

Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины

Сообщение I Растительный покров

В. П. СЕДЕЛЬНИКОВ¹, Ю. С. РАВКИН², А. А. ТИТЛЯНОВА³, И. Н. БОГОМОЛОВА², О. Н. НИКОЛАЕВА⁴

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: botgard@ngs.ru

²Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
и Томский государственный университет
E-mail: zm@eco.nsc.ru

³Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
630099, Новосибирск, ул. Советская, 18

⁴Сибирская государственная геодезическая академия
630108, Новосибирск, ул. Плахотного, 10

АННОТАЦИЯ

На основе сведений о воздушно-сухой массе видов растений – доминантов и субдоминантов по пяти жизненным формам (мхи, лишайники; травы; кустарнички; кустарники; деревья) рассчитаны коэффициенты сходства экосистем по типам формаций карты «Растительность Западно-Сибирской равнины». С помощью кластерного анализа полученной таким образом матрицы сходства составлены две классификации (после усреднения по выделам и по группам выделов указанной карты). Расчетная информативность предлагаемых схем, оцениваемая величиной учтенной дисперсии, на 11–16 % выше по сравнению с делением растительности на исходной карте.

Ключевые слова: экосистема, растительность, пространственная дифференциация, Западная Сибирь, кластерный анализ.

Западно-Сибирская равнина – обширный и во многом уникальный эколого-географический регион, простирающийся от тундр Ямала и Гыдана на севере до полупустынь Восточного Казахстана на юге. Небольшие перепады высот во многом определяют поч-

ти идеальную картину природной зональности, а расположение равнины в северной части Евразии – господство различных бореальных, в первую очередь таежных и болотных, экосистем. Освоение этой территории началось давно, но переломной оказалась середина XX в., когда в южной ее части началось освоение целины, сооружение водохранилищ и ирригационных систем, а на севере начали разрабатывать нефтегазовые месторождения. Повсеместно увеличились масштабы загрязнений, площади, занимае-

Седельников Вячеслав Петрович
Равкин Юрий Соломонович
Титлянова Аргента Антониновна
Богомолова Ирина Николаевна
Николаева Ольга Николаевна

мые поселениями, и протяженность дорог. Хотя некоторые из грандиозных планов того времени, такие как создание огромного искусственного водоема в центральной части равнины и переброска части стока сибирских рек, остались нереализованными, широкомасштабное воздействие человека привело к серьезной трансформации местных ландшафтов. Очевидны утрата ими устойчивости и снижение их восстановительного потенциала. Это, в частности, получило отражение во вспышках массовых размножений ряда вредителей и широком распространении инвазионных видов.

В условиях продолжающегося глобального потепления, возрастания активности человека и изменения ранее трансформированных ландшафтов возникает острая необходимость выявления общих закономерностей распределения экосистем в пределах Западно-Сибирской равнины, без понимания которых невозможно обоснование многолетних прогнозов их изменений. Для этого необходимы рецензия ранее накопленных данных и интеграция на общей методологической основе усилий специалистов, занимающихся разными компонентами и параметрами экосистем.

Предлагаемые вниманию читателя сообщения посвящены симморфологии экосистем в понимании В. Н. Беклемишева [1], т. е. не функционированию (симмфизиологии), а лишь их пространственной структуре. Под структурой в данном случае мы понимаем основные тренды территориальной изменчивости экосистем, выявленной при типологическом кластерном анализе [2]. Описание пространственной неоднородности объектов обычно предусматривает использование либо хорологического, либо типологического подхода. В первом случае учитывают территориальную смежность объектов исследования, что хорошо отражает изменения в реальном пространстве. Использование второго подхода подразумевает игнорирование пространственной сопряженности (хорологической аксиомы) и лучше выявляет причинно-следственные связи, а также изменения в виртуальном (факторном) пространстве. В принципе, возможно и комплексное типолого-хорологическое отображение территориальных изменений. В таком случае результаты кластерного анализа сначала представляют в

виде карты, на которой видны полосы или участки с одинаковым "рисунком". Он формируется сочетанием типологически различных выделов карты. Выявленные участки служат таксонами нового разделения, близкого к районированию, хотя четких границ "районов" можно и не проводить.

При таком анализе имеет смысл разделять понятия "неоднородность" и "дифференциация". Неоднородность отражает реальную изменчивость объекта, а дифференциация есть ее отражение в представлениях, полученных субъектом описания (исследователем). Иными словами, неоднородность служит объектом исследования, а дифференциация отражает деление (в географии – пространства), которое проведено исследователем и несет элемент его субъективного выбора подходов, принципов, методических приемов и допущений. Нередко в текстах эти понятия используются как синонимы, поскольку в описании неоднородность может быть представлена только как дифференциация, которая служит ее отображением. Естественная неоднородность может быть отражена через классификации с различных сторон и с разным "акцентом", или "весом", признаков для разделения, поэтому не следует все классификации, описывающие изменчивость экосистем в нашем изложении, считать единственными возможными и окончательными. Они несут лишь исследовательскую функцию и служат основанием для дальнейших теоретических построений, отражающих в идеальном виде представления о неоднородности экосистем. Мы последовательно рассматриваем неоднородность экосистем по их отдельным компонентам (блокам) – надземной растительности, животному населению и т. д., и лишь потом по всем имеющимся в нашем распоряжении признакам. Следует отметить, что список использованных для анализа компонентов экосистем далеко не полон. Формально их отображение по растительности и классификация растительности как таковой идентичны. Однако описание растительного покрова уже прошло стадию формирования рабочих схем по отдельным признакам. Наработанные в этой области представления, учитывающие самые разнообразные стороны, уже вышли в сферу идеальных (теоретических) представлений, чего нельзя ска-

зать про животное население, подземные компоненты и экосистемы в целом. Так, растительный покров Западно-Сибирской равнины и его зонально-подзональное деление описаны достаточно подробно [3–5]. По результатам изучения животного населения этой территории выявлено несовпадение его границ с ландшафтными и геоботаническими [6–9]. При этом возникло подозрение, что различия определяются не разницей в реакции животных и растений на условия среды, а выбором подходов и методов классификации, а также традициями в представлениях о неоднородности растительного покрова и животного населения. Для решения этой проблемы проведена классификация экосистем по растительности теми же методами, что и сообществ животных. Результаты ее и послужили основой для настоящего сообщения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Классификация экосистем по растительному покрову выполнена следующим образом. По каждому выделу карты “Растительность Западно-Сибирской равнины” [10] собрана информация по суммарной воздушно-сухой фитомассе, дифференцированно по жизненным формам (мхи и лишайники; травы; кустарнички; кустарники; деревья) [11–13]. По каждой из этих групп экспертино выделены виды-доминанты и субдоминанты. Условно им присвоены “веса” – соответственно 2 и 1. Эти значения по преобладающим видам умножены по каждому выделу на фитомассу соответствующей жизненной формы. Затем каждый показатель разделен на сумму “весов” всех жизненных форм. По некоторым группам имелась информация о фитомассе, но не были выделены преобладающие виды растений из-за полидоминантности. В этом случае неразнесенная фитомасса распределена по оставшимся жизненным формам в соответствии с их долей в суммарной фитомассе всех форм. Разделение фитомассы в данном случае на весьма большое множество преобладающих видов приводит к их незначимости при расчете коэффициентов сходства. Поэтому и принято допущение, которое заключается в отнесении этой части биомассы к основным жизненным формам.

