

Зависимости биоразнообразия растительного покрова разных уровней организации от климатических факторов (на примере Средней Сибири)

Е. И. ПАРФЕНОВА, Н. М. ЧЕБАКОВА, В. И. ВЛАСЕНКО

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок

АННОТАЦИЯ

На примере Средней Сибири анализируются зависимости видового богатства (альфа-разнообразия) высших сосудистых растений от климатических ресурсов их местообитаний на различных уровнях организации растительности, различающихся пространственными размерами - от ботанико-географических (флористических) районов и крупных типологических подразделений (типы степей) до конкретных фитоценозов. Показана также обусловленность некоторых аспектов экосистемного (на примере породного и типологического составов лесов) и популяционного (на примере климатипов *Pinus sylvestris* L. и *Larix sibirica* Ledeb.) биоразнообразия климатическими факторами.

На всех уровнях организации растительного покрова видовое богатство прямо пропорционально увеличению теплоресурсов, если увлажнение не лимитировано. С ограничением увлажнения количество видов уменьшается. Для крупных территориальных единиц (флористических районов) видовое богатство увеличивается пропорционально увеличению климатописического разнообразия территории, оцененного количеством сочетаний климатических показателей на единице площади.

Конвенция по биоразнообразию (БР), принятая представителями мирового сообщества в 1992 г. в Рио-де-Жанейро, констатирует "...непреходящую ценность биологического разнообразия, а также экологическое, генетическое, социальное, экономическое, научное, воспитательное, культурное, рекреационное и эстетическое значение биологического разнообразия и его компонентов... а также ...большое значение биологического разнообразия для эволюции и сохранения поддерживающих жизнь систем биосферы..." [1]. Учитывая актуальность глобального изменения климата, авторы сводки "Глобальное биоразнообразие в меняющейся окружающей среде", вышедшей в 2001 г. [2], ставят задачу находить количественные связи между БР и климатическими параметрами для возможности прогноза. В вышедшем в конце 2003 г.

четвертом томе Третьего доклада МГЭИК [3] таких оценок все еще нет.

В настоящей работе мы попытались показать обусловленность некоторых аспектов биоразнообразия климатическими условиями на различных уровнях организации растительности в Средней Сибири: ландшафтном, экосистемном (различной протяженности) и популяционном. Мы провели сопряженный анализ видового богатства высших сосудистых растений в зависимости от климатических ресурсов для флористических районов площадью порядка 10^3 км², лесных выделов (10^{10} км²) и фитоценологических площадок (10^{-2} км²).

Ландшафтный уровень. Биоразнообразие флоры и фауны определяется разнообразием условий среды, для которого принят термин "экотопическое разнообразие" [4]. Сле-

дую терминологию В. Н. Сукачева [5] в определении экотопа, мы будем считать *климатическим разнообразием территории спектр (набор) различных климатов, составляющих ее местообитаний*. Под климатом мы понимаем *часть климатического гиперпространства, принадлежащую относительно однородному участку, местообитанию, характеризующему определенными значениями климатических параметров*.

Общие глобальные тенденции увеличения биоразнообразия от полюсов к экватору и от высокогорий к низкогорьям, связываемые с увеличением тепла, давно известны биогеографам [7, 8]. На территории Сибири эти тенденции отображены в работах Л. И. Малышева [9, 10], Миркина и др. [11] и других. В этих работах также отмечается повышенный уровень биоразнообразия в горных районах в сравнении с равнинными. Л. И. Малышев [9] показал, что между богатством флоры регионов и теплообеспеченностью (числом дней с температурой выше 0 °С), сухостью климата и гористостью существует высокая корреляция, подтверждаемая коэффициентом детерминации 92 %. И. В. Веневская с соавторами [12] использовали похожие показатели – суммы температур выше 0 °С, годовые осадки и абсолютную высоту для определения

флористического богатства на территории земного шара.

Мы связали флористическое богатство Средней Сибири не только с абсолютными климатическими показателями, но и с относительными, выраженными климатическим разнообразием, чтобы наглядно показать возможности реализации биоразнообразия в объеме ландшафта.

Карта климатического разнообразия построена в пределах окна 50–75° с.ш. и 60–120° в.д., включающего в основном территорию Западной и Средней Сибири с прилегающими с юга горами Южной Сибири. В качестве климатических параметров выбрали июльскую температуру, характеризующую теплообеспеченность, и комплексный индекс увлажнения (КИУ), равный отношению июльской температуры к количеству годовых осадков в миллиметрах, умноженному на 100. Пространственное распределение каждого из этих показателей по территории Сибири рассчитано на основе зависимостей этих показателей от абсолютной высоты, широты и долготы. Для интерполяции значений в узлах сетки мы применяли множественные регрессионные линейные уравнения и сплайновое сглаживание полиномами второй степени.

