УДК 581.52/581.524.3:574.9

# ОПЫТ РЕГИОНАЛЬНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ (НА ПРИМЕРЕ ОКСКОГО БАССЕЙНА)

**© 2011 Э.Г. Коломыц[1], А.С. Керженцев[2], Л.С. Шарая[1]**

[1] Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти
[2] Институт фундаментальных проблем биологии РАН, г. Пущино

Поступила 11.11.2010

С помощью разработанных авторами методов рассчитаны индексы резистентной и упругой устойчивости лесов и построены соответствующие карты. Проведена ординация лесных формаций Окского бассейна по градиентам индексов устойчивости. Выявлена картина первоначальной чувствительности лесных экосистем к внешним воздействиям и их последующего восстановительного потенциала.

***Ключевые слова***: моделирование, лесные экосистемы, Окский бассейн.

Любой экологический анализ территории не может обойтись без оценок устойчивости рассматриваемых объектов к внешним воздействиям. «Устойчивость представляет собой кульминационную точку всех экологических зависимостей … Значимость новых данных и важность новых идей, несомненно, будут оцениваться по их вкладу в понимание этого экологического синтеза – устойчивости природных систем» [30, с. 394]. Значение устойчивости как экологического синтеза определяется тем, что данное свойство природной среды является замыкающим звеном в сети межкомпонентных связей, определяющих функциональную организацию гео(эко-)систем. На параметрах устойчивости концентрируется наибольшее число значимых ландшафтно-экологических связей, что и обусловливает высокую индикационную способность этих параметров [18, 19].

Устойчивость лесных формаций существенно зависит от вида самого внешнего воздействия, как естественного (прежде всего низкочастотных изменений климата), так и антропогенного: выборочных или концентрированных рубок леса, бессистемного выпаса скота, загрязнения атмосферы и почвы промышленными поллютантами, наконец, чрезмерной рекреационной нагрузки. Изучение проблемы устойчивости лесов имеет солидную историю, и ей посвящена весьма обширная литература. Еще Г.Ф. Морозов [25] ставил перед лесоводами задачу такого рационального лесопользования, чтобы лес мог сохранить свою «биологическую устойчивость и производительность», с возможностью быстрого естественного возобновления коренных типов леса, которые отличаются, как он полагал, более высокой устойчивостью по сравнению с их антропогенными дериватами.

## АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Среди таких изменений в первую очередь отмечаются следующие [9, 12, 13, 16, 21, 28, 31 и др.]: 1) общая аридизация почвенно-растительного покрова, с повышением летних температур почвы и со снижением ее влагосодержания; 2) морфологические изменения в древостое (замедление роста, изреживание кроны, суховершинность, повреждение энтомовредителями и болезнями и др.); 3) изменение структуры древостоя в сторону преобладания вторичных (малоценных) лесообразующих пород; 4) общее снижение первичной продуктивности лесных фитоценозов и падение экологической эффективности самого продукционного процесса в лесах; 5) повышение скорости разложением лесной подстилки – основного резервного фонда лесной экосистем, что приводит к нарушению баланса в малом биологическом круговороте; 6) общее олуговение травянистого покрова, со сменой лесных видов сорно-луговыми; 7) развитие тропиночной сети и общее уплотнение лесной подстилки и верхних горизонтов почвы; 8) постепенное угнетение подроста и подлеска, с подавлением возобновления коренных пород, изреживание древостоя, исчезновение эпифитных лишайников. Антропогенная дигрессия лесов вызывает изменения в видовом составе и численности почвенно-подстилочных беспозвоночных, что также нарушает сбалансированность биологического круговорота.

Все перечисленные процессы приводят к общему упрощению структуры лесных экосистем и к соответствующему снижению устойчивости лесов, к потере ими своих важнейших природоохранных функций, поскольку нарушается сложившаяся в ходе естественных сукцессий вся система адаптации фитоценозов к данным условиях экотопа [16].

Структурно-функциональное «расшатывание» лесной экосистемы ведет к негативным изменениям в водном балансе лесопокрытой террито-

*Коломыц Эрланд Георгиевич*, д.б.н., проф., *Керженцев Анатолий Семенович*, д.б.н., проф.; *Шарая Лариса Станиславовна*, к.б.н., с.н.с.

рии – прежде всего к переводу значительной части почвенно-грунтового стока в сток поверхностный и к изменению соотношений расходных статей водного баланса (суммарного испарения и стока), что нарушает устойчивость годового водного режима всего речного бассейна, с развитие эрозионных процессов [5, 23, 27]. В условиях избыточного атмосферного увлажнения сплошные рубки леса приводят к заболачиванию территорий, а при недостатке влаги вызывают общее падение годового стока, с обмелением, даже исчезновением, малых и средних водотоков. Вследствие «неистощимого и расширенного лесопользования», а также интенсивной распашки за последние 130 лет Подмосковье потеряло 28% своих рек, а в лесостепной зоне Окского бассейна площадь смытых пахотных почв достигла 10-20% [1]. При интенсивном загрязнении атмосферы и почвы (особенно в условиях высокоурбанизированной среды) ведущая роль в биологическом круговороте переходит от автотрофного биогенеза (анаболизма) к детритной ветви (катаболизму), что является одной их форм адаптации лесного сообщества к геохимическому воздействию с целью поддержания своей устойчивости [21]. Таким образом, оценка устойчивости лесов, особенно применительно к лесодефицитным территориям, имеет прямое отношение к решению научно-практических задач сохранения лесных (а с ними и водных) ресурсов того или иного экорегиона.

## МЕТОД РАСЧЕТА УСТОЙЧИВОСТИ ГЕО(ЭКО-)СИСТЕМ

Известные в ландшафтной экологии подходы к оценке устойчивости природных комплексов остаются преимущественно качественными (с такими дефинициями, как «устойчивость слабая, средняя, высокая» и т.п.). В работе [31] представлен один из наиболее детальных качественных анализов устойчивости лесов при климатических изменениях, а также в условиях лесохозяйственной деятельности, влияния копытных и грызунов, а также промышленных выбросов. Однако основанные на качественных субстратных признаках оценки реакции гео(эко-)систем на внешние воздействия носят лишь самый общий характер и нередко оказываются весьма субъективными. Элементы формализации в оценки устойчивости зонально-региональных природных комплексов были внесены при ландшафтно-экологическом анализе территории зоны БАМ [4]. В соответствии с уровнями теплообеспеченности ландшафтов и их первичной биопродуктивности намечены пять баллов устойчивости выделенных ландшафтно-экологических систем. При этом осталось неясным, о каком типе устойчивости и по отношению к каким видам воздействий идет речь, поэтому представленные категории устойчивости носят слишком абстрактный характер и носят все-таки качественный характер.

Нами был применен более строгий количественный подход, опирающийся на такие характеристики малого биологического круговорота, которые, с одной стороны, вносят основной вклад в устойчивость гео(эко-)системы, а с другой – вполне доступны для измерений и получения массового эмпирического материала [18, 19]. Опишем идеологию и существо этого метода, а также его реализацию на примере лесных формаций Окского бассейна.