Таким образом, сделаны следующие допущения: во-первых, вся фитомасса по типу растительной формации, отраженной в качестве выдела указанной карты, отнесена к видам-доминантам и субдоминантам, т. е. фитомасса второстепенных видов растений считалась пренебрежимо малой; во-вторых, принято, что фитомасса доминирующих видов вдвое больше, чем субдоминантов. Сделанные допущения не должны существенно исказить облик растительных сообществ, особенно в случае использования для оценки их связи с помощью коэффициента П. Жаккара [14], модифицированного для количественных признаков [15]. Для качественных признаков этот коэффициент оценивает сходство – различие как отношение общих видов к числу видов в объединенном списке по обоим сравниваемым сообществам. Модифицированный коэффициент, кроме того, учитывает и сходство, в данном случае по фитомассе сравниваемых видов. Коэффициенты сходства рассчитаны по средним для каждого выдела показателям воздушно-сухой массы преобладающих видов растений. На матрице этих коэффициентов с помощью программы факторной классификации проведено последовательное разбиение на кластеры с дорабивкой крупных из них и повторной агрегацией результатов первого разделения на матрице межклассовых связей [16, 17]. Использованы только те разбиения, которые удалось объяснить. После этого для каждой группы подобран фактор или неразделимое сочетание факторов (режим), одинаково проявляющихся во всех вариантах, вошедших в группу, и не проявляющихся так же в других. Выявленные факторы, или режимы, служат объяснением разбиения. При этом стопроцентное совпадение разбиения и объяснения встречается редко, выявляется лишь тенденция деления. Все отклоняющиеся от принятого объяснения варианты переносятся в те группы, где они должны быть в соответствии с интерпретацией. После такой идеализации составляется иерархическая классификация сообразно последовательности проявления разных факторов или режимов по их очередности в разбиениях [2].

Составленная таким способом идеализированная классификация непротиворечива и

проще для понимания. Однако дисперсия, учитываемая ею, ниже, чем формальной, полностью совпадающей с “машинным” делением, т. е. степень совпадения предлагаемого объяснения меньше соответствует имеющейся выборке. Типом растительности обычно считают совокупность сообществ, доминанты которых относятся к одной жизненной форме (лесной, луговой, степной и т. д.) [18]. В данном случае типом экосистем по растительности считали таксоны, в большей или меньшей степени совпадающие по объему с зональными объединениями. Как правило, это кластеры, выделяющиеся на первом шаге разбиения, т. е. наиболее различающиеся между собой группы. Последнее определено алгоритмом классификации, который оптимизирует разделение так, чтобы учесть наибольшую часть дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Если разбиение существенно более дробное, чем зональное деление, то группы кластеров подвергали повторной агрегации тем же способом или находили их сгущения на графе сходства. Когда полученные объединения существенно не совпадают с зональным делением, первое разбиение принимали как подтиповое, а типами считали результаты объединения подтипов в горизонтальных рядах на графике, если они больше соответствовали зонально-подзональному делению территории. После доразбивки подтипов они могли быть разделены на классы. Группы типов экосистем по растительности выделяли по графу сходства, проводя границы там, где прослеживается значительное ослабление связей.

Затем на основе анализа графа выявляли структуру изменений, представляющую собой ту же классификацию, но с оценкой связей между таксонами (шкалированная классификация). Для этого на том или ином уровне разбиения рассчитывали матрицу внутри- и межгрупповых связей, потом условно принимали порог значимости межклассового сходства. После этого значки с номерами таксонов соединяли сплошными линиями в том случае, если между ними имеется значимое (сверхпороговое) сходство. При отсутствии такого брали максимальное запороговое значение связи. Так строили график сходства, который ориентировали в факторном простран-

стве. Для этого ребра графа (тренды экосистем или сообществ) располагали в соответствии с выявленными градиентами среды. Правильность ориентации может быть проверена с помощью двух- или трехмерного шкалирования. Основные структурообразующие факторы выявляли по разбиению, трендам и отклонениям от них. Рядом с каждым таксоном приведена обобщенная характеристика экосистем по соответствующим им выделам.

Полученные классификации могут служить легендами карт. В качестве основы использованы выделы карты растительности [10]. Группировка выделов в соответствии со ступенями предложенной классификации произведена в ГИС MapInfo. Масштаб созданной электронной карты 1 : 10 000 000. На ней сохранена высокая степень изрезанности границ, что позволяет передать сложную структуру пространственного распределения выделенных таксонов и обеспечивает возможность работы с картой при значительном увеличении экранного масштаба. В публикациях созданные карты приведены в уменьшенном виде. В классификации обычно приводят все таксоны: как показанные на карте, так и более мелкие, не отраженные на ней. В легенде присутствуют только первые из них. Таким образом, классификация может быть полнее и информативнее легенды и отражать внутреннюю неоднородность таксонов, представленных на карте единными, далее неделимыми выделами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Итоговый вариант классификации экосистем по растительности по выделам карты [10] имеет следующий вид.

Тундрово- boreально-суб boreальная группа типов экосистем

1. Болотно-тундровый тип

1.1. Подтип экосистем арктических автоморфных тундр (преобладают по фитомассе, 10 % и более – мхи, лишайники 95; суммарная надземная воздушно-сухая фитомасса, т/км² – 231¹).

Классы экосистем:

¹ Далее эти показатели приведены в той же последовательности без наименования.

1.1.1 – моховых тундр (мхи, лишайники 96; 164);

1.1.2 – лишайниковых тундр (мхи, лишайники 95; 331).

1.2. Подтип экосистем субарктических и арктических лугов, болот, гидроморфных тундр и субарктических автоморфных тундр (мхи, лишайники 54, кустарники 21, кустарнички 14, травы 11; 770).

