

УДК 551.583+581.584+581.526

БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК КАК ОБЪЕКТ РЕГИОНАЛЬНОГО И ГЛОБАЛЬНОГО ГЕОСИСТЕМНОГО МОНИТОРИНГА (на примере Приокско-Тerrasного заповедника)

© 2016 Э.Г. Коломыц, Л.С. Шарая, Н.А. Сурова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)
Институт фундаментальных проблем биологии РАН, г. Пущино (Россия)

Поступила 19.01.2016

По эмпирико-статистическим моделям, основанным на материалах крупномасштабной ландшафтно-экологической съемки, выявлены наиболее эффективные каналы внешних воздействий на гидротермический режим, структуру и функционирование лесных биогеоценозов заповедника. Установлены причинные механизмы формирования их различных эдафических климаксов. Показана определяющая роль катенарной организации лесных сообществ в многообразии их сукцессионной динамики и ответной реакции на внешние воздействия. Показано, что заповедник представляет собой благоприятный объект для осуществления регионального геосистемного мониторинга – контроля над сукцессионным ходом формирования климаксных экосистем. Однако для решения задач глобального биосферного мониторинга объектом изучения должны быть представители данной зонально-региональной биоклиматической системы, круг которых в заповеднике весьма ограничен. По структурному развитию и параметрам биологического круговорота определены лесные фитоценозы, которые наиболее близки к зональному климаксу и по параметрам биологического круговорота могут служить приоритетными объектами глобального биосферного мониторинга.

Ключевые слова: биосферный заповедник, лесные экосистемы, структура, функционирование, катена, сукцессии, климаксные экосистемы, мониторинг.

Kolomyts E.G., Sharaya L.S., Suruva N.A. Biosphere Reserve as an Object of Regional and Global Geosystem Monitoring (by Example of the Prioksko-Terrasny Reserve). – The empirical-statistical models based on the data of large-scale landscape-ecological survey demonstrate the most effective channels of external influence on the hydrothermal regime, structure and function of forest biogeocoenoses of the Reserve. The causal mechanisms of formation of their different edaphic climaxes have been established. The determining role of catena organization of forest communities in the diversity of their succession dynamics and responses to external influence has been demonstrated. The Reserve proved to be an advantageous object for implementation of regional geosystem monitoring, i.e., the control of successional progress in the formation of climax ecosystems. However, the object of research aimed at solving the problems of global biosphere monitoring must be representatives of a given zonal-regional bioclimatic system, which have a very limited range in the reserve. Structural development and biological cycle parameters were used to determine the forest phytocoenoses closest to the zonal climax, which can be priority objects for global biosphere monitoring as regards their biological cycle parameters.

Key words: biosphere reserve, forest ecosystems, structure, functioning, catena, climax ecosystems, monitoring.

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая безопасность крупных территориальных подразделений континентальной биосферы, существенно зависит от состояния зонально-региональных типов природных экосистем, и, в первую очередь, лесного покрова (Г.Ф. Морозов, В.Н. Сукачев, И.П. Герасимов, К.Я. Кондратьев, В.Г. Горшков, М.А. Глазовская, А.А. Тишков и др.).

Растительный компонент природных ландшафтов осуществляет биологическую регуляцию газового состава атмосферы, глобального влагооборота, воднотеплового режима почв, процессов выветривания, накопления в почве необходимого для жизни биогенных химических элементов. В этой глобальной и жизненно необходимой для человека функции растительности экологическая роль лесного покрова особенно велика, поэтому проблема сохранения лесных экосистем и воспроизводства лесных ресурсов на южной границе лесной зоны умеренных широт, где лесные сообщества находятся в состояниях, близких к критическим, относится к числу фундамента-льных экологических проблем. Она всегда была актуальной для Европейской России, в пределах которой обширная переходная полоса от леса к степи, т.е. зональный лесостепной экотон, составляет индустриальное и демографическое ядро нашей страны. Поэтому в отечественной географии эта проблема имеет глубокие исторические корни (С.И. Коржинский, В.В. Докучаев, Г.И. Танфильев, Г.Ф. Морозов, Г.Э. Гроссет, Л.С. Берг, А.А. Григорьев, Ф.Н. Мильков, М.И. Будыко и др.). В настоящее время в ее решении все большее значение приобретают вопросы устойчивости природных экосистем как естественноисторической основы устойчивого развития региона.

1. ИДЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАУЧНОГО ПОИСКА

Приокско-Террасный биосферный заповедник находится в подтаежной зоне Русской равнины, в осевой части переходной полосы от леса к степи – на транс-континентальном бореальном экотоне (Базилевич и др., 1986; Коломыц, 1995, 2005). Данная полоса обусловлена, как известно, важнейшим для структуры и функционирования зональных растительных сообществ климатическим рубежом – переходом соотношения тепла и влаги через 1. Соответственно коренным образом меняется энергетический потенциал основных природных процессов: выветривания и почвообразования, превращения и миграции веществ, становления и развития биоценозов (Родин, Базилевич, 1965; Таргульян, 1971; Глазовская, 1992 и др.). Тем самым закладывается переходные (буферные) биоклиматические условия подтаежной зоны, которые в полной мере отображаются в почвенно-фитоценотической структуре территории заповедника.

Приокско-Террасный биосферный заповедник уникален также в отношении литогенной основы формирования природных комплексов. Он расположен в пограничной полосе между двумя достаточно контрастными видами ландшафтов Окского бассейна: 1) водно-ледниковых и древнеаллювиальных аккумулятивных песчаных равнин с елово-сосновыми и еловыми лесами и 2) эрозионных волнистых

Коломыц Эрланд Георгиевич, доктор географических наук, профессор, заведующий лабораторией ландшафтной экологии, egk2000@mail.ru; *Шарая Лариса Станиславовна*, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории ландшафтной экологии, l_sharay@mail.ru; *Сурова Наталья Анатольевна*, младший научный сотрудник лаборатории ландшафтной экологии, n_surova@mail.ru

слабокарбонатно-суглинистых увалов с дубово-липовыми лесами (Коломыц, 2005). Как раз северная часть территории заповедника принадлежит к первому виду ландшафтов, а южная – ко второму. Такой резко выраженный контраст литогенной основы уже изначально предопределяет достаточно устойчивое фитоценоотическое и почвенное разнообразие природных комплексов заповедника.

Актуальность проведенных в 1998 г. ландшафтно-экологической съемки на территории Приокско-Террасного биосферного заповедника диктовалась экологической ситуацией, которая может сложиться в данном регионе в связи с планами реализации крупного гидротехнического проекта. Природные комплексы заповедника, примыкающего непосредственно к берегу Оки, будут неизбежно трансформироваться после введения в строй Южной системы водоснабжения г. Москвы и области (объем окского водозабора составит до 30% меженного стока Оки). Необходимо было получить комплексные аналитические и картографические модели стартового состояния лесных экосистем заповедника, с тем чтобы в последующие годы при повторных съемках можно было бы отслеживать функциональные и структурные изменения экосистем, вызванные работой гидротехнического сооружения.

Переход экосистем в критическое состояние происходит в форме цепных реакций в системе межкомпонентных и межкомплексных связей, поэтому проведенный нами анализ структурно-функциональной организации лесных экосистем был направлен на то, чтобы выявить систему цепных реакций в ландшафтных связях, которая, с одной стороны, описывает иерархические закономерности и механизмы формирования самой природно-территориальной структуры, а с другой, – вскрывает наиболее эффективные каналы внешних воздействий на лесные экосистемы. При этом выявились приоритетные параметры состояния систем для количественной оценки их устойчивости различных категорий – потенциальной (запаса гомеостатичности), резистентной и упругой.

Основным интегральным выражением функционирования экосистемы послужили показатели малого биологического круговорота: первичного продукционного процесса (автотрофного биогенеза) и разложения мертвого органического вещества (детритной ветви). В свою очередь, по звеньям биологического круговорота прослежено распространение волн цепных реакций при воздействии глобально-региональной климатической системы.

Цепные реакции наиболее отчетливо проявляются на локальном уровне и могут быть выявлены (при отсутствии стационарных наблюдений) лишь по результатам крупномасштабной ландшафтно-экологической съемки. Такая съемка была проведена нами в 1998 г. на территории Приокско-Террасного заповедника. Массовый дискретный материал, полученный в результате этой съемки, позволил провести многомерный экологический анализ природных комплексов локального уровня и установить приоритетные структурно-функциональные параметры, отображающие их реакцию на глобальные и региональные изменения внешней среды, что и должно лежать в основе разработки концепции локального мониторинга глобальных изменений.

2. ОБЩЕЕ СОСТОЯНИЕ ЛЕСНОГО ПОКРОВА ЗАПОВЕДНИКА

Сложность осуществления мониторинга в значительной мере связана с многозначностью реакции разнопорядковых ландшафтных структур и их элементов на одни и те же глобальные и региональные изменения, что выдвигает на первый план

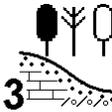
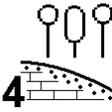
проблему иерархии масштабов этой реакции и ее пространственной интеграции. Биосферные заповедники как участки слежения за спонтанными, в том числе глобально-антропогенными, изменениями в биосфере (Реймерс, 1990) характеризуют в каждом регионе не только зонально-региональный фон территории, но и типичное разнообразие локальных отклонений от этого фона, которые могут имитировать фоновые характеристики других регионов, нередко весьма отдаленных. Многообразие биogeоценотических структур биосферного заповедника должно соответствовать и многообразию их ответной реакции на глобальные изменения, что требует проведения сопряженного многомерного анализа структуры и функционирования заповедных гео(эко-)систем.

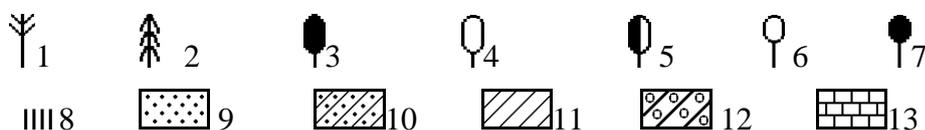
По археологическим свидетельствам и текстовым документам (Заугольнова, 2000) до середины XVIII в. территория Приокско-Террасного заповедника прошла через этапы полного облесения, которое продолжилось периодически и после реформы 1861 г. Лишь в 1888 г. эта территория была отнесена к категории защитных. На ней были прекращены рубки и начались посадки сосны. Таким образом, зафиксированное нами при ландшафтно-экологической съемке состояние лесных сообществ является результатом примерно 100-летнего процесса лесовосстановительных смен, поэтому все леса заповедника считаются в той или иной степени производными. Эндозоогенетические сукцессии, по-видимому, лишь в редких случаях смогли достичь состояния климакса или даже субклимакса, поскольку, как известно, для этого лесному сообществу необходимо пройти через два-три поколения древостоев (Пузаченко, 1996). На территории заповедника полностью отсутствуют зональные сообщества хвойно-широколиственных лесов, которые имели бы возраст порядка 300-400 лет, соразмерный с длительностью жизни деревьев эдификаторов. К тому же лесовосстановительный процесс осложнялся периодическими выборочными (и даже сплошными) рубками и пожарами, поэтому разные фитоценозы находятся на разных этапах восстановительных смен. Это и стало одной из причин чрезвычайной мозаичности современного растительного покрова заповедника – результата интенсивного и продолжительного антропогенного воздействия, предшествующего организации заповедника (Заугольнова, 2000).

Коренной растительной формацией территории заповедника считается елово-широколиственная (Ковда и др., 1981), однако к настоящему времени ель в данных сообществах почти полностью вытеснена сосной и пасевдокоренными можно считать эвритопные сосново-дубово-липово-еловые леса (группа биogeоценозов 3, см. табл. 1), занимающие широкий диапазон типов местоположений – от элювиального трансаккумулятивного. Подчеркнем эту важную особенность их катенарной организации. Она обусловлена способностью большей части флоры заповедника существовать во всех вариантах экотопа (Смирнова, Попадюк, 1999) и лежит в основе фитоценотического разнообразия квазиклимаксных лесных сообществ в подтаежной зоне Среднеокского бассейна.

Отмечаемое в работе (Заугольнова, 2000) по материалам А.И. Каляева и данным лесной таксации увеличение за период с 1946 г. (со времени организации заповедника) по 1981 г. доли ели и липы во взрослом древостое и особенно в подросте оценивается как получивший развитие в условиях полного заповедного режима процесс эндогенетической замены пионерных видов (сосны, березы, осины) на зональные эдификаторы хвойно-широколиственных лесов – ель обыкновенную и липу мелколистную.

**Группы биогеоценозов (ландшафтных фаций)
территории Приокско-Террасного заповедника и их условные обозначения
(Экспликация к растровой карте биогеоценологических групп, см. рис. 1)**

Краткая характеристика	Символ
1. Ксероморфные и мезо-ксероморфные сосновые и сосново-березо-вые леса, с осинкой и липой, элювиальные и трансэлювиальные (плосковыпуклых между-речий и верхних частей склонов речных долин), кустарничково-зеленомошные и вейниково-разнотравные, с дерново-подзолами и боровыми песками на суг-линистой морене и без нее.	
2. Мезо-гидроморфные еловые, сосново-еловые и елово-сосновые леса, элю-виальные и трансэлювиальные, кислично-зеленомошные и кустарничково-разнотравные, с дерново-подзолами и дерново-подбурами оподзолненными, иногда торфяно-глееватыми, на песчано-суглинистых и моренных отложениях.	
3. Мезоморфные и ксеро-мезоморфные сосново-липово-дубовые и сосново-липовые леса, с широким диапазоном местоположений (от элювиального до трансаккумулятивного), разнотравные и широколиственные (снытьево-волосистоосоковые), с дерново-подбурами типичными и глееватыми, супесча-ными на элювии известняка и моренных суглинках.	
4. Мезоморфные и мезо-ксероморфные липово-березовые леса, с осинкой, а также березняки и осинники, с дубом, липой и елью, трансэлювиальные и тран-зитные (верхних и средних частей склонов речных долин), вейниково-разнотравные и широколиственные, с дерново-подбурами оглеенными, супесча-ными, а также с дерново-карбонатными почвами почвами на элювии известня-ка.	
5. Мезо-гидроморфные ельники, а также сосново-еловые и елово-сосновые леса, транзитные и трансаккумулятивные (средних и нижних частей склонов речных долин), черничные зеленомошно- и кислично-разнотравные, с дерново-подбурами оподзолненными и слабо оглеенными, на песчано-суглинистой мо-рене и делювии известняка.	
6. Гидроморфные хвойные и мелколиственные заболоченные леса (сосняки, ельники, березняки, черноольшаники) элювиально-аккумуля-тивных и суперак-вальных местоположений (замкнутых междулучных понижений и днищ реч-ных долин), кустарничково-сфагновые и высокотравные, с торфяно- болотны-ми глеевыми супесчано-суглинистыми почвами, с на моренных и аллюви-альных отложениях.	



Условные обозначения к символам групп биогеоценозов. Древостои-доминанты: 1 – сосна; 2 – ель; 3 – дуб; 4 – липа, вяз; 5 – широколиственные без разделения; 6 – береза, осина; 7 – ольха черная. Напочвенный покров: 8 – лугово-степное разнотравье. Почвообразующие породы: 9 – пески; 10 – супеси и легкие суглинки; 11 – средние и тяжелые суглинки; 12 – супесчано-суглинистая морена с валунами; 13 – карбонатные породы (известняки, доломиты).

Дальнейшее эндогенетическое развитие фитоценозов заповедника будет продолжаться по линейной, а не циклической траектории, поскольку демографическая стабильность еще не установилась даже в сообществах с нормальным (полноценным) типом спектра. Эта динамика будет определяться в первую очередь достаточ-но свободным процессом инвазии зональных эдификаторов – ели, липы и в мень-

шей степени дуба (Заугольная, 2000). Поэтому прогнозируется расширение именно смешанных елово-дубово-липовых сообществ как зональных представителей подтаежной зоны.

Исследованиями сукцессионных процессов, проведенными в неморально-бореальной (подтаежной) зоне Русской равнины и Среднего Урала, в том числе в Приокско-Террасном заповеднике (Заугольнова, 2000, 2004; Смирнова, 2004; Широков, 2004), установлено, что после широколесосечных (сплошных) вырубок и пожаров на месте прежних полидоминантных разновозрастных неморально-бореальных лесов формируются сообщества с сильно измененной эколого-фитоценотической структурой, с расчленением древостоев и напочвенного покрова на отдельные группы видов и виды, с разрывом поколений в популяции деревьев и с преобладанием сукцессионных стадий производными сообществ, состоящих из пионерных (реактивных) видов – сосны, березы, осины. Последующая направленная лесохозяйственная деятельность (выборочные рубки лиственных пород и рубки ухода) приводят к формированию чисто хвойных (еловых) насаждений. Прогрессивное развитие данного процесса на территории заповедника подтверждается широким распространением в настоящее время в липняковых сосняках, березняках и осинниках подросте ели (Бобровский, Ханина, 2005).

3. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДЫ СБОРА ФАКТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

Крупномасштабная ландшафтно-экологическая съемка была проведена по разработанной нами методике (Коломыц, 1995, 2008) в период 6-18 июля 1998 г. После окончательной обработки эмпирической информации банк данных о состоянии основных зонально-региональных типов лесных биогеоценозов и их основных сукцессионных рядов состоял из более чем 75 параметров, объединенных в шесть структурно-функциональных, блоков: гидро-геоморфологический, почвенный морфологический, фитоценотический структурный и функциональный, геофизический и геохимический. Этот материал был подготовлен к численному ЭВМ-моделированию ландшафтных связей с помощью методов дискретной математики (теории информации и теории «размытых» множеств), а также для дальнейшего проведения математического анализа структуры и функционирования лесных экосистем, количественных оценок их устойчивости.

При изучении закономерностей территориальной организации ландшафтов заповедника основными объектами были в первую очередь коренные геосистемы, с климаксовой (или близкой к ней) растительностью. Они охватывают также главные типы местоположений в системе ландшафтных сопряжений, основное разнообразие литолого-механического состава почвообразующего субстрата и самих почвенных разностей. Это обеспечило необходимую фактологическую базу для построения моно- и полисистемных моделей, т.е. комплекса межкомпонентных и межкомплексных ландшафтных связей.

На основе имеющихся на территорию заповедника крупномасштабных карт: ландшафтной, почвенной и геоботанической, – были предварительно намечены и в дальнейшем «отработаны» 45 биогеоценозов (пробных площадей) как основных объектов ландшафтно-экологической съемки в масштабе 1:25 000. Каждая пробная площадь характеризовала одну конкретную ландшафтную фацию (биогеоценоз). Пробные площади расположены вблизи кварталных просек или дорог в следующих кварталах заповедника: 1, 2, 4, 7, 8, 9, 13, 15, 16, 17, 18А, 19А, 22, 23, 24, 25,

28, 29, 31, 31А, 32, 34, 34А, 35, 36А, 37, 38, 38А, 40. Некоторые из них располагались в непосредственной близости к участкам стационарных пикетов, где сотрудниками заповедника ведутся многолетние режимные наблюдения. Полученный объем выборки позволил в дальнейшем проводить статистическую обработку материала. Топогеосистемы выбирались таким образом, чтобы охватить все звенья ландшафтных сопряжений (катен) на данной модельной территории, основные типы леса, а также их доминирующие сукцессионные ряды.

Ландшафтная фация как элементарный гомогенный пространственно-временной ареал занимает один *тип местоположения* (МП) – *геотоп* (Сочава, 1962, 1978), который можно соотнести с *элементарным ландшафтом* Б.Б. Полынова (1956). Типы местоположений оценивались с точки зрения их места в системе локальных ландшафтных сопряжений, или *катен*, характерных для данной территории.

Катенарный подход, дающий, как известно (Гишков, 2005), наиболее реальные представления о пространственной организации биogeосистем, уже продуктивно использовался в экологическом анализе лесов Приокско-Террасного заповедника (Заугольнова, 2000). Согласно ландшафтно-геохимической модели (Полынов, 1956; Глазовская, 1964) полный парагенетический ряд ландшафтного сопряжения включает следующие звенья геотопов (элементарных ландшафтов): элювиальное, т.е. автономное (Э), трансэлювиальное (ТЭ), трансаккумулятивное (ТА), аккумулятивное, т.е. делювиальное (А), супераквальное, т.е. надводное (Са_q). Вершины холмов, водораздельные гребни и плоско-выпуклые междуречья нами отнесены к элювиальному типу МП, бровки террас и уступов, а также верхние выпуклые участки склонов к трансэлювиальному, нижние полого-вогнутые и ровные участки склонов – к трансаккумулятивному, а подножья склонов – к аккумулятивному типу. Выделялся также элювиально-аккумулятивный (Эа) тип МП – слабо дренируемые переувлажненные западины плоских междуречий.

Набор пробных площадей в целом соответствовал особенностями рельефа и растительного покрова заповедника. Наибольшее число точек пришлось на междуречные пространства (Э, ТЭ и Т типы местоположений), поскольку они отличаются максимальным разнообразием лесных фитоценозов.

Каждая пробная площадь характеризовала определенный гомогенный ареал (выдел фации, или биogeоценоз) и рассматривалась как определенное микросостояние вышестоящих по рангу геосистем (урочищ, ландшафтов). Важно подчеркнуть, что множество структурно-функциональных признаков, фиксировалось на каждой пробной площади одновременно и привязывалось к одному и тому же локальному типу местоположений (элювиальному, транзитному, аккумулятивному и т.д.), согласно методике ландшафтно-геохимических и ландшафтных исследований (Глазовская, 1964). Краткий период ландшафтно-экологической съемки обеспечили сравнимость данных по всем пробным площадям. Все геокомпонентные признаки являются «сквозными», т.е. взяты по каждому биogeоценозу. Тем самым достигается возможность, во-первых, находить пространственные связи между различными геокомпонентными признаками, а во-вторых, – проводить сопряженный анализ самих топогеосистем по тому или иному набору геокомпонентов.

В дальнейшем все фациальные выделы данного полигона объединялись в *группы фаций (биogeоценозов)*. Группировка точек проводилась по двум координатам – типу местоположения и типу леса. Каждой группе ландшафтных фаций, представляющей собой некоторое типологическое обобщение родственных

выделов фаций, отвечает не только коренной тип фитоценоза, но и определенный набор производных от него типов, характеризующих этапы его спонтанных или антропогенных изменений (Сочава, 1962). По этой причине «ядро» фитоценотического блока каждой выделяемой группы биогеоценозов составляли сообщества, наиболее близкие к коренному состоянию и потому наиболее высокоорганизованные (Сукачев, 1975).

Сбор фактического материала на каждой пробной площади и его первичная обработка проводились в соответствии с известными теоретическими разработками и методическими руководствами (Анучин, 1982; Беручашвили, 1990; Методы изучения..., 1978; Молчанов, 1971; Перельман, 1975; Программа и методика..., 1966, 1974; Родин, Базилевич, 1965; Смирнов, 1971; Сукачев, 1972; Общесоюзные нормативы..., 1992 и др.). В частности, на каждой пробной площади размером 20×20 м проводились следующие виды работ:

- определение типа местоположения и параметров микрорельефа;
- таксация леса и подсчет фитомассы подлеска, подроста, сухостоя и валежника;
- укусы травостоя на 3-х микроплощадках, измерение на них массы лесного опада и подстилки, а также массы корней напочвенного покрова и кустарничков; измерения твердости поверхности почвы;
- фитоценотические описания всей пробной площади, с измерением и подсчетом численных параметров структуры напочвенного покрова по микротрансектам;
- трехкратное бурение, с определением температуры почвы на стандартных горизонтах и со взятием образцов на определение влажности и химического состава почвы;
- схематичные описания вертикального почвенного профиля по данным бурения и почвенных прикопок;
- измерения радиационного баланса под пологом леса и сомкнутости крон.

Температуры почвы были в дальнейшем приведены к единому сроку с помощью повторных измерений в контрольном шурфе, а радиационный баланс дан в относительных единицах (по отношению к соседней открытой поляне в условиях ясного или полужасного неба, при наличии прямой солнечной радиации). По материалам количественной таксации леса были рассчитаны различные категории живых и мертвых фитомасс отдельно для древостоя, подроста с подлеском и напочвенного покрова.

По сочетанию типа местоположения и группы типов леса, с соответствующими почвенными разностями, были выделены 6 групп биогеоценозов, представленных в табл. 1. На основе Геоботанической карты Приокско-Террасного биосферного заповедника выделены также следующие группы наиболее распространенных типов леса: 1) сосняки (чистые и с березой); 2) сосново-березовые леса, с осиной и липой; 3) сосново-еловые и елово-сосновые леса; 4) сосново-липово-дубовые и сосново-липовые леса; 5) ельники; 6) липово-березовые леса, с осиной; 7) березняки и осинники (с дубом, липой и елью), 8) черноольшаники (с березой и сосной).

4. РАСЧЕТ И ПОСТРОЕНИЕ РАСТРОВОЙ КАРТЫ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Мы рассматриваем *обобщенную (собирающую) катенарную геоморфологическую систему*, используя из других абиотических факторов только данные о запасах влаги в слое почвы 0–50 см и о температуре на глубине 0,5 м. В работе (Заугольнова, 2004) на основе увлажнения и кислотности почв проведена типизация

катен на территории заповедника (с выделением катен «полночленного, нейтрального, промежуточного и кислого» типов) и дано распределение по ним локальных эколого-ценотических комплексов (неморальных, бореальных, неморально-бореальных и т.д.), которые в нашем исследовании представлены как зонально-географические группы фито- и биогеоценозов (см. ниже).

Расчет карты групп биогеоценозов был разделен на 2 этапа. На первом этапе создавалась модель множественной регрессии (Montgomery, Peck, 1982) распределения четырех составных групп биогеоценозов (вместо шести первоначальных, см. табл. 1). Производилось объединение двух Э-ТЭ групп (1-ой и 2-ой групп, см легенду к рис. 1) в одну группу. Вторую составную группу образовали группы биогеоценозов, занимающих преимущественно транзитные местоположения. Модель (1) для четырех объединенных групп имеет следующий вид:

$$BGC_1-4 = 0,007374 \cdot (W-50)_{+5,46} + 33,82 \cdot MCA_{+4,14}^{\Pi} + 0,08887 \cdot 1/GA_{+2,68} + 0,2443 \cdot GA_{+2,13} - 31,08; \quad R^2 = 0,716 \quad (Degr = 10,7\%); \quad P < 10^{-6}. \quad (1)$$

Здесь BGC_1-4 – ряд из четырех объединенных групп биогеоценозов, ранжированных по катене, $(W-50)$ – запасы почвенной влаги в слое почвы 0-50 см, MCA – площадь сбора; верхний индекс Π здесь и далее означает, что морфометрическая характеристика преобразована для анализа по специальной методике (Шарая, 2009; Шарый и др., 2011); $1/GA$ – характеристика выполаживания рельефа, GA – крутизна склонов. Статистические показатели: R^2 – коэффициент детерминации, P – статистика, характеризующая вероятность ошибиться в установлении статистической зависимости. В уравнениях предикторы перечислены в порядке убывания их значимости, которая определена модулем t -статистики (нижний индекс при каждом предикторе).

Верификация (проверка) модели осуществлялась по методике кросс-валидации Аллена (Allen, 1974). Эта методика дает «предсказательный» коэффициент детерминации R^2_{Pred} , который обычно меньше R^2 модели. Все предикторы в уравнении (1) проверены на линейную независимость по принятому критерию. Степень деградации модели можно оценить показателем $Degr = (R^2/R^2_{Pred} - 1) \cdot 100\%$. Сравнение R^2_{Pred} и R^2 показывает, насколько модель деградирует при предсказаниях в новых точках наблюдения. Принят эмпирический критерий (Шарый, Пинский, 2013): при $Degr$ менее 50% предсказательная сила модели достаточна для построения прогнозной карты или для получения сведений о значениях рассчитываемой характеристики почв в новых точках наблюдения. Нижние индексы при каждом предикторе есть t -статистики, модуль которых определяет значимость вклада предиктора в пространственную изменчивость изучаемого отклика – распределения 4-х объединенных групп. Иными словами, последовательную смену этих групп биогеоценозов на местности от элювиального местоположения до аккумулятивного определяет, в первую очередь, изменение запасов влаги, далее – возрастание площади сбора водных потоков и потоков твердых частиц, усиление выполаживания склонов и, наконец, крутизна склона. Модель (1) объясняет 72% ($R^2 = 0,716$) изменения четырех объединенных групп биогеоценозов в заповеднике при достаточно низком показателе деградации ($Degr = 10,7\%$).

По этой модели была рассчитана карта. Следует отметить, что уравнение (1) содержит $(W-50)$ в качестве ведущего предиктора пространственного распределения четырех групп биогеоценозов. Перед расчетом матрицы BGC_1-4 была рассчитана модель и матрица запасов влаги $(W-50)$ по уравнению:

$$(W-50) = -92,93 \cdot E_{-4,04}^{\Pi} + 20,61 \cdot \cos(A_0)/GA_{+3,43} + 5,956 \cdot MCA_{+3,08}^{\Pi} +$$

$$+ 2130 \cdot MП_{+3,00} - 1976; \quad R^2 = 0,652 (Degr = 19,5\%); \quad P < 10^{-6}. \quad (2)$$

Здесь E – разностная кривизна, описывающая возрастание запасов почвенной влаги, при преобладании механизма аккумуляции воды за счет торможения потоков на вогнутых в профиле склонах; увеличение запасов происходит также на пологих склонах северной экспозиции ($+\cos(A_0)/GA$), с возрастанием площади сбора ($+MCA$) и при изменении типа местоположения ($+MП$) в ряду от элювиального до аккумулятивного. Модель (2) объясняет 65% ($R^2 = 0,652$) изменения запасов влаги в полуметровом слое почвы в заповеднике при относительно низком показателе деградации ($Degr = 19,5\%$). Все предикторы в уравнении статистически значимы и являются объясняющими.

По этой модели так же была рассчитана карта. Уравнение (2) содержит в качестве предиктора пространственного распределения запасов влаги $MП$ – типы местоположения. Поэтому перед расчетом матрицы ($W-50$) рассчитывалась модель и матрица типов местоположений. Здесь мы не будем приводить уравнение, но отметим следующее. Модель типов местоположения в заповеднике объясняет 78% ($R^2 = 0,781$) пространственной вариации при очень низком показателе деградации ($Degr = 5,7\%$), главным образом с помощью топографического индекса – важной гидрологической характеристики, учитывающей одновременно изменение площади сбора на склонах и их выполаживание. Таким образом, карта распределения четырех объединенных групп, рассчитанная по модели (1), основывалась на запасах влаги и площади сбора как основных ведущих факторах. Для расчета самих запасов использовалась матрица типов местоположений, созданная по модели, основанной только на характеристиках рельефа.

На полученной карте четырех объединенных групп биогеоценозов элементы со значениями от 0,5 до 1,5 по модели (1) отвечали элементам двух плакорных (Э и ТЭ) групп: ксероморфным и мезо-ксероморфным березово-сосновым лесам с осинной и липой (1 группа биогеоценозов), а также мезо-гидроморфным еловым, сосново-еловым и елово-сосновым лесам (2 группа). Следующей задачей явилось пространственное разделение этих групп. Используя логит-регрессию, получили 2 уравнения для вероятности обнаружить первую группу (3) и вторую группу (4) в пространстве заповедника:

$$\ln[P/(1+P)]_{БГЦ-1} = -2,641 \cdot (BGC_1-4)_{-3,14} + 2,740 \cdot (t-50)_{+2,98} - 2,727 \cdot GA_{-2,45} + 9,358 \cdot 10^{-4} \cdot (X-Y)_{+2,01} / 2^{1/2} - 4879; \quad R^2 = 0,450 (Degr = 32,6\%); \quad P < 10^{-4}; \quad (3)$$

$$\ln[P/(1+P)]_{БГЦ-2} = -5,400 \cdot (BGC_1-4)_{-3,14} + 0,05988 \cdot (W-50)_{+2,98} + 7,652 \cdot kv_{-2,45}^П + 9,605 \cdot KA_{+2,01}^П - 0,3983; \quad R^2 = 0,437 (Degr = 27,8\%); \quad P < 10^{-3}. \quad (4)$$

Здесь встречаемость групп выражена логит-функцией $\ln[P/(1+P)]$, где P есть вероятность встретить группу на изучаемой территории заповедника. Следует отметить, что встречаемость для этих двух групп помимо общего ведущего предиктора BGC_1-4 , описывающего распределение четырех групп, определялась двумя параметрами: 1) изменением температуры почвы на глубине 50 см ($+t-50$) для первой группы ксероморфных смешанных сосновых лесов (с возрастанием температуры вероятность обнаружить группу увеличивалась) и 2) изменением запасов влаги ($+W-50$) для второй группы гидроморфных смешанных еловых лесов (увеличению запасов влаги в почве отвечала большая вероятность обнаружения группы).

