

ИТОГИ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.
2010. – Т. 19, № 4. – С. 25-50.

УДК 574.42 (470.43)

ПОЧВА В СИСТЕМЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ САМАРСКОЙ ЛУКИ

© 2010 М.П. Волокитин, Э.Г. Коломыц*

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 31 декабря 2008 г.

После переработки 14 марта 2009 г.

Рассмотрены взаимосвязи системы почва – биогеоценоз на примере Самарской Луки.

Ключевые слова: биогеоценозы, почва, Самарская Лука.

ВВЕДЕНИЕ

Природная среда находится в условиях возрастающего и многопланового воздействия человека (от глобального масштаба до локального), что вызывает необходимость изучения процессов и явлений, определяющих естественную структурно-функциональную организацию природных экосистем в целях установления механизмов их устойчивости к неблагоприятным внешним воздействиям. Незаменимым звеном в устойчивом функционировании биосферы является, как известно, лесной растительный покров, в том числе бореальные и неморальные лесные формации умеренного пояса. Жигулевский государственный заповедник и национальный природный парк «Самарская Лука» могут служить весьма благоприятными экспериментальными полигонами для разработки эмпирических моделей структурно-функциональной организации лесных экосистем как основы локального мониторинга глобальных изменений природной среды в зоне перехода от леса к степи.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ В ЛАНДШАФТОВЕДЕНИИ И ЛЕСНОЙ ТИПОЛОГИИ

В настоящее время все большее признание получает трактовка экологии как науки о структурах и функционировании природы (Одум, 1975), что весьма созвучно задачам современного учения о геосистемах (Сочава, 1978). Лесная типология так или иначе опирается на закономерности структуры и эволюции природных ландшафтов как на методологический фундамент при разработке общей теории лесообразовательного процесса (Колесников, 1967; Рысин, 1980).

В этой связи следует обратиться к центральной понятийной категории лесоведения – понятию «тип леса». Согласно первоначальному определению В.Н. Су-

* *Волокитин Михаил Павлович*, научный сотрудник лаборатории ландшафтной экологии; *Коломыц Эрланд Георгиевич*, доктор географических наук, профессор, заведующий той же лабораторией

качев (1938), под типом леса понимается участок леса (или совокупность участков), характеризующийся общими лесорастительными условиями, одинаковым составом древесных пород и количеством ярусов, аналогичной фауной, требующий одних и тех же лесохозяйственных мероприятий при равных экономических условиях. В данном определении непосредственно почва не упоминается. Однако развитие и успехи лесного почвоведения вызвали необходимость включения почвы в понятие «тип леса». В результате этого возникло определение, что тип леса – это «сукцессионная стадия, экосистема, образованная преобладающей в данный момент древесной породой, напочвенным покровом и почвой» (Карпачевский и др. 1996, с. 587). Такой подход позволяет рассматривать экосистему в целом, в тесной взаимосвязи растительности и почвенного покрова, а также воздействия на них внешних факторов (геоморфологических условий, инсоляции, температуры, атмосферных осадков и др.).

В становление и развитие *геотопологии* как современного этапа ландшафтоведения (Сочава, 1974) существенный вклад внесли науки биологического профиля, в том числе лесоведение. Термин «экотоп», предложенный Г.Н. Высоцким (1909) и развитый Л.Г. Раменским (1971), используется в качестве биологической интерпретации понятия «местоположение, занятое организмом». Понятие «тип леса» в формулировке Б.П. Колесникова (1956) отличается широким географическим содержанием и включает не только собственно фитоценотический (геоботанический) аспект, но и экологический, который выражается в подробной характеристике типов лесорастительных условий, т. е. условий местопроизрастания участков леса, объединяемых в одном типе. Тип лесорастительных условий определяется как абстрагированная совокупность участков земной поверхности, дающих одинаковый лесорастительный эффект – производительность леса (Сукачев, 1972) и обладающих сходными экологическими режимами, прежде всего гидротермическим и геохимическим. В тип лесорастительных условий логично включать не только некоторую категорию локального географического пространства, но и динамику взаимодействий средообразующих факторов во времени – в суточных, сезонных, годовых и многолетних режимах и циклах.

Тип лесорастительных условий в ландшафтной интерпретации может рассматриваться в качестве одного из низших природных комплексов топологического (локального) порядка – ландшафтной фации (биогеоценоза) или группы близких друг к другу фаций (Рысин, 1980). Это соответствие обусловлено тем, что биогеоценоз как элементарная ячейка биогеохимической работы биосферы (Тимофеев-Ресовский, 1970) представляет собой «... первичный аппарат энергетического и материального обмена» (Сочава, 1974, с. 5) и, следовательно, наиболее детальное проявление системной общности различных природных компонентов, возникающей на основе закономерностей, действующих на земной поверхности.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИСХОДНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Почвенно-экологические исследования проводились на территории национального парка «Самарская Лука» и Жигулевского заповедника в процессе крупномасштабной ландшафтной экологической съемки в июле 1996 г. По почвенно-природно-сельскохозяйственному районированию земельного фонда (Почвы ..., 1984), правобережная часть лесостепной зоны Среднего Поволжья, куда входит

данный экспериментальный полигон, отнесена к Среднерусской провинции (Приволжская возвышенность). Большая часть территории Жигулёвского заповедника (92%) занята лесами. Основными лесобразующими породами являются: липа (51%), осина (25%), сосна (9%), дуб (8%), берёза (5%), и клен (2%). Леса – средневозрастные (37% от покрытой лесом площади), спелые и перестойные (35%). Молодняки и приспевающие леса соответственно занимают 15% и 13% площади (Шабалин, 1992). Материалы полевого почвенного обследования охватывают территории окружения Ширяевской долины, частично жигулевского плато и Чарокайского леса.

Почвенный покров рассматриваемой территории достаточно однородный и состоит в основном из дерново-карбонатных и серых лесных почв. На высокую степень дифференциации почвенного покрова Жигулёвского заповедника отмечает Э.И. Гагарина и др. (2003). Вместе с тем они указывают на особенность почвенного покрова территории, что здесь соседствуют почвы как горные, так и равнинные. Этот фактор (геоморфологический) откладывает своеобразный отпечаток на морфологические свойства почв и на их продуктивность.

На исследуемой территории нами были выделены следующие группы почв (перечислены в порядке уменьшения занимаемой ими площади, указанной в процентах):

- 1) дерново-карбонатные выщелоченные маломощные на делювии, подстилаемом известняком (Dk^B) – 24%;
- 2) дерново-карбонатные типичные среднесуглинистые на элювии известняка (Dk_2) – 21%;
- 3) дерново-карбонатные типичные маломощные среднесуглинистые на элювии известняка (Dk_1^{cc}) – 18%;
- 4) темно-серые лесные на элювии пермских глин ($СЛ^T$) – 16%;
- 5) дерново-карбонатные намытые и слаборазвитые (Dk^H) на делювиальном суглинке (овражно-балочных систем) – 14%;
- 6) дерново-карбонатные типичные маломощные и среднесуглинистые на элювии известняка (Dk_1^{lc}) – 7%.

На 40 пробных площадях крупномасштабной ландшафтно-экологической съемки в Жигулевских горах описания почвенных разрезов, а также измерения температуры и влагосодержания почвы сопровождалась качественной оценкой или измерениями нескольких десятков других параметров состояния лесных экосистем. Среди них для последующего моделирования использованы геоморфологические, гидротермические и фитоценотические функциональные параметры состояния, а также выделенные группы типов леса и группы ландшафтных фаций (биогеоценозов). Для каждого почвенного разреза получены температуры почвы на глубинах 20, 50, 70 и 100 см (соответственно t_{20} , t_{50} , t_{70} и t_{100}), а также запасы июльской продуктивной влаги в слоях почвы 0–20 см ($W-20$), 0–50 см ($W-50$) и 0–100 см ($W-100$).

В фитоценотический функциональный блок включены следующие прямые показатели биологического круговорота: запас древесины (BW); живая надземная фитомасса (BL); общая зеленая масса (BV); общая живая фитомасса – надземная и подземная (BC); масса лесной подстилки (ML); общая мертвая надземная фитомасса (BD); общая годовичная продукция лесного фитоценоза (PC); годовичная продукция древесины (PW) и зеленой массы (PV).

Важную дополнительную информацию о биологическом круговороте несут комплексные характеристики производства и разложения органики. К группе автотрофного биогенеза относятся: коэффициент экологической эффективности продукционного процесса ($KE = PC/BC$), по Ю. Одуму (1975), как отношение продуктивности к фитомассе; коэффициент годичного оборота фитомассы ($KR = PV/BL$) и аллометрический коэффициент (KA); показатель скорости накопления суммарной (живой и мертвой) надземной фитомассы (IL). В группу детритогенеза входят: коэффициент годичной деструкции фитомассы – известный подстилочно-опадный индекс ($KY = ML/PV$); показатели скорости разложения и утилизации мертвой надземной фитомассы (ID и KU). Наконец, наиболее обобщенным комплексным показателем состояния экосистемы является индекс ее упругой устойчивости (IS). Смысловое значение перечисленных комплексных параметров и методы их расчета приведены в работах (Коломыц и др., 1993; Коломыц, 1995).

МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

Для формализованного описания воздействия основных факторов, формирующих почвенный покров Самарской Луки, и воздействия самих почв на функционирование лесных экосистем был использован метод эмпирического информационно-статистического моделирования, уже зарекомендовавший себя в региональных и локальных эколого-географических исследованиях (Пузаченко, Скулкин, 1981; Коломыц и др., 1993 и др.). В качестве эмпирико-статистических показателей экологических связей использованы информационные коэффициенты пространственной сопряженности $K(X;Y)$ почв (явления X), в рамках их выделенного разнообразия, с геоморфологическими, гидро-эдафическими и фитоценоотическими факторами (Y), которые выступают в качестве эдификаторов по отношению к почвам – индикаторам состояния лесных биогеоценозов.

В качестве первичных экологических факторов локального порядка рассмотрены: тип местоположения, форма микрорельефа, экспозиция и крутизна склона. Вторичными экологическими факторами, которые испытывают обратное влияние самих почв, являются поверхностное увлажнение эдафотопы, тип местообитания и тип леса.

