ДОКЛАДЫ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК. НАУКИ О ЗЕМЛЕ, 2020, том 493, № 2, с. 107–112

ГЕОГРАФИЯ

УДК 630*114.6+574.4

ШИРОТНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАЧАЛЬНОЙ СТАДИИ РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2020 г. Д. В. Карелин[1,*], В. А. Мухин[2]

Представлено академиком РАН В.Н Большаковым 15.05.2020 г.
Поступило 15.05.2020 г.
После доработки 27.05.2020 г.
Принято к публикации 09.06.2020 г.

На примере макро-регионального профиля, охватывающего всю лесопокрытую зону равнинной части Западной Сибири, с использованием данных полевых наблюдений и экспериментов по разложению древесного дебриса, впервые установлены широтные закономерности начальных стадий потери массы древесины (3–11 лет) и дана количественная оценка вкладов факторов внешней среды и качества субстрата в скорость деструкции. Представленные данные по своему объему (выборка составила более 4000) и географическому охвату (55–67°) не имеют аналогов на территории России, а также за рубежом.

Ключевые слова: бореальные лесные экосистемы, древесный дебрис, разложение, экологические факторы, меридиональный градиент, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S2686739720080101

Наличие огромной по массе, медленно разлагающейся древесины в лесных экосистемах во многом определяет характерные скорости круговорота углерода и других биогенных элементов в наземной части биосферы [1, 2]. Их мобилизация и возврат в круговорот достигается в ходе, прежде всего, биологического разложения древесного дебриса (WD) грибами и микрофлорой. Тем не менее, многие аспекты этого биосферно-значимого процесса все еще остаются малоизученными [3–6]. Это осложняет точный прогноз реакции дыхания и нетто-баланса лесных и, в частности, бореальных экосистем на изменения климата. Особое внимание, по мнению экспертов, следует уделить уточнению скорости разложения древесного опада и отпада, а также выявлению ее количественных и качественных связей с внешними и внутренними факторами в разных пространственно-временных масштабах [2, 4].

Рассматриваемый период наблюдений и полевых экспериментов (1977–1990) относится к наиболее быстрому последнему этапу современного глобального потепления в России и мире в целом [9, 10]. Общий массив данных был получен вдоль меридианального профиля, проходящего по лесопокрытой части Западно-Сибирской равнины. Он включает более 4000 единичных наблюдений за скоростью разложения семи древесных пород в 17 районах от лесотундры на северном пределе леса (67°6′ с.ш., 71°28′ в.д.) до лесостепи на южном (55°24′ с.ш., 65°26′ в.д.). Для изучения начальных стадий разложения WD в подстилку закладывали образцы древесины основных лесообразующих пород. Образцы размером 20 см в длину и 1–3 см в диаметре готовили из живых ветвей лиственных (*Betula pubescens* L., *B. pendula* Roth., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar) и хвойных (*Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L., *Pinus sylvestris* L., *P. sibirica* DuTour) пород непосредственно в районах их произрастания. В каждом районе готовили по 70 образцов каждого вида, которые взвешивали во влажном состоянии, определяли диаметр, маркировали и выкладывали на подстилку. Экспозиция отдельных образцов составляла от 2.7 до 10.8 лет. Дополнительно брали по 15 образцов каждого вида для определения сухой массы: в полевых условиях определяли их влажную массу, а в лабораторных – высушивали при 105°C в течение 72 ч, взвешивали и рассчитывали долю абсолютно сухого вещества. Используя этот показатель, рассчитывали абсолютно сухую массу образцов, выкладываемых на подстилку. По убыли начальной массы за период экспозиции оценивали скорость разложения WD.