Прежде всего необходимо различать *два альтернативных типа устойчивости экосистем*, по Ю. Одуму [26], – *резистентную и упругую* (точнее *пластично-упругую*). Эти типы в совокупности отображают режим перманентной адаптации природных экосистем к постоянным изменениям факторов среды [17]. Резистентная, или инерционная, устойчивость понимается как способность системы не изменять под внешним воздействием параметров своего функционирования, в том числе не снижать существенно уровень продуктивности и не накапливать или, наоборот, не истощать запас мертвой фитомассы – прежде всего массы лесной подстилки. Все эти функциональные признаки экосистемы определяют принадлежность ее к определенному таксону классификации [17]. Резистентная устойчивость характеризует степень чувствительности экосистемы к первоначальным сигналам внешних воздействий. Система начинает трансформироваться, когда сигнал превышает определенный порог ее чувствительности.

Пластично-упругая же, или динамическая, устойчивость характеризует способность системы к восстановлению равновесия, нарушенного воздействием, т.е. к определенному возврату указанных характеристик метаболизма к прежним значениям, либо к частичному или полному переходу системы в новое устойчивое состояние. В последнем случае как раз и проявляются свойства пластичности экосистемы, обусловленные механизмами адаптации [по 17]. Пластично-упругая устойчивость, проявляется в динамике как экогенетических (восстановительных), так и экзогенных сукцессий, по [35], стремящихся привести систему, соответственно в первоначальное либо новое устойчивое состояние.

Одни и те же гео(эко-)системы имеют разную степень устойчивости каждого из двух типов в зависимости от вида и интенсивности самого внешнего воздействия.

Основная задача, которую предстояло решить, состояла в том, чтобы получить численные показатели устойчивости лесных сообществ на основе их функциональных параметров, провести бинарную ординацию растительных формаций по их устойчивости различного типа, установить тесноту этих экологических этих связей в различных зонально-климатических и геоморфологических условиях.

Для экологических оценок состояния лесного растительного покрова приоритетное значение имеет упруго-пластичная устойчивость как более емкая характеристика функционирования лесных экосистем (для краткости будем в дальнейшем называть ее упругой). При расчете ее меры мы исходили из следующих известных положениях экологии: упругая устойчивость фитоценологической системы возрастает с повышением ее продуктивности [7, 33], с увеличением пропускной способности детритной ветви метаболизма [3, 10], а также с ускорением оборачиваемости фитомассы [26].

Мера устойчивости находилась путем исчисления территориальных вариаций ($\Delta S$) некоторой функции состояния гео(эко-)систем в пределах определенной статистической выборки. Характеризуя устойчивость системы как относительный дефицит ее изменчивости, можно записать для индекса потенциальной устойчивости *IS* следующее выражение:

$$IS = 1 - \Delta S, \quad \Delta S = S_{опт} - S_i, \qquad (1)$$

где $S_{опт}$ и $S_i$ – соответственно оптимальное и *i*-е значения функции состояния системы. Репрезентативной функцией состояния экосистемы служит, как известно, соотношение *M/B*, где *M* – скорость метаболизма, *B* – биомасса [26]. В малом биологическим круговороте ключевое значение имеют два метаболических процесса: относительная скорость продуцирования зеленого вещества (с генеративными органами) и скорость его разложения. Они могут быть выражены, соответственно, двумя дискретными параметрами – *KR* и *KY*.

Параметр *KR* – коэффициент годичного оборота надземной фитомассы как отношение годичной продукции зеленой массы (+ массы генеративных частей и побегов) к общей надземной фитомассе; он указывает на ту долю общего органического вещества, которая участвует в годовом ее круговороте; выражается в долях 1.

Параметр *KY* – подстилочно-опадный коэффициент, [по 3]; мы его называем коэффициентом годичной деструкции надземной фитомассы [18, 19]; он представляет собой отношение массы лесной подстилки (либо ветоши для луговой экосистемы) к массе ежегодно продуцируемого зеленого вещества всех растительных ярусов; выражается в числах лет, необходимых для накопления данной массы лесной подстилки, или ветоши (в случае, например, ее какого-либо катастрофического уничтожения) при имеющихся скоростях ежегодного поступления в опад и последующего разложения органического вещества.

Устойчивость экосистемы, может быть представлена в известном приближении как функция указанных коэффициентов:

$$M/B = f\,(KR\,, KY). \qquad (2)$$

Исходя из этого и используя меру евклидового расстояния, получаем следующее выражение для расчета *индекса потенциальной упругой устойчивости Iупр* *i*-й гео(эко-)системы:

$$Iупр = \sqrt{(\Delta KR)^2 + (\Delta KY)^2}\,, \qquad (3)$$

где $(\Delta KR) = (KR_{max} - KR_i) / (KR_{ma} - KR_{min})$;
$(\Delta KY) = (KY_i - KY_{min}) / (KY_{max} - KY_{min})$.

Индекс устойчивости, таким образом, оценивается в безразмерных единицах. Если $KR_i \to KR_{max}$ и $KY_i \to 0$, то $IS \to 1$. Это означает, что для обеспечения достаточно высокой устойчивости экосистемы процессы годичного продуцирования и разложения органического вещества должны быть в наибольшей степени сбалансированы на фоне максимальной скорости обновления зеленой массы. В этих условиях максимальна способность системы к нейтрализации внешнего воздействия. С другой стороны, при $KR_i \to KR_{min}$ и $KY_i \to KY_{max}$ устойчи-вость системы наименьшая. В этом случае $Iупр = 1 - \sqrt{2}$, т.е. индекс принимает отрицательные значения, во избежание чего его необходимо нормировать. Для вычисления нормированного индекса потенциальной упругой устойчивости *Īупр* нами предложено использовать выражение

$$Īупр = 1 - [\sqrt{(\Delta KR)^2 + (\Delta KY)^2}\,] / \sqrt{2}\,. \qquad (4)$$

Нормированный индекс изменяется в пределах $0 \le Ĭупр \le 1$.

Аналогично можно вычислить индекс *потенциальной резистентной устойчивости Īрез* *i*-й гео(эко-)системы. В этом случае за точки отсчета (оптимумы) следует принять минимальным значение параметра *KR* и максимальным – параметра *KY*. Индекс резистентной устойчивости будет стремиться к единице при $KR_i \to KR_{min}$ и $KY_i \to KY_{max}$.

Обе приведенные меры устойчивости можно использовать при оценках гео(эко-)систем на внешние воздействия различных видов. Параметр *Īупр* характеризует устойчивость гео(эко-)систем в первую очередь к геохимическому воздействию (загрязнению природных сред), однако в неявном виде он отображает и ее сопротивляемость механическим нарушениям при рекреации и выпасе скота, а также потенциальную скорость прохождения восстановительных сукцессий после того или иного катастрофического воздействия (например, пожара или сплошной вырубки). При необратимых изменениях факторов среды (например, климата) это будут экзогенные сукцессии метаморфического тренда.