Со своей стороны, почвы выступают как факторы, определяющие биогеохимический цикл функционирования лесных экосистем – малый биологический круговорот, представленный дискретными параметрами производства и деструкции растительного вещества. В данном случае каждый из метаболических параметров трактуется в качестве явления X , а почвы – как фактор Y . Таким путем выявлена первоначальная система экологических связей в лесных биогеоценозах, где почва выступает в качестве их структурного элемента, трансформирующего первичные системообразующие сигналы (влияние эдификаторов первого порядка) и передающего их (уже в качестве внутреннего эдификатора) функциональным характеристикам природного комплекса – конечным индикаторам его состояния. В обоих рассматриваемых случаях значения информационного критерия $K(X;Y)$ позволили установить, что от чего зависит в ряду экологических связей и насколько сильна та или иная зависимость.

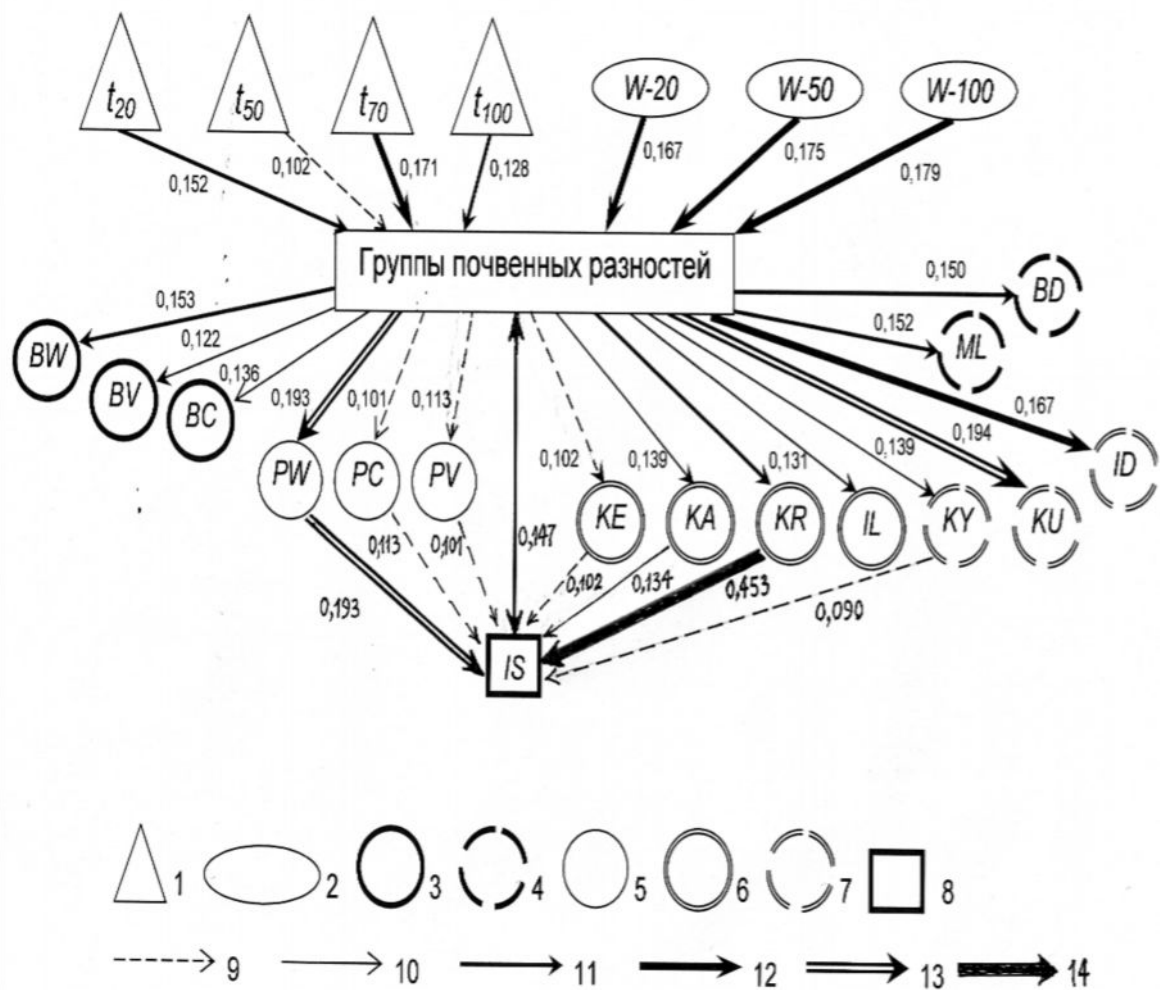


Рис. 1. Общая информационно-статистическая модель положения групп почв в соподчиненной системе локальных экологических связей

Блоки гидротермического режима почвы: 1 – температурный; 2 – гидроэдафический. Блоки запасов фитомассы: 3 – живых; 4 – мертвых. 5 – блок продуктивности лесного сообщества. Блоки комплексных показателей биологического круговорота: 6 – автотрофного биогенеза (анаболизма); 7 – детритогенеза (катаболизма). 8 – блок упругой устойчивости лесной экосистемы. Нормированные коэффициенты сопряженности $K(X;Y)$: 9 – 0,100-0,120; 10 – 0,121-0,140; 11 – 0,141-0,160; 12 – 0,161-0,180; 13 – 0,181-0,200; 14 – более 0,200. 0,152, 0,102 и т.д. – конкретные значения параметра $K(X;Y)$. Остальные обозначения см. в тексте.

По значениям $K(X;Y)$ в ряду рассмотренных бинарных отношений почвенных групп с другими геокомпонентными признаками была получена общая информационно-статистическая модель, которая описывает влияния первичных (абиотических) и вторичных (фитоценологических) факторов на формирование почвенных разностей, а также обратное воздействие самих почв на функциональные характеристики биогеоценозов – дискретные показатели малого биологического круговорота, а также на упругую устойчивость лесных сообществ. Модель представлена системой экологических связей на рис. 1, а также значениями $K(X;Y)$ в схемах парциальных связей (рис. 2).

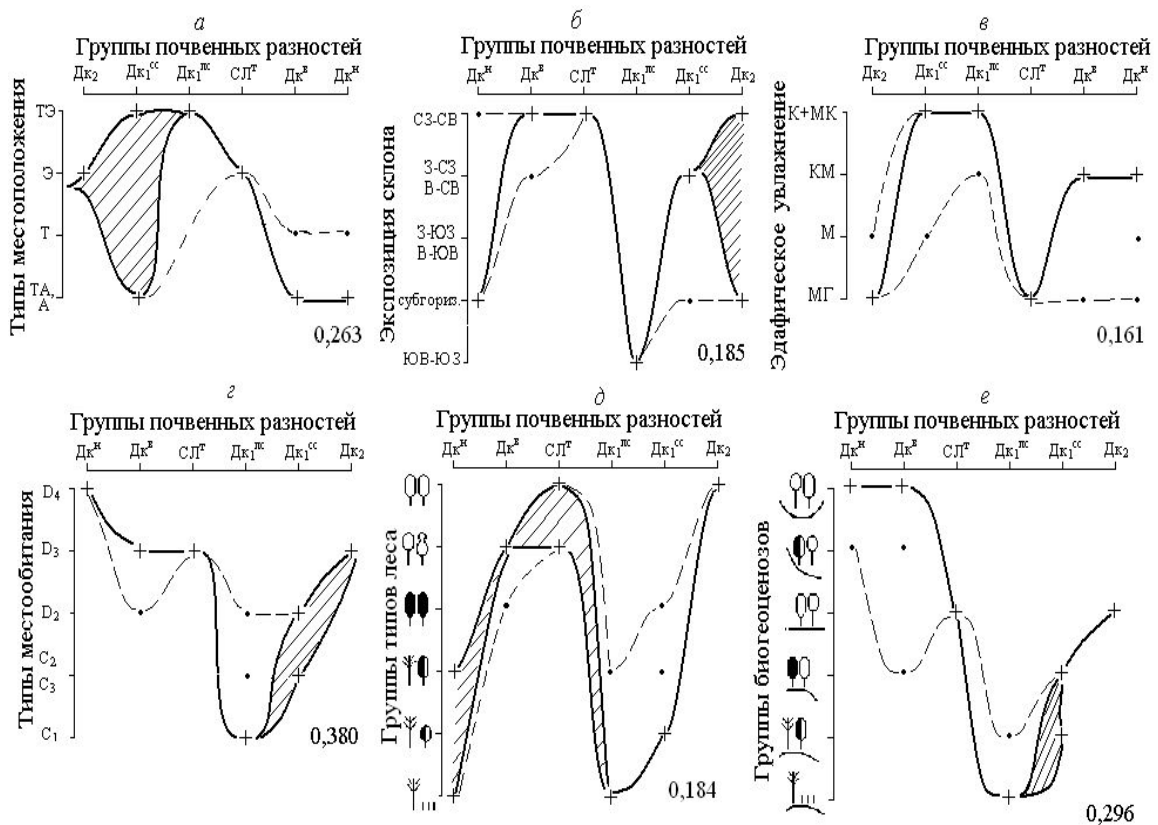


Рис. 2. Экологические ниши групп почвенных разностей в пространстве изменений различных экологических факторов Жигулевского массива

Условные обозначения. Типы местоположения, по (Глазовская, 1964):

ТЭ – трансэлювиальный; Э – элювиальный; Т – транзитный; ТА, А – трансаккумулятивный и аккумулятивный; Саq – супераккумулятивный; ЭА – элювиально-аккумулятивный. Поверхностное увлажнение эдафотопы (экологические группы напочвенного покрова), по (Раменский, 1971): К+МК – почва сухая (ксерофиты и мезоксерофиты > 25%); КМ – почва свежая (ксеромезофиты > 40%); М – почва влажная (мезофиты > 40%, (м + мк) > 50%, + гигрофиты); МГ – почва сырая (мезогигрофиты, (мг + г) > 50%); Г – почва мокрая (гигрофиты > 30%, (мг + г) > 50%).

Типы местообитания, по (Погребняк, 1955): С₁ – сложные субори сухие; С₂, С₃ – сложные субори свежие и влажные; D₂ – дубравы свежие; D₃ – дубравы влажные.

Группы типов леса:

- III – сосняки остепненные, разреженные;
- II – сосняки сложные неморальные;
- I – сосново-широколиственные леса;
- – дубовые леса (чистые и с липой);
- – вязово-кленово-липовые леса;
- – осиново-березовые леса.

Обозначения групп биogeоценозов см. в табл. 5. 0, 263, 0, 185, 000 – значение параметра $K(X; Y)$. Заштрихованы диапазоны толерантности явления к фактору. Остальные обозначения см. в тексте.

