

Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины

Сообщение V

Экосистемы суши

Ю. С. РАВКИН^{1,2}, В. П. СЕДЕЛЬНИКОВ³, М. Г. СЕРГЕЕВ¹, А. А. ТИТЛЯНОВА⁴,
В. А. ХМЕЛЕВ⁴, И. Н. БОГОМОЛОВА¹, С. М. ЦЫБУЛИН¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

²Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: zm@eco.nsc.ru

³Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

⁴Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
630099, Новосибирск, ул. Советская, 18

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты классификации экосистем, выполненной по матрице средних коэффициентов сходства. Исходные коэффициенты рассчитаны сначала отдельно по четырем составляющим экосистемы компонентам. Эти компоненты (блоки) включают подземную часть (гумус почв, мортмассу и подземную фитомассу), наземную растительность, а также беспозвоночных и позвоночных животных. Показано несовпадение границ в отдельных блоках экосистем и при сравнении с неоднородностью экосистем в целом. Эти различия проявляются как при типологическом, так и при типолого-хорологическом анализе. Отмеченные особенности территориальной смены в указанных блоках порождают континуальность экосистем и условность всех классификаций и проведенных границ.

Ключевые слова: экосистема, пространственная дифференциация, растительность, животное население, биомасса, мортмасса, гумус, Западная Сибирь, кластерный анализ.

В сообщении обобщаются сведения дифференцированно по компонентам экосистем Западно-Сибирской равнины и в целом по ним. Материалы и методы исследования, исходные классификации, карты и соответствующие

ссылки, а также полный список участников работы приведены в предыдущих сообщениях [1–4].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Классификация экосистем

Классификация экосистем выполнена на основании кластерного анализа усредненной матрицы коэффициентов сходства по воздуш-

Равкин Юрий Соломонович
Седелников Вячеслав Петрович
Сергеев Михаил Георгиевич
Титлянова Аргента Антониновна
Хмелев Владимир Алексеевич
Богомолова Ирина Николаевна
Цыбулин Сергей Михайлович

но-сухой массе гумуса почв, мортмассы, подземной фитомассы, массы надземной растительности, беспозвоночных и позвоночных. Составить подобную классификацию так же, как это сделано по надземной растительности, населению животных и массе подземного блока экосистем, формально можно, но она полностью совпадет с таковой по последнему (преобладающему) блоку, так как его доля составляет в среднем 81 %. В то же время дифференциация этой части биоты выражена слабо: всего 6 признаков. На долю надземной растительности приходится в среднем 19 % массы анализируемой части экосистем, но эта информация распределена между 573 признаками (видами-доминантами и субдоминантами по жизненным формам). Доля беспозвоночных в среднем равна всего 0,1, а позвоночных – 0,0007 %. При этом беспозвоночные разделены на 6 групп, а позвоночные – на 377 видов. В результате информативность по числу признаков наиболее велика по надземной растительности и позвоночным и существенно меньше по остальным блокам экосистем. Вклад этих блоков по воздушно-сухой массе почти обратно пропорционален. Все это делает крайне нежелательным расчет коэффициентов сходства по всей совокупности признаков одновременно. Большей информативности можно добиться, допустив равенство признаков независимо от вклада их по биомассе. Для этого выполнено усреднение матриц коэффициентов сходства, рассчитанных отдельно по блокам. Средние значения по всем четырем исходным матрицам в какой-то мере отражают биотическую общность экосистем по избранным признакам, так как то, что повторяется во всех матрицах, сохраняет уровень оценок, а индивидуальное уменьшается вчетверо. Таким образом, эти изменения пропорциональны степени совпадения значений.

Полного равенства признаков при этом подходе нет, так как средние по коэффициентам сходства зависят еще и от величины их исходных значений. Наиболее высоки они по надземной растительности (46 единиц сходства) и подземной части экосистем (41). По беспозвоночным они меньше почти вдвое (20), а по позвоночным – в 4,5 раза (11). В принципе, можно добиться стопроцентного равенства признаков, отнормировав коэф-

фициенты сходства по максимальному для каждой матрицы значению. В этом случае невозможно даже в какой-то мере сохранить естественные соотношения биомасс по разным признакам. Кроме того, можно было бы разделить отмершую (разложившуюся и неразложившуюся) органику и подземную фитомассу пропорционально живой составляющей экосистем, допустив, что отмершая органика формируется пропорционально массе групп или видов живых организмов. В этом случае классификация экосистем была бы одинакова с составленной только по надземной растительности. В действительности биоценотическая функция гумуса и мортмассы не столь дифференцирована и, скорее всего, слабо зависит от происхождения.

Поэтому составлена классификация экосистем по биотической общности составляющих их блоков, т. е. по средней матрице коэффициентов сходства, рассчитанной по четырем матрицам отдельных компонентов. Для этого для каждой пары сравниваемых выделов или их групп по всем четырем матрицам сходства рассчитаны средние значения коэффициента. По всем парам выделов или групп выделов эти средние и образуют среднюю матрицу сходства по всем четырем исходным (покомпонентным) матрицам. В результате после предварительного усреднения данных по выделам карты растительности [5] выделены следующие биотические типы и подтипы экосистем.

Группа типов суходольных экосистем¹

1. Тундровый тип.

Подтипы экосистем тундр:

- 1.1 – арктических;
- 1.2 – северных субарктических;
 южных субарктических –
- 1.3 – ерниково-ивняковых;
- 1.4 – ерниковых, ивняковых и редкостарниковых;
- 1.5 – ерnikово-ольховниковых.

2. Лесотундровый тип экосистем (предтундровых и северотаежных редколесий и лесов, за исключением тех, где преобладают кедр или береза).

Подтипы:

- 2.1 – предтундровых редколесий;

¹ Суходолами названы участки водоразделов более сухие, чем окружающие заболоченные территории [6].

- 2.2 – предтундровых редкостойных лесов;
- 2.3 – северотаежных редколесий и лесов.

Классы экосистем лесов и редколесий с преобладанием:

- 2.3.1 – ели и лиственницы;
- 2.3.2 – сосны.

