

## Построение потенциальных ареалов растительных сообществ с целью ботанико-географического районирования (на примере лесов Тувы)

Н. И. МАКУНИНА, А. В. ЕГОРОВА, О. Ю. ПИСАРЕНКО

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: natali.makunina@mail.ru

Статья поступила 31.01.2020

После доработки 05.02.2020

Принята к печати 15.02.2020

### АННОТАЦИЯ

На основе GPS-координат геоботанических описаний семи высотно-зональных ассоциаций лесов Тувы и набора растров, содержащих значения климатических и топологических параметров, при помощи программного пакета MaxEnt построены потенциальные ареалы ассоциаций. Их использование позволило экстраполировать фрагментарные данные о конкретных местонахождениях сообществ ассоциаций на территорию, подробно в этом отношении не изученную. Полученные данные об ареалах высотно-зональных ассоциаций лесов адекватно отражают существующее распределение лесов. Проведен анализ потенциальных ареалов этих лесов, подтвержден факт наличия в Туве трех биоклиматических секторов, уточнены их границы.

**Ключевые слова:** ботанико-географическое районирование, ареал, леса, Тува, MaxEnt.

Одной из наиболее важных и в то же время наиболее сложных задач геоботаники является построение схемы ботанико-географического районирования изучаемой территории. Схемы, созданные для одного и того же региона разными авторами, могут существенно отличаться, поскольку при их построении разработчики опираются на разные критерии. В большинстве случаев результаты районирования сложно верифицируются, а качество результатов определяется главным образом квалификацией исследователей.

При районировании горных территорий на первый план выходит построение схемы высотной поясности растительности – выде-

ление высотных поясов и определение их высотных границ. Каждый пояс характеризуется определенным набором растительных сообществ и занимает определенный диапазон высот. При выделении поясов опираются на фоновые растительные сообщества ороплакоров – пологих склонов и склонов средней крутизны; такие сообщества называют высотно-зональными. Каждый пояс характеризуется одним или несколькими высотно-зональными сообществами. Существование единой высотно-поясной колонки для всей горной системы представляет собой идеальную ситуацию; в большинстве случаев в разных частях горной системы высотные пояса имеют

разные высотные границы. Решением проблемы в этом случае может быть биоклиматическое районирование – выделение групп районов с одинаковым спектром высотных поясов со сходными высотными границами. Для Алтае-Саянской горной области (частью которой является Тува) использование этого подхода продемонстрировало неплохие результаты [Поликарпов и др., 1986, Макунина, 2016]. Публикации, посвященные вопросам биоклиматического районирования, снабжены только картами-схемами; конкретные границы биоклиматических секторов можно было бы провести на основе результатов анализа ареалов высотно-зональных растительных сообществ. Однако выявление их реальных ареалов в большинстве случаев невозможно из-за труднодоступности большинства горных районов и небольшого количества геоботаников, а результаты дешифрирования космоснимков не всегда дают убедительные результаты. Поэтому вопрос моделирования ареалов сообществ с целью районирования приобретает особое значение.

При построении ареалов сообществ мы можем опираться на подходы, применяемые для построения потенциальных ареалов отдельных видов растений и животных [Королюк и др., 2016]. Широкое распространение получило моделирование пространственного распространения отдельных видов, позволяющее установить связь их местонахождений в природе с факторами окружающей среды и прогнозировать их распространение [Elith, Leathwick, 2009]. Теоретической основой моделирования является понятие “экологическая ниша” [Grinnell, 1917]. Среди множества алгоритмов моделирования пространственного распространения видов [Stockwell, Peters, 1999; Guisan, Zimmermann, 2000; Austin, 2007; Guisan et al., 2007; Guo, Liu, 2010; Stigall, 2012] широкое применение находит метод максимальной энтропии [Phillips et al., 2006; Phillips, Dudik, 2008; Elith et al., 2011], реализованный в программе MaxEnt (Maximum Entropy Species Distribution Modelling).