Классы экосистем:

1.2.1 – арктических гидроморфных осоково-пушищево-моховых тундр (мхи, лишайники 89, травы 10; 420);

1.2.2 – северных субарктических мохово-травяных тундр (мхи, лишайники 44, травы 29, кустарнички 25; 554);

1.2.3 – северных субарктических моховых тундр и южных субарктических ерниково-ивняковых низкокустарниковых автоморфных тундр (мхи, лишайники 52, кустарнички 21, кустарники 20; 588);

1.2.4 – южных субарктических ерниковых и ивняковых автоморфных тундр (мхи, лишайники 56, кустарники 28, кустарнички 11; 1385);

1.2.5 – южных субарктических ерниково-ивняковых гидроморфных тундр (мхи, лишайники 52, кустарники 23, кустарнички 19; 635);

1.2.6 – тундровых болот (мхи, лишайники 79, кустарнички 13; 912).

Лугово-ивняковых экосистем долин притоков:

1.2.7 – арктических (травы 52, мхи, лишайники 31, кустарники 17; 351);

1.2.8 – субарктических (кустарники 35, травы 30, мхи, лишайники 27; 895).

1.3. Подтип экосистем приморских лугов – тампов (травы 63, мхи, лишайники 36; 170).

2. Болотно-лесотундровый (предтундрово-северотаежный) тип экосистем

2.1. Подтип экосистем предтундровых и северотаежных редколесий и лесов (деревья 52, мхи, лишайники 26, кустарнички 13; 3032).

Классы экосистем:

2.1.1 – редколесий и редкостойных лесов (деревья 46, мхи, лишайники 35, кустарнички 11; 4228);

2.1.2 – лесов, кроме редкостойных (деревья 56, мхи, лишайники 23, кустарнички 15; 8055).

Экосистемы долин притоков:

2.1.3 – лугово-кустарниковых редколесий (деревья 49, кустарнички 27, травы 15; 1666);

2.1.4 – ивняково-березово-глевых лесов (деревья 75, кустарники 19; 1101);

2.1.5 – ивняково-ольхово-березово-листенничных лесов (деревья 57, кустарники 29; 1212).

2.2. Подтип экосистем предтундровых и северотаежных болот (мхи, лишайники 63, кустарнички 14, кустарники и травы по 10; 889).

Классы экосистем:

2.2.1 – бугристых болот (мхи, лишайники 66, кустарнички 14, травы 10; 897);

2.2.2 – аапа-болот (мхи, лишайники 55, кустарники 18, кустарнички 15, травы 12; 931);

2.2.3 – олиготрофных болот (мхи, лишайники 53, деревья 24, кустарнички 12; 830).

3. Болотно-пойменно-лесной (среднетаежно-подтаежный) тип экосистем

(с проникновением в лесостепные леса, поля в сочетании с перелесками и пойменные соры, кустарники, луга, мезо- и евтрофные болота до степной зоны включительно)

3.1. Подтип экосистем лесов и полей в сочетании с перелесками от средней тайги до лесостепи (деревья 58, травы 19, мхи, лишайники 12; 14 248).

Классы экосистем:

3.1.1 – среднетаежных лесов (деревья 47, мхи, лишайники 29, кустарнички 10; 14 243);

3.1.2 – южно-таежных лесов (кроме сосновых и березово-сосновых) и полей в сочетании с перелесками (деревья 58, травы 26; 16 355);

3.1.3 – южно-таежных и подтаежно-лесостепных сосновых и березово-сосновых лесов (деревья 70, кустарнички 13; 16 242);

3.1.4 – подтаежно-лесостепных лесов (кроме сосновых и березово-сосновых) и полей в сочетании с перелесками (деревья 69, травы 18, кустарники 12; 9315).

3.2. Подтип экосистем олиготрофных болот от средней тайги до лесостепи (деревья 47, мхи, лишайники 34, кустарнички 14; 2476).

Классы экосистем болот:

3.2.1 – от средней тайги до подтаежных лесов (мхи, лишайники 57, кустарнички 20, деревья 17; 1964);

3.2.2 – лесостепных (деревья 90; 4015).

Подтипы экосистем:

3.3 – мезо- и евтрофных внепойменных болот от средней тайги до степной зоны (травы 48, мхи, лишайники 23, деревья 20, кустарники 10; 478);

3.4 – пойменных лугов, соров, ивняков, болот от северной тайги до степной зоны включительно² (травы 46, кустарники 33, деревья 21; 3137).

Классы экосистем:

3.4.1 – соров и соровых лугов северной тайги (травы 86, кустарники 14; 3710);

3.4.2 – лугов, ивняков, болот северной тайги (травы 53, кустарники 47; 3929);

3.4.3 – лугов, соров, ивняков и болот средней тайги (травы 92; 417);

3.4.4 – лугов, соров, ивняков и болот южной тайги и подтаежных лесов (травы 38, кустарники 32, деревья 30; 4082);

3.4.5 – лугов, соров, ивняков и болот лесостепных (кустарники 66, деревья 23, травы 11; 1131).

Суб boreальная группа типов экосистем

4. Степной тип

Подтипы экосистем:

4.1 – внепойменных лесостепных и степных лугов, луговых степей и сельскохозяйственных земель на их месте (травы 100; 482);

4.2 – настоящих степей и сельскохозяйственных земель на их месте (травы 100; 506).

На графике (рис. 1) четко видно изменение характера экосистем по растительности в связи с теплообеспеченностью, увлажнением, заливанием в половодье и трофностью на болотах, а в классификации – еще и с редкостью и составом лесообразующих пород. На карте растительности [10] прослеживаются те же структурообразующие факторы среды, хотя дробность деления в легенде

² По использованной карте [10] пойменная растительность по сравнению с плакорной проникает в пределы более северной подзоны, т. е. смещена к северу на одну подзону. Составленные нами характеристики экосистем относятся к поймам крупных рек в пределах соответствующих подзон, без указанного смещения.

выше. При этом авторы выделяют три геоботанические зоны: тундровую, бореальную (таежную) и степную. Первая делится на две подзоны – арктических и субарктических тундр. Субарктические тундры, в свою очередь, подразделены на три полосы – северную и две южных: низкоустарниковых и собственно кустарниковых тундр. Таежная зона включает пять подзон: 1 – предтундровых редколесий, 2 – северную, 3 – среднюю и 4 – южную тайгу и 5 – подтаежные леса. Степная растительность разделена на три подзоны: лесостепную, луговых и настоящих степей. В свою очередь, эти подзоны подразделяются на северные и южные полосы. Как правило, подзоны можно разделить на плакорные и пойменные территории, а первые, кроме того, – на болота и суходолы³. Дальнейшее деление на группы выделов (динамические ряды) совпадает с составом растительности и сельскохозяйственным использованием территории.