Наряду с этим необходимо было выявить причинные механизмы формирования *структуры почвенного покрова*, а также закономерности влияния различных категорий (градаций) почв на пространственное распределение характеристик биологического круговорота и связанной с ними потенциальной упругой устойчивости лесных биогеоценозов. С этой целью производилось «раскрытие кода информации» (Пузаченко, Скулкин, 1981) с помощью частных коэффициентов связи $C(x_i / y_j)$ той или иной градации явления с определенной градацией фактора.

В матрице значимых (>1) частных коэффициентов связей каждый вектор-столбец описывает экологическую нишу определенной градации явления в пространстве значений данного фактора. Градации явления с наибольшими значениями коэффициента образуют некоторый экологический оптимум ниши, остальные же относятся к ее «размытой» части, поэтому сама ниша описывается дескриптивным («размытым») множеством – «fuzzy» set. Обозначив в каждом векторе-столбце ниши экологические оптимумы символом «+», а «размытые» звенья ниши – знаком «▪», получаем формализованную матрицу экологических ниш. В таком виде матрица или адекватная ей графическая модель наглядно демонстрируют характер и тесноту связей (табл. 8, рис. 2). С помощью вектора-столбца экологической ниши рассчитывались также таксономические (средневзвешенные по территории) нормы значений явления для каждой градации фактора.

По матрицам частных коэффициентов связи был проведен *градиентный (ординационный) анализ*, что позволило установить наиболее вероятную картину распределения выделенных нами категорий почв (групп почвенных разностей) в пространстве изменений данного первичного экологического фактора. С помощью такой же бинарной ординации выявлены статистически значимые парциальные связи параметров биогеохимического цикла функционирования экосистем с той или иной категорией почв.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВ

Дерново-карбонатные почвы распространены как на склонах, так и на вершинах и гребнях гор. Почвообразующими породами служит элювий известняков и доломитов и суглинистый делювий, обычно содержащий обломки известняка и в пределах почвенного профиля подстилаемый карбонатными породами. Дерново-карбонатные почвы представлены двумя подтипами: дерново-карбонатными типичными и дерново-карбонатными выщелоченными. На привершинных и водораздельных частях склонов, а также в местах с пониженным залеганием карбонатных пород, формируются полнопрофильные дерново-карбонатные типичные почвы (Dk_2^{cc} и Dk_1^{cc}). Они характеризуются темно-серой окраской гумусового горизонта, наличием иллювиального горизонта, имеют зернисто-комковатую структуру и обладают более благоприятными водно-физическими свойствами. Вскипают от HCl по всему профилю. Мера сложности почвенного профиля значительна – от 1,26 до 1,92 двоичных единиц (бит). На этих почвах образуются фитоценозы из клена, липы, дуба и осины с разнотравно-снытьевой и разнотравно-ландышевой растительностью.

Ниже приводится морфологическое описание дерново-карбонатной типичной среднесуглинистой почвы. Разрез заложен на полого-наклонной поверхности (уклон около 3°) водораздельного плато в липняке дубово-кленовом разнотравно-ландышевом.

Таблица 1

Физико-химические свойства основных типов почв лесных экосистем
Жигулевского массива, по данным (Гагарина и др., 2003)

Почва (мощность горизонта А1, см)	рН	Обменные катионы, мг-экв/100 г		Нг, мг-экв/100 г	ЕКО, мг-экв/100 г	V, %	Содержание гумуса	
		Са	Mg				%	т/га
Дерново-карбонатная типичная (18)	7,35	35,6	6,7	0,76	43,1	98,2	5,43	131,0
Дерново-карбонатная выщелоченная (5)	6,75	28,6	5,9	2,21	36,7	94,0	8,67	58,5
Темносерая лесная (27)	6,58	21,3	5,6	3,57	30,47	88,3	4,86	181,1

А₀, 0–1 см. Лесной опад из травянистой растительности и листьев и веточек липы, дуба и клена.

А₁, 1–19 см. Темно-серый, среднесуглинистый, зернисто-комковатый, уплотнен, щебнистый (доля щебня до 5%), густо пронизан корнями; переход в нижележащий горизонт постепенный.

В_С, 19–49 см. Серовато-бурый, среднесуглинистый, структура не выражена; плотный, влажноват; щебнистость составляет 75%; переход ясный.

Д_к, ≥ 49 см. Известняк белого цвета.

Как видно из морфологического описания, даже среднemosные типичные дерново-карбонатные почвы характеризуются укороченным профилем.

По гранулометрическому составу в почвенном покрове преобладают среднесуглинистые разновидности, которые составляют 77,5%, а остальная доля приходится на легкие суглинки.

Таблица 2
Запасы гумуса в гор. А1 в различных группах почв Жигулевского массива

Группы почвенных разностей	Гумус, т/га
Дерново-карбонатные типичные среднemosные среднесуглинистые	185,6
Дерново-карбонатные типичные маломосные среднесуглинистые	85,2
Дерново-карбонатные типичные мало- и среднemosные легкосуглинистые	81,3
Темносерые лесные среднесуглинистые	203,2
Дерново-карбонатные выщелоченные маломосные среднесуглинистые	97,5
Дерново-карбонатные намытые среднесуглинистые	112,4

Неполноразвитые дерново-карбонатные типичные почвы залегают на верхних и средних частях склонов крутизной от 12 до 23° и более, занимая транзитно-элювиальное и транзитное местоположение в ландшафте, где больше всего проявляются эрозионные процессы. Почвообразовательный процесс на склоновых почвах протекает медленно. Кроме того, в результате эрозионных процессов периодически происходит смыв мелкозема с верхних частей склонов и аккумуляция его в депрессиях и нижних частях склонов. Мощность гумусового профиля дерново-карбонатных почв, залегающих на крутых склонах, находится в пределах 8-18

см, тогда как на менее крутых склонах он достигает 53 см и более. На поверхности и в профиле почв часто присутствует щебень и камни. Эти почвы обладают неблагоприятными водно-физическими свойствами. Запасы влаги в почвах недостаточны для произрастания большинства древесных пород. Особенностью дерново-карбонатных типичных почв, формирующихся на плотных и близко залегающих известняках, является малая мощность почвенного профиля (12–28 см) при отсутствии горизонта В. Так, из 40 разрезов, заложенных на данной территории, в 17-ти горизонт В отсутствовал. Такой показатель, как мера сложности почвенного профиля, был наименьший для исследованных почв и находился в пределах 0,48–1,53 бит.

Дерново-карбонатные выщелоченные почвы (ДК^В) имеют, как уже говорилось, наибольшее распространение и являются доминантами в структуре почвенного покрова. Чаще всего они располагаются в нижних частях склонов и в понижениях, формируясь на относительно мощных делювиальных суглинках. У этих почв, несмотря на большую выщелоченность карбонатов, по сравнению с типичными дерново-карбонатными почвами, гумусовый горизонт развит слабо и характеризуется как маломощный. Разрез, характеризующий дерново-карбонатную выщелоченную, маломощную почву, заложен в средней части склона в осиннике кленово-дубовом лещиновом снытьево-волосистоосоковым.

А₀, 0–1 см. Лесной опад из травянистой растительности и листьев и веточек осины. клена и дуба.

А₁, 1–6 см. Серый с буроватым оттенком, среднесуглинистый, зернистокомковатый, густо пронизан корнями, рыхлый; переход в следующий горизонт постепенный.

В, 6–44 см. Желто-бурый, среднесуглинистый, комковатый, влажноват, уплотнен, щебнистый (10%); переход ясный.

Ск, 44–58 см. Элювий известковых пород. Бурый с красноватым оттенком, среднесуглинистый, плотный, щебнистый (до 45%), влажный; структура не выражена, переход ясный.

Дк, ≥ 58 см. Белый плотный известняк.

Таблица 3

Запасы продуктивной влаги в различных типах почв (мм)

Группы почвенных разностей	Слой почвы, см		
	0-20	0-50	0-100
Дерново-карбонатные типичные среднесуглинистые	55	111	205
Дерново-карбонатные типичные маломощные среднесуглинистые	31	71	127
Дерново-карбонатные типичные мало- и среднесуглинистые	32	59	95
Темно-серые лесные среднесуглинистые	52	126	237
Дерново-карбонатные выщелоченные маломощные среднесуглинистые	37	93	189
Дерново-карбонатные намытые среднесуглинистые	36	88	173

Прим. Представлены таксономические (средневзвешенные) нормы влагосодержания, полученные с помощью информационно-статистического анализа связей.

Дерново-карбонатные выщелоченные почвы развиваются на более выветре-лой, по сравнению с дерново-карбонатными типичными почвами, элювиально-делювиальной толще карбонатных пород. Они имеют преимущественно полный набор генетических горизонтов (А, В, С) и более мощный профиль, который дости-гает 60–90 см. Полнопрофильные почвы этой группы обладают большей влагоем-костью и запасами доступной влаги, что особенно благоприятно сказывается на произрастание древесной растительности. В результате процесса выщелачивания углекислого кальция вскипание от HCl наблюдается за пределами гумусового го-ризонта. В дальнейшем дерново-карбонатные выщелоченные почвы эволюциони-руют в дерново-карбонатные подзолистые почвы. На дерново-карбонатных выще-лоченных почвах произрастают все виды древесных пород. Однако в большинстве случаев они имеют маломощный гумусовый горизонт (5–7, иногда 9 см) и по своим агрохимическим показателям уступают среднемощным дерново-карбонатным ти-пичным почвам.

На участках интенсивной аккумуляции рыхлых отложений у подножий скло-нов встречаются дерновые слаборазвитые намытые почвы, где дифференциация почвенного профиля на горизонты практически не выражена.

Таблица 4

Распределение средних для групп почвенных разностей температур по профилю почв

Группы почвенных разностей	Глубина, см		
	20	50	70
Дерново-карбонатные типичные среднемощные средне-суглинистые	12,7	11,8	10,2
Дерново-карбонатные типичные маломощные среднесуг-линистые	14,2	12,6	11,0
Дерново-карбонатные типичные мало- и среднемощные легкосуг-линистые	14,9	14,0	12,4
Темносерые лесные среднесуг-линистые	12,1	11,5	10,4
Дерново-карбонатные выщелоченные маломощные сред-несуглинистые	14,6	13,6	12,7
Дерново-карбонатные намытые среднесуглинистые	13,0	11,4	11,0

Примечание: измерения температуры производились 1–14 июля 1996 г. в середине и во второй половине дня (т.е. они близки к максимальным суточным температурам) и приве-дены к единому календарному сроку.