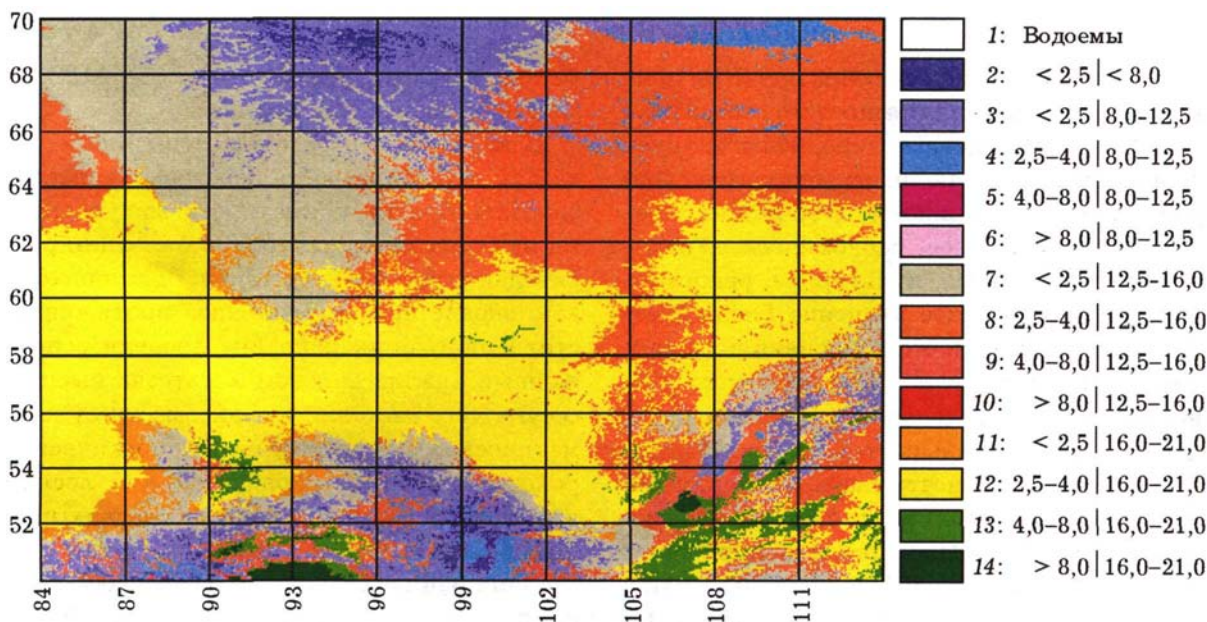


Рис. 1. Фрагмент карты реализованных сочетаний климатических индексов: коэффициент увлажнения/температура июля (сетка 3x2 градуса). С 1 по 14 – градации реализованных сочетаний значений комплексного индекса увлажнения (КИУ) и температуры июля.

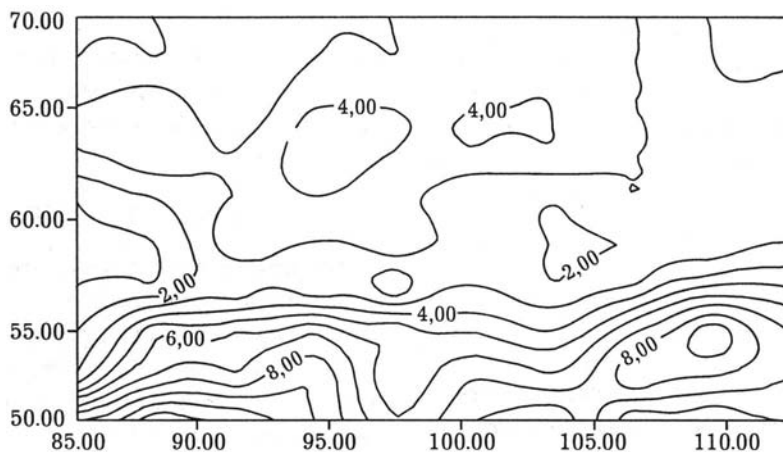


Рис. 2. Карта изолиний показателя климатописического разнообразия (ПКР).

Для выявления размера площади, при котором сложность ландшафта в наибольшей степени влияет на флористическое богатство, вершней этих климатических слоев в растровой ГИС были сопряжены с сетками разных размеров - с ячейкой от $0,1 \times 0,1^\circ$ до $4 \times 4^\circ$. В результате выбрана сетка три градуса по долготе и два градуса по широте, что в среднем соответствует площади около $40\ 000\ \text{км}^2$. За показатель климатописического разнообразия (ПКР) мы принимаем количество сочетаний климатических градаций в ячейке 2×3 градуса. На рис. 1 показан фрагмент карты сочетаний июльской температуры и КИУ для Сибири. В легенде карты показаны реализованные сочетания из возможных четырех градаций каждого показателя. ПКР (рис. 2) по территории Сибири варьирует от 1 до 11, при этом его наибольшие значения отмечаются в горах, изменяясь от 4 на севере (пла-

то Путорана, Анабарское) до 10-11 на юге (горы Южной Сибири), в то время как на равнинах ПКР составляет 1-2 на севере и 4-6 на юге.

Сравнение полученной карты климатописического разнообразия с картой Л. И. Малышева [10] количества сосудистых растений на площади $10\ 000\ \text{км}^2$ (рис. 3) показывает, что флористическое богатство увеличивается с ростом климатописического разнообразия.