Поскольку минимальные и максимальные значения коэффициентов оборота и деструкции фитомассы берутся из конкретной статистической выборки, то очевидно, что рассчитываемый индекс характеризует не абсолютную, а относительную устойчивость каждой гео(эко-)системы в пределах территории, которой эта выборка соответствует. Параметры *Īупр* и *Īрез* указывают на ту долю ус-

тойчивости от максимально возможной в данных территориальных пределах, которая свойственна *i*-му природному комплексу. В неявном виде индекс упругой устойчивости отображает известный закон необходимого разнообразия [36, 38], который гласит: для устойчивого самосохранения системы разнообразие ее состояний, или реакций (адаптаций), должно быть не меньше разнообразия внешних воздействий.

## ИСХОДНЫЙ ЭМПИРИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Аналитическое и картографическое моделирование устойчивости растительных формаций Окского бассейна проведено нами путем построения их *дискретных эмпирико-статистических моделей* по классификации [32]. Моделирование устойчивости было основано на материалах крупномасштабных ландшафтно-экологических съемок, проведенных в 1987-1996 гг. по специально разработанной методике на шести экспериментальных полигонах Среднего и Верхнего Поволжья [19]. Полигоны охватывают практически весь спектр зональных экосистем – от южной лесостепи до южной тайги.

В пределах каждого полигона на основе 40–65 пробных площадей было выделено шесть фациальных (биогеоценотических) групп, охватывающих основное разнообразие типов леса и расположенных по вектору катены, т.е. локального ландшафтного сопряжения – от элювиальных (Э) и трансэлювиальных (ТЭ) типов местоположений (МП) через транзитные (Т) и трансаккумулятивные (ТА) до аккумулятивных (А) и супераквальных (Saq), согласно классификации [8]. С последним (Saq) звеном катены по уровню эдафического увлажнения сближаются элювиально-аккумулятивные (Эа) МП – слабо дренируемые понижения междуречий. Аналогично выделялись и мезомасштабные типы местоположений.

Элювиальному типу локальных МП свойственна *плакорная группа фаций* как локальный зональный представитель в данном экорегионе, по определению [6]. Остальные звенья катены отнесены к различным *экстразональным типам фаций*, по определению [34], которые характеризуют условия других регионов, нередко весьма удаленных. Спектр локальной экстразональности образуются в результате последовательного замещения в указанном парагенетическом ряду литоморфного экологического фактора фактором гидроморфным. Анализ катенарной организации природных экосистем позволяет вскрыть новые закономерности их связей с рельефом, климатом и историческими факторами [36].

На каждой пробной площади измерялись или рассчитывались до 80 структурно-функциональных состояний лесных биогеоценозов [19]. Материалы, собранные на эспериментальных полигонах, позволили рассчитать и закартировать параметры устойчивости лесных сообществ ранге биогеоценозов и их групп. Переход с локального уровня оценок устойчивости лесов Окского бассейна на региональный осуществлялся с помощью разработанного нами метода *индукционно-иерархической экстраполяции*, который является принципиально новым способом регионального тематического картографирования, основанным непосредственно на материалах полевых ландшафтно-экологических съемок [20].

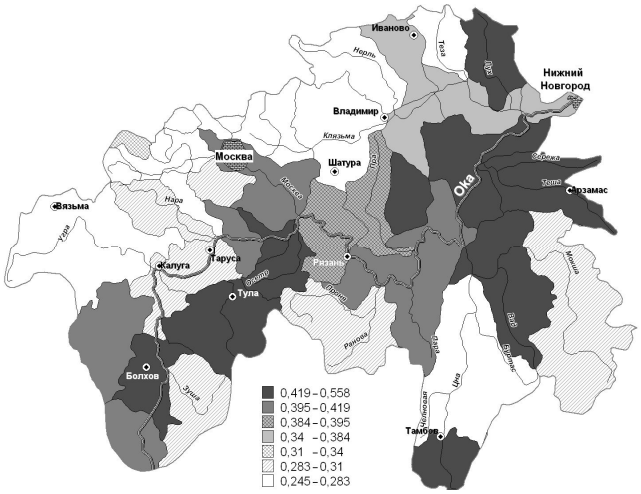


**Рис. 1.** Карта индексов резистентной устойчивости лесных экосистем по водно-хозяйственным участкам Окского бассейна

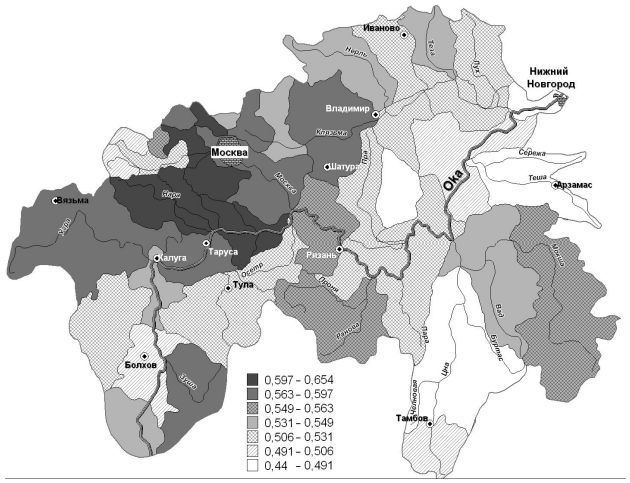


**Рис. 2.** Карта индексов упругой устойчивости лесных экосистем по водно-хозяйственным участкам Окского бассейна

Процедура экстраполяции основана на эмпирически установленном явлении полизональности локальных гео(эко-)систем как формы их реакции на глобальные изменения климата [19] и использует новые методы геоморфометрической статистики [38, 40]. Полученная региональная фитогеоморфологическая мозаика территории Окского бассейна насыщалась индексами резистентной и упругой устойчивости растительных формаций (см. далее рис. 1 и 2).