В целом дерново-карбонатные почвы характеризуются высоким содержанием гумуса (4–12% и более), имеют благоприятную реакцию почвенной среды для рас-тений (рН - 6,2–6,8), насыщены основаниями (более 90%), обладают высокой ем-костью катионного обмена – 30–55 мг-экв/ 100 г. почвы (табл. 1 и 2).

Запасы гумуса в почвах этой категории закономерно возрастают в зависимо-сти от интенсивности проявления почвообразовательного процесса. Наименьшие средние запасы гумуса (см. табл. 2) имеют маломощные дерново-карбонатные ти-пичные почвы и их легкосуглинистые разновидности, а также маломощные дерно-во-карбонатные выщелоченные почвы.







Темносерые лесные почвы (СЛ_т) формируются на ровных и полого наклонных поверхностях (угол наклона 1–3°) элювиальных природных комплексов. Встреча-ются они также и в средней части крутых склонов южной экспозиции. На этих

почвах произрастают липняки кленовые снытьевые, липняки кленово-вязовые снытьевые и липняки осиново-кленовые разнотравно-снытьевые (табл. 5).

Темносерые лесные почвы, сформированные в горной части Жигулевского заповедника, отличаются от нагорно-равнинных более укороченным профилем, с неполным набором генетических горизонтов (Гагарина и др., 2003). Формирование этой группы почвенных разностей происходит в основном на делювии известняков и на песчано-глинистых породах. Они обладают достаточно высоким потенциальным и эффективным плодородием. Широкому распространению этих почв на территории Жигулевского массива препятствуют глубоко расчлененные низкогорный рельеф и карбонатный состав почвообразующих пород. Ниже приводится описание профиля темно-серой лесной почвы, сформированной на элювии глин. Разрез заложен на ровной поверхности водораздела (уклон менее 1°) в липняке осиново-кленовом разнотравно-снытьевом.

Таблица 5

Распределение групп почвенных разностей
Жигулевского низкогорного массива по группам биогеоценозов

Группы биогеоценозов		Группы почв (занимаемая ими площадь, %)
Символ	Краткое название	
	Редкостойные остепненные сосняки солнцепечных склонов	Дк ₁ ^{лс} (4,6)
	Сосново-широколиственные леса нейтральных и теневых склонов	Дк ₁ ^{сс} (5,4); Дк ₁ ^{лс} (2,4)
	Кленово-липовые дубравы и осинники теневых склонов	Дк ₁ ^{сс} (12,4); Дк ^в (9,4)
	Плакорные вязово-кленово-липовые леса	СЛ ^г (16,5); Дк ₂ (20,9)
	Теневые широколиственные леса нижних частей склонов	Дк ^в (12,3); Дк ^н (9,2)
	Кленовники и осинники днищ малых долин	Дк ^в (2,6); Дк ^н (4,3)

Примечание: расшифровку обозначений почвенных групп см. в тексте

А₀, 0–1 см. Лесной опад из травянистой растительности, листьев и веточек осины, липы и клёна.

А₁, 1–28 см. Тёмно-серый, среднесуглинистый, комковато-зернистый, густо пронизан корнями, в верхней части рыхлый, в нижней – уплотнен, влажноват; переход постепенный по цвету и структуре.

АВ, 28–47 см. Буровато-серый, неоднородно окрашенный, среднесуглинистый, комковато-ореховатый; по граням структурных отдельностей слабая кремнезёмистая присыпка; влажноват, более плотный; переход постепенный.

В₁, 47–73 см. Жёлтовато-бурый, тяжелосуглинистый, ореховато-призматический, сильно уплотнён, тонкопористый, увлажнен; на гранях структурных отдельностей гумусовые плёнки; переход постепенный.

В₂, 73–91 см. Жёлто-бурый, тяжелосуглинистый, призматический, плотный, тонкопористый, более влажный; переход постепенный.

BC, 91–110 см. Буро-жёлтый, тяжелосуглинистый, структура не выражена (слабо призматическая), влажный, мене плотный, не вскипает от 10%-го HCl; переход постепенный.

В профиле темносерых лесных почв отсутствует переходный горизонт A1A2. Вместе с тем в верхней части профиля (горизонты A1 и A1B) отмечается обеднение почвенных илистыми частицами. Иллювиальный горизонт B1 красновато-бурого цвета, ореховато-призматической структуры, обогащен полуторными окислами с небольшим содержанием кремнеземистой присыпки. В нижней части горизонта B и в переходном к почвообразующей породе горизонте BC отмечается аккумуляция подвижных соединений железа, перемещенных из верхней части профиля, а также привнесенных латеральными водным потоков из верхних частей склона. Мощность почвенного профиля темносерой лесной почвы составляет 75–90 см. Мера сложности почвенного профиля так же самая высокая и находится в пределах 2,31–2,35 бит.

Темносерые лесные почвы обладают хорошими водно-физическими свойствами. Они обладают гораздо большей влагоемкостью, чем дерново-карбонатные почвы. Запасы влаги в метровой толще темносерых лесных почв в среднем составляют 237 мм, тогда как в дерново-карбонатных типичных среднетощих – 205 мм (см. табл. 3).

Верхняя часть профиля темносерых лесных почв характеризуется близкой к нейтральной реакцией среды, которая в нижней части профиля переходит в слабощелочную (Почвы..., 1984). Соответственно для верхних горизонтов характерна наибольшая гидролитическая кислотность (табл. 1). Почвы насыщены основаниями, в почвенно-поглощающем комплексе преобладает обменный кальций (более 75%). Содержание гумуса в темно-серых лесных почвах довольно высокое и составляет 4,9–7,1%. Почвенный профиль промыт от водорастворимых солей.

ЛЕСНАЯ ПОДСТИЛКА

Влияние леса на почвы проявляется в развитии процессов выщелачивания и оподзоливания. Установлено, что выщелоченные и оподзоленные черноземы образовались на почвах, ранее развивавшихся под травянистой растительностью. Существенным признаком лесных почв является наличие у них подстилки. В.Р. Вильямс (1950) выделил подстилку в самостоятельный почвенный горизонт и показал, что без нее не может осуществляться подзолообразовательный процесс. С одной стороны, исследователи рассматривают подстилку как верхний горизонт почвы, с другой, – как биогеоценотический горизонт. Она служит посредником между растениями и почвой, которые постоянно обмениваются между собой веществом и энергией.

Лесная подстилка выполняет мульчирующую роль на поверхности почвы, в результате чего она оказывает влияние на водно-физические, биологические и биохимические процессы, протекающие в почве. Подстилка предохраняет почву от резких колебаний температуры, от разрушения макроструктуры почв водными потоками и ударного воздействия дождевых капель. Наши исследования, проведенные в Приокско-Террасном заповеднике, показали, что температура почвы на глубине 5–7 см в сосновом бору с напочвенным покровом, состоящим из мха и хвойной подстилки мощностью 12–14 см, была на 5° ниже, чем под луговой разнотравно-злаковой растительностью (11° и 16°). При уменьшении подстилки до 5–7 см температура почвы повышалась на 2°.

Количественный и качественный характеристики подстилок являются интегральными показателями тех звеньев биологического круговорота, которые отображают процессы почвообразования. Подстилка ежегодно пополняется за счет опада. В зависимости от интенсивности трансформации растительных остатков, зависящих от климатических и почвенных условий, подстилка находится в состоянии неустойчивого равновесия. При достаточно заметных изменениях условий внешней среды мощность подстилки в лесных фитоценозах либо растет, либо уменьшается, вплоть до ее полного исчезновения. Горизонты подстилок отличаются по степени минерализации и гумификации органических остатков. Химический состав подстилок зависит от состава опада. Хвойный опад характеризуется большим содержанием кремнезема и кальция, а лиственный – фосфора, кальция и магния.

При неблагоприятном гидротермических условиях замедляется процесс минерализации растительных остатков и происходит накопление органического материала. В этих условиях образуются низкомолекулярные органические вещества кислотной природы. Процесс гумификации так же замедляется, а в почве образуются ненасыщенные фульвокислоты.

Для характеристик подстилок и условий их функционирования предложен *гумусово-подстилочный коэффициент*, который представляет собой отношение мощности подстилки к мощности гумусового горизонта А1 (Сапожников, 1987). Опадные, дерновые и сильно перегнойные подстилки имеют гумусово-подстилочный коэффициент $< 0,5$, грубо- и средне-перегнойные – $0,5-1,2$, оторфованные и сухо торфянистые – $1,2-3,0$. Чем сильнее проявление биологических процессов, тем меньше мощность подстилок и больше гумусового горизонтов.

Подстилка динамична во времени. Вместе с тем, определенным биогеоценозам соответствует своя подстилка, характеризующаяся по равновесной мощности, строению и составу. Для биогеоценозов Жигулевского низкогорного массива характерны недифференцированные на горизонты опадные подстилки сравнительно небольшой мощности. Однако различия в мощности и массе подстилок между различными биогеоценозами довольно существенны. Наиболее высокую среднюю мощность подстилок имели фитоценозы, произрастающие на маломощных дерново-карбонатных типичных среднесуглинистых (1,9 см) и дерново-карбонатных типичных легкосуглинистых (2,0 см) почвах. Далее следовали дерново-карбонатные типичные среднемощные среднесуглинистые почвы (1,4 см). Темносерые лесные, дерново-карбонатные выщелоченные и дерново-карбонатные типичные намытые почвенные разности имеют примерно одинаковую мощность подстилок – в среднем 1,1 см. Масса подстилок соответствовала их мощности и составляла от 29,6 до 8,8 т/га.

Гумусово-подстилочный коэффициент для исследуемых биогеоценозов меньше 0,5. Он хорошо характеризует степень проявления биологических процессов, которая возрастала от маломощных и легкосуглинистых дерново-карбонатных типичных почв к дерново-карбонатным выщелоченным и темносерым лесным почвам.

ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

Абиотические факторы. Характер лесной растительности зависит, как известно, от многих факторов, среди которых наибольшее влияние оказывают климат, рельеф, гидрографическая сеть, растительность, животный мир, почвообра-

зующие породы и почвы. В свою очередь, генезис почв и их продуктивность так же связаны с общими (географическими) и прямо действующими (экологическими) факторами.