3. Таежный тип экосистем (лесов средней и южной тайги с проникновением в северотаежные леса с преобладанием кедра или березы).

Подтипы экосистем:

- 3.1 – северотаежных лесов с преобладанием кедра или березы;
- среднетаежных лесов –
- 3.2 – темнохвойных и темнохвойно-мелколиственных;
- 3.3 – мелколиственных;
- 3.4 – сосновых и березово-сосновых;
- 3.5 – южно-таежных, кроме сосновых и березово-сосновых.

Классы экосистем:

- 3.5.1 – темнохвойных и темнохвойно-мелколиственных лесов;
- 3.5.2 – мелколиственных лесов;
- 3.5.3 – полей-перелесков.

Подтипы экосистем сосновых и березово-сосновых лесов:

- 3.6 – южно-таежных;
- 3.7 – лесостепных.

Типы экосистем:

4 – подтаежный светлохвойно-лесной (сосновых и березово-сосновых лесов);

5 – лесостепной (мозаичных подтаежных и лесостепных экосистем).

Подтипы экосистем:

березово-осиновых лесов и перелесков, чередующихся с полями –

- 5.1 – подтаежных;
- 5.2 – лесостепных;
- 5.3 – подтаежных и лесостепных пойм.

Типы экосистем:

6 – лугово-степной (внепойменных лугов и степей степной зоны);

7 – аграрный (полей и выпасов на месте внепойменных лугов и степей степной зоны).

Северная лугово-болотная группа типов экосистем

Типы экосистем:

- 8 – тундрово-луговой;**
- 9 – тундрово-болотный.**

Средняя (таежная) болотно-пойменная группа типов экосистем

Типы экосистем:

10 – срединный пойменный лесолуговой (высоких пойм крупных таежных рек);

11 – срединный болотно-пойменный (таежных болот и низких пойм крупных таежных рек).

11.1 – подтип экосистем таежных болот.

11.1.1 – класс экосистем северотаежных болот и болотно-озерных комплексов (кроме аапа-болот).

Подклассы экосистем болот:

- 11.1.1.1 – плоскобугристых;
- 11.1.1.2 – крупнобугристых;
- 11.1.1.3 – болотно-озерных комплексов.

Классы экосистем:

- 11.1.2 – северотаежных аапа-болот;
- 11.1.3 – средне- и южно-таежных болот.

Подтипы пойменных экосистем:

- 11.2 – северо- и среднетаежных;
- 11.3 – южно-таежных.

Южная болотная группа типов экосистем

12. Южный болотный тип экосистем (подтаежных, лесостепных и степных болот).

Классификация экосистем с предварительным усреднением данных по группам выделов карты растительности [5] и четырьмя покомпонентными матрицам сходства имеет меньшее число типов (9 вместо 12), т. е. отличается большей степенью обобщения, хотя в ней прослеживается влияние тех же факторов среды. В целом она имеет следующий вид (характеристики см. в табл. 1).

1. Тундровый тип экосистем

Подтипы:

- 1.1 – арктический;
- 1.2 – северный субарктический;
- 1.3 – южный субарктический.

Типы экосистем:

2 – арктический луговой;

3 – арктический болотный;

4 – субарктический пойменно-болотно-луговой;

5 – лесотундровый (предтундрово-северотаежный редколесно-лесной).

Подтипы экосистем:

5.1 – редколесий и редкостойных лесов; лесов (кроме редкостойных) с преобладанием

5.2 – кедра и ели;

5.3 – лиственницы и сосны.

Т а б л и ц а 1

Биотические характеристики экосистем Западной Сибири по таксонам классификации, выполненной после усреднения данных по группам выделов карты растительности [5]

Таксон классификации	Доля, %						Суммарная масса, тыс. т/км ²
	Гумус	Мортмасса	Фитомасса		Беспозвоночные	Позвоночные	
			подземная	надземная			
Тип 1	60	28	8	5	0,04	0,0004	14
Подтип 1.1	67	22	7	3	0,05	0,0003	8
Подтип 1.2	55	29	11	5	0,08	0,0009	11
Подтип 1.3	60	29	7	5	0,03	0,0002	18
Тип 2	0	75	19	6	0,7	0,0008	5
Тип 3	0	92	4	4	0,4	0,0008	11
Тип 4	0	78	13	9	0,04	0,0001	13
Тип 5	41	24	10	25	0,03	0,0002	23
Подтип 5.1	46	30	9	14	0,02	0,0001	24
Подтип 5.2	37	19	10	34	0,03	0,0002	28
Подтип 5.3	38	23	11	28	0,04	0,0002	20
Тип 6	31	13	15	40	0,04	0,0004	39
Тип 7	68	7	8	16	0,08	0,0006	25
Подтип 7.1	41	8	13	38	0,08	0,0005	31
Подтип 7.2	78	4	3	14	0,04	0,0003	48
Подтип 7.3	30	11	13	45	0,1	0,0003	25
Подтип 7.4	61	7	12	19	0,08	0,0008	26
Подтип 7.5	83	7	5	5	0,08	0,0007	21
Тип 8	0	61	17	22	0,2	0,002	5
Подтип 8.1	0	60	23	17	0,2	0,0005	5
Подтип 8.2	0	63	21	16	0,2	0,0002	5
Подтип 8.3	0	53	15	32	0,1	0,001	6
Подтип 8.4	0	68	9	23	0,2	0,005	5
Тип 9	51	11	12	26	0,08	0,001	19
Подтип 9.1	49	33	11	7	0,06	0,0001	23
Подтип 9.2	63	9	7	20	0,04	0,0005	19
Подтип 9.3	25	11	22	42	0,05	0,001	16
Подтип 9.4	61	8	8	23	0,1	0,001	24

Типы экосистем:

6 – таежный (лесов средней и южной тайги);

7 – лесостепной (с проникновением в подтаежные леса и поймы, а также в степную зону).

