

УСТОЙЧИВОСТЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ, МЕТОДЫ ЕЕ ИСЧИСЛЕНИЯ И КАРТОГРАФИРОВАНИЯ

© 2014 Э.Г. Коломыц, Л.С. Шарая

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Поступила в редакцию 11.11.2013

Представлен краткий обзор состояния проблемы устойчивости в лесной экологии и дана оценка применимости известных математических моделей устойчивости к ландшафтно-экологическим системам. Изложена идеология количественных оценок устойчивости лесных экосистем, с выделением двух уровней устойчивости: лабильного фитоценотического и инерционного почвенно-биотического. Для каждого из них проведены расчеты индексов резистентной и упруго-пластичной устойчивости лесных биогеоценозов. Получены статистически значимые связи в уравнениях, описывающих зависимость этих индексов от метаболических параметров лесных сообществ и факторов внешней среды. Для территорий Самарской Луки и Окско-Волжского бассейна приведены соответственно крупно- и мелкомасштабные карты-матрицы устойчивости лесных фаций и формаций, характеризующие их чувствительность к изменениям климата и последующий функционально-восстановительный потенциал.

Ключевые слова: лесной биогеоценоз, лесная формация, биологический круговорот, устойчивость, математическое моделирование, картографирование.

СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Любой экологический анализ территории не может обойтись без оценок устойчивости рассматриваемых объектов к внешним воздействиям. Изучение проблемы устойчивости лесов имеет солидную историю. Еще Г.Ф. Морозов [32] в начале XX в. 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 обладают, как он полагал, наиболее высокой устойчивостью.

Распространенные в географии и геоэкологии оценки устойчивости до сего времени остаются в большинстве качественными, с такими дефинициями как «устойчивость слабая, средняя, высокая», при учете множества важных факторов [13], а иногда и при отсутствии сколько-нибудь строгих классификационных критериев [1].

Однако элементы формализации уже вносились – например, при оценках устойчивости зонально-региональных геосистем крупной территории [7]. В соответствии с уровнями теплообеспеченности ландшафтов и их первичной биопродуктивности автором выделены пять баллов устойчивости ландшафтно-экологических комплексов. При этом, однако, осталось неясным, о каком типе устойчивости идет речь и по отношению к каким видам внешних воздействий, поэтому

выделенные категории устойчивости носят слишком абстрактный характер.

В работе [40] представлен один из наиболее детальных качественных анализов устойчивости лесов при климатических изменениях, а также в условиях хозяйственной деятельности. Однако основанные на качественных субстратных признаках оценки реакции лесных экосистем на внешние воздействия здесь носят лишь самый общий характер и нередко оказываются весьма субъективными.

В коллективных монографиях [14, 29] приведены общие положения теории устойчивости геосистем и описываются механизмы устойчивости различных природных компонентов, с использованием качественных и количественных показателей, характеризующих (преимущественно косвенно) устойчивость той или иной геокомпонентной системы. В частности, выдвинут уровневый принцип биотических механизмов устойчивости природных комплексов и проведена полуколичественная (балльная) оценка устойчивости зональных экосистем к целому ряду естественных и антропогенных воздействий [50, 51]. Устойчивость системы может характеризоваться (в неявном виде) также на основе их динамики и иерархической организации в свете теории колебаний [38], т.е. по соотношению частот ее собственных колебаний (и соответственно периодов релаксации) с частотами внешних сигналов, вызывающих в ней вынужденные колебания.

В ландшафтной географии известен опыт использования концептуального аппарата теории надежности для расчета парциальных мер устойчивости геосистемы [15, 16]. Устойчивость оценивается по поведению того или иного природного компонента и связывается с понятием отказа

Коломыц Эрланд Георгиевич, доктор географических наук, профессор, egk2000@mail.ru; Шарая Лариса Станиславовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, l_sharaya@mail.ru

– события выхода состояния этого компонента из области гомеостаза в рамках некоторого инварианта, установление которого остается, к сожалению, весьма проблематичной задачей. Не исключены также элементы субъективизма при нахождении пороговых значений структурных или функциональных параметров отдельных геокомпонентов, по которым рассчитывается вероятность отказа.

В зарубежных работах по лесной экологии устойчивость экосистем описывается чаще всего качественно, с привлечением количественных признаков-индикаторов, характеризующих устойчивость в неявном виде. Оценки ведутся по скорости роста, продуктивности и плотности древостоя, по видовому и функциональному разнообразию, повреждению растительности и др. [60, 61, 62, 69]. Рассматривается связь устойчивости растительных сообществ с их видовым разнообразием и сложностью [6, 65], причем чаще всего по принципу: «чем сложнее (разнообразнее) сообщество, тем оно более устойчиво» [39]. Этот теоретический постулат не только утвердился в общей экологии [34], но и стал безоговорочно принятым в экологии ландшафтной [47]. Однако он по-прежнему остается дискуссионным [52, 63]. Во-первых, сами понятия сложности и устойчивости весьма неопределенны [43], а во-вторых, – шенноновская энтропийная мера разнообразия, аналогом которой является известная мера устойчивости Р. Мак-Артура [64], неприложима к оценкам сложности природных экосистем с достаточно развитыми внутренними связями [42, 45].

Общая экология располагает достаточно глубоко разработанными математическими моделями устойчивости экосистем. В целом эти модели описывают узкий круг относительно простых экологических конструкций и имеют, как правило, детерминистский характер. Объектом анализа служат обычно популяция или биотическое сообщество как совокупность популяций [30, 41, 45 и др.]. Мера устойчивости подобных экосистем рассчитывается как отношение отклонения возмущающего воздействия к величине отклика по заданным свойствам на это воздействие, либо как отношение величины гомеостаза к параметру неоднородности распределения зависимой переменной [53, 54]. В других случаях устойчивость экосистем оценивается по балансовым уравнениям их равновесных состояний, которые описываются потоками энергии и вещества, проходящими по трофическим цепям [30, 42–44 и др.]. Исчисление устойчивости ведется с помощью линейных дифференциальных уравнений. Большое внимание уделяется устойчивости иерархии пищевых сетей (главным образом типа «хищник – жертва») и математической устойчивости по Ляпунову, которая, как оказалось [41], мало приме-

нима к оценкам устойчивости природных экосистем.

К сожалению, методы математического моделирования устойчивости таких идеализированных экосистем до сих пор не нашли широкого применения в ландшафтной экологии, где исследователь имеет дело с гораздо более сложными, многокомпонентными и дискретными объектами, состоящими из разнокачественных элементов, с различными характерными временами. Экосистемы ландшафтного уровня отличаются принципиально вероятностным характером внутренних и внешних взаимодействий [3], а также нелинейностью своего поведения, обусловленной регулируемой сетью положительных и отрицательных обратных связей [18, 42]. Функционирование и устойчивость таких систем определяются не численностью или динамикой биологических видов, а в первую очередь геохимическими циклами (Свиричев, 1983), т.е. годовыми и многолетними круговоротами органического вещества.

Такие природные образования, как принято говорить, с «плохой структурой», гораздо эффективнее описываются методами дискретной математики, с вероятностно-статистическим подходом, что достаточно убедительно продемонстрировано и в наших ландшафтно-экологических исследованиях [22–24, 55, 56]. Очевидно, с помощью этих методов и на основе наиболее репрезентативных параметров биологического круговорота должно идти исчисление устойчивости природных комплексов. Именно в этом направлении и был предпринят нами поиск единых показателей (индексов) потенциальной устойчивости элементарных биохорологических единиц, по [49], – биогеоценозов как целостных образований, в духе учения В.Н. Сукачева [48].

АНАЛИТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Прежде всего, необходимо было определиться, по отношению к чему следует говорить об устойчивости гео(эко-)систем – к их структуре или функционированию. Чаще всего под устойчивостью понимают ее структурную неизменность (или слабо выраженное изменение, не выходящее за пределы некоторой критической точки) путем варьирования функциональными параметрами [2, 14, 42, 46 и др.]. С этим подходом связаны такие понятия, как гомеостазис и запас гомеостатичности гео(эко-)систем, а также нормы антропогенных нагрузок на систему. Однако сама количественная оценка структурной устойчивости – весьма проблематичная задача [34]. Гораздо более реальной и практически важной для экосистем является определение их *функциональной устойчивости*, которая «... повышает эффективность потока энергии и круговорота питательных

веществ, ... совершенствуя способность сообщества выстоять при различного рода возмущениях» [39, с. 379]. Этот подход базируется на другой концепции устойчивости – как способности системы изменять свои структурные характеристики в целях сохранения начального уровня (способа) функционирования [20]. Тем самым можно рассчитать устойчивость непосредственно по дискретным параметрам биологического круговорота. Итак, мы будем рассматривать не структурную, а функциональную устойчивость природных экосистем.

Лабильная фитоценотическая устойчивость. Биологический круговорот – сложный *полициклический процесс*, слагающийся из множества элементарных почвенных процессов, а также из разнопорядковых по характерному времени циклов производства живого органического вещества, его разложения, минерализации и гумификации [12, 18, 27]. В бореальных лесах, с их доминирующим дерново-подзолистым процессом в условиях преобладающего промывного режима почв, малый биологический круговорот оказывается в значительной мере «оторванным» от процессов гумификации мортмассы [33]. Он имеет вид «... автономного круговорота элементов между живыми организмами и их отмирающими остатками, поступающими в лесах на поверхность почвы» [36, с. 115]. Налицо проявление *парциального фитоценотического цикла* как укороченной (и соответственно ускоренной) составляющей общего биологического круговорота.