Пятнадцать флористических районов Сибири Малышева и др. [13] в пределах нашего "окна" охарактеризованы двумя термическими показателями — максимальными суммами температур выше $0^\circ\ \text{C}$ (ΣT_0)_{max}, характеризующими возможные теплоресурсы в регионе, и разницей между максимальными и минимальными суммами тепла выше $0^\circ\ \text{C}$, характеризующей уровень климатического разнообразия по показателю теплообеспе-

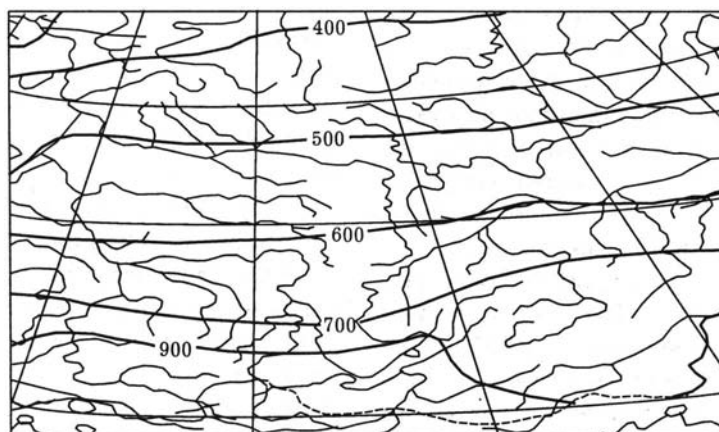


Рис. 3. Фрагмент схемы числа видов флоры на $10\ 000\ \text{км}^2$ [10].

ченности, $\Delta = (\sum T_0)_{\max} - (\sum T_0)_{\min}$. Линейная регрессия, связывающая количество сосудистых видов (N) с указанными климатическими показателями, показывает, что флористическое богатство в регионе колеблется от 488 до 2350 видов и на 82 % определяется энергетическими ресурсами:

$$N = 0,58 (\sum T_0)_{\max} + 0,52 \cdot \Delta T - 420$$

$$\text{с } R^2 = 0,82. \quad (1)$$

На примере Алтае-Саянской ботанико-географической области [14-16] найдены *климатические зависимости биоразнообразия в степях* различных типов - луговых, настоящих (крупно- и мелкодерновинных) и опустыненных. Составлена база данных, в полях которой фиксировались характеристики растительности (тип степей, занимаемая площадь, количество видов сосудистых растений, проективное покрытие, высота травостоя и т.д.) и климатические показатели степных участков, найденные по ближайшим метеостанциям [17].

Для построения ординаций и регрессий файлы базы данных импортировались в пакет Statistica 5.11, в котором с помощью многомерных линейных регрессий выполнялся сопряженный анализ. Процедуры экспорта/импорта между таблицами базы данных и ГИС-программами (Idrisi 32) позволяют визуализировать распределение всех интересующих показателей в географическом пространстве.

По этим данным построена биоклиматическая ординация степей Южной Сибири в климатическом пространстве, представленном осями июльской температуры и коэффициентом увлажнения. Степи занимают широкий диапазон условий как по теплообеспеченности, так и по увлажнению: от сухих и холодных (Кош Агач) до теплых и увлажненных (Бея, Очуры). Типы степей разграничиваются коэффициентом увлажнения: луговые и настоящие - КИУ, равным 4; в пределах настоящих степей крупнодерновинные от мелкодерновинных - КИУ, равным 5; и настоящие от опустыненных - КИУ, более 5. Широкая экологическая амплитуда распространения степей предполагает также их большое видовое разнообразие: около 100 видов в опустыненных степях Тувы, 250 видов

в настоящих степях Хакасии, 370 видов в луговых степях Алтая. Методами регрессионного анализа найдены связи количества видов степей (N) с этими климатическими показателями:

$$N = 81,3 + 18,5 (T) - 26,8 (\text{КИУ}) \text{ с } R^2 = 0,45. \quad (2)$$

На основе этого уравнения получена карта распределения количества сосудистых растений на юге Красноярского края (рис. 4).

Из уравнения следует, что в пределах одного типа степи при одинаковом увлажнении количество видов растет с увеличением теплоресурсов.

Экосистемный уровень. Зависимость биоразнообразия лесов, выраженного составом лесообразующих пород и типов леса в стадии климатического климакса, от климатических факторов изучалась на примере горных лесов хр. Улан-Бургасы в Забайкалье. По лесостроительной информации создана база данных из 900 выделов. В поля базы записывались характеристики коренных древостоев (породный состав, запас, бонитет и тип или серия типов леса) и характеристики экотопа (топографические: абсолютная высота, экспозиция и крутизна склонов; и климатические: сумма температур выше 5 °С, осадки за год, радиационный баланс и индекс сухости по Будыко [18]). Климатические показатели выделов вычислялись по нашим методикам [19] с учетом градиентов по абсолютной высоте, ориентации и крутизне склонов на основе данных близлежащих метеостанций [17].

По данным построены климатические ординации чистых по составу древостоев (с преобладанием одной из четырех основных лесообразователей - сосны обыкновенной, лиственницы сибирской, кедра сибирского или пихты сибирской) (рис. 5) и типов леса (рис. 6). В климатическом пространстве выделяются наиболее влажные и прохладные местообитания, занимаемые темнохвойными породами, и теплые засушливые, занимаемые светлохвойными породами. Также выделяется *климатический оптимум*, определяемый индексом сухости $1,0 \pm 0,1$, суммой температур (1600 ± 100) °С и радиационным балансом (1500 ± 100) МДж · м⁻² · год⁻¹, с наибольшим разнообразием лесообразующих пород.