Полученная карта четырех объединенных групп биогеоценозов в диапазоне значений от 1,5 до 2,5 по модели (1) содержала элементы двух групп: смешанные леса (3 группа биогеоценозов) и вторичные березовые осиново-липовые леса (4

группа). Для пространственного разделения этих групп получены 2 уравнения для вероятности обнаружения третьей группы (5) и четвертой группы (6):

$$\ln[P/(1+P)]_{\text{БГЦ-3}} = -0,001863 \cdot (X-Y)/2^{1/2} - 4,20 + 21,46 \cdot M^{\text{П}}_{+3,78} - 14,47 \cdot khe^{\text{П}}_{-3,46} - 1,189 \cdot TI_{-2,06} + 9653,5; \quad R^2 = 0,446 \text{ (Degr} = 44,4\%); \quad P < 10^{-4}; \quad (5)$$

$$\ln[P/(1+P)]_{\text{БГЦ-4}} = -12,43 \cdot kmin^{\text{П}}_{-4,41} - 0,006935 \cdot (Z-Z_{\text{CP}})^2_{-3,77} - 15,85 \cdot kve^{\text{П}}_{-3,36} - 0,002405 \cdot Y_{-3,2} + 14642; \quad R^2 = 0,396 \text{ (Degr} = 44,5\%); \quad P < 10^{-3}. \quad (6)$$

Из уравнения (5) видно, что группа смешанных лесов больше локализована на северо-западе изучаемой территории ($-(X-Y)/2^{1/2}$), ассоциирована с вытянутыми формами ($+M$) и реже встречается на расчлененных в плане склонах ($-khe$) и на пологих склонах с увеличенной площадью сбора ($-TI$). Группу липово-мелколиственных лесов более вероятно встретить на килевых формах рельефа ($-kmin$), в диапазонах высот, близких к средней высоте заповедника $-[(Z-Z_{\text{CP}})^2]$, реже на расчлененных в профиле склонах ($-kve$).

Все модели успешно проверены по методике кросс-валидации Аллена и разработанному ранее эмпирическому критерию. Таким образом, в заповеднике идентифицированы основные для пространственной дифференциации лесов факторы среды: 1) площадь сбора, 2) крутизна склонов, 3) запасы влаги, 4) температура почвы, 5) типы местоположений. Уточнения касаются того, какие именно из этих факторов важнее для той или иной биогеоценотической группы.

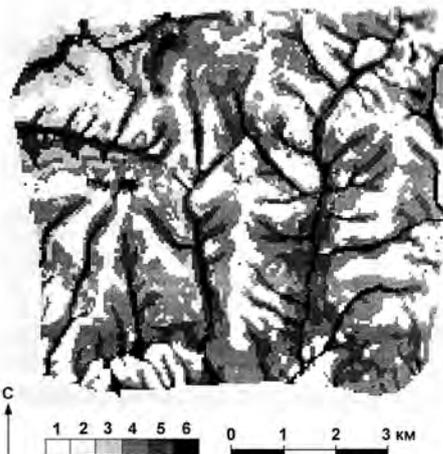


Рис. 1. Растровая карта распределения групп лесных биогеоценозов (см. табл. 1) по территории Приокско-Террасного биосферного заповедника

Пространственное распределение шести выделенных биогеоценологических групп оценивалось по преобладанию вероятности найти данную группу в каждой точке карты. Результирующая растровая карта групп биогеоценозов (рис. 1) есть, таким образом, карта наибольшей вероятности обнаружить ту или иную биогеоценологическую группу в конкретном ареале. Эта карта представляет собой визуализированную матрицу, в каждом элементе которой (50 м × 50 м) находится значение вероятности нахождения определенной группы. Закрашенные в одинаковый цвет ареалы отвечают наибольшей вероятности нахождения в этих элементах одной биогеоценологической группы. В этом же ареале могут присутствовать и другие группы (как правило, соседние), но с меньшей вероятностью.

5. МЕТОДЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Межкомпонентные (моносистемные) связи, а также связи межкомплексные (полисистемные) анализировались с помощью теоретико-информационных и теоретико-множественных моделей, методика построения которых подробно изложена в работе (Коломыц, 2008).

Основными параметрами межкомпонентных связей, которые были нами использованы, являются два (Пузаченко, Скулкин, 1981): нормированный коэффициент сопряженности $K(A;B)$ явления A с фактором B (в каждой паре признаков) и частный коэффициент связи C_{ij} , позволяющий определить степень пространственной связности отдельных градаций (состояний) явления (a_i) и фактора (b_j). По первому

параметру строилась общая информационная модель гео(эко-)системы на множестве выбранных признаков. По второму же параметру устанавливали систему *экологических ниш* каждого значения (градации) явления A в пространстве значений фактора B . Речь идет о пространственной и ресурсной трактовках известного многогранного понятия экологической ниши, близких к понятию местообитания, по Ю. Одуму (1975), и характеризующих некоторую область потребления объектом вещественно-энергетических ресурсов (Свирижев, 1982). В нашем рассмотрении экологическая ниша есть реализованный диапазон распространения лесных сообществ, а также их флорогенетических и зональных группировок в одном из парциальных пространств ведущих экологических факторов: положения в рельефе и в системе локальных сопряжений, свойств почвообразующих пород и соответствующих состояний гидроэдафотопов.

Полисистемная структура биогеоценотического покрова экспериментального полигона представлена теоретико-множественными моделями отношений сходства, структурными схемами отношений включения, а также интегральными параметрами состояния лесных сообществ различных биогеоценозов. Графы бинарных отношений сходства характеризуют по существу изоморфизм между членами каждой пары объектов, подобие их структуры или функционирования. Орграфы же отношений включений позволяют строить структурные схемы доминирования объектов по набору тех или иных параметров состояния (Андреев, 1980; Коломыц, 1998).

Сочетание информационных и теоретико-множественных методов анализа позволили получить *комплексные дискретные модели функционального состояния биогеоценотического пространства* (см. Залиханов и др., 2010; Коломыц, Сурова, 2014). В целях получения таких параметров проводились сначала теоретико-множественные вычисления мер нетранзитивных отношений между объектами (мер сходства и включения объектов) по различным параметрам функционирования, а затем – информационно-статистические расчеты разнообразия этих отношений в пределах данного геопространства.

По матрицам отношений включения того или иного объекта с другими объектами данного ряда (флористических фратрий, групп типов леса, либо микроландшафтов) рассчитывались два комплексных параметра его состояния: 1) структурный и метаболический индексы объекта S^m_k , или индексы доминирования, характеризующие общий уровень его функционального развития; 2) показатель значимости объекта G_k в данном геопространстве, отображающий запас его гомеостатичности (упругой устойчивости). Эти параметры рассчитывались отдельно для структурных характеристик экосистем, а также для запасов фитомасс и продуктивности, с комплексными показателями автотрофного биогенеза.

По параметру S^m_k группы лесных фитоценозов были подразделены на определенные *структурные* или *метаболические экотипы*. Как известно, понятие экотипов используется для выделения экосистем, адаптированных к местным почвенно-климатическим условиям (Быков, 1973; Одум, 1986). При $S^m_k \gg 1$ относительный уровень развития объекта достаточно высок. Это субоптимальная категория – *субдоминант*, который в функциональном аспекте именуется как *субмакроболический экотип*. Если при этом $n_j = 0$, то объект входит в оптимальную категорию, становится *доминантом* – *макроболитом*. По мере снижения своего метаболического индекса объект становится сначала *рядовым (темпоральным) членом* данного геопространства, т.е. *мезоболическим экотипом*. Наконец, при $S^m_k \ll 1$ он отличается наиболее слабо развитой структурой и пониженной напряженностью функциони-

рования, поэтому переходит в субпессимальную и pessимальную категории *редуцированных экотипов* – *субмикроболитов* и *микроболитов*. В последнем случае на структурной схеме доминирования оно не имеют входных связей ($n_i = 0$).

Параметр G_k численно описывает одну из сторон *устойчивости экосистемы* к внешним возмущениям. Устойчивость связана с явлением *гомеостаза* – внутреннего динамического равновесия в системе, которое постоянно поддерживается функциональной саморегуляцией ее компонентов (Одум, 1975). В иерархической лестнице механизмов устойчивости природных экосистем (Тишков, 1989, 2005) это не что иное как третий, самый высокий, уровень устойчивости (после собственно биотического и экотопического уровней). Он связан с «потенциалом инвариантности геосистемы» (Сочава, 1978), поэтому устойчивость, выраженную запасом гомеостатичности природного комплекса правомерно относить к его потенциальной устойчивости.

Для расчета запаса гомеостатичности объектов использовались матрицы мер их отношений включения. Величина G_k вычислялась как информационная функция разнообразия Шеннона (см. Коломыц, 1998).

На полученных орграфах отношений включения (см. рис. 17) почти отсутствуют взаимно однозначные связи (связи толерантности), а также критические связи, благодаря которым сохраняется целостность всей сети связей. Орграфы представлены исключительно слабыми связями, что в условиях высоких критических значений порогов неразличимости ($Z_{\text{крит}} = 0,90-1,00$) указывает на относительную структурную автономность рассматриваемых биогеосистем, т.е. на повышенную раздробленность их экологического пространства в Среднеокском экорегионе. Это должно предопределять достаточно пеструю мозаику локальных экосистемных реакций на одно и то же фоновое климатическое, либо антропогенное воздействие. Сходная картина наблюдается также в других экорегионах Волжского бассейна и Нижнего Приамурья (Коломыц, 2008, 2015), что позволяет считать ее общей полисистемной закономерностью для бореального экотона Евразии.

Помимо потенциальной резистентной устойчивости рассчитывался также *индекс упругой функциональной устойчивости* IS_i i -той экосистемы, для чего была применена мера евклидова расстояния (Коломыц, 1995). Для расчета индекса использовались два интегральных показателя биологического круговорота – KR и KY (см. Приложение):

$$IS_i = \sqrt{(\Delta KR)^2 + (\Delta KY)^2}, \quad (7)$$

где

$$(\Delta KR) = (KR_{\max} - KR_i) / (KR_{\max} - KR_{\min});$$

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

Индекс устойчивости, таким образом, оценивался в безразмерных единицах. Если $KR_i \rightarrow KR_{\max}$ и $KY_i \rightarrow 0$, то $IS_i \rightarrow 1$. Это означает, что для обеспечения достаточно высокой устойчивости экосистемы процессы годового продуцирования и разложения органического вещества должны быть в наибольшей степени сбалансированы на фоне максимальной скорости обновления зеленой массы. В общем полициклическом процессе биологического круговорота (Глазовская, 1981) параметр IS_i отображает его лабильную (укороченную и ускоренную) составляющую – парциальный фитоценотический цикл (Дюшофур, 1970) как наиболее динамичный годичный цикл возобновления и разложения живой надземной фитомассы. Он является автономным и вполне самостоятельным звеном общего почвенно-

биотического цикла и способен характеризовать общий функционально-восстановительный потенциал лесного сообщества (Коломыц и др., 2015).

6. ЦЕПНЫЕ РЕАКЦИИ В МЕЖКОМПОНЕНТНЫХ СВЯЗЯХ

Общий механизм формирования биогеоценотического покрова Приокско-Террасного заповедника обрисован системой цепных реакций в информационных межкомпонентных связях (рис. 2). В основе этой системы лежит важнейший локальный фактор природно-территориальной организации – тип местоположения, или геотоп (см. выше), выступающий в роли первичного комплексного эдификатора. Геотопы образуют систему ландшафтных сопряжений – звеньев и узлов элементарных ландшафтов, по определению (Полынов, 1956; Глазовская, 1964), или катен.

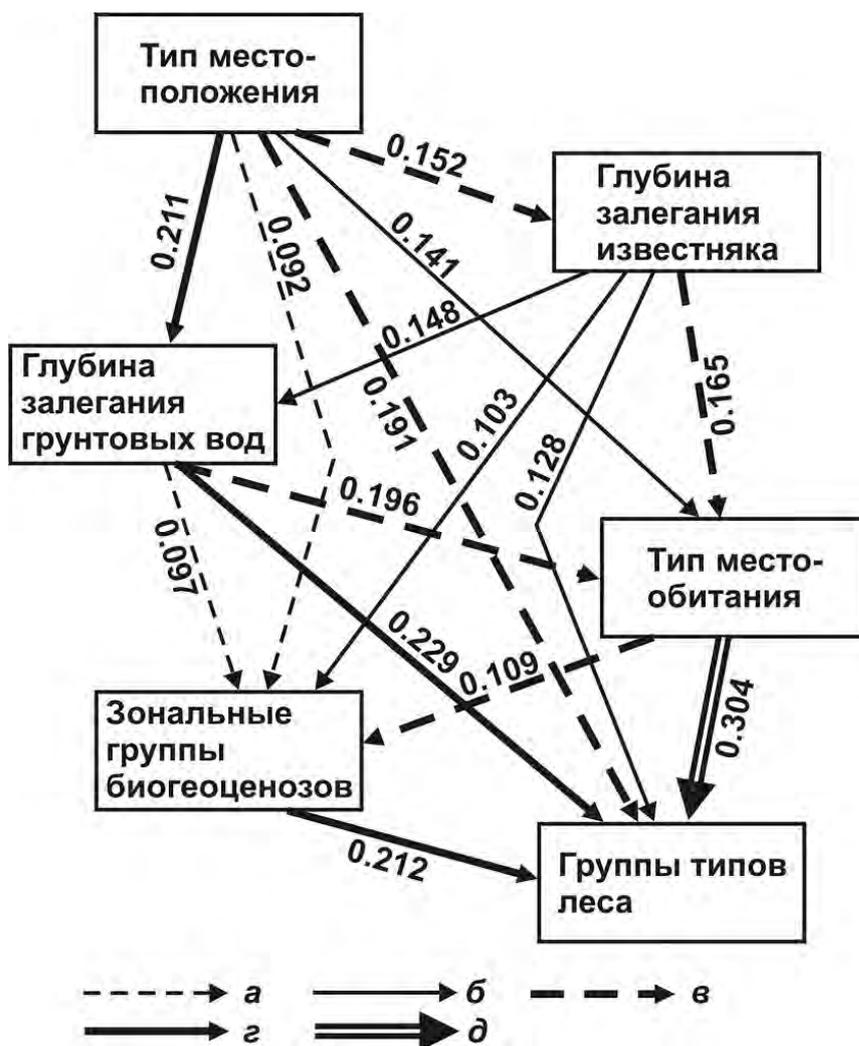


Рис. 2. Фрагмент общей информационной модели межкомпонентных связей в подтаежных ландшафтах моренно-зандровых и эрозионных равнин Приокско-Террасного заповедника

0. 211, 0.092, 0.141, ... – нормированные коэффициенты сопряженности $K(A:B)$, по (Пузаченко, Скулкин, 1981)

Судя по параметру $K(A:B)$, прямое влияние типа МП на конечный индикатор ландшафтных связей: биогеоценоз и его фитоценотическое ядро, – оказывается не менее значимым, чем опосредованное воздействие через промежуточные ретрансляторы – глубину залегания известняков и доломитов (ГЗИз), глубину залегания грунтовых вод (ГЗГВ) и тип местообитания (МО). Выделяются два противополож-

ных «полюса» геотопов на верхнем и нижнем звеньях катены (ТЭ и Saq–Эа геотопы) с бореальными таежными, боровыми и лесоболотными сообществами (см. табл. 1). Эти «полюса» наиболее контрастны по ГЗГВ и эдафическому увлажнению, но достаточно близки по общему наиболее глубокому залеганию известняков и доломитов (см. рис. 3 а и 5 в).