Подтипы экосистем:

7.1 – подтаежных лесов;

7.2 – лесостепных лесов, кроме сосновых и березово-сосновых;

7.3 – лесостепных сосновых и березово-сосновых лесов;

7.4 – подтаежных и лесостепных пойм;

7.5 – внепойменных лугов, степей и сельскохозяйственных земель на их месте.

8. Болотный предтундрово-таежно-степной тип экосистем.

Подтипы экосистем:

8.1 – болот предтундровых и северной тайги;

8.2 – озерно-болотных комплексов северной тайги;

8.3 – болот средней и южной тайги;

8.4 – болот подтаежных, лесостепных и степных.

9. Пойменный предтундрово-таежный тип экосистем.

Подтипы:

- 9.1 – предтундровый;
- 9.2 – северотаежный;
- 9.3 – среднетаежный;
- 9.4 – южно-таежный.

Структурный граф, отображающий пространственно-типологическую неоднородность экосистем, при расчетах по всем блокам и выделам карты внешне похож на аналогичную схему по подземной части. На рис. 1 также видны изменения, связанные с зональностью, с некоторым искажающим влиянием облесенности (на суходолах и в поймах, типы с 1 по 7, а также на болотах – 8, 9 и 10–12) и с заболоченностью в сочетании с поемностью (левая и правая части графа, типы 1–7 и 8–12). То же самое, но в более сжатом виде прослеживается после предварительного усреднения данных по группам выделов карты растительности, но уже без искажающего (дополняющего) влияния облесенности (рис. 2).

Структурный граф, отображающий пространственную изменчивость типов экосистем, представлен вертикальным рядом преимущественно автоморфных сообществ, сменяющих друг друга с севера на юг в соответствии с увеличением теплообеспеченности. Однако границы типов совпадают с зонально-подзональными рубежами только в тундровой зоне (типы 1–4). Следующий (5-й) тип этого ряда – лесотундровый – включает предтундровые и северотаежные экосистемы редколесий и лесов, а таежный тип (6-й) – только лесные средне- и южно-таежные. К 7-му типу отнесены все экосистемы от подтаежных до степных (кроме болот). Таким образом, в этот тип входят не только автоморфные, но и лесостепные и степные пойменные сообщества. Остальные гидроморфные экосистемы образуют два отклонения от вертикального ряда – северный и южный. В первый входят сообщества тундровой зоны (типы 2–4), которые включают луговые и болотные экосистемы, отдельно субарктические и арктические. Второй ряд образуют пойменный таежный и болотный таежно-подтаежный типы.

Итак, классификации экосистем существенно отличаются от ландшафтной и геоботанической. Ландшафтоведы обычно выделяют 5 природно-географических зон – тун-

дровую, лесотундровую, лесную, лесостепную и степную. При этом тундровая делится на арктическую и субарктическую подзоны. Субарктическая тундра подразделяется еще на 2–3 полосы: или северную и южную, или северную, южную кустарничковую и южную кустарниковую. Далее выделяется лесотундровая зона, в которую входят предтундровые редколесья и, по мнению ряда исследователей, еще и южная кустарниковая тундра. Лесная зона включает подзоны северной, средней и южной тайги и подтаежных лесов. Далее к югу выделяются зоны лесостепи и степи. Геоботаники объединяют последние в качестве подзон степной зоны в пределах луговых и настоящих степей. Лесостепные леса и болота отнесены ими к бореальной растительности, в которую входят все подзоны от предтундровой до степной, кроме растительности степей.

Каждая подзона как по ландшафтной, так и по геоботанической классификациям делится на три составные части: суходольную, плакорно-надпойменную болотную и пойменную. Таким образом, эти классификации носят ретикулярный характер, где сетка таксонов образуется зональными, интра- и экстразональными отличиями. Эта схема очень удобна для описания и поиска таксонов на карте, но не вполне адекватно отражает сходство экосистем. Если учитывать его в полной мере, то в классификации по группам выделов карты хорошо выражены четыре зональных экосистемных полосы, а не пять и не три, как можно было бы ожидать, исходя из числа природно-географических или геоботанических зон. При этом подтаежно-степная экосистемная полоса не делится на типы в соответствии с различиями по степени гидроморфности из-за мозаичности, как естественной, так и антропогенной. Остальные гидроморфные экосистемы образуют два ряда: северный (тундровый) и южный (таежный, с включением подтаежных внепойменных болот). Факторы, которые определяют дифференциацию экосистем по биотической общности, а также ландшафтов и растительности, одни и те же – широтная теплообеспеченность, увлажнение (заболоченность) и заливание в половодье.

