

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

СОСТОЯНИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ ЛЕСОВ РЕГИОНА С ЭКСТРЕМАЛЬНОЙ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИЕЙ (НА ПРИМЕРЕ ОКСКОГО БАССЕЙНА)

© 2023 г. Э. Г. Коломыц¹ *, Л. С. Шарая², С. М. Севостьянов¹

¹Пушчинский научный центр РАН, Институт фундаментальных проблем биологии, г. Пушкино, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии им. Д.Н. Прянишникова, г. Москва, Россия

*e-mail: egk2000@mail.ru

Поступила в редакцию 07.07.2022 г.

После доработки 09.03.2023 г.

Принята к публикации 24.04.2023 г.

Проведен анализ лесистости, средней сомкнутости крон и индексов функциональной устойчивости лесов Окского бассейна. С учетом гидро-экологической роли лесов эти параметры дифференцированы по воднохозяйственным участкам. Прогрессирующее снижение лесопокрытых площадей, изреживание древостоев и дефолиация крон подтверждают обоснованность отнесения Окского бассейна к территориям Европейской России с катастрофической экологической ситуацией. Почти вся территория широколиственных лесов бассейна (т.е. северная подзона лесостепной зоны) облесена не более чем на 10–20%, с сомкнутостью крон не более 40–50%, что приближает значительную часть лесных массивов к редколесному гемиксерофитному состоянию. С помощью разработанных авторами методов рассчитаны индексы резистентной и пластично-упругой устойчивости лесов и построены соответствующие карты. Установлено, что замещение коренных смешанных и широколиственных лесов вторичными мелколиственными ведет к общему усилению динамичности лесных сообществ: повышается их чувствительности к возмущающим сигналам и ускоряются сукцессионные смены, стремящиеся привести их в прежнее, либо новое устойчивое состояние. Проведена ординация лесных формаций Окского бассейна по градиентам индексов резистентной и упруго-пластичной устойчивости. Подавляющее большинство формаций характеризуются высокой чувствительностью к сигналам внешних возмущений, но в то же время – достаточно развитыми механизмами экогенетических сукцессий, олицетворяющих их упруго-пластичную устойчивость. Это свидетельствует о высоком лесовосстановительном потенциале деградированных земель Окского бассейна.

Ключевые слова: лесные экосистемы, спутниковое зондирование, картографирование, лесистость, сомкнутость крон, резистентная и пластично-упругая устойчивость

DOI: 10.31857/S0033994623020073, **EDN:** ZMYBKT

Одним из трех мировых центров дестабилизации глобальной окружающей среды, где сформировалось единое пространство с полностью нарушенным лесным покровом площадью в несколько миллионов квадратных километров и где местами сохранилось не более 5–10% естественных экосистем [1], является Среднее Поволжье и в особенности его наиболее антропогенно измененная часть – Окский бассейн. В системе районирования территории России по остроте экологической ситуации [2] Окский бассейн относится к территориям с *катастрофической ситуацией*, на которых антропогенные нагрузки превышают нормативные величины и экологические требования. Это привело к истощению природных ресурсов, с потерей более 50% фитомассы, а также к значительной утрате генофонда и уникальных природных объектов [1].

Даже в таежной зоне Русской равнины к началу 90-х гг. прошлого столетия осталось ненарушенной немногим более 60% лесных территорий. В результате на территории Европейской России произошли кардинальные биоклиматические изменения зонального масштаба: "... распахка черноземной полосы ... привела фактически к объединению степной и лесостепной зон в единую пахотно-степную зону с лесами, сохранившимися в балках и долинах рек. Зоны широколиственных и смешанных лесов Русской равнины превратились в пахотно-лесную зону" [3, с. 70].

Окский бассейн составляет около 0.2% суши Земли, и его лесной покров в настоящее время составляет менее 1% площади лесов России. Общие запасы углерода по всем лесам нашей страны оцениваются величинами от 24.4 до 32.9 Гт [4]. Следовательно, на 1% площади российских лесов

приходится в среднем 2.86 Гт углерода, что почти в два раза больше суммарного углеродного запаса в лесах Окского бассейна (1.48 Гт). Такова общая потеря этими лесами ресурсов по биотической регуляции окружающей среды.

По имеющимся данным [5, 6], за период с конца XVII в. и до 1914 г. общая облесенность Средней полосы Европейской России сократилась с 50 до 32% (за счет вырубки лесов, главным образом в южных лесостепных районах). За последнее 30-летие XX века средняя лесистость Верхневолжско-Окского региона снизилась: в подзоне южной тайги – с 75 до 61%, в зоне смешанных лесов – с 65 до 40%, в подзоне широколиственных лесов – с 50 до 25% и менее. В настоящее время преобладают территории с лесистостью от 0–10 до 25%. Существенные ухудшения, произошедшие в лесном хозяйстве страны за этот период, в частности 2–2.5-кратное сокращение деятельности по сохранению и расширенному воспроизводству коренных лесов, созданию лесных культур и лесоразведению на сельскохозяйственных землях, значительно осложнили проблему перехода к устойчивому управлению лесами [7]. В полной мере это относится и к лесам Окского бассейна.

Структурно-функциональное “расшатывание” лесной экосистемы ведет к негативным изменениям в водном балансе лесопокрытой территории – прежде всего к переводу значительной части почвенно-грунтового стока в сток поверхностный и к изменению соотношений расходных статей водного баланса (суммарного испарения и стока), что нарушает устойчивость годового водного режима всего речного бассейна, с развитием эрозионных процессов [8, 9 и др.]. В условиях избыточного атмосферного увлажнения сплошные рубки леса приводят к заболачиванию территорий, а при недостатке влаги – вызывают общее падение годового стока, с обмелением и даже исчезновением малых и средних водотоков. Так, вследствие “неистощимого и расширенного лесопользования”, а также интенсивной распашки за последние 130 лет Подмоскovie потеряло 28% своих рек, а в лесостепной зоне Окского бассейна площадь смытых пахотных почв достигла 10–20% [10]. При интенсивном загрязнении атмосферы и почвы (особенно в условиях высокоурбанизированной среды) ведущая роль в биологическом круговороте переходит от автотрофного биогенеза (анаболизма) к детритной ветви (катаболизму), что является одной из форм адаптации лесного сообщества к геохимическому воздействию с целью поддержания своей устойчивости [11].

Таким образом, дальнейшее сохранение и возобновление лесных ресурсов на территории Окского бассейна, входящего в демографическое и индустриальное “ядро” Европейской России, не-

обходимо отнести к числу актуальных экологических проблем нашей страны. Важное место в решении этой проблемы может занять оценка современной лесистости территории бассейна, а также устойчивости коренных и вторичных лесов к внешним воздействиям. Анализ устойчивости лесов, особенно применительно к лесодефицитным территориям, имеет прямое отношение к решению научно-практических задач сохранения лесных (а с ними и водных) ресурсов. Еще Г.Ф. Морозов [12] ставил перед лесоводами задачу такого рационального лесопользования, при котором лес мог сохранить свою “биологическую устойчивость и производительность” с возможностью быстрого естественного возобновления коренных типов леса, которые отличаются, как он полагал, более высокой устойчивостью по сравнению с их антропогенными дериватами.

Устойчивость представляет собой кульминационную точку всех экологических зависимостей [13]. Значение устойчивости как экологического синтеза определяется тем, что данное свойство природной среды является замыкающим звеном в сети межкомпонентных связей, определяющих функциональную организацию экосистем. На параметрах устойчивости концентрируется наибольшее число значимых ландшафтно-экологических связей, что и обуславливает высокую индикаторную способность этих параметров [14].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Рассматриваемые нами единицы растительного покрова взяты из Геоботанических карт Европейской России, созданных 70–80-х гг. прошлого столетия [15, 16]. Эти геоботанические материалы не потеряли своей актуальности до настоящего времени. Установлено, что за период 1968–2008 гг. в Европейской части России площади земель, покрытых и не покрытых лесом, изменились на 6–8% (что едва превышает точность самого геоботанического картографирования) [17]. Несущественные изменения произошли и в породной структуре лесов. Доля хвойных пород в составе покрытых лесом земель снизилась на 4%, а доля мягколиственных пород увеличилась на 5%, что означало некоторое “... снижение доли коренных, хозяйственно ценных хвойных и твердолиственных пород”. В целом же “породная структура твердолиственных лесов ... оставалась относительно стабильной” [17, с. 39]. Незначительно изменилось также соотношение площадей с различной возрастной структурой лесов. Некоторые сдвиги коснулись лишь наиболее молодых и приспевающих древостоев.

Надежная наземная информация об изменении состояния лесов России за первое 10-летие XXI в. отсутствует, поскольку были учтены не более 70% площадей лесов страны [7]. По спутнико-

вым же данным, в течение 2000–2015 гг. площадь лесов России сократилась всего на 2,4%, причем у темнохвойных, светлохвойных и лиственных пород это уменьшение составило соответственно 7,8, 1,9 и 5,8% [19].

Новейшая “Карта лесных экосистем Северной Евразии”, составленная по спутниковым данным SPOT-Vegetation [18, 20] не могла быть использована. Легенда к этой карте включает несколько классов и 18 типологических единиц фитоценологических ареалов, которые авторами названы “типами растительности”. Для лесной зоны выделены шесть таких “типов”: 1) хвойные вечнозеленые; 2) лиственные вообще, с разделением на твердо- и мягколиственные; 3) смешанные с преобладанием хвойных; 4) смешанные; 5) смешанные с преобладанием лиственных; 6) хвойные листопадные. Подобная классификация лесов имеет скорее лесопромышленное, нежели лесоведческое предназначение, что затрудняет интерпретацию этой карты в свете классических законов лесной биогеоценологии [21]. Такие категории лесов не соответствуют принятому в традиционной геоботанике содержательному смыслу понятий “классы растительных формаций” и “типы растительности” [22]. В особенности это касается необходимого для нашего анализа разделения лесов на коренные (первичные) и производные (вторичные), что совершенно отсутствует в карте лесов, построенной по спутниковым данным.