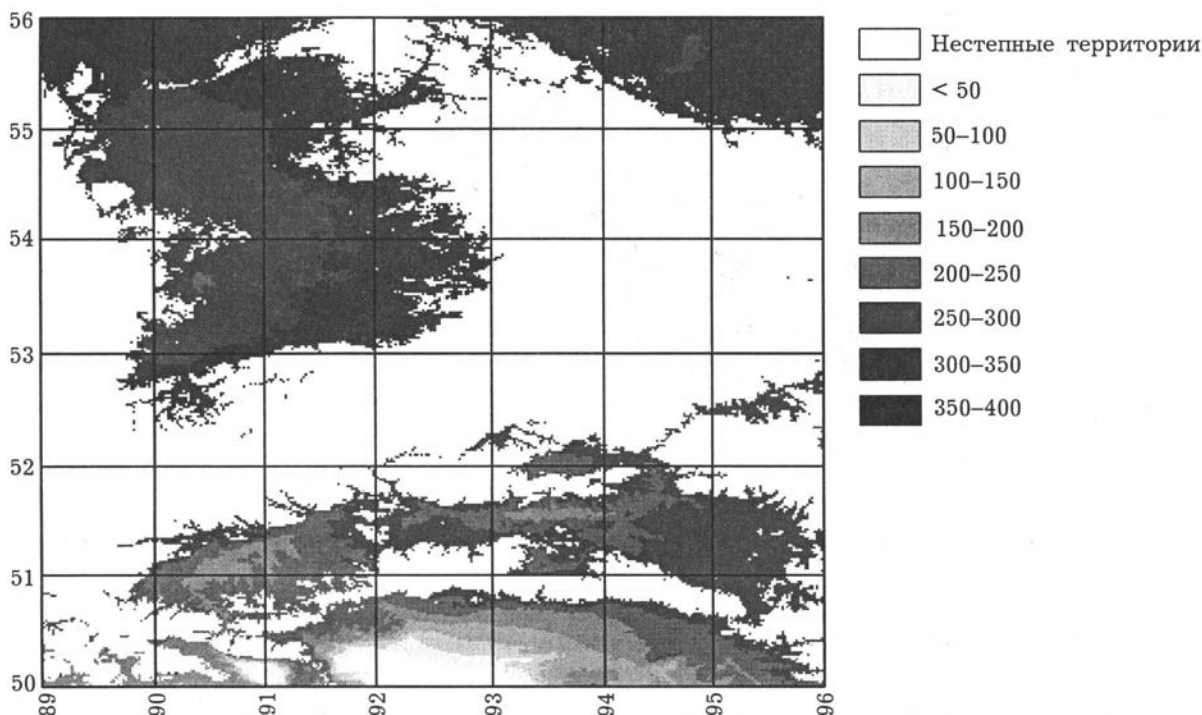


Рис. 4. Модельное распределение числа видов сосудистых растений в степях юга Красноярского края и Тувы.

На климатической ординации типов леса представлен следующий спектр групп типов леса: кедровники бадановые и багульниковые во влажных и холодных местообитаниях; сосняки и лиственничники ольховниковые и рододендроновые и кедровники зеленомошные в мезофитных местообитаниях; сосняки

и лиственничники брусничные и осочково-разнотравные в сухих и теплых местообитаниях. При всем разнообразии местообитаний максимальное количество типов леса приурочено к тому же климатическому оптимуму, что и породный состав древостоев, т. е. к местообитаниям, сбалансированным по усло-

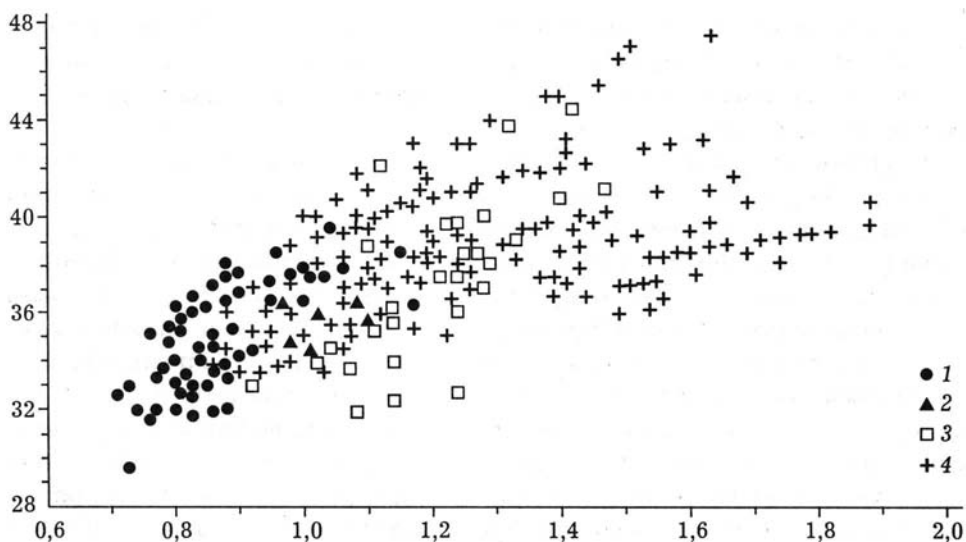


Рис. 5. Ординация основных лесобразующих пород в климатическом пространстве трансекты хр. Улан-Бургасы. 1 - кедр сибирский, 2 - пихта сибирская, 3 - лиственница сибирская, 4 - сосна обыкновенная.