При формализованном анализе по выделам карты растительности можно описать четыре типа экосистем: болотно-тундровый, болотно-лесотундровый, болотно-пойменно-лесной и степной, т. е. таежная (бореальная) зона разделена на два самостоятельных типа, первый из которых включает экосистемы предтундровых редколесий и северной тайги. В болотно-пойменно-лесной тип, в отличие от геоботанической бореальной зоны, они не входят. Лесостепные экосистемы лесов и полей в сочетании с перелесками также, как по использованной карте растительности, входят в этот таксон формализованной классификации. Остальные отличия связаны с несовпадением деления на подзоны и подзональные полосы или с образованием групп экосистем из двух–трех подзон или полос.

Суммарная фитомасса наиболее велика в лесах и полях в сочетании с перелесками на всем протяжении от средней тайги до лесостепи ($14\ 248\ \text{т}/\text{км}^2$), убывает к северу в предтундровых лесах и редколесьях (в 2,5 раза) и далее в тундрах в 62 раза, а также к югу – в лугах, степях и на сельскохозяйственных

³ Суходолами названы участки водоразделов более сухие, чем окружающие заболоченные территории [19].

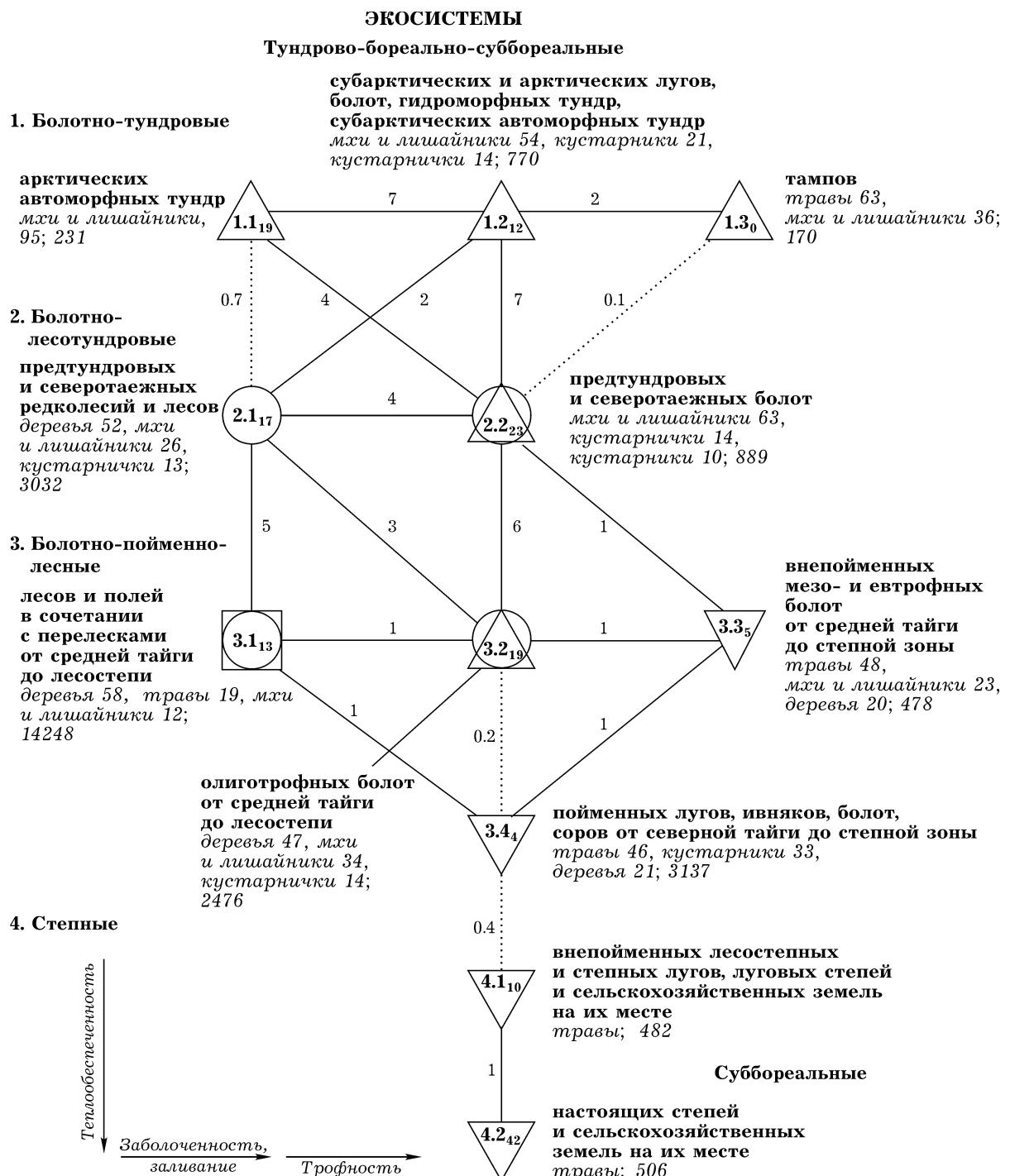


Рис. 1. Граф сходства экосистем по растительности Западно-Сибирской равнины (по выделам карты [10]).

Треугольниками вершиной вверх обозначены обедненные по продуктивности открытые экосистемы, вершиной вниз – то же богатые, квадратом – лесные, кружком – мозаичные. Цифры внутри значков соответствуют номерам подтипов по соответствующей классификации, индексами около этих цифр обозначены показатели среднего внутриподтипового сходства экосистем по растительности вошедших в него видов.

Значки соединены сплошными линиями при сверхпороговом сходстве, прерывистыми линиями – максимальные из числа запороговых связей, пунктиром – вспомогательная информация о связях. Около значков приведены характеристики растительности и доля фитомассы различных жизненных форм (%), а также суммарная воздушно-сухая фитомасса (в среднем по подтипу, т/км²). Стрелки указывают направление, по которому возрастает действие фактора среды, определяющего изменение растительности.

землях на их месте (в 28–30 раз). Заболоченность и заливание в половодье приводят к снижению фитомассы по сравнению с автоморфными экосистемами.

