

На правах рукописи



Иванова Наталья Сергеевна

**ЛЕСОТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНО-ВОЗРАСТНОЙ
ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО И
СРЕДНЕГО УРАЛА**

06.03.02. – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

Екатеринбург – 2019

Работа выполнена в ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения
Российской академии наук»

Официальные
оппоненты:

Грязькин Анатолий Васильевич, доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, кафедра лесоводства, профессор;

Мартыненко Василий Борисович, доктор биологических наук, Уфимский Институт биологии ФГБНУ Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, директор, лаборатория Геоботаники и растительных ресурсов, главный научный сотрудник;

Феклистов Павел Александрович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ФГБОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова», кафедра биологии, экологии и биотехнологии, профессор

Ведущая
организация:

ФГБОУ ВО «Вологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина»

Защита состоится 26 сентября 2019 года в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 212.281.01 при ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» по адресу: 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37, ауд. 401.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» (www.usfeu.ru).

Автореферат разослан «___» июля 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
канд. с.-х. наук, доцент

Магасумова Альфия
Гаптрауфовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. В настоящее время повсеместно происходит сокращение площади лесов, что становится причиной глобальных негативных эффектов и снижает стабильность биосферы (Павлов, Букварева, 2007; Global Biodiversity Outlook, 2006). Наиболее значимыми факторами, трансформирующими структуру и функции лесов, требующими глубокого изучения, являются рубки, пожары и климатические изменения, на фоне которых протекают восстановительно-возрастные сукцессии экосистем (Westgate et al., 2013; Kellomäki, 2016; Schaphoff et al., 2016; Murray et al., 2017). С проблемой динамики лесов тесно связаны и активно исследуются проблемы сохранения биоразнообразия (Lindenmayer et al., 2000; Мартыненко и др., 2003, 2007; Павлов, Букварева, 2007; Самсонова и др., 2017; Peter, Harrington, 2018; Wu et al., 2018) и устойчивости экосистем (Павлов, Букварева, 2007; Chen, Wang, 2008; Morin et al., 2014). По мере признания биосферной роли лесов актуальность исследований, направленных на сохранение биоразнообразия и лесовосстановление, увеличивается (Трофимова и др., 2015; Zobel, 2016; Liang et al., 2016; Coppi et al., 2016; Groote et al., 2017; Badalamenti et al., 2018; Florez et al., 2018; Buffa et al., 2018; Jayathunga et al., 2018), приоритетным направлением становится прогнозирование динамики лесов (Гуц, Володченкова, 2012; Суховольский и др., 2014). Тем не менее, несмотря на признание важности всех компонентов лесных фитоценозов для устойчивого функционирования экосистем, детально изучен только древостой. Особенности динамики подчиненных ярусов фитоценозов в процессе лесных сукцессий исследованы до настоящего времени недостаточно.

В Российской Федерации расположено более 20% лесов нашей планеты (Smith et al., 2001). Выполняемые ими средообразующие и водоохранные функции признаются важными для стабилизации климата и экологической обстановки (Global Biodiversity Outlook, 2006). Леса Урала представляют собой часть пояса хвойных лесов Северного полушария. Длительное интенсивное лесопользование привело к увеличению площадей вырубок и молодняков, повсеместной смене коренных лесов производными, снижению их стабильности и экосистемных функций. Исходя из этого, исследования региональных и лесотипологических особенностей биоразнообразия и восстановительно-возрастной динамики горных лесов Урала становятся особенно актуальными.

Степень разработанности темы. Несмотря на обилие публикаций, посвященных исследованию глобальных и региональных дигрессивных и восстановительно-возрастных смен (Смолоногов, 1960, 1990; Aichinger, 1967, 1973; Маслаков, Колесников, 1968; Санников, 1970, 1992; Цветков, 1972, 1989; Любимов и др., 2017; Canullo et al., 2017; Florez et al., 2018; Vanaš et al., 2018), в настоящее время до конца не изучены механизмы поддержания уровня биоразнообразия, устойчивости и тенденции динамики лесных экосистем.

Кроме того, сохраняется большой разрыв между математической и экспериментальной экологией леса, имеет место неопределенность и риск получения неточных и ложных результатов (Суховольский, 2011). Нелинейность и поливариантность динамики лесов привела к пониманию того, что решение проблемы не может быть достигнуто в рамках одного научного направления, а необходим системный междисциплинарный подход, который позволит рассмотреть проблему комплексно и с различных точек зрения. Однако междисциплинарные исследования до сих пор остаются редкими (Gewin, 2014; Ayllón et al., 2018).

Цель. Исследование региональных и лесотипологических особенностей структуры и биоразнообразия растительности условно-коренных лесов и их восстановительно-возрастной динамики после сплошных рубок и пожаров в западных низкогорьях Южного Урала и Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала.

Задачи:

1. Исследовать факторы, детерминирующие уровень биоразнообразия, видовую структуру и дифференциацию растительности западных низкогорий Южного Урала и Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала.
2. Дополнить схемы типов леса Е.М. Фильрозе (1983) для Южного Урала и кадастр типов леса, составленный Б.П. Колесниковым, Р.С. Зубаревой и Е.П. Смолоноговым (1973) для Среднего Урала, сведениями о структуре и продуктивности травяно-кустарничкового яруса, ранговых распределениях обилий видов растений.
3. Выявить особенности естественного возобновления основных хвойных лесообразователей под пологом древостоев и на открытых местообитаниях (сплошных вырубках и гарях) в горах Южного и Среднего Урала.
4. Исследовать влияние сплошных рубок на посткатастрофическую дивергенцию эколого-динамических рядов формирования фитоценозов в пределах типов леса.
5. На основе систем связанных дифференциальных логистических уравнений формализовать анализ восстановительно-возрастной динамики лесной растительности после сплошных рубок и пожаров, выявить динамические характеристики для основных эколого-динамических рядов восстановления фитоценозов.
6. В целях обоснованного нелинейного количественного прогнозирования динамики лесной растительности разработать прогнозные модели системы лес-вырубка (лес-гарь) на основе теории катастроф и верифицировать их на примере доминирующих типов леса Среднего Урала.

Связь темы диссертационной работы с плановыми исследованиями и научными программами Ботанического сада УрО РАН. Исследования проводились в рамках планов НИР Лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН по теме: «Исследование закономерностей динамики лесных экосистем на Урале с целью сохранения их биоразнообразия в условиях антропогенного воздействия», по разделу: «Изучение закономерностей естественной и антропогенной динамики лесной растительности и почвенных свойств на Урале. Динамика компонентов лесных биогеоценозов в рядах их восстановления» (номер государственной регистрации темы: 01.2.00900756) и теме «Изучение эколого-географических закономерностей структуры, функций и динамики лесных ценопопуляций и экосистем и обоснование системы мер по оптимизации их сохранения, воспроизводства и продуктивности», по разделу: «Разработка концепции и классификация эколого-динамических рядов развития биогеоценозов в пределах коренных типов леса генетической типологии» (номер государственной регистрации АААА-А17-117072810009-8).

Научная новизна. На основе комплексных многолетних исследований, проведенных автором, получены и проанализированы с помощью традиционных методов анализа, методов нелинейной динамики и теории катастроф количественные данные о структуре, уровне биоразнообразия и восстановительно-возрастной динамике растительности основных типов леса западных низкогорий Южного Урала и Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала. Выявлены факторы, детерминирующие структуру и биоразнообразие условно-коренных лесов. Дополнены схемы типов леса, составленные Е.М. Фильрозе для Южного Урала (1983), и кадастр типов леса, разработанный Б.П. Колесниковым, Р.С. Зубаревой и Е.П. Смолоноговым (1973) для Среднего Урала, сведениями о структуре и продуктивности травяно-кустарничкового яруса. Впервые для условно-коренных лесов получены ранговые распределения обилий видов растений, которые можно считать эталонными для типов леса изученных регионов. Впервые в широком спектре лесорастительных условий проведено детальное исследование процессов естественного возобновления ели сибирской, пихты сибирской и сосны обыкновенной под пологом условно-коренных и производных древостоев, на сплошных вырубках и гарях. На основе выявленных особенностей возрастной структуры подроста доказано, что в горах Южного Урала естественное возобновление ценопопуляций главных лесообразующих видов (ели сибирской и пихты сибирской) под пологом темнохвойных лесов вполне успешное, но их последующее возобновление на сплошных вырубках и под пологом производных лиственных древостоев крайне неудовлетворительное. В условно-коренных лесах Зауральской холмисто-предгорной провинции наиболее обильное естественное возобновление сосны обыкновенной выявлено в сосняках брусничниковых и ягодниковых, наиболее обильное естественное возобновление ели сибирской – в ельниках-сосняках зеленомошниково-

ягодниковых. Подрост как ели сибирской, так и сосны обыкновенной в этих типах леса является разновозрастным. Для открытых местообитаний установлено, что во всем топоэкологическом профиле численность подроста сосны обыкновенной на гарях больше, чем на вырубках, однако с увеличением мощности почв численность подроста сосны обыкновенной быстро снижается как на вырубках, так и на гарях. Впервые изучены закономерности дифференциации лесной растительности под воздействием сплошных рубок в наиболее продуктивных и распространенных типах еловых лесов Южного и Среднего Урала. Установлено, что даже в случае коротко-восстановительных смен сплошные рубки на Урале приводят к резким изменениям структуры всех ярусов лесных фитоценозов и ранговых распределений обилий видов растений, которые сохраняются длительное время (более 100 лет). Впервые для лесов Урала на основе систем взаимосвязанных дифференциальных логистических уравнений формализованы анализ и прогнозирование восстановительно-возрастной динамики растительности после сплошных рубок и пожаров. Впервые для преобладающих типов леса получены динамические характеристики экосистем (характерные периоды динамики, характерные моменты времени и время необходимое для восстановления исходной структуры), установлены характер и уровень взаимозависимостей между ярусами лесной растительности. Впервые в рамках теории катастроф формализовано существование в пределах одного экотопа альтернативных линий сукцессионной динамики, предложены объективные, количественные методы оценки устойчивости: вид потенциальной функции и величина восприимчивости. Проведенные расчеты показали хорошее соответствие теории и экспериментальных данных для различных типов леса.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты вносят вклад в понимание особенностей восстановительно-возрастной динамики лесных биогеоценозов в наиболее распространенных типах горных лесов Южного и Среднего Урала. Выявленные ценоэкологические и экотопические особенности естественного возобновления сосны обыкновенной, ели сибирской и пихты сибирской – главных лесообразующих видов горных лесов Урала – могут служить основой изучения и управления естественными лесовосстановительными процессами. Принципиальное значение для обоснования способов лесовосстановления в горных условиях имеет, установленная в работе, роль предварительных генераций подроста ели сибирской и пихты сибирской. В связи с угрозой уничтожения коренных лесов, полученные эталонные ранговые распределения фитомассы растений травяно-кустарничкового яруса имеют особую ценность. Предложенные нелинейные модели могут использоваться для прогнозирования динамики лесной растительности в условиях изменения климата и антропогенного воздействия, выявления кризисных ситуаций, разработки стратегии устойчивого лесопользования. В целом полученные в диссертационной работе результаты важны для решения фундаментальной проблемы сохранения биоразнообразия

природных комплексов, как основы стабильности биосферы. Материалы диссертации использованы при подготовке международных монографий-учебников: «Autoecology and Ecophysiology of Woody Shrubs and Trees: Concepts and Applications» (Maiti, Rodriguez, Ivanova, 2016) издательства «John Wiley and Sons, Ltd», «Applied Biology of Woody Plants» издательства «American Academic Press» (Maiti, Rodriguez, Kumari, 2016), «Biology, Productivity and Bioenergy of Timber-Yielding Plants» (Нея et al., 2017) издательства «Springer», используются в преподавании дисциплин "Экологические основы природопользования" и "Математические методы в биологии" на кафедре экологии и естествознания Института агроэкологических технологий Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Красноярский государственный аграрный университет». Построенные модели и полученные результаты используются для дальнейшего развития методов моделирования лесных экосистем на основе самоорганизующихся нейронных сетей (Ланкин и др., 2012) и теории динамических игр (Володченкова, Гуц, 2018).

Методология и методы исследований. Диссертационная работа основана на принципах генетической лесной типологии (Колесников, 1956) и общепринятых методиках лесогеоботанических исследований (Сукачев, Зонн, 1961; Побединский, 1966; Александрова, 1969; Маслаков, 1980; Анучин, 1982; Методы изучения..., 2002). На пробных площадях (0,25-0,5 га) проведена таксация древостоя, изучен подрост древесных растений, травяно-кустарничковый ярус. Статистический анализ данных (регрессионный, дисперсионный анализы и неотклоняемый анализ соответствий (DCA)) выполнены в среде программирования R (Oksanen, 2013). Для исследования и прогнозирования динамики лесных экосистем использованы системы зависимых дифференциальных логистических уравнений (Lotka, 1925; Базыкин, 1985) и теория катастроф (Thom, Zeeman, 1975; Gilmore, 1993) (в частности, катастрофа сборки). Решение дифференциальных уравнений выполнено в программе MathCAD 2001 по методикам д.ф.-м.н. проф. Г.П. Быстрая с использованием разработанных им программных продуктов (Быстрой и др., 2004). Более подробно этот вопрос рассмотрен в главе 2.

Положения, выносимые на защиту:

1. Уровень биоразнообразия типов леса западных низкогорий Южного Урала связан в первую очередь со значительным перепадом высот над уровнем моря, который оказывает влияние на действующие климатические и эдафические факторы. Биоразнообразие типов леса Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала зависит в большей степени от факторов, находящихся в зависимости от рельефа: мощности почв, их увлажнения и трофности.
2. Воздействие экзогенных деструктивных факторов генерирует множественность эколого-динамических линий посткатастрофической

восстановительно-возрастной динамики биогеоценозов в пределах типов леса. Линии динамики длительное время различаются структурой всех ярусов лесных фитоценозов, в том числе интенсивностью естественного возобновления древесных растений, видовой структурой и продуктивностью травяно-кустарничкового яруса.