Цель работы – выяснение возможности использования результатов моделирования ареалов высотно-зональных сообществ на примере анализа потенциальных ареалов высотно-зональных типов лесных сообществ Тувы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Тува находится в географическом центре Азии; на ее территории расположены высокогорные и среднегорные хребты и плоскогорья, разделенные межгорными котловинами (рис. 1). Гидрографическая сеть принадлежит главным образом верхней части бассейна Енисея, в меньшей степени она относится к бассейнам бессточных впадин Центральной Азии. Водоразделом являются хребты Танну-Ола, отделяющие основную часть Тувы от внутренних бессточных бассейнов Северо-Западной Монголии. Климат в разных частях Тувы сильно различается. В целом для нее характерен резко-континентальный климат, обусловленный ее положением в центре материка, удаленностью от океанов, орографической изолированностью, близостью пустынных ландшафтов Центральной Азии. Преобладание в зимнее время антициклонального режима вызывает стратификацию холодного воздуха в депрессиях [Ефимцев, 1957] и снижение зимних температур до  $-30 \dots -40$  °С.

Как показали предыдущие исследования, Тува расположена в пределах трех биоклиматических групп районов (секторов) [Макунина, 2016]. *Семигумидный сектор* включает в себя Центральную и Восточную Туву. Базисный степной пояс (600–800–1000 м) простирается на Турано-Уюкскую и Улуг-Хемскую межгорные котловины. Спускающиеся к ним нижние части горных макросклонов относятся к лесостепному поясу (1000–1400 м). Высоты от 1400 до (1800) 2000 м занимает лесной пояс, выше расположен фрагментарный высокогорный пояс. К *семиаридному сектору* относится южная и западная части Тувы. Базисным является степной пояс: степи покрывают Убсу-Нурскую и Хемчикскую котловины и склоны гор до 1400–1500 м; на высотах 1400–1800 м лежит горная лесостепь; неширокий таежный пояс (1800–2200 м) на южных склонах нередко прерывается луговыми степями. Вершины гор выше 2200 м покрыты высокогорной растительностью. В *аридном секторе* (Юго-Западная Тува) базисным является подпояс опустыненных степей; на нижних и средних ступенях гор до высот 2200–2400 м залегает собственно степной пояс. Лесной пояс отсутствует, однако на теневых макросклонах горных хребтов в верхней части степного пояса (2100–2400 м) встречаются ле-