Информативность описанных классификационных представлений составляет 55 и 40 %

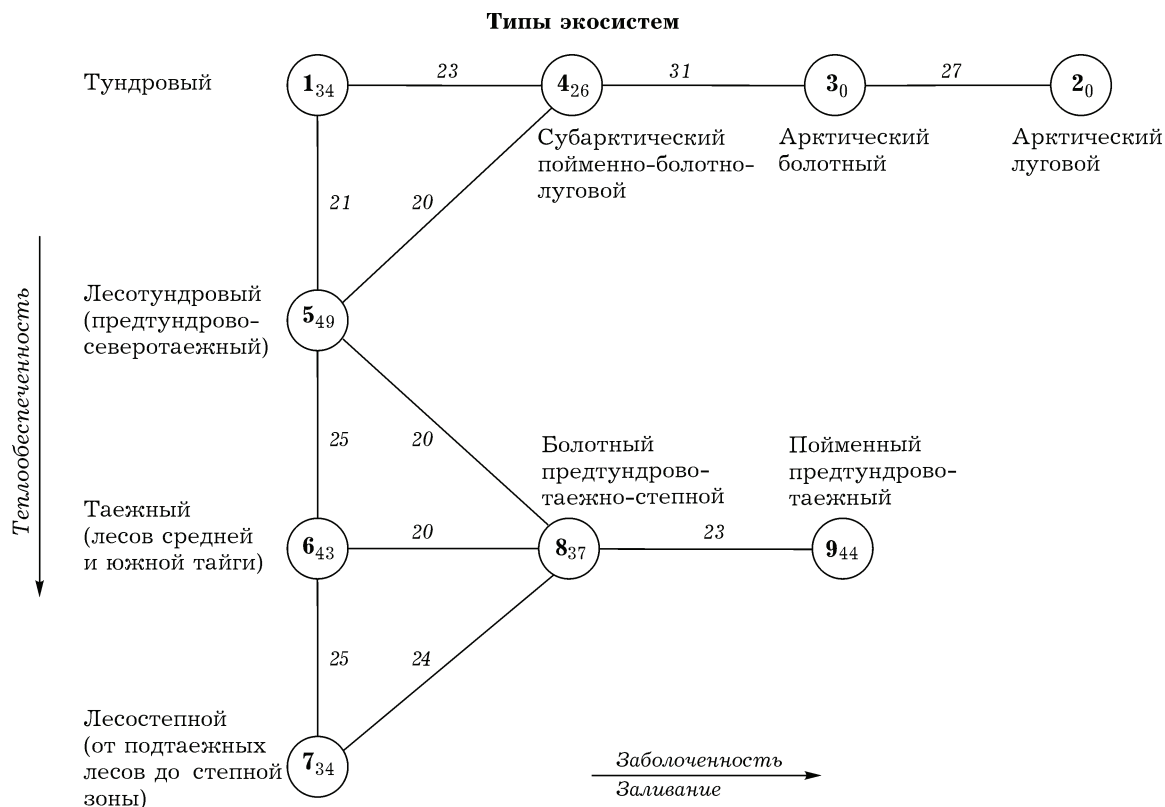


Рис. 2. Граф сходства экосистем Западно-Сибирской равнины после усреднения данных по группам выделов карты [5].

Обозначения см. на рис. 1

дисперсии матрицы коэффициентов, структурных – 58 и 43 %. Всего этими представлениями можно объяснить по 46 % сходства экосистем по биотической неоднородности (коэффициент множественной корреляции – 0,68).

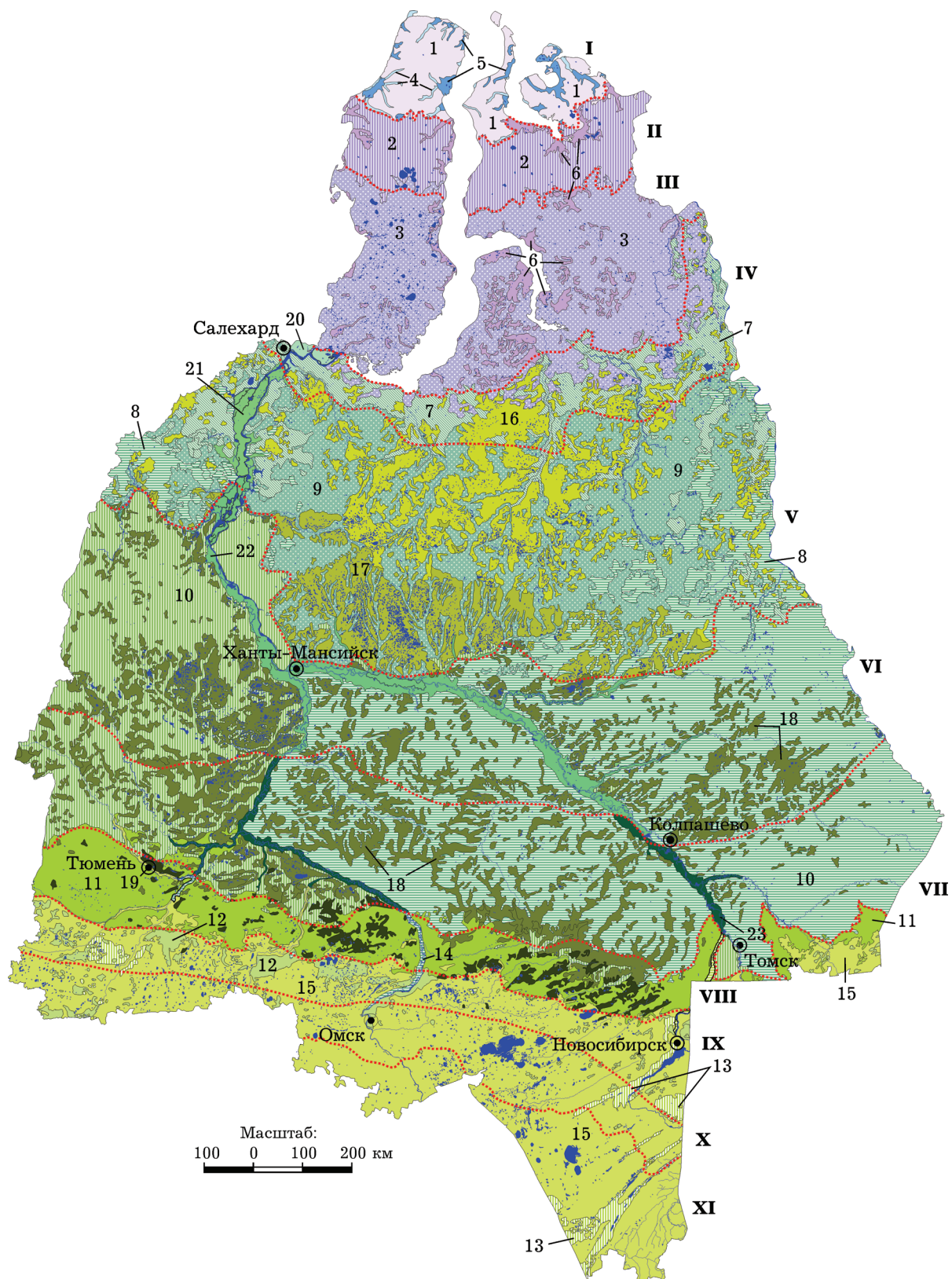
Сопоставление структурных графов по биотической общности экосистем и по отдельным их блокам показывает, что все они отражают влияние широтных различий в теплообеспеченности, заболоченности и залива-