**Таблица.** Таксономические (средневзвешенные) нормы резистентной и упругой устойчивости растительных формаций Окского бассейна

| Класс (подкласс) растительной формации | Тип (подтип) растительности | Группа растительной формации | Индекс устойчивости | |
|---|---|---|---|---|
| | | | резистентной | упругой |
| Северо-европейские еловые леса | *а*) Еловые южнота-ежные и широколиственно-еловые (подтаежные) леса | 1 (48 б), Ельники южнотаежные зеленомошно-травяно-кустарничковые | 0,568 | 0,390 |
| | | 2 (50, 51). Южнотаежные березняки и осинники, лесные угодья | 0,310 | 0,567 |
| | | 3 (52). Ельники с сосной, сложные, неморальнотравяные | 0,606 | 0,284 |
| | | 4 (53). Широколиственно-еловые неморальнотравяные леса | 0,338 | 0,460 |
| | | 5 (54). Березово-черноольховые с елью болотнокрупнотравные леса | 0,270 | 0,627 |
| | | 6 (55). Подтаежные березняки и осинники, неморальнотравяные | 0,247 | 0,671 |
| | | 7 (56). Подтаежные фрагментарные лесные угодья | 0,268 | 0,652 |
| Сосновые и широколи-ственно-сосновые леса и производные сооб-щества на их месте. Североевропейские сосновые леса | *б*) Сосновые средне- и южнотае-жные леса | 8 (76). Сосняки, с елью и березой, кустарничково-зеленомошные | 0,446 | 0,398 |
| | | 9 (78). Сосняки, с березой, кустарничковые долгомошно-сфагновые | 0,388 | 0,587 |
| | | 10 ($76^1$). Сосняки зеленомошные и сфагновые, с верховыми болотами | 0,468 | 0,485 |
| | | 11 ($76^3$). Сосняки с елью, зеленомошно-сфагновые, с евтрофными болотами | 0,384 | 0,601 |
| | | 12 (79, 80). Березняки травяно-кустарничковые, лесные угодья | 0,268 | 0,322 |
| | *в*) Широколиственно-сосновые (подтаежные) леса | 13 (81). Сосняки кустарничково-травяные, с дубом и липой в подлеске | 0,514 | 0,434 |
| | | 14 (84). Широколиственно-сосновые леса чернично-разнотравно-злаковые | 0,419 | 0,457 |
| | | 15 ($81^1$). Сосняки мохово-кустарничково-травяные и лишайниковые | 0,475 | 0,445 |
| | | 16 ($81^2$). Сосняки кустарничково-травяные, с евтрофными болотами | 0,300 | 0,547 |
| | | 17 (85). Березняки и осинники, местами с широколиственными породами | 0,395 | 0,536 |
| | | 18 (86). Фрагметарные подтаежные лесные угодья | 0,274 | 0,565 |
| Широколиственные леса и производные сообщества на их месте. Европейские широколиственные леса | *г*) Восточноевропейские широко-лиственные леса | 19 (118 а). Дубовые и липово-дубовые леса северные, с примесью ели | 0,420 | 0,500 |
| | | 20 (118 б). Дубовые и липово-дубовые леса южные, остепненные | 0,245 | 0,609 |
| | | 21 (118 в). Приволжские, дубовые и липово-дубовые осветленные леса | 0,311 | 0,541 |
| | | 22 (118 г). Приволжско-заволжские липово-дубовые осветленные леса | 0,398 | 0,567 |
| | | 23 (118 д). Предгорные уральские липово-дубовые леса, высокотравные | 0,408 | 0,519 |
| | | 24 (120 а). Липняки, с дубом и вязом, разнотравно-злаковые, мезофитные | 0,320 | 0,517 |
| | | 25 (121). Осинники и березняки, с примесью широколиственных пород | 0,283 | 0,540 |
| Пристепненные и степные широколиственные и сосновые леса | *д*) Остров-ные и бай-рачные леса в типичной (луговой) и южной лесостепи | 26 (87). Широколиственно-сосновые леса, со степными кустарниками | 0,558 | 0,463 |
| | | 27 (88, 89). Сосново-березовые остепненные леса, лесные угодья | 0,540 | 0,295 |
| | | 28 (119 б). Среднерусско-привол-жские дубняки, остепненные, разреженные | 0,436 | 0,563 |
| | | 29 (119 в). Приуральские сыртовые дубняки, с примесью сосны | 0,264 | 0,529 |
| | | 30 (122). Островные и байрачные леса среди сельскохозяйственных полей | 0,310 | 0,371 |
| *е*) Южнотаежные, подтаежные и неморальные лесо-болотные комплексы | | 31 (203, 204, 205 б). Заболоченные хвойные леса | 0,371 | 0,551 |
| | | 32 (219, 223 а). Лесные болота | 0,323 | 0,544 |
| | | 33 (107). Заболоченные неморальные леса | 0,248 | 0,656 |
| *ж*) 34 (234, 236). Неморальные поймы | | | 0,340 | 0,559 |

Примечание. В скобках указаны номера групп растительных формаций, приведенные [по 14].

Карты устойчивости лесов Окского бассейна были составлены по 45 водно-хозяйственным участкам (ВХУ)[1]. С этой целью рассчитывались таксономические нормы *Ī рез* и *Ī упр* для каждого ареала растительной формации, оцифрованного по Карте растительности Европейской части СССР (см. таблицу). Для каждого ВХУ определялось средневзвешенное значение *Ī рез* или *Ī упр* по ареалам растительных формаций. «Весами» служили доли (относительные площади) этих ареалов в пределах данного ВХУ. Эти доли рассчитывались средствами ГИС MapInfo. Каждому ВХУ приписывалось это средневзвешенное значение индекса резистентной (или упругой) устойчивости.

## МЕТОДЫ АНАЛИТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Построение региональных карт устойчивости лесов сопровождалось ординационным анализом групп растительных формаций (ГРФ) Окского бассейна по градиентам параметров *Ī упр* и *Ī рез*. Анализ проведен с помощью известных методов теории информации, которые наиболее адекватные принципам организации систем [2, 15, 29, 39 и др.). Нами рассчитывались два основных параметра информационно-статистических связей: нормированный коэффициент сопряженности *K(X;Y)* явле-

[1] Выделение водохозяйственных участков (ВХУ) по Окскому бассейну осуществлено по приказу Федерального водного агентства водных ресурсов (РОСВОДРЕСУРСЫ) в соответствии с постановлением Правительства РФ от 30.11.2006 г. № 728 «О гидрографическом и водохозяйственном районировании территории Российской Федерации и утверждения границ бассейновых кругов».

ния $X$ (данной группы формаций) с фактором $Y$ (*Īупр* или *Īрез*) и частный коэффициент связи $C(x_i/y_j)$. По второму параметру устанавливалась система *экологических ниш* каждого значения (градации) $x_i$ явления $X$ в пространстве значений $y_j$ фактора $Y$. Частный коэффициент связи рассчитывался по формуле:

$$C(x_i / y_j) = \frac{p(x_i / y_j)}{p(x_i)}$$

Здесь $p(x_i/y_j)$ – условная вероятность $x_i$ по $y_j$, а $p(x_i)$ – априорная вероятность данной градации явления в предположении его полной независимости от фактора $X$, когда $p(x_i/y_j) = p(x_i)$.

В графически преобразованных матрицах значимых (>1) величин $C(x_i/y_j)$ по горизонтали идут градации фактора, а по вертикали – градации явления (см. далее рис. 4-6). Каждый вектор-столбец описывает *экологическую нишу* определенной градации явления в пространстве значений данного фактора. Градации фактора с наибольшими значениями частного коэффициента связи образуют некоторую область доминирования явления – *экологический доминант* (обозначен символом «+»), остальные же градации относятся к «размытой» части ниши (со знаком «•»). В дальнейшем производилось нормирование каждого вектора-столбца экологической ниши состояния явления, с получением соответствующих удельных частот (вероятностей – $C_{ij}$) его встречаемости по всем градациям фактора. Нормирование частных коэффициентов связи означает, что $\sum C_{ij} = 1$.