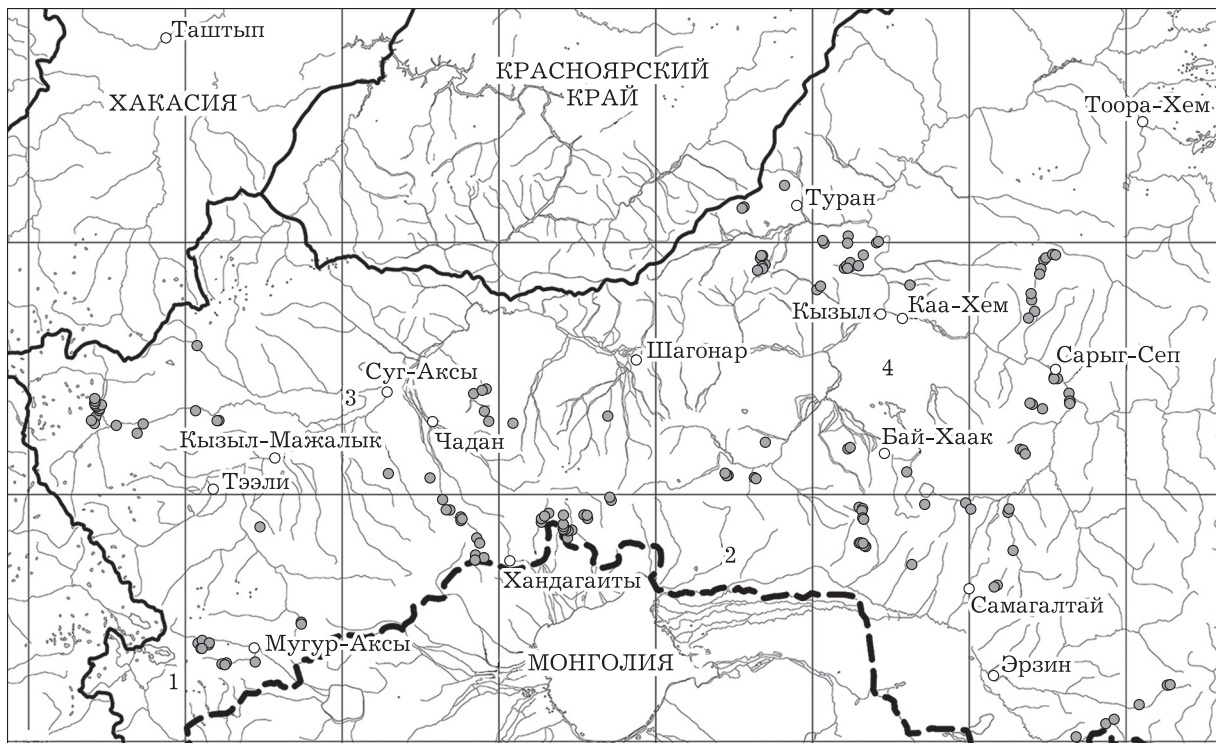


Рис. 1. Карта-схема Тувы. Точками обозначены локалитеты конкретных описаний высотно-зональных ассоциаций лесов. 1 – Юго-Западная Тува; 2 – Южная Тува; 3 – Западная Тува; 4 – Центральная Тува

состепненные ландшафты, образующие фрагментарный лесостепной подпояс. Выше 2400 м господствуют высокогорные ландшафты.

Для биоклиматического районирования Тувы наиболее информативным мы считаем анализ ареалов высотно-зональных типов лесов, поскольку границы биоклиматических секторов в Туве проходят главным образом по лесным ландшафтам: степи разных биоклиматических секторов Тувы между собой не граничат, а горные хребты лишь в отдельных случаях превышают высотные отметки лесного пояса. Для выявления высотно-зональных типов лесов Тувы использована флористическая классификация [Макунина, 2020], четко определяющая флористическое однообразие сообществ, относящихся к одной единице, и флористическое отличие между собой разных единиц.

В случае горных лесов Тувы высотно-зональные типы соответствуют ассоциациям или группам близких ассоциаций флористической классификации. Их продромус представлен ниже.

Класс *Brachypodio pinnati – Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Порядок *Carici macrouae – Pinetalia sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Союз *Vicio unijugae – Pinion sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Асс. *Calamagrostio pavlovii – Laricetum sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 2000

Класс *Rhytidio rugosi – Laricetea sibiricae* Korotkov et Ermakov 1999

Порядок *Carici pediformis – Laricetalia sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 1991

Союз *Carici pediformis – Laricion sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 1991

Асс. *Anemono sylvestris – Laricetum sibiricae* Ermakov 1995

Асс. *Artemisio santolinifoliae – Laricetum sibiricae* Makunina 2011

Порядок *Festuco ovinae – Laricetalia sibiricae* Korotkov et Ermakov ex Ermakov et al. 2000

Союз *Pachypleuro alpini – Laricion sibiricae* Ermakov 2000 in Ermakov et al. 2000

Асс. *Artemisio rupestris – Laricetum sibiricae* Makunina 2014

Класс *Vaccinio – Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939

Порядок *Lathyro humilis – Laricetalia cajanderi* Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002

Союз *Rhododendro daurici* – *Laricion gmelinii* Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002

Асс. *Vaccinio vitis-idaeae* – *Betuletum pendulae* Makunina 2020

Асс. *Aegopodio alpestris* – *Laricetum sibiricae* Makunina 2020

Асс. *Vaccinio vitis-idaeae* – *Laricetum sibiricae* Hilbig (1987) 1990

При построении потенциальных ареалов использовался программный пакет MaxEnt, в настоящее время являющийся одним из эффективных методов моделирования распределения видов. Исходными данными для моделирования являются координаты конкретных описаний сообществ, набор растров распределения климатических и топографических параметров, а также ряд характеристик растительности, полученных при обработке космоснимков. Принцип работы данного алгоритма состоит в следующем: аппроксимация должна удовлетворять всем известным исследователю ограничениям, предмет этих ограничений – искомое распространение – должно иметь максимальную энтропию [Phillips et al., 2006]. Результатом работы алгоритма является карта с прогнозными вероятностями присутствия сообщества в каждой ячейке раstra.