3. Системы взаимосвязанных дифференциальных логистических уравнений хорошо описывают восстановительно-возрастные смены фитоценозов после сплошных рубок и сопряженность динамики ярусов лесной растительности.
4. Применение теории катастроф для анализа и прогнозирования дигрессивно-демутационных смен лесной растительности дает хорошее соответствие теории и экспериментальных данных для различных типов леса, позволяет формализовать существование в пределах одного экотопа альтернативных линий сукцессионной динамики.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты и выводы диссертации достоверны, так как основаны на многолетних исследованиях автора по теме диссертации, использовании общепризнанных подходов и современных методов статистической обработки данных, анализе большого числа литературных источников. Основные результаты диссертационной работы доложены и обсуждены на международных и всероссийских конференциях: Международной научно-технической конференции «Современные проблемы устойчивого управления лесами, инвентаризации и мониторинга лесов» (Санкт-Петербург, 2006), Международной конференции «Математические модели и информационные технологии в сельскохозяйственной биологии: итоги и перспективы» (г. Санкт-Петербург, 2010), Международной научной конференции, посвященной 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения» (Пенза, 2008), третьей Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (г. Пушкино, 2008), Международной конференции «Ресурсный потенциал почв – основа продовольственной и экологической безопасности России» (г. Санкт-Петербург, 2011), Международной конференции «Любищевские чтения», (Ульяновск, 2013, 2015), Международном семинаре «Математические модели в теоретической экологии и земледелии (Полуэктовские чтения)» (Санкт-Петербург, 2014), Всероссийской научной конференции (с международным участием), посвященной 100-летию со дня рождения Б.П. Колесникова (г. Екатеринбург, 2009), Всероссийской конференции с участием иностранных ученых «Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии» (г. Новосибирск, 2009), II, III, IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Нижний Тагил, 2008, 2010, 2012), IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (г. Йошкар-Ола, 2010), Всероссийской конференции с международным

участием «Проблемы эколого-экономической оценки природных объектов, экологическая безопасность территорий» (г. Екатеринбург, 2011), Всероссийской школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (г. Уфа, 2012), Всероссийской выставки-презентации учебно-методических изданий из серии «Золотой фонд отечественной науки» (Сочи, 2011), Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» («ЭкоМатМод») (Пушино, 2009, 2011), Всероссийской конференции с международным участием «Состояние лесов и актуальные проблемы лесопользования» (Хабаровск, 2013), II Всероссийской научной Интернет-конференции с международным участием «Ботаника и природное многообразие растительного мира» (Казань, 2014), Международном семинаре «Математические модели в теоретической экологии и земледелии» («Полуэктовские чтения») (Санкт-Петербург, 2014). Международной конференции «XXIX Люблинские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии» (Ульяновск, 2015), XIV Международной научно-практической конференции «Отечественная наука в эпоху изменений: постулаты прошлого и теории нового времени» (Екатеринбург, 2015). Международной конференции-совещании «Сохранение лесных генетических ресурсов» (Республика Беларусь, г. Гомель, 2017), Международной конференции «Bioresource and Stress Management» (Индия, Джайпур, 2017), V Всероссийской научно-практической конференции «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Нижний Тагил, 2017).

Личный вклад автора. Диссертационная работа выполнена в 1991-2018 гг. Постановка цели, задач, разработка программы исследований, организация и проведение полевых работ, сбор, статистический анализ данных, разработка моделей, их верификация, интерпретация полученных результатов проведены лично автором.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 112 работ, в том числе 1 монография, индексируемая в Scopus, 1 глава в коллективной монографии, индексируемой в WOS, 29 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 304 страницах и состоит из введения, 9 глав, заключения, 12 приложений и списка литературы. Содержит 86 рисунков и 40 таблиц, список литературы включает 784 источника, в том числе 295 на иностранных языках.

Благодарности. Безграничную благодарность выражаю своим первым научным руководителям д.б.н. С.Н. Санникову и к.с.-х.н. Е.М. Фильрозе за внимание и терпение, веру в мои силы, неоценимую помощь на первых этапах работы. Огромная благодарность к.с.-х.н. Г.В. Андрееву и к.б.н. Е.С. Золотовой за помощь в проведении полевых исследований, предоставлении данных и обсуждении результатов. Особая благодарность д.ф.-м.н. Г.П. Быстраю за детальное консультирование, объяснение методов теории катастроф, предоставление программных продуктов, тщательную проверку расчетов,

помощь в интерпретации результатов. Также благодарна к.т.н. Ю.П. Ланкину, к.ф.-м.н. И.А. Лыкову, С.А. Охотникову за предоставленные программные продукты, помощь в моделировании, д.б.н. Е.В. Колтунову за конструктивную критику и обсуждение результатов. Я благодарна д.б.н. С.А. Шавнину и д.б.н. И.В. Петровой за предоставление возможности и помощь в проведении исследований и всем сотрудникам, которые принимали участие в обсуждении результатов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. АНАЛИЗ ИЗУЧЕННОСТИ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ ДИНАМИКИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Приоритетными направлениями изучения восстановительно-возрастной динамики лесов являются исследования влияния пожаров (Санников, 1992; Shvidenko, Schepaschenko, 2013; Gauthier et al., 2015; Ponomarev et al., 2016; Rodriguez-Baca et al., 2016; Нешатаев, 2017; Day et al., 2017; Lydersen et al., 2017; Malone et al., 2018), лесозаготовок (Aiba et al., 2001; Уланова, 2006; Chen et al., 2011; Нешатаев, 2017; Wu, et al., 2018; Downey et al., 2018), разработка подходов и методов анализа и прогнозирования сукцессий (Шенников, 1964; Александрова, 1964; Finegan, 1984; Миркин и др., 1989; Василевич, 1993). Активно обсуждается гипотеза о множественности линий восстановительной динамики фитоценозов в сходных условиях местопроизрастания (Санников, 1970; Цветков, 1975, 1972, 1989; Федорчук, Кузнецова, 1995; Грязькин, 1998; Уланова, 2006; Громцев и др., 2010; Любимов и др., 2017; Нешатаев, 2017; Canullo et al., 2017; Florez et al., 2018; Peter, Harrington, 2018). На Урале динамика растительности на вырубках и горях детально исследована Е.П. Смолоноговым (1959, 1960, 1970), Е.М. Фильрозе (1981), В.А. Галако (1993), Г.В. Андреевым (2005, 2007), а процессы естественного лесовозобновления Е.И. Юргенсоном (1958), С.Н. Санниковым (1960, 1965, 2006), А.А. Шевелевым (1965), Е.Л. Маслаковым и Б.П. Колесниковым (1968), Р.С. Зубаревой (1970), Р.П. Исаевой (1975), Б.Ф. Окишевым (1981), А.Н. Давыдычевым (2006, 2009), В.В. Фоминым (2015), Е.В. Юровских (2016), Ю.П. Горичевым, А.Н. Давыдычевым, А.Ю. Кулагиным (2017). Вышеперечисленные исследования послужили основой для разработки концептуальных основ повышения продуктивности лесов на Урале (Луганский, Залесов, 1990, 2002; Новоселова и др., 2016; Герц и др., 2017; Теринов, Луганский, 2017). Особое место в главе уделено моделированию динамики лесов (Гилмор, 1984; Arnold, 1992; Guisan, Zimmermann, 2000; Hope, 2003; Исаев и др., 2005, 2008; Чернавский и др., 2006; Miller et al., 2007; Ulanova et al., 2007, 2013; Hong, He., 2008; Комаров, 2009; Grasman et al., 2009; Liang, Picard, 2013; Rodriguez-Baca et al., 2016; Jucker et al., 2017; Korotkov, 2017; Chertov et al., 2017; Shugart et al., 2018; Usoltsev et al., 2018).

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены с 1991 по 2018 гг. в Юрюзанско-Верхнеайской провинции горных южно-таежных и смешанных лесов Южного Урала (Колесников, 1969) ($54^{\circ}33' - 54^{\circ}40'N$; $57^{\circ}48' - 57^{\circ}55'E$) и Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала (Колесников и др., 1973) ($57^{\circ}00' - 57^{\circ}05'N$; $60^{\circ}15' - 60^{\circ}25'E$). Объекты исследований – гетерогенные в типологическом плане горные леса, сильно фрагментированные рубками и пожарами. Сложный мозаичный растительный покров идеален для целей наших исследований. Здесь можно встретить все разнообразие фитоценозов: условно-коренные леса, производные березовые и осиновые фитоценозы различного состава, густоты и возраста, в изобилии представлены вырубki с различным количеством подроста древесных растений. На Среднем Урале также широко распространены гари.

На Южном Урале основные исследования проведены в нижнем высотном поясе – аналоге равнинных южно-таежных лесов (400–500 м над ур. м.), серия пробных площадей заложена в среднем и верхнем высотных поясах – аналогах равнинных широколиственно-хвойных (500–700 м над ур. м.) и средне-таежных лесов (800–900 м над ур. м.). На Среднем Урале детально изучен весь обобщенный топоэкологический профиль.

Перечень исследованных рядов динамики включает:

1. Условно-коренные 140-250-летние темнохвойные и светлохвойные леса, которые в наименьшей степени изменены экзогенными воздействиями.
2. Послерубочные и постпирогенные ельники, пихтарники и сосняки возрастом до 100 лет. Характерны ярко выраженные восстановительно-возрастные смены, перестройка структуры древесного и подчиненного ярусов.
3. Коротко-производные фитоценозы. Хвойные виды присутствуют в древостое и обильны в подросте. Восстановление хвойных лесов обеспечивается за период существования одного поколения. Изучены коротко-производные березняки и осинники от 5 до 100 и более лет.
4. Длительно-производные фитоценозы. Характеризуется незначительным участием в древостое и подросте хвойных древесных растений, восстановление доминирования которых происходит за период превышающий время жизни одного поколения временно-преобладающего древесного вида. Изучены березняки от 5 до 100 и более лет, сформированные из березы последующей рубке генерации и сохраненного во время рубки подроста хвойных древесных растений.
5. Устойчиво-производные фитоценозы. Восстановление коренного хвойного типа леса затруднено.
6. Вырубki и гари рассматриваются в качестве начальных стадий лесовосстановительного процесса от момента рубки (пожара) до смыкания крон

молодого поколения древесных растений и включены, согласно принципам генетической типологии, в соответствующие коренные типы леса (Колесников и др., 1973; Фильрозе, 1967, 1986).

На пробных площадях, которые включали не менее 200 древесных растений, выполнена таксация по общепризнанным методикам (Анучин, 1982). Подрост учитывали на 40 площадках размером 5x5 м (для лесов Южного Урала) и на 2–6 лентах 4x20 м, разбитых на площадки 2x2 м (для лесов Среднего Урала). Для каждого экземпляра подроста учтены: высота, возраст, диаметры, жизненное состояние. Возраст определен для мелкого подроста (высота до 50 см) по мутовкам, для более крупного – по мутовкам и для уточнения правильности определения по спилам у корневой шейки для выборки растений (3–4 экземпляра для каждой категории жизненности и 25 см высоты). Исследование травяно-кустарничкового яруса включало выявление видового состава, пространственной неоднородности, обилия по шкале Браун-Бланке, проективного покрытия и фитомассы. Для учета проективного покрытия применяли деревянную рамку размером 1x1 м, разделенную на 100 ячеек (для пробной площади не менее 25 площадок). Определение запаса фитомассы выполнено в период максимального развития травостоя (10–25 учетных площадок). Укосы разбирались по видам, высушивались при 105°C до постоянной массы (абсолютно сухого состояния) и взвешивались. Почвенные исследования для Южного Урала выполнены Е.М. Фильрозе и Г.Г. Новгородовой при личном участии автора (Андреев, Фильрозе, Четкина, 1994; Иванова, Новгородова, Андреев, 2000). На Среднем Урале изучение почв проводилось совместно с Е.С. Золотовой (Иванова, Золотова, 2011; Ivanova, Zolotova, 2011, 2013). В отсутствии возможности прямых измерений факторов среды, использованы диапазонные экологические шкалы Д.Н. Цыганова (1983), которые широко применяются для оценивания наиболее значимых факторов (Булохов, 2004; Зверев, 2009; Широких, 2009; Миркин и др., 2010), в том числе при изучении сукцессий (Селедец, 2000; Ткаченко, 2000). Всего в лесах Южного Урала заложено 35 пробных площадей, которые включали по 4 секции, на Среднем Урале – 235 пробных площадей.

Для классификации растительности использована генетическая лесная типология (Колесников, 1956). Названия типов леса для Южного Урала даны согласно Е.М. Фильрозе (1972, 1983, 1986), для Среднего Урала – по сводке типов леса (Колесников и др., 1973). Названия растений – согласно С.К. Черепанову (1995).

Изучение зависимостей между признаками и факторами проведено методами регрессионного и дисперсионного анализов (Халафян, 2010). Для проверки гипотезы о статистической значимости различий использован HSD-тест. Нормальность распределений проверена по W-критерию Шапиро-Уилка, а однородность внутригрупповых дисперсий – на основе теста Левена. Для анализа многомерных данных использован неотклоняемый анализ соответствий (DCA), который не накладывает каких-либо ограничений на данные, в том

числе не требует нормальности распределения (Hill, Gauch, 1980; Jongman et al., 1987; Okland, Eilertsen, 1993). Статистический анализ выполнен в среде программирования R с использованием пакета *vegan* (Oksanen, 2013).

Для исследования видовой структуры травяно-кустарничкового яруса использованы ранговые распределения обилий видов («species abundance distributions») (Левич, 1980; Шитиков и др., 2011; Пузаченко, 2016). Для аппроксимации апробированы экспоненциальные и степенные функции (Кудрин, 2002). Проведен анализ на соответствие полученных ранговых распределений универсальным законам Гиббса (Мотомуры) и Ципра-Парето (Motomura, 1932; Уиттекер, 1980; Мандельброт, 2002; Кудрин, 2002).

Для анализа и прогнозирования динамики лесных экосистем использованы системы зависимых дифференциальных логистических уравнений (Lotka, 1925; Базыкин, 1985; Быстрой и др., 2004) и теория катастроф (Thom, Zeeman, 1975; Gilmore, 1993) (в частности, катастрофа сборки). Поиск значений параметров уравнений основан на решении обратной задачи (подбор значений параметров методом последовательного приближения к полученным данным). Использован *MathCAD* и программный продукт, разработанный Г.П. Быстрым (Быстрой и др., 2004).

ГЛАВА 3. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе приведено описание географического положения, климата района исследований (Кайгородов, 1955; Боярская, 1967; Кувшинова, 1968; Колесников, 1969; Колесников и др., 1973), рельефа и геологического строения (Лидер, 1976; Перельман, 1979; Геология..., 1969; Макунина, 1974), почвенного покрова (Богатырев, Ногина, 1962; Абатуров, 1961, 1966; Зубарева, Фирсова, 1963; Ржанникова, 1965, 1973; Арефьева, Фильрозе, 1974; Фирсова, 1972, 1978; Новгородова, 1996, 2002; Горичев и др., 2009), современной растительности (Тюлина, 1929, 1931; Соколов, 1951; Котов, 1953; Цветаев, 1960; Колесников, 1961; 1964; 1985; Смолоногов, 1994, 1998, 2006), Фильрозе, 1983) и истории ее формирования (Крашенинников, 1936, 1951; Горчаковский, 1968; Хотинский, 1977; Турков, 1980; Панова, 1981, 1982, 1997, 2001, 2011; Antipina et al., 2014).

ГЛАВА 4. ИССЛЕДОВАНИЕ СТРУКТУРЫ И БИОРАЗНООБРАЗИЯ УСЛОВНО-КОРЕННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА

Несмотря на признание важности сохранения коренных зональных типов растительности, площади коренных лесов продолжают сокращаться (Нешатаев, 2017), а прогрессирующее увеличение антропогенного воздействия обуславливает актуальность исследования структуры и биоразнообразия близких к коренным лесным фитоценозов (Пугачевский, 1992). В главе изложены результаты 25-летнего изучения основных типов леса, выделенных

на основе генетической лесной типологии: 9 для западных низкогорий Южного Урала и 12 для Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала. В диссертации приведены в 5 таблицах подробные характеристики древостоя и лесорастительных условий. Полученные сведения о доминирующих и диагностических видах типов леса обобщены в 3 таблицах. На основе шкал Цыганова рассчитаны экологические пространства типов леса. Расчеты проведены по средним значениям и регрессионным методом (Бузук, Созинов, 2007, 2009). Результаты представлены на 14 рисунках.

