

УДК 581.52/581.524.3/574.9

МЕТОДЫ ИСЧИСЛЕНИЯ И КАРТОГРАФИРОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ*

© 2013 г. Э.Г. Коломыц, Л.С. Шарая

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Поступила в редакцию 21.01.2013 г.

Изложена итерационная процедура количественной оценки потенциальной устойчивости лесных экосистем как интегрального параметра их функционирования. Получены статистически значимые уравнения связей индексов устойчивости с параметрами биологического круговорота и факторами среды. Для одного из районов Среднего Поволжья представлены крупномасштабные карты-матрицы резистентной и упруго-пластичной устойчивости лесных биогеоценозов, которые характеризуют соответственно их чувствительность к изменениям климата и последующий сукцессионно-восстановительный потенциал.

Введение. 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” [20, с. 394]. Экологический синтез устойчивости состоит в том, что данное свойство природной среды является замыкающим звеном в сети межкомпонентных связей, определяющих функциональную организацию экосистем. На параметрах устойчивости концентрируется наибольшее число ландшафтных связей [11, 12].

Проблема устойчивости природных экосистем как их функциональной характеристики в целом, так и при различных внешних воздействиях многократно обсуждалась в литературе [1, 3, 6, 17, 18, 20, 22–24, 29, 31, 41, 42, 46 и др.]. Прежде всего, утвердилось общее представление о том, что существует два альтернативных типа устойчивости экосистем [17, 39, 42, 46 и др.]: 1) *упругость (resilience)*, а точнее *упруго-пластичность*, экосистемы как ее способность возвращаться к исходному состоянию после возмущения, воспроизводя свою структуру и функционирование (равновесная динамика), либо переходить в новое устойчивое состояние, близкое к перво-

начальному (неравновесная динамика); 2) *резистентность (resistance)* экосистемы – ее нечувствительность к внешнему воздействию, которую связывают с понятием стабильности (*stability*); последнее отражает способность системы к поддержанию динамического равновесия в течение определенного времени, ее сопротивляемость перехода в другую систему путем поглощения воздействий.

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 растительности, ее повреждению и др. [38, 46, 52 и др.]. Рассматривается связь устойчивости растительных сообществ с их сложностью, причем по принципу “чем сложнее (разнообразнее) сообщество, тем оно более устойчиво” [3, 20]. Этот теоретический постулат не только утвердился в общей экологии [17, 46], но и стал безоговорочно принятым в ландшафтной экологии [20, 26]. Однако он по-прежнему остается дискуссионным [31, 38, 40]. Во-первых, сами понятия сложности и устойчивости неопределенны [24], а во-вторых, – шенноновская энтропийная мера разнообразия, аналогом которой является известная мера устойчивости Р. Мак-Артура [41], неприложима к оценкам сложности природных экосистем с достаточно развитыми внутренними связями [23, 25].

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 11-05-00575-а.

В нашей стране изучение проблемы устойчивости лесов имеет солидную историю. Еще Г.Ф. Морозов [15] 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 отличаются, как он полагал, наиболее высокой устойчивостью. Однако преобладающие в географии и геоэкологии оценки устойчивости до сего времени остаются преимущественно качественными, с такими дефинициями как “устойчивость слабая, средняя, высокая”, при учете множества важных факторов [5], а иногда и при отсутствии сколь-нибудь строгих классификационных критериев. Однако элементы формализации уже вносились – например, при оценках устойчивости зонально-региональных геосистем крупной территории [4]. В соответствии с уровнями теплообеспеченности ландшафтов и их первичной биопродуктивности здесь выделены пять баллов устойчивости ландшафтно-экологических комплексов. При этом осталось неясным, о каком типе устойчивости и по отношению к каким видам внешних воздействий идет речь, поэтому выделенные категории устойчивости носят слишком абстрактный характер. В работе [21] 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.

Устойчивость элементарного природного комплекса определяется “запасом его гомеостатичности” [1, 6]. В иерархической лестнице механизмов устойчивости природных экосистем [29] это третий, самый высокий, уровень устойчивости (после собственно биотического и экотопического уровней), связанный с “потенциалом инвариантности геосистемы”, по [26]. Одним из основных свойств природных экосистем является постоянство соотношений реакций синтеза и разложения органического вещества, то есть сбалансированность малого биологического круговорота [16]. Это важное теоретическое положение пока не нашло своего отражения в исчислении устойчивости природных комплексов.

В [6, 13] 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 [29, 30].

В ландшафтной географии известен также опыт использования концептуального аппарата теории надежности для расчета парциальных мер устойчивости геосистемы [7, 13]. Устойчивость оценивается по поведению того или иного природного компонента и связывается с понятием отказа – события выхода состояния этого компонента из области гомеостаза в рамках некоторого инварианта, установление которого остается весьма проблематичной задачей. Не исключены также элементы субъективизма при нахождении пороговых значений структурных или функциональных параметров отдельных геокомпонентов, по которым оценивается вероятность отказа.

К настоящему времени достаточно глубоко разработаны чисто математические модели устойчивости экосистем. В целом эти модели описывают узкий круг относительно простых экологических конструкций и имеют принципиально детерминистский характер. Объектом анализа служат обычно популяция и биотическое сообщество как совокупность популяций. Мера их устойчивости 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 [32, 33].