В работе использованы GPS-координаты 158 геоботанических описаний высотно-зональных типов лесов (см. рис. 1). Описания выполнены Н. И. Макуниной в период с 2002 по 2018 г.

На исследуемую территорию были наложены растровые слои разрешением 90 м в пикселе. Для ограничения размера потенциального ареала использовано максимально доступное количество слоев, они характеризуют распределение следующих показателей:

- биоклиматические переменные BIOCLIM (19 растров),
- месячные средние температуры (12 растров),
- месячное количество осадков (12 растров),
- месячная солнечная радиация (12 растров),
- гипсометрические показатели (высота, экспозиция, крутизна) (3 раstra),
- индексы NDVI (май, июль, сентябрь) (3 раstra).

Графическое отображение результатов осуществлено в программе NextGIS QGIS version: 18.10.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Нами построены модели потенциальных ареалов семи высотно-зональных ассоциаций лесов: 3 – лесного пояса и 4 – лесостепного. Для оценки качества модели в программе используется показатель AUC – оценка способности модели указывать присутствие вида в той точке раstra, где он с большой вероятностью должен находиться (максимальное значение AUC равно 1,0). Для всех моделей он превышает 0,99, что характеризует их как отличные. На рис. 2–4 представлены потенциальные ареалы высотно-зональных ассоциаций лесов при пороговом значении вероятности 0,5.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Леса широко распространены в двух высотных поясах: лесном и лесостепном. В лесном поясе высотно-зональные позиции занимают таежные леса трех ассоциаций класса *Vaccinio – Piceetea* (см. рис. 2). В Центральной и Восточной Туве (семигумидный сектор) их представляют **таежные травяные леса** асс. *Vaccinio vitis-idaeae* – *Betuletum pendulae*. В сложении древостоя лесов в равной мере принимают участие лиственница, кедр, береза повислая и ель. В густом травяном ярусе содоминируют таежные виды и виды мелколиственных лесов. Моховой ярус негустой. На севере потенциальный ареал занимает прилегающую часть гумидного сектора, южная и западная граница потенциального ареала совпадает с границей семиаридного сектора.

В семиаридном секторе представлены высотно-зональные леса двух ассоциаций. **Таежные бруснично-травяные леса** асс. *Aegopodio alpestris* – *Laricetum sibiricae* преобладают в Западной Туве. Древостой лесов в равной мере сложен лиственницей, кедром и елью. В густом травяно-кустарничковом ярусе содоминируют таежные и горно-лесные виды. Моховой ярус густой. На западе потенциальный ареал ассоциации выходит за пределы Тувы, охватывая сопредельные части Юго-Восточного Алтая; южная часть ареала лежит в пределах западной части Южной Тувы. В лесном поясе Южной Тувы фоновыми являются **таежные бруснично-зеленомошные леса** асс. *Vaccinio vitis-idaeae* – *Laricetum sibiricae*. Их древостой образуют лиственница и кедр,