Анализ состояния и устойчивости лесного покрова Окского бассейна проведен по его воднохозяйственным участкам (ВХУ), что ассоциировалось с известной гидро-экологической ролью леса [8, 12]. Согласно Водному кодексу России, воднохозяйственный участок – это часть речного бассейна, имеющая характеристики, позволяющие установить лимиты забора водных ресурсов из водного объекта и другие параметры водопользования.

Для определения площадей, занятых лесами в ВХУ Окского бассейна, были использованы спутниковые данные [23], которые получены с аппарата SPOT4-VEGETATION и обработаны в рамках проекта Объединенного Центра Европейской Комиссии GLC 2000 (Global Land Cover). Эти материалы находятся на сайте Института космических исследований РАН.

С помощью трех ГИС программ: ArcView, Аналитическая ГИС Эко [24] и MapInfo был произведен импорт данных по лесистости и сомкнутости крон, а также перевод их в нужные форматы. Это позволило выполнить картографические преобразования указанных данных для совмещения их с картой Окского бассейна и воднохозяйственными участками. Каждый элемент матрицы лесов в исходных материалах представлял квадрат со стороной около 360 м с идентификатором, который различал упомянутые выше 6 “типов” леса, выде-

ленных по спутниковым данным [20] по преобладающим породам, а внутри каждого из них – редкостойные и сплошные лесные массивы. Для определения лесистости в каждом ВХУ рассчитывалось число элементов матрицы, в которых наблюдался лес, по данным [22], и определялась покрытая лесами площадь. Процент площади ВХУ, занятой лесом, определяет показатель лесистости (рис. 1).

Для формирования карты сомкнутости крон использовались глобальные спутниковые данные MODIS-VEGETATION по растительному покрову планеты, подготовленные NASA и Institute for Advanced Computer Studies of University of Maryland [24]. Было произведено преобразование этих матричных данных в матрицу сомкнутости крон деревьев с элементами 500×500 м. Затем проводилось объединение полученных данных с картой ВХУ Окского бассейна. Это позволило провести расчет и картографирование средних значений сомкнутости крон по 45 воднохозяйственным участкам (рис. 2). Диапазоны интервалов значений сомкнутости крон определялись по средним значениям, рассчитанным для каждого ВХУ с тем, чтобы сомкнутость крон по всем ВХУ бассейна можно было сравнивать визуально.

Известные в ландшафтной экологии подходы к оценке устойчивости природных комплексов остаются преимущественно качественными, с такими дефинициями, как “устойчивость слабая, средняя, высокая” и т.п. [11, 25]. Нами был применен более строгий количественный подход, опирающийся на такие характеристики малого биологического круговорота, которые, с одной стороны, вносят основной вклад в устойчивость гео(эко-)системы, а с другой, – вполне доступны для измерений и получения массового эмпирического материала [15, 26].

Прежде всего, необходимо различать *два альтернативных типа устойчивости экосистем*, по Ю. Одуму [27] – *резистентную* и *упруго-пластичную*. Резистентная устойчивость характеризует степень чувствительности экосистемы к первоначальным сигналам внешних воздействий. Система начинает трансформироваться, когда сигнал превышает определенный порог ее чувствительности. Упруго-пластичная же устойчивость характеризует способность системы к восстановлению равновесия, нарушенного воздействием, т.е. к определенному возврату характеристик метаболизма к их прежним значениям, либо к частичному или полному переходу системы в новое устойчивое состояние. В последнем случае проявляются свойства пластичности экосистемы, обусловленные механизмами адаптации [28]. Упруго-пластичная устойчивость проявляется в динамике как экогенетических (восстановительных), так и экзогенных сукцессий, согласно работам В.Н. Сукачева [21].

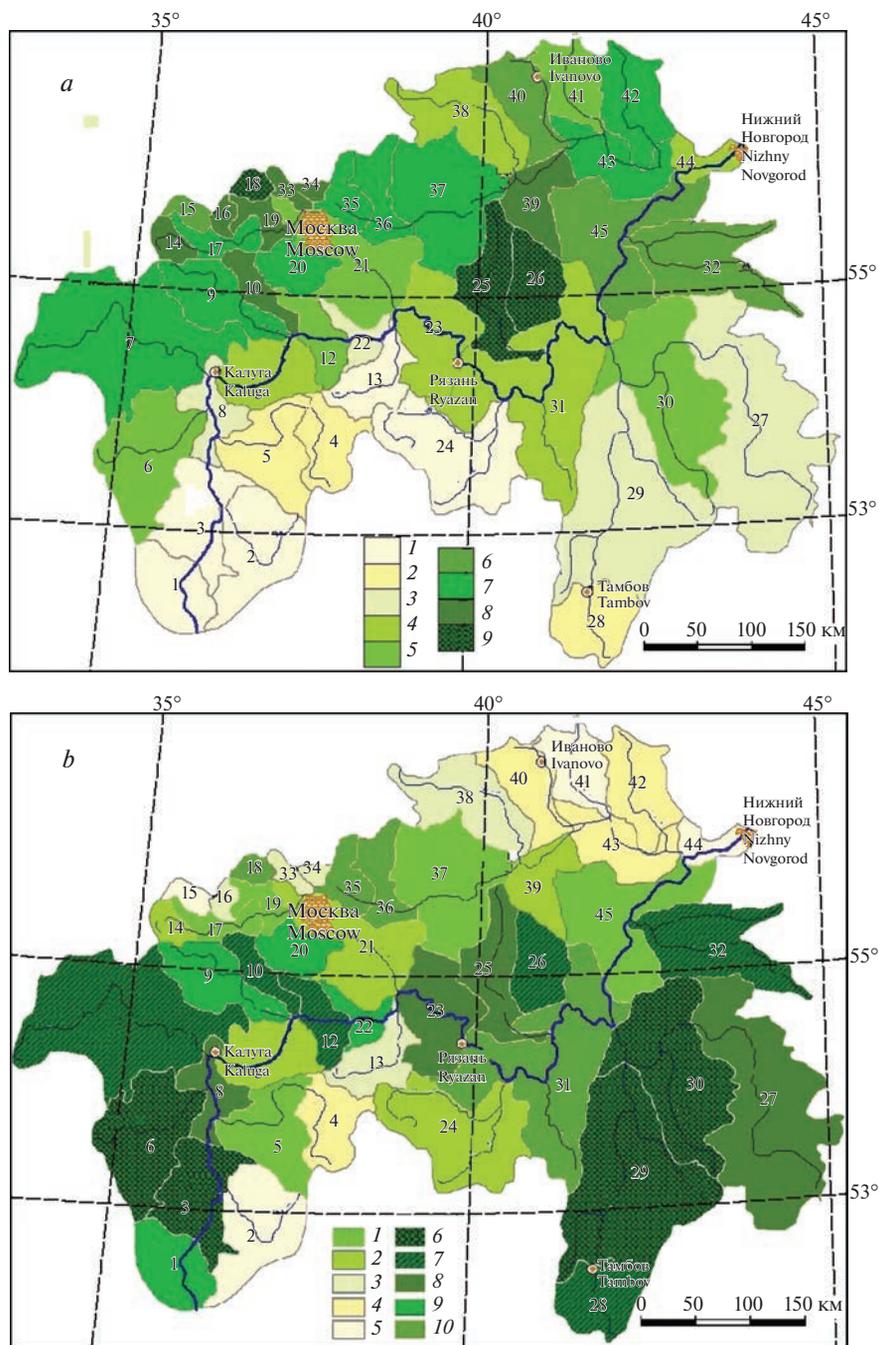


Рис. 1. Лесопокрытая площадь (а) и средняя сомкнутость крон (б) в пределах воднохозяйственных участков Окского бассейна. Площадь, занятая лесом, %: 1 – 2.4–10; 2 – 10–20; 3 – 20–30; 4 – 30–40; 5 – 40–50; 6 – 50–60; 7 – 60–70; 8 – 70–80; 9 – 80–83.7.

Средняя сомкнутость крон, %: 1 – 38.5–44.3; 2 – 44.3–45.6; 3 – 45.6–47.9; 4 – 47.9–49.4; 5 – 49.4–50.4; 6 – 50.4–52.3; 7 – 52.3–54.2; 8 – 54.2–56.1; 9 – 56.1–59.2; 10 – 9.2–63.6.

1, 2, 3, ... – номера воднохозяйственных участков.

Fig. 1. Wooded areas (a) and average canopy density (b) within the limits of water management areas of the Oka River basin.

Wooded areas, %: 1 – 2.4–10; 2 – 10–20; 3 – 20–30; 4 – 30–40; 5 – 40–50; 6 – 50–60; 7 – 60–70; 8 – 70–80; 9 – 80–83.7.

Average canopy density, %: 1 – 38.5–44.3; 2 – 44.3–45.6; 3 – 45.6–47.9; 4 – 47.9–49.4; 5 – 49.4–50.4; 6 – 50.4–52.3; 7 – 52.3–54.2; 8 – 54.2–56.1; 9 – 56.1–59.2; 10 – 9.2–63.6.

1, 2, 3, ... – numbers of the water management areas.