Повторная агрегация на уровне подтипа экосистем показала наибольшее сходство: 1 – всех тундровых групп (кроме тампов) и предтундровых и северотаежных болот; 2 – всех редколесий, лесов и полей-перелесков; 3 – степей, внепойменных лугов и сельскохозяйственных земель на их месте. Все экосистемы пойменных лугов и болот от средней тайги с другими кластерами не объединились. Таким образом, повторная агрегация показывает наличие трех экосистемных зон – тундровой, лесной и степной, но со значительными отклонениями по болотам и поймам. Первые или объединены с экосистемами тундр, или, как тампы, по растительности уникальны.

Поэтому и поскольку информацию о надземной фитомассе, к сожалению, нельзя считать абсолютно достаточной, значения усреднены по группам (динамическим рядам) выделов базовой карты растительности [10] и на этих средних вновь проведена факторная классификация. Этот вариант отличается от предыдущего большей четкостью разделения, и его надежность, видимо, выше предыдущего. Границы выделенных таксонов в них не всегда совпадают. При этом на первом шаге деления, после незначительной идеализации, выделено 15 таксонов подтипового ранга, а не 11, как по выделам. Если их объединять так же, как в первом случае, по горизонтальным рядам графа, то степень совпадения типов экосистем с зонально-подзональным делением будет меньше, чем при повторном агрегировании, но сходство с классификацией по выделам карты растительности больше. В целом классификация экосистем, выполненная по группам выделов карты растительности, выглядит следующим образом.

Тундрово- boreальная группа типов экосистем

1. Болотно-пойменно-тундровый тип

Подтипы экосистем:

1.1 – арктических моховых тундр (преобладают, %: мхи, лишайники 92; надземная воздушно-сухая фитомасса, т/км² – 228);

1.2 – арктических лишайниковых тундр (мхи, лишайники 95; 331);

1.3 – арктических внепойменных лугов и болот (мхи, лишайники 57, травы 31; 355);

1.4 – субарктических тундр (мхи, лишайники 52, кустарники 22, кустарнички 17; 772).

Классы экосистем тундр:

1.4.1 – северных и низкокустарниковых южных (мхи, лишайники 51, кустарнички и кустарники по 19, травы 11; 645);

1.4.2 – южных ерниковых, ивняковых и ерниково-ольховниковых (мхи, лишайники 52, кустарники 27, кустарнички 14; 1080);

1.4.3 – южных редкокустарниковых (мхи, лишайники 53, кустарники 23, кустарнички 21; 452).

1.5. Подтип экосистем субарктических пойм и долин притоков (кустарники 38, травы 32, мхи, лишайники 20, кустарнички 10; 923).

2. Тундрово- boreально-болотный тип внепойменных экосистем

Подтипы экосистем:

2.1 – субарктических, предтундровых и северотаежных болотно-озерных комплексов и болот (кроме аапа) (мхи, лишайники 67, кустарнички 14; 936);

2.2 – северотаежных аапа- и олиготрофных болот от средней тайги до лесостепи (мхи, лишайники 55, кустарнички 19, деревья 14; 1706);

2.3 – мезо- и евтрофных болот от средней тайги до подтаежных лесов (деревья 73, травы 10; 1145).

Лесная бореальная группа типов экосистем

3. Лесной тип

3.1. Подтип экосистем редколесий и лесов предтундровых, северной и средней тайги (деревья 48, мхи, лишайники 28, кустарнички 12; 8261).

Классы экосистем:

3.1.1 – редколесий и северотаежных редкостойных лесов (деревья 45, мхи, лишайники 32, кустарнички 12; 3430);

3.1.2 – темнохвойных и лиственных лесов (кроме редкостойных) северной и средней тайги (деревья 49, мхи, лишайники 23, кустарнички 13; 12 175);

3.1.3 – светлохвойных северотаежных лесов (деревья 48, мхи, лишайники 34, кустарнички 12; 5811);

3.1.4 – светлохвойных среднетаежных лесов (мхи, лишайники 42, деревья 40; 12 878);

3.1.5 – сообществ долин предтундровых притоков (деревья 49, кустарнички 27, травы 15; 1666).

Подтипы экосистем:

3.2 – сосновых и березово-сосновых лесов от южной тайги до лесостепи (деревья 64, травы 20; 12 712).

3.3 – лесов от южной тайги до лесостепи (кроме сосновых и березово-сосновых) и лесостепных пойм (деревья 61, травы 20; 14 192).

3.4 – пойменных экосистем от северной тайги до подтаежных лесов (деревья 44, травы 21, кустарники 18; 614).

Суб boreальная степная группа типов экосистем

4. Степной тип

Подтипы экосистем:

4.1 – луговых степей (травы 100; 506);

4.2 – настоящих степей (травы 100; 460).

Суб boreальная болотная группа типов экосистем

5. Суб boreально-болотный тип (мезо- и евтрофных внепойменных лесостепных и степных болот) (травы 100; 523).

Таким образом, после усреднения данных по группам выделов растительности дифференциация экосистем отличается от деления по выделам. Число групп типов и их границ во втором варианте классификации совпадает с количеством геоботанических зон и их границами на исходной карте [10], чего нельзя сказать про остальные таксоны. При этом, как правило, типы экосистем соответствуют не подзональным полосам, а выделяются по сходству в составе растительности двух–трех соседних подзон (болот разной трофности или лесов сходного породного состава). Структура экосистем, судя по графикам (рис. 1 и 2), так же, как основные структурообразующие факторы, сходна. Классификации экосистем по выделам карты растительности или их группам, в общем, похожи, хотя последняя ближе к легенде использованной карты [10]. Основное отличие связано с тем, что при анализе по выделам boreальные экосистемы делятся на два типа – болотно-лесотундровый (редколесий и север-