нии в половодье. По подземной части биоты особенно велики отличия болот от незаболоченных и пойменных экосистем, что связано с малым количеством гумуса на болотах. По надземной фитомассе наиболее значимы отличия суббореальной растительности, особенно болот, и меньше – тундровой от бореальной. По беспозвоночным обращает на себя внимание меньшая структурная дробность, при этом гидроморфность проявляется в первую очередь в таежных подзонах. По

Т а б л и ц а 2

Информативность классификаций экосистем и составляющих их биотических блоков после усреднения данных по группам выделов карты растительности Западно-Сибирской равнины [5], учтенная дисперсия, %

Представления	Экосистемы	Подземная часть	Надземная растительность	Беспозвоночные	Позвоночные
Классификационные	40	36	47	51	43
Структурные	43	27	55	59	47
Всего	46	41	60	61	48
Коэффициент множественной корреляции	0,68	0,64	0,77	0,78	0,69



ЭКОСИСТЕМЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ
(по биотической общности)

Биотические типы и подтипы экосистем (номер таксона по классификации)

Тундровый (1)

- 1 – арктический (1.1)
- 2 – северный субарктический (1.2)
- 3 – южный субарктический (1.3)

4 Арктический луговой (2)

5 Арктический болотный (3)

6 Субарктический пойменно-болотно-луговой (4)

Лесотундровый (предтундрово-северотаежный редколесно-лесной) (5)

- 7 – редколесий и редкостойных лесов (5.1)
- 8 – лесов с преобладанием кедра и ели (5.2)
- 9 – лесов с преобладанием лиственницы и сосны (5.3)

10 Таежный (лесов средней и южной тайги) (6)

Лесостепной (с проникновением в подтаежные леса и поймы, а также в степную зону) (7)

- 11 – лесов подтаежных (7.1)
- 12 – лесов лесостепных, кроме сосновых и березово-сосновых (7.2)
- 13 – лесов лесостепных сосновых и березово-сосновых (7.3)
- 14 – подтаежных и лесостепных пойм (7.4)
- 15 – лугов, степей и сельскохозяйственных земель на их месте (7.5)

Болотный предтундрово-таежно-степной (8)

- 16 – болот предтундровых и северной тайги (8.1)
- 17 – озерно-болотных комплексов северной тайги (8.2)
- 18 – болот средней и южной тайги (8.3)
- 19 – болот подтаежных, лесостепных и степных (8.4)

Пойменный предтундрово-таежный (9)

- 20 – предтундровый (9.1)
- 21 – северотаежный (9.2)
- 22 – среднетаежный (9.3)
- 23 – южно-таежный (9.4)

..... Границы природных зон, подзон и внутриподзональных полос

- | | |
|-------------------------------------|-------------------------|
| I – арктические тундры | VII – южная тайга |
| II – северные субарктические тундры | VIII – подтаежные леса |
| III – южные субарктические тундры | IX – северная лесостепь |
| IV – предтундровые редколесья | X – южная лесостепь |
| V – северная тайга | XI – степь |
| VI – средняя тайга | |

Рис. 3. Экосистемы Западно-Сибирской равнины

позвоночным животным кроме основных структурообразующих факторов прослеживается влияние распашки и в меньшей степени – поемности и заболоченности.

Следует отметить также неоднозначность зональных границ в различных биотических блоках, что свидетельствует о специфичности и континуальности смены в каждом из

них в отдельности и биоте в целом. Наибольшая степень обобщения представлений достигнута после усреднения данных по группам выделов карты по населению беспозвоночных и экосистемам в целом, а наименьшая – по группам выделов по подземной части биоты и наземной растительности. Причем это не связано с дробностью предварительного деления по признакам. Информативность классификационных представлений в этом случае наиболее велика по беспозвоночным (51 % учтенной дисперсии матрицы коэффициентов сходства), меньше – по подземной части биоты и наземной фитомассе (36 и 47 %), еще меньше – по позвоночным животным, но особенно – по экосистемам в целом (табл. 2). Структурные представления, напротив, наиболее информативны по экосистемам в целом и беспозвоночным (60 и 59 %), меньше – по наземной фитомассе и позвоночным (55 и 47 %), особенно по подземному биотическому блоку.

В целом представления учитывают наибольшую долю дисперсии коэффициентов сходства по беспозвоночным и наземной фитомассе (61 и 60 %), по экосистемам (46 %) и минимальную часть ее – по подземной части экосистем. Коэффициенты множественной корреляции колеблются от 0,64–0,69 до 0,77–0,8. Эти различия связаны с возможностями непротиворечивых объяснений результатов кластерного анализа, существенности различий между выделенными группами и значимости связей между ними. При этом четких связей со спецификой и дробностью признаков, использованных в различных блоках, не прослеживается.

На основе классификации экосистем по их биотической общности и группам выделов карты растительности составлена карта (рис. 3). На ней при типолого-хорологическом подходе четко видны четыре зональные полосы: тундровая, лесотундровая, таежная и лесостепная. Эти полосы (или зоны) образует сочетание авто- и гидроморфных (преимущественно болотных) экосистем. Тундровая полоса разделена на 3 подполосы (подзоны), а пойменные экосистемы, пересекающие равнину по диагонали, в долине Оби и Иртыша образуют четыре участка: северо-, средне-, южно- и подтаежный.

Сопоставление классификаций экосистем и составляющих их блоков

Классификация растительности, составленная И. С. Ильиной с соавторами [5], сводится к выделению трех геоботанических зон: тундровой, бореальной (лесной) и суббореальной (степной). Далее эти зоны делятся на подзоны (табл. 3). Затем разделение идет по внутривидовым полосам, динамическим рядам (группам типов формаций), в том числе по степени (уровням) заливания в половодье, заболоченности (с учетом трофности, облесенности и обводненности), а также по составу растительности и сельскохозяйственному использованию территории. Кроме того, по региональности выделяются фратрии и группы формаций².