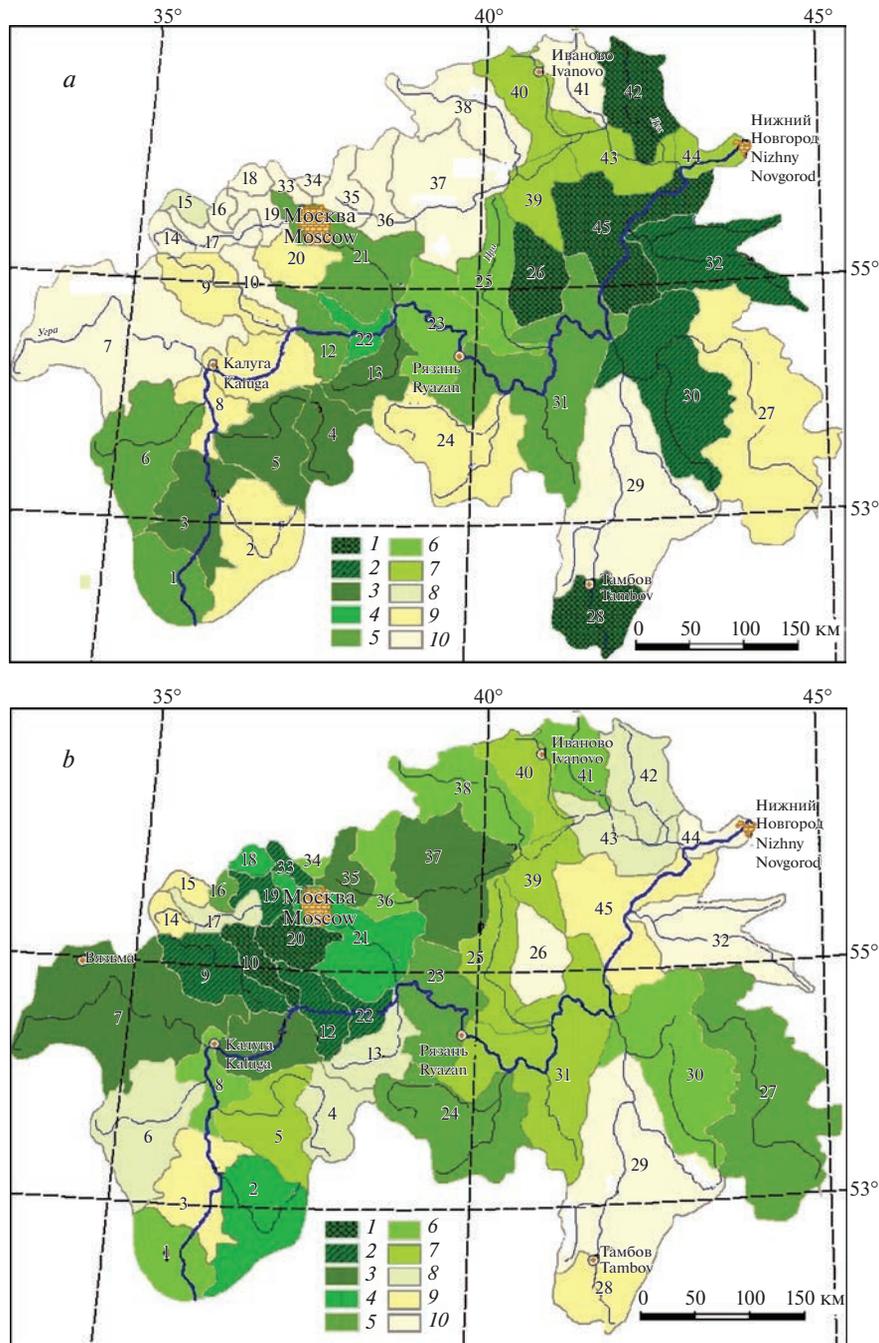


Рис. 2. Средние значения индексов резистентной (а) и упруго-пластичной (б) устойчивости лесных формаций Окско-го бассейна по воднохозяйственным участкам.

Индексы резистентной устойчивости: 1 – 0.245–0.283; 2 – 0.283–0.310; 3 – 0.310–0.340; 4 – 0.340–0.384; 5 – 0.384–0.395; 6 – 0.395–0.419; 7 – 0.419–0.420; 8 – 0.420–0.475; 9 – 0.474–0.514; 10 – 0.514–0.558.

Индексы упруго-пластичной устойчивости: 1 – 0.40–0.491; 2 – 0.491–0.506; 3 – 0.506–0.516; 4 – 0.516–0.531; 5 – 0.531–0.549; 6 – 0.549–0.563; 7 – 0.563–0.569; 8 – 0.569–0.597; 9 – 0.597–0.652; 10 – 0.652–0.654.

1, 2, 3, ... – номера воднохозяйственных участков.

Fig. 2. Mean values of resistance (a) and elastic-plastic stability of forest formations of the Oka River basin in relation to the water management areas.

Index of the resistance stability: 1 – 0.245–0.283; 2 – 0.283–0.310; 3 – 0.310–0.340; 4 – 0.340–0.384; 5 – 0.384–0.395; 6 – 0.395–0.419; 7 – 0.419–0.420; 8 – 0.420–0.475; 9 – 0.474–0.514; 10 – 0.514–0.558.

Index of the elastic-plastic stability: 1 – 0.40–0.491; 2 – 0.491–0.506; 3 – 0.506–0.516; 4 – 0.516–0.531; 5 – 0.531–0.549; 6 – 0.549–0.563; 7 – 0.563–0.569; 8 – 0.569–0.597; 9 – 0.597–0.652; 10 – 0.652–0.654.

1, 2, 3, ... – numbers of the water management areas.

Оба типа потенциальной устойчивости лесных экосистем оценивались нами на основе двух комплексных дискретных параметров метаболизма, согласно [27, 28], – коэффициента годового оборота надземной фитомассы ($KR = PV/BL$) и подстилично-опадного индекса ($KY = PV/ML$). Здесь PV – годовая продукция зеленой массы, BL – общая живая надземная фитомасса, ML – масса лесной подстилки. Оба параметра служат мерами начальной обеспеченности продвижения органического вещества (и энергии) по все трофической цепи и, следовательно, характеризуют “работу” растительного вещества по устойчивому функционированию всей экосистемы.

Мера устойчивости экосистемы находилась путем исчисления территориальных вариаций некоторой функции состояния экосистем в пределах определенной статистической выборки. Индекс упруго-пластичной устойчивости $I_{упр}$ элементарной лесной экосистемы (биогеоценоза) рассчитывался как мера i -го евклидова расстояния от ее оптимального функционального состояния по формуле:

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

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

Индекс устойчивости, таким образом, оценивался в безразмерных единицах. Если $KR_i \rightarrow KR_{max}$ и $KY_i \rightarrow 0$ то $I_{упр} \rightarrow 1$. Аналогично вычислялся индекс потенциальной резистентной устойчивости $I_{рез}$ лесного биогеоценоза. В этом случае за оптимумы принимались минимальное значение KR и максимальное – KY . Индекс резистентной устойчивости стремится к единице при $KR_i \rightarrow KR_{min}$ и $KY_i \rightarrow KY_{max}$. Поскольку минимальные и максимальные значения KR и KY берутся из конкретной статистической выборки, то очевидно, что каждый из индексов характеризует не абсолютную, а относительную устойчивость экосистемы в пределах территории, которой эта выборка соответствует.

Аналитическое и картографическое моделирование устойчивости единиц растительности Окского бассейна проведено путем построения их дискретных эмпирико-статистических моделей, по классификации [31]. Были использованы материалы крупномасштабных ландшафтно-экологических съемок, проведенных в 1987–1996 гг. по специально разработанной методике на шести экспериментальных полигонах, расположенных на территории Окского бассейна [15]. Полигоны охватывают практически весь спектр зональных экосистем бассейна – от южной полосы подтаежной зоны до подзоны южной лесостепи.

Материалы, собранные на экспериментальных полигонах, позволили рассчитать и закарти-

ровать параметры устойчивости лесных сообществ в ранге биогеоценозов и их групп. Переход с локального уровня оценок устойчивости лесов на региональный осуществлялся с помощью метода *индукционно-иерархической экстраполяции*, который использует непосредственно материалы полевых ландшафтно-экологических съемок [15]. Процедура экстраполяции основана на эмпирически установленном явлении полизональности локальных экосистем как формы их реакции на глобальные изменения климата [15] и на использовании новых методов геоморфометрической статистики [31]. Локальные зональные системы состоят из векторных рядов плакорных биогеоценозов, отражающих зонально-региональный фон данной территории, и экстразональных топоэкоцистем, как представителей других зональных типов географической среды. Такие ряды должны быть адекватны вектору прогнозируемых изменений климата, с тем чтобы имитировать основные направления экосистемных перестроек.

Каждый тип/подтип единиц растительного покрова, выделенный на мелкомасштабной геоботанической карте, идентифицировался определенной группой биогеоценозов из их плакорно-экстразонального ряда (табл. 1). Затем каждый ареал данной единицы растительного покрова, представленный как *поливекторное множество мезокатен*, дробился на региональные типы местоположений, т.е. мезогеотопы – от элювиального и трансэлювиального типов до аккумулятивного и супераккумулятивного, согласно ландшафтно-геохимической классификации [33, 34]. Создавалась промежуточная карта типов мезоместоположений на всю лесопокрытую площадь региона. Принимая, согласно концепции ландшафтных сопряжений Б.Б. Полынова, мезокатену в качестве гомоморфного образа микрокатены, разносили имеющиеся биогеоценозы всех выделенных групп из каждого экспериментального полигона по мезогеотопам соответствующего ему геоботанического ареала. Полученная таким образом региональная фито-катенарная мозаика территории Окского бассейна насыщалась индексами резистентной и упругой устойчивости растительных формаций (табл. 2).

