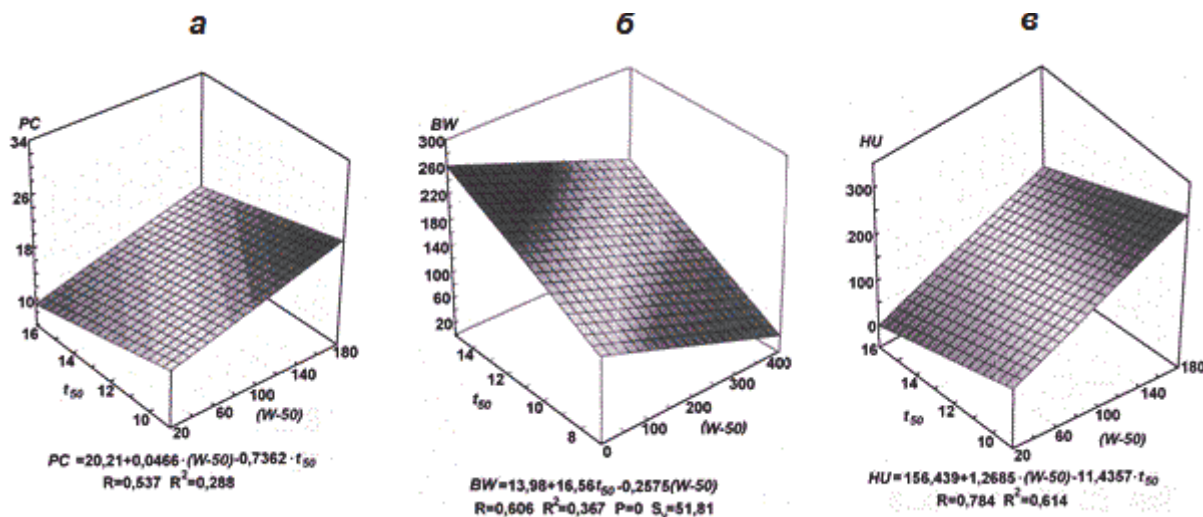


Рис. 2. Дубравы и сосняки Жигулевского низкогорного массива. Линейные поверхности распределения параметров продукционной (а) и детритной (б) ветвей биологического круговорота, а также лабильного гумуса (в) в пространстве почвенных гидротермических факторов. Приведены уравнения множественной регрессии

Таблица 6. Параметры моделей, описывающих изменения показателей малого биологического круговорота в биогеоценозах региональной экосистемы Присурье под влиянием трендов температуры почвы и почвенного влагосодержания в вегетационный период

Вид модели (расчетная формула)	МП	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	7.764	-0.3315	-0.005475	-0.01903	0.509	0.259	0.1·10 ⁻²	0.84
	BS	105.5	9.76	-1.001	0.7433	0.623	0.388		56.9
	PC	8.684	0	0.04027	0	0.464	0.215	0.5·10 ⁻³	2.71
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2$	BW	180.9	6.703	-1.523		0.788	0.621	0	46.65
	BV	21.93	-0.7415	-0.07135		0.664	0.44	0	3.09
	PV	5.95	0.2365	-0.03041		0.436	0.19	1.8·10 ⁻³	2.49
	HU	5.99	0	55.75		0.696	0.484	0	20.29
	KE	0.031	0	0.000339		0.669	0.447	0	0.014
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_1^2$	PS	24.87	-3.978	0.1814		0.636	0.404	0.1·10 ⁻³	0.48
	KU	-1.246	0.3912	-0.0179		0.668	0.446	0	0.06
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	BL	421.9	-4.972	0.01796		0.864	0.748	0	45.9
	KR	0.017	0.00026	0.00000042		0.587	0.344	0.5·10 ⁻³	0.009
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	BD	1.167	19.91			0.772	0.597	0	5.85
	ML	0.22	24.07			0.641	0.411	0	5.4
	KY	-1.72	25.07			0.564	0.318	0	1.46

Прим. Условные обозначения те же, что и в табл. 5.