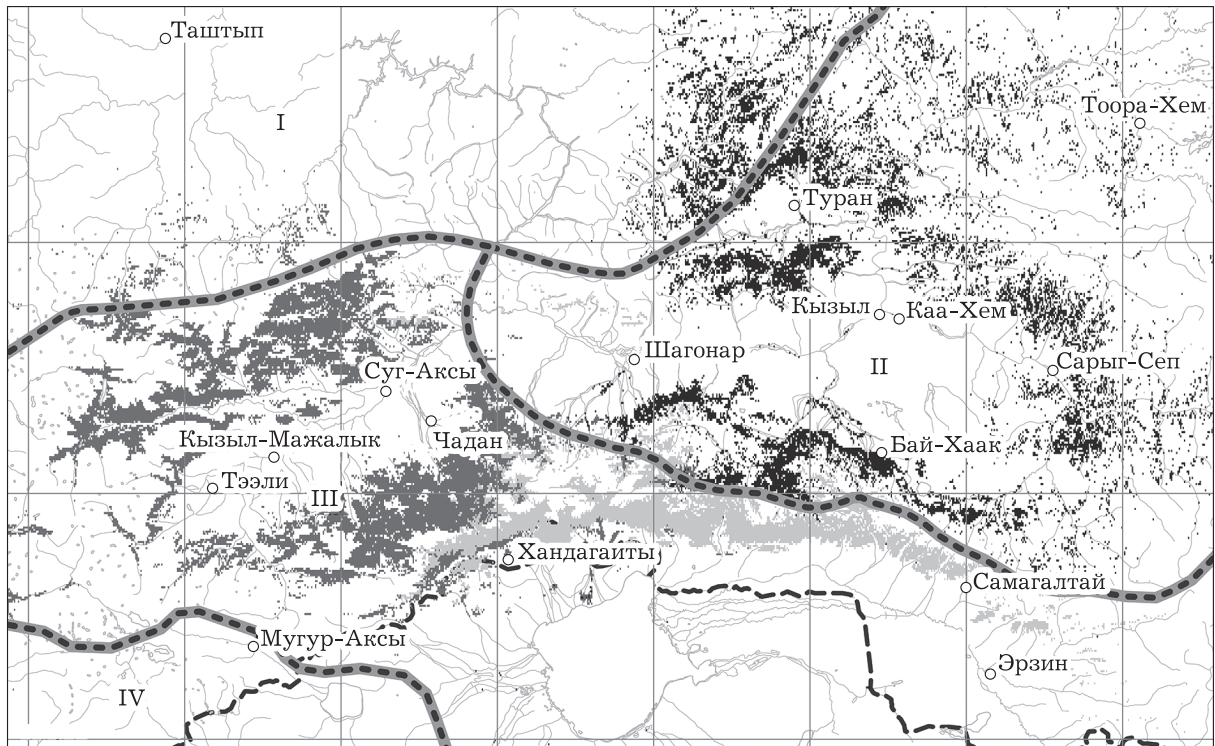


Рис. 2. Потенциальные ареалы высотно-зональных ассоциаций лесов лесного пояса Тувы. Черным цветом отмечен потенциальный ареал асс. *Vaccinio vitis-idaeae* – *Betuletum pendulae*, темно серым – асс. *Aegopodio alpestris* – *Laricetum sibiricae*, светло-серым – асс. *Vaccinio vitis-idaeae* – *Laricetum sibiricae*. Штриховой линией показаны границы биоклиматических секторов: I – гумидного, II – семигумидного, III – семиаридного, IV – аридного

в примеси встречается ель. В негустом травяно-кустарничковом ярусе доминирует брусника, моховой ярус густой. Леса этой ассоциации спорадически встречаются в Западной Туве. Совокупный ареал обеих ассоциаций ограничивает семиаридный сектор с севера и востока.

Высотно-зональные типы лесов лесостепного пояса относятся к четырем ассоциациям: одной ассоциации класса *Brachypodio pinnati* – *Betuletea pendulae* и трем ассоциациям класса *Rhytidio rugosi* – *Laricetea sibiricae* (см. рис. 3, 4).

Класс *Brachypodio pinnati* – *Betuletea pendulae* представлен ассоциацией травяных лесов *Calamagrostio pavlovii* – *Laricetum sibiricae*. Древостой образован лиственницей и березой повислой, в густом травостое преобладают виды мелколиственных лесов и горно-лесные, моховой ярус не выражен. Ареал ассоциации ограничен Центральной Тувой (семигумидный сектор). Южные и западные границы потенциального ареала определяют границы семигумидного сектора.