Дисперсионный анализ (ANOVA) подтвердил нашу гипотезу о том, что тип леса является статистически значимым фактором (на уровне значимости 0,05) для видовой насыщенности, проективного покрытия и фитомассы (рисунок 1).

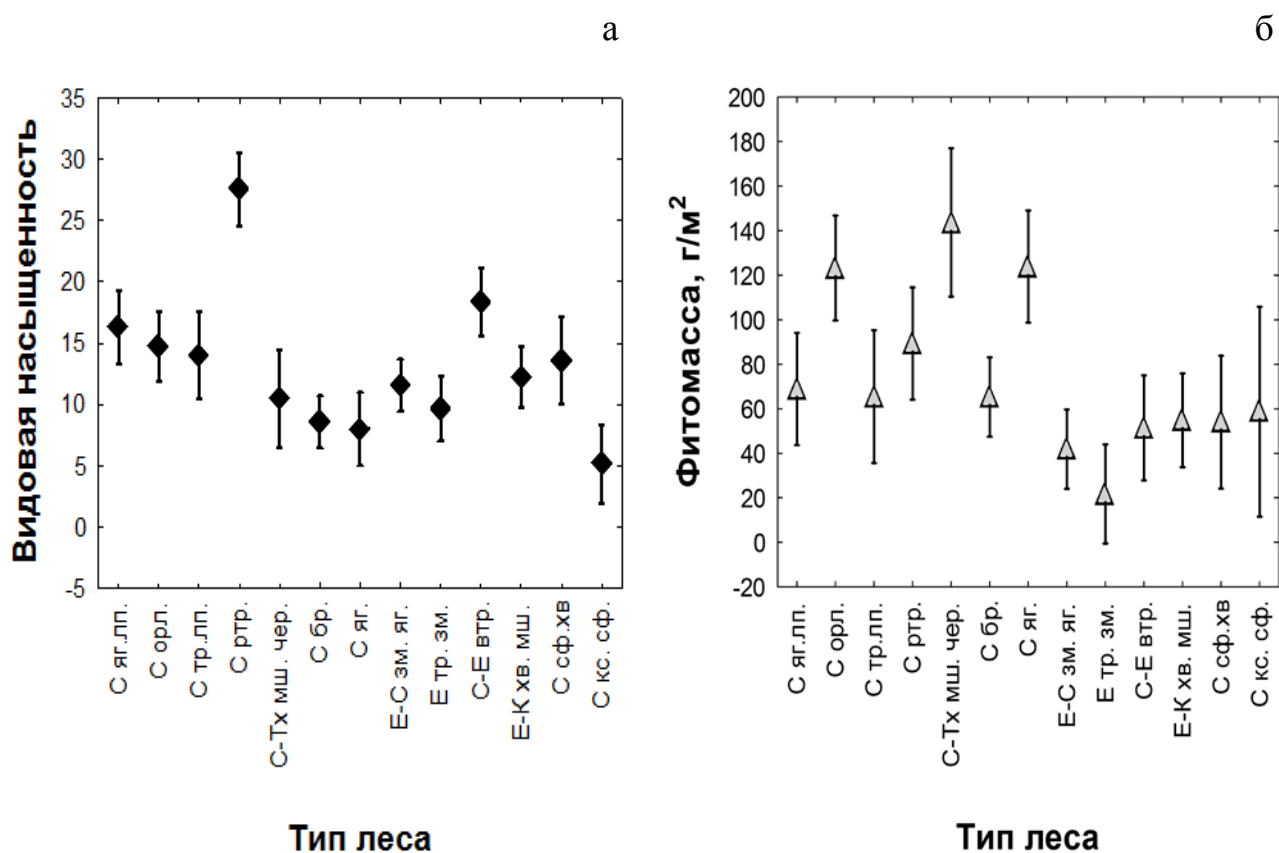


Рисунок 1 – Видовая насыщенность (на 1 м²) (а) и фитомасса (г/м² в абсолютно-сухом состоянии) (б) травяно-кустарничкового яруса исследованных условно-коренных лесов Среднего Урала

Для всех изученных типов леса исследованы ранговые распределения фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса и проведен анализ на соответствие теоретическим законам Гиббса (Мотомуры) и Ципра-Парето. Результаты представлены в виде рисунков, примеры которых приведены на рисунке 2. Установлено, что для лесов дренированных местообитаний ранговые распределения обилий видов хорошо соответствуют закону Ципра-Парето (свидетельствует о логарифмической зависимости фитомассы видов от ресурса

(Левич, 1980)). В слабо дренированных и переувлажненных условиях выявлено большее соответствие закону Гиббса (реализуется при линейной зависимости фитомассы от ресурса (Шитиков и др., 2011)).

а

б

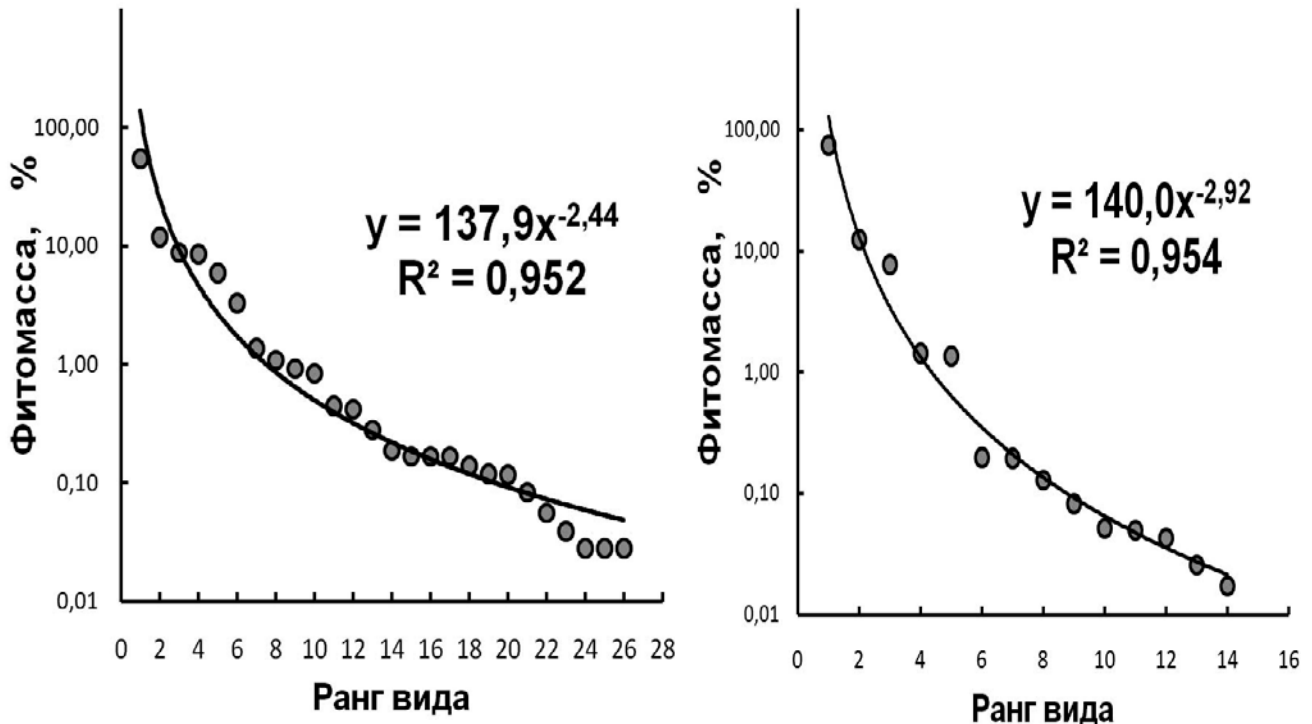


Рисунок 2 – Ранговое распределение фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса в 160-летних сосняках травяно-липняковых (а) и в 160-летних сосняках с темнохвойным ярусом мшисто-черничниковых (б) Среднего Урала

На основе данных о продуктивности травяно-кустарничкового яруса выполнен неотклоняемый анализ соответствий (DCA) и построены ординационные диаграммы. Для объектов исследований, расположенных на Южном Урале, установлено, что хорошо выделяются леса различных высотных поясов (рисунок 3). Точки на рисунке соответствуют пробным площадям. Они соединены линиями с центрами скоплений, которые отмечены номерами, соответствующими типу леса. На DCA-диаграмму нанесены векторы наиболее значимых факторов. Длина вектора указывает на силу влияния фактора, а направление на положительную или отрицательную связь. Корреляция факторов с осями DCA приведена в таблице 2. Большинство значимых факторов скоррелировано с первой осью DCA. Такими являются: HD – увлажнение почв, TM – термоклиматический (положительную зависимость), TR – трофность почв и FH – переменность увлажнения (отрицательная связь). Расположение типов леса на ординационной диаграмме позволяет сделать вывод, что первая DCA-ось связана со значительным перепадом высот над уровнем моря и в наибольшей степени определяет бета-разнообразие в горах Южного Урала.

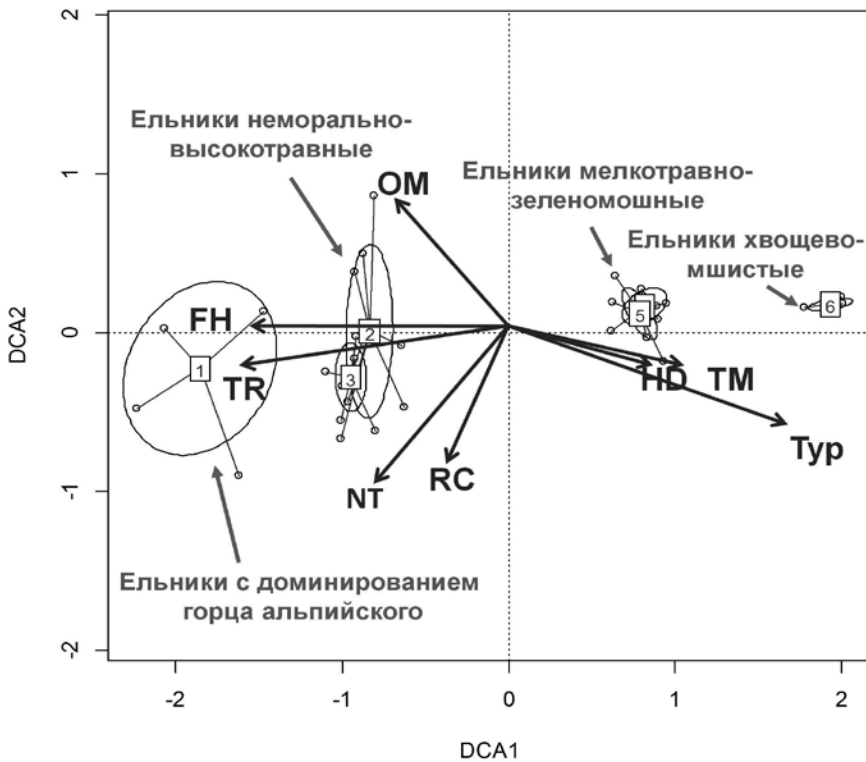


Рисунок 3 – Ординация типов леса Южного Урала: 1 – верхний высотный пояс; 2, 3 – средний высотный пояс (относительно устойчивый и устойчивый режим увлажнения почв соответственно); 4, 5, 6 – нижний высотный пояс (относительно устойчивый, устойчивый, периодически избыточный режим увлажнения почв соответственно); расшифровка факторов приведена в таблице 2

Таблица 2 – Результаты корреляционного анализа значимых факторов дифференциации условно-коренных лесов Южного Урала с осями DCA

Фактор	DCA1	DCA2	R ²	p
Климатические факторы				
TM – термоклиматический	0,93	-0,23	0,42	0,004
OM – аридности-гумидности климата	-0,61	0,79	0,34	0,008
LC – освещенность-затенение	-0,24	0,97	0,04	0,596
Эдафические факторы				
HD – увлажнение почв	0,97	-0,25	0,26	0,015
TR – трофность почв	-0,99	-0,12	0,81	0,001
NT – богатство почв азотом	-0,71	-0,71	0,53	0,001
RC – кислотность почв	-0,49	-0,87	0,30	0,007
FH – переменность увлажнения	-0,99	0,007	0,76	0,001
Тур – номер типа леса в обобщенном топоэкологическом профиле	0,96	-0,27	0,88	0,001

DCA-анализ, проведенный для лесов Среднего Урала, выявил (рисунок 4), что сосняки брусничниковый, ягодниковый, ельник-сосняк зеленомошниково-ягодниковый, орляковый, травяно-липняковый и сосняк с темнохвойным ярусом мшисто-черничниковый образовали одно плотное скопление и обособлены от сосняков разнотравных. Эти типы леса на рисунке занимают небольшую область, что свидетельствует о большом сходстве объектов. Еловые типы леса расположены обособлено. Причем, скопления достаточно рыхлые, что свидетельствует о биоразнообразии. Связь факторов с осями DCA и уровни значимости приведены в таблице 3.

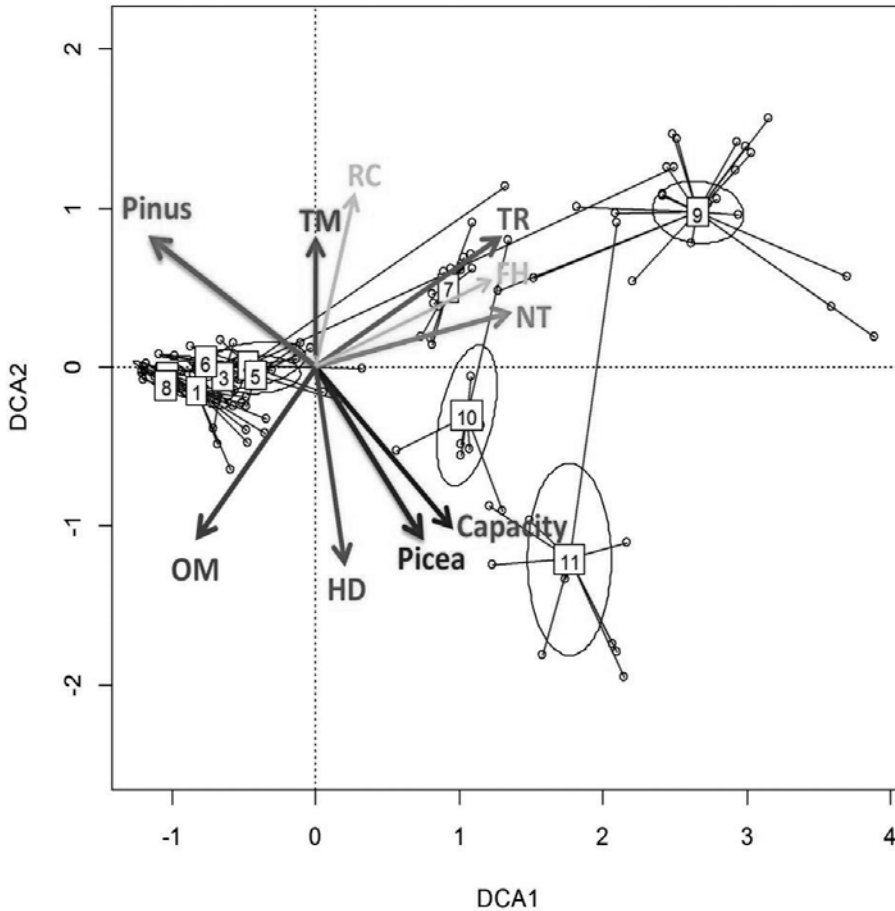


Рисунок 4. Факторы дифференциации условно-коренных лесов в Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала: расшифровка факторов приведена в таблице 3; 1-11 – типы леса: 1 – С бр., 2 – С яг., 3 – С яг.лп., 4 – Е-С зм.-яг., 5 – С орл., 6 – С тр.лп., 7 – С ртр., 8 – С-Тх мш.чер., 9 – Е тр.зм., 10 – С-Е втр., 11 – Е-К хв.мш.