Таблица 7. Параметры моделей, описывающих изменения показателей малого биологического круговорота в биогеоценозах региональной экосистемы Южное Верхневолжье (ПТЗ) под влиянием трендов температуры почвы и почвенного влагосодержания в вегетационный период

Вид модели (расчетная формула)	МП	Коэффициенты				Статистические характеристики			
		b_0	b_1	b_2	b_3	R	R ²	P	S _y
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	BS	637.2	30.67	-0.8285	0.8196	0.640	0.409	2·10 ⁻⁴	66.57
	PC	13.7	0	0.01636	0.02917	0.730	0.533	0	1.52
	BW	567.6	-30.14	-0.6817	0.8185	0.656	0.430	1·10 ⁻⁴	53.9
	BD	35.16	0	-0.08389	0.2243	0.659	0.434	0	7.58
	BL	195.4	0	-0.4784	1.047	0.555	0.308	7·10 ⁻⁴	11.2
	PC	15.07	0	0.00896	-0.03663	0.532	0.283	1·10 ⁻³	76.62
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2$	KE	0.0594	0.006561	0.00021		0.781	0.609	0	0.096
	KR	-0.08124	0.007092	0.000212		0.831	0.690	0	0.008
	ML	-10.57	2.449	-0.01638		0.547	0.300	8·10 ⁻⁴	0.077
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	BV	12.6	-0.02467	0.0000177		0.517	0.267	2·10 ⁻³	2.49
	HU	25.31	0.0159	0.0004196		0.577	0.333	4·10 ⁻⁴	.32
	KY	5.31	-0.02412	0.0000483		0.477	0.228	5·10 ⁻³	1.46

Прим. Условные обозначения те же, что и в табл. 5.

С переходом от южных маргинальных лесов к северной границе лесостепной зоны Среднего Поволжья и далее к смешаннолесной зоне термоаридный тренд вызовет все большее усиление процессов разложения мертвой органики и соответствующее уменьшение всех фракций мортмассы, в том числе лесной подстилки и гумуса. В смешанных лесах Южного Верхневолжья (полигон ПТЗ), отличающегося от Среднего Поволжья более высокой гумидностью (коэффициент увлажнения равен 1,52), наиболее чувствительными к термаридному климатическому тренду оказываются высоко гидроморфные биогеоценозы (рис. 3). Связь запасов древесины с влагосодержанием

почвы почти линейная (см. табл. 7): в интервале изменений ($W-50$) = 350–300 → 120–100 мм запас древесины возрастает в среднем с 5–15 до 35–50 т/га. Однако для ксероморфных лесных сообществ, где исходное ($W-50$) ≤ 80–100 мм, прогноз запасов фитомассы гораздо менее надежен. К изменению влагосодержания почвы достаточно чувствительны также надземная скелетная масса и массы корней. В целом же продукционная ветвь биологического круговорота здесь зависит преимущественно от возраста леса и гораздо слабее связана с изменениями гидротермического режима почв.

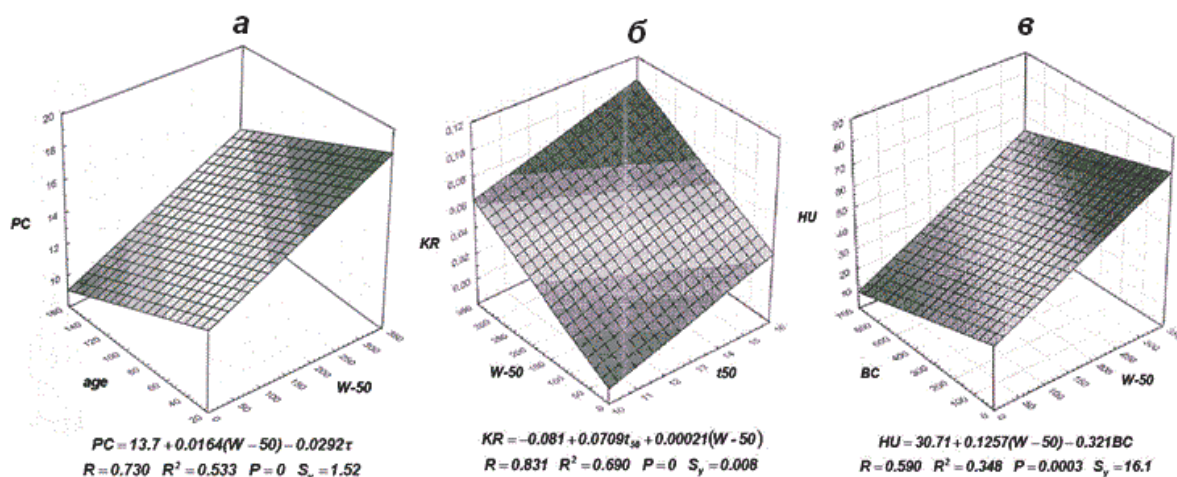


Рис. 3. Смешанные леса Южного Верхневолжья. Приокско-Террасный биосферный заповедник. Гидротермическая ординация метаболических параметров: общей продуктивности биогеоценозов (PC) и коэффициента оборота надземной фитомассы (KR), а также лабильного гумуса (HU).