Наконец, по каждому водохозяйственному участку бассейна рассчитывались средневзвешенные значения $I_{упр}$ и $I_{рез}$ в соответствии с площадной долей участия в этом ареале тех или иных единиц растительного покрова. “Весами” служили доли (относительные площади) этих ареалов в пределах данного ВХУ. Эти доли рассчитывались средствами ГИС MapInfo. Сумма отвечающих долям весовых коэффициентов (“весов”) равнялась единице. Каждому ВХУ приписывалось средневзвешенное значение индекса резистентной (или упруго-пластичной) устойчивости. Для формирования карт средних по ВХУ значений индексов

Таблица 1. Пример индукционно-иерархической экстраполяции групп лесных фитоценозов подтаежного елово-широколиственного биома (политон Зелёный Город) на зонально-региональные картируемые типологические единицы растительного покрова
Table 1. Sub-taiga spruce-broadleaf biome (Zeleny Gorod test site). An example of induction-hierarchical extrapolation of groups of forest phytocoenoses to zonal and regional mapped typological land cover units

Номер пробной площади Sample plot number	Экспозиция Exposition	Тип местоположения Type of site	Зональная группа фитоценоза Zonal group of phytocoenosis	Типологические единицы растительного покрова*, соответствующие растительному сообществу данного биогеоценоза Typological units of vegetation cover* corresponding to plant community of a given biogeocoenosis
33	Гориз. Horizontal	Трансаккумулятивный Trans-accumulative	Бореальная таежная Boreal taiga	Североевропейские среднетаежные еловые кустарничково-зеленомошные леса North European middle taiga spruce-shrub-green moss forests
1	С N	Элювиальный Eluvial	Бореальная таежная Boreal taiga	Североевропейские южнетаежные еловые кустарничково-травяные леса, с участием неморальных элементов North European southern taiga spruce-shrub-grass forests with nemoral species
39	ЮЮВ SSE	Транзитный Transit	Неморально-бореальная Nemoral-Boreal	Предуральские южнетаежные пихтово-еловые леса, неморальнотравяно-кисличные, с участием липы Cis-Ural southern taiga fir-spruce forests, nemoral-grass-oxalis, with linden
20	ЮВ SE	Трансэлювиальный Transeluvial	Бореально-неморальная Boreal-Nemoral	Подтаежные широколиственно-еловые неморальнотравяные леса Sub-taiga broadleaf-spruce nemoral grass forests
47	Гориз. Horizontal	Трансэлювиальный Transeluvial	Бореальная боровая Boreal pine Forest	Североевропейские средне- и южнетаежные сосновые (с примесью ели и березы) зеленомошные и кустарничковые леса North European middle and southern taiga pine (with admixture of spruce and birch) green moss and shrub forests
11	ЮЗ SW	Транзитный Transit	Неморально-бореальная Nemoral-Boreal	Североевропейские подтаежные широколиственно-сосновые леса, с елью, лещиновыми, разнотравно-злаковые North European sub-taiga broadleaf-pine forests, with spruce, hazel, forb-grass
19	Гориз. Horizontal	Элювиальный Eluvial	Неморальная Европейская Nemoral European	Среднерусско-приволжские северные (с примесью ели) дубовые и липово-дубовые неморальнотравяные леса Central Russian Volga northern (with admixture of spruce) oak and linden-oak nemoral grass forests
14	Гориз. Horizontal	Элювиальный Eluvial	Неморальная Евроазиатская Nemoral Eurasian	Уральские горные и предгорные кленово-липово-дубовые злаково-высокотравно-папоротниковые леса Ural mountain and piedmont maple-linden-oak grass-tall grass-fern forests
8	Гориз. Horizontal	Трансаккумулятивный Trans-accumulative	Неморальная Евроазиатская Nemoral Eurasian	Среднерусские липовые, с примесью дуба, клена, ильма, злаково-разнотравные леса Central Russian linden, with an admixture of oak, maple, elm, grass-forb forests

Примечание. *Даны по Грибова и др. [41].
 Note. *Given after Gribova et al. [41].

Таблица 2. Средневзвешенные нормы резистентной и упруго-пластичной устойчивости разных типологических единиц растительности на территории Окского бассейна
Table 2. Taxonomic (weighted average) norms of resistance and elastic-plastic stability for different typological units of vegetation of the Oka River basin

Региональные конгломерации формаций и групп формаций Regional conglomerations of formation groups and formations	Формации и группы формаций Formations and groups of formations	Картируемые типологические единицы растительного покрова* Mapped typological land cover units*	Индекс устойчивости Stability index	
			резистентной resistance	упруго-пластичной elastic-plastic
Северо-европейские еловые леса North European spruce forests	а). Еловые южнотаежные и широколиственно-еловые (подтаежные) леса и производные сообщества на их месте Spruce southern taiga and broadleaf spruce (sub-taiga) forests and derived communities in their place	1 (48 б). Ельники южнотаежные зеленомошно-кустарничковые Southern taiga green moss—dwarf shrub—spruce forests 2 (50, 51). Южнотаежные березняки и осинники, лесные угодья Southern taiga birch and aspen forests and forest lands 3 (52). Ельники с сосной, сложенные, неморально-травяные Multilayered nemoral-grass—spruce forests with pine 4 (53). Широколиственно-еловые неморально-травяные леса Broadleaf—spruce nemoral grass forests 5 (54). Березово-черноольховые с елью болотно-крупнотравные леса Tall-grass birch—black alder bog forests with spruce 6 (55). Подтаежные березняки и осинники, неморально-травяные Nemoral grass subtaiga birch and aspen forests 7 (56). Подтаежные фрагментарные лесные угодья Sub-taiga fragmentary forest lands	0.568 0.310 0.606 0.338 0.270 0.247 0.268	0.390 0.567 0.284 0.460 0.627 0.671 0.652

Таблица 2. Продолжение

Региональные конгломерации и групп формаций Regional conglomerations of formation groups and formations	Формации и группы формаций Formations and groups of formations	Картируемые типологические единицы растительного покрова* Mapped typological land cover units*	Индекс устойчивости Stability index	
			резистентной resistance	упруго-пластичной elastic-plastic
Северо-европейские сосновые и широколиственные леса North European pine and broadleaf-pine forests	б) Сосновые средне- и южнотаежные леса Pine middle and southern taiga forests	8 (76). Сосняки, с елью и березой, кустарничково-зеленомошные Dwarf shrub—green moss pine forests with spruce and birch	0.446	0.398
		9 (78). Сосняки, с березой, кустарничковые долгомошно-сфагновые Dwarf shrub— <i>Polytrichum</i> — <i>Sphagnum</i> pine forests with birch	0.388	0.587
		10 (76 ¹). Сосняки зеленомошные и сфагновые, с верховыми болотами Green moss and <i>Sphagnum</i> pine forests with raised bogs	0.468	0.485
		11 (76 ³). Сосняки с елью, зеленомошно-сфагновые, с евтрофными болотами Pine forests with spruce, green moss-sphagnum, with eutrophic bogs	0.384	0.601
	е) Широколиственно-сосновые леса и производные сообщества на их месте Broadleaf—pine forests and derived communities in their place	12 (79, 80). Березняки травяно-кустарничковые, лесные угодья Birch forests grass—shrub, forest lands	0.268	0.322
		13 (81). Сосняки кустарничково-травяные с дубом и липой в подлеске Pine forests dwarf—herbaceous, with oak and linden in the undergrowth	0.514	0.434
		14 (84). Широколиственно-сосновые леса чернично-разнотравно-злаковые Broad—leaved—pine forests of blueberry—forb—grass	0.419	0.457
		15 (81 ¹). Сосняки мохово-кустарничково-травяные и лишайниковые Moss—dwarf shrub—grass and lichen pine forests	0.475	0.445

Таблица 2. Продолжение

Региональные конгломерации формаций и групп формаций Regional conglomerations of formation groups and formations	Формации и группы формаций Formations and groups of formations	Картируемые типологические единицы растительного покрова* Mapped typological land cover units*	Индекс устойчивости Stability index	
			резистентной resistance	упруго-пластичной elastic-plastic
Восточно-европейские широколиственные леса East European broadleaf forests		16 (81 ²). Сосняки кустарничково-травяные, с евтрофными болотами Pine forests shrub–grass, with eutrophic bogs	0.300	0.547
		17 (85). Березняки и осинники, местами с широколиственными породами Birch and aspen forests, in places with broad-leaved species	0.395	0.536
		18 (86). Фрагментарные подтаежные лесные угодья Fragmented subtaiga forest lands	0.274	0.565
		19 (118 а). Дубовые и липово-дубовые леса северные, с примесью ели Northern oak and linden–oak forests with spruce	0.420	0.500
		20 (118 б). Дубовые и липово-дубовые леса южные, остепненные Southern steppified oak and linden–oak forests	0.245	0.609
	21 (118 в). Приволжские, дубовые и липово-дубовые осветленные леса Light oak and linden–oak forests of the Volga River Region	0.311	0.541	
	22 (118 г). Приволжско-заволжские липово-дубовые осветленные леса Volga–Zavolzhsky linden–oak clarified forests	0.398	0.567	
	24 (120 а). Липняки, с дубом и вязом, разнотравно-злаковые, мезофитные Mesophytic forb–grass linden forests with oak and elm	0.320	0.517	
	25 (121). Осинники и березняки Aspen and birch forests	0.283	0.540	

Таблица 2. Продолжение

Региональные конгломерации и групп формаций Regional conglomerations of formation groups and formations	Формации и группы формаций Formations and groups of formations	Картируемые типологические единицы растительного покрова* Mapped typological land cover units*	Индекс устойчивости Stability index	
			резистентной resistance	упруго-пластичной elastic-plastic
Пристепенные и степные широколиственные и сосновые леса Steppified and steppe broad-leaf forests	д) Островные и байрачные леса в типичной (луговой) и южной лесостепи Outlier and ravine forests in typical (meadow) and southern forest-steppe	26 (87). Широколиственно-сосновые леса, со степными кустарниками Broadleaf-pine forests with steppe bushes	0.558	0.463
		27 (88, 89). Сосново-березовые остепненные леса, лесные угодья Pine-birch steppified forests and forest lands	0.540	0.295
		28 (119 б). Среднерусские дубняки, остепненные, разреженные Steppified sparse Central Russian oak forests	0.436	0.563
		30 (122). Островные и байрачные леса среди сельскохозяйственных полей Outlier and ravine forests surrounded by agricultural lands	0.310	0.371
е) Южнотаежные, подтаежные и неморальные лесоболотные комплексы Southern taiga, sub-taiga and nemoral forest-bog complexes		31 (203, 204, 205 б). Заболоченные хвойные леса Bog coniferous forests	0.371	0.51
		32 (219, 223 а). Лесные болота Forest bogs	0.323	0.544
		33 (107). Заболоченные неморальные леса Bog nemoral forests	0.248	0.656
ж) 34 (234, 236). Неморальные поймы Nemoral floodplains			0.340	0.559

Примечание. * В скобках указаны номера выделов по Карте растительности Европейской части СССР [16, 41].
Note. * In parentheses are the numbers of sections according to the Vegetation Map of the USSR [16, 41].