[1] *Институт географии Российской академии наук, Москва, Россия*

[2] *Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия*

**E-mail: dkarelin7@gmail.com*

Статистический анализ результатов проводили в пакете PRIMER V.7 (PRIMER-E Ltd), а также MS Excel и IBM SPSS Statistics v.20. На всем массиве данных был проведен непараметрический пошаговый множественный регрессионный анализ на матрицах сходства (DistLM: Distance based linear modeling) в пакете PRIMER V.7 (PRIMER-E Ltd). Особенностью метода DistLM является то, что он может применяться для анализа моделей, которые содержат одновременно качественные и количественные независимые переменные, и является существенно более мощным статистическим инструментом по сравнению с обычным регрессионным анализом [7]. В частности, он позволяет оценить относительный вклад отдельных независимых факторов в различных модельных ансамблях. Расчетная задача сводилась к 1000-кратному выполнению регрессионного анализа на массивах рандомизированных данных размерностью 6 327 903 повторности для 49 факторов (с учетом бинарного кодирования качественных переменных). В качестве зависимой переменной рассматривалась скорость потери абсолютно сухой массы древесных образцов (% в год), а в качестве независимых качественных переменных – географическая подзона (7; ZONE: лесотундра, предтундровые редколесья, северная, средняя и южная тайга, подтайга, лесостепь); тип лесной экосистемы (17; FOREST: например, ельник зеленомошный); тип леса по доминирующей древесной породе (7; TREE: например, пихтарники); доминирующая группа видов растений в нижних ярусах (4; SPECLOW: зеленые мхи, лишайники, травянистые, кустарнички); вырубка (2; CUT: да/нет); биотоп с доминированием лиственных/хвойных (2; CONLEAF); видовая принадлежность WD (5; SUBSTRATE): *B. pubescens*, *B. pendula*, *L. sibirica*, *P. obovata*, *P. sibirica*, *P. sylvestris*; принадлежность WD к хвойным/лиственным (2; SPECONLEAF). В качестве независимых количественных переменных рассматривали географическую широту (LAT); продолжительность экспозиции образцов (EXPO); номер календарного дня начала экспозиции (JD); календарный год середины интервала наблюдений (YEAR); начальную абсолютно сухую массу образцов (MASS).

Результаты анализа DistLM приведены в табл. 1 и 2. Благодаря большой выборке, почти все независимые переменные (кроме JD) оказались высоко значимы. Средняя скорость потери массы образцов по всей базе данных составила 5.81 ± ± 0.05% в год, медиана 5.44 (n = 3561, в диапазоне от 0.1 до 21.95% в год) за период экспозиции от 2.7 до 10.8 лет (медиана: 3.8). При этом скорость разложения в первые 2.7–3.8 года была выше, чем за 4–10.8 года (t-тест, 6.09 > 5.49% в год, $p < 0.0001$), а скорость разложения WD лиственных пород выше, чем хвойных (t-тест, 6.17 > 5.66% в год, $p < 0.0001$), что соответствует литературным данным [4]. Различия в начальной массе образцов были невелики (32.9 ± 0.23 г абс. сух. массы, n = = 3561), что определялось их изначально заданной одинаковой длиной, и были связаны только с несколько различным диаметром образцов и плотностью древесины. Тем не менее, переменная MASS замыкает в табл. 1 список наиболее значимых, объясняя 0.4% общей дисперсии (r_p = = –0.1, $p < 0.01$). Это отвечает значимости и направлению обратной связи диаметра WD с разложением, хорошо известного как один из предикторов скорости деструкции [4]. Календарный год, несмотря на краткость общего периода наблюдений (13 лет), оказался положительно связан со скоростью разложения (r_p = 0.14, $p < 0.01$), что можно рассматривать как эффект влияния прогрессирующего потепления, наблюдаемого в этот период в Западной Сибири [10], поскольку температура среды также входит в число важнейших предикторов деструкции древесины [8].

Как показал анализ единичных факторов скорости разложения в таежной зоне (табл. 1), наибольший эффект имеют тип лесной экосистемы (FOREST), географическая подзона (ZONE), видовая принадлежность древесного дебриса (SUBSTRATE), а также тип леса по доминирующей породе (TREE) и широта (LAT), объясняя по отдельности 20%, 15%, 14%, 10% и 10% различий соответственно. Все остальные значимые факторы по отдельности оказывают крайне слабое (от 0.2 до 5%), хотя и статистически значимое, за счет большой выборки, влияние.

Проведенный на имеющемся материале множественный регрессионный анализ с пошаговым включением значимых факторов и с учетом их взаимовлияния (табл. 2), показал, что основным фактором варьирования скорости разложения, согласно оптимальной по объясняющей способности модели, является тип лесной экосистемы (FOREST: 20%) и вид субстрата (SUBSTRATE: 8%). Значимый эффект оказывают также календарные годы наблюдений (YEAR: 2%), широта (LAT: 1%) и начальная масса субстрата (MASS: 0.4%). Все эти факторы совместно объясняют 31% наблюдаемых различий. Как видим, среди пяти наилучших предикторов общей регрессионной модели не оказалось фактора географической подзоны (ZONE) и сократился вклад широты (LAT). Это объясняется зависимостью между предикторами. В данном случае с принадлежностью к подзоне четко скоррелирован тип леса (FOREST) и, несколько слабее – вид WD (SUBSTRATE); они и “перетягивают” на себя в этой модели объясненную изменчивость. Поэтому после их включения в модель, подзона, сама по себе, уже не играет роли в качестве предиктора. Если же исключить из анализа переменную FOREST, то ведущим по влиянию фактором ока-