Учтено корректирующее влияние возраста леса (age) и общего запаса живой фитомассы (BC).

Приведены уравнения множественной регрессии.

Даже в семигумидном Верхневолжье аридизация почвы вызовет снижение суммарной годичной продуктивности лесов, однако при этом произойдет увеличение скелетной древесно-кустарниковой массы. Наиболее эффективно на продукционном процессе скажется сокращение

запасов почвенной влаги. Само же повышение температуры почвы будут иметь гораздо меньшее значение.

В экорегионе ПТЗ коэффициент оборота надземной фитомассы (KR) резко снижается при иссушении почвы, но растет при повышении ее

температуры (см. рис. 3 б). Первый фактор превалирует, поэтому термоаридный климатический тренд должен вызвать общее снижение коэффициента полезного действия продукционного процесса (параметра *KE*).

Как видим, не только в семиаридных южно-лесостепных, но и в семигумидных подтаежных условиях для активного разложения мертвой массы в большинстве лесных экосистем изначально ощущается недостаток почвенно-грунтовой влаги, поэтому *аридизация почвы при глобальном потеплении должна привести к увеличению массы сухостое, валежа и лесной подстилки*.

Запасы гумуса в верхних слоях почвы определяются в первую очередь влагосодержанием почвы. Связь носит обратно пропорциональный характер: *по мере развития термоаридного тренда разложение и минерализация почвенной органики будут усиливаться и запасы гумуса снизятся* (см. рис. 3 в). Это увеличение будет максимальным в наиболее гидроморфных биогеоценозах. С возрастом леса это сокращение будет расти и достигнет максимума в перестойных лесах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Для различных зонально-региональных условий основного водосбора Волжского бассейна по местным геоморфологическим и гидроэдафическим факторам проведено упорядочивание плакорных и экстразональных лесных биогеоценозов в определенные ряды – региональные системы локальной природной зональности, которые адекватны вектору прогнозируемых изменений климата. С помощью этого методического приема проведена имитация основных направлений фитоценологических перестроек, что создает определенную эмпирическую основу для прогнозных ландшафтно-экологических построений.

2. В пределах каждой региональной экосистемы лесные сообщества отчетливо дифференцируются по их различной зональной принадлежности, поэтому в функциональных и структурных переходах экосистем локального уровня могут отразиться фоновые сдвиги зонально-региональной биоклиматической системы. Выявлена достаточно высокая контрастность функциональных состояний топокосистем в каждой региональной экосистеме, что должно обеспечивать соответствующее многообразие их ответной реакции на одни и те же фоновые гидротермические сигналы. По сменам зональных групп биогеоценозов можно оценить, насколько локальные метаморфозы способны преобразовать весь зонально-региональный фон данной территории под действием того или иного климатического тренда.

3. На основе ординационного (градиентного) анализа установлены корреляционные связи параметров автотрофного биогенеза и деструкционной ветви метаболизма, а также комплексных по-

казателей функционирования лесных биогеоценозов с характеристиками летнего гидротермического режима почвы в различных зонально-региональных условиях основного водосбора Волжского бассейна. По этим связям проведена эмпирическая имитация климатогенных изменений биологического круговорота, воссоздающая наиболее вероятную картину сдвигов в процессах продуцирования и разложения органического вещества при глобальном потеплении по всему спектру локальных ландшафтных сопряжений в каждой региональной экосистеме.