Другой путь аналитических оценок устойчивости экосистем – по балансовым уравнениям их равновесных состояний, которые описываются потоками энергии и вещества, проходящими по трофическим цепям [14, 23–25 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 [23], мало применима к оценкам устойчивости природных экосистем. Устойчивость системы может оцениваться также на основе их динамики и иерархической организации в свете теории колебаний [19], то есть по соотношению частот ее собственных колебаний (и соответственно периодов релаксации) с часто-

тами внешних сигналов, вызывающих в ней вынужденные колебания.

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. Они отличаются принципиально вероятностным характером внутренних и внешних взаимодействий [2], а также нелинейностью своего поведения, обусловленной зарегулированной сетью положительных и отрицательных обратных связей [8, 23]. Функционирование и устойчивость таких систем определяются не численностью или динамикой биологических видов, а в первую очередь геохимическими циклами [24], то есть годовыми и многолетними круговоротами органического вещества. Именно в этом направлении и был предпринят нами поиск единых показателей (индексов) потенциальной устойчивости лесных экосистем.

Расчет мер устойчивости лесных биогеоценозов (первое приближение). Прежде всего, необходимо было определиться, по отношению к чему следует говорить об устойчивости гео(эко-) систем – к их структуре или функционированию. Иногда устойчивость понимается как способность системы изменять свои структурные характеристики в целях сохранения начального уровня (способа) функционирования [9]. Однако чаще всего под устойчивостью понимают именно ее структурную неизменность (или слабо выраженное изменение, не выходящее за пределы некоторой критической точки) путем варьирования функциональными параметрами [1, 6, 23 и др.]. С этим подходом связаны такие понятия, как гомеостазис и запас гомеостатичности гео(эко-) систем, а также нормы антропогенных нагрузок на систему. В свете поставленной задачи мы придерживаемся второй трактовки устойчивости.

Мера устойчивости находилась путем исчисления территориальных вариаций (ΔS) некоторой функции состояния экосистем в пределах определенной статистической выборки. Характеризуя устойчивость системы как относительный дефицит ее изменчивости, можно записать для индекса потенциальной устойчивости $I(S)$ следующие выражения:

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

где $S_{\text{опт}}$ и S_i – соответственно оптимальное и i -е значения функции состояния системы. Как из-

вестно, в малом биологическом круговороте ключевое значение имеют два метаболических процесса: относительная величина продуцирования зеленого вещества и скорость его разложения. В первом приближении они могут быть выражены соответственно двумя комплексными дискретными параметрами метаболизма – коэффициентом годового оборота надземной фитомассы ($KR = PV/BL$) и подстильно-опадным индексом ($KY = PV/ML$). Здесь PV – годовая продукция зеленой массы, BL – общая живая надземная фитомасса, ML – масса лесной подстилки.

Ранее нами был предложен индекс потенциальной упруго-пластичной устойчивости $I_{\text{упр}}$ лесного биогеоценоза [11, 12]. Индекс вычисляется как функция указанных коэффициентов с помощью метрики евклидова расстояния. При этом оба предиктора рассматриваются как равноправные, то есть берутся с единичными “весами”:

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

где $(\Delta KR) = (KR_{\text{max}} - KR_i) / (KR_{\text{ма}} - KR_{\text{min}})$,

$$(\Delta KY) = (KY_i - KY_{\text{min}}) / (KY_{\text{max}} - KY_{\text{min}}).$$

Индекс упругой устойчивости, таким образом, оценивается в безразмерных единицах. Если $KR_i \rightarrow KR_{\text{max}}$ и $KY_i \rightarrow 0$, то $I_{\text{упр}} \rightarrow 1$. Аналогично вычисляется индекс потенциальной резистентной устойчивости $I_{\text{рез}}$ гео(эко-)системы. В этом случае за оптимумы принимаются минимальное значение KR и максимальное – KY . Индекс резистентной устойчивости будет стремиться к единице при $KR_i \rightarrow KR_{\text{min}}$ и $KY_i \rightarrow KY_{\text{max}}$.

Индексы устойчивости экосистемы характеризуют ее способность противостоять, либо нейтрализовать совокупности возмущающих воздействий, и указывают на ее удаленность от критических состояний. Поскольку минимальные и максимальные значения KR и KY берутся из конкретной статистической выборки, то очевидно, что каждый из индексов характеризует не абсолютную, а относительную устойчивость экосистемы в пределах территории, которой эта выборка соответствует. Параметры $I_{\text{упр}}$ и $I_{\text{рез}}$ указывают на ту долю устойчивости от максимально возможной, которая свойственна данному природному комплексу.

В дальнейшем для краткости параметр $I_{\text{упр}}$ будем называть упругой устойчивостью, помятуя присутствие в ней также свойств пластичности. Он отображает известный закон необходимого разнообразия систем [36], 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 [18].