**Остепненно-травяные леса** представлены двумя ассоциациями, имеющими сходный облик, но разный флористический состав. Древостой этих лесов сложен преимущественно лиственницей, в густом травостое преобладают лугово-степные виды. Основная часть ареалов **остепненно-травяных лесов** ассоциаций *Anemono sylvestris* – *Laricetum sibiricae* и *Artemisio santolinifoliae* – *Laricetum sibiricae* лежит в Южной и Западной Туве (семиаридный сектор), отдельные локалитеты последней ассоциации отмечены в Центральной Туве (семигумидный сектор).

В лесостепном подпоясе степного пояса Юго-Западной Тувы (аридный сектор) встречаются **псевдотаежные лиственничные леса** асс. *Artemisio rupestris* – *Laricetum sibiricae*. Их древостой сложен исключительно лиственницей, травяной ярус образуют виды трех высотно-поясных групп: лесостепной, лесной и высокогорной. Леса ассоциации имеют узкий потенциальный ареал, совпадающий с реально выявленным.

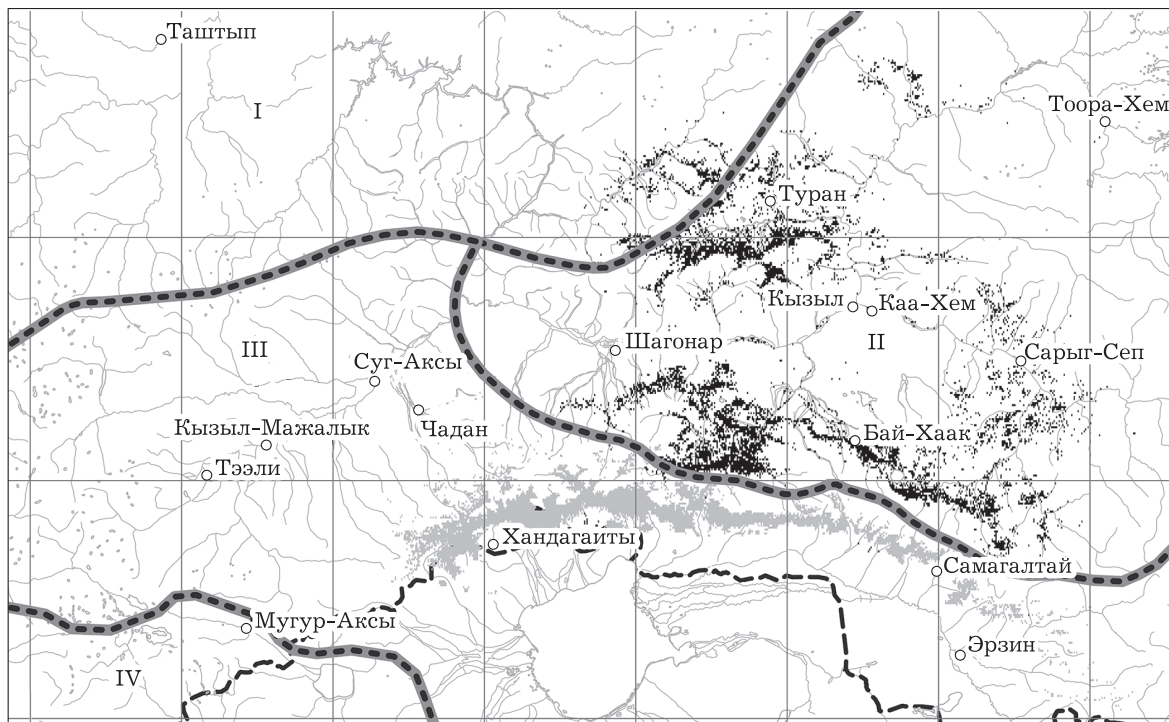


Рис. 3. Потенциальные ареалы высотно-зональных ассоциаций лесов лесостепного пояса Тувы. Черным цветом отмечен потенциальный ареал асс. *Calamagrostis pavlovii* – *Laricetum sibiricae*, серым – асс. *Anemone sylvestris* – *Laricetum sibiricae*.