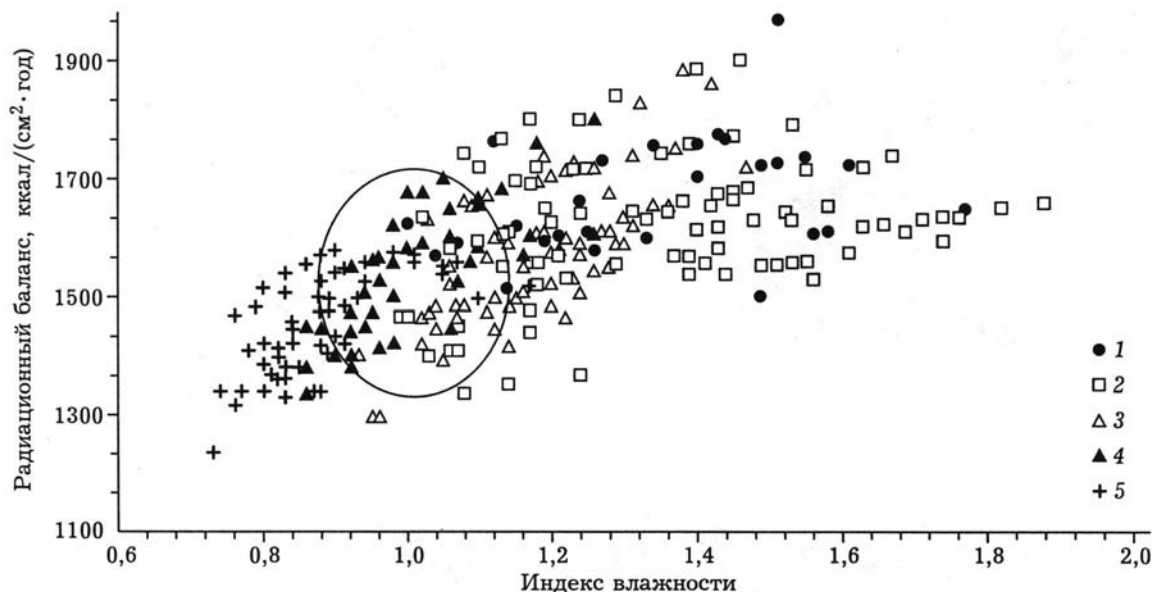


Рис. 6. Ординация основных групп типов леса в климатическом пространстве трансекты хр. Улан-Бургасы.

1 - сосняки и лиственничники осочково-разнотравные; 2 - сосняки и лиственничники брусничные; 3 - сосняки и лиственничники рододендроновые; 4 - сосняки багульниковые, сосняки и лиственничники ольховниковые, кедровники зеленомошные и брусничные; 5 - кедровники бадановые и багульниковые.

виям тепло- и влагообеспеченности, характеризуемым индексом сухости 1,0.

Популяционный уровень. В данной работе мы используем результаты внутривидового подразделения сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на климатипы (экологические расы по Турессону), полученные Рейфелдтом и др. [20, 21] количественными методами на основе климатических показателей. По литературным данным о географических культурах этих пород на территории Советского Союза, авторы аппроксимируют функцией Вейбулла зависимость сохранности и роста географических культур от различий между климатами мест происхождения семян и их интродукции. Пределы (ширина) одного климатипа получены при пересечении этой функции линией доверительного интервала относительно вершины, так как между этими пределами семена достоверно не отличаются по показателям сохранности и роста, т. е. генетически однородных. Количество климатипов по каждому климатическому показателю определено делением климатического ареала распространения вида на ширину климатипа. На территории Советского Союза теоретически обо-

сновано 180 возможных климатипов сосны обыкновенной и 48 климатипов лиственницы сибирской [22].

Для сосны обыкновенной из всех возможных климатипов только 26 могут произрастать в современном климате на юге Красноярского края. В целом, сосна обыкновенная может занимать 70 % территории, но занимает только около 10 %, так как вытеснена темнохвойными породами на песчаные почвы. Около 30 % территории остается вне климатического диапазона ее произрастания (рис. 7, а).

Безусловно, не все климатипы, которые могут произрастать сегодня, равнозначны по площади. Например, двенадцать из них занимают только 0,5 % общей площади, пять из них - около 5 %, а два занимают 36 % площади. Это два климатипа, произрастающие в подтайге предгорий, в теплом и засушливом климате.