устойчивости были использованы оцифрованные по Карте растительности Европейской части СССР [15] значения таксономических норм этих индексов для ареала каждой единицы растительного покрова. Средние значения индексов по территории Окского бассейна составляют: для $I_{рез}$ — 0.358, для $I_{упр}$ — 0.540.

Данные о высотах земной поверхности бассейна р. Оки взяты из проекта SRTM НАСА. Значения средних многолетних характеристик климата, полученные из базы данных WordClim [34] и усредненные за 50 лет (1950–2000 гг.), преобразованы в матрицы с шагом 600 м в проекцию Каврайского для Европейской части России. По матрице были рассчитаны морфометрические величины по методике, описанной в работе [31]. Для выявления связей индексов устойчивости с климатом и рельефом путем расчета уравнений множественной регрессии использовали программу “Аналитическая ГИС Эко” [24].

В настоящей работе использовалась линейная множественная регрессия вида:

$$X = a \times Y_1 + b \times Y_2 + c \times Y_3 + d, \quad (2)$$

где X есть индекс устойчивости; Y_1 , Y_2 и Y_3 — три линейно независимых фактора; a , b , c , d — коэффициенты регрессии, вычисляемые при сравнении измеренных значений X и рассчитанных значений Y . Методика решения уравнения (1) описана в работе [36]. Этот подход позволяет выделять ведущие предикторы из общего числа факторов. Нормирование факторов Y на диапазон от 0 до 1 в уравнении (3) позволяет оценивать вклад каждого из них в устойчивость лесных формаций по относительным значениям коэффициентов регрессии a , b , c [36].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общее состояние лесного покрова. На основе обработки спутниковых данных по цифровой карте лесов [23] установлено, что только немногим более 43% территории бассейна Оки занято лесными массивами, причем не только сплошными, но и редкостойными (рис. 1а). Воднохозяйственные участки северо-западной и северной частей территории бассейна более всего покрыты лесами (от 50 до 82.7%). Наименьшие площади лесов имеют юго-западная, южная и юго-восточная части бассейна (от 2.4 до 40%). Между этими полосами располагаются участки с площадью лесов от 40 до 50%.

Сомкнутость крон древостоев в среднем по бассейну составляет 50.7% и колеблется от 38–45 до 56–63% (рис. 1б). Очевидно, значительная часть лесных массивов приближается к редколесному гемиксерофитному состоянию в понимании В.З. Гулисашвили [38]. Даже в последней чет-

верти XX в. по всему лесостепному правобережью Оки средняя относительная полнота насаждений составляла около 0.7 [5]. Общее изреживание древостоев и дефолиация крон стали результатом грибных болезней деревьев, поражения их энтомофагами и усыхания отдельных пород (в частности ели и дуба), а также следствием лесохозяйственных стрессов [6].

Значения сомкнутости крон древесного полога леса в целом не связаны с площадью самого лесного покрова на ВХУ. Наибольшая сомкнутость полога леса (от 56.1 до 63.6%) наблюдается в самой западной и юго-восточной частях бассейна. На западе это — левобережье верхнего течения Оки (ВХУ 3, ВХУ 6, ВХУ 7), покрытое сосновыми и широколиственно-сосновыми лесами и их производными, а также мелколиственными дериватами на месте ельников. На юго-востоке — это весь бассейн р. Цны (за исключением бассейна р. Мокши) и бассейны рр. Теша и Сережа.

Судя по геоботанической карте [17], уже более 30 лет назад в Окском бассейне еловые и еловошироколиственные леса занимали 2% площади; сосновые и широколиственно-сосновые — 31%; широколиственные — 6%; мелколиственные — 47%; пойменные — 11%; болотные — 3%. В целом по территории Европейской России за период 1961–2000 гг. произошел общий рост лесистости [7], однако в бореальном поясе площади мелколиственных лесов выросли в два раза больше, чем площади хвойных лесов [6].

Вызванная многовековой интенсивной лесной и агрохозяйственной деятельностью смена коренных зональных лесных групп формаций Окского бассейна (темнохвойных, смешанных, широколиственных) вторичными мелколиственными формациями (березняками и осинниками) привела к существенной потере лесным покровом *экологических ресурсов* [1, 39], связанных с эффективностью использования солнечной энергии на производство живой фитомассы.

Для примера приведем результаты эксперимента, проведенного нами в различных фитоценозах Керженского заповедника, расположенного в южной полосе подтаежной зоны вблизи устья Оки. Были проведены замеры прихода суммарной солнечной радиации под пологом леса $Q_{лес}$ в сравнении с ее поступлением на соседней открытой поляне $Q_{пол.}$ Относительная величина перехвата радиационной энергии кронами деревьев, а также подростом и подлеском рассчитывалась по формуле:

$$\Delta Q = 1 - Q_{лес}/Q_{пол.} \quad (3)$$

Измерения проводились в середине дня при ясной погоде. Параметр ΔQ характеризует энергетическую базу нетто продукции (NPP) древостоев и подлеска (при “шумовом” эффекте альбе-

Таблица 3. Доля суммарной радиации (ΔQ), поглощенной кронами древостоев в лесных сообществах различных сукцессионных стадий и разного возраста (Керженский заповедник)
Table 3. The share of total radiation (ΔQ) absorbed by tree crowns in forest communities of different succession stages and different ages (Kerzhensky reserve)

Фитоценозы Phytocoenoses	Число пробных площадей Number of sample plots	Средние значения Averages	
		возраста основной древесной породы, лет age of the dominant tree species, years	ΔQ (в долях 1) (in shares 1)
1. Кустарники и поросль березы на гарях и вырубках Shrubs and shoots of birch on burnt areas and clearings	4	15	0.54
2. Березняк с подростом из ели Birch forest with spruce undergrowth	4	45	0.77
3. Березово-еловый и елово-березовый лес Birch–spruce and spruce–birch forest	6	69	0.85
4. Приспевающий еловый лес Ripe spruce forest	7	74	0.89
5. Широколиственный и смешанный лес из дуба, липы и сосны Broadleaf and mixed oak, linden and pine forest	5	93	0.85
6. Молодой сосновый лес Young pine forest	5	42	0.66
7. Сосновый лес с подростом из ели Pine forest with spruce undergrowth	7	87	0.75
8. Спелый и перестойный сосновый лес Ripe and overmature pine forest	6	83	0.71
9. Березово-сосновый лес Birch–pine forest	6	107	0.80
10. Елово-сосновый лес Spruce–pine forest	4	90	0.82

до, который принят в первом приближении одинаковым для всех лесных крон). Правоммерно полагать, что чем больше ΔQ , тем выше должна быть (при прочих равных условиях) производительность лесного сообщества и, соответственно, более высоким будет его эколого-ресурсный потенциал. Судя по значениям ΔQ (табл. 3), минимальным экологическим ресурсом должны отличаться вторичные ассоциации (в данном случае березняки чистые и с подрастающей елью во втором ярусе), а максимальной – коренные приспевающие ельники. К ним приближаются зрелые ассоциации елово-соснового леса, а также высокопойменных (экстразональных) елово-дубовых и дубово-липовых лесов. Какие-либо однозначные парциальные связи ΔQ с возрастом основной лесообразующей породы не прослеживаются.

Известно, что первичная биопродуктивность является основным экологическим ресурсом природных экосистем [27]. Коренные и близкие к

ним леса отличаются устойчивостью депо живой фитомассы и детрита, при их примерно равных соотношениях, что обеспечивает высокую эффективность работы почвенно-биотического ядра этих экосистем по стабилизации и регулированию окружающей среды [1, 39]. Результаты проведенного нами эксперимента подтверждают существенность утраты этих свойств лесным покровом Окского бассейна.

Устойчивость лесных формаций. Получены статистические связи параметров $I_{упр}$ и $I_{рез}$ с отдельными морфометрическими и климатическими характеристиками. Уравнения множественной регрессии представлены в табл. 4 в стандартизованном виде, т.е. все предикторы нормированы на диапазон от 0 до 1.

Ранговый коэффициент корреляции Спирмана r_s характеризует связь между найденными факторами (с регрессионными коэффициентами) и

Таблица 4. Уравнения связей индекса упруго-пластичной устойчивости лесов (X) с характеристиками рельефа и климатическими параметрами для основных лесных формаций Окского бассейна
Table 4. Relationship equations for the elastic-plastic stability index of forests (X) with relief characteristics and climatic parameters for the main forest formations of the Oka River basin

Картируемые единицы растительности* Mapped typological land cover units*	Уравнения регрессии** Regression Equations**	Статистики*** Statistics***	
		r_S	P
(52). Ельники с сосной сложные, неморальнотравяные Multilayer nemoral grass spruce forests with pine	$X = 0.07F(35.180) + 0.05k_{\min} + 0.01r_{mn} + 0.29$	0.20	10^{-2}
(53). Широколиственно-еловые неморальнотравяные леса Broadleaf-spruce-nemoral grass forests	$X = -0.09GA - 0.08F(35.180) - 0.05k_v + 0.52$	0.36	10^{-4}
(78). Сосняки с березой кустарничковые долгомошно-сфагновые Dwarf shrub-Polytrichum-Sphagnum pine forests with birch	$X = 0.12t_{\text{июля}} + 0.06r_{mn} - 0.01GA + 0.47$	0.49	10^{-6}
(76 ³). Сосняки с елью зеленомошно-сфагновые Green moss-Sphagnum pine forests with spruce	$X = -0.14GA + 0.10F(35.180) - 0.014t_{\text{июля}} + 0.47$	0.35	10^{-6}
(81). Сосняки кустарничково-травяные с дубом и липой Dwarf shrub-grass pine forests with oak and linden	$X = -0.19GA + 0.08F(35.180) + 0.001Z + 0.47$	0.24	10^{-6}
(84). Широколиственно-сосновые леса разнотравно-злаковые Forbs-grass broadleaf-pine forests	$X = 0.19t_{\text{июля}} - 0.15k_v + 0.13r_{mn} + 0.34$	0.38	10^{-6}
(81 ²). Сосняки кустарничково-травяные с болотами Dwarf shrub-grass pine forests with bogs	$X = -0.08r_{mn} + 0.04F(35.180) + 0.02Z + 0.42$	0.39	10^{-6}
(87). Широколиственно-сосновые леса со степными кустарниками Broadleaf-pine forests with steppe dwarf shrubs	$X = 0.38GA - 0.26F(35.180) - 0.17Z + 0.58$	0.65	10^{-6}
(118 а). Дубовые и липово-дубовые леса северные Northern oak and linden-oak forests with spruce	$X = -0.06F(35.180) - 0.05Z + 0.02r_{mn} + 0.53$	0.39	10^{-6}
(118 б). Дубовые и липово-дубовые леса южные Southern oak and linden-oak forests	$X = 0.11F(35.180) + 0.08H - 0.04GA + 0.46$	0.38	10^{-6}
(118 в). Приволжские липово-дубовые осветленные леса Light linden-oak forests of the Cis-Volga region	$X = 0.07t_{\text{июля}} - 0.05F(35.180) + 0.03k_{\min} + 0.47$	0.52	10^{-2}