В ряду первостепенных и наиболее сильных парциальных экологических связей групп почвенных разностей с абиотической средой стоит их зависимость от типа местоположения (рис. 2 а). Этим фактором определяются во многом основные структурно-функциональные особенности экосистемы. В зависимости от диспозиции биогеоценоза в системе локальных ландшафтных сопряжений (от трансэлювиального через транзитный до аккумулятивного) в природном комплексе происходит перераспределение вещества и энергии, меняются почвенные характеристики. Наиболее плодородные темносерые лесные почвы и дерново-карбонатные типичные среднесуглинистые занимают в рельефе элювиальные местоположения (платкоры), однако маломощные разности среднесуглинистых дерново-карбонатных почв встречаются также у подножий склонов. Легкосуглинистые разновидности этих почв занимают преимущественно трансэлювиальное местоположение. Наконец, дерново-карбонатные выщелоченные и дерново-карбонатные намытые почвам приурочены исключительно к трансаккумулятивным и аккумулятивным местоположениям – днищам малых глубоко врезаемых долин и окружающим их склонам.

На таком же высоком уровне прослеживается сопряженность между почвами и формами микрорельефа ($K(X; Y) = 0,267$). Горизонтальным поверхностям соответствовали темносерые лесные почвы, а также дерново-карбонатные среднеческие среднесуглинистые. На нижних вогнутых частях склонов располагаются дерново-карбонатные выщелоченные маломощные среднесуглинистые и дерново-карбонатные типичные намытые почвы. Гребни, вершины и выпуклые части склонов соответствуют легкосуглинистым разновидностям дерново-карбонатных типичных почв и их маломощным среднесуглинистым аналогам.

Связь почвенных разностей с экспозицией склона выражена гораздо слабее (рис. 2 б), тем не менее для большинства групп почв она оказалась вполне определенной. Так, темносерые лесные и дерново-карбонатные выщелоченные почвы занимали склоны СЗ–СВ ($316-45^\circ$) экспозиции, а дерново-карбонатные типичные легкосуглинистые – ЮВ–ЮЗ склоны ($136-225^\circ$) ориентации. Субгоризонтальные поверхности характерны как для намытых, так и для дерново-карбонатных типичных среднесуглинистых почв, которые распространены также на склонах СЗ–СВ экспозиции. Граница распространения дерново-карбонатных типичных маломощных почв по формам микрорельефа оказалась размытой.

Среди первичных абиотических факторов формирования почв немаловажное значение имеет гидротермический режим, отличающийся в условиях сложно расчлененного рельефа низкогорий достаточно большими контрастами. При этом летнее влагосодержание почвы оказывает на пространственную дифференциацию групп почвенных разностей гораздо большее влияние, нежели температура почвы (рис. 1). Это говорит о том, что в гидротермическом режиме почв ведущую экологическую роль играет эвапотранспирация, зависящая не только от температуры почвы, но и от влагосодержания.

Максимальным летним влагосодержанием (в среднем более 205–235 мм в слое 0–100 см) отличаются темносерые лесные и дерново-карбонатные среднегуглинистые почвы плакорных теневых широколиственных лесов (табл. 3). Более сухими являются маломощные дерново-карбонатные среднесуглинистые почвы, в которых летние запасы продуктивной влаги снижались в среднем до 127 мм. Наи-

меньшее влагосодержание свойственно легкосуглинистым разновидностям дерново-карбонатных типичных почв (в метровом слое не более 95 мм). Отметим, что на территории Самарского Поволжья летнее влагосодержание почвы, равное в среднем 80 мм, является критическим для существования сплошного лесного растительного покрова. Таким образом, для большинства лесных сообществ Жигулевского массива лимитирующим фактором их развития является недостаточное увлажнение территории.

В наиболее ксероморфных условиях, неблагоприятных для произрастания древесной растительности, преимущественное развитие получают лесо-лугово-степные комплексы. Особенно это заметно на южных юго-западных и юго-восточных хорошо прогреваемых склонах. Здесь температура почвы, на глубине 20 см была выше на 2–5°, чем в почвах, залегающих на теневых склонах (315–45°). Разница в температуре почвы на глубине 20 см между солнцепечными и теневыми склонами была меньше и составляла 1–2° С. Наиболее интенсивно и на большую глубину прогреваются легкосуглинистые почвы (табл. 4).

С общими гидротермическими условиями тесно связано эдафическое увлажнение, определяемое по экологическим группам напочвенного растительного покрова. Данный показатель характеризует гидрологический режим верхних слоев почв, который складывается в зависимости от её водно-физических свойств (гранулометрического состава, структуры почв, их инфильтрационной способности). На исследуемой территории сложился преимущественно периодически промывной тип водного режима. Большое значение при эдафическом увлажнении имеет уровень залегания грунтовых вод, которые могут быть дополнительным источником продуктивной влаги в почвах. Однако на данной территории грунтовые воды залегают глубоко, за исключением плоских водоразделов жигулевского плато (Обедина, 1988), и поэтому не принимают участия в почвообразовательном процессе.

В целом связь почвенных групп с эдафическим увлажнением оказалась невысокой ($K(X; Y) = 0,161$). Вместе с тем, определенные корреляции прослеживаются (рис. 2 в). Так, на полнопрофильных (темносерых лесных и дерново-карбонатных типичных среднесплошных) почвах произрастают мезо-гигрофиты, а на дерново-карбонатных типичных маломощных среднесуглинистых почвах и их легкосуглинистых аналогах – ксерофиты и мезо-ксерофиты. В данном случае, легкосуглинистые разновидности даже имеют некоторое преимущество перед маломощными почвами, за счет большей подвижности и доступности почвенной влаги.

Наиболее тесной оказалась связь групп почвенных разностей с типом местообитания (МО, $K(X; Y) = 0,380$), который определяется, как известно, сочетанием механического состава (трофности) и влагосодержания почвы. Несомненна приоритетность данного средообразующего экологического фактора локального порядка для формирования структуры почвенного покрова. Однако связь эта, как уже говорилось, двусторонняя, в которой трудно однозначно определить, где фактор, а где явление. В зависимости от свойств почв (мощности почвенного профиля, гранулометрического состава, характера почвообразующих пород и др.) происходит закономерная смена типов местообитания. Такая однонаправленная смена прослеживается в ряду почвенных групп: $Дк_1^{лс} \rightarrow СЛ^Г \rightarrow ДК^В \rightarrow Дк^Н$ (рис. 2 з). Адекватно этому ряду происходит следующая смена типов МО: сухой тип (сложные субори, C_1) → свежий и влажный типы (сложные субори, C_2, C_3) → свежий тип (дубравы, D_2) → влажный и сырой типы МО (дубравы, соответственно D_3 и D_4).

Лес и почва. Рассмотрим взаимоотношения почвы и лесной растительности. Нередко бывает трудно установить, что в большей мере оказывает воздействие – лес на почву, или почва на лес и какое из этих воздействий оказывается первичным (прямым), а какое – вторичным (обратным). По этой причине рассматриваемые нами бинарные связи между лесной растительностью и почвой следует считать скалярными, без каких-либо оценок преобладающего направления этих связей.

Несмотря на то, что отдельные типы леса произрастают на разных почвах, тем не менее, связь типов леса со средой их обитания – почвой прослеживается достаточно отчетливо; $K(X;Y) = 0,184$ (рис. 2 д). Известно, что на более богатых почвах формируются леса с породами, обладающих повышенными требованиями к почвенному плодородию. Так, на темносерых лесных и среднесуглинистых дерново-карбонатных почвах произрастают вязово-кленово-липовые леса, имеющие наибольшую продуктивность (см. табл. 5). Кроме того, на темносерых лесных почвах, как и на выщелоченных дерново-карбонатных, сформировались вторичные осиново-березовые дериваты, которые в обозримом будущем должны смениться широколиственными лесами.

На маломощных же дерново-карбонатных почвах произрастают сосняки сложные и дубняки, однако из-за неблагоприятных свойств почв (укороченности вертикального почвенного профиля, низкого содержания питательных элементов и доступной влаги) не происходит нормального роста и развития основных лесобразующих пород. На этих почвах продуктивность лесных фитоценозов наименьшая. Вероятно поэтому в данных сообществах следует ожидать наиболее быстрые функционально-структурные перестройки при грядущем глобальном потеплении.

Как известно, ведущую роль в почвообразовательном процессе играет биологический фактор. Только растения с почвенной биотой способны относительно быстро изменить среду своего обитания (в данном случае наличие известковых пород). Здесь, по-видимому, особенно уместно говорить о том, что фитоценоз формирует почву.

Древесные породы, в силу своих специфических биологических особенностей, по разному реагируют и воздействуют на условия их произрастания. В первую очередь, в результате обменных процессов с минеральной частью возникает определенная реакция среды (кислотно-щелочная) и формируется почвенно-поглощающий комплекс (или происходит его перестройка). Наиболее заметны такие изменения в почвах легкого мехсостава, обладающих небольшой буферной способностью. Так, наши исследования проведенные в Приокско-Террасном биосферном заповеднике показали, что реакция среды в приствольном круге осины была на 1,47–1,76 ед. выше, чем у сосны (значения рН были равны соответственно 5,58–6,45 и 4,11–4,69). По степени подкисления почвы породы расположились в следующий возрастающий ряд: осина–липа–(береза дуб)–сосна–ель. Наиболее благоприятные кислотно-щелочные условия создаются осинной, а в составе поглощенных оснований доминирует кальций. Естественно, что это не может не сказаться и на самом биологическом круговороте – синтез и распад органического вещества в экосистеме.

Однако, если особенности формирования тех или иных почвенных разностей во многом определяются мощностью рыхлых поверхностных отложений, то распределение лесных растительных сообществ в условиях расчлененного рельефа все же в большей степени зависит от экспозиции склонов. На одних и тех же почвах, но на склонах разных экспозиций, встречаются различные растительные ассоциа-

ции. Так, на дерново-карбонатных типичных маломощных среднесуглинистых почвах ($Дк_1^{cc}$) встречаются сосняки со вторым ярусом из широколиственных пород, также смешанные и широколиственные леса (см. рис. 2 д). Экспозиция оказывает определяющее влияние на характер фитоценозов: южные и юго-восточные склоны остепнены, а наиболее высокоплотные леса с хорошо развитым подлеском произрастают на северных склонах.

Почвы в системе лесных биогеоценозов. В отличие от типов леса пространственная сопряженность между почвами и группами биогеоценозов оказалась гораздо более высокой (рис. 2 е).

Аналогично бинарной ординации типов местообитания указанный выше ряд групп почвенных разностей ($Дк_1^{lc} \rightarrow СЛ^T \rightarrow ДК^B \rightarrow Дк^H$) сопровождается вполне отчетливой сменой биогеоценологических групп – начиная с транзювиальных ксероморфных разреженных сосняков и сосново-широколиственных лесов и кончая трансаккумулятивными и аккумулятивными мезо-гидроморфными дубо-липняками.