Для лиственницы сибирской из 48 возможных климатипов на данной территории сегодня реализуется только половина. Эти климатипы могут покрыть 67 % территории, хотя в реальности лиственница занимает меньшие площади, так как вступают в силу фитоценотические отношения между ли-

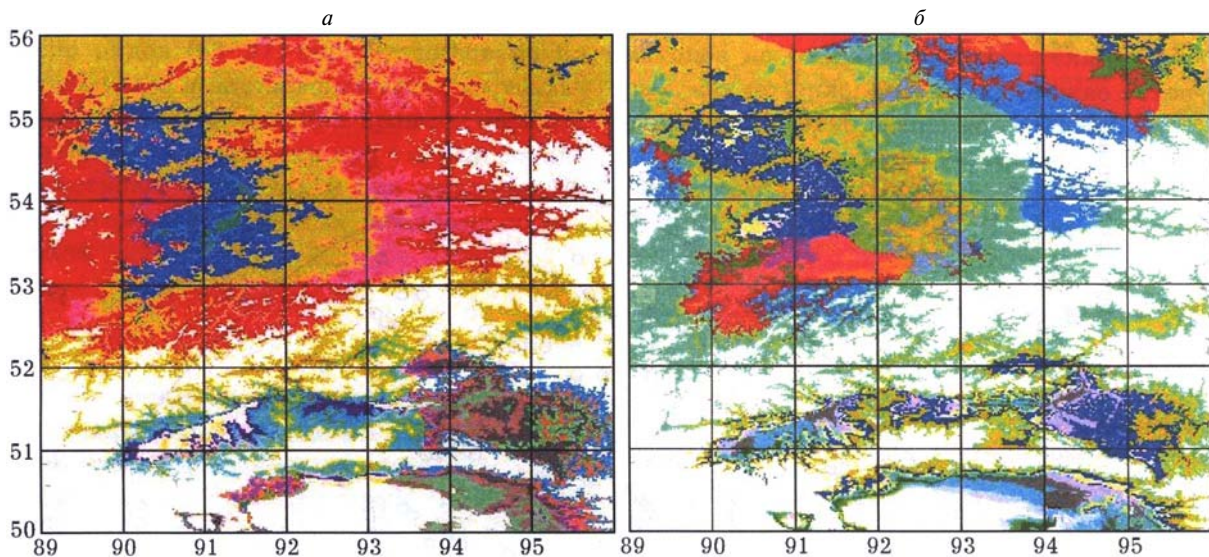


Рис. 7. Распределение климатипов сосны обыкновенной (а) и лиственницы сибирской (б) на юге Красноярского края и в Туве. Каждый климатип окрашен одним цветом.

ственницей и кедром в холодном климате высокогорий и лиственницей и сосной в засушливом климате низкогорий.

Из 24 климатипов на нашей территории 11 занимают менее 1 % территории и только два климатипа занимают в сумме 36 % территории, т. е. больше половины, на которой лиственница может произрастать (рис. 7, б).

Таким образом, на более сложно устроенной территории (например, в горах) с большим климатописическим разнообразием можно ожидать большего количества климатипов.

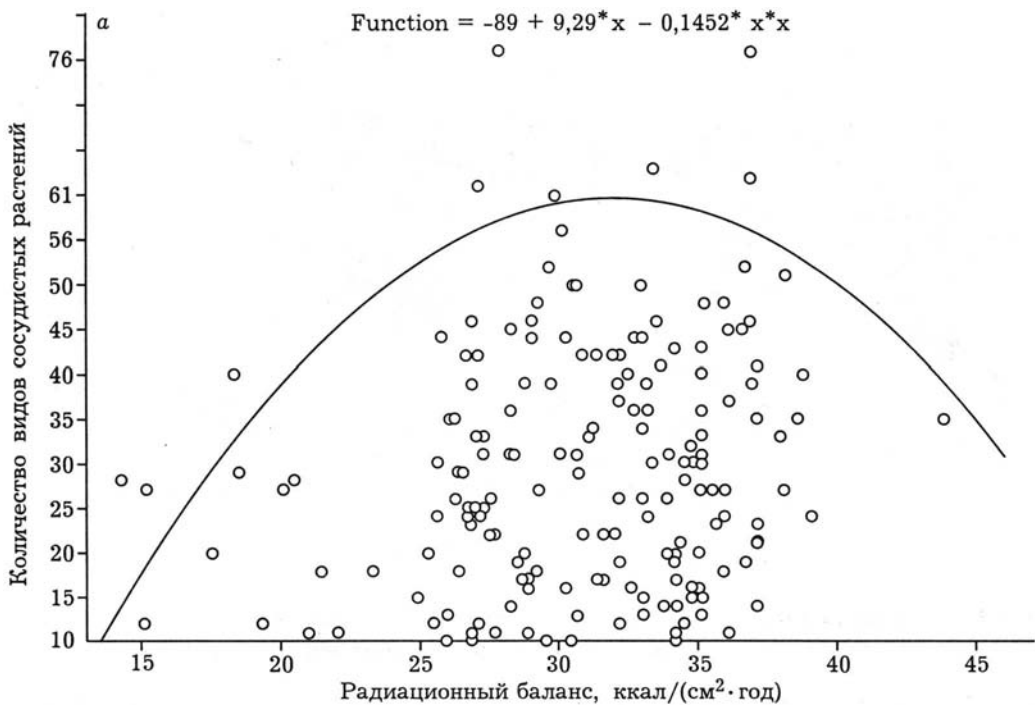
Видовая насыщенность (альфа-разнообразие) **фитоценозов** рассматривалась на примере Саяно-Шушенского заповедника [23]. Пробные площади были заложены на экологических профилях в бассейнах рек осевого Саянского и Хемчикского хребтов. Они отражают разнообразие фитоценозов двух лесорастительных областей: северной Алтае-Саянской (61 описание, включающее горно-таежные леса, подгольцовые и субальпийские редколесья, высокогорные луга и тундры) и южной Центрально-Азиатской (235 описаний, включающих лесостепь и степь, подтайгу, горную тайгу, подгольцовые и субальпийские редколесья, высокогорные луга и тундры). Описания проводились на стандартных площадках 0,25 га для лесных фитоценозов и 0,01 га для травяно-кустарничковых фитоце-