Таблица 4. Окончание

Картируемые единицы растительности* Mapped typological land cover units*	Уравнения регрессии** Regression Equations**	Статистики*** Statistics***	
		r_S	P
(118 г). Приволжско-заволжские липово-дубовые осветленные леса Light linden–oak forests of the Cis- and Trans-Volga regions	$X = 0.14H - 0.08 GA - 0.05r_{mn} + 0.55$	0.40	10^{-6}

Примечание. * Номера типологических единиц растительности даны по Грибова др. [41]. ** 0.13 $F(35.180)$ – освещенность склонов, числа в скобках означают: первое – угол склонения Солнца от горизонта, второе – угол азимута; $t_{июля}$ – средняя температура июля; r_{mn} – сумма осадков тепло периода. k_{max} – максимальная кривизна (характеризует гребневые формы); GA – крутизна склонов; k_v – вертикальная кривизна (описывает профиль склона); k_h – горизонтальная кривизна; Z – абс. высота; H – средняя кривизна (определяет вогнутость или выпуклость формы в целом); k_{min} – минимальная кривизна (связана с килевыми формами рельефа). *** r_S – ранговый коэффициент корреляции Спирмана; P – уровень значимости.
Note. * Numbers of typological units of vegetation are given according to Gribova et al. [41]. ** 0.13 $F(35.180)$ – illumination of the slopes, the numbers in parentheses mean: the first is the solar declination angle, the second is the azimuth angle; t_{july} – July average temperature; r_{mn} – sum of precipitation during the warm period. k_{max} – maximum curvature (characterizes ridge forms); GA – slope steepness; k_v – vertical curvature (describes the slope profile); k_h – horizontal curvature; Z – elevation; H – average curvature (determines the concavity or convexity of the shape as a whole); k_{min} – minimum curvature (associated with keel landforms). *** r_S – Spearman's rank correlation coefficient; P – level of significance.

зависимой переменной X . Значение этого коэффициента может быть оценено уровнем значимости P (вероятностью ошибки). Обращают на себя внимание в целом низкие ранговые коэффициенты корреляции. Как известно [36], нарушения основных принципов статистического анализа неизбежны при описании сложных многокомпонентных биологических систем. В частности, не соблюдается принцип линейной независимости предикторов, а коэффициенты корреляции и детерминации не могут быть высокими. Диссимметрия и фрагментация экологических ниш с преимущественно пуассоновским распределением биогеоценотических единиц [15] указывают на сложный процесс их климатогенных трансформаций, дифференцированных в пространстве.

Для еловых и широколиственно-еловых лесов, находящихся в основном на северо-западе бассейна в условиях хорошей влагообеспеченности, существенными для их сукцессионного потенциала, определяемого параметром $I_{упр}$, являются средняя июльская температура ($t_{июля}$) и освещенность склонов – $F(35.180)$. При этом в южной тайге данные факторы играют положительную роль. В подзоне смешанных лесов, где уже не отмечается недостатка тепла и появляется дефицит атмосферного увлажнения, при повышении летней температуры на хорошо освещенных склонах упруго-пластичная устойчивость лесов уменьшается.

Параметр $I_{упр}$ сосновых и широколиственно-сосновых лесов в большей степени зависит от осадков тепло периода r_{mn} . Положительная связь с ними нарушается только в сосняках с евтрофными болотами. В широколиственных лесах

индекс упруго-пластичной устойчивости также обнаруживает положительную связь с годовыми осадками и летней температурой, увеличиваясь при этом на пологих склонах. Для дубовых лесов $I_{упр}$ возрастает с повышением температуры, но на более затененных склонах. В уравнениях связи с геоморфологическими факторами сильнее проявляется минимальная кривизна k_{min} , определяющая килевые формы рельефа.

На карте ВХУ Окского бассейна в целом прослеживаются три полосы преобладающих значений таксономических норм $I_{рез}$ и $I_{упр}$ (рис. 2). Полосы направлены субширотно – с ЗЮЗ на ВСВ. Первая из них протягивается почти по всему левобережью Оки, прерываясь в самых ее низовьях. Она охватывает склоны Смоленско-Московской гряды, а также северный форпост Средне-Русской возвышенности. Эта полоса минимальных значений $I_{рез}$ (0.25–0.38) и максимальных – $I_{упр}$ (0.55–0.65). Вторую, такую же сплошную, полосу образуют северная часть Средне-Русской возвышенности (р-ны Орла и Тулы), затем Мещерская низина и следующая за ней Нижнеокско-Тешинская низменная равнина. Здесь, наоборот, имеют место наибольшие индексы резистентной устойчивости (0.38–0.45) и наименьшие – устойчивости упругой (0.44–0.53). Как видим, даже в этой полосе лесные формации обладают достаточно развитой способностью к восстановительным сукцессиям, которые по своей эффективности перекрывают их чувствительность к первичным сигналам внешних воздействий ($I_{упр} > I_{рез}$).

Третья субширотная полоса в бассейне представлена фрагментарно – в верховьях Оки, в Рязанской Мещере и бассейне нижнего течения

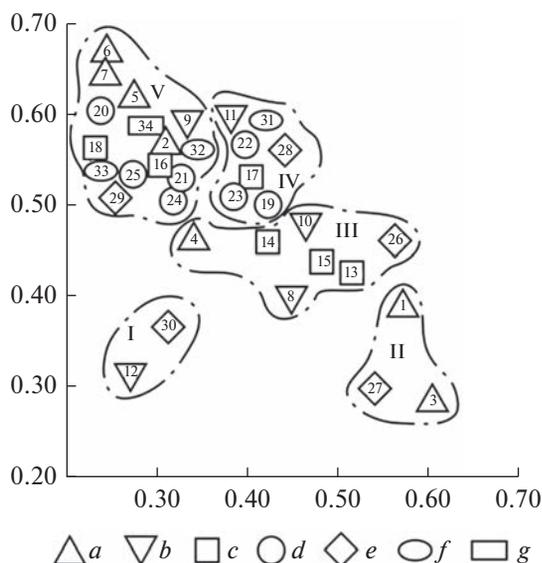


Рис. 3. Распределение формаций и групп формаций растительности Окского бассейна (a–g, табл. 2) и картируемых типологических единиц растительности (1–34, табл. 2) в поле таксономических норм индексов их резистентной и упруго-пластичной устойчивости. I–V – корреляционные плеяды (объяснения в тексте).

По горизонтали – индекс резистентной устойчивости; по вертикали – индекс упруго-пластичной устойчивости.

Fig. 3. Distribution of plant formations and groups of plant formations of the Oka River basin (a–g; table 2) and the mapped typological units of vegetation (1–34, table 2) in the field of taxonomic norms of their resistance and elastic-plastic stability indices. I–V – correlation pleiad (explanation given in the text).

X-axis – index of the resistance stability; y-axis – index of the elastic-plastic stability.

р. Мокши. Здесь снова прослеживаются пониженная резистентная устойчивость ($I_{рез} = 0.38–0.45$) и повышенная – устойчивость упруго-пластичная ($I_{упр}$ до $0.53–0.61$).

Таким образом, сколько-нибудь отчетливой привязки параметров устойчивости лесных формаций в Окском бассейне к основным элементам равнинного рельефа не наблюдается. Низкие значения $I_{упр}$ свойственны как северной части Средне-Русской возвышенности, так и Окско-Донской низменности. То же самое можно сказать и относительно $I_{рез}$.

Получена диаграмма размещения ГРФ Окского бассейна в поле таксономических норм $I_{рез}$ и $I_{упр}$ (рис. 3). Подавляющее большинство лесных формаций характеризуются высокой чувствительностью к первоначальным сигналам внешних возмущений, но в то же время – достаточно развитыми механизмами экогенетических сукцессий, олицетворяющих их упруго-пластичную

устойчивость. Это означает смену первоначальной адаптивной стратегии лесов в меняющейся окружающей среде на стратегию последующего устойчивого развития, стремящегося привести их в первоначальное состояние после “снятия” или даже ослабления возмущающих сигналов (например, стабилизации очередной ветви вековых изменений климата, прекращения вырубок леса, уменьшения загрязнения природных сред, снижения рекреационной и/или пастбищной нагрузки). Таким образом, даже наименее облесенные территория Окского бассейна, находящиеся в подзоне широколиственных лесов, могут “... быть примером деградированных экосистем, которые можно восстановить до близкого к естественному состоянию” [40, с. 69].

Здесь также раскрываются два противоположных механизма проявления известных буферных свойств лесной подстилки, о которых писал еще Г.Ф. Морозов [13]. Начальная резистентная устойчивость вызывает рост ML , что означает перевод лесной экосистемы в более застойную категорию [28]. Когда же включаются процессы упруго-пластичной устойчивости, масса подстилки уменьшается – лесная экосистема переходит в категорию более активную.