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. [12]). Упругая устойчивость $I_{упр}$ имеет весьма высокую, параболическую связь с годовым оборотом надземной фитомассы:

$$I_{упр} = -0.173 + 20.95 KR - 98.08 (KR)^2; \\ R = 0.998; R^2 = 0.996. \quad (3)$$

В интервале малых значениях KR (0.01 → 0.05) упругая устойчивость растет наиболее сильно (0.05 → 0.63), а затем этот рост ослабевает. Максимум $I_{упр} = 0.90-0.98$ достигается при $KR = 0.09-0.10$. Парциальная связь $I_{упр}$ с массой лесной подстилки ML незначима.

Резистентная же устойчивость $I(p)$ наиболее тесно коррелирует с массой лесной подстилки (линейная положительная связь):

$$I_{рез} = 0.374 + 0.002161 ML; \\ R = 0.785; R^2 = 0.615. \quad (4)$$

С увеличением массы подстилки чувствительность лесного биогеоценоза к внешним воздействиям однозначно ослабевает: при $ML = 50 \rightarrow 200$ т/га параметр $I_{рез}$ возрастает с 0.45–0.50 до 0.80. При этом в области малых подстилочных масс (до 70 т/га) наблюдается “размытое” поле значений $I_{рез}$ – от 0.25–0.30 до 0.40–0.50.

Итак, оценки устойчивости лесных экосистем в первом приближении показывают следующее. Если их первоначальная реакция 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 лесовосстановления.

Модификация индексов устойчивости (второе и третье приближения). Первое приближение оперирует двумя обобщенными метаболическими параметрами и не затрагивает парциального вклада различных звеньев биологического круговорота в устойчивость (как

резистентную, так и упругую), что не позволяет вскрыть механизмы такой ответной реакции лесных экосистем на воздействие, которая должна способствовать их выживанию. Очевидна необходимость в продолжении итерационной процедуры. С этой целью запишем выражение (2) в следующем виде:

$$I_{i\text{упр}} = 1 - \sqrt{\frac{(1 - KR_{ni})^2 + KY_{ni}^2}{2}}, \quad (5)$$

где нормированные значения $KR_{ni} = (KR_i - KR_{\min}) / (KR_{\max} - KR_{\min})$ и $KY_{ni} = (KY_i - KY_{\min}) / (KY_{\max} - KY_{\min})$. Дальнейшая нормировка предикторов делается таким же способом. Недостатком этой формулы является отсутствие в составе предикторов гумусной массы, играющей, как известно, существенную роль в стабилизации экосистемы. В целях устранения этого недостатка заменим KY на массу лесной подстилки ML и введем массу гумуса HU как характеристику кладовой минерального питания растений, то есть расширим участие детритной ветви метаболизма в устойчивости экосистемы. Полагая единичным коэффициент при KR_{ni} , записываем формулу для $I_{i\text{упр}}$ с новыми параметрами в нормированном виде и с “весовыми” коэффициентами a и b :

$$I_{i\text{упр}} = \\ = 1 - \sqrt{\frac{(1 - KR_{ni})^2 + a \cdot ML_{ni}^2 + b \cdot (1 - HU_{ni})^2}{1 + a + b}}. \quad (6)$$

Формула же для индекса резистентной устойчивости $I_{i\text{рез}}$ примет вид:

$$I_{i\text{рез}} = 1 - \sqrt{\frac{KR_{ni}^2 + a \cdot (1 - ML_{ni})^2 + b \cdot HU_{ni}^2}{1 + a + b}}. \quad (7)$$

Во втором приближении итерационной процедуры примем “весовые” коэффициенты $a = b = c = 1$, что по-прежнему означает равноправное участие рассматриваемых факторов в формировании устойчивости лесных биогеоценозов. Результаты расчетов $I_{i\text{упр}}$ и $I_{i\text{рез}}$ по всем восьми экспериментальным полигонам Волжского бассейна (см. [12]) представлены в табл. 1, и они уже существенно отличаются от данных, рассчитанных по формуле (2) и ее аналогу для $I_{рез}$.

Проверим, насколько эффективен результат второго приближения в проведенной итерационной процедуре. На рис. 1 показано сравнение двух индексов упругой устойчивости: $I_{упр(1)}$, рассчитанных по формуле (2), и $I_{упр(2)}$ – по формуле (6). Параметры в целом имеют весьма высокую корреляцию, однако они адекватны друг другу только в своих центральных значе-

Таблица 1. Доли (%) положительного или отрицательного участия различных нормированных предикторов (*KR*, *ML* и *HU*, см. в тексте), с единичными “весовыми” коэффициентами, в формировании индексов потенциальной устойчивости лесных экосистем Поволжья