Таблица 1. Непараметрический пошаговый множественный регрессионный анализ на матрицах сходства (DistLM), примененный ко всей базе данных по скорости разложения древесного дебриса в лесной зоне Западной Сибири: влияние отдельных независимых переменных

Независимые переменные	Pseudo-F	*p*	% объясненной дисперсии	res.df	regr.df
FOREST	58.376	0.001	**19.821**	3542	16
ZONE	103.23	0.001	**14.851**	3551	7
SUBSTRATE	144.47	0.001	**13.989**	3553	5
TREE	63.422	0.001	**9.680**	3551	7
LAT	380.24	0.001	**9.660**	3556	2
SPECLOW	57.981	0.001	4.666	3554	4
YEAR	66.282	0.001	1.830	3556	2
EXPO	51.273	0.001	1.421	3556	2
MASS	25.893	0.001	0.723	3556	2
SPECONLEAF	18.922	0.001	0.530	3556	2
CONLEAF	10.523	0.002	0.295	3556	2
CUT	8.0344	0.006	0.225	3556	2
JD	1.7655	0.183	0.050	3556	2

Примечание. Pseudo-F – псевдо-критерий Фишера, *p* – уровень значимости вклада переменной, res.df – остаточное число степеней свободы, regr.df – число степеней свободы регрессии. Переменные обозначены в тексте. Полужирным шрифтом выделены наиболее значимые переменные.

Таблица 2. Пошаговый множественный регрессионный анализ на матрицах сходства (DistLM), примененный ко всей базе данных по скорости разложения древесного дебриса в лесной зоне Западной Сибири: общая регрессионная модель

Включенные в модель переменные	Скорректированный R^2	Pseudo-F	*p*	Prop.	Cumul.	res.df	regr.df
+FOREST	0.19482	58.376	0.001	**0.19821**	**0.19821**	3542	16
+SUBSTRATE	0.27302	96.257	0.001	**7.8692E-2**	**0.27691**	3538	20
+YEAR	0.29194	95.512	0.001	**1.9013E-2**	**0.29592**	3537	21
+LAT	0.30046	44.106	0.001	**8.6741E-3**	**0.30459**	3536	22
+MASS	0.30447	21.393	0.001	**4.1831E-3**	**0.30878**	3535	23
+ZONE	0.30447	Notest		6.8435E-15	0.30878	3535	23
+TREE	0.30447	Notest		1.7017E-15	0.30878	3535	23
+SPECLOW	0.30447	Notest		5.3973E-16	0.30878	3535	23

Примечание. Pseudo-F – псевдо-критерий Фишера, *p* – уровень значимости вклада переменной, Prop. – доля объясненных ею различий, Cumul. – накопленный % объясненной дисперсии, res.df – остаточное число степеней свободы, regr.df – число степеней свободы регрессии. Переменные обозначены в тексте. Полужирным шрифтом выделены наиболее значимые переменные.

жется именно подзона. Тем не менее, широта в итоговой модели осталась, хотя и играет здесь вспомогательную роль. Это позволяет оценить относительный вклад, как зональных типов экосистем, за которыми скрывается действие факторов внешней среды (таких как температура воздуха и почвы, режим увлажнения и др.), так и качества самого разлагаемого субстрата (вид дерева, диаметр остатков и др.). Полученное соотношение составляет 73:27% в пользу факторов внешней среды.

Для оценки скорости разложения древесины в различных частях бореальной лесной зоны, полезно связать этот показатель с одним из рассмотренных количественных факторов. Как выяснилось, для этого наилучшим образом подходит сочетание факторов географической подзоны и широты, но только если объединить данные по разложению WD, полученные для подзон южной тайги и подтайги, а также лесотундры и предтундровых редколесий – в общие подзоны. На рис. 1 показано, что в этом случае данные по широте,