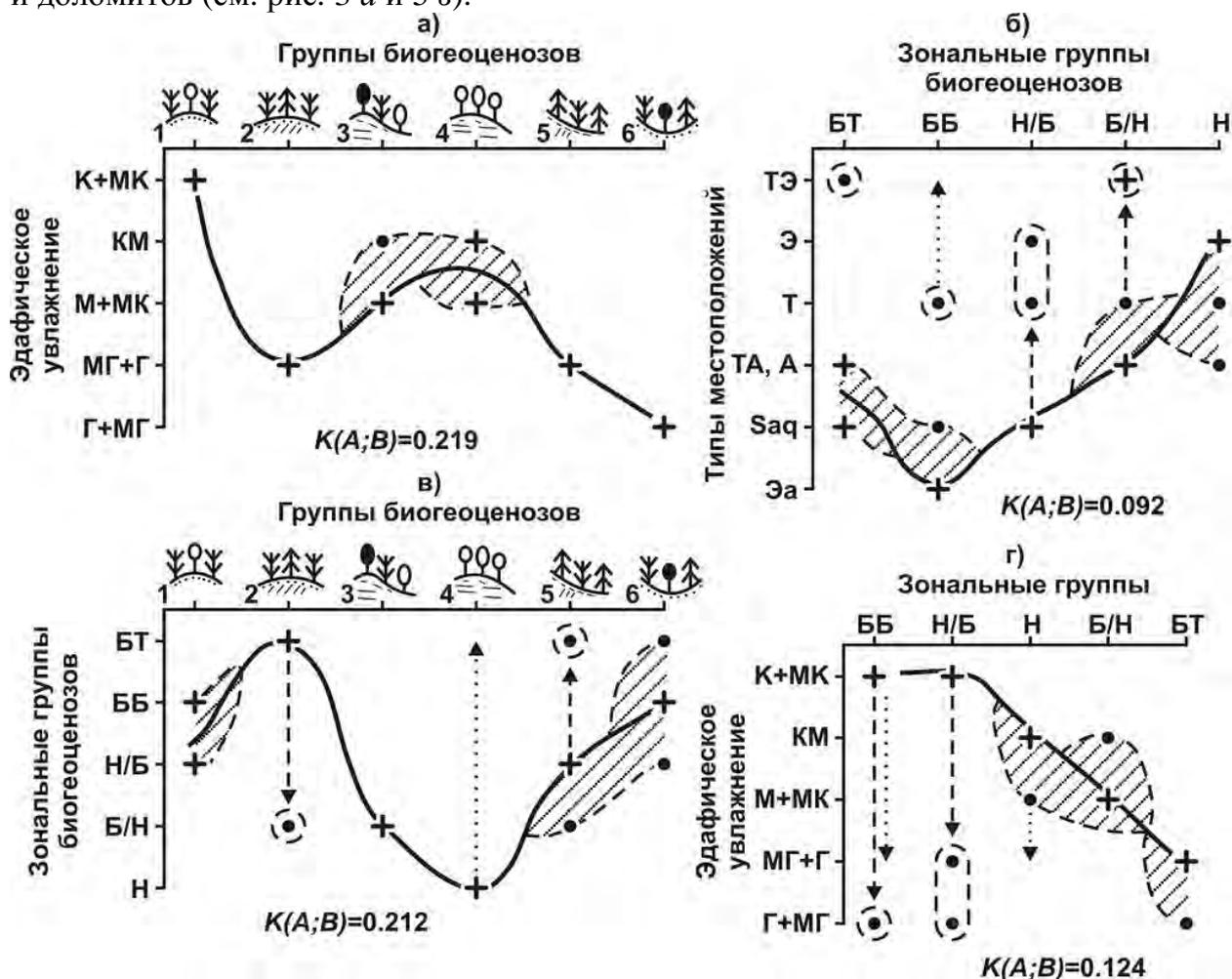


Рис. 3. Бинарная ординация групп биогеоценозов и их зональных групп по типам местоположения и эдафическому увлажнению

Условные обозначения: 1 – экологический доминант; 2 – «размытая» часть экологической ниши; 3 – траектория, соединяющая экологические доминанты; 4 – пространство экологической ниши; 5 – анклав; 6 – направление возможной трансгрессии данного явления от его экологического доминанта; 7 – область спорадического распространения явления в пределах данных градаций фактора; зональные группы биогеоценозов: БТ – бореальная таежная; ББ – бореальная боровая; Н/Б – неморально-бореальная; Б/Н – бореально-неморальная; Н – неморальная. Экологические группы биогеоценозов: К – ксерофитная; МК – мезо-ксерофитная; М – мезофитная; МГ – мезогигрофитная; Г – гигрофитная. Обозначения групп биогеоценозов см. табл. 1.

Средние звенья катены (Т, ТА, А типы МП) заняты целым спектром лесных биогеоценозов, как бореальных таежных и смешаннолесных, так и суббореальных неморальных. Находясь примерно в одинаковых гидрологических условиях (рис. 4 в) и соответствующего эдафического увлажнения, эти биогеоценозотические группы отчетливо дифференцируются по глубине залегания известняка (рис. 5 в). Так реализуется иерархически упорядоченная дифференциация лесообразующего влияния абиотических факторов среды.

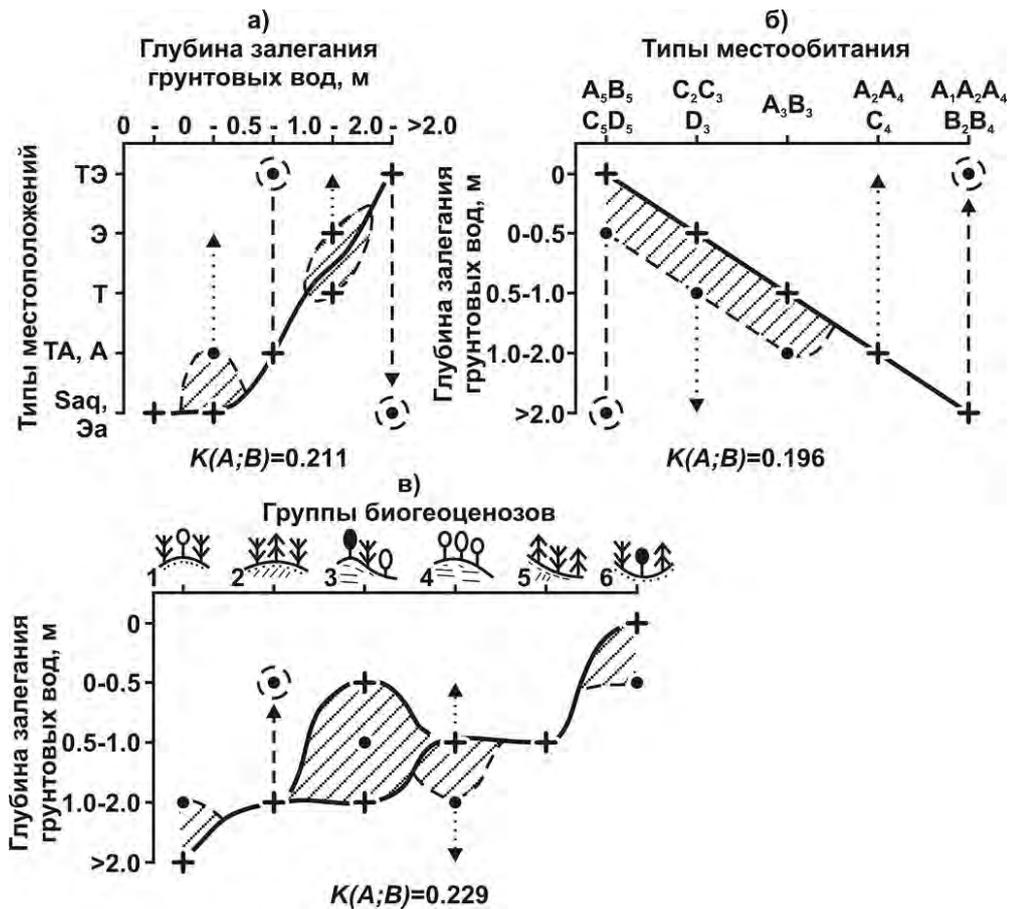


Рис. 4. Парциальные связи типов местообитания, групп биогеноценозов и глубиной залегания грунтовых вод
Условные обозначения те же, что и на рис. 3.

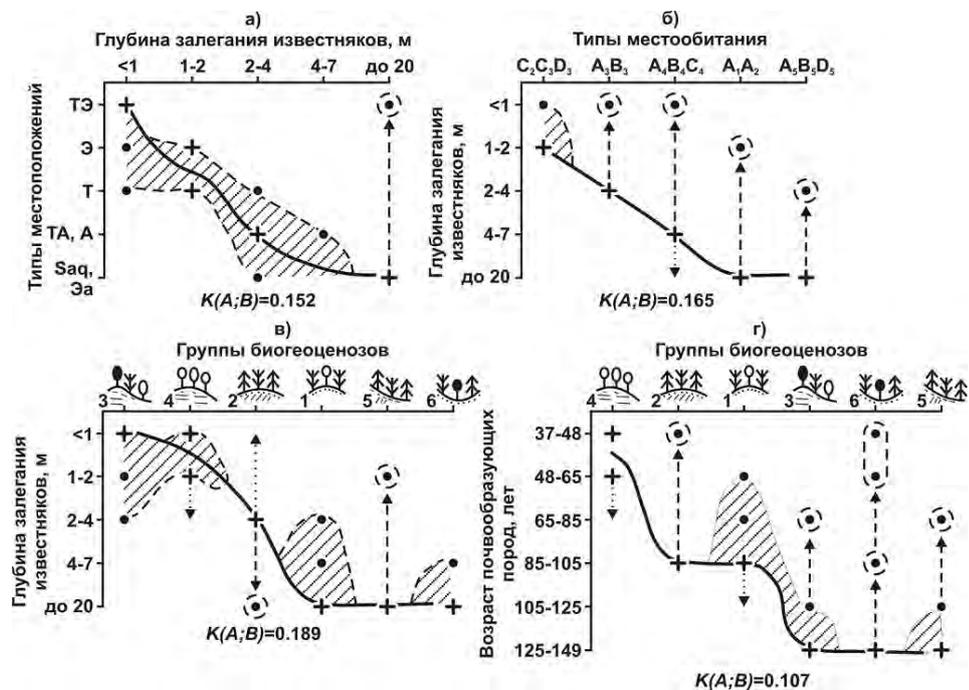


Рис. 5. Парциальные связи типов местоположений, глубин залегания известняков, типов местообитания (см. табл. 7) и групп биогеноценозов, а также возраста лесобразующих пород
Условные обозначения те же, что и на рис. 3.

Тип местоположения определяет не только литогенные условия лесообразования (см. выше), но и еще в большей степени гидрологический режим этого процесса, представленный глубиной залегания грунтовых вод (ГЗГВ). Вниз по катене прослеживается общее увеличение этой глубины (рис. 4 а). Наиболее сухие геотопы приурочены к выпуклым ТЭ водоразделам и бровкам нижних Saq террас. Максимальное же грунтовое увлажнение свойственно днищам речных долин и между-речным западинам. Характерно сходство гидрологических условий элювиальных и транзитных местоположений, что и определяет идентичность их по типу местообитания (A₄, B₄, C₄ – сырые пески и суглинки, см. рис. 4 б).

Таблица 2

Приокско-Террасный заповедник. Процентное распределение групп биогеоценозов в пространстве типов местоположений (матрица нормированных частных коэффициентов связи)

$$K(A;B) = 0,191$$

Типы место-поло-жений	Группы биогеоценозов (см. табл. 1)					
	 1	 2	 3	 4	 5	 6
ТЭ	48	55	21	7	11	
Э	39	30	12	32	12	
Т	13	15	35	16	46	
ТА, А			32	45	32	
Saq						50
Эа						50

Примечание. Жирным шрифтом выделены экологические доминанты.

Таблица 3

Таксономические (средневзвешенные) нормы запасов влаги в почве для различных групп лесных биогеоценозов)

$$K(A;B) = 0.186-0.256$$

Запасы влаги (мм) в слое почвы	Группы биогеоценозов					
	 1	 2	 3	 4	 5	 6
0-20 см	21	49	37	41	47	125
0-50 см	42	93	68	111	74	250
0-100 см	91	196	131	189	147	440

Топологический ряд рассматриваемых групп лесных биогеоценозов заповедника достаточно тесно коррелирует с градиентом изменения ГЗГВ, а также с летними запасами влаги в почве и с экологическими группами напочвенного покрова, о чем свидетельствуют высокие коэффициенты сопряженности (рис. 3 в и 4 в, табл.

3-5). Вероятности экологических доминантов составляют от 45-60% до 75-90% и более, а сами гидроэкологические ниши резко сужены, хотя нередко имеют анклав-вы. Все это указывает на ведущую лесообразующую роль гидрологических условий, в том числе поверхностного увлажнения эдафотоп. Полученные эмпирические связи имеют основополагающее значение для ландшафтно-экологических прогнозов. Они доказывают объективную реальность взаимных функционально-структурных переходов между лесными сообществами Приокско-Террасного заповедника при глобальных изменениях климата, либо при техногенном изменении гидрологического режима речного бассейна.

Таблица 4

Распределение глубин залегания грунтовых вод в зависимости от итологии коренных пород (нормированные частные коэффициенты связи)

$$K(A;B) = 0.148$$

Глубина залегания известняка (ГЗИз), м	Глубина залегания грунтовых вод (ГЗГВ), м				
	0	0-0.5	0.5-1.0	1.0-2.0	более 2.0
менее 1		0.45	0.34	0.25	0.19
1-2		0.55	0.34	0.21	
2-4			0.14	0.24	
4-7	0.46			0.22	0.24
до 20 и более	0.54		0.17	0.08	0.57

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Таблица 5

Распределение экологических групп лесных биогеоценозов в зависимости от глубин залегания грунтовых вод (нормированные частные коэффициенты связи)

$$K(A;B) = 0.097$$

Глубина залегания грунтовых вод, м	Экологические группы биогеоценозов				
	К + МК	КМ	М+КМ	МГ+Г	Г
0	0.41	0.18	0.49	0.12	
0-0.5		0.18		0.24	0.43
0.5-1.0	0.34			0.41	0.18
1.0-2.0	0.25	0.11	0.26	0.23	0.18
более 2.0		0.53	0.25		0.21

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Все группы лесных сообществ Приокско-Террасного заповедника вторичны (Заугольная, 2000), и ареалы одной и той же группы находятся на различных сукцессионных стадиях, поэтому связь биогеоценозов с возрастом насаждений весьма слабая (рис. 5 з). Вероятности доминантов возрастных экологических ниш не превышают 30-45%, между тем как у многочисленных анклавов с более молодым возрастом насаждения они достигают почти таких же значений. Даже сам локальный представители подтаежной зоны в Среднеокском бассейне – группа биогеоценозов 3 (см. табл. 1) имеет хотя и узкую нишу более чем 100-летнего возраста, но с 28-процентным анклавом 65-85-летних древостоев.

Все же можно выделить три основных возрастных уровня лесных сообществ, с общей вероятностью их экологических ниш от 42-45% до 63-66%:

- 1) 40-45 лет, наиболее молодые липово-березовые леса, а также березняки и осинники, трансэлювиальные и транзитные;
- 2) 65-105 лет, приспевающие сосновые и сосново-еловые леса с осинкой и липой, элювиальные и трансэлювиальные;
- 3) 125-150 лет, зрелые и перестойные сообщества, близкие к климаксовому состоянию; это, во-первых, квазикоренные сосново-липовые и сосново-липово-дубовые леса широкого диапазона местоположений (от элювиального до трансаккумулятивного), а во вторых, – сосняки и ельники нижних частей склонов и их подножий (ТА и А).

Таким образом, наиболее нарушенными и находящимися на более ранних сукцессионных стадиях являются лесные сообщества верхнего звена катены – Э и ТЭ типов МП. Нижнее же ТА–А звено и частично среднее транзитное – заняты лесами, которые гораздо больше приближаются к своему климаксовому состоянию.

7. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЛИТОГЕННОЙ ОСНОВЫ ЛАНДШАФТОВ

Процесс становления современных лесных ассоциаций Приокско-Террасного заповедника, начавшийся, с некоторыми перерывами, более 250 лет назад, после длительного периода почти полного обезлесения шел, как показали наши исследования, под эффективным влиянием *литогенного фактора* и, прежде всего, территориальной контрастности глубины залегания карбонатных известняков и доломитов. Данный фактор, во-первых, усложнил зональный биоклиматический подтаежный фон территории заповедника появлением экстразональных фитоценологических структур суббореального литоэдафического климакса (дубо-липняков и их мелколиственных дериватов), а во-вторых, – предопределил пространственную дифференциацию лесных биогеоценозов, близких к зональному климаксу (группа бгц 3, см . табл. 1).

Неморальная структура фитоценозов наиболее устойчива в экотопах на известняках (Заугольнова, 2000), между тем как на моренных суглинках и глинах идет преобразование неморальной фитоценологической структуры под влиянием ели. Это не что иное как литогенная предопределенность фитоценологической структуры, свойство литоэдафического климакса, по Ю. Одуму (1975), которое отчетливо проявляется и в зональных группах биогеоценозов. Автор прямо указывает, что неморальная группа фитоценозов, с широко- и мелколиственными породами, приурочена к известнякам (т.е. к их близкому залеганию), а участие бореальных видов, с усилением позиции ели, повышается в экотопах на моренных суглинках. Липа и ель – главные породы, «... которые способны восстановить устойчивую разновозрастную структуру в сообществах, где они доминируют в верхнем ярусе, или могут расселяться ... и восстанавливать нормальные ценопопуляции...» (Смирнова, Попадюк, 1999, с. 260). При этом ель практически отсутствует там, где липа (Бобровский, Ханина, 2005). Таким образом, широколиственные (вернее, близкие к ним березняки и осинники с липой и дубом) и сосново-еловые леса образуют на территории заповедника две альтернативных устойчивых формации.