Региональная экосистема (экспериментальный полигон)	Потенциальная устойчивость					
	резистентная			упруго-пластичная		
	<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)	-28.9	+56.5	-14.6	+34.6	-46.1	+19.3
Приволжская возвышенность, типичная лесостепь, сосновые и липово-дубовые леса (Присурье)	-10.7	+79.8	-9.5	+14.9	-61.7	+23.4
Нижегородское Предволжье, северная лесостепь, дубово-липовые и сосново-широколиственные леса (Кудьма)	-13.2	+50.7	-13.6	+13.1	-44.9	+42.0
Нижегородское Предволжье, северная лесостепь, дубравы, липняки (возвышенный массив Щелоковский Хутор)	-16.8	+71.1	-12.1	+12.4	-69.8	+17.8
Нижегородское Предволжье, северная лесостепь, смешанные и хвойные леса (урочище Зеленый Город)	-15.8	+19.4	-64.8	+22.2	-0.50	+72.8
Нижнее низменное Приочье, южная граница подтайги, елово-сосновые задровые полясья (Выкса)	-13.9	+18.7	-67.4	+24.5	-11.8	+63.7
Среднее низменное Приочье, южная граница подтайги, смешанные, хвойные и широколиственные леса (Приокско-Террасный заповедник)	-33.4	+36.5	-30.1	+39.1	-17.4	+43.5
Нижегородское низменное Заволжье, южная полоса подтаежной зоны, сосновые и еловые леса (Керженец)	-17.7	+48.4	-33.9	+25.2	-26.3	+48.5

Примечание. Индексы $I_{упр}$ и $I_{рез}$ рассчитаны по формулам (6) и (7) соответственно

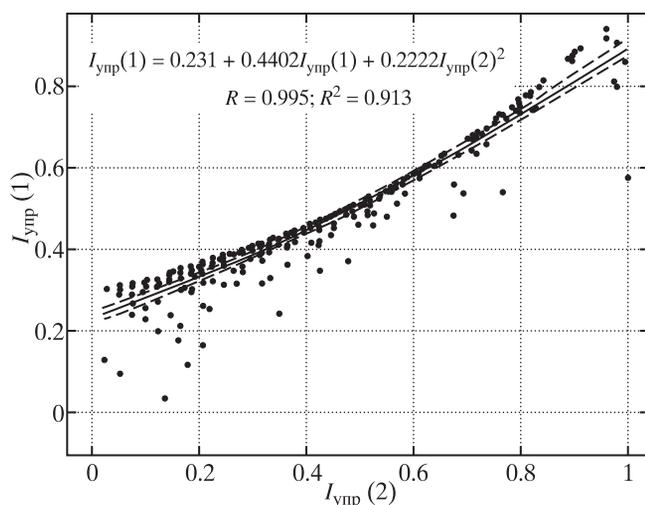


Рис. 1. Соотношение значений упругой устойчивости, полученных по разным формулам (пояснения в тексте).

ниях (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.

Наконец, третье приближение итерационной процедуры связано с введением “весовых” коэффициентов для предикторов. Наиболее общим подходом для нахождения последних является минимизация некоего “потенциала”, который становился бы константой для идеально однородной в пространстве экосистемы, с которой в данном случае ассоциируется лесной биогео-

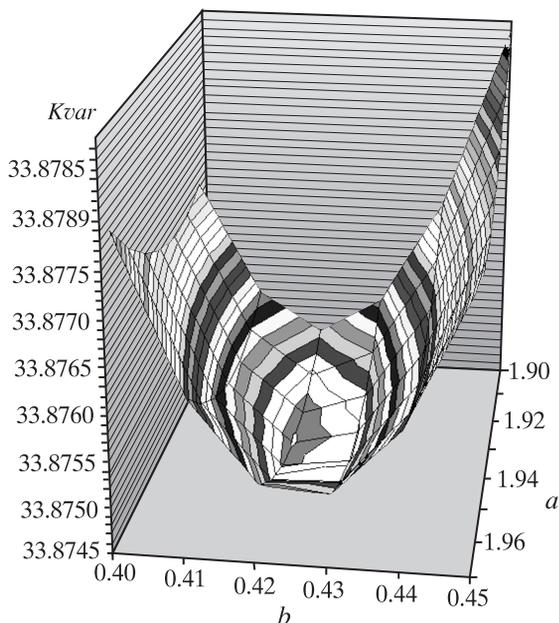


Рис. 2. Поверхность коэффициента вариальности $Kvar$ для индекса упругой устойчивости $I_{упр}$ как функция весов a и b для экорегиона Самарской Луки. При $a = 1,93$ и $b = 0,42$ получено минимальное значение $Kvar = 33,9\%$.

ценоз. В качестве такого “потенциала” в работе [35] был предложен коэффициент вариальности (вариации, вариативности) $Kvar$, введенный К. Пирсоном и представляющий собой отношение стандартного отклонения данной величины к ее среднему значению, умноженное на 100%. Для индекса упругой устойчивости

$$Kvar = 100\% \cdot \frac{\sqrt{\frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (I_{i,упр} - \overline{I_{упр}})^2}}{\overline{I_{упр}}}, \quad (8)$$

где N – объем выборки (число точек наблюдения), $\overline{I_{упр}}$ – среднее значение. Формула для индекса резистентной устойчивости аналогична.

Расчет индексов устойчивости по формулам (6) и (7) в третьем приближении требует построения функции двух переменных $Kvar(a,b)$, то есть некоторой поверхности. Существование единственности минимального значения $Kvar$ как функции весов a и b обосновано графическим построением поверхности (рис. 2). Если $a = b = 1$ есть второе приближение (невзвешенное) для расчета $\overline{I_{упр}}$, то найденные a и b дают третье (взвешенное) приближение, которое существенно отличается от второго.