Это положение подтвердилось нашими эмпирическими данными в отношении не только хвойных или смешанных, но и широколиственных лесов. Значимой парциальной связи массы гумуса с годичной продукцией лесного сообщества, а также с массами лесной подстилки или корней обнаружено не было. Отсутствует также надежная множественная корреляция [24]. И только на зональных экотонах леса и степи, где преобладает уже испарительный режим почвы и развивается дерново-луговой процесс, обнаружена достаточно тесная связь массы гумуса с массами корней и лесной подстилки. Однако и здесь оказалось, что парциальное сокращение запасов органического вещества почвы при глобальном потеплении, вызванное уменьшением масс лесной подстилки и корней, не превышает 20–25% от общего изменения гумусной массы, а в большинстве лесных биогеоценозов эта доля остается ниже 10% [24]. Весьма слабо выражена также связь массы гумуса с годичной продукцией зеленой массы. Даже в этих суббореальных зонально-климатических условиях участие гумуса в укороченном цикле биологического круговорота достаточно мало.

Таким образом, в целом для лесных формаций Волжского бассейна *фитоценотический (включая*

лесную подстилку) цикл круговорота органики может быть выделен в качестве автономного и вполне самостоятельного звена общего почвенно-биотического цикла. В данном звене наиболее динамичен *годовой цикл* возобновления и разложения живой надземной фитомассы. Это бы с т р ы й цикл, по терминологии Ф. Дюшофура [17]. Ему будет соответствовать первый уровень парциальной функциональной устойчивости лесных сообществ, которую назовем *лабильной фитоценотической устойчивостью*.

Лабильная устойчивость может быть выражена двумя комплексными дискретными параметрами метаболизма, согласно [5, 10, 28], – коэффициентом годового оборота надземной фитомассы ($KR = PV / BL$) и подстилочно-опадным индексом ($KY = PV / ML$), т.е. коэффициентом годичной деградации, по нашей терминологии [22, 24]. Здесь PV – годичная продукция зеленой массы, BL – общая живая надземная фитомасса, ML – масса лесной подстилки. Оба эти параметра служат мерами начальной обеспеченности продвижения органического вещества (и энергии) по все трофической цепи и, следовательно, характеризуют «работу» растительного вещества по устойчивому функционированию экосистемы.

Мера лабильной устойчивости находилась нами путем исчисления территориальных вариаций некоторой функции состояния экосистем в пределах определенной статистической выборки [22, 26]. Обозначим индексы резистентной и упруго-пластичной (или проще – упругой) устойчивости фитоценотического уровня соответственно как $I_{рез}(1)$ и $I_{упр}(1)$. Индекс упругой устойчивости лесного биогеоценоза как мера евклидова расстояния от его оптимального функционального состояния рассчитывался по формуле:

$$I_{упр}(1) = 1 - [\sqrt{(\Delta KR)^2 + (\Delta KY)^2}] / \sqrt{2}, \quad (1)$$

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

Индекс устойчивости, таким образом, оценивался в безразмерных единицах. Если $KR_i \rightarrow KR_{max}$ и $KY_i \rightarrow 0$, то $I(y) \rightarrow 1$. Как видим, оба предиктора рассматриваются как равноправные, т.е. берутся с единичными «весами». Аналогично вычислялся индекс потенциальной резистентной устойчивости $I_{рез}(1)$ гео(эко-)системы. В этом случае за оптимумы принимались минимальное значение KR и максимальное – KY . Индекс резистентной устойчивости будет стремиться к единице при $KR_i \rightarrow KR_{min}$ и $KY_i \rightarrow KY_{max}$.

Индексы устойчивости экосистемы характеризуют ее способность противостоять совокупности возмущающих воздействий и указывают на ее удаленность от критических состояний. Поскольку минимальные и максимальные значения KR и KY берутся из конкретной статистической выбор-

ки, то очевидно, что каждый из индексов характеризует не абсолютную, а относительную устойчивость экосистемы в пределах территории, которой эта выборка соответствует. Индексы указывают на ту долю соответствующей устойчивости от максимально возможной, которая свойственна данному природному комплексу.

Параметр $I_{упр}(1)$ отображает известный закон необходимого разнообразия систем [58], который гласит: для устойчивого самосохранения системы разнообразие ее состояний, или реакций (адаптаций), должно быть не меньше разнообразия внешних воздействий. Устойчивость (инвариантность) экосистемы обеспечивается двумя факторами: ее многосвязностью и многоканальностью компенсации внешних возмущений [37].

Рассмотрим вклад каждого из двух предикторов в устойчивость лесных экосистем обоих типов, используя данные по восьми экспериментальным полигонам (377 точек), охватывающим Окско-Волжский бассейн от юга подтаежной зоны до подзоны южной лесостепи (см. [24]). Упругая устойчивость $I_{упр}(1)$ имеет весьма тесную, параболическую связь с годовым оборотом надземной фитомассы:

$$I_{упр}(1) = -0,173 + 20,95 \cdot KR - 98,08 \cdot (KR)^2 \quad (2)$$

$$(R^2 = 0,996)$$

В интервале малых значениях KR (0,01 → 0,05) упругая устойчивость растет наиболее сильно (0,05 → 0,63), а затем этот рост ослабевает. Максимум $I_{упр}(1) = 0,90-0,98$ достигается при $KR = 0,09-0,10$. Парциальная связь $I_{упр}(1)$ с массой лесной подстилки ML незначима.

Резистентная же устойчивость $I_{рез}(1)$ наиболее отчетливо, хотя и не столь сильно, коррелирует с массой подстилки:

$$I_{рез}(1) = 0,374 + 0,002161 \cdot ML \quad (3)$$

$$(R^2 = 0,615)$$

Таблица 1. Распределение таксономических (средневзвешенных) норм коэффициента годичной деструкции (KY) по группам лесных биогеоценозов (с преобладающими типами местоположений) в различных зонально-региональных условиях Среднего и Верхнего Поволжья

Группы биогеоценозов (типы местоположений) *)	Зональные условия (экспериментальный полигон, см. [24])				
	Подтаежная зона (Керженец)	Южная граница подтаежной зоны, (Приокско-Террасный запов.)	Неморальнолесная подзона (Зеленый Город)	Подзона типичной лесостепи (Присурье)	Подзона южной лесостепи (Жигули)
1 (ТЭ)	4.49	5.61	4.84	2.81	9.18
2 (ТЭ)	5.14	3.79	4.31	3.18	6.87
3 (Э, Т)	5.72	4.41	8.41	2.67	1.59
4 (Э, Т)	4.56	4.43	8.63	4.08	6.44
5 (ТА, А)	9.25	1.99	3.30	2.28	2.54
6 (Сақ, ЭА)	5.79	8.75	3.30	8.00	1.80

*) Типы местоположений, по [11, 35]: Э – элювиальный; ТЭ – трансэлювиальный; Т – транзитный; ТА – трансаккумулятивный; А – аккумулятивный; Сақ – супераккумулятивный; Эа – элювиально-аккумулятивный.

Время же проявления упругой устойчивости лесного биогеоценоза, необходимое для восстановления первоначального уровня замкнутости укороченного биологического круговорота, мож-

но оценить следующим образом. По эмпирическим связям коэффициента утилизации мертвой фитомассы (KU) с ML и общей мертвой надземной массой (BD) установлено, что в хвойном лесу

С увеличением массы подстилки чувствительность лесного биогеоценоза к внешним воздействиям однозначно ослабевает: при изменении ML с 50 до 200 т/га величина $I_{рез}(1)$ возрастает с 0,45–0,50 до 0,80. При этом в области малых подстилочных масс (до 70 т/га) наблюдается «размытое» поле значений $I_{рез}(1)$ – от 0,25–0,30 до 0,40–0,50.

Итак, если первоначальная реакция лесного биогеоценоза на внешние сигналы зависит главным образом от резервного фонда в виде подстилочной массы, то дальнейший адаптивно-восстановительный потенциал определяется почти исключительно годовым оборотом надземной фитомассы. Параметр KR в первом случае играет отрицательную роль, а во втором – оказывается позитивным фактором функционального восстановления.

При стрессовых гидротермических условиях нарушается, как правило, режим минерального питания растений. Исходя из этого, можно оценить время проявления резистентной лабильной устойчивости лесного биогеоценоза при резких климатических изменениях (прежде чем необратимо нарушится его функционирование). Оно по существу равно значениям параметра KY , выражаемого в количестве лет, необходимых для разложения всей массы подстилки при данной величине ежегодного опада (табл. 1). Как видно, это время в большинстве своем соответствует высокой и умеренной интенсивности биологического круговорота, по [5, 21] и укладывается в первые несколько лет после начала внешнего воздействия, хотя в отдельных случаях, при застойном типе биологического круговорота, может превышать 8–10-летний срок и растягиваться даже до 20–30 лет.

при накоплении мортмассы до 40–60 т/га не более 40% ее используется следующими трофическим уровнями, а для обеспечения непрерывного потока органического вещества по этой цепи, с утилизацией его до 98%, достаточно постоянного наличия в лесу 10–15 т/га мертвой массы [26]. Проведенный, исходя из последних цифр, простой расчет показывает, что при высокой годичной продукции зеленой массы (8–10 т/га и более), свойственной наиболее производительным лесам (как хвойным, так и лиственным), достаточно «работы» механизмов упругой устойчивости в течение 1,5–2 лет, чтобы восстановить прежний уровень функционирования. Для лесных сообществ с относительно низкой продуктивностью зеленого вещества (до 3–5 т/га) этот период растягивается до 4–5 лет.