При формализованном анализе экосистем по растительности на уровне средних значений по выделам карты [5] целесообразно выделить две группы типов – тундрово-бореальную и суббореальную [1]. Это отличие от представлений И. С. Ильиной с соавторами не принципиально, хотя дает дополнительную информацию, свидетельствуя о меньшей постепенности смены лесной растительности степями, чем тундрами, при рассмотрении по показателям фитомассы. На следующем шаге разбиения это приводит к выделению отдельного лесотундрового типа экосистем, к которому в Западной Сибири следует отнести сообщества предтундровой и северотаежной подзон. Собственно лесные экосистемы свойственны формациям лесов, пойм и болот территории в пределах от средней тайги до лесостепи и сосновых боров степной зоны. Дальнейшее деление совпадает с разнообразными сочетаниями тех же признаков среды, что и на карте И. С. Ильиной с соавторами, начиная с подзональности. Однако различия заключаются в том, что при формализованном анализе учтено доминирование этих сочетаний, в то время как у И. С. Ильиной и др. иерархия влияния факторов задана изначально (подзона, полоса,

² Поскольку фратрии и группы типов формаций полностью перекрываются с последующим или предыдущим подразделением, мы их далее не рассматриваем, а группы типов формаций для краткости называем группами формаций.

Типологическая дифференциация экосистем после усреднения данных по выделам карты растительности [5]

Растительность по И. С. Ильиной и др. [5] (зона, подзона)	Тундровая		Бореальная (лесная)				Суббореальная (степная)			
	арктическая	субарктическая северная южная	предтундровая	северотаяежная	среднетаяежная	южнотаяежная	подтаяежная	лесостепная	луговая степная	сухостепная
Экосистемы по растительности [1]	Болотно-тундровые		Болотно-лесотундровые (предтундрово-северотаяежные)		Болотно-пойменно-лесные		Суббореальные			
	Болот и лугов тундровой зоны		Внепойменных бореальных и суббореальных болот							
Экосистемы по гумусу, мортмассе и подземной фитомассе [2]	Суходолов и пойм (кроме луговых тундровой зоны)									
Население наземных беспозвоночных [3]	Тундровое		Лесотундровое суходольное		Таяежное суходольное (средней тайги и южнотаяежных темнохвойных и мелколиственных лесов)		Подтаяежно-лесостепное пойменное и суходольное внеболотное, южно-таяежных сосняков и полей-перелесков			
			Болотно-пойменное предтундрово-таяежное		Болотное подтаяежно-лесостепное					
Население наземных позвоночных (до идеализации) [4]	Болотно-тундровое		Лесотундровое		Таяежно-лесостепное (лесов, болот, пойм от средней тайги до лесостепной подзоны)		Степное (внепойменных лугов, степей, сельскохозяйственных земель на их месте)			
	Северные лугово-болотные		Южные болотные							
Экосистемы в целом	Суходольные									

ряд), что, судя по результатам кластерного анализа, не всегда соответствует выборке и проявляется иногда даже при выделении типов экосистем по растительности, не говоря уже о подзональном делении и различении ее динамических рядов. Заданное деление, в частности, не дает ответа на вопрос о степени доминирования на суходолах, внепойменных болотах и в поймах влияния подзональности по отношению к таким факторам, как заболоченность, антропогенная трансформация и поемность. Правда, следует отметить, что карта [5] составлена по типологическому принципу. Так, например, среднетаежные верховые болота могут проникать далеко к югу вплоть до лесостепи, а соответствующая растительность пойм смещена на подзону к северу по отношению к плакорам. При формализованном подходе с учетом сходства экосистем, которое отражает интегральное влияние всех факторов, сходный состав и фитомасса могут быть сформированы под влиянием разных условий среды, поскольку они отражают одинаковые последствия для существования фитоценозов в целом.

Классификация экосистем по гумусу почв, мортмассе и подземной фитомассе существенно отличается от классификаций по растительности, что обусловлено в первом случае большей значимостью заболоченности по сравнению с теплообеспеченностью. Поскольку на болотах гумуса образуется очень мало, они резко отличаются по этому признаку от незаболоченных территорий. Теплообеспеченность значимо определяет отличия на уровне тундровых и бореально-суббореальных экосистем. Кроме того, луга тундровой зоны по сходству (в рассматриваемых параметрах) ближе к болотам, чем к тундрам. Остальная часть пойменных и плакорных незаболоченных экосистем подразделяется по различным сочетаниям факторов зональности (подзональности), облесенности, заливания в половодье, сельскохозяйственного использования земель и иссушения почв. При этом нет четкого совпадения с зонально-подзональным делением, а пойменные экосистемы вовсе не делятся по подзональной принадлежности.

По беспозвоночным выделено 6 типов населения: 1 – тундровое; 2 – лесотундровое (суходолов в пределах предтундровых редколесий и северной тайги); 3 – таежное

(суходолов в пределах средней тайги и южно-таежных темнохвойных и мелколиственных лесов); 4 – таких же подтаежных, лесостепных и степных сообществ и, кроме того, пойм в пределах этих подзон, а также южно-таежных сосняков и полей в сочетании с перелесками. Кроме этих типов населения четко выделяются: 5 – болотно-пойменное предтундрово-таежное население и 6 – болотное подтаежно-степное (в пределах подзон от подтаежных лесов до настоящих степей). Таким образом, на плакорах роль заболоченности и поемности в формировании неоднородности сообществ становится значимой начиная с предтундровых редколесий, а поемность в лесостепи и степи столь же незначима, как в тундровой зоне. Это связано с высокой степенью заболоченности и обводненности тундр, с существенным отличием по облесенности пойм и болот в предтундровых редколесьях и таежных подзонах. Население беспозвоночных в мозаичных ландшафтах подтаежных лесов, лесостепи и степи весьма сходно, но существенно отличается на заболоченных территориях при общем дефиците влаги на юге Западно-Сибирской равнины.