Приведем для примера уравнения линейной регрессии модифицированных индексов резистентной и упругой устойчивости лесных экосистем

для двух экорегионов (см. табл. 1): Самарской Луки (СЛ, экспериментальный полигон Жигули) и Приокско-Террасного заповедника (полигон ПТЗ). Используются нормированные параметры KRn , MLn и HUn , с “весовыми” коэффициентами. В уравнениях предикторы перечислены в порядке убывания их значимости, которая определена модулем t -статистики (нижний индекс при каждом предикторе).

$$I_{рез}(СЛ) = -0.616432 \cdot KRn_{-24,59} - 0.292029 \cdot HUn_{-13,40} + 0.0876923 \cdot MLn_{+4,36} + 0.868979; R^2 = 0.962; Degr = 1.6\%; P < 10^{-6}. \quad (9)$$

$$I_{упр}(СЛ) = -0.446277 \cdot MLn_{-21,26} + 0.305833 \cdot KRn_{+11,70} + 0.124198 \cdot HUn_{+5,46} + 0.460671; R^2 = 0.954; Degr = 1.9\%; P < 10^{-6}. \quad (10)$$

$$I_{рез}(ПТЗ) = -0.480467 \cdot HUn_{-28,40} - 0.309310 \cdot KRn_{-18,44} + 0.215003 \cdot MLn_{+11,26} + 0.771628; R^2 = 0.977; Degr = 0.6\%; P < 10^{-6}. \quad (11)$$

$$I_{упр}(ПТЗ) = -0.704604 \cdot MLn_{-35,94} + 0.142738 \cdot HUn_{+8,22} + 0.0552153 \cdot KRn_{+3,21} + 0.747335; R^2 = 0.972; Degr = 0.8\%; P < 10^{-6}. \quad (12)$$

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 Аллена [37]. 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. 1 по этим же полигонам):

Самарская Лука Приокско-Террасный заповедник

	KR	ML	HU	KR	ML	HU
а) для $I_{рез}$	-61.9	+8.8	-29.3	-30.8	+21.4	-47.8
б) для $I_{упр}$	+34.9	-50.9	+14.2	+6.1	-78.1	+15.8

Как видим, третье приближение уточняет второе (иногда в немалой степени), хотя и не меняет знаки “весов”. Вместе они дают уже 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 (6) и (7) существенно видоизменяет эти индексы,

рассчитываемые по начальной формуле (2) 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 11 и 12), что отвечает известному “закону” минимума лимитирующих факторов Либиха [16].

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 9 и 11). 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 10 и 12). 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 [15, 17] буферных свойств подстилки. В начальный период проявления резистентной устойчивости рост ML знаменует собой перевод лесной экосистемы в более застойную категорию, по классификации [10]. На втором сукцессионно-восстановительном этапе, когда включаются процессы упруго-пластичной устойчивости, масса подстилки уменьшается и это означает переход лесной экосистемы в более активную категорию.

Крупномасштабное картографирование устойчивости. В картографической процедуре были использованы новые методы геоморфометрии [34, 45] – науки о моделировании рельефа, особенно развившейся за последние 30 лет [43]. 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” [44] 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 нами 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. 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. 3) использовались уравнения (6) и (7) со следующими “весовыми” коэффициентами при предикторах: 1) для $I_{упр}$ $a = 1,93$, $b = 0.12$; 2) для $I_{рез}$ $a = 0.42$, и $b = 0.40$. Сами же карты рассчитывались по уравнениям, описывающим пространственное распределение индексов устойчивости. Для $I_{упр}$ уравнение имеет вид:

$$\begin{aligned} I_{упр} = & 0.126004 \cdot (\ln MП - \ln MП_{CP})^2_{+7.28} - \\ & - 0.0365008 \cdot \ln MП_{-4.20} + \\ & + 0.00000562153 \cdot (Z - Z_{cp})^2_{+3.60} - \\ & - 0.00129009 \cdot F(35^\circ, 125^\circ)_{-3.31} + 0.472350; \\ R^2 = & 0.863 (Degr = 6,4\%); P < 10^{-6}. \quad (13) \end{aligned}$$

Распределение восстановительного потенциала лесов в данном экорегионе зависит в первую очередь от типа местоположения ($MП$), по классификации Польшова-Глазовской: от элювиального (плакорного) до супераквального. Связь нелиней-