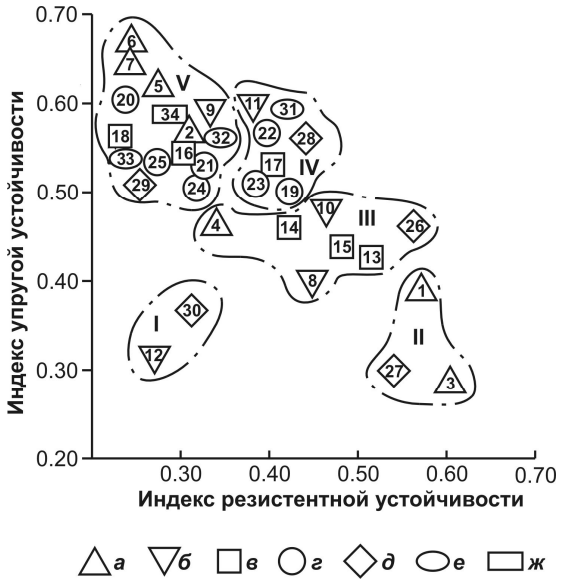


**Рис. 3.** Распределение групп растительных формаций Окского бассейна в поле их таксономических норм индексов резистентной и упругой устойчивости

Условные обозначения: *а-ж* – типы (подтипы) растительности (см. таблицу); 1–34 – номера групп растительных формаций (см. таблицу); I–V – корреляционные плеяды

Основную картину бинарной ординации явления по фактору дает кривая, проведенная через экологические доминанты явления. Позиции «размытых» частей экологической ниши указывают на наличие возможных отклонений от доминанта, что позволяет отчетливо представить развертку объема ниши данного явления (как числа реализованных позиций вектора-столбца) в пространстве изменений состояний фактора. Чем шире ниша, тем менее чувствительно данное состояние явления к изменению 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 повышенную детерминацию данного состояния явления тем или иным фактором. При наличии в векторе-столбце экологической ниши двух отстоящих друг от друга доминантов между ними образуется «зона» толерантности – неустойчивого равновесия.

По системе экологических ниш вычислялась таксономические нормы [11], т.е. средневзвешенные значения, резистентной и упругой устойчивости различных групп лесных формаций. Для этого использовались центральные значения всех градаций *Īрез* и *Īупр*, а также матрица нормированных частных коэффициентов связи $C_{ij}$, которые были введены в расчеты в качестве «весовых» коэффициентов. Таксономическая норма есть не что инок как функциональное среднее, основное свойство которого – взаимная сопряженность всех элементов явления в поле действия данного фактора.

## ОБЩАЯ КАРТИНА УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЙ

В целом прослеживаются три полосы преобладающих значений таксономических норм *Īрез* и *Īупр* (рис. 1 и 2). Полосы направлены субширотно, а точнее с ЗЮЗ на ВСВ. Первая из них протягивается почти по всему левобережью Оки, прерываясь в самых ее низовьях. Она охватывает склоны Смоленско-Московской возвышенной гряды, а также северный форпост Среднерусской возвышенности. Эта полоса минимальных значений *Īрез* (0,25–0,38) и максимальных – *Īупр* (0,55–0,65). Вторую, такую же сплошную, полосу образуют северная часть Средне-Русской возвышенности (р-ны Орла и Тулы), затем Мещерская низина и следующая за ней Нижнеокско-Тешинская низменная равнина. Здесь, наоборот, имеют место наибольшие индексы резистентной устойчивости (0,38-0,45) и наименьшие – устойчивости упругой (0,44-0,53). Как видим, даже в этой полосе лесные формации обладают достаточно развитой способностью к восстановительным сукцессиям, которые по своей эффективности перекрывают их чувствительность к первичным сигналам внешних воздействий (*Īупр* > *Īрез*).

Третья субширотная полоса в бассейне представлена фрагментарно: верховьями Оки, Рязанской Мещерой и бассейном нижнего течения Мокши. Здесь снова прослеживаются пониженная резистентная устойчивость (индексы равны 0,38-0,45) и повышенная – упругая ((до 0,53-0,61). Лежащая

южнее низменность по бассейну р. Цны снова отличается резкими контрастами – максимальным *Īрез* (0,43-0,45) и минимальным *Īупр* (0,44-0,50).

Таким образом, сколько-нибудь отчетливой привязки параметров устойчивости лесных формаций в Окском бассейне к основным элементам равнинного рельефа не наблюдается. Низкие значения *Īупр* свойственны как северной части Среднерусской возвышенности, так и Окско-Донской низменности. То же самое можно сказать и относительно *Īрез*.

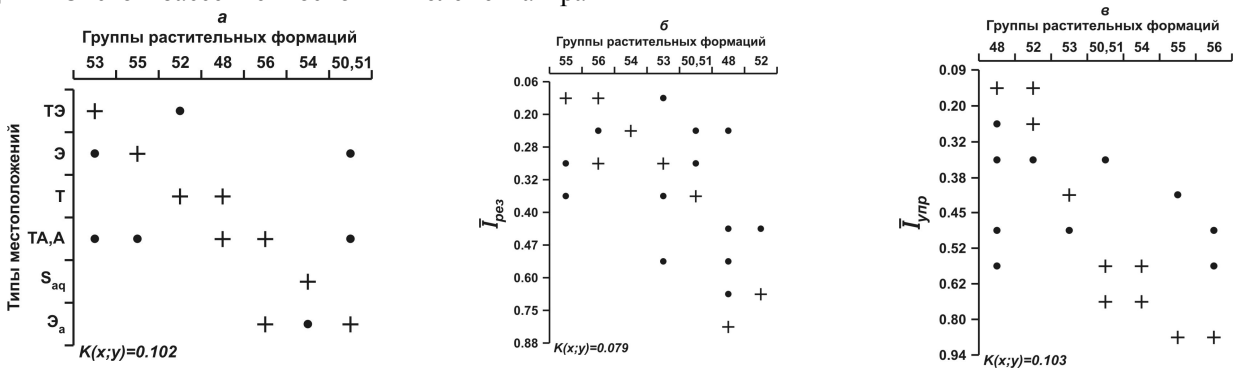


**Рис. 4.** Бинарная ординация групп растительных формаций еловых южно- таежных и широколиственно-еловых (подтаежных) лесов по типам местоположений (*а*), а также по их резистентной (*б*) и упругой (*в*) устойчивости: расшифровку номеров ГРФ см. в таблице, остальные обозначения см. в тексте