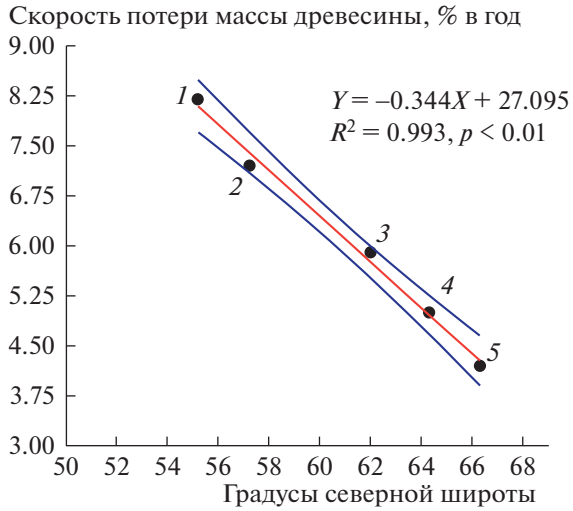

Рис. 1. Широтная зависимость (градусы с.ш.) начальной скорости разложения WD (% в год) в лесной зоне Западной Сибири в 1977–1990 гг. Приведены средние значения скорости разложения для пяти географических подзон (*1* – лесостепь, *2* – южная тайга, включая подтайгу, *3* – средняя тайга, *4* – северная тайга, *5* – лесотундра и предтундровые редколесья), уравнение линейной регрессии и 95% доверительный интервал. Размеры выборок при расчетах средних значений для отдельных географических подзон составляют от 138 до 1410.

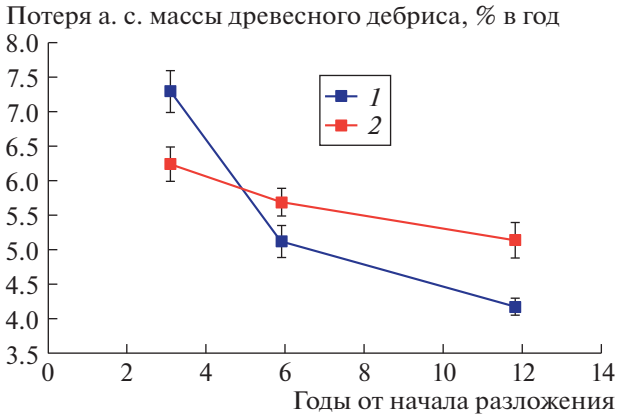

Рис. 2. Сравнение скорости потери массы WD в начальный период разложения (2.7–10.8 лет) (*1*) в лесных биотопах с преобладанием той же древесной породы, и (*2*) в биотопах с преобладанием других древесных пород (Свердловская обл., подтайга; 1976–1987). Приведены средние и их стандартные ошибки. Все попарные различия значимы (*t*-тест, $p < 0.001$). Размеры выборок для отдельных точек на графике составляют от 76 до 244. Пояснения в тексте.

сгруппированные по пяти полученным в результате объединения подзонам, приводят к хорошо выраженному линейному приросту потери начальной массы WD со скоростью 0.344% на каждый градус широты в направлении С–Ю. Границами применимости этого регрессионного уравнения являются северный и южный пределы распространения лесов в Западной Сибири, диаметр WD (1–3 см), начальный период разложения (до 11 лет), а также, вероятно, период климатической нормы 1960–1990 гг. Побочным результатом в этом случае можно считать то, что для оценки скоростей разложения WD, выделение в качестве отдельных зональных образований подтайги или предтундровых редколесий – не имеет смысла.

В качестве отдельной задачи рассматривали сравнение скоростей разложения WD, принадлежащего к разным видам деревьев, в тех же типах лесов, где они формируются естественным образом (сюда относится подавляющая часть полученных данных, которая стала основой проведенного выше анализа), и в лесах, для которых эти породы деревьев являются поставщиками “чужеродного субстрата”. Целью была проверка гипотезы о том, что древесный субстрат быстрее разлагается в биотопе, для которого он является естественным (ель – для ельников, сосна – для

сосняков, и т.д.). Сравнение было проведено по данным наблюдений на одном из участков подтайги (окрестности г. Талица, Свердловской обл., 56°94′ с.ш., 63°66′ в.д.; 1976–1987 гг.). Общий размер выборки для вариантов леса с "естественным" древесным субстратом составил 279, для вариантов лесов с "чужеродным" субстратом – 551. В сравнении участвовало три древесных эдификатора, встречающихся в этом районе и, вместе с тем, широко распространенных в лесах Западной Сибири: *P. obovata*, *B. pendula*, *P. sylvestris*. Всего по принципу "каждый с каждым" было рассмотрено 12 сочетаний трех видов WD (ель, береза, сосна) и четырех типов леса (ельники, березняки, сосняки и осинники).