На диаграмме отчетливо выделяются пять корреляционных плеяд с различными сочетаниями параметров $I_{рез}$ и $I_{упр}$. Первую, аномальную, плеяду образуют две ГРФ: южнотаежные березняки и лесостепные островные леса среди сельскохозяйственных полей. Это в целом наименее устойчивые лесные сообщества ($I_{упр} \rightarrow \min$; $I_{рез} \rightarrow \min$). Во вторую плеяду входят южнотаежные чистые и сложные ельники, а также сосново-березовые остепненные леса. Они наиболее слабо реагируют на сигналы внешних воздействий ($I_{рез} = 0.54–0.61$), и это существенно отличает их от формаций первой плеяды, однако в дальнейшем могут сравнительно долго оставаться в нарушенном состоянии ($I_{упр} = 0.28–0.39$).

Третью корреляционную плеяду образуют, главным образом, сосновые и широколиственно-сосновые леса в широком зональном спектре: от южной тайги до средней (луговой) степи. Их $I_{рез}$ варьирует значительно: от умеренных до повышенных значений ($0.42–0.58$) при средних значениях $I_{упр}$ ($0.40–0.48$). Сообщества зоны широколиственных лесов: дубовые и дубово-липовые, а также их мелколиственные дериваты и остепненные дубняки входят в четвертую плеяду, с умеренной чувствительностью к внешним воздействиям ($I_{рез} = 0.31–0.44$) и с достаточно высоким потенциалом пластично-упругой устойчивости ($0.50–0.57$). Сюда же примыкают южнотаежные переувлажненные сосняки и заболоченные леса.

Наконец, в пятую, наиболее многочисленную, плеяду включены ГРФ, представленные во всех

природных зона и подзонах Окского бассейна. Эти лесные сообщества реагируют на внешние сигналы с высокой скоростью ($I_{рез} = 0.24–0.39$), однако в дальнейшем они способны столь же быстро проходить цепь восстановительных сукцессий до исходного состояния. В целом это плеяда наиболее динамичных лесных растительных формаций. Среди них максимальным $I_{упр}$ (0.62–0.67) отличаются южнотаежные и подтаежные неморально-травяные и болотно-крупнотравные березняки, а также фрагментарные лесные угодья. С меньшими значениями $I_{упр}$ (0.52–0.61) оказываются южные осветленные липо-дубняки и подтаежные кустарничково-травяные сосняки, а также их мелколиственные дериваты. Низкими в целом значениями резистентной устойчивости и высокими — устойчивости упруго-пластичной характеризуются лесные болота и неморальнолесные поймы. Они так же входят в пятую корреляционную плеяду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Подавляющее большинство лесных формаций Окского бассейна характеризуется высокой чувствительностью к сигналам внешних возмущений, но в то же время — достаточно развитыми механизмами экогенетических сукцессий, олицетворяющих их упруго-пластичную устойчивость. Это свидетельствует о высоком лесовосстановительном потенциале деградированных земель региона.

2. Полученные эмпирические материалы по состоянию и устойчивости лесов Окского бассейна указывают на существенные изменения параметров устойчивости лесного покрова, произошедшие под влиянием векового нерационального лесопользования. Установлено, что замещение коренных смешанных и широколиственных лесов вторичными мелколиственными сообществами ведет к общему усилению динамичности вторичных сообществ — к повышению их чувствительности к возмущающим сигналам и к ускорению восста-

новительных сукцессионных смен. Коренные широколиственные леса (мезофильные вязо-липняки) оказываются в обоих случаях более инертными по сравнению с производными осиново-березовыми сообществами и, будучи нарушенными, они восстанавливаются сравнительно медленно. В то же время ксерофильным дубнякам свойственны не только первоначальная инертность, но и последующая высокая динамичность, способствующая их относительно быстрому самовосстановлению. Этим дубовые леса существенно отличаются от вязово-липовых и в целом являются наиболее устойчивыми коренными сообществами лесостепной зоны.

3. Аналитическое и картографическое моделирование устойчивости лесных экосистем позволило вскрыть некоторые особенности климатогенных изменений биологического круговорота. В начальный период воздействия неблагоприятного гидротермического сигнала лесное сообщество, стремясь к выживанию, реагирует снижением интенсивности годового оборота надземной фитомассы. Последующий восстановительный потенциал реализуется с помощью активизации процессов деструкции мертвой органики в лесной подстилке, а затем — путем увеличения годичной продукции зеленой массы, т.е. общим ускорением биологического круговорота.

4. Изложенные материалы по состоянию лесного покрова Окского бассейна имеют определенное практическое значение для экономических районов лесной и лесостепной зон Европейской России. Оценки состояния лесных экосистем, а также устойчивости их к грядущим изменениям климата могут быть использованы для разработки экологических основ сохранения, воспроизводства и рационального использования лесных ресурсов в меняющемся климате. Это особенно важно для районов с критическими условиями существования лесной растительности, к которым относится зона контакта леса и степи в Окском бассейне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лосев К.С. 2001. Экологические проблемы и перспективы устойчивого развития России в XXI веке. М. 400 с.
2. Кочуров Б.И. 1992. Экологический риск и возникновение острых экологических ситуаций. — Изв. РАН. Серия геогр. 2: 112–122.
3. Глазовский Н.Ф. 2009. Избранные труды. Т. 2. Устойчивое развитие биосферы. М. 386 с.
4. Залиханов М.Ч., Лосев К.С., Шелехов А.М. 2006. Естественные экосистемы — важнейший ресурс человечества. — Вестник Российской Академии Наук. 76(7): 612–634. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9312975>
5. Природные ресурсы Русской равнины в прошлом, настоящем и будущем. 1976. М. 379 с.
6. Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Книга 1. 2004. М. 479 с. http://gjee.ru/wp-content/uploads/2016/03/Книга_1.pdf
7. Швиденко А.З., Шепашенко Д.Г., Кракснер Ф., Онучин А.А. 2017. Переход к устойчивому управлению лесами России: теоретико-методические предпосылки. — Сибирский лесной журнал. 6: 3–25. <https://doi.org/10.15372/SJFS20170601>

8. *Воронков Н.А.* 1976. Элементы водного баланса в зависимости от почвенно-грунтовых условий и породного состава насаждений. – Вопросы географии. Сб. 102. Ландшафт и воды. С. 122–134.
9. *Коронкевич Н.И.* 1990. Водный баланс Русской равнины и его антропогенные изменения. М. 205 с.
10. *Антропогенные воздействия на водные ресурсы России и сопредельных государств в конце XX столетия.* 2003. М. 367 с.
11. *Антипов А.Н., Винкельбрандт А., Дроздов А.В.* 2002. Ландшафтное планирование: принципы, методы, европейский и российский опыт. Иркутск. 141 с.
12. *Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Глебова О.В., Сурова Н.А., Сидоренко М.В., Юнина В.П.* 2000. Природный комплекс большого города. М. 286 с.
https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_63528
13. *Морозов Г.Ф.* 1949. Учение о лесе. Изд. 7-е. М. 368 с.
14. *Риклефс Р.Э.* 1979. Основы общей экологии. Пер. с англ. М. 424 с.
15. *Коломыц Э.Г.* 2018. Экспериментальная географическая экология. Записки географа-натуралиста. М. 716 с.
https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_2088651
16. *Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* 1974. Карта растительности Европейской части СССР. М. 6 л.
17. *Котова Т.В.* Растительность Европейской части СССР и Кавказа. Масштаб: 1 : 2000000. 1987. М. 4 л.
18. *Разнообразие и динамика лесных экосистем России.* Книга 1. Отв. ред. А.С. Исаев. 2012. М. 461 с.
19. *Барталев С.А., Егоров В.А., Жарко В.О.* 2016. Спутниковое картографирование растительного покрова России. М. 208 с.
<http://www.iki.rssi.ru/books/2016bartalev.pdf>
20. *Барталев С.А., Еришов Д.В., Исаев А.С., Лулян Е.А., Уваров И.А.* 2010. Карта растительного покрова России. Масштаб: 1 : 5000000. М. 1 л.
http://smiswww.iki.rssi.ru/files/maps/vegetation_cover_of_russia_2010.jpg
21. *Сукачев В.Н.* 1972. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л. 418 с.
22. *Сочава В.Б.* 1979. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск. 189 с.
23. *Bartalev S.A., Belward A.S., Erchov B.V., Isaev A.S.* 2003. A new SPOT4-VEGETATION derived land cover map of Northern Eurasia. – *Int. J. Remote Sens.* 24(9): 1977–1982.
<https://doi.org/10.1080/0143116031000066297>
24. *Wood J.* 2009. Overview of software packages used in geomorphometry. – In: *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications. Developments in Soil Science.* 33: 257–267.
[https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)00010-X](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)00010-X)
25. *Рожков А.А., Козак В.Т.* 1989. Устойчивость лесов. М. 239 с.
26. *Коломыц Э.Г., Шарая Л.С.* 2014. Устойчивость лесных экосистем, методы ее исчисления и картографирования. – *Известия СНЦ РАН.* 16(1): 93–107.
http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2014/2014_1_93_107.pdf
27. *Одум Ю.* 1975. Основы экологии. Пер. с англ. М. 740 с.
28. *Керженцев А.С.* 2006. Функциональная экология. М. 259 с.
29. *Базилевич Н.И., Родин Л.Е.* 1971. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли. – В сб.: *Общие теоретические проблемы биологической продуктивности.* Л. С. 24–33.
30. *Крутько В.Н., Пегов С.А., Хомяков Д.М., Хомяков П.М.* 1982. Формализация оценки качества компонентов окружающей среды. М. 36 с.
31. *Розенберг Г.С.* 1984. Модели в фитоценологии. М. 265 с.
32. *Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V.* 2002. Fundamental quantitative methods of land surface analysis. – *Geoderma.* 107(1–2): 1–32.
[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00136-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00136-7)
33. *Полынов Б.Б.* 1956. Избранные труды. М. 751 с.
34. *Глазовская М.А.* 1964. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М. 230 с.
35. *Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A.* 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. – *Int. J. Climatol.* 25(15): 1965–1978.
<https://doi.org/10.1002/joc.1276>
36. *Montgomery D.C., Peck E.A.* 1982. Introduction to linear regression analysis. New York. 504 p.
37. *Tomer M.D., Anderson J.L.* 1995. Variation of soil water storage across a sand plain hillslope. – *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59(4): 1091–1100.
<https://doi.org/10.2136/sssaj1995.03615995005900040021x>
38. *Гулисаивили В.З.* 1980. Саванны – редколесья. Тбилиси. 99 с.
39. *Уткин А.И.* 1995. Углеродный цикл и лесоводство. – *Лесоведение.* (5): С. 3–20.
40. *Тишков А.А.* 2021. Концепция биосферных резерватов Программы МАБ и задачи сохранения биоразнообразия: достижения и проблемы спустя 50 лет. – *Вопросы географии.* 152: 62–100.
<https://doi.org/10.24057/probl.geogr.152>
41. *Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* 1980. Растительность европейской части СССР. Л. 429 с.