Очевидно, функционально-восстановительный потенциал лесного сообщества должен проявляться, при прочих равных условиях, более эффективно и с меньшим временем, нежели его первоначальная способность противостоять внешнему воздействию.

Инерционная почвенно-биотическая устойчивость. При расчетах лабильной устойчивости лесных экосистем в составе предикторов отсутствует гумусная масса HU , существенная роль которой в стабилизации природных экосистем общеизвестна. Расчетные модели с включением параметра HU описывают *второй уровень устойчивости* лесных биогеоценозов, который охватывает более обширный и более замедленный метаболический цикл и включает компонент устойчивости, связанный с процессами формирования и динамики органического вещества почвы. Назовем этот уровень *инерционной почвенно-биотической устойчивостью* и обозначим резистентную и упругую устойчивость данного уровня соответственно как $I_{рез}(2)$ и $I_{упр}(2)$. В конечном итоге этот уровень характеризует *устойчивость почвенного органогеоза* как по *степени* н о г о цикла, по терминологии [17].

Данный цикл охватывает в своем полном виде период времени от первых столетий до нескольких тысячелетий [12], однако в нем можно выделить и гораздо более динамичную составляющую. Быстрый фитоценотический цикл не только является частью постепенного почвенно-биотического цикла, но и вносит существенный вклад в его результаты. Лабораторные опыты показывают, что при гумификации остатков травянистой растительности, листвы и хвои не менее 50–75% исходной мортмассы минерализуется и сразу используется корневой системой растений [27].

Заменим KU на массу лесной подстилки ML и введем массу гумуса HU как характеристику конструктивной ветви метаболизма, т.е. расширим участие детритной ветви в устойчивости экосистемы. Полагая единичным коэффициент при

KR , записываем формулы для расчета инерционных индексов $I_{упр}(2)$ и $I_{рез}(2)$ с новыми параметрами в нормированном виде и с «весовыми» коэффициентами a и b в следующем виде:

$$I_{уд}(2) = 1 - \sqrt{\frac{(1-KR)^2 + a \cdot ML^2 + b \cdot (1-HU)^2}{1+a+b}}; \quad (4)$$

$$I_{дд}(2) = 1 - \sqrt{\frac{KR^2 + a \cdot (1-ML)^2 + b \cdot HU^2}{1+a+b}}. \quad (5)$$

Примем «весовые» коэффициенты $a = b = 1$, что по-прежнему означает равноправное участие всех рассматриваемых факторов в формировании устойчивости лесных биогеоценозов. Результаты расчетов $I_{упр}(2)$ и $I_{рез}(2)$ по всем восьми экспериментальным полигонам Волжского бассейна (см. [15]) представлены в табл. 2, и они уже существенно отличаются от данных, рассчитанных по формуле (2) и ее аналогу для $I_{рез}(1)$, см. [22, 24]. Территориальные контрасты в индексах обоих типов инерционной устойчивости лесов между экорегионами носят достаточно четкий зональный характер. На границе лесостепной и степной зон (Жигули) в резистентной устойчивости ведущую роль играет масса лесной подстилки, а в упругой – масса гумуса, при одинаково слабом влиянии параметра KR . В направлении от южной лесостепи к северной границе лесостепной зоны (Кудьма, Щелоковский Хутор) масса подстилки сохраняет доминирующий положительный вклад в распределение резистентной устойчивости лесных биогеоценозов. Одновременно резко возрастает ее отрицательная роль в функционально-восстановительном потенциале лесов – $I_{уд}(2)$, на фоне все более снижающейся роли скорости годичного оборота фитомассы. Резкий перелом в факторной ординации индексов обоих типов устойчивости по метаболическим параметрам происходит на границе лесостепной и подтаежной зон (Зеленый Город, Выкса), которая образует известный Главный ландшафтный рубеж Русской равнины, по [31]. Здесь происходит скачкообразное падение роли подстилочной массы (± 50 –70% до ± 15 –35%). При этом для упругой устойчивости в разряд доминирующего фактора выходит масса гумуса.

На рис. 1 показано сравнение двух индексов упругой устойчивости: $I_{упр}(1)$, рассчитанных по формуле (2), и $I_{упр}(2)$ – по формуле (4). Параметры в целом имеют весьма высокую корреляцию, однако они адекватны друг другу только в своих центральных значениях (около 0,50). При устойчивости менее 0,40 параметр $I_{упр}(1)$ оказывается на 0,05–0,10 единиц больше, чем $I_{упр}(2)$, а при общих высоких показателях устойчивости ($> 0,75$ –0,80) соотношение обратное. Запасы гумуса способствуют усилению восстановительного потенциала только для лесных экосистем с высокими скоростями оборота надземной фитомассы.

Когда же эти скорости малы, уход части мертвой органики в гумус снижает упругую устойчивость экосистемы.

Для резистентной устойчивости имеет место более «размытая» параболическая связь (эта «размытость» обусловлена большим числом значимых предикторов):

$$I_{рез(2)} = 2,27 \cdot I_{рез(1)} - 1,309 \cdot [I_{рез(1)}]^2 - 0,384; \\ R = 0,711; \quad R^2 = 0,505. \quad (6)$$

До значений $I_{рез(1)} \approx 0,5$ наблюдается его почти линейная связь с $I_{рез(2)}$, причем фитоценотическая резистентная устойчивость несколько выше почвенно-биотической (к тому же на этом рубеже последняя имеет огромный разброс точек). В дальнейшем при росте $I_{рез(1)}$ до 0,7–0,8 параметр $I_{рез(2)}$ стабилизируется на уровне 0,40–0,65.

Таблица 2. Доли положительного или отрицательного участия различных нормированных предикторов (*KR*, *ML* и *HU*, см. в тексте) в индексах инерционной устойчивости лесных экосистем Среднего и Верхнего Поволжья

Региональная экосистема (экспериментальный полигон)*)	Инерционная устойчивость					
	резистентная $I_{рез(2)}$			упругая $I_{упр(2)}$		
	<i>KR</i>	<i>ML</i>	<i>HU</i>	<i>KR</i>	<i>ML</i>	<i>HU</i>
Южная граница южной лесостепи, сосняки, дубравы, липняки (низкогорный массив Жигули)	-0.289	+0.565	-0.146	+0.346	-0.461	+0.193
Приволжская возвышенность, типичная лесостепь, сосновые и липово-дубовые леса (Присурье)	-0.107	+0.798	-0.095	+0.149	-0.617	+0.234
Нижегородское Предволжье, северная лесостепь, дубово-липовые и сосново-широколиственные леса (Кудьма)	-0.132	+0.507	-0.136	+0.131	-0.449	+0.420
Нижегородское Предволжье, северная лесостепь, дубравы, липняки (возвышенный массив Щелковский Хутор)	-0.168	+0.711	-0.121	+0.124	-0.698	+0.178
Нижегородское Предволжье, северная лесостепь, смешанные и хвойные леса (урочище Зеленый Город)	-0.158	+0.194	-0.648	+0.222	-0.050	+0.728
Нижнее низменное Приочье, южная граница подтайги, елово-сосновые задровые полесья (Выкса)	-0.139	+0.187	-0.674	+0.245	-0.118	+0.637
Среднее низменное Приочье, южная граница подтайги, смешанные, хвойные и широколиственные леса (Приокско-Террасный заповедник)	-0.334	+0.365	-0.301	+0.391	-0.174	+0.435
Нижегородское низменное Заволжье, южная полоса подтаежной зоны, сосновые и еловые леса (Керженец)	-0.177	+0.484	-0.339	+0.252	-0.263	+0.485
Основной водосбор Волжского бассейна в целом (статистическая выборка по всем полигонам)	-16.2	+55.8	-18.6	+61.6	-36.1	+2.3

*)) Более подробное описание экспериментальных полигонов и их расположение приведены в работе [24].

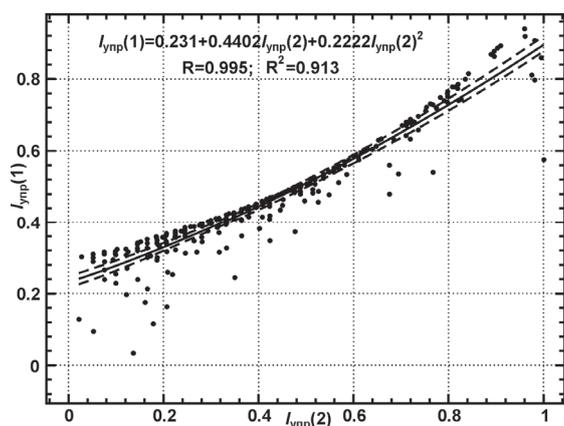


Рис. 1. Соотношение значений упругой устойчивости, полученных по разным формулам (пояснения в тексте).

Таким образом, устойчивость ежегодного возобновления живой надземной фитомассы, т.е. лабильная фитоценотическая устойчивость

может быть принята (с определенными поправками) в качестве показателя общей устойчивости лесной экосистемы, в том числе инерционной, связанной с гораздо более длительным почвенно-биотическим циклом метаболизма. Полученный вывод представляется важным в методическом отношении. Меры лабильной устойчивости основываются на более простых и более строгих соотношениях параметров биологического круговорота по сравнению с мерами устойчивости инерционной, где приходится иметь дело с весьма различными характерными временами метаболических предикторов и, в частности, с необходимостью разделения гумуса на лабильный и консервативный фракции, согласно [9], что оказывается трудно разрешимой задачей при работе с полевым эмпирическим материалом.