нозов (тундр, лугов и степей). По зафиксированным в описаниях топографическим параметрам (абсолютной высоте, экспозиции и крутизне склонов) по нашей методике [19] насчитывались климатические параметры фитоценоза: годовой радиационный баланс, годовые осадки и радиационный индекс сухости, для расчета которых использовались данные ближайших метеостанций вдоль профилей [17].

Ординация числа видов в лесных фитоценозах (N) в поле радиационного баланса (рис. 8, а) показала большой разброс точек, обусловленный не только климатом, но и суммарным эффектом экологических и фитоценологических факторов. Мы приняли кривую, огибающую это поле точек, как отвечающую за максимальное разнообразие (N), обусловленное климатом. Зависимость числа видов от тепло- (радиационный баланс, РБ) и влагообеспеченности (индекс сухости, ИС) местообитаний описывается уравнением

$$N = - 56,7 + 5,89 \text{ РБ} + 54,39 \text{ ИС} - 0,089 (\text{РБ})^2 - 29,64 (\text{ИС})^2 \text{ с } R^2 = 0,70. \quad (3)$$

В соответствии с этой кривой максимальное число видов (до 76) приурочено к местообитаниям, оптимальным по теплу и влаге и характеризуемым радиационным балансом 33-37 ккал/(см² · год) и индексом сухости



б

$$z = 61,972 - 18,13 \cdot x + 7,166 \cdot y - 40,957 \cdot x^2 + 2,545 \cdot x \cdot y - 0,126 \cdot y^2$$

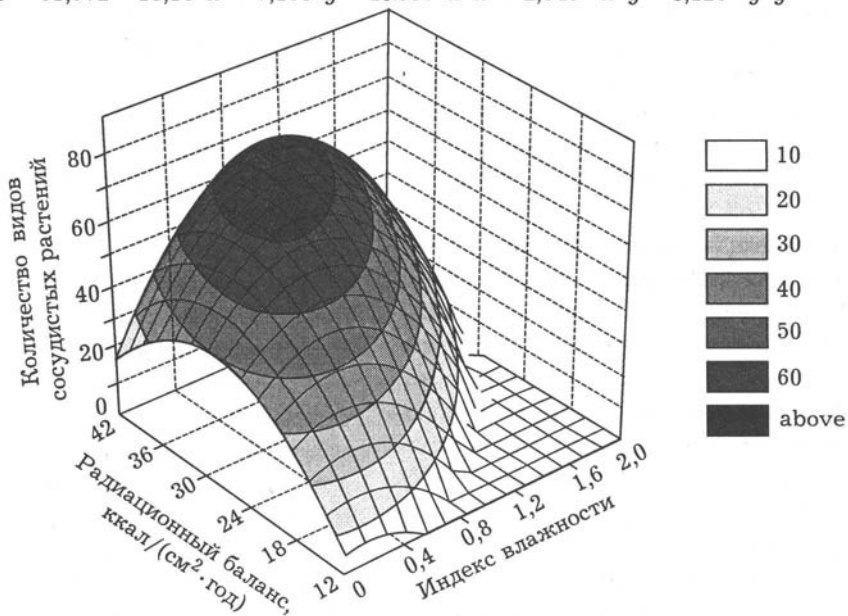


Рис. 8. Зависимость максимального количества видов сосудистых растений в лесных фитоценозах Саяно-Шушенского заповедника от теплоресурсов (а) и совместно от тепло- и влагоресурсов (б).

0,8-1,2, которые обычно реализуются в подтаежно-лесостепном поясе (рис. 8, б).

В. И. Власенко [23] установила, что фито-хорологическое разнообразие в заповеднике, как и в целом по Алтае-Саянской горной стране, наибольшее на верхней и нижней границах лесобразующих видов, где их эди-

фикаторная роль уменьшается. В подтаежно-лесостепных высотно-поясных комплексах ею отмечено 314 видов, в высокогорных - 175 и наименьшее 107 видов - в горной тайге. В конкретных фитоценозах минимальное число видов (2-8) встречается в тундрах, степях и горной тайге с абсолютным доми-

нированием какого-либо вида. Максимальное число видов (63-97) зарегистрировано по долинам рек, в подтаежных лесах и субальпийских редколесьях. Как правило, видовое богатство увеличивается при умеренных антропогенных нагрузках и при восстановлении лесов, поврежденных пожарами и вырубкой.

ВЫВОДЫ

Полученные климатические ординации и уравнения связей видового богатства с климатическими показателями на разных уровнях организации растительного покрова количественно подтверждают обусловленность биоразнообразия климатом: чем выше уровень организации, тем сильнее эта зависимость. На уровне фитоценоза эта зависимость показала большой разброс точек, обусловленный не только климатом, но и суммарным эффектом экологических и фитоценологических факторов. Мы приняли кривую, огибающую это поле точек, как отвечающую за максимальное разнообразие (N), обусловленное климатом.