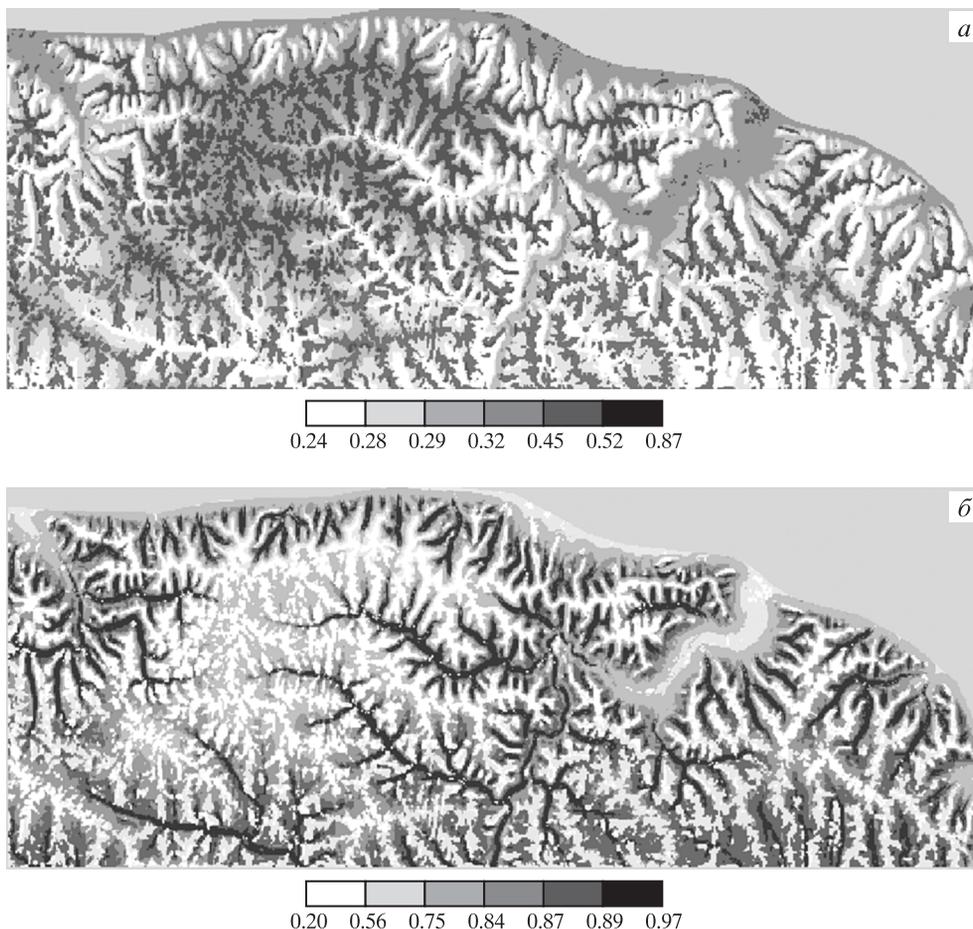


Рис. 3. Карты индексов упругой (а) и резистентной (б) устойчивости для Самарской Луки, рассчитанные по моделям (6) и (7). Проекция Гаусса-Крюгера, 9 зона.

ная. Наибольшие значения $I_{упр}$ имеет на плакорах и в аккумулятивных $МП$. Зависимость $I_{упр}$ от высоты (Z) также нелинейная: леса на больших и малых отметках имеют относительно высокий индекс. На рис. 3 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:

$$\begin{aligned}
 I_{упр} = & -0.0165366 \cdot (t_{100})_{-3.06} + \\
 & + 0.000245817 \cdot (W-100)_{+2.78} + \\
 & + 0.00231458 \cdot \cos(A_0) \cdot GA_{+2.67} - \\
 & - 0.0341556 \cdot \ln BГЦ_{-2.33} + 0.582918; \\
 R^2 = & 0.662 (Degr = 5,8\%); P < 10^{-6}. \quad (14)
 \end{aligned}$$

Здесь t_{100} и $(W-100)$ – соответственно температура почвы на глубине 100 см и запасы про-

дуктивной почвенной влаги в метровом слое (в июле), A_0 и GA – азимут и крутизна склона, $BГЦ$ – группы биогеоценозов. Это уравнение показывает, что на зональном экотоне леса и степи рост температуры почвы и ее иссушение снижает способность лесных экосистем к восстановлению. Существенную роль играет крутизна северных склонов ($\cos(A_0) \cdot GA$): на более крутых склонах $I_{упр}$ имеет тенденцию к увеличению. Сами группы лесных биогеоценозов Жигулевского массива так же отчетливо дифференцируются по средним значениям $I_{упр}$ (рис. 4 а). Максимальным восстановительным потенциалом обладают мезоморфные плакорные дубо-липняки Жигулевского плато и мезогидроморфные супераквальные леса глубоко врезанных долин ($BГЦ$ 4 и 6). Гораздо менее устойчивы ксероморфные трансэлювиальные и транзитные остепненные сосняки и сосново-широколиственные леса ($BГЦ$ 1 и 2).

Для расчетов карты резистентной устойчивости лесных биогеоценозов Самарской Луки исполь-

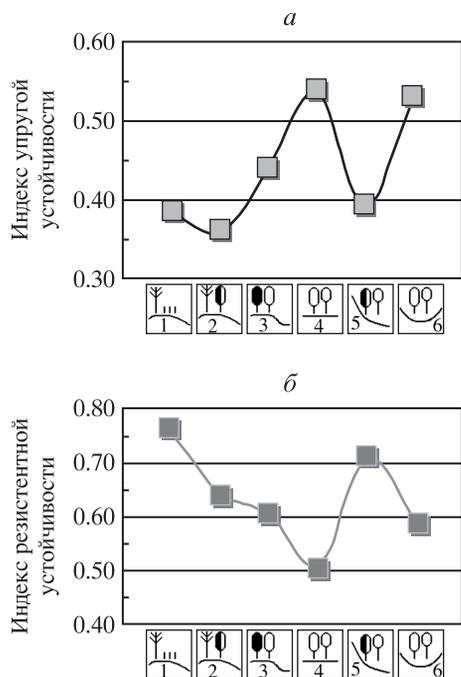


Рис. 4. Распределение средних индексов упругой (а) и резистентной (б) устойчивости по группам лесных биогеоценозов Жигулевского низкогогорного массива. Условные обозначения см. в табл. 2.