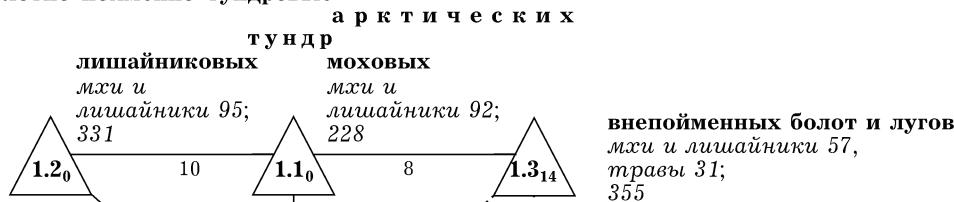
ной тайги) и болотно-пойменно-лесной (более южных подзон). При классификации по группам выделов эти кластеры имеют подтиповой ранг, а субарктические и таежные болота выделены в отдельный тип. Обе формализованные классификации похожи между собой, но существенно отличаются от традиционной классификации растительности иерархией (последовательностью объединения). Она совпадает в разных сочетаниях с делением по заболоченности, трофности, заливанию в половодье, составу лесообразующих пород или составу растительности двух–трех подзон одновременно. Информативность классификаций по отношению к их матрицам по группам выделов выше на 5 % дисперсии (52 и 57 %), итоговые значения множественного коэффициента корреляции – на 0,02 (0,75 и 0,77). В итоге при меньшей четкости формализованных классификаций их информативность при расчетах превышает принятую на ранее составленной карте растительности [10] (выше ранга элементарного выдела) на 11 и 16 %, а с учетом структурных представлений, отраженных на графике, на 16 и 19 % учтенной дисперсии матрицы коэффициентов сходства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, на карте растительности Западно-Сибирской равнины выделяют три геоботанические зоны: тундровую, boreальную (таежную) и степную [10]. Это деление, как пишут авторы, заимствовано из более общей регионально-типологической классификации [20]. Предлагаемое формализованное деление экосистем, выполненное по выделам указанной карты растительности, включает две группы типов – тундрально-бoreальный (тундрально-лесной) и суб boreальный (степной). Упомянутые ранее авторы [10] тундровый тип растительности считают самостоятельным, исходя, вслед за В. Б. Сочавой [21, 22], из своеобразия соответствующих жизненных форм растений. Однако, судя по графу сходства экосистем при классификации по выделам карты растительности [10], значительные различия прослеживаются лишь между лесными и степными экосистемами за счет абсолютного доминирования трав в со-

ЭКОСИСТЕМЫ

1. Болотно-пойменно-тундровые



3. Лесные

редколесий и лесов предтундровых, северной и средней тайги
деревья 48, мхи и лишайники 28, кустарнички 12; 8261

сосновых и березово-сосновых лесов от южной тайги до лесостепи
деревья 64, травы 20; 12 712

лесов от южной тайги до лесостепи (кроме сосновых и березово-сосновых) и лесостепных пойм
деревья 61, травы 20; 14 192

4. Степные

степей и сельскохозяйственных земель на их месте

2. Тундрово- boreально-болотные

субарктических, предтундровых и северотаежных болотно-озерных комплексов и болот (кроме аапа)
мхи и лишайники 67, кустарнички 14; 936

северотаежных аапа- и олиготрофных болот от средней тайги до лесостепи
мхи и лишайники 55, кустарнички 19, деревья 14; 1706

мезо- и евтрофных болот от средней тайги до подтаежных лесов
деревья 73, травы 10; 1145

в лесостепи и степи
травы 100; 523

5. Суббореально-болотные

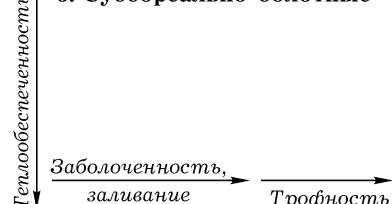


Рис. 2. Граф сходства экосистем Западно-Сибирской равнины (по растительности по группам видлов карты [10]).

Обозначения как на рис. 1

ставе последних, а тундровая плавно переходит в лесную за счет мохово-лишайниковых и кустарничковых форм⁴. Дальнейшее деление на карте растительности [10] проведено по подзонам и далее по заболоченности и поемности. Формализованное деление групп типов экосистем на типы совпадает с теми же факторами среды, но одновременно в разных сочетаниях.

Типов экосистем по растительности в нашей классификации по выделам карты [10] четыре: болотно-тундровый, болотно-лесотундровый, болотно-пойменно-лесной и степной. Границы их, как правило, не совпадают с подзональными. Первый тип территориально относится к тундровой зоне, второй – к предтундровой и северотаежной подзонам лесной зоны. Третий занимает территорию от средней тайги до подтаежных лесов включительно и проникает в степную зону по лесным, болотным и пойменным формациям. Четвертый тип образован лишь внепойменной луговой и степной растительностью. Далее типы экосистем делятся на подтипы. В тундровом типе это совпадает с разделением по составу растительности, увлажнению, подзональной принадлежности, но не строго и последовательно, а в разных сочетаниях, в соответствии со сходством по фитомассе доминирующих видов разных жизненных форм. При этом в болотно-тундровом типе выделены три подтипа экосистем, первые два из которых делятся в целом на 10 классов.

Болотно-лесотундровый тип экосистем делится на два подтипа и восемь классов. При этом делении кроме тех же признаков среды проявляются еще полнота древостоеv, степень и характер бугристости и трофности болот. Болотно-пойменно-лесной тип по сходству может быть разделен на четыре подтипа, три из которых подразделены в сумме на 11 классов. Последнее совпадает с различием ранее описанных признаков среды, плюс к тому значимыми становятся степень облесенности и заливание в половодье. Четвертый тип делится на два далее неделимых подтипа экосистем: 1 – лугов, луговых сте-

пей и сельскохозяйственных земель на их месте и 2 – настоящих степей и сельскохозяйственных земель на их месте. На карте, использованной в качестве основы [10], подобное по рангу деление четко проведено по подзонам и далее по динамическим рядам растительности, а в нашем варианте формальными методами оно уже почти не прослеживается.

При классификации экосистем после усреднения по группам выделов карты растительности выделено четыре группы типов – тундрово- boreальная, лесная boreальная и две суб boreальных: степная и болотная. Они разделены на пять типов: болотно-пойменно-тундровый, лесной (с проникновением в поймы), степной, boreально-болотный и суб boreально-болотный. Внутри типов дифференциация экосистем определяется зональностью (подзональностью), составом растительности и заливанием в половодье. Те же факторы в тундровом типе имеют меньшее значение из-за общего избыточного увлажнения, поэтому связанная с ним неоднородность экосистем имеет меньший иерархический ранг (подтипов), а южнее – типовой. Дифференциация, связанная с зонально-подзональной теплообеспеченностью, четче совпадает с делением не по отдельным подзонам, а по их группам. При этом в классификации по выделам четче проявляется сходство экосистем, связанное с теплообеспеченностью, а по группам выделов – с увлажнением и определяемым им сходством в облесенности, но в пределах тундрово- boreальной части. Классификация по выделам дает дополнительную информацию о значительной специфике предтундрово-северотаежных экосистем. Карта, составленная по результатам формализованной классификации экосистем по группам выделов карты растительности [10], представлена на рис. 3 (см. на вклейке после стр. 323).