Таблица 3 – Результаты корреляционного анализа наиболее значимых факторов дифференциации условно-коренных лесов Среднего Урала с осями DCA

Фактор	DCA1	DCA2	R ²	p
Климатические факторы				
TM – термоклиматический	0,004	0,99	0,19	0,001
OM – омброклиматический (соотношение осадков и испарения)	-0,63	-0,78	0,68	0,001
LC – освещенность-затенение	-0,99	0,11	0,28	0,001
Фитоценоотические факторы				
Pinus – доля сосны обыкновенной в составе древостоя	-0,78	0,63	0,67	0,001
Picea – доля ели сибирской в составе древостоя	0,63	-0,77	0,72	0,001
Эдафические факторы				
TR – трофность почв	0,86	0,51	0,65	0,001
NT – богатство почв азотом	0,95	0,31	0,69	0,001
HD – увлажнение почв	0,24	-0,97	0,40	0,001
FH – переменность увлажнения почв	0,92	0,39	0,55	0,001
RC – кислотность почв	0,43	0,90	0,39	0,001
Capacity – мощность почв	0,70	-0,72	0,78	0,001

С первой осью DCA наиболее тесно связаны богатство почв азотом, переменность увлажнения, трофность почв и доля сосны обыкновенной в составе древостоя. Со второй осью коррелируют термоклиматический фактор, увлажнение и кислотность почв, доля ели сибирской в составе древостоя. Мощность почвенного профиля является комплексным фактором и имеет высокую корреляцию как с первой осью DCA, так и со второй.

ГЛАВА 5. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ПОД ПОЛОГОМ ДРЕВОСТОЕВ, НА СПЛОШНЫХ ВЫРУБКАХ И ГАРЯХ В ГОРАХ ЮЖНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА

Естественное возобновление древесных растений признается главным фактором, определяющим устойчивость коренных хвойных лесов и успешность их восстановления после катастрофических воздействий (Санников, 1992). Задачей наших исследований являлось выявление особенностей естественного возобновления основных хвойных лесообразователей под пологом древостоев и на открытых местообитаниях (сплошных вырубках и гарях) в горах Южного и Среднего Урала в зависимости от типа леса на основе детальных количественных исследований с выявлением не только общей численности и высоты подроста древесных растений, но и возрастной структуры.

В западных низкогорьях Южного Урала исследованы особенности естественного возобновления древесных растений под пологом темнохвойных лесов (условно-коренных ельников, а также более молодых темнохвойных древостоев, сформировавшихся после сплошных рубок, в том числе в условиях незначительного выпаса и после пожаров), на вырубках, в коротко-, длительно-производных березняках и устойчиво-производных осинниках. Установлено, что в условно-коренных лесах процессы естественного возобновления протекают успешно. Однако, ельники, формирующиеся после зимних рубок, пожаров и под воздействием умеренного выпаса, отличаются возрастной структурой подроста как от условно-коренных ельников, так и друг от друга. В целом для условно-коренных ельников и молодых темнохвойных лесов нами доказано постоянство появления новых поколений темнохвойного подроста. Это свидетельствует о возможности самовосстановления ценопопуляций и сохранение устойчивого развития. Обследование вырубок показало, недостаточность естественного возобновления темнохвойных древесных растений после сплошных рубок. Восстановление темнохвойных лесов зависит от численности и жизненности предварительных генераций подроста, сохраненного в процессе лесозаготовок.

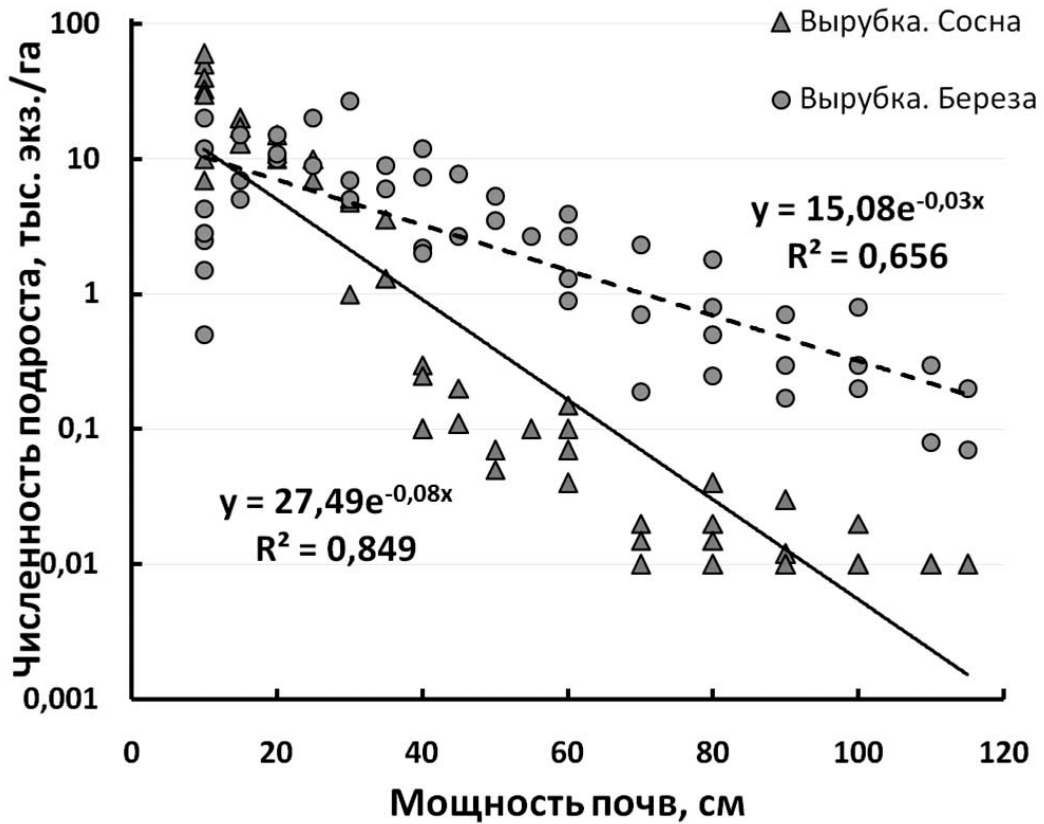
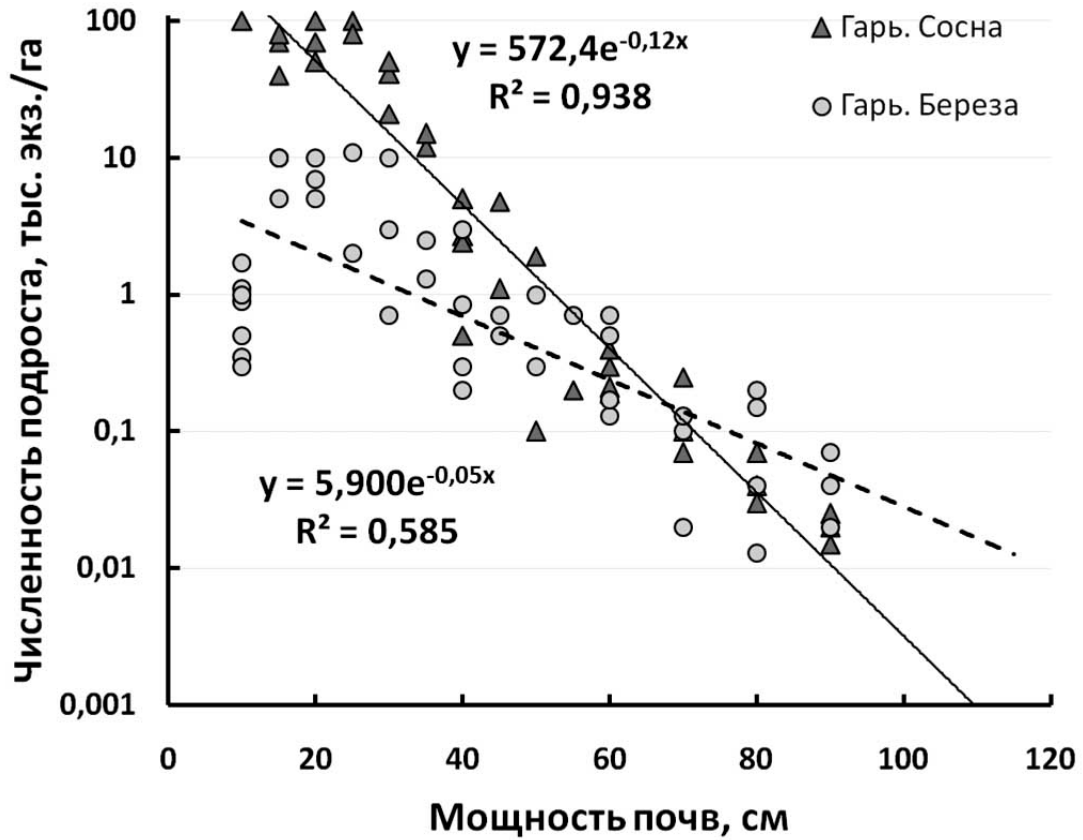


Рисунок 5 – Зависимость соотношения сосны и березы в подросте на гарях и вырубках от мощности почв на Среднем Урале

В коротко-производных березняках в первые годы после сплошных рубок новые экземпляры темнохвойного подроста не отмечены, учтены лишь молодые деревья, которые выжили в процессе лесозаготовок. Позднее (по мере увеличения эдификаторной роли темнохвойных видов) появляются их новые поколения, и начинает восстанавливаться разновозрастность у подроста. Полученные результаты объясняют слабое распространение коротко-восстановительных смен на Южном Урале. На основе детальных исследований, проведенных в длительно производных березняках, установлено, что возрастная структура темнохвойного подроста трансформирована по сравнению с условно-коренными ельниками: появление новых поколений происходит не постоянно. Возврат к коренным лесам растянут во времени более чем на сто лет. В устойчиво-производных осинниках отмечены только единичные сильно угнетенные экземпляры темнохвойного подроста и сложно прогнозировать период возврата к исходным темнохвойным фитоценозам.

Многолетние исследования, проведенные в условно-коренных лесах Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала, показали, что наиболее обильное естественное возобновление сосны обыкновенной имеется в сосняках брусничниковых и ягодниковых, ели сибирской – в ельниках-сосняках зеленомошниково-ягодниковых. Подрост как ели сибирской, так и сосны обыкновенной в этих типах леса является разновозрастным. На открытых местообитаниях наиболее благоприятные условия для естественного возобновления складываются в брусничниковом типе леса. С увеличением мощности почв плотность подроста сосны обыкновенной быстро снижается как на вырубках, так и на горях (рисунок 5). При этом во всем топоэкологическом профиле густота подроста сосны обыкновенной на горях больше чем на вырубках. Мощность почв также оказывает влияние и на соотношение сосны и березы в подросте на горях и вырубках. После пожаров на маломощных почвах в подросте преобладает сосна обыкновенная, на мощных почвах – подрост березы. После сплошных рубок преобладание в подросте сосны возможно лишь в брусничниковом типе леса (рисунок 5).

ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ СПЛОШНЫХ РУБОК И ПОЖАРОВ НА ДИВЕРГЕНЦИЮ ФИТОЦЕНОЗОВ В ПРЕДЕЛАХ ТИПОВ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА

В главе обсуждаются и проверяются три гипотезы: расхождение направлений восстановительно-возрастной динамики в зависимости от деструктивного воздействия (его типа и интенсивности) и образование в пределах коренного типа леса различных фитоценозов, которые представляют собой стадии сукцессии в различных рядах их восстановления; сближение направлений восстановительно-возрастной динамики и возврат к исходному (коренному) состоянию; в изначально различных типах леса сходные

экзогенные воздействия приводят к формированию сходных растительных сообществ со сходными тенденциями восстановительной динамики, а различия между коренными лесами снижаются.

На Южном Урале дифференциация растительности после сплошных рубок исследована в ельниках мелкотравно-зеленомошных. Проанализированы видовое разнообразие древесного и подчиненных ярусов, синузальная структура, проективное покрытие и фитомасса видов подчиненных ярусов. Построены ранговые распределения обилий видов и ординационные диаграммы. Сравнительный анализ производных фитоценозов с условно-коренными лесами по всем показателям выявил статистически достоверные различия, которые сохраняются более 100 лет. Наглядную иллюстрацию дифференциации растительности дал анализ соответствий (DCA) (рисунок 6).

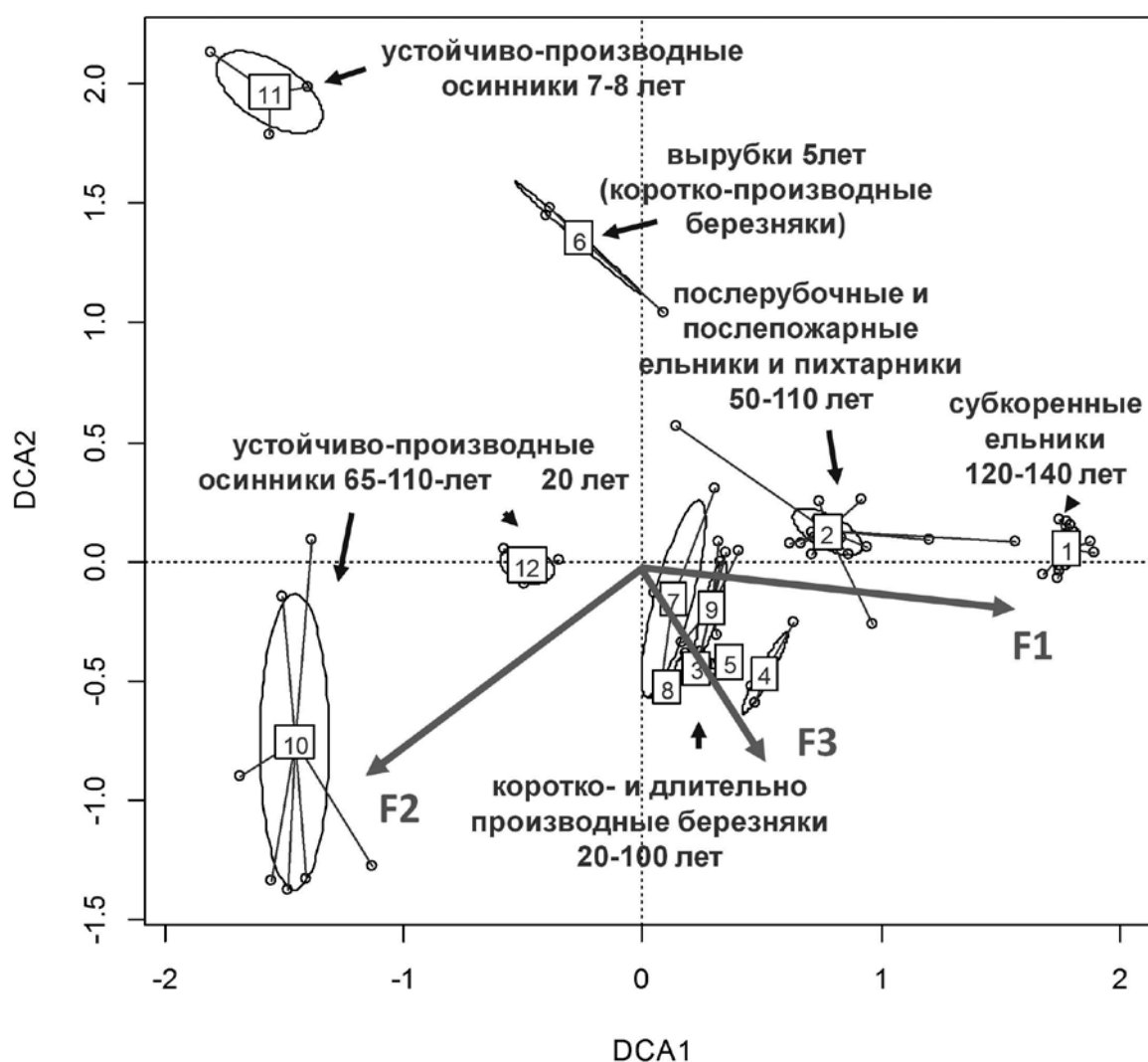


Рисунок 6 – Дифференциация лесной растительности (в осях DCA) после сплошных рубок на пологих склонах с мощными бурыми горно-лесными почвами на Южном Урале: F1 – доля в составе древостоя *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb.; F2 – доля в составе *Populus tremula* L.; F3 – возраст древостоя (лет)