Наземные позвоночные существенно отличаются от беспозвоночных большей подвижностью. Арена их жизнедеятельности шире, чем беспозвоночных, причем многие из них предпочитают экотопы и далеко проникают в пределы соседних местообитаний. Кроме того, многие птицы перелетны или частично откочевывают к югу во внегнездовое время, используя более северные территории только в период сезонного температурного оптимума. Поэтому первое деление их населения вдвое менее дробно, чем по беспозвоночным. По первому (не идеализированному) разбиению может быть условно выделено три “зоны” – северная (лесотундрово-тундровая), срединная (лесов, болот, пойм от средней тайги до лесостепи) и южная (внепойменных лугов, степей, сельскохозяйственных земель на их месте от средней тайги до степной зоны и степных сосняков³). После идеализации результатов разбиения границы между этими зонами оказываются размытыми. Дальнейшее деление по сходству, как и по беспозвоночным, совпа-

³ Последние обследованы только по позвоночным.

дает, хотя и очень нечетко, с сочетаниями тех же факторов среды: от подзональности до состава растительности.

Если агрегацию провести по средним значениям, рассчитанным по группам формаций (динамическим рядам), то классификации несколько отличаются от тех, что составлены при кластерном анализе данных, характеризующих выделы карты (табл. 4). Так, по растительности выделены два пояса: тундрово-бореальный и суббореальный, т. е. столько же, сколько при анализе по выделам. Но зон уже не четыре, а три – как на карте растительности [5], так как лесотундровую зону выделить уже нельзя. Дальнейшее деление по сходству определяют сочетания тех же факторов среды, но они не повторяются один к одному. Лесотундровые экосистемы по растительности выделены только в качестве таксонов подтипового уровня, а частично и класса. При этом граница между северной и средней тайгой существенно размывта.

Классификация экосистем по гумусу, морт-массе и подземной фитомассе отличается от составленной по выделам гораздо меньше. Отличия сводятся к тому, что тундровые пойменные системы перенесены из типа пойменных и суходольных экосистем первого варианта упорядочения в соответствующий болотно-пойменный тип, а галофитные луга среди болот – к болотным экосистемам, а не к собственным поймам и суходолам, поскольку они входят в единые ряды с болотами тех же подзон.

Население беспозвоночных при анализе после усреднения данных по группам выделов разделено на пять, а не шесть типов, как по выделам. При этом почти все границы в обеих классификациях совпадают, только население предтундровых болот оказывается ближе к суходольному в той же подзоне, а население южно-таежных сосняков входит не в подтаежно-лесостепной тип сообществ, а в таежный.

Классификации населения позвоночных в обоих вариантах расчетов различаются больше, чем беспозвоночных. При этом число типов сообществ хотя и остается прежним, но границы и объем их существенно меняются. Так, северный тип населения позвоночных представлен двумя таксонами типового ранга – тундровым и лесотундровым, а средин-

ный и южный объединены в один таежно-степной тип. На следующей иерархической ступени население тундровой зоны разделено на сообщества: 1 – арктических тундр; 2 – арктических болот; 3 – арктических лугов и отдельно северных и южных субарктических подзон. Лесотундровые сообщества разделить не удастся, а таежно-степное представлено тремя подтипами: богатых и отдельно – бедных сообществ на территории лесных и лесостепных подзон, третий подтип образует население степей. Таким образом, оценка иерархии значимости одних и тех же факторов среды в зависимости от степени предварительного усреднения может существенно различаться. Однако речь идет не о принципиальных противоречиях, а об отражении типологической континуальности изменений и принципиальном равенстве влияния разных природно-антропогенных режимов. При незначительных различиях представления об их иерархии могут меняться чисто формально и внешне, но это почти не сказывается на количественных оценках значимости режимов среды для территории в целом. При подобной равнозначности очередность проявления в сочетаниях не принципиальна, но составленные классификации могут быть объединены в многомерно-ретикулярном виде фактически как несколько дополняющих друг друга классификаций [7, 8]. Единые классификации могут быть получены, по-видимому, на средних матрицах сходства.

Типолого-хорологические полосы хорошо прослеживаются по экосистемам и почти полностью совпадают с традиционными геоботаническими подзонами или даже с внутривидовыми подзональными полосами. Лишь в двух случаях они занимают территорию соседних подзон: средней и южной тайги; а также лесостепи и степи (табл. 5). При этом все типолого-хорологические полосы формируются как сочетание экосистем болот и суходолов и только в степной зоне – за счет фактически монотонного рисунка. Кроме широтных полос четко видно диагональное распространение экосистем поймы Оби и Иртыша.

По наземной растительности типолого-хорологические полосы совпадают с подзональными, но с двумя отклонениями от традиционных представлений. Первое несовпа-

Типологическая дифференциация экосистем после усреднения данных по группам выделов карты растительности [5]

Растительность по И. С. Ильиной и др. [5] (зона, подзона)	Тундровая				Бореальная (лесная)				Суббореальная (степная)			
	арктическая	северная	субарктическая	южная	предтундровая	северотаяжская	среднетаяжская	южно-таяжская	подтаяжская	лесостепная	лугово-степная	сухостепная
Экосистемы по растительности [1]	Болотно-пойменно-тундровые				Лесные				Степные			
	Тундрово-бореально-болотные								Суббореальные болотные			
Экосистемы по гумусу, мортмассе и подземной фитомассе [2]	Болот, пойм и лугов тундровой зоны				Внепойменных бореальных и суббореальных болот и галофитных лугов среди болот							
	Пойменные и суходольные (кроме пойм тундровой зоны и галофитных лугов среди болот)											
Население наземных беспозвоночных [3]	Тундровое				Лесотундровое (предтундровых и северотаяжных редколесий и лесов, предтундровых болот)				Таяжское (лесов средней и южной тайги и южно-таяжных пойм)			
					Болотно-пойменное (болот и пойм северной и средней тайги, болот южной тайги)							
Население наземных позвоночных [4]	Болотно-тундровое (тундровой зоны):				Таяжно-степное (от средней тайги до степной зоны):							
	арктических тундр и лугов	арктических болот	подзоны северных субарктических тундр	подзоны южных субарктических тундр	Лесотундровое (подзон предтундровых редколесий и северной тайги)				светло-хвойно-болотно-лесное обедненное			
Экосистемы в целом	Тундровой зоны:				Бореально-суббореальные:							
	арктические болотные луговые	арктические тундровые	арктические и субарктические тундровые	субарктические болотно-луговые пойменные	лесотундровые (предтундровых и северотаяжных редколесий, лесов и предтундровых болот)				лесостепные (с проникновением в подтаяжные и лесостепные поймы и болота, а также в степную зону)			
				Пойменные предтундрово-таяжные								