Дальнейшее приближение в расчетах индексов инерционной устойчивости экосистем связано с

введением «весовых» коэффициентов a и b для предикторов. Эти коэффициенты отыскивались эмпирически – путем минимизация некоего «потенциала», который становился бы константой для идеально однородной в пространстве экосистемы, с которой в данном случае ассоциируется лесной биогеоценоз. В качестве такого «потенциала» в работе [57] был предложен коэффициент варибельности $Kvar$, введенный в 1895 г. К. Пирсоном и представляющий собой отношение стандартного отклонения данной величины к ее среднему значению, умноженное на 100%. Таким образом, получаем третью модификацию индексов устойчивости. Возможно, что эта модификация дает на наиболее адекватные значения индексов устойчивости, поскольку найденные весовые коэффициенты характеризуют вклад каждого рассматриваемого метаболического показателя в ту или иную устойчивость.

Хотя выражения для индексов устойчивости нелинейны, можно оценить вклад метаболических показателей с помощью линейной множественной регрессии. Приведем для примера уравнения линейной регрессии индексов резистентной $I_{рез(3)}$ и упругой $I_{упр(3)}$ инерционной устойчивости лесных экосистем для двух экорегионов (см. табл. 2): Самарской Луки (СЛ, полигон Жигули) и Приокско-Террасного заповедника (полигон ПТЗ). Используются нормированные параметры KR_n , ML_n и HU_n , с регрессионными коэффициентами вместо весовых. В уравнениях предикторы перечислены в порядке убывания их значимости, которая определена модулем t -статистики (нижний индекс при каждом предикторе).

$$I_{рез(3)}_{СЛ} = -0.616432 \cdot KR_{-24.59} - 0.292029 \cdot HU_{-13.40} + 0.0876923 \cdot ML_{+4.36} + 0.868979; \quad R^2 = 0.962; \quad Degr = 1.6\%; \quad P < 10^{-6}. \quad (7)$$

$$I_{упр(3)}_{СЛ} = -0.446277 \cdot ML_{-21.26} + 0.305833 \cdot KR_{+11.70} + 0.124198 \cdot HU_{+5.46} + 0.460671; \quad R^2 = 0.954; \quad Degr = 1.9\%; \quad P < 10^{-6}. \quad (8)$$

$$I_{рез(3)}_{ПТЗ} = -0.480467 \cdot HU_{-28.40} - 0.309310 \cdot KR_{-18.44} + 0.215003 \cdot ML_{+11.26} + 0.771628; \quad R^2 = 0.977; \quad Degr = 0.6\%; \quad P < 10^{-6}. \quad (9)$$

$$I_{упр(3)}_{ПТЗ} = -0.704604 \cdot ML_{-35.94} + 0.142738 \cdot HU_{+8.22} + 0.0552153 \cdot KR_{+3.21} + 0.747335; \quad R^2 = 0.972; \quad Degr = 0.8\%; \quad P < 10^{-6}. \quad (10)$$

Здесь R^2 и P – соответственно коэффициент детерминации и критерий значимости Пирсона. Верификация моделей проведена по критерию ее деградации $Degr$, который рассчитывался по методике кросс-валидации Д.М. Аллена [59]. Модель считается успешно верифицированной, если при предсказаниях в новых точках наблюдений $Degr < 50\%$.

Отсюда получены следующие доли участия всех предикторов в индексах устойчивости (для сравнения см. табл. 2 по этим же полигонам):

Самарская Лука Приокско-Террасный зап. запов.
 KR ML HU KR ML HU
 а) для $I_{рез(3)}$ –61,9 +8,8 –29,3 –30,8 +21,4 –47,8
 б) для $I_{упр(3)}$ +34,9 – 50,9 +14,2 +6,1 –78,1 +15,8

Как видим, введение регрессионных коэффициентов не меняет знака «весов», но позволяет получить гораздо более четкое представление о механизмах функционирования лесного сообщества, которые обеспечивают ему как резистентную, так и упругую устойчивость. Прежде всего, включение гумусной массы в расчеты индексов устойчивости по формулам (4) и (5) существенно видоизменяет эти индексы, рассчитываемые по начальной формуле (1) и ее аналогу для $I_{рез}$. В данном случае это особенно свойственно экорегиону ПТЗ, с его относительно малыми значениями HU . Механизмы упругой и резистентной устойчивости не могут срабатывать без участия гумусной массы, роль которой в стабилизации лесного биогеоценоза возрастает при снижении ее содержания (см. формулы 8 и 9), что отвечает известному «закону» минимума лимитирующих факторов Либиха [33].

Очевидно также, что высокая резистентная устойчивость лесного сообщества поддерживается главным образом путем ослабления автотрофного биогенеза ($-KR$) и во вторую очередь – замедлением процессов деструкции ($+ML$, см. также формулы 6 и 8). Реализация же восстановительного потенциала определяется главным образом увеличением активности детритной ветви метаболизма, о чем говорит высокая отрицательная связь $I_{упр}$ с массой подстилки (см. формулы 7 и 9). Этому способствует также рост автотрофного биогенеза ($+KR$). Роль данного процесса в экогенетических сукцессиях может быть как соразмерной с активным детритогенезом, снижающим ML , так и второстепенной.

Таким образом, в процессе восприятия неблагоприятных климатических сигналов лесной биогеоценоз переключается с одних ведущих механизмов своего функционирования на другие – от скорости автотрофного биогенеза на темпы разложения лесной подстилки. При этом раскрываются два взаимно противоположных механизма проявления известных [10, 12, 21] буферных свойств подстилки. В начальный период проявления резистентной устойчивости рост ML знаменует собой перевод лесной экосистемы в более устойчивую категорию, по классификации [21]. На втором же, функционально-восстановительном этапе, когда включаются процессы упруго-пластичной устойчивости, масса подстилки уменьшается и это означает переход лесной экосистемы в более активную категорию.

УСТОЙЧИВОСТЬ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ В КАРТОГРАФИЧЕСКОМ ВЫРАЖЕНИИ

В картографировании структурно-функциональных характеристик лесных экосистем, в том числе их устойчивости, были использованы новые методы геоморфометрии [66, 67, 68] – науки о моделировании рельефа, особенно развившейся за последние 30 лет. Многоплановые свойства рельефа позволяют проводить обоснованную в ходе анализа интерполяцию и экстраполяцию данных, измеренных (или рассчитанных) на репрезентативных полигонах, что существенно расширяет границы анализируемой территории. Известные до сих пор методы количественного описания рельефа ограничивались шестью базовыми морфометрическими величинами. Нами же была применена разработанная П.А. Шарым и реализованная в программе «GIS Eco» [67] система из 18-ти параметров, с новыми классификационными построениями форм рельефа и с более качественными алгоритмами расчета морфометрических характеристик. Для построения крупномасштабных карт индексов устойчивости были использованы спутниковые данные НАСА о рельефе – матрицы высот земной поверхности разрешения 90 м, полученные в ходе выполнения международного проекта SRTM «США-Италия-Германия» (Shuttle Radar Topography Mission – проект радарной съемки рельефа спутником Шаттл).

Рассчитывались карты-матрицы, которые подробно описывают изучаемые свойства экосистемы с помощью количественных показателей. Карта-матрица является математической матрицей чисел, представляющая собой поле значений того или иного признака экосистемы. Каждый элемент (пиксел) матрицы имеет числовое значение, доступное в работающих с матрицами (гридами, grids) программах. Изображение карты-матрицы формировалось в ГИС-программе по надлежащей легенде, с процедурами интерполяции и экстраполяции измеренных данных по матрицам факторов среды, для которых множественная регрессия выявила наиболее тесные статистические связи.

Приведем пример картографирования индексов потенциальной устойчивости лесных экосистем Самарской Луки (СЛ). Территория полигона расположена на зональном экотоне леса и степи, и сосново-широколиственные леса здесь находятся в критических гидротермических условиях, поэтому весьма чувствительны к изменениям климата. При построения карт в м-бе 1: 50 000 (рис. 2) использовались уравнения (4) и (5) со следующими «весовыми» коэффициентами при предикторах: 1) для $I_{упр}(3)$ $a = 1,93$, $b = 0,12$; 2) для $I_{рез}(3)$ $a = 0,42$, $b = 0,40$. Сами же карты рас-

считывались по уравнениям, описывающим пространственное распределение индексов устойчивости. Для $I_{упр}(3)$ уравнение имеет вид:

$$I_{упр}(3)_{СЛ} = 0.126004 \cdot (\ln MП - \ln MП_{Ср})^{2+7,28} - 0.0365008 \cdot \ln MП_{-4,20} + 0.00000562153 \cdot (Z - Z_{Ср})^{2+3,60} - 0.00129009 \cdot F(35^\circ, 125^\circ)_{-3,31} + 0.472350; R^2 = 0.863 (Degr = 6,4\%); P < 10^{-6}. \quad (11)$$

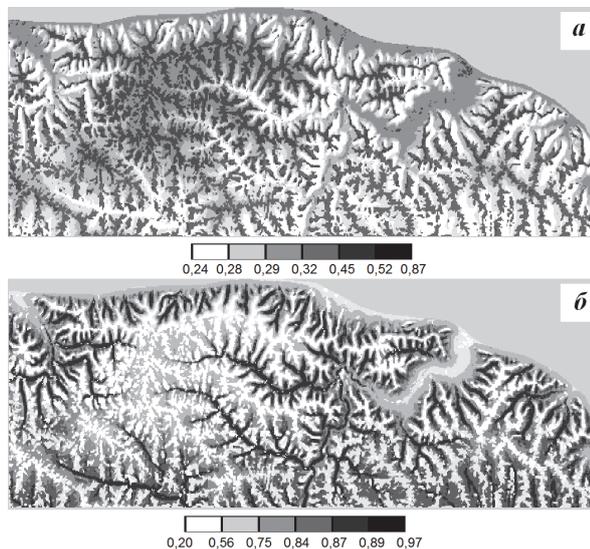


Рис. 2. Карты индексов упругой (а) и резистентной (б) инерционной устойчивостей для Самарской Луки, рассчитанные по моделям (4) и (5). Проекция Гаусса-Крюгера, 9-я зона.