Таким образом, предлагаемые деления экосистем по растительности менее идеализированы, чем использованные на исходной карте [10]. Они отличаются меньшей четкостью и традиционностью, хотя лучше соответствуют сходству экосистем по растительности и учитывают несколько большую часть дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Для формирования общих представлений и

⁴ Поскольку данных о биомассе растительности недостаточно для провинциального и регионального деления, эта проблема нами не рассматривается.

описания ранее составленная классификация, несомненно, лучше, и предлагаемые нами варианты деления представляют собой лишь дополнительную информацию о сходстве экосистем по растительности в случае, когда классификационное деление проведено исходя не из более общих представлений, а по сходству их на конкретной и меньшей по рангу территории. Эту информацию можно использовать как дополнительную и с большим основанием говорить о степени совпадения реакции на среду растительности и животного мира, а также экосистем в целом.

Авторы искренне признательны О. В. Бурскому, Т. В. Котовой и Г. М. Тертицкому за плодотворное обсуждение статей при их написании.

Исследования, послужившие основой для всех сообщений серии поддержаны Президиумом РАН по программе “Биологическое разнообразие” (проекты № Б.23.7 и Б.26.4) и по Госконтракту от 15 июня 2009 г. № 02.740.11.0024 “Комплексная оценка ресурсов биосферы и прогнозирования их состояния на основе современных технологий” ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы”.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Биоценологические основы паразитологии. М.: Наука, 1970. С. 90–138.
2. Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоogeография. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008.
3. Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1962.
4. Западная Сибирь. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
5. Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985.
6. Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Цыбулин С. М., Куранова В. Н., Борисович О. Б., Булахова Н. А., Патраков С. В., Шамгунова Р. Р. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14, № 4. С. 557–565.
7. Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ливанов С. Г., Торопов К. В., Куранова В. Н., Стариков В. П., Чеснокова С. В. Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая // Там же. 2008. Т. 15, № 5. С. 745–750.
8. Ravkin Yu. S., Tsybulin S. M., Livanov S. G., Torgorov K. V., Kuranova V. N., Starikov V. P. Chesnokova S. V. Cartographic Analysis of the Population of Amphibi-ans, Reptiles, and Birds of the West Siberian Plain and Altai // Contemporary Problems of Ecology. 2008. Vol. 1, N 5. P. 568–573.
9. Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Панов В. В., Онищенко С. С., Ильяшенко В. Б., Вартапетов Л. Г., Бабина С. Г., Чеснокова С. В. Пространственно-типологическая неоднородность населения мелких млекопитающих Западной Сибири (равнинная и горная территории) // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 3. С. 475–487.
10. Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1 : 1 500 000. М.: ГУГК, 1976.
11. Титлянова А. А., Кудряшова С. Я., Косых Н. П., Шибаева С. В. Воспроизводство фитомассы и почвенного органического вещества // Природные ресурсы антропосфера: воспроизводство, стоимость, рента. М.: Изд-во “Янус-К”, 2002. С. 110–137.
12. Вальтух К. К., Кривенко А. П., Пузанков Ю. М., Минин В. А., Седельников В. П., Сергеев М. Г., Хмелев В. А., Равкин Ю. С. Система оценок информационной стоимости природных ресурсов // Природные ресурсы антропосфера: воспроизводство, стоимость, рента. М.: Изд-во “Янус-К”, 2002. С. 220–343.
13. Равкин Ю. С., Сергеев М. Г., Седельников В. П., Хмелев В. А., Титлянова А. А., Мордкович В. Г. Гумус почв, растительность и животный мир Западной Сибири: картографический и кластерный анализ территориальной неоднородности информационной стоимости // Природные ресурсы России: территориальная локализация, экономические оценки. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. С. 216–249.
14. Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902. Vol. 38. P. 69–130.
15. Наумов Р. Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Моск. обл. пед. ин-т, 1964.
16. Трофимов В. А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Ч. 2. Новосибирск, 1976. С. 24–36.
17. Трофимов В. А. Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск, 1978. С. 91–106.
18. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. С. 191, 192.
19. Советский энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1987. С. 129.
20. Сочава В. Б. Пути построения единой системы растительного покрова // Делегатский съезд Всесоюз. ботан. о-ва (тез. докл.). Секция флоры и растительности. Л.: Изд-во Всесоюз. ботан. об-ва, 1958. Вып. 4. С. 40–50.
21. Сочава В. Б. Тайга на северо-востоке Среднесибирского плоскогорья // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 9. С. 1408–1415.
22. Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 189 с.

Spatial-Typological Differentiation of the Ecosystems of the West Siberian Plain

Communication I

Plant cover

V. P. SEDEL'NIKOV¹, Yu. S. RAVKIN², A. A. TITLYANOVA³,
I. N. BOGOMOLOVA², O. N. NIKOLAEVA⁴

¹*Central Siberian Botanical Garden SB RAS*
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101

²*Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS*
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
and Tomsk State University