Наиболее близко к условно-коренным лесам на ординационной диаграмме расположены послерубочные ельники и пихтарники. Максимально удалены от них устойчиво-производные осинники. Вырубки также занимают отдельную область, что свидетельствует о своеобразии их состава и структуры. Интересным выводом является отсутствие дифференциации между коротко- и длительно-производными березняками и их стадиями динамики. Для проверки гипотезы о тесной связи лесных сукцессий с эдификатором на рисунок 6 нанесли векторы, характеризующие древостой (возраст и долю вида в составе). Из всех древесных видов, отмеченных на пробных площадях, наибольшее влияние на структуру травяно-кустарничкового яруса оказывают *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и *Populus tremula* L.

В Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала дифференциация растительности исследована после сплошных рубок для редкого, но продуктивного типа леса – ельников травяно-зеленомошниковых, произрастающих в нижних частях дренированных склонов. Для этого типа леса свойственно оптимальное увлажнение почв летом и переувлажнение их весной (Колесников и др., 1973). Мощность почв более 100 см. Изучены условно-коренные 190-летние ельники (средняя высота древостоя 29,5 м, средний диаметр 25,5 см), коротко-производные 65-летние березняки с густым подростом ели сибирской (средняя высота древостоя 25 м, средний диаметр 14,4 см), длительно-производные 65-летние березняки с редким подростом ели сибирской (средняя высота древостоя 24 м, средний диаметр 18,2 см) и послелесные луга-сенокосы. Кроме смены эдификатора различия выявлены в естественном возобновлении древесных растений. Достаточное количество подроста ели сибирской отмечено в коротко-производных березняках. На лугах сенокосах из хвойных древесных растений более успешно возобновляется сосна обыкновенная. Наибольшие изменения произошли в количественных соотношениях между видами травяно-кустарничкового яруса (таблица 5). Виды, образующие основной фон нижних ярусов еловых лесов резко снизили фитомассу в производных березняках и исчезли на лугах. Некоторые виды, присутствующие в ельниках в небольших количествах, стали доминантами в производных фитоценозах.

Дисперсионный анализ (ANOVA) полученных в результате исследований данных выявил, что сукцессионный статус является статистически значимым фактором для надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса ($F(3,35)=1245,9$; $p=0,0000$) и для видовой насыщенности ($F(3,35)=36,33$; $p=0,0000$). Согласно HSD тесту для надземной фитомассы различия между всеми изученными фитоценозами статистически достоверны на уровне значимости 0,05, для видовой насыщенности статистически достоверные различия не подтвердились только между условно-коренным ельником и березняком с густым подростом ели сибирской. В остальных случаях различия между исследованными сообществами статистически достоверны на уровне значимости 0,05.

Таблица 5 – Динамика надземной фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса после сплошных рубок в ельниках травяно-зеленомошниковых Среднего Урала

Виды	Еловый лес		Березняки с густым подростом ели		Березняки с редким подростом ели		Луга-сенокосы	
	А	В	А	В	А	В	А	В
<i>Oxalis acetosella</i> L.	8,07	54	1,7	83,0	0,28	84,3	-	-
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	1,16	123,7	0,41	176,6	55,18	18,4	-	-
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	1,65	226,0	0,04	264,6	-	-	-	-
<i>Fragaria vesca</i> L.	0,42	142,2	0,38	212,9	0,51	95,2	-	-
<i>Asarum europaeum</i> L.	0,72	174,7	0,08	115,4	0,33	153,2	-	-
<i>Rubus saxatilis</i> L.	0,53	240,7	-	-	-	-	0,03	173,2
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	0,75	216,1	-	-	0,6	244,9	-	-
<i>Linnaea borealis</i> L.	0,16	206,4	-	-	0,55	120,5	0,22	153,7
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	0,45	94,3	0,24	218,3	0,48	83,9	0,1	173,2
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	0,31	161,9	-	-	6,78	56,9	-	-
<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie	0,62	144,8	-	-	0,02	118,3	-	-
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	0,33	148,3	-	-	-	-	-	-
<i>Cerastium pauciflorum</i> Stev. ex Ser.	0,59	118,8	0,4	124,2	1,17	60,8	-	-
<i>Dryopteris expansa</i> L.	0,17	294,0	0,12	246,9	-	-	-	-
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	0,11	192,0	0,26	101,7	0,03	244,9	0,8	162,5
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	0,06	479,6	0,47	237,7	0,02	244,9	-	-
<i>Stellaria holostea</i> L.	0,23	188,2	0,11	244,6	2,1	68,1	-	-
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	-	-	-	-	4,67	132,6	-	-
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	-	-	-	-	0,88	125,3	39,43	78,29
<i>Thalictrum minus</i> L.	0,05	479,6	-	-	3,13	114,7	-	-
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	0,15	226,0	-	-	5,67	67,8	11,77	119,6
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulf.	0,05	479,6	0,03	170,8	3,09	87,4	-	-
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	0,23	200,1	0,01	264,6	9,47	74,6	0,03	86,6
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	0,04	248,4	0,04	196,6	1,28	91,1	0,02	173,2
<i>Vicia sepium</i> L.	-	-	-	-	1,0	110,6	0,83	91,7
<i>Senecio nemorensis</i> L.	-	-	-	-	1,37	144,1	-	-
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	0,04	479,6	-	-	-	-	23,97	12,8
<i>Bistorta carnea</i> (C. Koch) Kom.	-	-	-	-	-	-	30,97	73,4
<i>Carex pallescens</i> L.	-	-	-	-	-	-	21,97	41,8
<i>Carex leporina</i> L.	-	-	-	-	-	-	9,73	120,1
<i>Agrostis tenuis</i> SIBTH.	-	-	-	-	-	-	34,03	36,8
<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	19,67	33,3
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	-	-	-	-	-	-	29,8	159,2
<i>Trollius europaeus</i> L.	0,01	479,6	-	-	-	-	8,70	71,7
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	-	-	-	-	-	-	12,37	34,3
<i>Myosotis</i> L.	-	-	-	-	-	-	6,60	53,9

Примечание: А – надземная фитомасса в абсолютно-сухом состоянии (г/м²), В – коэффициент вариации (%), “-” – вид не встречен

Для полученных ранговых распределений надземной фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса (рисунки 7, 8) лучшую аппроксимацию показала экспоненциальная функция (ранговое распределение Гиббса или Мотомуры). R^2 больше 0,9 для всех изученных фитоценозов. Установлено, что все ранговые распределения для производных фитоценозов, имеют отличия от распределений, полученных для условно-коренного ельника. Наибольшие изменения отмечены для коротко-производных березняков.

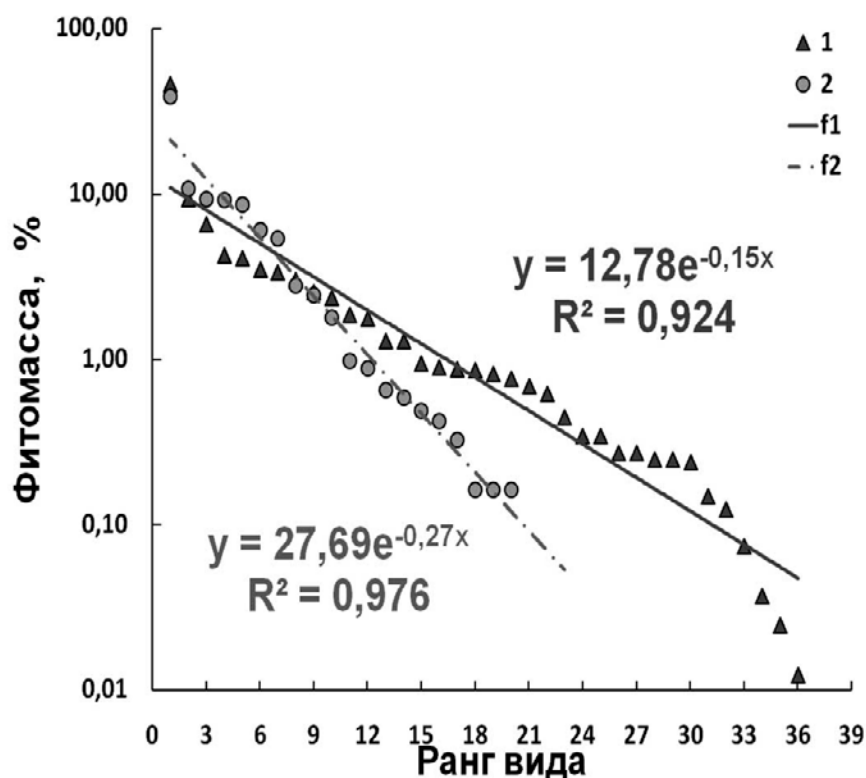


Рисунок 7 – Ранговые модели надземной фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса в ельниках травяно-зеленомошниковых 190-летнего возраста (1) и коротко-производных березняке 65-летнего возраста (2), f1 и f2 – аппроксимирующие экспоненциальные функции для ельника и березняка соответственно

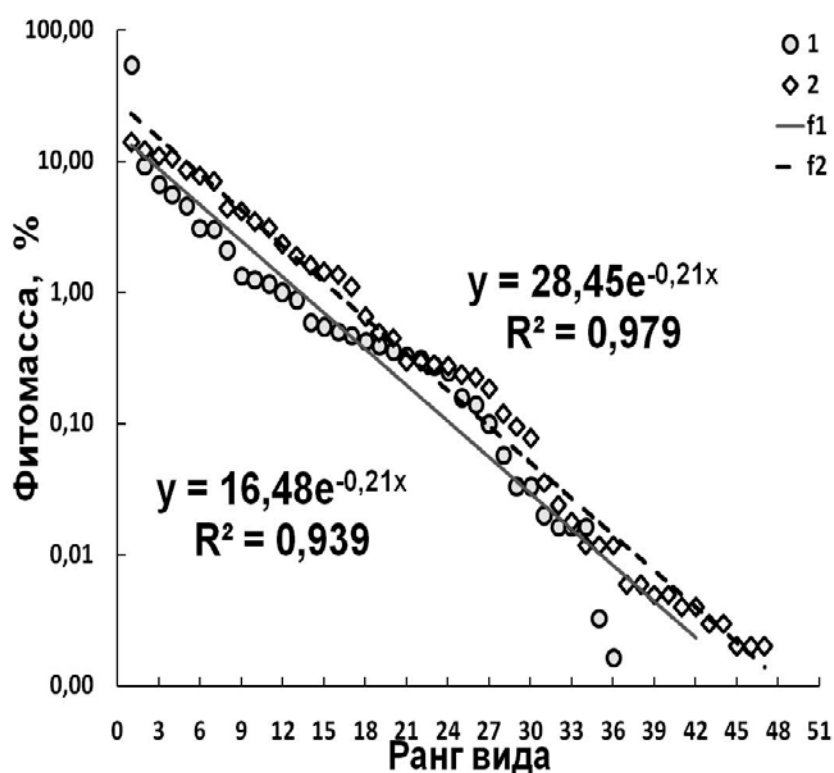


Рисунок 8 – Ранговые модели надземной фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса в длительно-производном березняке 65-летнего возраста с редким подростом ели сибирской (1) и на лугу-сенокосе (2), f1 и f2 – аппроксимирующие экспоненциальные функции для березняка и луга соответственно

Дополнительно с целью проверки гипотезы о дивергенции лесной растительности проведен сравнительный анализ структуры травяно-кустарничкового яруса условно-коренных лесов и вырубок Среднего Урала на основе HSD-теста. Выявлено, что по уровню фитомассы травяно-кустарничкового яруса различия между лесами и рубками статистически достоверны (на уровне значимости 0,05) для всех исследованных пар типов лесов – вырубок; по уровню проективного покрытия и видовой насыщенности для четырех из семи. Полученные результаты подтверждают гипотезу о дивергенции структуры фитоценозов после сплошных вырубок.

Для проверки гипотезы о конвергенции структуры растительности после сплошных рубок в различных экотопах мы провели сравнительный анализ структуры травяно-кустарничкового яруса вырубок на основе HSD-теста. Выявлено, что различия между рубками в зависимости от лесорастительных условий в большинстве случаев не достоверны по видовой насыщенности, фитомассе и проективному покрытию. Полученные результаты доказывают справедливость нашей гипотезы о конвергенции структуры растительности на рубках.

ГЛАВА 7. СИСТЕМЫ ЛОГИСТИЧЕСКИХ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ ДЛЯ АНАЛИЗА И ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ВОССТАНОВИТЕЛЬНО-ВОЗРАСТНОЙ ДИНАМИКИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Одна из задач диссертационной работы – анализ сильных сторон использования систем взаимосвязанных дифференциальных логистических уравнений для прогнозирования совместного роста нескольких лесообразователей и сопряженности восстановительно-возрастной динамики ярусов лесной растительности после сплошных рубок и пожаров.

Использована следующая система логистических уравнений:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = A_1 x_1 - B_1 x_1^2 + C_1 x_1 x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} = A_2 x_2 - B_2 x_2^2 + C_2 x_1 x_2 \end{array} \right. \quad (1)$$

здесь $A=1/\tau$, $B=1/\tau K$, A – специфическая скорость естественного увеличения функции, τ – характерный момент времени, K – предел функции (емкость экологической ниши), произведение x_1, x_2 описывают взаимодействие ярусов, C – интенсивность этого взаимодействия.