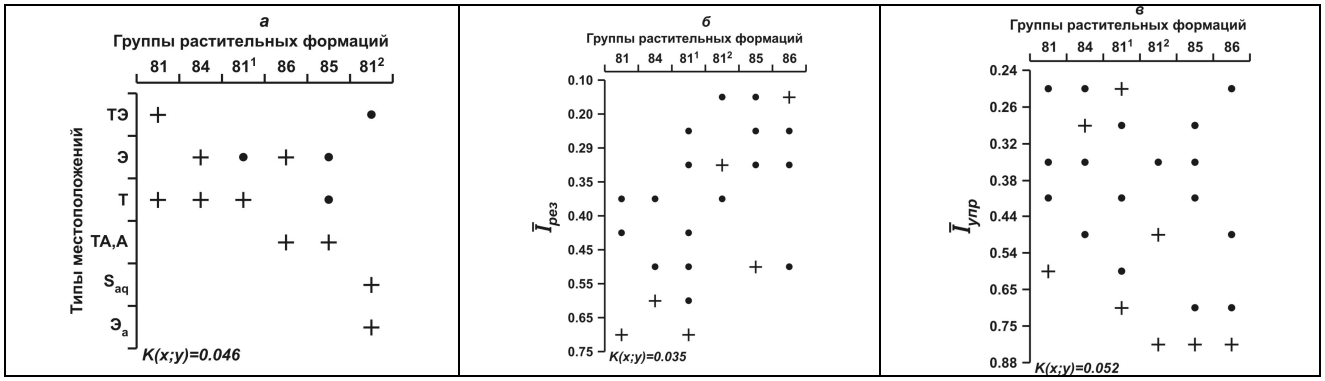


**Рис. 5.** Бинарная ординация групп растительных формаций широколиственно-сосновых (подтаежных) лесов по типам местоположений (*а*), а также по их резистентной (*б*) и упругой (*в*) устойчивости: Расшифровку номеров ГРФ см. в таблице, остальные обозначения см. в тексте.

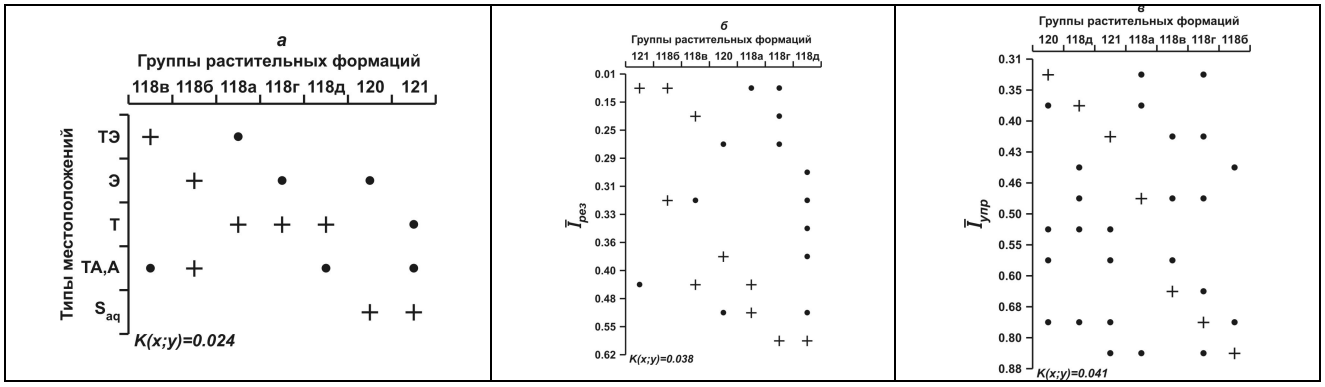


**Рис. 6.** Бинарная ординация групп растительных формаций широколиственных лесов по типам местоположений (*а*), а также по их резистентной (*б*) и упругой (*в*) устойчивости: Расшифровку номеров ГРФ см. в таблице, остальные обозначения см. в тексте.

На рис. 3 показана диаграмма размещения ГРФ Окского бассейна в поле таксономических норм *Īрез* и *Īупр*. Подавляющее большинство лесных формаций Окского бассейна характеризуются высокой чувствительностью к первоначальным сигналам внешних возмущений, но в то же время – достаточно развитыми механизмами экогенетических сукцессий, олицетворяющих их упругую устойчивость. Это означает смену первоначальной адаптивной стратегии лесов в меняющейся окру-

жающей среде на стратегию последующего устойчивого развития, стремящегося привести их в первоначальное состояние после «снятия» или даже ослабления возмущающих сигналов (например, прекращения вырубок леса, уменьшения загрязнения природных сред, снижения рекреационной и/или пастбищной нагрузки).

На диаграмме отчетливо выделяются пять корреляционных плеяд с различными сочетаниями параметров *Īрез* и *Īупр*. Первую, аномальную, плеяду образуют две ГРФ: южнотаежные березняки и лесостепные островные леса среди сельскохозяйственных полей. Это в целом наименее устойчивые лесные сообщества (*Īупр* → min; *Īрез* → min).

Во вторую плеяду входят южнотаежные чистые и сложные ельники, а также сосново-березовые остепненные леса. Они наиболее слабо реагируют на первичные сигналы внешних воздействий (*Īрез* = 0,54–0,61), и это существенно отличает их от формаций первой плеяды, однако в дальнейшем могут сравнительно долго оставаться в нарушенном состоянии (*Īупр* = 0,28-0,39).

Третью корреляционную плеяду образуют представители главным образом сосновых и широколиственно-сосновых лесов в широком зональном спектре формаций: от южной тайги до средней (луговой) степи. Их *Īрез* варьирует значительно, оставаясь в умеренном и повышенном диапазонах (0,42–0,58), с несколько более слабой *Īупр* (0,40-0,48).

Леса широколиственнолесной подзоны: дубовые и дубово-липовые, а также их мелколиственные дериваты и остепненные дубняки входят в четвертую плеяду, с относительно низкой чувствительностью к первоначальным внешним воздействиям (*Īрез* = 0,31-0,44), но с достаточно высоким потенциалом упругой устойчивости (0,50-0,57). Сюда же примыкают южнотаежные переувлажненные сосняки и заболоченные леса.

Наконец, в пятую, наиболее многочисленную, плеяду включены ГРФ всех природных зон и подзон Окского бассейна. Эти лесные сообщества реагируют на первоначальные внешние сигналы с наибольшей скоростью (*Ĭрез* = 0,24-0,39), однако в дальнейшем они способны столь же быстро проходить всю цепь восстановительных сукцессий. В целом это плеяда наиболее динамичных лесных растительных формаций. Среди них максимальной *Īупр* (0,62-0,67) отличаются южнотаежные и подтаежные неморальнотравяные и болотнокрупнотравные березняки, а также фрагментарные лесные угодья. Менее устойчивыми (*Īупр* = 0,52-0,61) оказываются южные осветленные липо-дубняки и подтаежные кустарничково-травяные сосняки, а также их мелколиственные дериваты.