РФФИ № 11-05-00575-а

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Андреев В.Л.* Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с.
2. *Арманд А.Д.* Информационные модели природных комплексов. М.: Наука, 1975. 126 с.
3. *Быков Б.А.* Геоботанический словарь. Алма-Ата: Изд-во «Наука» Казахской ССР, 1973. 214 с.
4. *Высоцкий Г.Н.* Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.
5. *Геттнер А.* География. Ее история, сущность и методы. Пер. с нем. Л.–М.: Гос. изд-во, 1930. 416 с.
6. *Глазовская М.А.* Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с.
7. *Гориков В.Г.* Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. 470 с.
8. *Исаев А.С., Коровин Г.Н.* Углерод в лесах Северной Евразии // Круговорот углерода на территории России. НТП «Глобальные изменения природной среды и климата». М.: Мин-во науки и технологий РФ, 1999. С. 63–95.
9. *Коломыц Э.Г.* Полиморфизм ландшафтно-зональных систем. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1998. 311 с.
10. *Коломыц Э.Г.* Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 208 с.
11. *Кондратьев К.Я., Лосев К.С., Ананичева М.Д., Чеснокова И.В.* Естественнонаучные основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, Ин-т географии РАН, 2003. 239 с.
12. *Крапивин В.Ф., Свирежев Ю.М., Тарко А.М.* Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. М.: Наука, 1982. 272 с.
13. *Одум Ю.* Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
14. *Польнов Б.Б.* Географические работы. М.: Географгиз, 1952. 399 с.
15. Предстоящие изменения климата. Совместный Советско-Американский Отчет о климате и его изменениях / Под ред. М.И. Будыко, А.Д. Хекта и др. Л.: Гидрометеоздат, 1991. 272 с.
16. *Преображенский В.С.* О системе методов общей физической географии // Методы ландшафтных исследований. М.: Наука, 1969. С. 7-34.
17. *Пузаченко Ю.Г.* Методологические основы географического прогноза и охраны среды. М.: Изд-во УРАО, 1998. 212 с.
18. *Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.* Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.
19. *Розенберг Г.С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 265 с.
20. *Свирежев Ю.М.* Математические модели в экологии // Число и мысль. Вып. 5. М.: Знание, 1982. С. 16–55.

21. Семкин Б.И. Deskриптивные множества и их приложения // Исследования систем. 1. Анализ сложных систем. Владивосток: Тихоокеан. ин-т географии ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 83–94.
22. Симонов Ю.Г. Пути применения эргодической теоремы для палеогеографического анализа континентов // Вестник МГУ. Сер. V. География. 1966. № 5. С. 3–18.
23. Сочава В.Б. Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3–86.
24. Спрыгин И.И. Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья // Научное наследство. Т. 11. М.: Наука, 1986. 512 с.
25. Сукачев В.Н. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.
26. Тарко А.М. Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование. М.: Физматлит, 2005. 231 с.
27. Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Т. LXXI. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 123–132.
28. Эшби У.Р. Введение в кибернетику. Пер. с англ. М.: Изд-во Иност. лит-ры, 1959. 432 с.
29. Aber J, Nelson R.P., McNulty St. et al. Forest Processes and Global Environmental Change: Predicting the Effects of Individual and Multiple Stressors // BioScience. 2001. Vol. 51. № 9. P. 735–751.
30. Climate Change 1995. The Science of Climatic Change / J.T. Houghton, L.G. Meira Filho. B.A. Callander et. al. (eds). The Cambridge Univ. Press: Cambridge, UK, 1996. 572 p.

FACTOR-DYNAMIC ANALYSIS OF THE FOREST ECOSYSTEMS AND ITS PREDICTIVE SIGNIFICANT

© 2015 N.A. Surova

Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti

Methodical construction with the working title «Empirical Simulation of the Regional Bioclimatic Trend by Local Ecosystems» is presented. The regional systems of local zonality are caused by refraction of the zonal-regional bioclimatic background on the side of local geomorphological and hydroedaphic factors. Local empirical simulation of the thermo-arid bioclimatic trend predicted for different regions was made by factor ordination of the biogeocoenose series. Forest topo-ecosystems are distinctly differentiated by their diverse zonal affiliations. Such spatially ordered systems of local zonality are adequate to the vector of predicted climatic changes and consequently able to simulate the main directions and scales of ecosystem reconstructions, thus creating an empirical basis of environmental forecast constructions. 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 High and Middle Volga Region.

Key words: flat interfluvial and extrazonal forest ecosystems, zonal types of biogeocoenoses, thermo-arid bioclimatic trend, the simulation the main directions of ecosystem reconstructions, small biological cycle, ordination analysis.