Усл. обозн. см. рис. 2

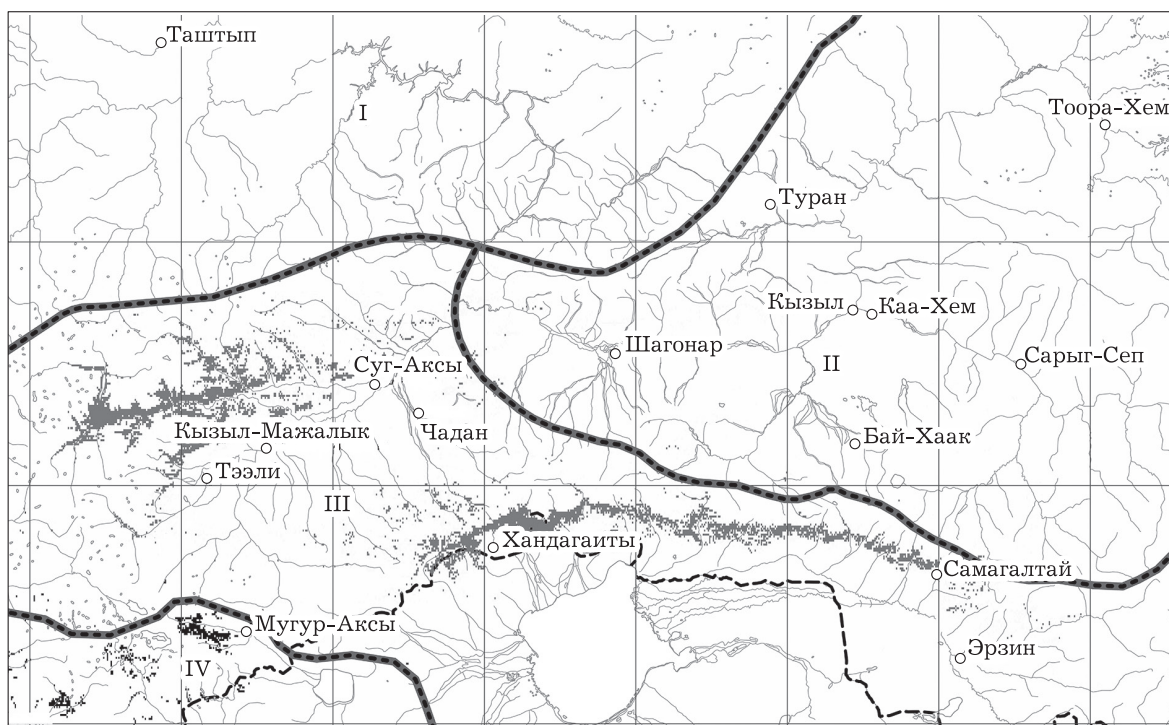


Рис. 4. Потенциальные ареалы высотно-зональных ассоциаций лесов лесостепного пояса Тувы. Светло-серым цветом отмечен потенциальный ареал асс. *Artemisia santolinifoliae* – *Laricetum sibiricae*, черным – асс. *Artemisia rupestris* – *Laricetum sibiricae*.

Усл. обозн. см. рис. 2

Таким образом, потенциальные ареалы высотно-зональных лесов подтверждают схему биоклиматического деления Тувы и позволяют уточнить границы секторов: южную и западную границу семигумидного сектора маркируют южная и западная граница потенциальных ареалов ассоциаций *Vaccinio vitis-idaeae* – *Betuletum pendulae* (лесной пояс) и *Calamagrostio pavlovii* – *Laricetum sibiricae* (лесостепной пояс); границы семиаридного сектора – границы потенциальных ареалов ассоциаций *Aegopodio alpestris* – *Laricetum sibiricae*, *Vaccinio vitis-idaeae* – *Laricetum sibiricae* (лесной пояс) и *Anemono sylvestris* – *Laricetum sibiricae*, *Artemisio santolinifoliae* – *Laricetum sibiricae* (лесостепной пояс). Потенциальный ареал асс. *Artemisio rupestris* – *Laricetum sibiricae* полностью лежит в пределах аридного сектора.