Определены оптимальные климатические условия максимального биоразнообразия:

- видовое богатство крупных территориальных единиц (флористических районов) увеличивается с ростом климатописического разнообразия: чем разнообразнее климатические условия на единице площади, тем большая вероятность реализации различных видов на ней;

- видовое богатство увеличивается с ростом теплоресурсов при нелIMITирующем увлажнении, но при ограниченных водных ресурсах - падает. Таким образом, климатический оптимум наибольшего биоразнообразия, видового, - это сбалансированное соотношение тепла и влаги, выраженное индексом сухости около 1,0 (0,8-1,2) при достаточных теплоресурсах около 30-35 ккал/(см²·год), реализуемых в подтаежно-лесостепной зоне. Максимум разнообразия породного и типологического составов лесов также отмечается в подтаежно-лесостепной зоне;

- разнообразие климатипов определяется количеством реализованных на террито-

рии сочетаний климатических пределов климатипов по различным показателям, которых, как правило, больше на сложно устроенной территории, например в горах.

Работа выполнена при поддержке интеграционного проекта СО РАН № 66 и 145 и гранта РФФИ № 02-04-49888.

ЛИТЕРАТУРА

1. Конвенция по Биоразнообразию. (<http://www.biodat.ru>)
2. F. Stuart Chapin III, Osvaldo E. Sala, Elisabeth Huber-Sannwald (Eds.), *Global Biodiversity in a Changing Environment. Scenarios for the 21st Century*. Ecological Studies 152, Springer-Verlag, New York, 2001.
3. Изменение климата, 2001 г. Обобщенный доклад (четвертый том Третьего доклада МГЭИК) под ред. Р. Уортона и др., ВМО, ЮНЕП, 2003. Межправительственная группа экспертов по изменению климата.
4. А. Н. Киселев, Геоботаническое картографирование, 1998-2000, 2000, ВИН РАН, СПб., 3-15.
5. В. Н. Сукачев, Избранные труды, т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1972.
6. Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ, Современная наука о растительности, М., Логос, 2001.
7. Р. Уиттекер, Сообщества и экосистемы, М., Прогресс, 1980.
8. Ю. И. Чернов, *Успехи совр. биол.*, 1991, **111**: 4, 499-507.
9. Л. И. Малышев, *Ботан. журн.*, 1969, **54**: 8, 1137-1146.
10. Л. И. Малышев, Биоразнообразие, ред. В. Е. Соколов, Ю. С. Решетников, М., Наука, 1994, 42-52.
11. Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Толковый словарь современной фитоценологии, М., 1983.
12. I. V. Venevskaia, S. Venevskii, W. Kramer, Тез. докл. 1-го Междунар. раб. совещ. "Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии: информационные технологии и моделирование" (WITA'2001), Новосибирск, 9-14 июля 2001, ИЦиГ, Новосибирск, 2001, 256.
13. Л. И. Малышев, К. С. Байков, В. М. Доронькин, *Krylovia*, 2000, **2**: 1, 3-16.
14. А. В. Куминова, Растительность Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1960.
15. А. В. Куминова, Растительный покров Хакасии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1976.
16. Растительный покров и естественные кормовые ресурсы Тувинской АССР, Новосибирск, Наука, 1985.
17. Справочник по климату СССР, 1967-1970, вып. 17, 20-24, ч. I-IV.
18. М. И. Будыко, Климат и жизнь, М., Гидрометеиздат, 1971.
19. Н. М. Чебакова, *География и природ. ресурсы*, 1984, **4**, 77-83.

20. G. E. Rehfeldt, C. C. Ying, W. R. Wykoff, *Climatic Change*, 2001, 50, 355-376.
21. G. E. Rehfeldt, C. C. Ying, D. L. Spittlehouse, D.L.Hamilton, *Ecological Monographs*, 1999, 69, 375-407.
22. Н. М. Чебакова, Дж. Рейфельдт, Е. И. Парфенова, *Сиб. экол. журн.*, 2003, 6.
23. В. И. Власенко, Структура и динамика лесной растительности заповедных территорий Алтае-Саянской горной страны, М., МСОП, 2003.

Relationships Between Climatic Factors and Biodiversity of Vegetation Cover in Central Siberia at Different Levels of Organization

E. I. PARFENOVA, N. M. TCHEBAKOVA, V. I. VLASENKO

Relationships between species diversity (alpha-diversity) of higher vascular plants and climatic resources of their habitats are analyzed at different levels of the plant organization from botanic-geographical (floristic) regions and large typological subdivisions (steppe types) to specific phytocenoses. The dependence of some aspects of the ecosystem biological diversity ((e.g. tree species and ground layers compositions) and population diversity (for the *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. climatypes as examples) on climatic factors is also shown.

At all the levels of the plant cover organization, species diversity increases with an increase in warmth under unlimited water. With limited water resources, plant diversity decreases.

For large territorial units (floristic regions), the species diversity increases in proportion to an increase in climatopic diversity of the territory, estimated using the number of combinations of climatic parameters per unit area.