В главе на примере двух типов леса Среднего Урала исследована динамика формирования древостоев на сплошных вырубках и гарях. Сосняки брусничниковые наиболее часто повреждаются пожарами по сравнению с другими типами леса. Для этого типа леса рассмотрены постпирогенные сукцессии. Анализируемый период роста включал 160 лет (рисунок 9). Выявлены динамические характеристики: характерный момент времени для сосны составляет 2 года, для березы – 4, период интенсивного роста до 30 – 40 лет, емкость экологической ниши для сосны 14038 г/м^2 , для березы – 5234 г/м^2 . На основе выявленной теоретической линии развития сделан прогноз до двухсотлетних древостоев, который подтверждает вывод о стабильности динамики.

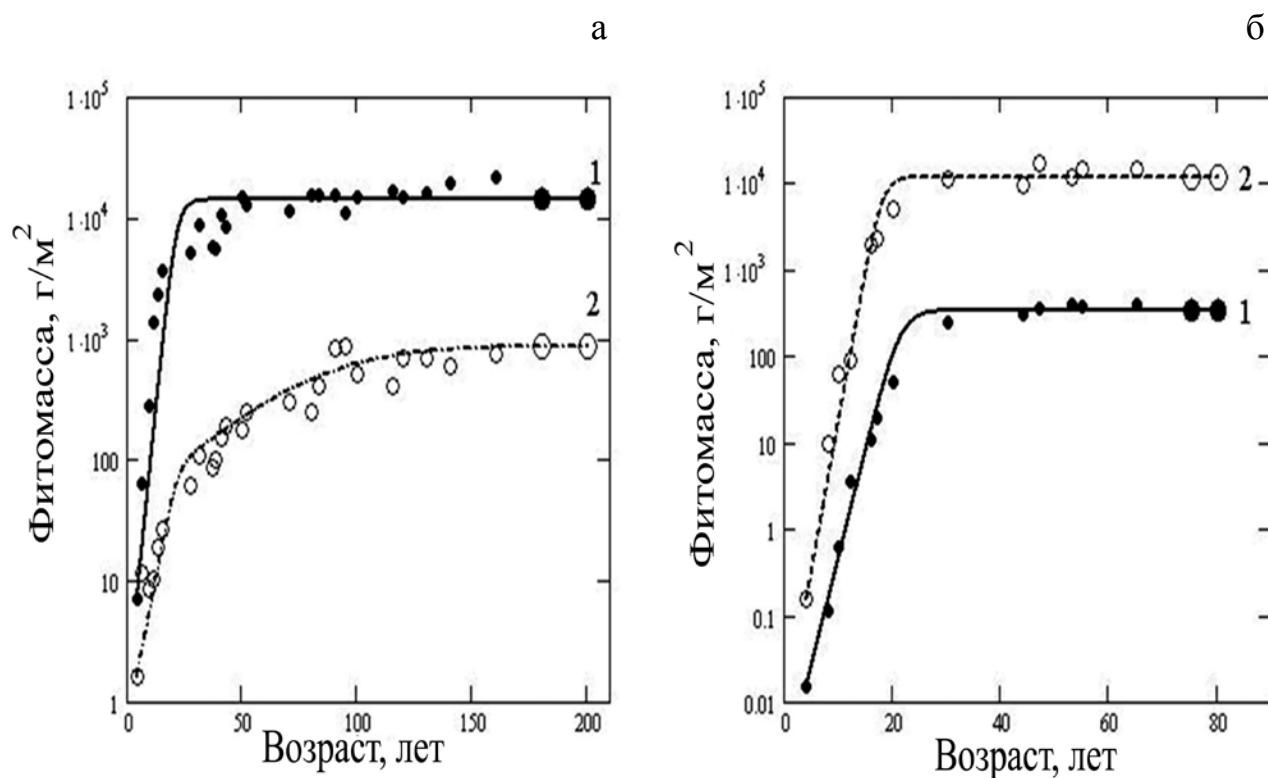


Рисунок 9 – Совместный рост сосны (*Pinus sylvestris* L.) и березы (*Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.) после пожаров в сосняках брусничниковых (а) и после сплошных рубок в сосняках разнотравных (б): 1 – фитомасса сосны (г/м^2), 2 – фитомасса березы (г/м^2); точки – эмпирические данные; линии – результат решения системы логистических уравнений (1). Две последние точки – прогноз динамики. Коэффициенты уравнений для сосняков брусничниковых: $A_1 = 0,438$; $B_1 = 0,0000312$; $C_1 = 0$; $A_2 = 0,231$; $B_2 = 0,0000438$; $C_2 = -0,0000138$; для березняков разнотравных: $A_1 = 0,575$; $B_1 = 0,0017$; $C_1 = 0$; $A_2 = 0,805$; $B_2 = 0,000069$; $C_2 = 0$

Совместный рост сосны и березы после сплошных рубок исследован на примере сосняков разнотравных. Изученный период составил 65 лет. Выявлена противоположная тенденция: эдификатором является береза, сосна отстает в

росте и попадает под ее угнетение. В результате развиваются длительно-производные березняки, под пологом которых можно встретить сильно угнетенную сосну. Характерные моменты времени для березы составляют 1 год, а для сосны – 4 года, период интенсивного роста до 20 – 30 лет, емкость экологической ниши для сосны всего 338 г/м^2 , для березы – 11667 г/м^2 .

Сопряженность динамики ярусов лесной растительности исследована на примере восстановления растительности после сплошных рубок в сосняках ягодниково-липняковых Среднего Урала (рисунок 10).

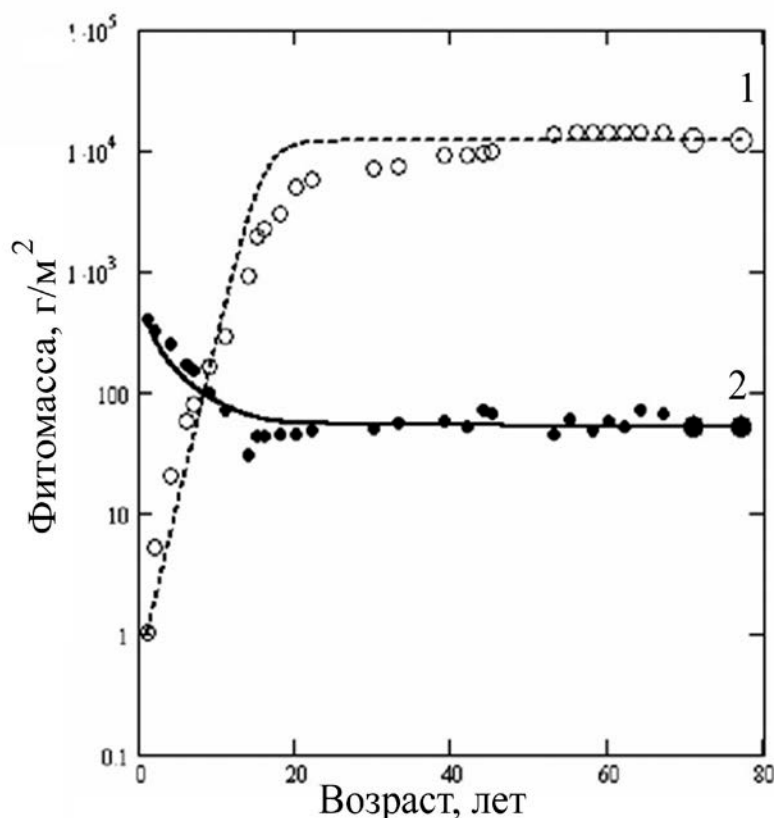


Рисунок 10 – Динамика надземной фитомассы после сплошных рубок в сосняках ягодниково-липняковых: 1 – фитомасса деревьев (г/м^2), 2 – фитомасса травяно-кустарничкового яруса (г/м^2), точки – статистические данные, линии – результат решения системы уравнений (1) (две последние точки – прогноз на 5 и 10 лет).

Коэффициенты уравнений:
 $A_1 = 0,632$; $B_1 = 5,263 \cdot 10^{-5}$;
 $C_1 = 0$; $A_2 = 0,18$; $B_2 = 1,211 \cdot 10^{-3}$; $C_2 = 3,684 \cdot 10^{-6}$

Этот тип леса является распространенным и наиболее продуктивным. Проанализирована динамика от однолетних вырубок до 67-летних древостоев. Преобладание травянистой растительности над древесной сохраняется 5 – 10 лет. Постепенно эдификаторами становятся *Tilia cordata* Mill., *Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh. (рисунок 10). Максимальные показатели фитомассы травяно-кустарничкового яруса зафиксированы на одно – двухлетних вырубках и составили $315\text{--}390 \text{ г/м}^2$ в абсолютно-сухом состоянии. Минимальные показатели отмечены в возрасте древостоя 13 – 15 лет. В дальнейшем наблюдается стабилизация на уровне $45\text{--}65 \text{ г/м}^2$. Решение системы уравнений и определение всех параметров позволило рассчитать динамические характеристики: характерные моменты времени для березы составляют – полтора года, для травяно-кустарничкового яруса – 5 лет, емкость экологической ниши для березы – 12000 г/м^2 , для травяно-кустарничкового яруса – 150 г/м^2 . В динамике четко выделяются два периода: период интенсивного роста (первые 25 лет) и период стабилизации структуры.

ГЛАВА 8. АНАЛИЗ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНО-ВОЗРАСТНОЙ ДИНАМИКИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕТОДАМИ ТЕОРИИ КАТАСТРОФ

В целях обоснованного нелинейного количественного прогнозирования динамики лесной растительности была поставлена задача разработать прогнозную модель для системы лес-вырубка (лес-гарь) на основе теории катастроф и верифицировать ее на примере доминирующих типов леса Среднего Урала. Предложить методы оценки устойчивости динамики.

Для решения поставленной задачи использована катастрофа сборки (Николис, Пригожин, 1973; Гилмор, 1984). Разработана универсальная модель с двумя управляющими параметрами (сохранность исходной растительности и лесорастительные условия). В качестве безразмерной характеристики сохранности лесной растительности на вырубке (или гари) принят управляющий параметр $T = (\rho_0 + \rho_{i2}) / \rho_0$, где $\rho_0 = (\rho_{i1} + \rho_h) / 2$ – средняя суммарная фитомасса древесной и травянистой растительности, ρ_{i2} – фитомасса жизнеспособного подроста древесных растений на однолетней вырубке, ρ_{i1} – фитомасса древесных растений, ρ_h – фитомасса травянистых растений. Чем больше имеется на вырубке подроста древесных растений, тем больше T . Второй управляющий параметр (лесорастительные условия) определяет интенсивность роста древесных и травянистых растений и силу конкуренции между ними. Для удобства формализации для дренированных местообитаний в качестве характеристики лесорастительных условий принята мощность почв (H , см), которая является комплексным фактором, определяющим запас в почве элементов минерального питания и влаги, и широко используется в лесной типологии (Фильрозе, 1983, 1986; Ivanova, Zolotova, 2014). Модель: T (безразмерная характеристика подроста древесных растений) и две ρ (описывают фитомассу древесной и травянистой растительности) дают в сумме три величины ρ . Причем ρ и T влияют на почвообразовательный процесс H , а H определяет развитие травянистого яруса, выживание подроста древесных растений после сплошной рубки (пожара) и их рост. Это формализуется схемой (2) протекания процессов и приводит к дифференциальному уравнению (3) (Николис, Пригожин, 1973; Быстрая, Иванова, 2010):

$$T + 2\rho \leftrightarrow 3\rho(k_2, k_3) \quad \rho \leftrightarrow H(k_1, k_4) \quad T \leftrightarrow H \quad (2)$$

$$\frac{d\rho}{dt} = -|k_1|\rho + |k_2|T\rho^2 - |k_3|\rho^3 + |k_4|H \quad (3)$$

Где ρ – суммарная фитомасса древесных и травянистых растений, k_i – некоторые другие параметры экосистемы, которые следует определить (Быстрая, Иванова, 2010). Модель описывает конкуренцию древесной и травянистой растительности, влияние лесорастительных условий на темпы

роста древесных и травянистых растений и роль подроста, сохраненного во время рубки, для лесовосстановления.

В целях верификации модели исследовали восстановление растительности после сплошных рубок в сосняках липняковых. Изучили временной ряд от однолетних вырубок до 67-летних березняков, получили данные о временной динамике фитомассы древесных и травянистых растений. На основе полученных данных по методике Быстрая (Быстрой, Иванова, 2010), определили все параметры уравнения (3) и выявили хорошее соответствие модели эмпирическим данным.

Для перехода к канонической (безразмерной) форме (Быстрой и др., 2004) умножили левую и правую части уравнения (3) на $1/|k_3|\rho_c^3$, где ρ_c – некоторый масштаб плотности – плотность древесной и травянистой растительности в критической точке, в которой плотности деревьев и трав равны. В результате получили безразмерное уравнение (4):

$$\frac{d\rho^*}{dt} = - \left[\rho^{*3} - \frac{|k_2|}{|k_3|\rho_c} T \rho^{*2} + \frac{|k_1|}{|k_3|\rho_c^2} \rho^* - H^* \right] \quad (4)$$

В критической точке (когда фитомасса древесных и травянистых растений равны) $\rho = \rho_0 = \rho_c$ ($\rho^* = 1$, $\rho_0^* = 1$), $H^* = 1$. Поэтому константы уравнения (4) могут быть выражены через масштабные величины t_0 и ρ_c : $|k_1| = 3/t_0$, $|k_2| = 3/t_0\rho_c$, $|k_3| = 1/t_0\rho_c^2$, Тогда $|k_4| = \rho_c / H_c t_0$. Здесь $t = t/t_0$, $\rho^* = \rho/\rho_c$, $t_0 = 1/|k_3|\rho_c^2$, $H^* = H/H_c$.

Уравнение (4) может быть записано в канонической форме, т.е. без квадратичного члена (Гилмор, 1984; Арнольд, 2000; Быстрой, Иванова, 2010):

$$\frac{d\eta}{dt} = -(\eta^3 + a^*\eta + b^*), \text{ или } \frac{d\eta}{dt} = -\frac{\partial F^*}{\partial \eta} \quad (5)$$

где $F^* = F/F^0$ – потенциальная функция катастрофы сборки, которая определяет энергетическую характеристику в приведенном виде.

$$F^*(\eta, a^*, b^*) = \frac{1}{4}\eta^4 + \frac{1}{2}a^*\eta^2 + b^*\eta, \quad \eta = \rho^* - T\rho_0^* \quad (6)$$

Здесь $\eta = \rho/\rho_c - T\rho_0/\rho_c$ – параметр порядка, характеризующий отклонение фитомассы растительности (древесной и травянистой) при фиксированной величине T , близкой к единице, от некоторого среднего значения фитомассы растительности $\rho_0 = (\rho_{t1} + \rho_h)/2$, ρ_c – плотность в критической точке; константы a^* , b^* – параметры, $\rho_0^* = |k_2|/3|k_3|\rho_c$.

Формулы перехода от уравнения $x^3 + \alpha x^2 + \beta x + \gamma = 0$ к уравнению $\eta^3 + a^*\eta + b^* = 0$ следующие (Гилмор, 1984):

$$x = \eta - \alpha/3, a^* = -\alpha^2/3 + \beta, b^* = 2(\alpha/3)^3 - \alpha\beta/3 + \gamma$$

Таким образом, сделан переход к новой переменной p^* и управляющим параметрам a^* и b^*

$$a^* = -3(T^2 \rho_0^{*2} - 1), b^* = -H^* + 3T\rho_0^* - 2T^3 \rho_0^{*3} \quad (7)$$

где ρ_0 представляет собой среднюю фитомассу растительности. Параметр $b^* = -H^* + H_s^*$ можно представить как сумму внешнего поля и собственного самосогласованного $H_s^* = 3T\rho_0^* - 2T^3 \rho_0^{*3}$. При $b^* = 0$ $H^* = H_s^*$. Используя уравнение (6) построили график потенциальной функции (рисунок 11).