Средняя за весь период наблюдений скорость разложения оказалась несколько выше у "чужеродного" субстрата (5.79 > 5.36% в год; *t*-тест, $p = 0.046$). Но следует учесть, что значимость различий во многом обязана большому размеру выборки, а сами различия невелики (7%). Вероятнее всего, с дальнейшим увеличением периода экспозиции WD эти величины станут сходными. Вместе с тем, различия касающиеся динамики разложения естественных и чужеродных образцов намного более значительны (рис. 2). Если в первые 3–4 года скорость разложения WD была существенно выше в "своих" биотопах, то в последующие годы она оказалась ниже, чем в "чужих". Преобладание аутентичных и адаптированных к данному субстрату комплексов ксилотрофных грибов и сопутствующей им микрофлоры в "своих" биотопах и замедленное освоение "чужого" субстрата – служит здесь наиболее вероятным объяснением.

Полученные результаты впервые обобщают многолетние наблюдения и эксперименты по начальным стадиям разложения древесного дебриса в одном из крупнейших лесных регионов мира в период наиболее активного этапа современного потепления. В частности, с высокой достоверностью показано, что скорость потери массы древесины линейно зависит от географической широты, увеличиваясь с севера на юг; относительные вклады факторов внешней среды и качества древесного субстрата составляют 73:27% в пользу первых; скорость разложения может значимо увеличиваться даже на относительно небольших интервалах наблюдений (13 лет) в активный период потепления климата, а также меняться в очень небольшом диапазоне (1–3 см) диаметра ветвей; комплексы ксилотрофных грибов и сопутствующей им микрофлоры специализируются на разложении отдельных видов деревьев, что отражается в большей скорости деструкции, по сравнению с "чужеродным" для данного биотопа субстратом. Найденные количественные закономерности могут быть использованы для настройки и уточнения макро-региональных и биосферных моделей круговорота органического вещества в зависимости от изменений климата.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны проф. д.б.н. А.И. Азовскому (биологический ф-т МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в статистических расчетах.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках госзаданий № 0148–2019–0006 Института географии РАН (Д.В. Карелин) и № АААА–А19–119031890084–6 Института экологии растений и животных УрО РАН (В.А. Мухин).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Заварзин Г.А.* Углеродный баланс России // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: материалы Совета-семинара при Президенте РАН. М.: Наука, 2006. С. 134–151.
2. *Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А., Борисов А.В., Воронин П.Ю., Демкин В.А., Демкина Т.С., Евдокимов И.В., Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Комаров А.С., Курганова И.Н., Ларионова А.А., Лопес де Гереню В.О., Уткин А.И., Чертов О.Г.* Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
3. *Мухин В.А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1993. 230 с.
4. *Карелин Д.В., Уткин А.И.* Скорость разложения крупных древесных остатков в лесных экосистемах // Лесоведение. 2006. № 2. С. 26–33.
5. *Заварзин Г.А., Заварзина А.Г.* Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод // Микробиология. 2009. Т. 78. № 5. С. 579–591.
6. *Гитарский М.Л., Замолодчиков Д.Г., Мухин В.А., Диярова Д.К, Грабар В.А., Карелин Д.В., Иващенко А.И., Марунич А.С.* Сезонная изменчивость эмиссии диоксида углерода при разложении елового валежа южной тайги Валдая // Лесоведение. 2020. № 3. С. 239–249.
7. *Anderson M.J., Gorley R.N., Clarke K.R.* PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. Plymouth: PRIMER-E Ltd., 2008. 214 p.
8. *Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., et al.* Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems // Adv. Ecol. Res. 1986. V. 15. P. 133–302.
9. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.
10. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. Москва: Росгидромет. 2019. 79 с. (http://www.meteorf.ru/upload/pdf_download/o-klimate-rf-2018.pdf)

LATITUDINAL PATTERNS OF EARLY STAGES OF WOODY DEBRIS DECAY IN FOREST ZONE OF WEST SIBERIA

D. V. Karelin[a,#] and V. A. Mukhin[b]

[a] *Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

[b] *Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation*

[#] *E-mail: dkarelin7@gmail.com*

Presented by Academician of the RAS V. N. Bol'shakov May 15, 2020

Large data set on decomposition rates of coarse woody debris (sample size >4000) was collected in field mass loss experiments along the macro-regional profile crossing the entire forest zone of the West Siberian plain (Russia). The profile had passed through all latitudinal variety of boreal forest ecosystems from forest tundra in the North (67°) to forest steppe in the South (55°). The latitudinal regularities of the initial stage of woody debris decay (3-11 yr) were established and a relative contribution of environmental factors and substrate quality to decomposition rate was made. The presented data by its volume and geographical coverage have no analogues in Russia and abroad.

Keywords: boreal forest ecosystems, woody debris, decomposition rate, environmental factors, meridional gradient, Western Siberia