#### ВЫВОДЫ

Использование подходов моделирования ареалов ассоциаций, реализованных с помощью программного пакета MaxEnt, позволило экстраполировать фрагментарные данные о конкретных местонахождениях сообществ ассоциаций на территорию, подробно не изученную в этом отношении. Полученные данные о потенциальных ареалах высотно-зональных ассоциаций лесов адекватно отражают существующее распределение лесов, подтверждают существование биоклиматических границ и позволяют уточнить их положение.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ гос. регистрации АААА-А17-117012610052-2), а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-04-00822).

#### ЛИТЕРАТУРА

Ефимцев Е. А. Климатический очерк // Природные условия Тувинской автономной области. М., 1957. С. 46–65.

- Королюк А. Ю., Лебедева М. В., Санданов Д. В., Отмахов Ю. С. Климатическое моделирование ареалов степных сообществ Западной Сибири и Южного Урала // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам Пятнадцатой Международ. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2016. С. 83–86.
- Макунина Н. И. Ботанико-географическая характеристика лесостепи Алтае-Саянской горной области // Сиб. экол. журн. 2016. № 3. С. 405–413. [Makunina N. I. Botanical and geographical characteristics of forest steppe of the Altai-Sayan mountain region // Contemporary problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 3. P. 342–348.]
- Макунина Н. И. Леса Тувы: классификация и ботанико-географический обзор // Раст. мир Азиат. России. 2020. N 1 (37). С. 40–78.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, 1986. 226 с.
- Austin M. P. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches // Ecol. Model. 2007. Vol. 200. P. 1–19.
- Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time // Annu. Rev. Ecol. Evol. System. 2009. Vol. 40. P. 677–697.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // Divers. Distrib. 2011. Vol. 17. P. 43–57.
- Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher // Auk. 1917. Vol. 34. P. 427–433.
- Guisan A., Zimmerman N. E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecol. Model. 2000. Vol. 135. P. 147–186.
- Guisan A., Zimmermann N. E., Elith J., Graham C. H., Phillips S., Peterson A. T. What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? // Ecol. Monographs. 2007. Vol. 77. P. 615–630.
- Guo Q., Liu Y. ModEco: an integrated software package for ecological niche modeling // Ecography. 2010. Vol. 33. P. 1–6.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecol. Model. 2006. Vol. 190, N 3–4. P. 231–259.
- Phillips S. J., Dudik M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Stigall A. L. Using ecological niche modelling to evaluate niche stability in deep time // J. Biogeogr. 2012. Vol. 39. P. 772–781.
- Stockwell D. R. B., Peters D. P. The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction // Int. J. Geograph. Inform. Syst. 1999. Vol. 13. P. 143–158.

# Drawing of potential areas of plant communities for geobotanical zoning purposes (on example of Tuva forests)

N. I. MAKUNINA, A. V. EGOROVA, O. Yu. PISARENKO

*Central Siberian Botanical Garden of SB RAS  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101  
E-mail: natali.makunina@mail.ru*

Based on geobotanical releve GPS coordinates of 7 altitudinal zone associations of Tuva forests and a set of rasters with climatic and topological parameter values, the potential areas of associations has been drawn using the MaxEnt software package. These technique allowed us to extrapolate fragmentary data on specific localities of plant communities to the territory that had not been studied in detail before. The data on the areas of altitudinal zonal associations of forests correspond to real distribution of forests. The analysis of potential areas of these forests has been carried out, the presence of three bioclimatic sectors in Tuva has been confirmed, and their borders have been clarified.

**Key words:** geobotanical zoning, area, forests, Tuva, MaxEnt.