Путем «раскрытия кода информации» (см. выше) была установлена предпочтительная приуроченность выделенных почвенных групп к различным группам биогеоценозов, с указанием суммарной относительной площади, занимаемой той или иной категорией почв (табл. 5). Плакорные биогеоценозы: мезоморфные вязово-кленово-липовые леса, в наибольшей степени отображающие, как известно (Высоцкий, 1909), зонально-региональный биоклиматический фон территории (в данном случае типичной, т.е. средней, лесостепи), – сформировались на почвенных разностях двух категорий – $Дк_2$ и $СЛ^T$. При этом темносерые лесные почвы на элювии пермских глин имеют сравнительно небольшие площади (в сумме до 16,5%).

Несколько большую территорию жигулевском плато (около 21%) занимают близкие к $СЛ^T$ дерново-карбонатные типичные среднесуглинистые почвы под теми же вязо-липняками. Еще шире представлены в Жигулевском низкогорном массиве (площадь более 24%) дерново-карбонатные выщелоченные маломощные почвы, распространенные преимущественно в дубово-вязово-липовых лесах и производных от них осинниках и березняках средних и нижних частях теневых и нейтральных склонов высокой крутизны, реже – в липняках, кленовниках и осинниках днищ малых глубоко врезанных долин. Эти две группы почвенных разностей можно считать доминантами.

Темносерые же лесные почвы теневых широколиственных лесов вместе с дерново-карбонатными маломощными среднесуглинистыми почвами сосняков и дубрав крутых теневых склонов, а также с дерново-карбонатными намытыми почвами днищ малых долин образуют субдоминантную почвенную плеяду. Наименьшим распространением пользуются дерново-карбонатные типичные легкосуглинистые почвы лесо-лугово-степных фитоценозов на крутых солнцепечных склонах.

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЫ НА ПАРАМЕТРЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

Рассмотрим в первую очередь роль почвенных условий в автотрофном биоге-незе (анаболизме). Развитие лесных фитоценозов, а также их продуктивность в значительной степени зависят как от климатических, так и эдафических факторов. Немаловажное значение имеет также возраст основных лесообразующих пород, который определяет, на каком этапе своей сукцессионной динамики находится то или иное лесное сообщество (Коломыц и др., 1993). Именно благодаря «шумовому» эффекту фактора времени существенно нарушается пропорциональная связь между накопленными запасами живой фитомассы и ее текущей годичной продукцией (табл. 6).

Таблица 6

Взаимосвязь различных параметров продуктивности лесных экосистем
Жигулевского массива (т/га и т/га в год) с группами почвенных разностей

Группы почвенных разностей	Запас древесины, <i>BW</i>	Живая надземная фитомасса, <i>BL</i>	Общая живая фитомасса, <i>BC</i>	Общая годичная продукция, <i>PC</i>	Годичная продукция зеленой массы, <i>PV</i>
Дерново-карбонатные типичные среднесуглинистые	182,7	237,1	281,0	18,2	8,1
Дерново-карбонатные типичные маломощные среднесуглинистые	81,9	125,6	169,5	14,3	7,1
Дерново-карбонатные типичные мало- и среднесуглинистые	156,8	212,3	270,4	13,4	4,8
Темносерые лесные среднесуглинистые	180,5	219,3	282,9	20,1	5,9
Дерново-карбонатные выщелоченные маломощные среднесуглинистые	121,4	161,9	244,7	12,7	7,1
Дерново-карбонатные намытые	191,3	207,7	276,0	11,9	7,3

Примечание: представлены таксономические (средневзвешенные) нормы продуктивности, полученные с помощью информационно-статистического анализа связей

Нормальное развитие дуба как профилирующей лесообразующей породы неморальнолесной подзоны на территории Самарской Луки лимитируется не только резко континентальным климатом, но и маломощным профилем дерново-карбонатных типичных среднесуглинистых почв (Дк1сс), на которых он преимущественно произрастает (см. рис. 2 д). Эти почвы имеют наименьшую продуктивность практически по всем основным показателям – как по запасам древесины, так и по годичной продукции зеленой массы (см. табл. 6). Соответственно создается

меньшая по сравнению с другими фитоценозами общая живая надземная и подземная фитомасса (около 170 т/га). Столь низкий уровень функционирования дубняков и сосняков сложных на этих почвах можно объяснить явным недостатком летней продуктивной почвенной влаги (см. табл. 4) и малыми запасами гумуса (см. табл. 3). По-видимому, на данных почвах в настоящее время происходит перестройка лесных фитоценозов. Это подтверждается тем, что данные фитоценозы, за счет мощного подлеска, который составляет более 12000 шт/га и повышает общую годовичную первичную продукцию до 14 т/га и более.

Таблица 7

Комплексные показатели малого биологического круговорота в условиях развития различных почвенных разностей Жигулевского массива

Группы почвенных разностей	Комплексные показатели метаболизма						
	Автотрофный биогенез				Детритогенез		
	<i>KE</i>	<i>KA</i>	<i>KR</i>	<i>IL</i>	<i>KY</i>	<i>KU</i>	<i>ID</i>
Дерново-карбонатные типичные среднесуглинистые	0,081	0,519	0,038	20,1	2,2	0,84	2,7
Дерново-карбонатные типичные маломощные среднесуглинистые	0,102	0,515	0,051	23,6	4,9	0,54	6,8
Дерново-карбонатные типичные мало- и среднесуглинистые	0,050	0,453	0,023	26,6	6,7	0,72	5,9
Темносерые лесные среднесуглинистые	0,067	0,533	0,029	18,2	1,4	0,90	1,5
Дерново-карбонатные выщелоченные маломощные среднесуглинистые	0,071	0,484	0,047	19,8	2,5	0,86	3,8
Дерново-карбонатные намытые	0,053	0,503	0,030	25,7	1,9	0,79	5,3

Примечание: представлены таксономические (средневзвешенные) нормы комплексных показателей, полученные с помощью информационно-статистического анализа связей. Расшифровку показателей см. в тексте.

В результате весьма продолжительным здесь оказывается время, необходимое для накопления надземной фитомассы (параметр $IL = 23,6$ лет, табл. 7). Вместе с тем, в данных, наименее благоприятных почвенных условиях экологическая эффективность продукционного процесса максимальна, о чем свидетельствуют наиболее высокие значения параметров KE , KA и KR (см. табл. 7). Это должно способствовать повышению упругой устойчивости сосняков сложных, сосново-широколиственных лесов и кленово-липовых дубняков теневых и нейтральных склонов на участках с почвенными разностями группы Дк1^{cc}.

Еще меньшую производительность имеют фитоценозы, произрастающие на маломощных выщелоченных карбонатных почвах ($PC = 12,7$, $PV = 7,1$ т/га в год), хотя запасы древесины здесь в полтора раза выше, чем в первом случае. Параметр KE , характеризующий КПД общего продукционного процесса, уменьшается в полтора раза. Скорость оборота зеленой массы (параметр KR) здесь так же занижена. Очевидно, дубравы и их мелколиственные дериваты, занимающие теневые и ней-

тральные склоны с выщелоченными дерново-карбонатными почвами, по созидательной ветви метаболизма должны обладать относительно низкой упругой устойчивостью к внешним, в том числе климатическим, воздействиям

Более высокими запасами древесины и в целом всей живой фитомассы обладают ксероморфные и мезоморфные сосняки, произрастающие на дерново-карбонатных типичных средне- и маломощных легкосуглинистых почвах (Dk_1^{LC}), залегающих на элювии известняка ($BW > 155$, $BL > 210$ т/га). Однако показатели продуктивности, особенно годовичного производства зеленой массы, в этих лесах весьма низкие, ввиду чего здесь своего максимума (более 26,5 лет) достигает параметр IL . Соответственно данные сообщества отличаются наиболее низкими значениями параметров KE , KA и KR , что указывает на их минимальную упругую устойчивость среди всех лесных фитоценозов Жигулевского массива.

На дерново-карбонатных намытых почвах создаются такие же благоприятные условия для произрастания лесной растительности. Переотложение мелкозема у подножий склонов, вызванное делювиальным сносом, приводит к формированию на днищах малых долин более мощного почвенного профиля, способного обеспечивать растения питательными веществами и влагой. На этих почвах свое развитие получили мезоморфные и мезо-гидроморфные липняки, кленовники и осинники, обладающие наибольшими запасами древесины и в целом живой надземной фитомассы – в среднем соответственно 191,3 и 207,7 т/га (см. табл. 6). Однако по текущей годичной производительности (параметрам PC и PV) эти леса оказываются на более низком уровне по сравнению с описанными выше.

Наибольшей продуктивностью ($PC > 18$ и $PV > 8$ т/га в год) среди дерново-карбонатных почв отличаются дерново-карбонатные типичные среднесуглинистые разности (Dk_2), хотя запасы скелетных и общих живых фитомасс здесь не самые значительные. На этих почвах, преимущественно по водораздельным пространствам жигулевского плато, с крутизной до $3-5^0$, произрастают вязово-кленово-липовые леса.

Самыми производительными в Жигулевском массиве ($PC > 20$ т/га в год) оказались темносерые лесные среднесуглинистые почвы плакорных водоразделов на глинистом элювии, которые заняты преимущественно мезо-гидроморфными липняками с вязом, кленом и осиной, и с богатым разнотравьем в напочвенном покрове. Эти лесные сообщества отличаются также максимальными запасами живой фитомассы ($BL > 219$ т/га), хотя запасы древесины в них не столь велики – вероятно, по причине молодости данной сукцессионной стадии экогенетического развития сообщества.

Имея более развитый вертикальный профиль, по сравнению с другими почвами, а также обладая благоприятными водно-физическими свойствами и наибольшими запасами гумуса (см. табл. 1 и 2), темносерые лесные почвы пригодны для любых типов леса. Эти почвы отличаются также наиболее высоким летним влагосодержанием (запасы влаги в метровом слое почвы составили в среднем 237 мм), что допускает устойчивое развитие широколиственных лесов на жигулевском плато в критических для леса условиях зонального климата южной лесостепи.

По значениям параметра KE фитоценозы, располагающиеся на дерново-карбонатных типичных среднесуглинистых почвах и темносерых лесных достаточно близки между собой. Наименьшими показателями КПД продукционного процесса отличаются фитоценозы на дерново-карбонатных легкосуглинистых почвах и на дерново-карбонатных намытых почвах.