Как видим, распределение восстановительного потенциала лесов в данном экорегионе зависит в первую очередь от типа местоположения ($MП$), по классификации [4]: от элювиального (плакорного) до супераквального. Связь нелинейная. Наибольшие значения $I_{упр}(3)$ имеет на плакорах и в аккумулятивных $MП$. Зависимость $I_{упр}$ от высоты (Z) также нелинейная: леса на больших и малых отметках имеют относительно высокий индекс. На рис. 2 а повышенным значениям $I_{упр}$ отвечают темные области. Снижение восстановительного потенциала лесов происходит на хорошо освещенных с юго-востока склонах $F(35^\circ, 125^\circ)$, показанных на карте наиболее светлыми участками.

При картографировании упругой устойчивости использовалась также модель, учитывающая влияние других экологических факторов:

$$I_{упр}(3)_{СЛ} = -0.0165366 \cdot (t_{100})_{-3,06} + 0.000245817 \cdot (W-100)_{+2,78} + 0.00231458 \cdot \cos(A_0) \cdot GA_{+2,67} - 0.0341556 \cdot \ln БГЦ_{-2,33} + 0.582918; R^2 = 0.662 (Degr = 5,8\%); P < 10^{-6}. \quad (12)$$

Здесь t_{100} и $(W-100)$ – соответственно температура почвы на глубине 100 см и запасы продуктивной почвенной влаги в метровом слое (в июле), A_0 и GA – азимут и крутизна склона, $БГЦ$ – группы биогеоценозов (их порядковые номера в системе катенарной дифференциации, от элюви-

ального местоположения до супераквального). Это уравнение показывает, что на зональном экотоне леса и степи рост температуры почвы и ее иссушение снижает способность лесных экосистем к функциональному восстановлению. Существенную роль играет крутизна северных склонов ($\cos(A_0) \cdot GA$): на более крутых склонах $I_{упр}(3)$ имеет тенденцию к увеличению. Сами группы лесных биогеоценозов Жигулевского массива так же отчетливо дифференцируются по средним значениям упругой устойчивости (рис. 3 а). Максимальным восстановительным потенциалом обладают мезоморфные плакорные дубо-липняки жигулевского плато и мезо-гидроморфные супераквальные леса глубоко врезаемых долин (БГЦ 4 и 6). Гораздо менее устойчивы ксероморфные трансэлювиальные и транзитные остепненные сосняки и сосново-широколиственные леса (БГЦ 1 и 2).

Таблица 3. Группы лесных биогеоценозов Жигулевского низкогорного массива (экспликация к рис. 3)

Символ и номер группы	Краткая характеристика
	Ксероморфные остепненные разреженные сосняки верхних и средних частей крутых (20–30°) солнцепечных склонов
	Ксеро-мезоморфные сосняки сложные липово-дубовые и сосново-широколиственные леса верхних и средних частей крутых (до 20–25°) нейтральных и теневых склонов
	Мезоморфные и ксеро-мезоморфные дубяки и производные от них осинники нейтральных и теневых склонов средней и высокой крутизны
	Гидро-мезоморфные и мезоморфные вязово-кленово-липовые и осиновые леса полого наклонных водоразделов (плакоров)
	Мезоморфные и мезо-гидроморфные дубово-вязово-липовые и осиново-березовые леса средних и нижних частей склонов высокой крутизны (20–30°)
	Мезоморфные и мезо-гидроморфные липняки, кленовники и осинники днищ глубоко врезаемых долин малых водотоков

Аналогичные уравнения множественной регрессии получены для резистентной устойчивости лесных сообществ Самарской Луки:

$$I_{рез}(3)_{СЛ} = 0.06678 \cdot \ln MП_{+5.65} - 0.1105203 \cdot (\ln MП - \ln MП_{СР})^2_{-4.69} + 0.001643 \cdot F(35^\circ, 170^\circ)_{+3.40} - 0.000006307 \cdot (Z - Z_{СР})^2_{-3.10} + 0.5353; \quad (13)$$

$$R^2 = 0.826; \quad Degr = 5,8\%; \quad P < 10^{-6}.$$

$$I_{рез}(3)_{СЛ} = 0.02395 \cdot (t_{100})_{+4.52} + 0.05610 \cdot \ln БГЦ_{+4.08} - 0.002927 \cdot \cos A_0 \cdot GA_{-3.73} - 0.0001937 \cdot (W - 100)_{-2.19} + 0.3682; \quad (14)$$

$$R^2 = 0.771; \quad Degr = 10,8\%; \quad P < 10^{-6}.$$

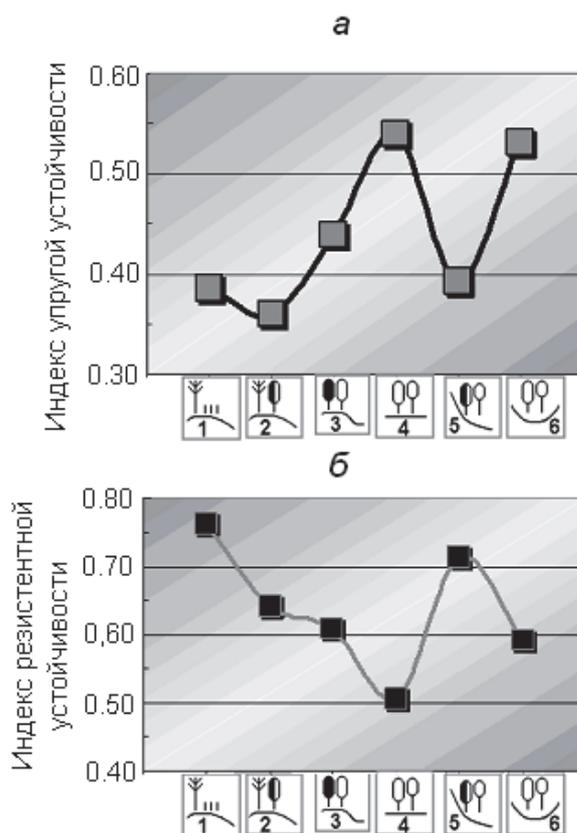


Рис. 3. Распределение средних индексов упругой (а) и резистентной (б) инерционной устойчивости по группам лесных биогеоценозов Жигулевского низкогорного массива. Условные обозначения групп биогеоценозов см. в табл. 3.

Пространственные вариации $I_{рез}$ на 83% объясняется ее нелинейными связями с типами местоположений и высотой, а также с освещенностью склонов при положении солнца на юге. Первоочередным прямодействующим фактором является летняя температура почвы. Инерционность реакции лесных сообществ на климатические сигналы возрастает на склонах с хорошо прогретой почвой и на крутых склонах южной экспозиции («северность» крутых склонов $\cos A_0 \cdot GA$ идет со знаком минус). Летние почвенные влагозапасы слабо связаны с температурой почвы ($R^2 = 0.111$) и они оказываются последними в ряду значимых предикторов. Связь параметра $I_{рез}$ с группами биогеоценозов (рис. 3 б) в целом обратна той, которая была отмечена для упругой устойчивости.

Следует отметить, что средние значения индекса резистентной устойчивости лесных низкогорных сообществ Самарской Луки, находящихся в семигумидном климате, оказываются более высокими (0,614) по сравнению с индексом устойчивости упругой (0,478). Это свидетельствует об определенном запасе гомеостатичности в южных маргинальных лесных сообществах за счет сбалансированности относительно низких скоро-

стей синтеза и деструкции органического вещества в критических для леса условиях климата.

АНАЛИТИЧЕСКИЕ И КАРТОГРАФИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЙ

В масштабе всего основного водосбора Волжского бассейна, т.е. на субконтинентальном уровне географической поясности [4, 23], наиболее значимыми метаболическими параметрами-предикторами (с положительной дифференци-

рующей силой влияния – не менее 55–60%) являются: для резистентной устойчивости – масса лесной подстилки, и для устойчивости упругой – коэффициент годовичного оборота надземной фитомассы (см. табл. 2, нижняя графа). Исходя из этого, общий анализ функциональной устойчивости лесных формаций этой территории был проведен по их лабильной фитоценотической устойчивости (табл. 4), что существенно упростило процедуру анализа.