Типолого-хорологические экосистемные полосы Западно-Сибирской равнины (по блокам и в целом)

Подзона или внутривидовая полоса растительности	Надземная растительность	Подземная часть экосистем	Беспозвоночные	Позвоночные	Экосистемы
Тундры: арктические					
субарктические северные					
южные кустарничковые					
кустарниковые					
Предтундровые редколесья					
Северотаежные редкостойные леса					
Тайга: северная (типичная)					
средняя					
южная					
Подтаежные леса					
Лесостепь: северная					
южная					
Степь					

дение в том, что северные и южные кустарничковые субарктические тундры образуют самостоятельную полосу. Второе отклонение сводится к тому, что предтундровая полоса объединяется с редкостойными северотаежными лесами и отделена от типичной северной тайги. Кроме того, обособлены экосистемы пойм Оби и Иртыша. Рисунок полос сформирован в результате сочетания различных экосистем, в том числе лесов разного состава и полноты, а в пределах суббореальной и пойменной растительности – подзональными отрезками.

По подземному блоку экосистем выделено пять типолого-хорологических полос: арктическая, предтундрово-субарктическая, таежно-подтаежная, лесостепная и степная. Все они сформированы за счет сочетаний болотных и суходольных экосистем. Кроме них четко видна монотонная полоса экосистем пойм Оби и Иртыша.

По беспозвоночным типолого-хорологическим полосам восемь: тундровая, предтундровая; следующие четыре совпадают с таежно-подтаежными подзонами, а далее – суббореальная полоса, занимающая лесостепь и степь. Рисунок этих полос сформирован за счет отсутствия мозаичности сообществ в тундровой зоне, далее – сочетанием населения болот и

суходолов, а начиная с подтаежных сообществ, кроме того, – чередованием вариантов населения лесов и открытых пространств. Восьмая полоса – пойменных комплексов – четко видна в пределах от предтундровых местообитаний до южно-таежных.

По наземным позвоночным типолого-хорологические полосы обычно совпадают с традиционными геоботаническими подзонами. Лишь в трех случаях прослежены отклонения: предтундрово-северотаежная образует единую полосу, как и южно-таежно-подтаежная, а лесостепная делится на северную и южную. Рисунок этих полос сформирован от предтундровых редколесий до средней тайги за счет однообразия населения, а начиная с южной тайги – сочетанием болот и суходолов, а также лесов различного породного состава. При этом пойменные варианты выделены только в предтундрово-северотаежной части.

Наибольшая типолого-хорологическая дифференциация отмечена для экосистем по растительности (10 полос), меньше – для сообществ в целом и животного населения (по 8 полос, у беспозвоночных 7), а минимальна она по подземному блоку (5).

Заключение будет представлено в следующем сообщении.

ЛИТЕРАТУРА

1. Седельников В. П., Равкин Ю. С., Титлянова А. А., Богомолова И. Н., Николаева О. Н. Пространственно-типологическая неоднородность экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение I. Растительный покров // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 3. С. 311–324.
2. Хмелев В. А., Титлянова А. А., Седельников В. П., Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Кокорина И. П. Пространственно-типологическая неоднородность экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение II. Подземная фитомасса, мортмасса и гумус почв // Там же. 2011. Т. 18, № 3. С. 325–330.
3. Сергеев М. Г., Стриганова Б. Р., Мордкович В. Г., Молодцов В. В., Богомолова И. Н., Николаева О. Н. Пространственно-типологическая неоднородность экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение III. Наземные беспозвоночные // Там же. 2011. Т. 18, № 4. С. 467–474.
4. Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Чеснокова С. В. Пространственно-типологическая неоднородность экосистем. Сообщение IV. Наземные позвоночные Западно-Сибирской равнины // Там же. 2011. Т. 18, № 4. С. 475–486.
5. 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.
6. Советский энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1987. С. 129.
7. Юдкин В. А. Экологические аспекты географии птиц Северной Евразии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2009. 416 с.
8. Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Москвитина Н. С. Классификационные различия населения мелких млекопитающих Западной Сибири // Вестник Томского ун-та. Биология. 2010. № 1(9). С. 42–60.

Spatial and Typological Differentiation of the Ecosystems of West Siberian Plain.

Communication V

Land Ecosystems

Yu. S. RAVKIN^{1,2}, V. P. SEDEL'NIKOV³, M. G. SERGEEV¹, A. A. TITLYANOVA⁴,
V. A. KHMELEV⁴, I. N. BOGOMOLOVA¹, S. M. TZYBULIN¹

¹*Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11*

²*Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenin ave., 36
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

³*Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101*

⁴*Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS
630099, Novosibirsk, Sovetskaya str., 18*

Results of the classification of ecosystems over the matrix of average quotient of similarity are reported. Initial coefficients were calculated at first separately over the four components comprising the ecosystem. These components (blocks) include the underground part (humus of soil, mortmass, and underground phytomass), top vegetation, as well as invertebrates and vertebrates. Mismatch of boundaries in separate blocks of the ecosystems and in comparisons with the inhomogeneity of ecosystems in general was demonstrated. These differences manifest themselves both in the typological and in the typological-chorologic analysis. The revealed features of the territorial interchange in the indicated blocks generate continuity of ecosystems and the conventional character of all the classifications and drawn boundaries.

Key words: ecosystem, spatial differentiation, vegetation, animal population, biomass, mortmass, humus, West Siberia, cluster analysis.