Достаточно отчетливая взаимная пространственная сопряженность геотопов с глубиной залегания известняков и доломитов (рис. 5 а) является результатом формирования в позднем плейстоцене и голоцене денудационно-аккумулятивной морфоскульптуры Левобережного Среднеокского экорегиона. Процессы сноса и перераспределения верхнего чехла флювиогляциальных и древнеаллювиальных песков и залегающих под ними моренных суглинков привели к четко выраженной диффе-

ренциации глубины залегания нижележащих карбоновых известняков по элементам эрозионного рельефа, образующим катенарную систему типов местоположений. Наиболее интенсивные процессы сноса и переотложения песков проявились на всех склоновых типах МП – ТЭ, Т, ТА и А. Карбоновые известняки, с суглинистой корой внутрипочвенного выветривания, оказались наиболее близкими к дневной поверхности (< 1 м) на трансэлювиальных геотопах – в верхних наиболее крутых частях междуречий, где эта кора уже вошла в структуру почвенного профиля, и несколько глубже (до 2 м) – по нижележащим склонам, вплоть до их подножий.

В то же время на самих плоских «широких устойчивых водоразделах» (Асаинова, Иванов, 2003), т.е. элювиальных и элювиально-аккумулятивных местоположениях, денудационный снос был сравнительно невелик, а в долинах малых рек (Таденки, Паниковки и др.) произошла мощная аккумуляция песков. В первом случае ГЗИз составила 4-7 м, а во втором – достигла 15-20 м и более.

Частые пространственные смены на территории заповедника двух основных генетических типов почв (Бобровский, Брынских, 2005): дерново-подзолов (типичных бореальных) и дерново-подбуров (оподзоленных и типичных, переходных к суббореальным), – свидетельствуют о широком распространении в недалеком геологическом прошлом описанных склоновых процессов. Ими было охвачено до 1/3 площади заповедника (Асаинова, Иванов, 2003).

Таким образом, процессы экзогенного рельефообразования, создавшие в верхнем плейстоцене и раннем голоцене современную литогенную основу эрозионно-аккумулятивного ландшафта Приокско-Террасного заповедника, предопределили формирование определенного спектра *эдафических климаксов* лесных экосистем, по определению Ю. Одума (1975), которые являются представителями как зональных биоклиматических условий подтайги, свойственных данному экорегиону, так и условий экстразональных – более южных суббореальных широколиственных лесных и более северных бореальных таежных.

Литогенный фактор будет, по-видимому, отражаться и на последующей сукцессионной динамике лесных сообществ заповедника. К настоящему времени доля участия зональных эдификаторов (ели и широколиственных пород) в составе древостоя, с учетом подроста, составляет около 80% площади заповедника. Однако четкая пространственная дифференциация этих эдификаторов сохраняется. На участках с присутствием широколиственных пород даже в небольшом количестве ель практически отсутствует (Бобровский, Ханина, 2005), что указывает на продолжающуюся эффективность воздействия близко залегающих известняков и доломитов и пониженного уровня грунтовых вод на лесообразовательные процессы. Как предполагается (Ханина, Бобровский, 2004), в ближайшем будущем на большей части заповедника ель станет снова основной лесообразующей породой. Вместе с тем, столь же очевидно, что экстразональные представители суббореального пояса – неморальные дубово-липовые леса должны сохранить здесь свои территориальные позиции как экстразональные сообщества литоэдафического климакса – «диспорический субклимакс», по (Широков, 2004). Этому будет способствовать тот факт, что характерное время восстановления ценопопуляции у липы в несколько раз меньше, чем у ели (Смирнова, Попадюк, 1999).

Возникшая в результате происходивших в верхнем плейстоцене и голоцене интенсивных склоновых процессов эрозионно-аккумулятивная морфоскульптура территории заповедника предопределила достаточно контрастную современную картину гидрологических режимов лесных экосистем. Эта картина выражена через

уровень залегания грунтовых вод и запасы почвенной влаги, с достаточно высокими коэффициентами сопряженности $K(A;B)$ между ГЗИз и ГЗГВ (см. рис. 4 в, табл. 3-5).

Оптимальное сочетание литологических условий и гидрологического режима, создающее наиболее благоприятный для лесной растительности тип местообитания $C_2C_3D_3$, складывается на ТЭ типах местоположений (в верхних выпуклых частях склонов и в прибровочной полосе террас). Здесь известняковые породы подходят наиболее близко к дневной поверхности (глубина ≤ 1 м), обеспечивая тем самым высокую трофность почв, что подтверждается балльными оценками трофности по экологическим шкалам Цыганова (Смирнова, Попадюк, 1999). Грунтовые же воды залегают на средних глубинах (0,5-1,0 м) и создают умеренное эдафическое увлажнение (категории свежих и влажных суглинистых почв). В нижних слоях почвы наблюдается даже переувлажнение, обусловленное поступлением через известняково-доломитовые трещины глубинных вод, создающих капиллярную кайму над горизонтом водонасыщения (Учватов, 1979). К таким экологическим условиям приурочены, как правило, неморальные и бореально-неморальные сообщества – липово-березовые и сосново-липово-дубовые леса, а также их мелколиственные дериваты.

Таблица 6

Таксономические (средневзвешенные) нормы глубин залегания (м) грунтовых вод ($K(A;B) = 0.097$) и известняка ($K(A;B) = 0.104$) для различных зональных групп лесных биогеоценозов

Глубина залегания	Зональные группы биогеоценозов				
	бореальная таежная	бореальная боровая	неморально-бореальная	бореально-неморальная	неморальная
грунтовых вод	0.67	1.82	1.19	0.92	1.14
известняка	7.02	6.82	8.04	3.21	2.89

Принимая положение о том, что все современные лесные сообщества Приокско-Террасного заповедника вторичны и находятся в состояниях различных восстановительных стадий (Заугольнова, 2004; Бобровский, Ханина, 2005), нельзя не видеть и следующего факта. Растительные ассоциации практически всех биогеоценологических групп уже приобрели вполне отчетливые зональные черты (рис. 3 в), которые, в свою очередь, достаточно тесно связаны с тремя абиотическими факторами–эдификаторами: типом МП (рис. 2 б), глубинами залегания известняков и грунтовых вод (табл. б), – а также с поверхностным увлажнением эдафотопы (рис. 3 г). Мезоморфные и ксеро-мезоморфные сосново-липово-дубовые леса (группа биогеоценозов 3) как представители подтаежной зоны Среднеокского бассейна относятся по экологическому доминанту к зонально-климаксовой бореально-неморальной группе и сформировались в условиях достаточно близкого залегания известняково-доломитовых пород (в среднем около 3 м), а также умеренных глубин зеркала грунтовых вод (не более 1 м). Мезо-гидроморфные сосново-еловые леса плоских междуречий (группа бгц 2), а также их крайне гидроморфные варианты в речных долинах и плоских западинах (группа б), развитые на мощных песках, но с близким залеганием моренных суглинков, однозначно образуют экстразональную группу бореально-таежного литоэдафического климакса. Наконец, липово-березовые леса с дубом и осиной (группа бгц 4) как производные от коренных ду-

бо-липняков, образуют противоположный – неморальный «полюс» экстрazonального литоэдафического климакса. Эта зонально-географическая группа биогеоценозов сформировалась в условиях наиболее близкого залегания известняка и умеренных глубин зеркала грунтовых вод, создающих доминирующее ксеромезоморфное эдафическое увлажнение.

По приведенным моделям бинарной ординации проведены прогнозные оценки возможных изменений экологических условий Приокско-Террасного заповедника в случае реализации планируемого гидротехнического проекта. При отборе воды из Оки и соответствующем общем понижении уровня грунтовых вод вся гидрoэдафическая система должна сдвигаться вверх по катене: Саg → ТА, А → Т → Э → ТЭ. При этом ТЭ геотопы, которые заняты сейчас чаще всего мезофильными и ксеро-мезофильными липово- и сосново-березовыми будут подвержена наибольшей аридизации, что должно способствовать определенному остепнению этих сообществ. Днища малых рек и междуречных западин из северотаежного экстрazonального режима гидроморфных хвойных и мелколиственных лесов будут стремиться к переходу в «нормальный» (для подтаежной зоны) гидрологический режим, свойственный уже мезофильным хвойно-широколиственным лесам.

При понижении уровня грунтовых вод наиболее вероятны фитоценотические переходы в следующих парах биогеоценологических групп:



– т.е. в крайне верхнем и крайне нижнем звеньях катены (см. табл. 1). Эти переходы будут означать миграционную устойчивость элювиальных, трасаккумулятивных и супераквальных сосново-еловых и мелколиственных лесов. На этом динамичном фоне определенную сопротивляемость (геотопическую устойчивость) могут проявить смешанные и неморальные леса литоэдафического климакса (гр. бгц 3 и 4), которые имеют весьма «размытые» гидроэкологические ниши (см. рис. 4 в), а потому достаточно толерантны при изменении ГЗГВ в средних диапазонах (от 0,5 до 2 м) и при вариациях эдафического увлажнения от мезоморфного до мезо-ксероморфного.

8. ТИПЫ МЕСТООБИТАНИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

Несмотря на высокую степень динамичности лесного покрова Приокско-Террасного заповедника (Заугольная, 2000; Бобровский, Ханина, 2005), основные группы типов леса весьма четко распределены по типам местообитания (Погребняк, 1968) – сочетанию трофности почв и эдафического увлажнения (табл. 7). В свою очередь условия местообитания находится в достаточно значимой связи с двумя абиотическими факторами – ГЗИз и ГЗГВ (см. рис. 3). Рассмотрим значение этих факторов, начиная с литогенного.

Как и следовало ожидать, при максимально близком залегании известняков и доломитов формируются наиболее трофные альфегумусовые почвы – дерново-подбуры типичные, а на мощных песках развиты крайне бедные по плодородию дерновые подзолы, независимости от их влажности (рис. 5 б). Умеренно трофные оподзоленные дерново-подбуры приурочены к ГЗИз ≈ 4-7 м. При средней вероятности экологических доминантов различных типов МО 45-57% литогенные анклавы имеют тоже немалое распространение (21-36%), что свидетельствует о неоднозначности связей. Последнее вызвано тем, что иногда в одну градацию типов МО (например, 1 и 2, см. табл. 7) помещены почвообразующие субстраты с широким диапазоном механического состава – от песков до тяжелых суглинков. Поэтому анклавы типов МО смещены от своих экологических доминантов в сторону более

Таблица 7

Приокско-Тerrasный биосферный заповедник. Расположение групп типов леса по типам местообитания и в порядке роста эдафического увлажнения.

Матрица частных коэффициентов связи (C_{ij})

$K(A;B) = 0.304$

Типы местообитания, по (Погребняк, 1968)	Группы типов леса							
	Сосняки зеленомошно-вейниково-разнотравные	Липово-берез. лесаморально-разнотравные	Сосново-липово-дубовые лесаразнотравные	Сосново-березовые лесазеленомошно-разнотравные	Березняки и осинники с дубом, липой и елью разнотравные	Сосново-еловые лесакислично-разнотравные	Ельники с сосной чернично-широко-травные	Хвойные и мелколист. леса сфагновые и высокотравные
3 А1, А2. Пески, супеси сухие и свежие	2.86 X	2.14 •					1.43 •	
5 С2, С3, D3 Суглин. свежие и влажные		3.33 X	2.50 X	1.67 •	1.67 •	0.63	0.56	
4 А3, В3 Пески и супеси влажные			2.50 X	3.33 X	2.50 X	1.25 •		
2 А4, В4, С4 Пески – т/суглинки сырые	0.38					2.16 X	2.31 X	
1 А5, В5, D5 Пески – т/суглинки мокрые	2.86 X							6.43 X

Примечание: X – экологический доминант; • – «размытая» часть экологической ниши. Значения $K_{ij} < 1$ – незначимы.

Таблица 8

**Распределение групп биогеоценозов по их зонально-географическим группам
(матрица частных коэффициентов связи)**

$K(A;B) = 0.212$

Зонально-географические группы биогеоценозов	Группы биогеоценозов					
	 1	 2	 3	 4	 5	
Бореальная Таежная		2.57 ●×		1.00	1.29 ●	1.29 ●
Бореальная Боровая	2.81 ●×			0.63		2.41 ×
Неморально- Бореальная	2.81 ●×				1.61 ×	1.61 ●
Бореально- Неморальная		1.61 ●	2.41 ×	0.63	1.21 ×	0.40
Неморальная		0.80	0.80	3.13 ×	0.80	

← Общее направление термоаридного климатического тренда

трофных субстратов. Осложнения вносит также корректирующее влияние уровня грунтовых вод. Так, в рамках одной градации ГЗИз = 2-4 м параметр ГЗГВ меняется достаточно широко – от 0,5 до 2 м, что и вызывает раздвоение литоэдафической ниши на доминант и анклав.

Более отчетливая ординация типов местообитания и соответствующих групп типов леса, а также их зональных групп обнаруживаются по гидрологическому режиму (рис. 4 б, табл. 7). В наиболее продуктивных типах МО ($C_2C_3D_3$, A_3B_3 , на суглинках и супесях свежих и влажных), при сравнительно близком уровне грунтовых вод (0-0,5 м, реже до 1 м), формируются экстразональные суббореальные типы биогеоценозов с дубово-липово-березовыми лесами, а также с разнотравными сосново-липово-дубовыми и сосново-березовыми лесами – наследием коренной сосново-широколиственной формации, господствовавшей в прошлом, согласно Г.Ф. Морозову (1949), в северной лесостепи Русской равнины. Эти лесные сообщества приурочены главным образом к ТА и А типам местоположений, но с хорошим дренажом, а главное с близким залеганием известняка. Рыхлый элювий карбонатных пород, обладающий высокой порозностью и водопроницаемостью (Учватов, 1979), обеспечивает устойчивое поступление грунтовых вод в почву. Это существенно повышает плодородие почв и способствует, таким образом, формированию данной экстразональной аномалии, представленной бореально-неморальными и неморальными биогеоценозами.

Бореальная же категория лесных сообществ распределена по двум крайним «полюсам» уровней залегания грунтовых вод и соответствующего эдафического увлажнения. Верхний «полюс» катены составляют водно-ледниковые и древнеаллювиальные равнины, в том числе на дюны окских террас, с ГЗГВ > 2 м и с типами местообитания $A_1A_2A_4B_2B_4$. Здесь формируются с ксероморфные и мезоксероморф-ные вейниково-разнотравные сосняки на ТЭ типах МП, с сухими песчаными почвами. Противоположный, нижний «полюс» образуют переувлажненные днища долин малых рек и междуречные западины (ГЗГВ ≈ 0 м), создающие типы

местообитания $A_5B_5C_5D_5$ с широким диапазоном мехсостава почвообразующих пород – от песков до тяжелых суглинков. Соответствующие сообщества – мезогидроморфные и гидроморфные редкостойные ельники, сосняки и черноольшаники.