State and Stability of Forest Ecosystems of the Region with Extreme Anthropogenic Transformation (Evidence from the Oka River Basin)

E. G. Kolomyts^{a, *}, L. S. Sharaya^b, S. M. Sevostianov^a

^a*Institute of Basic Biological Problems, Pushchino Science Center, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow region, Russia*

^b*D.N. Pryanishnikov All-Russian Research Institute of Agricultural Chemistry, Moscow, Russia*

*e-mail: egk2000@mail.ru

Using satellite sounding data on the forest cover of Russia and three GIS programs, mapping of forest cover and average crown density in the Oka river basin was carried out. Considering hydro-ecological role of forests, these parameters were differentiated according to water management areas. The progressive decline in the wooded areas, thinning and defoliation of forest stands confirm the validity of classifying the Oka river basin as a territory with a catastrophic environmental situation. This is especially true for the forest-steppe zone, where the forest cover ranges from 2.4 to 40%. The average canopy density of the forests in the basin is 50.7%, which makes a significant part of them approaching the state of sparse hemi-xerophytic forests. Using the methods developed by the authors, the indices of the resistance and elastic-plastic stability of forests were calculated and the corresponding maps for the Oka river basin were constructed. It was found that the replacement of primary mixed and broadleaf forests with secondary small-leaved forests leads to a general increase in the dynamism of forest communities: to an increase in their sensitivity to disturbing signals and to an acceleration of ecogenetic successional changes that tend to transfer them to their previous (or new) stable state. The ordination of forest formations of the Oka river basin was carried out according to the gradients of the indices of resistance and elastic-plastic stability. The overwhelming majority of forest formations are characterized by high sensitivity to the initial signals of external disturbances, but at the same time, by sufficiently developed mechanisms of ecogenetic successions, which represent their elastic-plastic stability. This indicates the high reforestation potential of the degraded lands of the Oka basin, which makes it possible to include its forest areas in the global system of biosphere reserves. Two opposite mechanisms exhibiting the known buffer properties of the forest litter have been revealed. In response to the unfavourable impacts, the forest community switches from some leading processes of its functioning to others – from the level of autotrophic biogenesis to the level of detrital metabolism.

Keywords: forest ecosystems, satellite sensing, mapping, forest cover, crown closure, resistance and plastic-elastic stability of forests

REFERENCES

1. *Losev K.S.* 2001. Ecological issues and sustainable development perspectives of Russia at the XXI century. Moscow. 400 p. (In Russian)
2. *Kochurov B.I.* 1992. [Ecological risk and the occurrence of acute environmental situations]. – *Izvestiya RAN. Seriya Geograficheskaya*. 2: 112–122 (In Russian)
3. *Glazovsky N.F.* 2009. [Selected Works. V. 2. Sustainable development of the biosphere]. M. 386 p.
4. *Zalikhonov M.Ch., Losev K.S., Shelekhov A.M.* 2006. Natural Ecosystems: the humanity's crucial resource. – *Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. 76(7): 612–634. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9312975> (In Russian)
5. [Natural resources of the Russian Plain in the past, present and future]. 1976. Moscow. 379 p. (In Russian)
6. *East-European forests: History in Holocene and present state*. Book 1. M. 479 p. http://rjee.ru/wp-content/uploads/2016/03/Kniga_1.pdf
7. *Shvidenko A.Z., Schepashchenko D.G., Kraksner F., Onuchin A.A.* 2017. Transition to sustainable forest management in Russia: theoretical and methodological backgrounds. – *Siberian Forest J.* 6: 3–25. <https://doi.org/10.15372/SJFS20170601> (In Russian)
8. *Voronkov N.A.* 1976. [Elements of water balance depending on soil conditions and species composition of plantations]. – *Voprosy Geografii*. 102: 122–134. (In Russian)
9. *Koronkevich N.I.* 1990. [Water balance of the Russian valley and its transformation under the influence of human intervention]. Moscow. 205 p. (In Russian)
10. *Anthropogenic impact on the water resources of Russia and adjacent states at the end of XXth century*. 2003. Moscow. 367 p.
11. *Antipov A.N., Winkelbrandt A., Drozdov A.V.* 2002. Landscape planning: main principles, methods, European and Russian experience]. Irkutsk. 141 p. (In Russian)
12. *Kolomyts E.G., Rozenberg G.S., Glebova O.V., Surova N.A., Sidorenko M.V., Yunina V.P.* 2000. [Natural complex of the big city]. Moscow. 286 p. https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_63528 (In Russian)

13. *Morozov G.F.* 1949. [Theory of the forest]. 7th ed. Moscow. 368 p. (In Russian)
14. *Ricklefs R.E.* 1979. Fundamentals of general ecology. Transl. from English. Moscow. 424 p. (In Russian)
15. *Kolomyts E.G.* 2018. Experimental geographical ecology. The records of geographer-naturalist. Moscow. 716 p. https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_2088651 (In Russian)
16. [Vegetation map of the European part of the USSR. Scale 1 : 2500000.] 1974. Moscow. 6 sheets. (In Russian)
17. *Kotova T.V.* Vegetation of the European part of the USSR and the Caucasus. Scale 1 : 2000000. 1987. Moscow. 4 sheets (In Russian).
18. [Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia]. 2012. Book 1. Moscow. 461 p. (In Russian).
19. *Bartalev S.A., Yegorov V.A., Zharko V.O.* 2016. Land cover mapping over Russia using Earth observation data. Moscow. 208 p. <http://www.iki.rssi.ru/books/2016bartalev.pdf>
20. *Bartalev S.A., Ershov D.V., Isaev A.S., Lupyay E.A., Uvarov I.A.* 2010. Vegetation cover of Russia. Map. Scale 1 : 5000000. Moscow. 1 p. http://smiswww.iki.rssi.ru/files/maps/vegetation_cover_of_russia_2010.jpg (In Russian)
21. *Sukachev V.N.* 1972. [Selected Works. V. 1. Fundamentals of forest typology and biogeocoenology]. Leningrad. 418 p. (in Russian)
22. *Sochava V.B.* 1979. [Vegetation cover on thematic maps]. Novosibirsk. 189 p. (In Russian)
23. *Bartalev S.A., Belward A.S., Erchov B.V., Isaev A.S.* 2003. A new SPOT4-VEGETATION derived land cover map of Northern Eurasia. – *Int. J. Remote Sens.* 24(9): 1977–1982. <https://doi.org/10.1080/0143116031000066297>
24. *Wood J.* 2009. Overview of software packages used in geomorphometry. – In: *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications. Developments in Soil Science.* 33: 257–267. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)00010-X](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)00010-X)
25. *Rozhkov A.A., Kozak V.T.* 1989. [Forest sustainability]. Moscow. 239 p. (In Russian)
26. *Kolomyts E.G., Sharaya L.S.* 2014. Sustainability of forest ecosystems, methods of its calculation and mapping. – *Izvestiya RAS SamSC.* 16(1): 93–107. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2014/2014_1_93_107.pdf (In Russian)
27. *Odum Yu.* 1975. Fundamentals of ecology. Transl. from English. Moscow. 740 p. (In Russian)
28. *Kerzhentsev A.S.* 2006. [Functional ecology]. Moscow. 259 p. (In Russian)
29. *Bazilevich N.I., Rodin L.E.* 1971. [Geographical patterns of productivity and circulation of chemical elements in the main vegetation types of Earth]. – In: [General theoretical problems of biological productivity]. Leningrad. P. 24–33 (in Russian)
30. *Krutko V.N., Pegov S.A., Khomyakov D.M., Khomyakov P.M.* 1982. [Formalization of the assessment of the environmental components quality]. Moscow. Preprint. 36 p. (In Russian)
31. *Rosenberg G.S.* 1984. Models in Phytocenology. Moscow. 265 p. (In Russian)
32. *Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V.* 2002. Fundamental quantitative methods of land surface analysis. – *Geoderma.* 107(1–2): 1–32. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00136-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00136-7)
33. *Polynov B.B.* 1956. [Selected Works]. Moscow. 751 p. (In Russian)
34. *Glazovskaya M.A.* 1964. [Geochemical principles of typology and methods of studies of natural landscapes]. Moscow. 230 p. (In Russian)
35. *Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A.* 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. – *Int. J. Climatol.* 25(15): 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
36. *Montgomery D.C., Peck E.A.* 1982. Introduction to linear regression analysis. New York. 504 p.
37. *Tomer M.D., Anderson J.L.* 1995. Variation of soil water storage across a sand plain hillslope. – *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59(4): 1091–1100. <https://doi.org/10.2136/sssaj1995.03615995005900040021x>
38. *Gulisashvili V.Z.* 1980. [Savannas – woodlands]. Tbilisi. 99 p. (In Russian)
39. *Utkin A.I.* 1995. [Carbon cycle and forestry]. – *Russ. J. For. Sci.* 5: 3–20 (In Russian)
40. *Tishkov A.A.* 2021. The concept of biosphere reserve of the MAB Programme and the tasks of biodiversity conservation: achievements and challenges 50 years later. – *Voprosy Geografii.* 152: 62–100. <https://doi.org/10.24057/probl.geogr.152.3> (In Russian)
41. *Gribova S.A., Isachenko T.I., Lavrenko E.M.* 1980. [Vegetation of the European part of the USSR]. L. 429 p. (In Russian)