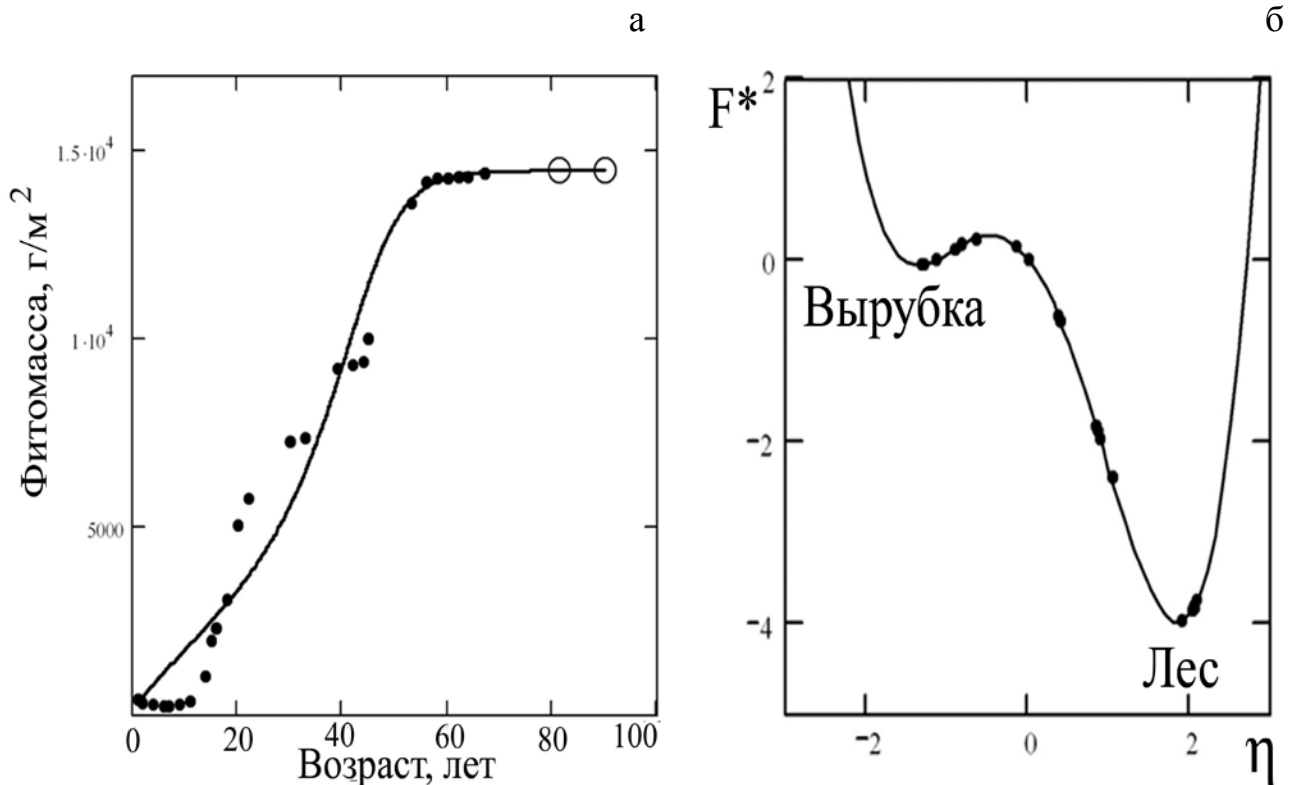


Рисунок 11 – Восстановительно-возрастная динамика суммарной фитомассы древесного и травяно-кустарничкового яруса после сплошных рубок в ягодниково-липняковом типе леса Среднего Урала (а) (точки – эмпирические данные, линии – результат решения уравнения 3; две последние точки – прогноз на 14 и 23 года вперед; $k_1 = 0.062$, $k_2 T = 2.054 \cdot 10^{-5}$, $k_3 = 1.192 \cdot 10^{-9}$, $k_4 H = 200$) и ее потенциальная функция (параметры уравнения (7): $a^* = -2,749$, $b^* = -1,198$, точки на линии – эмпирические данные, характеризующие фитомассу древесной и травянистой растительности в безразмерном виде)

Вывод об устойчивости состояния вырубки или леса можно сделать по виду потенциальной функции. Наличие локального или глобального минимума в случае катастрофы сборки определяется ненулевыми значениями управляющего параметра b^* (при $b^* = 0$ потенциал симметричный). Рисунок 11 наглядно показывает, что состояние вырубки малоустойчиво, система переходит в более устойчивое состояние леса.

Предлагаемый нами подход позволяет рассчитать восприимчивость для уравнения $\eta^3 + a^* \eta + H_s^* = H^*$: характеристику изменения переменной η при изменении внешнего поля H^* :

$$\chi = \frac{\partial \eta}{\partial H^*} = \frac{1}{3\eta^2 + a^*} = -\frac{1}{2a^*} = \frac{1}{6(T^2 \rho_0^{*2} - 1)} \quad (8)$$

При приближении к критической точке $a^* = b^* = \eta \rightarrow 0$, а восприимчивость стремится к бесконечности. Для изученных березняков ягодниково-липняковых восприимчивость равняется -0,18.

Предлагаемая нами схема анализа является общей и может быть использована для других типов леса. Для апробации методики анализа исследовано восстановление лесной растительности после верховых пожаров в сосняках брусничниковых и после сплошных рубок в сосняках разнотравных Среднего Урала. Изучена динамика от однолетних гарей до 160-летних сосняков брусничниковых и от сплошных вырубок до 65-летних березняков разнотравных. Полученные данные о фитомассе древесного и травяно-кустарничкового ярусов использованы для определения параметров уравнения (3). Далее сделан переход к канонической форме и определены управляющие параметры a^* , b^* :

1. Для сосняков брусничниковых, формирующихся на гарях:

$$a^* = -2,55 \cdot 10^4, b^* = -1,87 \cdot 10^8$$

2. Для березняков разнотравных, формирующихся после сплошных рубок:

$$a^* = -1,42 \cdot 10^3, b^* = -6,76 \cdot 10^3$$

По виду построенных потенциальных функций (рисунок 12) можно судить об устойчивости восстановительно-возрастной динамики. Для сосняков брусничниковых (рисунок 12а) на графике потенциальной функции локальный минимум, соответствующий гарям, не выражен, что свидетельствует об устойчивом формировании древесной растительности. Для березняков разнотравных на рисунке 12б отчетливо видны 2 устойчивых состояния, соответствующие вырубкам и лесам. Локальный минимум, соответствующий вырубкам, менее выражен (состояние леса более устойчиво).

Сравнительный анализ потенциальных функций, полученных для восстановительно-возрастной динамики в трех типах леса, позволил сделать следующие выводы:

1. Наиболее успешно формируется древесная растительность после пожаров в брусничниковом типе леса.
2. Наиболее напряженные отношения между травянистыми и древесными растениями складываются в разнотравном типе леса и существует вероятность задержки сукцессионной динамики на стадии вырубки.

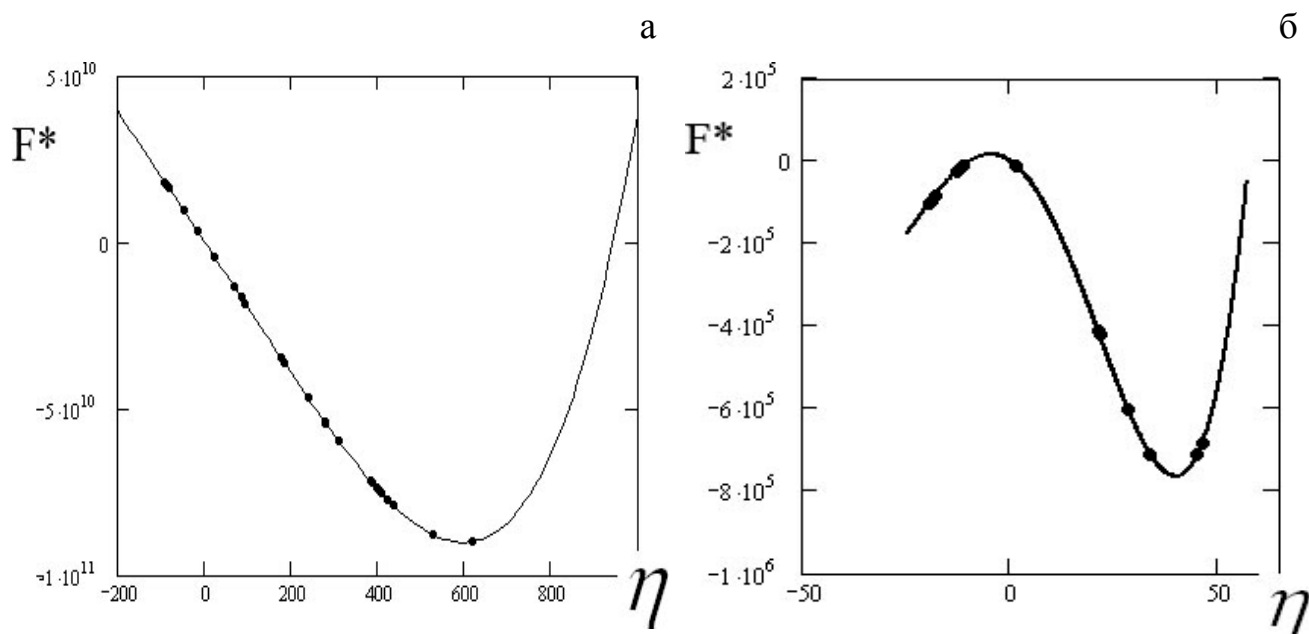


Рисунок 12 – Потенциальные функции для сосняков брусничниковых (а), формирующихся на гарях и для березняков разнотравных (б), формирующихся после сплошных вырубок: точки на линии – эмпирические данные, характеризующие фитомассу древесных и травянистых растений в безразмерном виде

ГЛАВА 9. РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе подробно изложены рекомендации для использования полученных результатов исследований по лесной типологии, процессам естественного лесовозобновления, апробации методов анализа данных в научных исследованиях и в прикладных целях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За 25-летний период исследований детально исследована растительность двух гетерогенных в ландшафтном и лесотипологическом плане районов Урала: западных низкогорий Южного Урала и Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала. Изучены основные типы леса, выделенные на основе генетической лесной типологии: 9 для западных низкогорий Южного Урала и 12 для Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала.

Впервые на основе данных о продуктивности травяно-кустарничкового яруса выполнен неотклоняемый анализ соответствий (DCA), получены ординационные диаграммы и проведен анализ факторов детерминирующих

структуру и разнообразие условно-коренных лесов Южного и Среднего Урала. Как показали результаты исследований, уровень биоразнообразия типов леса западных низкогорий Южного Урала связан в первую очередь со значительным перепадом высот над уровнем моря, который оказывает влияние на действующие климатические и эдафические факторы. Для лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции уровень биоразнообразия типов леса в большей степени зависит от факторов, находящихся в зависимости от рельефа: мощности почв, их увлажнения и трофности.

Впервые для условно-коренных лесов получены ранговые распределения фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса, которые можно считать эталонными для типов леса изученных регионов. Для лесов дренированных местообитаний ранговые распределения хорошо соответствуют закону Ципра-Парето, что свидетельствует о логарифмической зависимости фитомассы видов от ресурса. На переувлажненных почвах выявлено большее соответствие закону Гиббса (Мотомуры). Эта модель распределения реализуется при линейной зависимости фитомассы от ресурса. В связи с постоянно возрастающим уровнем антропогенного воздействия и уничтожением коренных лесов эталонные ранговые распределения имеют особое значение. Полученные данные о структуре, продуктивности и ранговых распределениях травяно-кустарничкового яруса дополнили схемы типов леса Е.М. Фильрозе для Южного Урала (1983) и кадастр типов леса, составленный Б.П. Колесниковым, Р.С. Зубаревой и Е.П. Смолоноговым (1973) для Среднего Урала.

Проведено широкомасштабное исследование процессов естественного возобновления ели сибирской, пихты сибирской и сосны обыкновенной под пологом древостоев, на сплошных вырубках и гарях во всем спектре лесорастительных условий западных низкогорий Южного Урала и Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала. Получены данные о численности, жизненности и возрастной структуре подроста. Результаты исследований показали, что в лесах западных низкогорий Южного Урала в составе подроста из хвойных древесных растений преобладает пихта сибирская, а наиболее редко встречается подрост сосны обыкновенной. В Зауральской холмисто-предгорной провинции, напротив, обычным древесным видом хвойных растений в составе подроста является сосна обыкновенная, а пихта сибирская встречается редко.

Впервые для лесов Урала выявлены особенности возрастной структуры подроста древесных растений под пологом лесов в преобладающих типах леса. Для западных низкогорий Южного Урала под пологом условно-коренных ельников и разных вариантов эколого-динамических рядов формирования темнохвойных лесов (под воздействием выпаса, пожаров, после зимних рубок) установлена стабильность появления новых генераций ели сибирской и пихты сибирской. Это свидетельствует о сохранении способности к восстановлению численности и структуры их ценопопуляций. В коротко-производных березняках на начальных этапах их восстановительно-возрастных смен появление новых

генераций ели сибирской и пихты сибирской полностью подавлено, отмечены только генерации предварительные рубке. На более поздних этапах сукцессий восстанавливается способность к появлению новых поколений темнохвойных видов. В длительно-производных березняках новые генерации ели сибирской и пихты сибирской появляются нестабильно, в большинстве случаев отмечаются лишь отдельные малочисленные поколения. Восстановление доминирования темнохвойных видов замедлено и возможно лишь после естественного распада березняков. При формировании устойчиво-производных осинников восстановление коренных темнохвойных лесов растягивается на неопределенный срок, что в сочетании с их широким распространением подрывает позиции темнохвойных лесов в регионе исследования.

Под пологом условно-укоренных лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции наиболее обильное естественное возобновление сосны обыкновенной выявлено в сосняках брусничниковых и ягодниковых, а наиболее обильное ели сибирской – в ельниках-сосняках зеленомошниково-ягодниковых. Подрост как ели сибирской, так и сосны обыкновенной в этих типах леса является разновозрастным. Для открытых местообитаний установлено, что во всем топоэкологическом профиле численность подроста сосны обыкновенной на горях больше, чем на вырубках, а с увеличением мощности почв численность подроста сосны обыкновенной быстро снижается как на вырубках, так и на горях. Наиболее благоприятные условия для возобновления сосны обыкновенной складываются на горях и вырубках в брусничниковом и ягодниковом типах леса. Численность подроста березы на вырубках, как правило, выше, чем на горях. После пожаров на мелких почвах в составе подроста преобладает сосна обыкновенная, на мощных почвах – береза. После сплошных рубок преобладание в составе подроста сосны обыкновенной возможно лишь в брусничниковом типе леса.