Таблица 9

Таксономические (средневзвешенные) нормы некоторых показателей биологического круговорота (см. Приложение) в лесных биогеоценозах Приокско-Тerrasного заповедника
Фитомассы и продуктивность

Группы био-геоценозов	Параметры				
	<i>BL</i>	<i>PS</i>	<i>PC</i>	<i>ML</i>	<i>BD</i>
 1	260.75	3.66	12.66	23.12	80.72
 2	313.30	5.46	11.51	25.85	52.86
 3	376.45	3.64	14.21	18.18	110.62
 4	261.05	5.07	12.44	17.60	31.18
 5	287.70	3.48	9.29	43.64	93.72
 6	106.41	2.39	12.19	44.57	79.11

Биологический круговорот

Группы био-гео-ценозов	Параметры				
	<i>KR</i>	<i>KE</i>	<i>KY</i>	<i>KP</i>	<i>IS</i>
 1	0.036	0.060	3.74	0.292	0.413
 2	0.019	0.058	6.43	0.784	0.224
 3	0.026	0.035	1.89	0.310	0.408
 4	0.035	0.063	3.33	0.145	0.427
 5	0.018	0.043	7.95	0.758	0.175
 6	0.164	0.179	5.04	1.059	0.505

Представим некоторые гипотетические фитоэкологические сценарии при понижении уровня грунтовых вод под влиянием климатической аридизации, либо в результате работы планируемого гидротехнического сооружения (водоотведения с р. Оки). Зададим два скачка изменения уровня грунтовых вод в Sa_q и $Эa$ местоположениях: 1) $\Delta ГЗГВ = 0 \rightarrow 0,5$ м и 2) $\Delta ГЗГВ = 0,5 \rightarrow 1$ м. Будет развиваться прогрессирующий процесс улучшения дренажа, снижения влажности и последующего иссушения почвы. На участки с высокотрофным суглинистым субстратом (С и D) будут трансгрессировать суббореальные фитоценозы: липняки с осиной, затем

дубняки с липой (сначала переходы гр. бгц 6 → гр. бгц 5-4 и гр. бгц 5 → гр. бгц 4-3, а в последующем переход гр. бгц 6 → гр. бгц 4-3. При этом сосново-широколиственные леса (группа бгц 3) будут весьма устойчивы в своих современных ареалах, они почти не отреагируют на указанные изменения ГЗГВ, благодаря широкому диапазону своей гидроэдафической ниши (см. рис. 4 в). Вместе с тем они могут активно захватывать местоположения биогеоценозов группы 5, а затем и 6, расширяя свои ареалы.

Таблица 10

Метаболические индексы (S^m_k) лесных сообществ, а также меры их гомеостатичности (G_k) в различных типах местоположений

Параметры		Типы местоположений (геотопы)					
		ТЭ	Э	Т	ТА, А	Saq	Эа
D1. Фито-масы	S^m_k	1.34	1.00	1.50	<u>0.67</u>	<u>0.66</u>	0.84
	G_k	0.427	0.279	0.418	<u>0.132</u>	<u>0.131</u>	0.161
D2. Продуктивность	S^m_k	0.80	1.10	1.20	1.40	<u>0.50</u>	1.00
	G_k	0.275	<u>0.200</u>	0.339	0.354	<u>0.116</u>	0.231
D3. Морт-массы	S^m_k	1.12	1.33	1.22	0.78	1.11	<u>0.44</u>
	G_k	0.273	0.366	0.355	0.197	0.324	<u>0.127</u>
D4. Биологический круговорот	S^m_k	1.23	1.23	0.92	<u>0.69</u>	1.00	0.93
	G_k	0.262	0.262	0.196	<u>0.101</u>	0.213	0.156
В целом по D1– D4	S^m_k	1.17	1.00	1.67	<u>0.67</u>	<u>0.66</u>	0.83
	G_k	0.399	0.279	<u>0.387</u>	<u>0.132</u>	<u>0.131</u>	0.158

Таблица 11

Метаболические индексы (S^m_k) лесов различных групп биогеоценозов, а также меры их гомеостатичности (G_k) в различных биогеоценозах (по комплексу 19 функциональных параметров, см. Коломыц, 2008)

Параметры	Группы биогеоценозов					
						
S^m_k	0.88	1.00	1.38	<u>0.50</u>	1.37	0.87
G_k	0.221	0.250	0.383	<u>0.125</u>	0.383	0.162

Примечание к табл. 10 и 11. По параметру S^m_k выделены экотипы лесных сообществ: 1) макроболиты и субмакроболиты – жирным шрифтом соответственно с подчеркиванием и без него; 2) микроболиты и субмикроболиты – курсивом соответственно с подчеркиванием и без него; 3) мезоботины – рядовые экотипы (без выделения).

9. О ВЗАИМОСВЯЗИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПОЧВ

На территории Приокско-Террасного заповедника выделяются следующие типы почв (Иванов и др., 2006), охваченные нашей ландшафтно-экологической съемкой:

- 1) дерново-подзолы (разной степени оглеенности), а также слабохроматированные дерново-подбуры (боровые пески), ДПЗ;
- 2) дерново-подбуры оподзоленные (разной степени оглеенности), ДПБО;
- 3) дерново-подбуры типичные (неоглеенные), ДПБТ;
- 4) дерново-подбуры типичные (глееватые и глеевые), ДПБГ;
- 5) дерново-карбонатные почвы, ДК;
- 6) торфяно-болотные глеевые почвы, ТБГ.

Первый и шестой типы почв относятся к их таежной зональной формации, типы 2-4 – к подтаежной. Дерново-карбонатные почвы являются экстразональными.

Как известно (Романова и др., 1997; Мамай, 1999), лесные экосистемы Восточно-Европейской равнины относительно молоды и филогенетический возраст современных зональных типов ландшафтов и соответствующих типов почв центра Русской равнины определяется в 2300-2500 лет, т.е. их становление относится к концу суббореального и началу субатлантического времени.

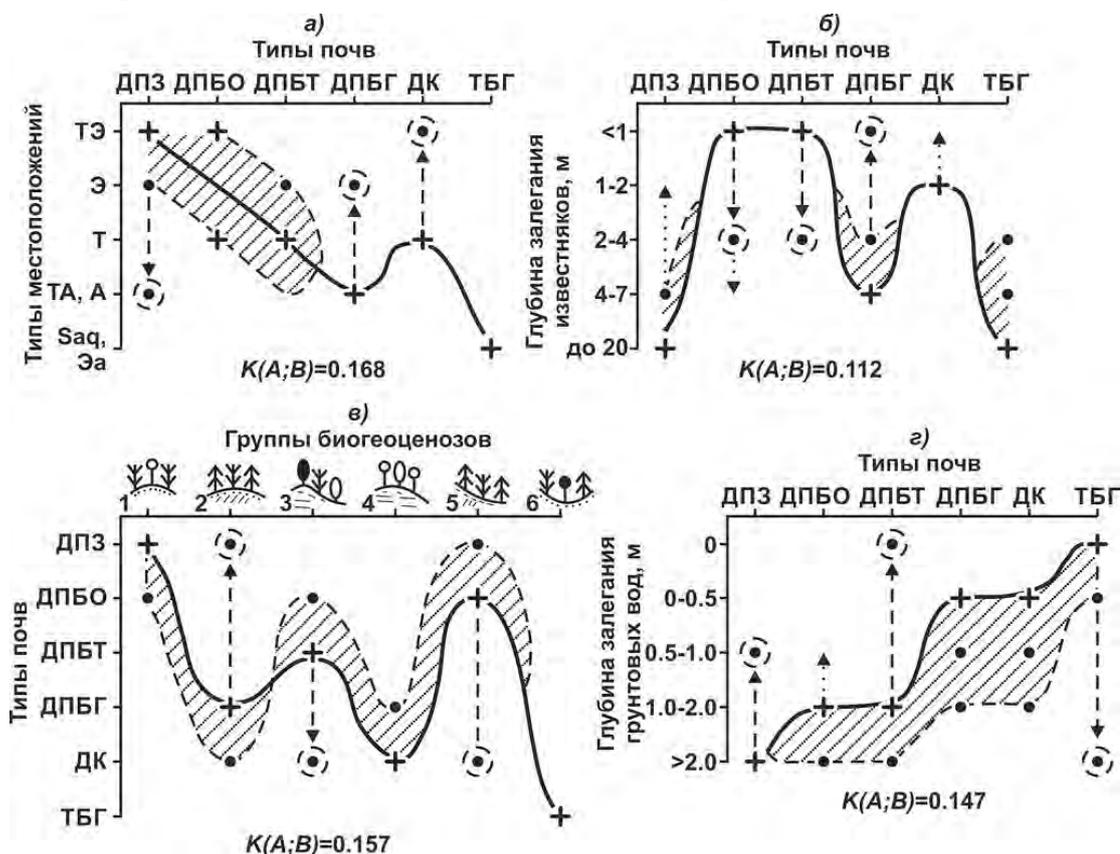


Рис. 6. Экологические связи различных типов почв Приокско-Террасного заповедника

Типы почв (по: Иванов и др., 2006): ДПЗ – дерново-подзолы; ДПБО – дерново-подбуры оподзоленные (разной степени оподзоленности); ДПБТ – дерново-подбуры типичные (неоглеенные и глееватые); ДПБГ – дерново-подбуры типичные глеевые; ДК – дерново-карбонатные почвы; ТБГ – торфяно-болотные глеевые почвы.

Рассматриваемые нами типы почв достаточно тесно связаны с микрорельефом – типами местоположений (рис. 6 а). Это означает, что данные почвенные образования были распределены по современным геотопам уже начиная с суббореального периода (>2,5 т.л.н.). К этому времени на территории заповедника широко распространялись широколиственные и смешанные леса предшествующего атлантического оптимума голоцена, которые сформировали альфегумусовые почвы – дерново-подбуры (Иванов и др., 2006). В суббореале при похолодании произошло возрастание роли хвойных и под господствующими уже смешанными и еловыми лесами возникли оподзоленные подбуры и дерново-подзолы. В последующий субатлантический период (2500-2300 т.л.н.) дальнейший рост похолодания, а вместе с ним и увлажненности привел к усилению роли еловых сообществ, что способствовало развитию дерново-подзолов.

Сохранившиеся от позднеголоценовых бореальных лесов на плоско-выпуклых слабо дренируемых междуречьях мезо-гидроморфные ельники и сосново-еловые леса (чернично-зеленомошные, разнотравные и волосистоосоковые) характеризуют в целом современную южную тайгу центра Русской равнины (Курнаев, 1982) и потому могут быть отнесены к *псевдоклиматическому климаксу*, по определению (Одум, 1975). В переувлажненных Саг и Эа местоположениях устойчиво существуют гидроморфные хвойные и мелколиственные леса (кустарничково-сфагновые и высокотравные), а также лесоболотные комплексы, относящиеся к *бореальному гидроэдафическому климаксу*, который имитирует более северные биоклиматические условия – северную тайгу и даже лесотундру.

Между тем ареалы основных типов альфегумусовых почв (ДПБТ и ДЛБО) – детищ суббореальных неморальных лесов, резко сократились, и в настоящее время они встречаются главным образом (с вероятностью более 50%) под мезоморфными и мезо-ксероморфными дубо-липняками и их мелколиственными дериватами (гр. бгц 4, см. табл. 1) на Т и ТЭ геотопах с близки залеганием ($\leq 1-2$ м) известняков и доломитов (рис. 6 а, б). Совершенно очевидно, что эти широколиственнолесные сообщества, ставшие уже на территории заповедника экзотичными, являются экстраординарными образованиями (представителями соседней неморальнолесной подзоны). Их можно отнести к *суббореальному литоэдафическому климаксу*.

Примем, согласно (Иванов и др., 2006), что агентами начального образования дерновых подзолов служат ельники, оподзоленных дерново-подбуров – смешанные леса и типичных дерново-подбуров – смешанные леса с преобладанием широколист-венных пород. Если некоторый тип почв и лесное сообщество адекватной ему растительной формации обнаруживают определенное соответствие (конформность) своих ареалов, то можно отнести это сообщество к одному из трех типов эдафического климакса: псевдоклиматического, лито- и гидроэдафического, – и рассмотреть уже степень приближения сообщества к данному климаксовому состоянию.

Насколько проявляется такая генетическая конформность в современном распределении лесных биогеоценозов и типов почв Приокско-Террасного заповедника и как это отражается на функциональных параметрах лесных сообществ?

Прежде всего, отметим, что *общая потенциальная конформность растительности и почв* определяется здесь их достаточно высокой детерминацией со стороны микрорельефа (см. табл. 2 и рис. 6 а). Это отвечает известным канонам ландшафтоведения о ведущей пространственно дифференцирующей роли типа местоположения (геотопа) в природных комплексах локальной размерности (Исаченко, 1965; Сочава, 1974; Крауклис, 1979; Солнцев, 2001). Однако реальная конформ-

ность в заповеднике часто не соответствует потенциальной из-за ярко выраженной и весьма мозаичной сукцессионной динамики лесных сообществ. Суперпозиция геотопического фактора и сукцессионной динамики фитобиоты создает достаточно высокое разнообразие современных лесных экосистем в Приокско-Террасном заповеднике.

Сосново-еловые леса и чистые ельники, кислично-зеленомошные и чернично-кустарничковые, плоских водоразделов и речных долин (группы биогеоценозов 2 и 5, см. табл. 1) лишь на 22-23 % своих площадей уже «привязаны» к своему экстразональному эдафическому климаксу южной тайги – дерново-подзолам. На более обширной территории (55-58%), охватывающей главным образом ТА и А типы МП, они произрастают на несвойственных им подтаежных дерново-подбурах (оподзоленных, типичных и глеевых) и даже на дерново-карбонатных почвах. В целом наиболее близки к своему субклимаксу мезо-гидроморфные сосново-еловые леса нижних частей и подножий склонов (группа бгц 5), находящиеся на позднесукцессионной стадии коренного лесовосстановления.

Гораздо меньшая почвенно-фитоценотическая дисконформность свойственна локальному представителю подтаежной зоны – смешанным елово-сосново-широколиственным лесам (группа бгц 3), особенно распространенным на транзитных геотопах. Здесь они на 55% своих площадей соответствуют зональному почвенному климаксу – типичным дерново-подбурам.

Трансэлювиальные геотопы (плоско-выпуклые водоразделы и верхние части склонов), с мощными толщами водно-ледниковых и древнеаллювиальных песков, заняты елово-березово-сосновыми кустарничково-зеленомошными и вейниково-разнотравными лесами (группа бгц 1). Эти сообщества представляют промежуточную сукцессионную стадию восстановления мезо-ксероморфных южнотаежных лесов и на 44% своей площади сопряжены с дерново-подзолами, что позволяет их отнести к экстразональному литоэдафическому климаксу соседней южной тайги. Гораздо меньшие площади этих лесов (27%) приходится на оподзоленные дерново-подбуры, относящиеся уже к подтаежным типам почв.

Наконец, антропогенные дериваты широколиственных лесов – молодые разнотравно-широколистственные березняки и осинники, с липой и дубом, транзитных и элювиальных местоположений, с близким залеганием известняков и доломитов (группа бгц 4), более чем на 70% своих ареалов совмещены с адекватными им оглееными дерново-подбурами, а также с дерново-карбонатными почвами. Эти потенциально экстразональные раннесукцессионные сообщества на 39% площади своих ареалов относятся к литоэдафическому климаксу – представителю соседней неморальнолесной подзоны (см. выше).

10. РЕГИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА ЛОКАЛИЗОВАННОЙ ПРИРОДНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ

Немаловажный интерес представляют зональная принадлежность различных групп биогеоценозов и зависимость зональных свойств лесных сообществ от абиотических факторов среды. Речь идет о раскрытии закономерностей преломления фоновых биоклиматических условий местными геоморфологическими и почвенно-эдафическими факторами и формирования определенных категорий топоэкосистем как своего рода представителей различных типов зональной географической среды. Это особенно важно для понимания роли местных ландшафтно-экологических структур в создании *региональных систем локализованной природной зональности*

(Коломыц, 2008). Особая значимость данного аспекта ландшафтно-экологического анализа обусловлена тем, что географическая зональность является, согласно В.В. Докучаеву (1949), высшей формой взаимодействия природных компонентов, поэтому зональные черты непосредственно или косвенно отражаются в структуре и функционировании ландшафтных систем любого иерархического уровня (Солнцев, 1973).

Как известно, зонально-географический облик лесного фитоценоза отображается в напочвенном растительном покрове как показателе *биологически равноценных местообитаний*, по определению Л.Г. Раменского и А. Каяндера [цит. по: (Сукачев, 1972)]. Принимая положение о том, что все современные лесные сообщества Приокско-Террасного заповедника вторичны и находятся в состояниях различных восстановительных стадий (Заугольнова, 2000; Бобровский, Ханина, 2005), нельзя не видеть и следующего факта. Растительные ассоциации практически всех биогеоценотических групп уже приобрели вполне отчетливые зональные черты (рис. 3 в), которые, в свою очередь, достаточно тесно связаны с тремя абиотическими факторами-эдификаторами: типом МП (рис. 3 б), глубинами залегания известняков и грунтовых вод (см. табл. 6), – а также с поверхностным увлажнением эдафотопы (рис. 3 г). Мезоморфные и ксеро-мезоморфные сосново-липово-дубовые леса (группа биогеоценозов 3) как представители подтаежной зоны Среднеокского бассейна относятся по экологическому доминанту к зонально-климаксной бореально-неморальной группе и сформировались в условиях достаточно близкого залегания известняково-доломитовых пород (в среднем около 3 м), а также умеренных глубин зеркала грунтовых вод (не более 1 м). Мезо-гидроморфные сосново-еловые леса плоских междуречий (группа 2), а также их крайне гидроморфные варианты в речных долинах и плоских западинах (группа б), развитые на мощных песках, но с близким залеганием моренных суглинков, однозначно образуют экстразональную группу бореально-таежного литоэдафического климакса. Наконец, липово-березовые леса с дубом и осинкой (группа бгц 4) как производные от коренных дубо-липняков, образуют противоположный – неморальный «полюс» экстразонального литоэдафического климакса. Эта зонально-географическая группа биогеоценозов сформировалась в условиях наиболее близкого залегания известняка и умеренных глубин зеркала грунтовых вод, создающих доминирующее ксеро-мезоморфное эдафическое увлажнение.