Низкими в целом значениями резистентной устойчивости и высокими – устойчивости упругой характеризуются лесные болота и неморальнолесные поймы. Они так же входят в пятую корреляционную плеяду.

## УСТОЙЧИВОСТЬ ЛЕСОВ В СИСТЕМЕ ИХ КАТЕНАРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Рассмотрим некоторые закономерности изменений параметров устойчивости лесных формаций в парагенетическом ряду типов мезомасштабных местоположений (см. выше): ТЭ→ Э→ Т→ТА, А→ Saq (Эа). На графиках бинарной одинации (рис. 4, 6), которые характеризуются в большинстве случаев весьма «размытыми» связями, будем обращать главное внимание на доминирующие индексы устойчивости, помеченные знаком «+».

Среди южнотаежных и подтаежных ельников, распространенных на плоских водоразделах и юго-восточных склонах Смоленско-Московской возвышенной гряды, коренные еловые и широколиственно-еловые неморальнотравяные леса (ГРФ 52 и 53, см. табл.) приурочены главным образом к ТЭ и Э местоположениям (см. рис. 4). Первые из них весьма устойчивы к первичным сигналам некатастрофических воздействий, но, будучи нарушенными, они должны проходить весьма медленные восстановительные сукцессии (*Īрез* = 0,60-0,88, *Īупр* = 0,09-0,32). Вторая ГРФ отличается несколько более развитыми механизмами упругой устойчивости (индекс равен 0,38-0,52).

С переходом от водоразделов к речным долинам (Т и ТА типам МП) доминантами становятся южнотаежные зеленомошно-травяно-кустарничковые ельники (ГРФ 48 б), которые, как уже говорилось, имеют максимальные значения *Īрез* и минимальные – *Īупр*. Дальнейший переход к днищам долин (Saq типам МП), занятых главным образом переувлажненными болотнокрупнотравными березово-черноольховыми лесами с елью (ГРФ 54), знаменуется резким снижением *Ĭрез* (до 0,28-0,20) и соответственно – повышением *Ĭупр* (до 0,52-0,80). Аналогичная картина свойственна избыточно увлажненным березнякам и лесным угодьям, занимающим слабо дренируемые понижения междуречий (ГРФ 52 и 56).

Наиболее широко распространены в бассейне сосновые и широколиственно-сосновые леса, занимающие обширную Окско-Цнинскую низменную равнину и охватывающие как таежную зону, так и неморальнолесную подзону. В условиях слабо выраженного мезорельефа эти формации весьма толерантны к векторной системе ландшафтных сопряжений (рис. 5*а*). Все же здесь можно выделить три геоморфологические плеяды лесных формаций. Первую плеяду образуют коренные сосняки чистые и с дубом и липой в подлеске (ГРФ 81, 86), а также широколиственно-сосновые разнотравно-злаковые леса (ГРФ 84), распространенные главным образом по верхним звеньям катен. Их мелколиственные дериваты (ГРФ 85) приурочены больше к нижним частям и подножьям склонов (вторая плеяда). Днища же долин и замкнутые понижения междуре-

чий (Saq и Эа типы МП) заняты почти исключительно переувлажненными кустарничково-травяными сосняками (ГРФ 81[2], третья плеяда).

Существенно «размытой» оказываются также сопряженность *Ī упр* и *Ĭ рез* с группами указанных лесных формаций (рис. 5*б, в*), поэтому здесь можно говорить лишь о некоторой доминирующей тенденции экологических связей. Первой плеяде лесных формаций свойственны в целом сравнительно высокая резистентная устойчивость, но слабо выраженный потенциал восстановительных сукцессионных смен. Особенно ярко это выражено у сухих кустарничково-лишайниковых сосняков (*Ī упр* → 0,32-0,24). У второй плеяды преобладает общая повышенная устойчивость к антропогенным воздействиям. Третья же плеяда отличается пониженной *Ī рез* при умеренных и высоких значениях *Ī упр*. Последняя ситуация свойственна также фрагментарным подтаежным лесным угодьям.

Широколиственные леса занимают в бассейне незначительные площади. Они встречаются главным образом по правобережью верховьев Оки, а также в низовьях р. Мокши. Их ареалы делятся на две катенарные плеяды (рис. 6 *а*). В первую наиболее многочисленную плеяду входят более ксерофильные дубовые и липо-дубовые леса, приуроченные прочти исключительно к верхним звеньям ландшафтных сопряжений. При этом дубравы южного облика и осветленные липо-дубняки (ГРФ 118 б, 118 в), занимающие соответственно Э и ТЭ местоположения, характеризуются весьма широким диапазоном слабой и умеренной чувствительности к возмущающим сигналам, но в то же время – достаточно высокой упругой устойчивостью (*Ī рез* ≈ 0,01-0,48; *Ī упр* → 0,60-0,88). Северные дубняки (с примесью ели), а также осветленные заволжские липово-дубовые леса, занимающие преимущественно транзитные местоположения (ГРФ 118 а, 118 г), имеют как сравнительно высокую резистентную устойчивость (индекс 0,40-0,62), так и не менее значительную устойчивость упругую (индекс от 0,46 до 0,80 и более).

Вторую неморальнолесную плеяду образуют мезофильные теневые, по определению [23], липовые леса с дубом, вязом и кленом, а также развитые на их месте осинники и березняки (ГРФ 120 и 121). Они распространены главным образом у подножий склонов крупных речных долин, на надпойменных террасах (А и Saq типы МП) и реже – на плоских междуречьях. По своей резистентной устойчивости эти две группы формаций существенно различаются: у первых доминант *Ī рез* = 0,36-0,40, а у вторых – не превышает 0,15. По упругой устойчивости картина обратная (см. рис. 6*в*): мелколиственные леса имеют несколько больший доминирующий *Ĭ упр* по сравнению с широколиственными.

Островные и байрачные леса в подзонах типичной лесостепи (луговой степи) и южной лесостепи занимают в целом верхние звенья ландшафтных сопряжений. При этом прослеживается их более четкая связь с солярной экспозицией склонов. Массивы широколиственно-сосновых лесов со степными кустарниками (ГРФ 87) приурочены главным образом к теневым склонам, между тем как сосново-березовые остепненные леса (ГРФ 88, 89) встречаются почти исключительно на склонах солнцепечных. Все три группы формаций обладают примерно одинаково широким диапазоном *Ī рез* (0,32-0,96). Однако если первая группа имеет достаточно высокий доминант *Ī упр* (0,55-0,78), то у второй и третьей групп этот доминант более низок (индекс ≤ 0,42).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сформулируем два основных вывода по результатам анализа.