Таблица 4. Таксономические (средневзвешенные) нормы резистентной и упругой лабильной устойчивости растительных формаций Окско-Волжского бассейна

Класс (подкласс) растительных формаций	Тип (подтип) растительности	Группа растительных формаций	Индекс устойчивости	
			резистентной	упругой
Северо-европейские еловые леса	А. Еловые южнотаежные 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 широколиственно-сосновые леса и производные сообщества на их месте. Северо-европейские сосновые леса	Б. Сосновые средне- и южнотаежные леса	8 (76). Сосняки с елью и березой, кустарничково-зеленомошные	0,446	0,398
		10 (78). Сосняки с березой, кустарничковые долгомошно-сфагновые	0,388	0,587
		11 (76 ¹). Сосняки зеленомошные и сфагновые, с верховыми болотами	0,468	0,485
		13 (76 ³). Сосняки с елью, зеленомошно-сфагновые, евтрофные болота	0,384	0,601
	В. Широколиственно-сосновые (подтаежные) леса	14 (79. 80). Березняки травяно-кустарничковые, лесные угодья	0,268	0,322
		15 (81). Сосняки кустарничково-травяные, с дубом и липой в подлеске	0,514	0,434
		16 (84). Широколиственно-сосновые леса чернично-разнотравно-злаковые	0,419	0,457
		17 (81 ¹). Сосняки мохово-кустарничково-травяные и лишайниковые	0,475	0,445
		18 (81 ²). Сосняки кустарничково-травяные, с евтрофными болотами	0,300	0,547
		19 (85). Березняки и осинники, местами с широколиственными породами	0,395	0,536
Широколиственные леса и производные сообщества на их месте. Европейские широколиственные леса	Г. Восточно-европейские широколиственные леса	20 (86). Фрагментарные подтаежные лесные угодья	0,274	0,565
		21 (118 а). Дубовые и липово-дубовые леса северные, с примесью ели	0,420	0,500
		22 (118 б). Дубовые и липово-дубовые леса южные, остепненные	0,245	0,609
		23 (118 в). Приволжские дубовые и липово-дубовые осветленные леса	0,311	0,541
		24 (118 г). Приволжско-заволжские липово-дубовые осветленные леса	0,398	0,567
		25 (118 д). Предгорные уральские липово-дубовые леса, высокотравные	0,408	0,519
		26 (120 а). Липняки, с дубом и вязом, разнотравно-злаковые, мезофитные	0,320	0,517
Пристепненные и степные широколиственные и сосновые леса	Д. Островные и байрачные леса в типичной (луговой) и южной лесостепи	27 (121). Осинники и березняки, с примесью широколиственных пород	0,283	0,540
		28 (87). Широколиственно-сосновые леса, со степными кустарниками	0,558	0,463
		29 (88. 89). Сосново-березовые остепненные леса, лесные угодья	0,540	0,295
		30 (119 б). Среднерусско-приволжские дубняки, остепненные, разрежен.	0,436	0,563
		31 (119 в). Приуральские сырцовые дубняки, с примесью сосны	0,264	0,529
Е. Южнотаежные, подтаежные и неморальные лесо-болотные комплексы		32 (122). Островные и байрачные леса среди сельскохозяйственных полей	0,310	0,371
		33 (203. 204. 205 б). Заболоченные хвойные леса	0,371	0,551
		34 (219. 223 а). Лесные болота	0,323	0,544
		35 (107). Заболоченные неморальные леса	0,248	0,656
Ж. 36 (234, 236). Неморальные поймы			0,340	0,559

Примечание. В скобках указаны номера групп растительных формаций, по [19].

В целом не обнаружилось какой-либо отчетливой привязки параметров *Iрез(1)* и *Iупр(1)* к основным формам равнинного макрорельефа. Низкие значения упругой устойчивости свойственны, например, как северной части Среднерусской возвышенности, так и Окско-Донской

низменности. То же самое можно сказать и относительно устойчивости резистентной. В то же время удалось получить их связи с отдельными морфометрическими и климатическими параметрами (табл. 5). Уравнения множественной регрессии представлены в стандартизованном виде,

в котором все предикторы нормированы на диапазон от 0 до 1. Это позволило оценить относительную роль предикторов по абсолютной величине коэффициентов регрессии.

Таблица 5. Уравнения связей индекса лабильной упругой устойчивости лесов (X) с характеристиками рельефа и климатическими параметрами для основных лесных формаций Окско-Волжского бассейна

Группа формаций (см. табл. 3)	Уравнения регрессии *	Статистика **		
		r_s	P	N
(48 б). Ельники южнотаежные зелено-мошно-кустарничковые	$X = 0,13 \cdot F(35,180) + 0,07 \cdot k_{\max} + 0,03 \cdot T_{VII} + 0,28$	0,40	-6	338
(52). Ельники с сосной, сложные, неморально-травяные	$X = 0,07 \cdot F(35,180) + 0,05 \cdot k_{\min} + 0,01 \cdot P_{тп} + 0,29$	0,20	-2	177
(53). Широколиственно-еловые неморально-травяные леса	$X = -0,09 \cdot GA - 0,08 \cdot F(35,180) - 0,05 \cdot kv + 0,52$	0,36	-4	112
(54). Березово-черноольховые с елью болотнокрупнотравяные леса	$X = -0,03 \cdot GA - 0,013 \cdot T_{VII} + 0,12 \cdot F(35,180) + 0,59$	0,54	-6	324
(78). Сосняки, с березой, кустарничковые долгомошно-сфагновые	$X = 0,12 \cdot T_{VII} + 0,06 \cdot P_{тп} - 0,01 \cdot GA + 0,47$	0,49	-6	28
(76 ³). Сосняки с елью, зеленомошно-сфагновые	$X = -0,14 \cdot GA + 0,10 \cdot F(35,180) - 0,014 \cdot T_{VII} + 0,47$	0,35	-6	1176
(81). Сосняки кустарничково-травяные, с дубом и липой	$X = -0,19 \cdot GA + 0,08 \cdot F(35,180) + 0,001 \cdot Z + 0,47$	0,24	-6	3231
(84). Широколиственно-сосновые леса разнотравно-злаковые	$X = 0,19 \cdot T_{VII} - 0,15 \cdot kv + 0,13 \cdot P_{тп} + 0,34$	0,38	-6	728
(81 ²). Сосняки кустарничково-травяные, с болотами	$X = -0,08 \cdot P_{тп} + 0,04 \cdot F(35,180) + 0,02 \cdot Z + 0,42$	0,39	-6	178
(87). Широколиственно-сосновые леса, со степными кустарниками	$X = 0,38 \cdot GA - 0,26 \cdot F(35,180) - 0,17 \cdot Z + 0,58$	0,65	-6	404
(118 а). Дубовые и липово-дубовые леса северные	$X = -0,06 \cdot F(35,180) - 0,05 \cdot Z + 0,02 \cdot P_{тп} + 0,53$	0,39	-6	508
(118 б). Дубовые и липово-дубовые леса южные	$X = 0,11 \cdot F(35,180) + 0,08 \cdot H - 0,04 \cdot GA + 0,46$	0,38	-6	671
(118 в). Приволжские, липово-дубовые осветленные леса	$X = 0,07 \cdot T_{VII} - 0,05 \cdot F(35,180) + 0,03 \cdot k_{\min} + 0,47$	0,52	-2	37
(118 г). Приволжско-заволжские липово-дубовые осветленные леса	$X = 0,14 \cdot H - 0,08 \cdot GA - 0,05 \cdot P_{тп} + 0,55$	0,40	-6	186

* 0,13 $F(35,180)$ – освещенность склонов; числа в скобках означают: первое – угол склонения Солнца от горизонта, второе – угол азимута; T_{VII} – средняя температура июля; $P_{тп}$ – сумма осадков теплого периода, k_{\max} – максимальная кривизна, характеризует гребневые формы; GA – крутизна склонов; kv – вертикальная кривизна, описывает профиль склона; Z – абс. высота; H – средняя кривизна, определяет вогнутость или выпуклость формы в целом; k_{\min} – минимальная кривизна, связанная с килевыми формами рельефа.

** r_s – ранговый коэффициент корреляции Спирмана; P – уровень значимости; N – число точек.

Для еловых и широколиственно-еловых лесов, находящихся в основном на северо-западе бассейна в условиях хорошей влагообеспеченности, существенными для сукцессионного потенциала являются T_{VII} и освещенность склонов $F(35,180)$. При этом в южной тайге они играют положительную роль, а в смешаннолесной зоне при росте температуры на хорошо освещенных склонах индекс уменьшается.

Параметр $I_{упр}(1)$ сосновых и широколиственно-сосновых лесов в большей степени зависит от осадков теплого периода $P_{тп}$. Положительная связь с ними нарушается только в сосняках с евтрофными болотами. В широколиственных лесах индекс упругой устойчивости обнаруживает так же положительную связь с осадками и температурой и увеличивается на пологих склонах. В уравнениях связи чаще появляется минимальная кривизна k_{\min} , определяющая килевые формы рельефа. Для дубовых лесов $I_{упр}(1)$ возрастает с

повышением температуры, но на более затененных склонах.

Переход с локального уровня картографирования устойчивости лесов Окско-Волжского бассейна на региональный (в масштабе от 1: 2 500 000 до 1: 4 000 000) осуществлялся с помощью специально разработанного метода *индукционно-иерархической экстраполяции* [25], основанного на эмпирически установленном явлении полизональности локальных гео(эко-)систем как формы их реакции на глобальные изменения климата [24]. На основе выявленных закономерностей преломления зонально-регионального биоклиматического фона местными геоморфологическими и гидроэдафическими факторами рассматриваются так называемые *региональные системы локальной зональности*. Они состоят из векторных рядов плакорных биогеоценозов, отражающих, зонально-региональный фон данной территории [8], и экстразональных топозкоосистем [31]

как представителей других зональных типов географической среды, не только соседних, но и весьма удаленных.