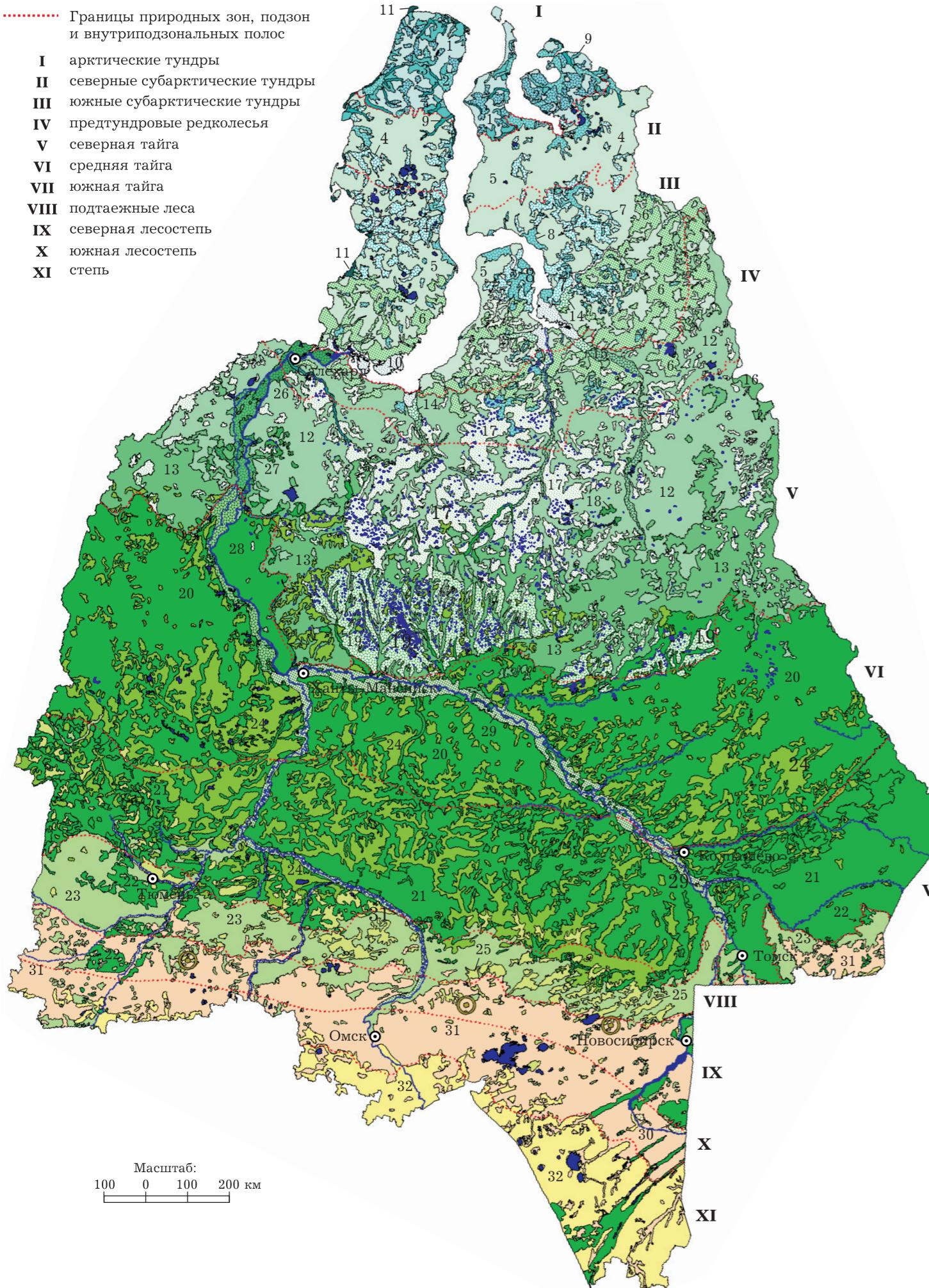
³*Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry SB RAS*
630099, Novosibirsk, Sovetskaya str., 18

⁴*Siberian State Geodesic Academy*
630108, Novosibirsk, Plakhotny str., 10

On the basis of the data on the air-dry mass of plant species – dominants and subdominants in five life forms (mosses, lichens; herbs; subshrubs; shrubs; trees), quotients of similarity for ecosystems were calculated over the types of formations in the map “Vegetation of the West Siberian Plain”. By means of the cluster analysis of thus obtained similarity matrix, two classifications were compiled (over apportionments and over groups of apportionments of the indicated map). The calculated self-descriptiveness of the proposed schemes, estimated by the value of included dispersion, is higher by 11–16 % in comparison with division of vegetation on the initial map.

Key words: ecosystem, vegetation, spatial differentiation, West Siberia, cluster analysis.

ЭКОСИСТЕМЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ ПО РАСТИТЕЛЬНОСТИ



тундрово- boreально-суб boreальные

болотно-тундровые (номер таксона по классификации 1)
арктических автоморфных тундр (1.1)

- 1 – моховых (1.1.1)
- 2 – лишайниковых (1.1.2)
- арктических и субарктических гидроморфных тундр, лугов, болот и субарктических автоморфных тундр (1.2)
- 3 – арктических гидроморфных осоково-пушице-моховых тундр (1.2.1)
- 4 – северных субарктических мохово-травяных тундр (1.2.2)
- 5 – северных субарктических моховых тундр и южных субарктических ерниково-ивняковых низкокустарниковых автоморфных тундр (1.2.3)
- 6 – южных субарктических ерниковых и ивняковых автоморфных тундр (1.2.4)
- 7 – южных субарктических ерниково-ивняковых гидроморфных тундр (1.2.5)
- 8 – тундровых болот (1.2.6)
- 9 – лугово-ивняковых долин притоков в пределах арктических тундр (1.2.7)
- 10 – лугово-ивняковых долин притоков в пределах субарктических тундр (1.2.8)
- 11 тампов (1.3)

болотно-лесотундровые (2)

предтундровых и северотаежных редколесий и лесов (2.1)

- 12 – редколесий и редкостойных лесов (2.1.1)
- 13 – лесов, кроме редкостойных (2.1.2)
- 14 – лугово-кустарниковых редколесных лесов долин притоков (2.1.3)
- 15 – ивняково-березово-еловых лесов долин притоков (2.1.4)
- 16 – ивняково-ольхово-березово-лиственничных сообществ долин притоков (2.1.5)

предтундровых и северотаежных болот (2.2)

- 17 – бугристых (2.2.1)
- 18 – аапа (2.2.2)
- 19 – олиготрофных (2.2.3)

болотно-пойменно-лесные (3)

лесов и полей в сочетании с перелесками от средней тайги до лесостепи (3.1)

- 20 – среднетаежных лесов (3.1.1)
- 21 – южно-таежных лесов (кроме сосновых и березово-сосновых) и полей в сочетании с перелесками (3.1.2)
- 22 – южно-таежных и подтаежно-лесостепенных сосновых и березово-сосновых лесов (3.1.3)
- 23 – подтаежно-лесостепенных лесов (кроме сосновых и березово-сосновых) и полей в сочетании с перелесками (3.1.4)

олиготрофных болот от средней тайги до лесостепи (3.2)

- 24 – от средней тайги до подтаежных лесов (3.2.1)
- лесостепных (3.2.2)

мезо- и евтрофных внепойменных болот от средней тайги до степной зоны (3.3)

пойменных лугов, соров, ивняков, болот от северной тайги до степной зоны (3.4)

- 26 – соров и соровых лугов северной тайги (3.4.1)
- 27 – лугов, ивняков, болот северной тайги (3.4.2)
- 28 – лугов, соров, ивняков, болот средней тайги (3.4.3)
- 29 – лугов, соров, ивняков, болот южной тайги и подтаежных лесов (3.4.4)
- 30 – лугов, соров, ивняков, болот лесостепи (3.4.5)

суб boreальные

степные (4)

31 – внепойменных лесостепных и степных лугов, луговых степей и сельскохозяйственных земель на их месте (4.1)

32 – настоящих степей и сельскохозяйственных земель на их месте (4.2)