Региональная система локальной зональности в заповеднике отличается **высокой контрастностью даже на плакорных типах местоположений** (табл. 8, рис. 3 б). Бореальная таежная группа биогеоценозов (Э и ТЭ еловые и елово-сосновые зеленомошно-разнотравные леса – группа 2) соседствуют с зональными представителями неморальнолесной подзоны (ТЭ и Т дубово-липово-березовыми лесами – группа биогеоценозов 4), а также с промежуточными экосистемами подтаежного типа (сосново-липово-дубовыми разнотравными лесами – группа 3), при почти одинаковом механическом составе почвообразующих пород (карбонатно-суглинистых отложениях, перекрытых тонким песчаным плащом). Это указывает на **значительное перекрытие их экологических ниш**, вызывающее их обостренную взаимную конкуренцию и как следствие – **высокую потенциальную способность к взаимным функционально-структурным переходам** при том или ином климатическом тренде, либо при воздействии гидротехнического сооружения на сток Оки.

11. ГЕОСИСТЕМНЫЙ МОНИТОРИНГ В ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Главным требованием к биосферному заповеднику как объекту регионального (и локального) мониторинга глобальных изменений природной среды состоит в том, что его почвенно-растительный покров по уровню своего структурного и функционального развития должен быть: 1) репрезентативным представителем данной региональной биоклиматической системы; 2) достаточно надежным средством слежения за региональными изменениями природных условий, в том числе под воздействием климатических колебаний; 3) вполне представительным объектом для проведения прогнозных экологических экспериментов при различных сценариях внешних воздействий.

Под региональной биоклиматической системой понимается упорядоченная совокупность пространственных связей почвенно-растительного покрова с ландшафтно-геофизическими факторами (Коломыц, 2003). Элементами системы являются климатические ниши фитобиотических и почвенных единиц, распределенные по гидротермическим градиентам.

Несомненно, наибольшей репрезентативностью по всем трем требованиям биосферного мониторинга обладают климаксные (или субклимаксные) биогеосистемы. В этой связи вряд ли можно согласиться с утверждением о том, что «... климаксное сообщество филогенетически зрелой экосистемы с точки зрения задач экологического мониторинга – очень неудобный объект наблюдения» (Соколов, Пузаченко, 1981, с. 18). Как раз наоборот, именно такое сообщество, которое соответствует зонально-региональной биоклиматической системе, способно наиболее адекватно отслеживать фоновые климатические изменения, поскольку его структурно-функциональные характеристики уже в значительной мере лишены осложняющих признаков длительного восстановления зонально-климаксного состояния или даже устойчиво необратимых отклонений от него в виде известных (Одум, 1975) лито- и гидроэдафических климаксов. Не случайно И.П. Герасимов подчеркнул, что «биосферный мониторинг должен прежде всего опираться на систему геоэкологических зональных и региональных полигонов» (1985, с. 124), имея несомненно в виду гео(эко-)системы с зонально-региональными биоклиматическими свойствами как основные объекты биосферного мониторинга.

Пока региональная биоклиматическая система не получила своего достаточно полного воплощения в растительном покрове на данном участке биосферы, подвергнутом ранее мощному антропогенному воздействию (как это случилось с территорией Приокско-Террасного заповедника), флоро- и фитоценотические представители этой территории проходят через определенные переходные (сукцессионные) этапы. Как показал проведенный нами ландшафтно-экологический анализ заповедника (см. выше), на этих этапах весьма существенную роль в пространственной организации восстанавливающихся зонально-климаксных фитоценозов играет *комплексный литогенный фактор* – система локальных ландшафтных сопряжений (катен) и тесно связанные с нею литология и механический состав почвообразующих пород. Соответственно в этот достаточно длительный период наиболее ярко выражена *катенарная система природно-территориальной организации*, с отчетливой поляризацией двух противодействующих факторов – литоморфности и гидроморфности (Коломыц, 2008), поэтому *данный период эндогенной траектории развития лесного покрова Приокско-Террасного заповедника будем называть ли-*

тогенным. Пространственно-временной срез с этой траектории, описанный материалами нашей ландшафтно-экологической съемки в заповеднике, характеризует именно *литогенный период лесовосстановительного процесса* на данной территории. Об этом же свидетельствуют известные нам геоботанические и почвенные исследования в данном экорегионе (Смирнова, 1999; Бобровский, Ханина, 2005; Иванов и др. 2006; и др.). Ярко выраженная «экотопическая неоднородность» растительного покрова заповедника (Заугольная, 2000) – наглядное доказательство ведущей фитоценологической роли литогенного фактора.

Приокско-Террасный заповедник представляет собой весьма благоприятный объект для осуществления *регионального геосистемного мониторинга*, в задачи которого входят «... контроль над сукцессионным ходом формирования климаксных (эталонных) экосистем, охрана и обеспечение стабильного состояния последних на основе сохранения их естественной функциональной структуры» (Герасимов, 1985, с. 131). В новой «Программе приоритетных направлений современной лесной науки» первое место занимают мониторинг и оценка ресурсного потенциала, экологического состояния и динамики лесов, а также долгосрочное прогнозирование этой динамики на основе математических моделей (Лукина и др., 2015).

Приокско-Террасный заповедник представляет собой благоприятный полигон для реализации указанных пунктов Программы. Будучи зональным экотопом между подтаежной зоной и подзоной широколиственных лесов в Центре Русской равнины, эта территория является не только ареной распространения локальных представителей этих двух биоклиматических систем. Сюда трансгрессируют с севера южнотаежные еловые леса (Смирнова, 2004; Бобровский, Ханина, 2005), которые выходят здесь в ранг коренных ассоциаций со своим квазиклиматическим климаксом.

Однако более крупномасштабные задачи *глобального биосферного мониторинга* как системы наблюдений «за главными параметрами современной биосферы» (Герасимов, 1985, с. 123) включают анализ и прогноз мировых балансов тепла, влаги и важнейших химических элементов, глобальную биологическую продуктивности суши и др. Очевидно, что общепланетарная процедура слежения за природной средой и прогноза ее изменений может эффективно работать только на основе сопоставимых базовых данных, а именно параметров поведения зонально-региональных климаксных или квазиклимаксных, т.е. *эталонных*, по И.П. Герасимову, экосистем.

Состояние лесных экосистем Приокско-Террасного заповедника, за редким исключением, делает достаточно проблематичным использование его как объекта глобального биосферного мониторинга. Фитобиота здесь находится в большинстве случаев на различных этапах лесовосстановления: раннесукцессионном, промежуточном и поздне-сукцессионном. Такая чрезвычайно раздробленная по территории заповедника и контрастная экогенетическая и демулационная динамика (Разумовский, Киселева, 1979) весьма затрудняет решение узловых задач мониторинга (Израэль, 1979) – отчлнить признаки экзогенной однонаправленной траектории изменений экосистемы от признаков ее эндогенной динамики, а также осуществить прогноз ее экзогенных преобразований. Лесные сообщества заповедника в большинстве своем, как известно (Заугольная, 2000; Иванов и др., 2006), еще не достигли циклической стадии своих эндогенных трансформаций, которые носят так же пока еще однонаправленный характер, что и позволяет давать определенный эндо-

экогенетический прогноз (Ханина, Бобровский, 2004), но отнюдь не прогноз экзоэкогенетический.

12. ЭКСПЕРТНАЯ ОЦЕНКА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ КАК ОБЪЕКТОВ БИОСФЕРНОГО МОНИТОРИНГА

В заповеднике полноправным объектам биосферного мониторинга могут рассматриваться в первую очередь филогенетически наиболее зрелые (с возрастом 125-150 лет) мезоморфные и ксеро-мезоморфные сосново-широколиственные, с елью в подросте, разнотравные и широколиственные леса (группа бгц 3, см. рис. 5 з). Эти леса встречаются в достаточно широком диапазоне типов местоположений, однако они занимают не более 5-7% территории заповедника (Бобровский, Брынских, 2005). Процесс замены сосны елью здесь находится в поздне-сукцессионной стадии, с выходом елового подроста во второй ярус. Однако эти сообщества, составляющие с учетом елового подроста уже до 45% площади заповедника, еще не достигли коренного состояния елово-широколиственных лесов, поэтому они могут условно считаться лишь как квазиклимаксные сообщества.

Экспертную оценку лесных экосистем Приокско-Террасного заповедника как объекта глобального биосферного мониторинга проведем по характеристикам их функционирования – в первую очередь по первичной биопродуктивности и биологическому круговороту. Именно по параметрам функционирования локальных экосистем целесообразно осуществлять глобальный мониторинг. Как известно, временной лаг функционального экологического прогноза достаточно мал. Климатогенные сдвиги в темпах продуцирования и разложения фитомассы, занимают в таежной зоне первые несколько лет, а в широколиственных лесах – не более одного года (Коломыц, 2003). Такую же продолжительность имеет и сам углеродный цикл в лесных фитомассах и мобильном гумусе почвы (Осипов, 2004).

Мезоморфные и ксеро-мезоморфные хвойно-широколиственные леса (группа бгц 3), которые условно приняты за квазиклимаксный эталон, существенно отличаются от общего фитоценологического фона заповедника по целому ряду функциональных параметров (табл. 9). Прежде всего, они обладают максимальным общим годовым производством органического вещества (PC), а также, ввиду их преобладающего 125-150-летнего и более возраста (см. рис. 5 з), имеют максимальные запасы живой надземной массы (BL) и мертвой фитомассы (BD), главным образом дубраки (валежа и сухостоя). Правда, их перестойное возрастное состояние обуславливает слабый годичный прирост скелетной фитомассы (PS) и сравнительно низкую эффективность продукционного процесса (KE). Это как раз свидетельствует об их близости к климатическому климаксу (Работнов, 1978). Однако низкий подстилочно-опадный индекс (KY) совместно с отмеченной высокой продуктивностью указывают на максимально возможную в данных зональных условиях интенсивность биологического круговорота, которая и обеспечивает соответствующую репрезентативность данных хвойно-широколиственных сообществ как объектов глобального биосферного мониторинга.

Добавим к сказанному результаты теоретико-множественного моделирования лесных биогеоценозов Приокско-Террасного заповедника по всему множеству 19 функциональных параметров: живым и мертвым фитомассам, продуктивности и биологическому круговороту (см. Приложение). Перечень этих параметров и процедура расчетов представлены в работе (Коломыц, 2008). Построены модели отно-

шений сходства (изоморфизма) и включения между группами биогеоценозов (рис. 7), а также интегральные дискретные метаболические параметры (табл. 10 и 11).

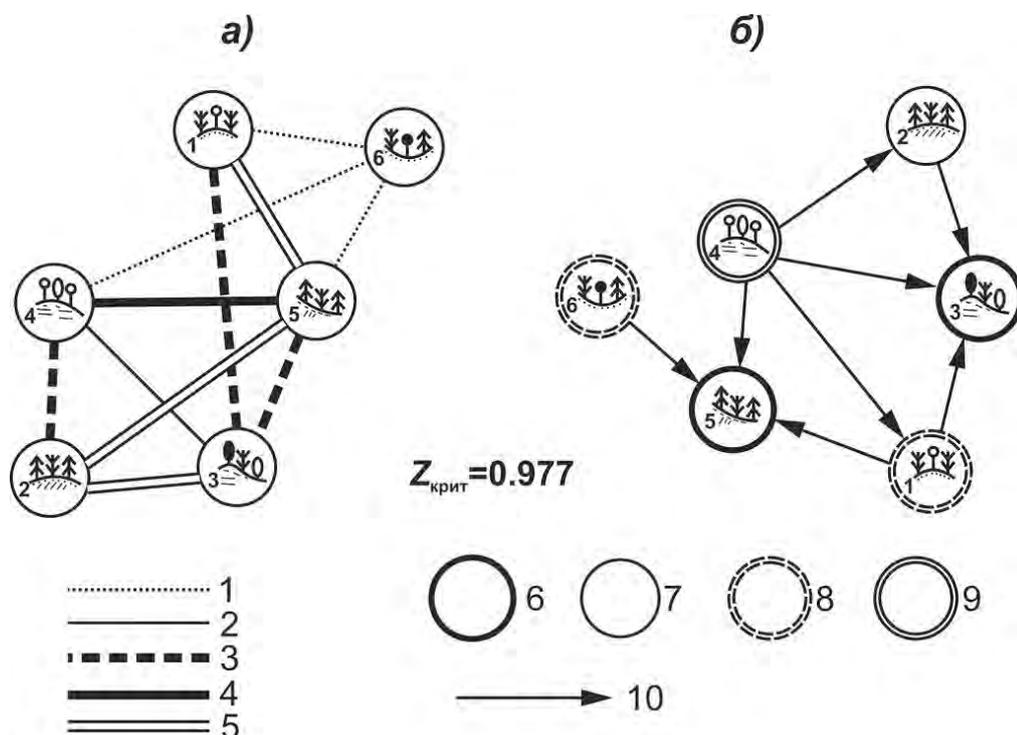


Рис. 7. Схемы нетранзитивных отношений между группами биогеоценозов Приокско-Террасного заповедника по параметрам структуры лесных сообществ: граф отношений сходства (а); орграф отношений доминирования (б)

Меры сходства: 1 – 0,65-0,70; 2 – 0,76-0,80; 3 – 0,86-0,85; 4 – 0,86-0,90; 5 – 0,91-0,95. Экотипы лесных сообществ: 6 – доминанты; 7 – темпоральные экотипы; 8 – субпессимальные; 9 – пессимальные. 10 – направление включения.

Во-первых, эталонные (по И.П. Герасимову) лесные сообщества оказываются на территории заповедника не только весьма редкими, но и в определенной мере экзотичными: осредненная мера их функционального сходства $N_k(\text{ср})$ со всеми остальными сообществами минимальна и равна 0,78 против $N_k(\text{ср}) = 0,81-0,85$ у всех других групп сообществ. Более экзотичны ($N_k(\text{ср}) = 0,60$) только гидроморфные лесо-болотные комплексы днищ речных долин. Характерен при этом весьма высокий изоморфизм ($N_k(\text{ср}) = 0,91$) подтаежных смешанных лесов с южнотаежными сосново-еловых лесами водоразделов и подножий склонов (группы бгц 2 и 5). Это согласуется с интенсивно развивающимся в настоящее время процессом широкой экспансии ели в смешаннолесные сообщества (Смирнова, 2004; Бобровский, Ханина, 2005).

Во-вторых, еще более разительна экзотичность квазиклимаксных хвойно-широ-колиственных лесов по функциональному состоянию их экологического пространства, что наглядно отражено на структурной схеме доминирования биогеоценологических групп (см. рис. 7 б). По значению метаболического индекса S^m_k (см. Коломыйц, Сурова, 2014) эти лесные сообщества отнесены к категории макроболитов, т.е. они обладают наиболее развитыми механизмами продуцирования и круговорота органического вещества. Они также в наибольшей степени отображают зонально-региональное экологическое пространство заповедника и в этом смысле отличаются наибольшей потенциальной резистентной устойчивостью, что и находит

выражение в свойственных им максимальных запасах гомеостатичности (значениях параметра G_k). С другой стороны, достаточно интенсивный годовой оборот надземной живой фитомассы (значения параметра KR) и незначительные запасы лесной подстилки (ML) обеспечивают им высокий лесовосстановительный потенциал – упругую устойчивость (IS , см. табл. 9).

Представители соседней южной тайги – сосново-еловые леса и ельники южнотаежного облика на плоских моренно-суглинистых междуречьях (группа бгц 2) существенно отличаются значениями параметров PC , S^m_k и G_k от подтаежного квазиклиматического эталона. Резистентная устойчивость их средняя, однако лесовосстановительный потенциал (IS) невысок, ввиду низких значений KR и большой массы лесной подстилки. Несмотря на значительную эффективность продукционного процесса (KE), высокий подстилочно-опадный индекс (около 6,5 лет) свидетельствует о весьма слабой интенсивности биологического круговорота. Следовательно, здесь можно ожидать более длительную реакцию лесного сообщества на тот или иной гидротермический сигналы по сравнению с эталонными смешанными лесами.