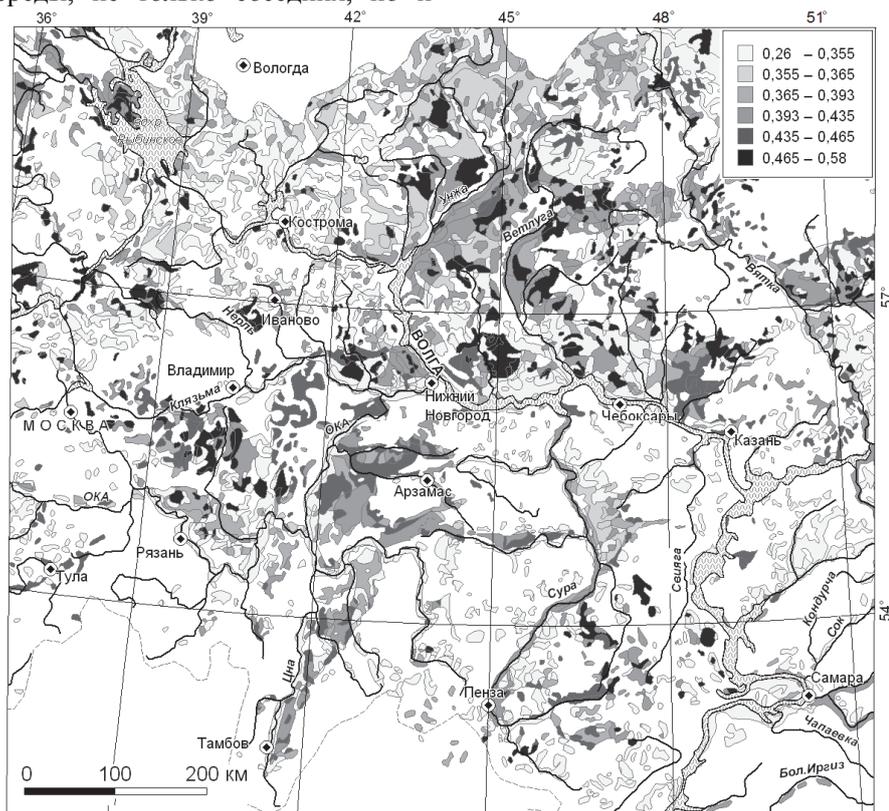


Рис. 4. Карта индексов резистентной лабильной устойчивости групп лесных формаций территории Волжского бассейна

Каждая группа растительных формаций, выделенная на мелкомасштабной геоботанической карте, идентифицируется определенной группой биогеоценозов из их плакорно-экстразонального ряда. Одновременно создается карта мезоместоположений. В данном случае была использована созданная нами экологизированная карта групп ландшафтов (см. [23]). Затем каждый ареал данной формации, представленный как *поливекторное множество мезокатен*, дробится на региональные типы местоположений – от элювиального и трансэлювиального типов до аккумулятивного и супераккумулятивного, по ландшафтно-геохимической классификации [11, 35]. Для этого используются новые методы геоморфометрической статистики [55, 56, 68]. Создается промежуточная

жупочная карта типов мезоместоположений по каждой группе лесных формаций. Принимая, согласно концепции ландшафтных сопряжений Б.Б. Польшова [35], мезокатену в качестве гомоморфного образа микрокатены, различным имеющимся биогеоценозам всех выделенных групп из каждого экспериментального полигона по мезоместоположениям соответствующего ему геоботанического ареала. Полученная таким образом региональная фито-катенарная мозаика насыщается далее теми или иными метаболическими параметрами биогеоценозов, взятых уже в качестве локальных представителей соответствующих зонально-региональных типов/подтипов географической среды. В данном случае такими параметрами являлись индексы устойчивости лесов.

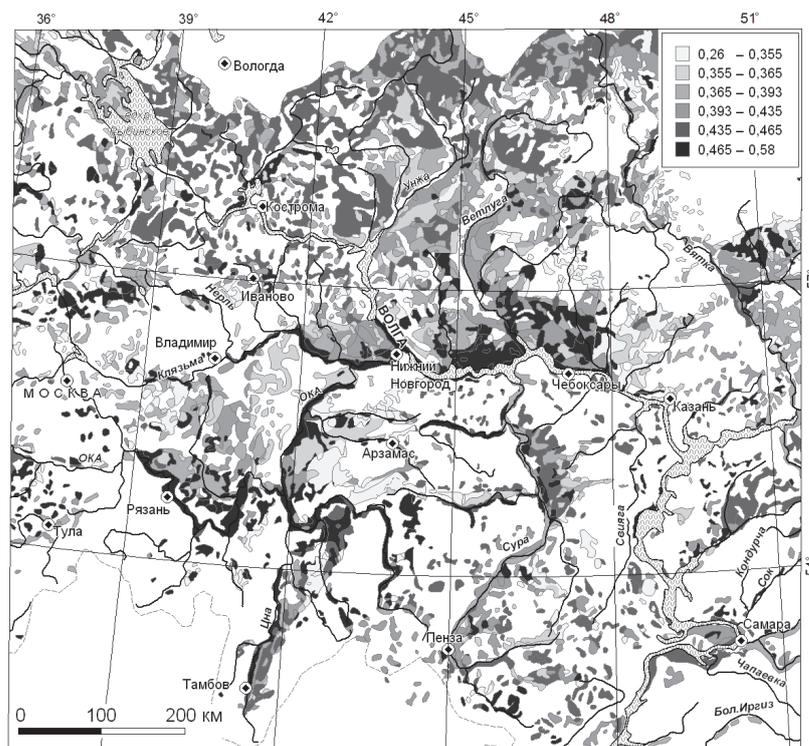


Рис. 5. Карта индексов упруго-пластичной лабильной устойчивости групп лесных формаций территории Волжского бассейна

Распределение индексов лабильной устойчивости лесных формаций представлено на рис. 4 и 5. Коренные средне- и южнотаежные еловые и широколиственно-еловые подтаежные леса, распространенные по крайнему северу Волжского бассейна, имеют пониженную устойчивость обоих типов ($I_{рез}(1) = 0,37–0,40$; $I_{упр}(1) = 0,35–0,37$). Несколько более высоким восстановительным потенциалом обладают их мелколиственные дериваты ($I_{упр}(1) = 0,41–0,45$). Средне- и южнотаежные сосновые леса на междуречьях левобережья Волги, Унжи и Ветлуги отличаются, наоборот, более высокой чувствительностью к климатическим сигналам ($I_{рез}(1) = 0,43–0,48$), но менее развитыми механизмами функционального восстановления ($I_{упр}(1) = 0,36–0,40$). Контраст еще более резко выражен в подтаежных широколиственно-сосновых лесах Низменного Заволжья и Нижнего Приочья. Они весьма чувствительны к внешним сигналам ($I_{рез}(1) = 0,30–0,36$), но способны к сравнительно быстрому функциональному восстановлению ($I_{упр}(1) = 0,46–0,50$ и выше). Примерно такое же соотношение резистентной и упругой устойчивости имеют небольшие массивы широколиственных лесов, разбросанные по бассейнам Средней Оки, Мокши и Суры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Разработаны количественные методы расчета и крупномасштабного картографирования потенциальной устойчивости лесных экосистем двух основных типов – упруго-пластичной и ре-

зистентной. Метод позволяет оценивать устойчивость биогеоценозов как целостных элементарных биохорологических единиц, а не по отдельным их структурным или функциональным характеристикам, что практиковалось ранее. Такой метод является в полном смысле комплексным ландшафтно-экологическим. Методологическая значимость его состоит в том, что он опирается на дискретные параметры малого биологического круговорота. Эти параметры, во-первых, формируют основные механизмы устойчивости природных экосистем, а во-вторых, – позволяют получать массовый эмпирический материал, необходимый для расчетов устойчивости.

2. Аналитическое и картографическое моделирование устойчивости лесных биогеоценозов в южной полосе лесного пояса в Среднем Поволжье показало следующее. В начальный период воздействия неблагоприятного климатического сигнала лесной биогеоценоз, стремясь к выживанию, реагирует снижением интенсивности годового оборота надземной фитомассы и/или усилением минерального питания растений из гумусового горизонта почвы. Последующий восстановительный потенциал реализуется с помощью активизации процессов деструкции мертвой органики в лесной подстилке, а затем – путем увеличения годичной продукции зеленой массы, т.е. общим ускорением биологического круговорота.