Показатель скорости накопления суммарной надземной фитомассы IL закономерно возрастает от более продуктивных почв к почвам менее продуктивным. Так, для темносерых лесных почв этот показатель равен в среднем 18,2 л., а для дерново-карбонатных типичных легкосуглинистых – 26,6 л (см. табл. 7). На более продуктивных почвах фитомасса леса накапливается быстрее.

В малом биологическом круговороте важным блоком является его нисходящая ветвь, функция которого состоит в деструкции отмершей фитомассы (некро-массы) до полной минерализации через сложную цепь превращений фракций органического вещества, их последовательного многократного синтеза и распада (Керженцев, 2006). В связи с этим необходимо дать экологическую оценку комплексных параметров, характеризующих процессы катаболизма.

Коэффициент годичной деструкции (KY), или подстильно-опадный индекс, характеризует соотношение скоростей поступления органического вещества в ежегодный опад, процесс его разложения и закрепления в гумусе. Данный показатель выражается в числах лет, необходимых для накопления исходной массы органического вещества в случае ее катастрофического уничтожения. Оказалось, что для возобновления лесной подстилки наименьшее количество лет требуется фитоценозам с дерново-карбонатными намытыми темносерыми лесными почвами – 1,4 и 1,9 г.г. соответственно. Далее следуют фитоценозы на дерново-карбонатных типичных среднесуглинистых почвах и на дерново-карбонатных выщелоченных почвах. Наиболее продолжительным оказывается накопление подстилки в условиях дерново-карбонатных типичных среднесуглинистых маломощных почв и их аналогов на легких суглинках – 4,9 и 6,7 г. соответственно.

Для характеристики процесса катаболизма экосистемы использованы также показатель скорости многолетней деструкции фитомассы ID и коэффициент утилизации мертвой надземной фитомассы – KU (Коломыц и др., 1993). Связь между этими параметрами обратно пропорциональная: меньшим значениям ID соответствует более высокий KU – и наоборот. Так, показатель скорости многолетней деструкции для темносерой лесной почвы был равен 1,54 г., а коэффициент утилизации – 0,9 лет, тогда как для маломощной дерново-карбонатной типичной эти показатели составляли 6,75 и 0,54 г.г. соответственно (см. табл. 7). Такая закономерность очевидна, поскольку разложение органического вещества тесно связано с гидро-термическими условиями, а как отмечено было выше, серые лесные почвы обладают наиболее благоприятными водно-физическими свойствами из всех рассмотренных почвенных разностей.

ФУНКЦИИ ПОЧВ В МЕХАНИЗМАХ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Любой экологический анализ не может обойтись без оценок устойчивости рассматриваемых объектов к внешним воздействиям. Из двух основных категорий устойчивости: резистентной и упругой (Одум, 1975), – нас интересует, прежде всего, упругая устойчивость как более емкая характеристика функционирования экосистемы. Этот тип устойчивости отображает способность системы к восстановлению равновесия, нарушенного воздействием, т.е. к определенному возврату указанных характеристик метаболизма в прежнее состояние.

Таблица 8

Система экологических ниш индекса упругой устойчивости лесных экосистем
Жигулевского массива в пространстве структурных единиц
почвенного покрова (матрица частных коэффициентов связи)

Группы почвенных разностей	Индекс упругой устойчивости					
	0,08-0,20	0,21-0,36	0,37-0,47	0,48-0,57	0,58-0,66	0,67-0,94
Дерново- карбонатные типич- ные среднемощные среднесуглинистые	0	▪ 1,33	+ 1,66	0,50	0,57	+ 2,00
Дерново- карбонатные типич- ные маломощные среднесуглинистые	0,89	0	0,89	0	+ 3,17	▪ 1,11
Дерново- карбонатные типич- ные мало- и средне- мощные легко- суглинистые	+ 4,00	0,83	0,50	▪ 1,25	0	0
Темносерые лесные среднесуглинистые	0	+ 1,67	1,00	+ 2,50	0	0
Дерново- карбонатные выще- лоченные маломощ- ные среднесуглини- стые	0	+ 1,67	1,00	0	▪ 1,43	+ 2,50
Дерново- карбонатные намытые	0	▪ 1,33	0,80	+ 3,00	0	0

Примечание: 0, 1,33, 1,66 и т.д. – частные коэффициенты связи. Остальные обозначения см. в тексте

Ранее (Коломыц и др., 1993; Коломыц, 1995) был разработан количественный метод расчета *индекса упругой устойчивости гео(эко-)систем (IS)*, опирающийся на такие характеристики малого биологического круговорота, которые, с одной стороны, вносят основной вклад в устойчивость гео(эко-)системы, а с другой, - вполне доступны для измерений и получения массового эмпирического материала. Расчет параметра *IS* основан на следующих известных положениях экологии: степень упругой устойчивости фитоценологической системы возрастает с повышением ее биопродуктивности, с увеличением пропускной способности детритной ветви метаболизма, а также с ускорением оборачиваемости фитомассы. Индекс устойчивости рассчитывается по евклидовой метрике на основе параметров *KR* и *KY*, отображая тем самым вклад обеих ветвей биологического круговорота (созидательной и редуционной) в обеспечение стабильного функционирования системы.

Взаимоотношение почвенного блока лесных экосистем Жигулевского массива с индексом их упругой устойчивости отображено на общей информационной модели (см. рис. 1), а парциальные меры сопряженности почвенных разностей с градами параметра *IS* представлены на матрице частных коэффициентов связи (табл. 8). В этой бинарной связи трудно установить направления прямого и обратного воздействий, поэтому связь на общей модели показана обоюдно стрелкой.

Тем не менее, исходя из отмеченной выше приоритетной роли биотических компонентов в почвообразовании, мы будем рассматривать почву как явление а индекс упругой устойчивости – как фактор, памятуя определенную условность такого подхода.

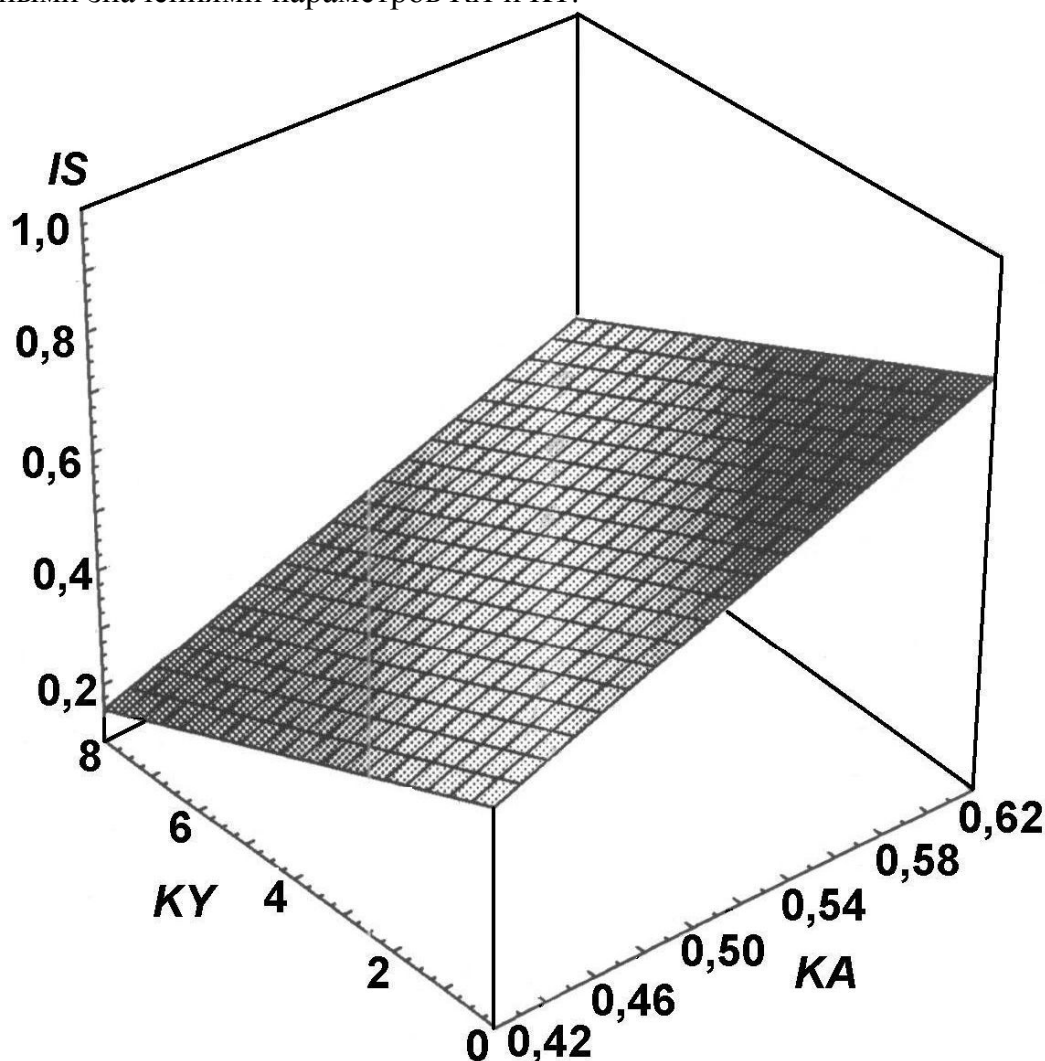
Прежде всего, отметим, что среди прямых показателей биологического круговорота приоритетным оказывается влияние прироста древесины (PW) и соответствующего ему производства зеленой массы древостоев; роль общей зеленой массы PV выражена гораздо слабее (см. рис. 1). Следовательно основной вклад в годовой оборот живой фитомассы KR , определяющей упругую устойчивость лесной экосистем, дает древесный ярус. Значение подлеска (с подростом) и напочвенного покрова второстепенно.

Общий нормированный коэффициент сопряженности $K(X; Y)$ групп почв с индексом устойчивости вполне значим, хотя и невысок. Снижение уровня связи вызвано тем, что большинству почвенных групп сопутствует достаточно широкий диапазон упругой устойчивости биогеоценозов. Тем не менее, с помощью сопряженного анализа материалов, представленных в табл. 6 и 7, удастся оценить, какие почвы развиваются в условиях повышенной устойчивости лесных биогеоценозов (либо сами способствуют устойчивости), а какие – сопряжены с наименее устойчивыми природными комплексами. В этом анализе промежуточным звеном между почвенными разностями и индексом устойчивости служат параметры KR , KA и KY как наиболее репрезентативные функциональные показатели. При этом два первых параметра взаимно эквивалентны (см. выше), поэтому коэффициент оборота надземной фитомассы в оценках парциальных связей упругой устойчивости биогеоценозов с почвенными разностями может заменяться аллометрическим коэффициентом – $KA = \log(PC) / \log(BC)$. Данный параметр является своего рода показателем скорости роста продуктивности и через него можно охарактеризовать степень оптимальности созидательной ветви функционирования экосистемы (Розен, 1969).