Своеобразные функциональные черты свойственны второму представителю южной тайги – мезо-гидроморфным ельникам и сосново-еловым лесам нижних частей склонов и их подножий (группа бгц 5, см. рис. 7 и табл. 9). Эти сообщества приближаются к экстразональному гидроэдафическому климаксу. По общему уровню функционирования (в среднем из 19 параметров) они выходят в разряд метаболитов с максимальными запасами гомеостатичности – резистентной устойчивости, что указывает на их относительно слабую чувствительность к внешним воздействиям. Вместе с тем, в них резко снижены эффективность продукционного процесса и скорость биологического круговорота (о чем можно судить по параметру KY), что связано с весьма малой годичной продуктивностью, а также со слабым разложением лесной подстилки и дробиса. Соответственно минимальные значения здесь принимает упругая устойчивость (IS). Таким образом, данные лесные сообщества не могут служить в заповеднике достаточно репрезентативными объектами биосферного мониторинга – как выявления начальных фитоэкологических эффектов внешних воздействий, так и слежения за последующими лесовосстановительными процессами.

Две крайних экстразональных группы литоэдафических климаксов: липово-осиново-березовые леса на известняках и доломитах (группа 4) и трансэлювиальные сосняки на мощных песках (группа бгц 1), будучи наиболее молодыми образованиям (соответственно первоначальной и промежуточной сукцессионных стадий), обладают минимальными запасами живой фитомассы (BL), но повышенной продуктивностью (PC), а также высокими значениями параметров KR и KE и умеренными – параметра KY , что указывает на их эффективный и достаточно интенсивный биологический круговорот. Соответственно они обладают экстраординарным лесовосстановительным потенциалом (IS), особенно неморальнолесные сообщества литоэдафического климакса (см. табл. 7). Тем не менее, по обобщенному показателю функционирования обе эти фитоценотические группы оказываются в категориях соответственно микроболитов и субмикроболитов, с минимальными значениями как метаболического индекса, так и запасов гомеостатичности (см. рис. 9).

Низкий уровень функционирования (S^m_k) этих сообществ сочетается с их высокой чувствительностью к внешним возмущениям. С точки зрения «удобства» биосферного мониторинга (Соколов, Пузаченко, 1981) эти лесные экосистемы, мо-

жет быть, и наиболее привлекательны, поскольку способны дать выразительную информацию о произошедших нарушениях в растительном покрове данного экорегиона и о последующих эндоэкогенетических сукцессиях. Однако остается открытым вопрос, насколько локальные вещественно-энергетические балансы, построенные на основе экзогенной динамики таких весьма динамичных экосистем, будут отражать гораздо более устойчивую зонально-региональную систему указанных балансов.

Усложнение объектов биосферного мониторинга в Приокско-Террасном заповеднике по сравнению с предложенными ранее методическими положениями (Соколов, Пузаченко, 1981) имеет и свои положительные стороны. Она состоит в возможности рассмотрения экзогенной динамики лесных фитоценозов в системе их *катенарной организации*, которая наиболее ярко проявляется именно в переходные этапы становления растительного покрова как репрезентативного представителя той или иной региональной биоклиматической системы. Учет катенарной организации природных комплексов дает наиболее полное представление о пространственном многообразии фитоценологических и ландшафтных структур в рамках данной биоклиматической системы (Тишков, 2005). Соответственно представляется возможность выявить многообразие их ответной реакции на внешние воздействия – как естественные климатические, так и антропогенные. Такая катенарная организация лесных биогеоценозов и типов леса, как уже было показано, достаточно четко проявляется на территории заповедника. Об этом же говорят и результаты геоботанических исследований (Заугольнова, 2004). Однако работа с такими фитоценологическими объектами, многие из которых весьма далеки от зонального климатика, существенно усложняет саму процедуру ландшафтно-экологического анализа и прогноза.

С другой стороны, катенарный подход позволяет установить степень сохранения зонально-региональной гео(эко-)системой своей *самодостаточности* при внешнем воздействии. Речь идет о том, насколько экзогенные преобразования экосистемы в данном экорегионе ограничены внутренними фитоценологическими переходами, которые обеспечивают ей как *геотопическую*, так и *миграционную ареальную устойчивость* (см. Коломыц, 2015, с. 17-18), без существенных сдвигов в сторону соседних биоклиматических зон. Для подтаежного экорегиона Приокско-Террасного заповедника такие экстраординарные климатогенные сдвиги фитобиоты возможны в сторону как южной или средней тайги, так и северной или южной лесостепи. Подобные прогнозные оценки должны существенно обогатить результаты геосистемного мониторинга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в качестве приоритетных объектов глобального биосферного мониторинга в Приокско-Террасном заповеднике как подтаежном экорегионе могут рассматриваться две группы лесных биогеоценозов: 1) мезоморфные и мезоксеро-морфные сосново-липово-дубовые и сосново-липовые разнотравные и широколиственные леса в широком диапазоне ландшафтных сопряжений (от элювиальных геотопов до трансаккумулятивных); 2) мезо-гидроморфные еловые и елово-сосновые кислотно-зеленомошные леса плоских слабо дренируемых водоразделов (элювиальные). Первая группа биогеоценозов эвритопна, но весьма спорадична, с мелкими разорванными ареалами (см. карту, рис. 1). Она позволит выявить катенарное многообразие локального отклика в подтаежной фитосреде на фоновые

гидро-климати-ческие воздействия. Вторая же группа лесных образований как более монолитная и широко распространенная будет характеризовать данный отклик в условиях трансгрессии экстрazonального биоклиматического режима южной тайги (антропогенной экспансии ели) на территорию подтаежной зоны, вплоть до ее южной границы.

ПРИЛОЖЕНИЕ

(см. Коломыц, 2008)

Перечень параметров функционирования лесных сообществ

a — Фитомассы

- 1— запас древесины (*BW*), т/га;
- 2— скелетная древесно-кустарниковая фитомасса (*BS*), т/га;
- 3— общая живая надземная фитомасса (*BL*), т/га;
- 4— общая надземная масса подроста и подлеска (*BB*), т/га;
- 5— общая зеленая масса (*BV*), т/га;
- 6— зеленая масса напочвенного покрова (*BG*), т/га;
- 7— показатель вертикального распределения зеленой массы (*VV*);
- 8— общая живая фитомасса – надземная и подземная (*BC*), т/га;
- 9— масса лесной подстилки (*ML*), т/га;
- 10 – общая мертвая надземная фитомасса (*BD*), т/га.

б — Продуктивность

- 11 – общая годовая продукция лесного фитоценоза (*PC*), т/га в год;
- 12 – годичный прирост скелетной фитомассы (*PS*), т/га в год;
- 13 – годовая продукция зеленой массы (*PV*), т/га в год.

в — Комплексные показатели биологического круговорота

- 14 – коэффициент экологической эффективности продукционного процесса
($KE = PC/BC$);

- 15 – аллометрический коэффициент – ($KA = \log_2 PC / \log_2 BC$);
- 16 – коэффициент годового оборота фитомассы ($KR = PC / BC$);
- 17 – коэффициент годичной деструкции фитомассы, подстильно-

опадный индекс

($KY = PV / ML$), лет;

- 18 – коэффициент многолетней деструкции фитомассы ($KP = BD / BL$);
- 19 – индекс упругой устойчивости лесного фитоценоза (*IS*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с. – **Анучин Н.П.** Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1982. – **Асаинова Ж.С., Иванов И.В.** Эволюция почв Приокско-Террасного биосферного заповедника // Проблемы эволюции почв. Пущино: Ин-т физико-химич. и биолог. проблем почвоведения, 2003. С. 122-131.

Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с. – **Беручашвили Н.Л.** Геофизика ландшафта. М.: Высшая школа, 1990. 287 с. – **Бобровский М.В., Брынский М.Н.**, ред. Атлас карт Приокско-Террасного заповедника. М.: ООО БИОПРЕСС, 2005. 63 с. – **Бобровский М.В., Ханина Л.Г.** Характеристика сукцессионных процессов в лесной растительности Приокско-Террасного государственного природного заповедника на основе лесоустроительных материалов // Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пущино: Приокско-Террас. биосфер. заповедник, 2005. С. 49-64. – **Быков Б.А.** Геоботанический словарь. Алма-Ата: Изд-во «Наука» Казахской ССР, 1973. 214 с.

Герасимов И.П. Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии Мира. М.: Наука, 1985. 247 с. – **Глазовская М.А.** Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с. – **Глазовская М.А.** Общее почвоведение и география почв. М.: Высшая школа, 1981. 400 с. – **Глазовская М.А.** Биогеохимическая организованность экологического пространства в природных и антропогенных ландшафтах как критерий их устойчивости // Изв. РАН. Сер. географич. 1992. № 5. С. 5-12.

Докучаев В.В. Избранные сочинения. Т. III. Картография, генезис и классификация почв. М.: Гос. изд-во сельскохоз. лит-ры, 1949. 446 с. – **Дюшофур Ф.** Основы почвоведения. Эволюция почв. Пер. с франц. М.: Прогресс, 1970. 573 с.

Залиханов М.Ч., Коломыц Э.Г., Шарая Л.С., и др. Высокогорная геоэкология в моделях. М.: Наука, 210. 487 с. – **Заугольнова Л.Б.** Структура лесных катен в полосе неморально-бореальных лесов // Восточноеропейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 2. М.: Наука, 2004. С. 89-108. – **Заугольнова Л.Б.,** ред. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 2000. 196 с.

Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. Л.: Гидрометеоздат, 1979. 375 с. – **Иванов И.В., Шадриков И.Г., Асаинова Ж.С., Дмитраков Л.М.** Пространственно-временные соотношения почвенного и растительного покровов на границе южной тайги и смешенных лесов в условиях антропогенного воздействия // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука, 2006. С. 78-97. – **Исаченко А.Г.** Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М. Высшая школа, 1965. 327 с

Ковда В.А., Керженцев А.С., Заболоцкая Л.В., Гордеева Е.В. Пространственная и временная изменчивость природной среды экологического региона Центральной России // Биосферные заповедники. Труды II Советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеоздат, 1982. С. 162-163. – **Коломыц Э.Г.** Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на ореальном экотоне Русской равнины // Изв. РАН. Сер. географич. 1995. № 3. С. 37-51. – **Коломыц Э.Г.** Полиморфизм ландшафтно-зональных систем. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1998. 311 с. – **Коломыц Э.Г.** Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003. 371 с. – **Коломыц Э.Г.** Бореальный экотон и географическая зональность: Атлас-монография. М.: Наука, 2005. 390 с. – **Коломыц Э.Г.** Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с. – **Коломыц Э.Г.** Тихоокеанский мегаэкотон Северной Евразии. Часть I. Эволюционная экология бореальных лесов. Raleigh, North Carolina, USA; Lulu Press, 2015. 245 с. – **Коломыц Э.Г., Керженцев А.С., Шарая Л.С.** Аналитические и картографические модели функциональной устойчивости лесных экосистем // Успехи современной биологии. 2015. Т. 135, № 1. С. 127-148. – **Коломыц Э.Г., Сурова Н.А.** Экологическое пространство и устойчивость высокогорно-луговых геосистем // География и природные ресурсы. 2014. № 4. С. 120-131. – **Крауклис А.А.** Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск: Наука, 1979. 232 с. – **Курнаев С.Ф.** Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного Центра. М.: Наука, 1982. 118 с.

Лукина Н. В., Исаев А.С., Крышень А. М., и др. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами. Лесоведение. 2015. № 4. С. 243-254. – **Мамай И.И.** Теоретические итоги изучения ландшафтов центра Русской равнины (динамический аспект) // Изв. Рус. геогр. об-ва. 1999. Т. 131, вып. 6. С. 19-25.

Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Смирнов В.В. и др., ред. М.: Мысль, 1978. 183 с. – **Молчанов А.А.** Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука, 1971. 275 с. – **Морозов Г.Ф.** Учение о лесе. Изд. 7-е. М.;Л.: Гослесбумиздат, 1949. 368 с.

Общесоюзные нормативы для таксации лесов. Справочник / В.В. Загребов, В.И. Сухих, А.З. Швиденко, А.Г. Мошкалев. М.: Колос, 1992. 495 с. – **Одум Ю.** Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с. – **Одум Ю.** Экология. В 2-х т. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. С. 328, 376. – **Осипов В.В.**, ред. Экосистемы теллермановского леса. М.: Наука, 2004. 340 с.

Погребняк П.С. Общее лесоводство. М., 1968. 440 с. – **Полынов Б.Б.** Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 751 с. – Программа и методика биогеоценологических исследований / Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1966. 334 с. – Программа и методика биогеоценологических исследований / Отв. ред. Н.В. Дылис. М.: Наука, 1974. 403 с. – **Пузаченко Ю.Г.** Основы общей экологии. М.: Изд-во МГУ, 1996. 133 с. – **Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.** Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. – **Разумовский С.М., Киселева К.В.** К характеристике растительности Приокско-Террасного государственного заповедника // Экосистемы южного Подмосковья. М.: Наука, 1979. С. 234-245. – **Романова Э.П., Алексеева Н.Н., Глушко Е.В.**, и др. Хроноструктурный анализ современных ландшафтов // Изменение природной среды: глобальный и региональный аспекты. М.: Изд-во МГУ, 1997. С. 88-124. – **Реймерс Н.Ф.** Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 639 с.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности Земного Шара. М.; Л.: Наука, 1965. 253 с.

Свирижев Ю.М. Математические модели в экологии // Число и мысль. М.: Знание, 1982. Вып. 5. С. 16-55. – **Смирнов В.В.** Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах Европейской части СССР. М.: Наука, 1971. 362 с. – **Смирнова О.В.** Общая характеристика сукцессионных процессов в полосе неморально-бореальных лесов // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 2. М.: Наука, 2004. С. 108-118. – **Смирнова О.В., Попадюк Р.В.** Экологический и лемографический анализ растительных сообществ заповедника // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб.: Русское ботаническое о-во, 1999. С. 254-264. – **Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г.** Естественная динамика биогеоценозов как базис экологического мониторинга // Биосферные заповедники. Труды II Советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 8-20. – **Солнцев Н.А.** В защиту закона Докучаева // Ландшафтный сборник. М.: Изд-во МГУ, 1973. С. 5-28. – **Солнцев Н.А.** Учение о ландшафте. Избранные труды. М.: Изд-во МГУ, 2001. 383 с. – **Сочава В.Б.** Исходные положения типизации таежных земель на ландшафтно-географической основе // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. Вып. 2. Иркутск, 1962. С. 14-23. – **Сочава В.Б.** Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3-86. – **Сочава В.Б.** Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с. – **Сукачев В.Н.** Избранные труды. Т. 1-й. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с. – **Сукачев В.Н.** Избранные труды. Т. 3. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука, 1975. 543 с.

Таргульян В.О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука, 1971. 266 с. – **Тишков А.А.** Фитогенные механизмы устойчивости наземных экосистем // Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М.: Ин-т географии АН СССР, 1989. С. 93-103. – **Тишков А.А.** Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 310 с.

Учватов В.П. Геологическое строение и особенности водного режима почвогрунтов пикетов биосферной станции // Экосистемы южного Подмосковья. М.: Наука, 1979. С. 53-69.

Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Прогноз изменения растительного покрова в Приокско-Террасном заповеднике по лесотаксационным данным // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 2. М.: Наука, 2004. С. 131-137.

Шарая Л.С. Предсказательное картографирование лесных экосистем в геоэкологии // Поволж. экол. журн. 2009. № 3. С. 249-257. – **Шарый П.А., Пинский Д.Л.** Статистическая оценка связи пространственной изменчивости содержания органического углерода в серой лесной почве с плотностью, концентрацией металлов и рельефом // Почвоведение. 2013. № 11. С. 1344-1356. – **Шарый П.А., Рухович О.В., Шарая Л.С.** Методология анализа пространственной изменчивости характеристик урожайности пшеницы в зависимости от условий агроландшафта // Агрехимия. 2011, № 2. С. 57-81. – **Широков А.И.** Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов на суглинистых субстратах (на примере южно-таежных лесов Нижегородского Заволжья // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 2. М.: Наука, 2004. С. 118-1125.

Allen D.M. The relationship between variable selection and data augmentation and a method for prediction // Technometrics. 1974. V. 16. P. 125-127.

Montgomery D.C., Peck E.A. Introduction to Linear Regression Analysis. New York: John Wiley & Sons, 1982. 504 p.

Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V. The problem of scale-specific and scale-free approaches in geomorphometry // Geografia Fisica e Dinamica Quaternaria. 2005. V. 28, № .1. P. 81-101.