Таблица 2. Группы лесных биогеоценозов Жигулевского низкогогорного массива (к рис. 4)

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 дубянки 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 липнянки, кленовики и осинники днищ глубоко врезаемых долин малых водотоков

зовались аналогичные уравнения множественной регрессии:

$$I_{рез} = 0.06678 \cdot \ln MП_{+5.65} - 0.1105203 \cdot (\ln MП - \ln MП_{CP})_{-4.69}^2 + 0.001643 \cdot F(35^\circ, 170^\circ)_{+3.40} - 0.000006307 \cdot (Z - Z_{CP})_{-3.10}^2 + 0.5353; \\ R^2 = 0.826; Degr = 5,8\%; P < 10^{-6}. \quad (15)$$

$$I_{рез} = 0.02395 \cdot (t_{100})_{+4.52} + 0.05610 \cdot \ln БГЦ_{+4.08} - 0.002927 \cdot \cos A_0 \cdot GA_{-3.73} - 0.0001937 \cdot (W - 100)_{-2.19} + 0.3682; \\ R^2 = 0.771; Degr = 10,8\%; P < 10^{-6}. \quad (16)$$

Пространственные вариации $I_{рез}$ на 83% обусловлены ее нелинейными связями с типами местоположений и высотой, а также с освещенностью склонов при положении солнца на юге. Первоочередным прямым действующим 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 запасы 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. 4б) в целом обратна той, которая была отмечена для упругой устойчивости.

Следует отметить, что средние значения индекса резистентной устойчивости лесных сообществ Самарской Луки, находящихся в семигумидном климате, оказываются более высокими (0.614) по сравнению с индексом устойчивости упругой (0.478). Одновременно минимизированный $Kvar$ для $I_{рез}$ имеет более низкий показатель (26.09%), чем для $I_{упр}$ (33.88%). Все это свидетельствует об определенном запасе гомеостатичности в южных степных и лесостепных маргинальных лесных сообществах за счет сбалансированности относительно низких скоростей синтеза и деструкции органического вещества в критических для леса условиях климата.

Заключение. Изложенные методы исчисления и крупномасштабного картографирования потенциальной устойчивости лесов позволяют оценивать эту важную их динамическую характеристику как целостных элементарных биохорологических единиц, согласно концепции [28], а не по отдельным их структурным или функциональным параметрам, что нередко практиковалось ранее. Такой подход в полной мере отвечает духу учения

В.Н. Сукачева [27] о биогеоценозах. Он является в полном смысле ландшафтно-экологическим и его можно рассматривать, согласно [23], как один из способов определения качества окружающей среды. Методологическая значимость предложенных методов состоит в том, что они опираются 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 ее расчетов.

Проведенная с помощью метрики евклидова расстояния итерационная процедура расчетов устойчивости лесных биогеоценозов позволила приблизиться к наиболее адекватному модельному отображению двух основных типов устойчивости: резистентной и упруго-пластичной, – в соответствующих индексах. Такие индексы являются комплексными параметрами функционального состояния элементарных ландшафтных единиц. При этом удалось количественно оценить относительный вклад каждого рассматриваемого метаболического фактора в тот или иной индекс и провести верификацию расчетных моделей. На основе полученных мер с помощью новых методов геоморфометрии рассчитаны карты-матрицы индексов устойчивости биогеоценозов. Картирование осуществлялось путем интерполяции и экстраполяции измеренных данных по матрицам факторов среды, для которых множественная регрессия выявила наиболее тесные статистические связи.