3. Подавляющее большинство лесных формаций Окско-Волжского бассейна характеризуются высокой чувствительностью к первоначальным

сигналам внешних возмущений, но в то же время – достаточно развитыми механизмами, олицетворяющими их упругую устойчивость. Это означает, что экзогенная динамика функциональных и структурных параметров лесных экосистем региона отражает смену их первоначальной адаптивной стратегии в меняющейся окружающей 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 или пастбищной нагрузки).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 11-05-00575-а

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антипов А.Н. (ред.). Географические исследования Сибири. Том 1. Структура и динамика геосистем. Новосибирск: Акад. изд-во «ГЕО», 2007. 413 с.
2. Арманд А.Д. Устойчивость (гомеостатичность) географических систем к различным типам внешних воздействий // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 14–32.
3. Арманд Д.Л., Преображенский В.С., Арманд А.Д. Природные комплексы и современные методы их изучения // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1969. № 5. С. 5–16.
4. Базилевич Н.И., Гребенчиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
5. Базилевич Н.И., Родин Л.Е. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л.: Наука, 1969. С. 24–33.
6. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 478 с.
7. Букс И.И. Ландшафтно-экологическая характеристика зоны БАМа и устойчивость природной среды // Вопросы географии. Сб. 105. М.: Мысль, 1977. С. 81–97.
8. Высоцкий Г.Н. Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.
9. Герасимов И.П. Генетические, географические и исторические проблемы современного почвоведения. М.: Наука, 1976. 298 с.
10. Герасимов И.П. Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии Мира. М.: Наука, 1985. 247 с.
11. Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с.
12. Глазовская М.А. Общее почвоведение и география почв. М.: Высшая школа, 1981. 400 с.
13. Глазовская М.А. Принципы классификации природных геосистем по устойчивости к техногенезу и прогнозные ландшафтно-геохимическое районирование // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 61–78.
14. Глазовский Н.Ф., Арманд А.Д., ред. Механизмы устойчивости геосистем. М.: Наука, 1992. 202 с.
15. Гродзинский М.Д. Устойчивость геосистем: теоретический подход к анализу и методы количественной оценки // Известия РАН. Серия геогр., 1987. № 6. С. 5–15.
16. Гродзинский М.Д. Применение оценок устойчивости геосистем к нормированию антропогенных воздействий // Ландшафты, нагрузки, нормы. М.: Ин-т географии РАН, 1990. С. 43–54.
17. Дюшофур Ф. Основы почвоведения. Эволюция почв. М.: Прогресс, 1970. 591 с.
18. Зейдис И.М., Кружалин В.И., Симонов Ю.Г. и др. Общие свойства динамики геосистем // Вестник МГУ. Сер. 5. География. 2001. № 4. С. 3–8.
19. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М., ред. Карта растительности Европейской части СССР. М-б 1: 2 500 000. М.: ГУГК, 1974. 6 л.
20. Керженцев А.С. Функциональная экология. М.: Наука, 2006. 259 с.
21. Ковда В.А. Биогеохимическая концепция биосферы // Ресурсы биосферы на территории СССР. М.: Наука, 1971. С. 16–26.
22. Коломыц Э.Г. Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на бореальном экотоне Русской равнины // Изв. РАН. Сер. географич. 1995. № 3. С. 37–51.
23. Коломыц Э.Г. Бореальный экотон и географическая зональность: Атлас-монография. М.: Наука, 2005. 390 с.
24. Коломыц Э.Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
25. 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.
26. Коломыц Э.Г., Юнина В.П., Сидоренко М.В. Воротников В.П. Экосистемы хвойного леса на зональной границе. Организация, устойчивость, антропогенная динамика. Нижний Новгород: Ин-т экологии Волж. бассейна РАН, 1993. 346 с.
27. Кононова М.М. Органическое вещество почвы: его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 313 с.
28. Крутько В.Н., Пегов С.А., Хомяков Д.М., Хомяков П.М. Формализация оценки качества компонентов окружающей среды. М.: ВНИИ системных исследований, 1982. Препринт. 36 с.
29. Куприянова Т.П., ред. Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М.: Институт географии АН СССР. 333 с.
30. Логофет Д.О., Свирижев Ю.М. Концепция устойчивости биологических систем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. VI. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 159–171.
31. Мильков Ф.Н. Физическая география: современное состояние, закономерности, проблемы. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1981. 398 с.
32. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Изд. 7-е. М.–Л.: Гослесбумиздат, 1949. 368 с.
33. Одум Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
34. Одум Ю. Экология. В 2-х т. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. С. 328, 376.
35. Полюнов Б.Б. Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 751 с.
36. Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Гумус и почвообразование: Методы и результаты изучения. Л.: Наука, 1980. 220 с.
37. Пузаченко Ю.Г. Инвариантность геосистем и их компонентов // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 32–41.
38. Пузаченко Ю.Г. Пространственно-временная иерархия геосистем с позиции теории колебаний // Вопросы географии. Сб. 127. М.: Мысль, 1986. С. 96–111.
39. Риклефс Р. Э. Основы общей экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1979. 424 с.
40. Рожков А.А., Козак В.Т. Устойчивость лесов. М.: ВО Агропромиздат, 1989. 239 с.
41. Светлосанов В.А. Устойчивость и стабильность природных экосистем (модельный аспект). ВИНТИ, Итоги науки и техники. Т. 8. М., 1990. 200 с.
42. Светлосанов В.А. Устойчивость природных систем к природным и антропогенным воздействиям (учебное пособие). М., 2009. 100 с.

43. *Свирижев Ю.М.* Устойчивость и сложность в математической экологии // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 41–50.
44. *Свирижев Ю.М., Елизаров Е.Я.* Математическое моделирование биологических систем // Пробл. космической биологии. Т. XX. М.: Наука, 1972. 159 с.
45. *Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
46. *Смит Дж.М.* Модели в экологии. М.: Мир, 1976. 184 с.
47. *Сочава В.Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
48. *Сукачев В.Н.* Избранные труды. Т. 1-й. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.
49. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н.* Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюлл. МОИП. Т. LXXI. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ. 1966. С. 123–132.
50. *Тишков А.А.* Фитогенные механизмы устойчивости наземных экосистем // Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М.: Ин- географии АН СССР, 1989. С. 93–103.
51. *Тишков А.А.* Биотические механизмы устойчивости геосистем // Механизмы устойчивости геосистем. М.: Наука, 1992. С. 110–120.
52. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
53. *Федоров В.Д.* Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. С. 402–415.
54. *Федоров В.Д.* Концепция устойчивости биологических систем // Всесторонний анализ окружающей среды. Труды совет.-америк. симпозиума. Тбилиси, 25–29 марта 1974 г. Л.: Гидрометеиздат, 1975. С. 207–2017.
55. *Шарая Л.С.* Количественный анализ пространственной изменчивости некоторых параметров состояния экосистемы Жигули // Самарская Лука. Бюллетень. 2007. Т. 16. № 4 (22). С. 639–659.
56. *Шарая Л.С.* Предсказательное картирование лесных экосистем в геоэкологии // Поволжский экологический журнал. 2009. № 3. С. 249–257.
57. *Шарый П.А.* Ряды стабильностей пар элементов в серой лесной почве // Биосферные функции почвенного покрова. Пущино: SYNCHROBOOK, 2010, Ч. 3. С. 347–349.
58. *Эйби У.Р.* Введение в кибернетику. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 432 с.
59. *Allen D.M.* The relationship between variable selection and data augmentation and a method for prediction // Technometrics. 1974. V. 16. P. 125–127.
60. *Chapin F.S., Walker B.H., Hobbs R.J., et al.* Biotic control over the functioning of ecosystems // Science. 1997, Vol. 277. P. 500–504.
61. *Diaz S., Cabido M.* Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes // Trends Ecol. Evol. 2001. V. 16. P. 646–655.
62. *Holling C.S.* Resilience and stability of ecosystems // Ann. Rev. Ecol. 1973. V. 4. P. 1–23.
63. *Loreau M., Downing A., Emmerson M., et al.* A new look at the relationship between diversity and stability // Biodiversity and ecosystem functioning. Oxford University Press. Oxford. UK. 2002. P.79–91.
64. *MacArthur R.U.*, Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // Ecology. 1955. V. 36. P. 533–536.
65. *Peterson G., Allen C.R., Holling C.S.* Ecological resilience, biodiversity and scale // Ecosystems. 1998. Vol. 1. P. 6–18.
66. *Pike R. A.* Bibliography of Terrain Modelling (Geomorphometry), the Quantitative Re-presentation of Topography – Supplement 4.0. Open-file report 02-465, U.S. Geological Survey, 2002. – PDF file at this website: <http://wrgis.wr.usgs.gov/wgmt/sfbay/pike.html>.
67. *Shary P.A.* Personal research website on geomorphometry and applications. 2006. Website: <http://www.giseco.info/>. На русском языке вебсайт <http://www.esti-map.ru/>.
68. *Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V.* Fundamental quantitative methods of land surface analysis // Geoderma. 2002. V. 107. № 1–2.
69. *Thompson I., Mackey B., McNulty S., Mosseler A.* Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series. 2009. № 43. 67 p.

SUSTAINABILITY OF FOREST ECOSYSTEMS, METHODS OF ITS CALCULATION AND MAPPING

© 2014 E.G. Kolomyts, L.S. Sharaya

Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti

A brief review of the state of the problem of stability in forest ecology is presented, and the known mathematical models of ecosystem sustainability are estimated in the context of their applicability to landscape-ecological systems. The ideology of quantitative evaluations of forest ecosystem potential sustainability is described. Two levels of sustainability are distinguished – labile phytocoenological and passive soil-biotal. Statistically significant relations in equations have been obtained that describe the dependence of these indices on metabolic features of forest biogeocoenoses and on environmental factors. The presented large-scale and small-scale matrix maps of resistance and resilience stability of forest facies (by the example of Samarskaya Luka) and forest formations (for the Oka-Volga basin) characterize their sensitivity to climatic changes and subsequent succession/restoration potential, respectively.

Key words: forest ecosystems, forest formation, biological cycle, stability, mathematic modeling, mapping.