Изучены особенности дифференциации лесной растительности под воздействием сплошных рубок в наиболее продуктивных и распространенных типах еловых лесов Южного и Среднего Урала. Доказано расхождение линий восстановительно-возрастной динамики лесных экосистем в зависимости от интенсивности деструктивного воздействия и формирование на месте одного коренного типа леса различных растительных сообществ и линий динамики экосистем. Изменения структуры ярусов лесных фитоценозов (затрагивают как видовой состав, продуктивность, так и соотношение обилий видов) сохраняются длительное время (более 100 лет), даже в случае коротко-восстановительных смен. Наиболее быстро восстановление темнохвойных лесов идет при сохранении на вырубке жизнеспособного темнохвойного подроста. Однако в данном случае наиболее сильно трансформируются (по сравнению с условно-коренными лесами) ранговые распределения обилий видов, как на Южном Урале, так и на Среднем.

Впервые для лесов Урала на основе систем взаимосвязанных дифференциальных логистических уравнений формализованы анализ и

прогнозирование восстановительно-возрастной динамики растительности после сплошных рубок и пожаров. Впервые для преобладающих типов леса получены динамические характеристики восстановительных сукцессий (характерные периоды динамики, характерные моменты времени и время необходимое для восстановления исходной структуры), установлены характер и уровень взаимозависимостей между ярусами лесной растительности.

Впервые на основе теории катастроф разработаны количественные прогнозные модели лес-вырубка и лес-гарь, учитывающие региональные и экотопические особенности динамики растительности после сплошных рубок и пожаров, и верифицированы на примере преобладающих типов леса. Результаты представлены в виде графиков потенциальных функций. Модели позволяют генерировать количественные прогнозы реальных ситуаций. Впервые формализовано существование в пределах одного экотопа альтернативных линий сукцессионной динамики, предложены объективные, количественные методы оценки устойчивости: вид потенциальной функции и величина восприимчивости, которые обеспечивают объективное прогнозирование состояния описываемых объектов. Проведенные расчеты показали хорошее соответствие теории и экспериментальных данных для различных типов леса. Это свидетельствует о перспективности использования теории катастроф для анализа и прогнозирования динамики лесных экосистем и выявления кризисных ситуаций.

Диссертационная работа совмещает системный и междисциплинарный подходы к изучению динамики лесной растительности и включает исследование всех основных компонентов лесных фитоценозов (древостоя, подроста древесных растений и травяно-кустарничкового яруса) в их взаимосвязи с точки зрения лесоведения, геоботаники, традиционной статистики, нелинейной динамики и математической теории катастроф. Традиционные методы анализа данных позволили описать на уровне международных стандартов лесные фитоценозы, оценить уровень их биоразнообразия, выявить статистически значимые различия между ними и факторы, определяющие уровень их биоразнообразия и динамику. Методы нелинейной динамики и теории катастроф помогли формализовать знания об объектах исследований и разработать количественные прогнозные модели. Использование всего комплекса методов позволило провести всестороннее изучение лесных экосистем. Нелинейные модели могут использоваться для выявления желаемой траектории динамики и скорости восстановления экосистем или для прогнозирования возможных сценариев развития природных комплексов в зависимости от антропогенного воздействия или климатических изменений. Предлагаемый в диссертационной работе подход является универсальным и может использоваться для любых лесов с целью построения количественных моделей реальных ситуаций, объективного прогнозирования смен растительности, планирования устойчивого природопользования.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии и главы в монографиях, индексируемые в Scopus и WOS:

1. Maiti, R. Autoecology and Ecophysiology of Woody Shrubs and Trees: Concepts and Applications / R. Maiti, H.G. Rodriguez, **N.S. Ivanova**. – N.–Y.: John Wiley & Sons, 2016. – 352 p.
2. **Ivanova, N.** Research Methods of Timber-Yielding Plants (in the Example of Boreal Forests) // Biology, Productivity and Bioenergy of Timber-Yielding Plants / Heya M.N., Maiti R., Pournavab R.F., Carrillo-Parra A. Springer Briefs in Plant Science. Springer, Cham. – 2017. – P. 121–137.

В журналах и изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

3. **Иванова, Н.С.** Особенности восстановления ценопопуляций ели и пихты в западных низкогорьях Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Лесоведение. – 2001. – № 1. – С. 19–24.
4. **Иванова, Н.С.** Восстановление нижних ярусов темнохвойных лесов западных низкогорий Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Лесоведение. – 2003. – № 1. – С. 29–36.
5. **Иванова, Н.С.** Трансформация преобладающего типа леса западных низкогорий Южного Урала под воздействием сплошных рубок / **Н.С. Иванова** // Лесное хозяйство. – 2007. – № 3. – С. 21–23.
6. **Иванова, Н.С.** Естественное восстановление структуры ценопопуляций ели сибирской и пихты сибирской в темнохвойных лесах Южного Урала / **Н.С. Иванова**, Г.В. Андреев // Аграрный вестник Урала. – 2008. – № 6. – С. 82–86.
7. **Иванова, Н.С.** Естественное восстановление структуры ценопопуляций ели сибирской и пихты сибирской под пологом коротко-производных березняков в горах Южного Урала / **Н.С. Иванова**, Г.В. Андреев // Аграрный вестник Урала. – 2008. – № 7. – С. 75–77.
8. **Иванова, Н.С.** Естественное восстановление структуры ценопопуляций ели сибирской и пихты сибирской под пологом длительно-производных березняков в горах Южного Урала / **Н.С. Иванова**, Г.В. Андреев // Аграрный вестник Урала. – 2008. – № 8. – С. 74–76.
9. **Иванова, Н.С.** Устойчиво-производные осинники западных низкогорий Южного Урала / **Н.С. Иванова**, Г.В. Андреев // Аграрный вестник Урала. – 2008. – № 10. – С. 91–93.
10. **Иванова, Н.С.** Исследование сопряженности восстановительно-возрастной динамики древостоя и подчиненных ярусов в коротко-производных березняках западных низкогорий Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Аграрный вестник Урала. – 2009. – № 1. – С. 76–79.
11. **Иванова, Н.С.** Сопряженность восстановительно-возрастной динамики древостоя и подчиненных ярусов в длительно-производных

березняках западных низкогорий Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Аграрный вестник Урала. – 2009. – № 2. – С. 79–82.

12. **Иванова, Н.С.** Моделирование продуктивности травяно-кустарничкового яруса в коротко-производных березняках Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Аграрный вестник Урала. – 2009. – № 4. – С. 96–98.

13. Быстрой, Г.П. Подходы к моделированию динамики лесной растительности на основе теории катастроф / Г.П. Быстрой, **Н.С. Иванова** // Аграрный вестник Урала. – 2010. – №2 (68). – С. 75–79.

14. **Иванова, Н.С.** Модель формирования структуры древесного яруса на вырубках. Часть 1. Управляющие параметры / **Н.С. Иванова**, Г.П. Быстрой // Аграрный вестник Урала. – 2010. – №5. – С. 85–89.

15. **Иванова, Н.С.** Модель восстановительно-возрастной динамики лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции / **Н.С. Иванова**, Г.П. Быстрой, С.А. Охотников, Е.С. Золотова // Современные проблемы науки и образования. – 2011. – № 4. – Режим доступа: URL: www.science-education.ru/98-4754

16. **Иванова, Н.С.** Факторы типологического и видового разнообразия лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции / **Н.С. Иванова**, Е.С. Золотова // Фундаментальные исследования. – 2011. – №12-2. – С. 275–280.

17. Ермакова, М.В. Особенности структуры молодняков *Pinus sylvestris* L. искусственного и естественного происхождения на вырубках Среднего Урала / М.В. Ермакова, **Н.С. Иванова** // Вестник МарГТУ серия «Лес, экология, природопользование». – 2011. – №2. – С. 13–23.

18. Ланкин, Ю.П. Общий подход к моделированию разнообразия экосистем биосферы на основе фундаментальных свойств живых систем / Ю.П. Ланкин, **Н.С. Иванова** // Современные проблемы науки и образования. – 2011. – № 6. Режим доступа: URL: www.science-education.ru/100-4883

19. Ланкин, Ю.П. Основы теории моделирования разнообразия экосистем биосферы на основе фундаментальных свойств живых систем / Ю.П. Ланкин, **Н.С. Иванова**, Т.Ф. Басканова // Современные проблемы науки и образования. – 2012. № 1. Режим доступа: URL: www.science-education.ru/101-5144

20. Золотова, Е.С. Лесотипологическое исследование вырубок Зауральской холмисто-предгорной провинции / Е.С. Золотова, **Н.С. Иванова** // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Том 14. – № 1(4). – С. 1016–1019

21. **Иванова, Н.С.** Типы леса западных низкогорий Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – № 1. – С. 1020-1023.

22. Lankin, Yu.P. Fundamental paradigm of modeling the biosphere and its ecosystems / Yu.P. Lankin, **N.S. Ivanova** // Естественные науки. Астрахань. – 2012. – № 3. – С. 96–104.

23. Lankin, Yu.P. Fundamentals of the theory of modeling the biosphere and its ecosystems / Yu.P. Lankin, **N.S. Ivanova**, Т.Ф. Baskanova // Естественные науки. Астрахань. – 2012. – № 3. – С. 104-113

24. **Иванова, Н.С.** Интернет-ресурс «Генетическая типология и динамика леса» / Н.С. Иванова // *Фундаментальные исследования*. – 2013. – № 1 (часть 3). – С. 576-579.

25. **Иванова, Н.С.** Биоразнообразие условно-коренных лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции / **Н.С. Иванова**, Е.С. Золотова // *Современные проблемы науки и образования*. – 2013. – № 1. – Режим доступа: URL: <http://www.science-education.ru/107-8563>.

26. **Иванова, Н.С.** Новый междисциплинарный подход к изучению структуры и динамики лесных экосистем / **Н.С. Иванова**, Е.С. Золотова, И.В. Петрова // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. – 2013. – № 2(40). – С. 14–17.

27. Ермакова, М.В. Влияние почвенных условий на возрастную структуру проростков хвойных древесных видов Урала / М.В. Ермакова, Е.С. Золотова, **Н.С. Иванова** // *Фундаментальные исследования*. – 2014. – № 6 (часть 7). – С. 1437–1441.

28. **Иванова, Н.С.** Восстановительная динамика растительности и свойств почв горных лесов Урала / **Н.С. Иванова**, Е.С. Золотова // *Современные проблемы науки и образования*. – 2014. – № 4. Режим доступа: URL: <http://www.science-education.ru/118-14486>

29. **Иванова, Н.С.** Экологическое пространство условно-коренных типов леса в горах Среднего Урала / **Н.С. Иванова**, Е.С. Золотова // *Современные проблемы науки и образования*. – 2015. – № 3; URL: <http://www.science-education.ru/123-19372>

30. Золотова, Е.С. Использование шкал Д.Н. Цыганова для анализа экологического пространства типов леса Среднего Урала / Е.С. Золотова, **Н.С. Иванова** // *Фундаментальные исследования*. – 2015. – № 2 (часть 23). – С. 5114–5119.

31. Ермакова, М.В. Начальные этапы роста сосны обыкновенной на почвах лесов и вырубок Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала / М.В. Ермакова, **Н.С. Иванова**, Е.С. Золотова // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. – 2018. – Т. 123. – № 1. – С. 46–56.

В прочих изданиях:

32. **Иванова, Н.С.** Методы классификации горных лесов Южного Урала / **Н.С. Иванова** // *Лесоведение*. – 2000. – № 4. – С. 16–21.

33. **Иванова, Н.С.** Тенденции трансформации нижних ярусов горных темнохвойных лесов Южного Урала / **Н.С. Иванова** // *Ботанический журнал*. – 2004. – Т. 89. – № 4. – С.583–597.

34. **Иванова, Н.С.** Динамика продуктивности травяно–кустарничкового яруса в лесах западных низкогорий Южного Урала / **Н.С. Иванова** // *Ботанический журнал*. – 2007.– Т. 92.– № 9.– С.1427–1442.

35. **Иванова, Н.С.** Флористическое разнообразие горных лесов Среднего и Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. – 2018. – № 2. С. 30–41.

36. **Иванова, Н.С.** Оценка динамики синузальной структуры нижних ярусов горных темнохвойных лесов Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Лесная таксация и лесоустройство: Международный научно-практический журнал. Красноярск. – 2001(30). – №1. – С. 153–156.

37. **Иванова, Н.С.** Оценка динамики биоразнообразия растительности нижних ярусов горных темнохвойных лесов Южного Урала / **Н.С. Иванова** // Лесная таксация и лесоустройство: Международный научно-практический журнал. Красноярск. – 2002. – №1 (31). – С. 114–119.

38. **Иванова, Н.С.** Травяно-кустарничковый ярус как фактор лесовозобновления на вырубках в сосновых лесах Зауралья / **Н.С. Иванова** // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Сборник научных трудов. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – С. 117–122.

39. **Иванова, Н.С.** Современные математические методы в лесотипологических исследованиях биогеоценозов Урала / **Н.С. Иванова, Е.С. Золотова** // Национальная ассоциация ученых (НАУ). – 2015. – № 9 (14). – Часть 3. – С. 66–70.

40. **Ivanova, N.S.** Divergence and Convergence of Forest Vegetation in the Urals / **N.S. Ivanova** // Scientific enquiry in the contemporary world: theoretical basics and innovative approach. FL, USA, L&L Publishing, 2012. – P. 59–63.

41. **Ivanova, N.S.** Model of Forest Restoration / **N.S. Ivanova, E.S. Zolotova** // Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast. –2013. – № 2(2). – P. 50–60.

42. **Ivanova, N.S.** Differentiation of Forest Vegetation after Clear-Cuttings in the Ural Mountains / **N.S. Ivanova** // Modern Applied Science. – 2014. – Vol. 8. – №. 6. – P. 195–203.

43. **Ivanova, N.S.** Recovery of Tree Stand After Clear-cutting in the Ural Mountains / **N.S. Ivanova** // International Journal of Bio-resource and Stress Management. – 2014. – Vol. 5. – № 1 – P. 90–92.

44. **Ivanova, N.S.** Development of Forest Typology in Russia / **N.S. Ivanova, E.S. Zolotova** // International Journal of Bio-resource and Stress Management. – 2014. – Vol. 5. – № 2. – P.298–303.

45. Lankin, Yu.P. Methodological Problems in the Modeling of Ecosystems and Ways of Solutions / Yu.P. Lankin, **N.S. Ivanova** // International Journal of Bio-resource and Stress Management. – 2015. – Vol. 6. – №5. – P. 631-638.

46. **Ivanova, N.S.** Impact of timber harvesting on vegetation in the Ural Mountains / **N.S. Ivanova, E.S. Zolotova** // International Journal of Bio-resource and Stress Management. – 2017. – Vol. 8. – № 1. – P. 167-174.

47. **Ivanova, N.S.** Interdisciplinary Approach for Sustainable Forest Management / **N.S. Ivanova** // International Journal of Bio-resource and Stress Management. – 2018. – Vol. 9. – № 2. – P. 257-261.

Отзывы на автореферат просим направлять в трех экземплярах с заверенными печатью подписями по адресу: 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37, ФГБОУ ВО «УГЛТУ», ученому секретарю диссертационного совета Магасумовой А.Г. Тел. (343) 262-96-65; e-mail: dissovet.usfeu@mail.ru

Подписано в печать 21.06.2019 г. Объем 2,0 авт. л. Заказ No 23. Тираж 100. 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37. ФГБОУ ВО Уральский государственный лесотехнический университет. Отдел оперативной полиграфии.