Аналитическое и картографическое моделирование устойчивости лесных биогеоценозов Среднего Поволжья показало следующее. В начальный период воздействия неблагоприятного климатического сигнала лесное сообщество, стремясь к выживанию, реагирует снижением интенсивности годового оборота надземной фитомассы и/или усилением минерального питания 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, то есть общим ускорением биологического круговорота.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арманд А.Д. Устойчивость (гомеостатичность) географических систем к различным типам внешних воздействий // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 14–32.
2. 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.
3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 478 с.
4. Букс И.И. Ландшафтно-экологическая характеристика зоны БАМа и устойчивость природной среды // Вопросы географии. Сб. 105. М.: Мысль, 1977. С. 81–97.
5. Глазовская М.А. Принципы классификации природных геосистем по устойчивости к техногенезу и прогнозное ландшафтно-геохимическое районирование // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 61–78.
6. Глазовский Н.Ф., Арманд А.Д., ред. Механизмы устойчивости геосистем. М.: Наука, 1992. 202 с.
7. Гродзинский М.Д. Устойчивость геосистем: теоретический подход к анализу и методы количественной оценки // Изв. РАН. Сер. геогр., 1987. № 6. С. 5–15.
8. 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.
9. Керженцев А.С. Функциональная экология. М.: Наука, 2006. 259 с.
10. Ковда В.А. Биогеохимическая концепция биосферы // Ресурсы биосферы на территории СССР. М.: Наука, 1971. С. 16–26.
11. Коломыц Э.Г. Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на бореальном экотоне Русской равнины // Изв. РАН. Сер. геогр. 1995. № 3. С. 37–51.
12. Коломыц Э.Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
13. Куприянова Т.П., ред. Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М.: Ин-т географии АН СССР. 333 с.
14. Логофет Д.О., Свирежнев Ю.М. Концепция устойчивости биологических систем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. VI. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 159–171.
15. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Изд. 7-е. М.–Л.: Гослесбумиздат, 1949. 368 с.
16. Одум Ю. Основы экологии / Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
17. Одум Ю. Экология. В 2-х т / Пер. с англ. М.: Мир, 1986. С. 328, 376.
18. Пузаченко Ю.Г. Инвариантность геосистем и их компонентов // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 32–41.
19. Пузаченко Ю.Г. Пространственно-временная иерархия геосистем с позиции теории колебаний // Во-

- просы географии. Сб. 127. М.: Мысль, 1986. С. 96–111.
20. *Риклефс Р. Э.* Основы общей экологии / Пер. с англ. М.: Мир, 1979. 424 с.
 21. *Рожков А.А., Козак В.Т.* Устойчивость лесов. М.: ВО Агропромиздат, 1989. 239 с.
 22. *Светлосанов В.А.* Устойчивость и стабильность природных экосистем (модельный аспект). ВИНТИ, Итоги науки и техники. Т. 8. М., 1990. 200 с.
 23. *Светлосанов В.А.* Устойчивость природных систем к природным и антропогенным воздействиям (учебное пособие). М., 2009. 100 с.
 24. *Свирижев Ю.М.* Устойчивость и сложность в математической экологии // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 41–50.
 25. *Свирижев Ю.М., Елизаров Е.Я.* Математическое моделирование биологических систем // Пробл. космической биологии. Т. XX. М.: Наука, 1972. 159 с.
 26. *Сочава В.Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
 27. *Сукачев В.Н.* Избранные труды. Т. 1-й. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.
 28. *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.
 29. *Тишков А.А.* Фитогенные механизмы устойчивости наземных экосистем // Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М.: Ин-т географии АН СССР, 1989. С. 93–103.
 30. *Тишков А.А.* Биотические механизмы устойчивости геосистем // Механизмы устойчивости геосистем. М.: Наука, 1992. С. 110–120.
 31. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
 32. *Федоров В.Д.* Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. С. 402–415.
 33. *Федоров В.Д.* Концепция устойчивости биологических систем // Всесторонний анализ окружающей среды. Труды совет.-америк. симпозиума. Тбилиси, 25–29 марта 1974 г. Л.: Гидрометеоздат, 1975. С. 207–217.
 34. *Шарая Л.С.* Предсказательное картирование лесных экосистем в геоэкологии // Поволжский экологический журнал. 2009. № 3. С. 249–257.
 35. *Шарый П.А.* Ряды стабильностей пар элементов в серой лесной почве // Биосферные функции почвенного покрова. Пушино: SYNCHROBOOK, 2010. Ч. 3. С. 347–349.
 36. *Эйбл У.Р.* Введение в кибернетику / Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 432 с.
 37. *Allen D.M.* The relationship between variable selection and data augmentation and a method for prediction // Technometrics. 1974. V. 16. P. 125–127.
 38. *Diaz S., Cabido M.* Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes // Trends Ecol. Evol. 2001. V. 16. P. 646–655.
 39. *Holling C.S.* Resilience and stability of ecosystems // Ann. Rev. Ecol. 1973. V. 4. P. 1–23.
 40. *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.
 41. *MacArthur R.U.* Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // Ecology. 1955. V. 36. P. 533–536.
 42. *Peterson G., Allen C.R., Holling C.S.* Ecological resilience, biodiversity and scale // Ecosystems. 1998. V. 1. P. 6–18.
 43. *Pike R.A.* Bibliography of Terrain Modelling (Geomorphometry), the Quantitative Representation 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>.
 44. *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/>.
 45. *Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V.* Fundamental quantitative methods of land surface analysis // Geoderma. 2002. V. 107. № 1–2.
 46. *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.

Methods for Calculation and Mapping of Sustainability of Forest Ecosystems

E.G. Kolomyts, L.S. Sharaya

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

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 iterative procedure of quantifying the potential sustainability of forest biogeocenosis as integral elementary chronological units of the biosphere is presented. Statistically significant equations have been obtained for the relations between the stability indices of forest biogeocenosis and their metabolic parameters and environmental factors. The presented large-scale matrix maps of resistance and resilience stability of forest communities (by the example of Samarskaya Luka) characterizes their sensitivity to climatic changes and subsequent succession-restoration potential, respectively.