1. Приведенный выше тезис Г.Ф. Морозова [25] существенно усложняется. Замещение коренных липовых лесов вторичными, действительно, ведет к общему усилению динамичности лесного сообщества – к повышению его чувствительности к первоначальным возмущающим сигналам и к ускорению экогенетических сукцессионных смен. Коренные теневые широколиственные леса (мезофильные вязо-липняки) оказываются в обоих случаях более инертными по сравнению с производными мелколиственными и, будучи нарушенными, они восстанавливаются сравнительно медленно. В то же время ксерофильным дубнякам свойственны не только первоначальной инертность, но и последующая высокая динамичность, способствующая их относительно быстрому самовосстановлению. Этим дубовые леса существенно отличаются от вязово-липовых и в целом являются наиболее устойчивыми коренными сообществами лесостепной зоны.

2. В зональных условиях южной тайги и подтайги прослеживается одна общая закономерность катенарной дифференциации параметров устойчивости: по мере перехода от верхних звеньев местных ландшафтных сопряжений к средним и нижним звеньям, т.е. при нарастании гидроморфности почво-грунтов, лесные сообщества становятся более чувствительными к первичным сигналам внешних воздействий, но одновременно в еще большей степени в них развиваются механизмы упругой устойчивости, способствующие относительно быстрому восстановлению исходного состояния лесов при «снятии» или даже ослаблении воздействия. Наиболее ценные в хозяйственном отношении мезо- и ксерофильные хвойные и смешанные леса хорошо дренируемых водоразделов и склонов обладают гораздо более низким восстановительным потенциалом, поэтому нуждаются в охране в первую очередь.

РФФИ 11-05-00575-а

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антропогенные воздействия на водные ресурсы России и сопредельных государств в конце XX столетия / Отв.

ред. Н.И. Коронкевич, И.С. Зайцева. М.: Наука, 2003. 367 с.
2. *Арманд А.Д.* Информационные модели природных комплексов. М.: Наука, 1975. 126 с.
3. *Базилевич Н.И., Родин Л.Е.* Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах расти-тельности Земли // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л.: Наука, 1969. С. 24-33.
4. *Букс И.И.* Ландшафтно-экологическая характеристика зоны БАМа и устойчивость природной среды // Вопросы географии. Сб. 105. Байкало-Амурская магистраль. М.: Мысль, 1977. С. 81–89.
5. *Воронков Н.А.* Элементы водного баланса в зависимости от почвенно-грунтовых условий и породного состава насаждений // Вопросы географии. Сб. 102. Ландшафт и воды. М.: Мысль, 1976. С. 122-134.
6. *Высоцкий Г.Н.* Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.
7. *Герасимов И.П.* Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии Мира. М.: Наука, 1985. 247 с.
8. *Глазовская М.А.* Геохимия природных и антропогенных ландшафтов СССР. М.: Высш. шк., 1988. 328 с.
9. *Дончева А.В.* Ландшафт в зоне воздействия промышленности. М.: Лесн. промы-ть, 1978. 93 с.
10. *Дылис Н.В.* Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 151 с.
11. *Жуков В.Т., Сербенюк С.Н., Тикунов В.С.* Математико-картографическое моделирование в географии. М.: Мысль, 1980. 224 с.
12. *Ибрагимов А.К., Хабибуллин Р.Д., Ибрагимов А.А., Потапова М.А.* Экосистемы: Антропогенный стресс, адаптация и стабилизация. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 1998. 103 с.
13. *Казанская Н.С., Ланина В.В., Марфенин Н.Н.* Рекреационные леса. М.: Лесн. пром-ть, 1973. 96 с.
14. Карта растительности Европейской части СССР / Под ред. Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. М.: ГУГК, 1974 (на 6 листах).
15. *Кастлер Г.* Азбука теории информации // Теория информации в биологии. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. С. 9-53.
16. *Керженцев А.С.* Вступительная статья // Лес и атмосфера. М.: Прогресс, 1985. С. 5-21.
17. *Керженцев А.С.* Функциональная экология. М.: Наука, 2006. 259 с.
18. *Коломыц Э.Г.* Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на бореальном экотоне Русской равнины // Изв. РАН. Сер. географ. 1995. № 3. С. 37–51.
19. *Коломыц Э.Г.* Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
20. *Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Глебова О.В.* и др. Природный комплекс большого города. М.: Наука, 2000. 286 с.
21. *Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Шарая Л.С.* Методы ландшафтной экологии в прогнозных оценках биотической регуляции углеродного цикла при глобальном потеплении // Экология. 2009. № 6. С. 1–8.
22. *Коронкевич Н.И.* Водный баланс Русской равнины и его антропогенные изменения. М.: Нака, 1990. 204 с.
23. *Курнаев С.Ф.* Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука, 1980. 314 с.
24. *Морозов Г.Ф.* О лесоводственных устоях. М.: Гослесбумиздат, 1962. 23 с.
25. *Одум Ю.* Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
26. *Побединский А.В.* Рубки и возобновление в таежных лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 1973.
27. *Протопопов В.В.* Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука, 1975. 328 с.
28. *Пузаченко Ю.Г., Мошкин А.В.* Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки. Медицинская география. Вып. 3. М.: ВИНИТИ, 1969. С. 5–74.
29. *Риклефс Р. Э.* Основы общей экологии. Пер.с англ. М.: Мир,1979. 424 с.
30. *Рожнов А.А, Козак В.Т.* Устойчивость лесов. М..: ВО – Агропромиздат, 1989. 239 с.
31. *Розенберг Г.С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 265 с.
32. *Сочава В.Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с.
33. *Спрыгин И.И.* Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья // Научное наследство. Т. 11. М.: Наука, 1986. 512 с.
34. *Сукачев В.Н.* Избранные труды. Т. 1-й. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.
35. *Тишков А.А.* Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 310 с.
36. *Хильми Г.Ф.* Основы физики биосферы. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 300 с.
37. *Шарая Л.С.* Количественный анализ пространственной изменчивости некоторых параметров состояния экосистемы Жигули // Самарская Лука. Бюллетень. 2007. Т. 16. № 4 (22). С. 639–659.
38. *Эшби У.Р.* Введение в кибернетику. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 432 с.
39. *Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V.* Fundamental quantitative me-thods of land surface analysis // Geoderma. 2002. Vol.107. № 1–2. P. 1–32 .

## REGIONAL MODELING EXPERIENCE OF FOREST ECOSYSTEM SUSTAINABILITY (BY EXAMPLE OF THE OKA RIVER BASIN)

**© 2011 E.G. Kolomyts[1], A.S. Kerzhentcev[2], L.S. Sharaya[1]**

[1] Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti
[2] Institute of Basic Biological Problems RAS, Pushchino

In the help of methods worked out by authors the indexes of resistant end elastic sustainability of the forests have been calculated and the corresponding maps have been created. The ordination analysis of forest formations of Oka river basin by the gradients of sustainability indexes has been carried out. The picture initial sensibility of forest ecosystems to external influences and them next restoring potential has been revealed.

***Key words*:** modeling forest ecosystem Oka river basin.

*Kolomyts Erland Georgievich*, Doctor of Science, Professor, *Kerzhentcev Anatoly Semenovch*, Doctor of Science, Professor, *Sharaya Larisa Stanislavovna*, Candidate of Science