Общая картина распределения значений параметра IS в пространстве двух факторов: KA и KY (рис. 3), – отчетливо демонстрирует, что упругая устойчивость лесных биогеоценозов возрастает по мере повышения скорости оборачиваемости живой фитомассы, т.е. роста КПД продукционного процесса, и одновременного снижения подстилично-опадного индекса, т.е. увеличения пропускной способности детритной ветви биологического круговорота. Оба фактора значимы, что подтверждается величинами критерия Пирсона. При этом изменения скорости оборота живой фитомассы в жигулевских лесах оказывают в десятки раз более существенное влияние на упругую устойчивость экосистем, нежели сдвиги в темпах разложения лесной подстилки (см. рис. 1).

В целом индекс устойчивости лесных экосистем Жигулевского массива увеличивается весьма резко с 0,15–0,30 до 0,75–0,90 при парциальном возрастании KR в диапазоне 0,012–0,015 → 0,045–0,050 и одновременно – при уменьшении KY от 12–13 до 0,5–1,5 лет (рис. 3). Значения аллометрического коэффициента при этом возрастают с 0,45–0,47 до 0,59–0,62. Таким образом, устойчивость лесных биогеоценозов более чувствительна к вариациям продуктивности зеленой массы и гораздо слабее зависит от изменений процессов разложения лесной подстилки. Однако поскольку пространственные изменения обоих этих факторов интерферируют, как правило, с одинаковым знаком, их суммарное воздействие на устойчивость лесов оказывается еще более эффективным.

Рассмотрим основные сочетания значений параметров KA и KY , при которых та или иная группа почв развивается в условиях более высокого или, наоборот, более низкого уровня упругой устойчивости лесных биогеоценозов. Темносерым лесным и дерново-карбонатным типичным среднесуглинистым почвам, распространенным на плакорах в теневых широколиственных лесах, соответствуют максимальные нормы аллометрического коэффициента (0,519–0,533) и минимальные – подстильно-опадного индекса (1,44–2,21, см. табл. 7). Такому сочетанию указанных параметров метаболизма соответствует повышенная устойчивость плакорных лесных сообществ. Доминирующие значения $IS > 0,48$ единиц, причем доминант индекса по второй группе находится в максимальной градации – 0,67–0,94 ед. Примерно такому же относительно высокому уровню устойчивости соответствуют дерново-карбонатные намывные почвы подножий склонов и днищ малых долин, с аналогичными значениями параметров KA и KY .



$$IS = -0,2014 + 1,6145KA - 0,0401KY$$

$$R = 0,648 \quad R^2 = 0,420 \quad P = 0 \quad S_y = 0,142$$

Рис. 3. Линейная поверхность распределения индекса упругой устойчивости (IS) лесных экосистем Жигулевского массива в пространстве подстильно-опадного индекса (KY) и аллометрического коэффициента (KA)

Условные обозначения в уравнении регрессии: R - коэффициент корреляции; R^2 - коэффициент детерминации; P - уровень значимости (критерий Пирсона); S_y - стандартное отклонение.

Таким образом, все три указанные группы почвенных разностей находятся под влиянием наиболее стабильной фитоценотической среды, которая придает почвам повышенный запас гомеостатичности в условиях меняющегося климата. Здесь почвы развиваются при максимальной в данных зонально-региональных условиях продуктивности лесного фитоценоза (см. табл. 6) и наиболее быстром разложении мертвой фитомассы (см. табл. 7). Благодаря этому почва интенсивно обогащается гумусом (см. табл. 2), что, в свою очередь, повышает КПД автотрофного биогенеза и на фоне широкой пропускной способности детритогенеза ведет к общему ускорению биологического круговорота, с соответствующим ростом упругой устойчивости всего лесного сообщества. В описанной схеме механизмов формирования устойчивости экосистемы ее почвенный блок выступает одновременно как фактор и как явление, поскольку отчетливо выражена положительная обратная связь.

Дерново-карбонатные выщелоченные почвы, широко распространенные по всем элементам низкогорного рельефа, за исключением плакоров и крутых солнцепечных склонов, развиваются в столь же широком диапазоне устойчивости лесных сообществ ($IS = 0,21-0,94$ ед.), однако доминирующей здесь оказывается максимальная градация индекса устойчивости (в среднем около 0,80 ед.).

В условиях минимальной упругой устойчивости биогеоценозов (доминант $IS \leq 0,20$ ед.) сформировались дерново-карбонатные маломощные легкосуглинистые почвы ксероморфных разреженных сосняков крутых солнцепечных склонов. Здесь имеет место весьма замедленный биологический круговорот, фиксируемый наиболее низкими значениями параметров KE , KA и KR , в сочетании с аномально высоким подстильно-опадным коэффициентом (KY , см. табл. 2). По-видимому, почвы данной группы находятся под воздействием крайне неустойчивой фитоценотической среды и, обладая минимальными запасами гумуса (см. табл. 4), сами не способствуют повышению устойчивости. Такие почвы должны быть наиболее чувствительной к внешнему воздействию, в том числе к глобальным изменениям климата. Материалы локального ландшафтно-экологического прогноза по Жигулевскому массиву подтверждают это предположение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка устойчивости лесных экосистем непосредственно связана с прогнозом их фоновых (климатогенных) либо импактных (механических, пасторальных, рекреационных) антропогенных изменений. В этих прогнозах главное внимание обычно уделяется изменениям в функционировании и структуре растительного покрова как наиболее чувствительного к внешним воздействиям и наиболее динамичного блока гео(эко-)систем. Такой подход в эколого-географическом прогнозе исследовании вполне обоснован (Симонов, 1982). Между тем, трансформация растительности сама по себе еще не может служить достаточным признаком устойчивых, необратимых преобразований ландшафтной структуры территории. Весьма многообразная динамика растительности определяется, как известно, не только внешними воздействиями, но и сложной системой внутренних взаимоотношений в самих фитоценозах, что нередко затрудняет выявление таких экодинамных смен растительных сообществ, которые сигнализируют глубинные поступательные изменения в ландшафтной структуре. В этой связи рассмотренный нами почвенный блок природных экосистем должен служить не менее важным прогнозным индикатором,

ибо почва – более инертный, чем растительность, и соответственно более устойчивый компонент ландшафта. Как известно (Мамай, 1994), главной узловой точкой в необратимом преобразовании природного комплекса, т.е. в смене его инварианта, служит изменение типа почвообразования, поэтому анализ динамики структуры почвенного покрова должен составлять важный блок прогнозного ландшафтно-экологического исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Высоцкий Г.Н. О лесорастительных условиях района Самарского Удельного округа. Почвенно-ботанико-лесоводственный очерк. СПб, 1908. Ч. 1. 235 с. - **Высоцкий Г.Н.** О фито-типологических картах, способах их составления и их практическом значении // Почвоведение, 1909. № 2. С. 98-119.

Гагарина Э.И., Абакумов Е.В., Миронович А.С., Шелемина А.Н. Почвы Жигулёвского заповедника // Самарская Лука: Бюлл. Самара: Жигул. гос. заповедник им. И.И. Спрыгина, 2003. № 13. С. 27-87.

Карпачевский Л.О. Глубокогумусовые почвы и их роль в цикле углерода // Наземные экосистемы как резервуары углерода в позднем плейстоцене и голоцене. М. ИГ РАН. 2000. С. 33-34. - **Колесников Б.П.** Кедровые леса Дальнего Востока. Труды Дальневост. фил. АН СССР. Т.2 (4). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. - **Колесников Б.П.** Некоторые вопросы развития лесной типологии // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Тр. Ин-та экологии растений и животных. Вып. 53. Свердловск, 1967. - **Коломыц Э.Г.** Бореальный экотон и географическая зональность: Атлас-монография. М.: Наука, 2005. 390 с. - **Коломыц Э.Г.** Информационно-статистический анализ структуры высокогорных экосистем и их антропогенных изменений // Тр. Высокогор. геофиз. ин-та. Вып.58. М.: Гидрометеиздат, 1984. С. 26-53. - **Коломыц Э.Г.** Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на бореальном экотоне Русской равнины // Изв. РАН. Сер. географич. 1995. № 3. С. 37-51. - **Коломыц Э.Г.** Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на бореальном экотоне Русской равнины // Изв. РАН. Сер. геогр. 1995. № 3. С. 37-51. - **Коломыц Э.Г.** Полиморфизм ландшафтно-зональных систем. Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1998. 311 с. - **Коломыц Э.Г.** Прогнозные оценки зональных ландшафтно-экологических условий в свете предстоящих глобальных изменений климата // География и природные ресурсы. 1999. № 3. С. 5-12. - **Коломыц Э.Г.** Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003. 371 с. - **Коломыц Э.Г.** Теоретико-множественное моделирование высокогорных экосистем // Тр. Высокогор. геофиз. ин-та. Вып. 52. М.: Гидрометеиздат, 1983. С. 65-83.

Мамай И.И. Динамика ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1994. 167 с.

Обедиентова Г.В. Из глубины веков: Геологическая история и природа Жигулей. Куйбышев: Кн. изд-во, 1988. 216 с. - **Одум Ю.** Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.

Почвы Куйбышевской области. Куйбышев: Кн. изд-во, 1984. 392 с. - **Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.** Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с. - **Рысин Л.П.** Концепция биогеоценоза и современная лесная типология // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 23-38.

Сапожников А.П. Об использовании признаков лесной подстилки в оценке гумусного состояния почв // Почвоведение. 1987. № 9. С. 26-31. - **Симонов Ю.Г.** Пути применения эргодической теоремы для палеогеографического анализа континентов // Вестник МГУ. География. 1966. № 5. С. 3-18. - **Сочава В.Б.** Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с. - **Сочава В.Б.** Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. - **Сукачев В.Н.** Дендрология с основами лесной геоботаники // Л.: Гослестехиздат, 1938. 576 с. - **Сукачев В.Н.** Избранные труды. Т. 1-й. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Структурные уровни биологических систем // Системные исследования. Ежегодник 1970. М.: Наука, 1970. С. 80-113.

Шабалин И.М. Леса Самарской Луки // Самарская Лука: Бюл. 1992. № 3. С. 44-60.