

Западно-Сибирская лесостепь – ступок биоразнообразия, универсальный биом и резерват грядущих биогеографических реконструкций

© 2012 В. Г. МОРДКОВИЧ

Сибирский зоологический музей,
Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: tu4@eco.nsc.ru

АННОТАЦИЯ

Лесостепье обычно характеризуют как мозаичный маргинальный комплекс биоты на стыке лесов и степей. Между тем в градиенте экологических условий от экватора к Северному полюсу лесостепные широты представляют собой полосу экологического комфорта для биоты. Результат – сосредоточение здесь максимума ее видового богатства в ряду широтных зон. Показано, что доля насекомых суммарно не превышает в лесостепье 30 %. Подавляющее большинство обитателей лесостепи – психромезофилы со стресс-толерантной жизненной стратегией, способные проникать из лесостепья в лесную и степную зоны по биотопам транзитных позиций.

Современное лесостепье можно считать не безликим миксом, а самостоятельным биомом, который благодаря универсальным свойствам имеет решающее значение для поддержания зонального порядка на Западно-Сибирской равнине.

Ключевые слова: лесостепь, биоразнообразие, сообщество, ландшафтная экология, структура населения.

В ландшафтной экологии лесостепь по сравнению с лесом и степью, если судить по числу публикаций, считается “Золушкой”. За рубежом лесостепной комплекс биоты даже не выделяют в самостоятельный биом. В России географы удостоили лесостепь статуса биома лишь в последние годы [1]. Ботаники и зоологи чаще всего рассматривают лесостепь как маргинальный субстрат на стыке лесной и степной зон или как полигон, где в связи с колебаниями климата граница леса и степи сдвигается то к северу, то к югу [2].

Причина пониженного интереса биологов к лесостепи кроется в ее тотальной оккупации антропогенными экосистемами: агроцено-

зами, транспортными артериями, населенными пунктами и т. д. Человека привлекает полукрытость местности, климатический комфорт, уникальное плодородие почв (черноземов, луговых, серых лесных) и высокая продуктивность естественных сенокосов, пастбищ и сельскохозяйственных культур. Недаром на фотоснимках из космоса ночью лесостепная зона выделяется узкой, но ярко освещенной полосой на обширном темном фоне умеренных широт Северного полушария Земли [3].

Прикладной аспект заслонил собой значение лесостепи для глобального экологического баланса и биогеографического порядка. Ускоренная перестройка архитектуры биосферы в связи с изменением климата верну-

Мордкивич Вячеслав Генрихович

ла интерес к теоретическим аспектам, прежде всего к получению ответов на три главных вопроса: 1) служат ли географические широты лесостепья на пространственной шкале изменений от экватора к Северному полюсу ординарной градацией или выделяются на фоне привычной последовательности феноменальными свойствами; 2) представляет ли лесостепной ландшафт простую смесь лесных и степных видов биот или имеет в своем составе и структуре оригинальные элементы со специфическими физиологией, морфологией, экологическими связями и характером распространения; 3) какова роль лесостепного комплекса биоты в поддержании устойчивости всей системы широтной зональности как основы биогеографического порядка на Земле сегодня и в ближайшей перспективе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В географическом аспекте лесостепная зона представляет собой относительно небольшую – около 4 млн км² часть земной суши, расположенную на 3/4 в Евразии, главным образом в России. Выделяется она географами на отрезке градиента инсоляции между 49–55° на Русской и 51–53° с. ш. на Западно-Сибирской равнинах (рис. 1). Аналогичный по условиям среды высотный пояс выделяется в горах на тех же широтах. В Евразии западный и восточный пределы лесостепной зоны обозначены горными барьерами Карпат и Алтае-Саянского нагорья. На север и юг территория распахнута настезью. Тем не менее географы выделяют лесостепную зону не просто как последовательный переход между лесной и степной зонами, а отмечают на лесостепных широтах множество уникальных физико-географических особенностей [4]. На фоне плавно растущей с севера на юг температуры и уменьшающейся влажности среды лесостепная зона отличается отношением испаряемости воды к годовой сумме атмосферных осадков, равным 1. Севернее лесостепной зоны этот индекс ниже, южнее – выше 1. Радиационный индекс сухости Будыко на лесостепных широтах тоже близок к 1 в отличие от всех других зон. Поэтому лесостепную зону ква-

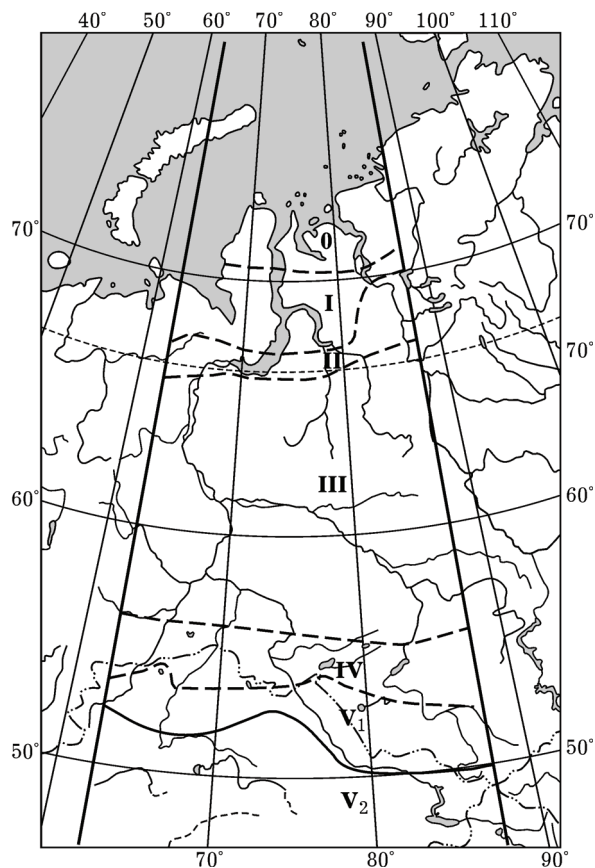


Рис. 1. Схема широтной зональности Западной Сибири и Казахстана.

Условные обозначения: 0 – арктические тундры; I – типичные тундры; II – лесотундра; III – тайга; IV – лесостепь; V₁ – черноземные степи; V₂ – сухие каштаноземные степи

лифицируют как нейтральную между гумидной лесной и аридной степной. Отношение гуминовых и фульвокислот в почвах, свидетельствующее об уравниваемости процессов гумификации и минерализации органического вещества, только в зоне лесостепи равняется 1. В геохимическом отношении типоморфным элементом лесостепной зоны служит кальций, образующий прочные соединения с другими химическими элементами, в том числе с гумусовыми кислотами, по сравнению с лесной и степной зонами, где геохимию определяют подвижные соединения, в первом случае – железа, во втором – натрия, легко перемещаемые водой. В результате в лесостепной и на севере степной зон развит в полной мере перегнойно-аккумулятивный процесс, создающий



Рис. 2. Лесостепной ландшафт (фото В. Мордковича)

среду с оптимальными для биоты условиями существования, что выражается структурой гумуса и мощностью гумусового горизонта (гуматы кальция, негидролизующие основы).

Лесостепная зона как бы нанизана на климатическую ось Воейкова – отрог атмосферного максимума от ядра Азиатского антициклона, тянущийся далеко на запад. Ось служит ветроразделом на Евразийском материке. С усилением циркуляции воздушных масс в северо-южном направлении из-за глобального потепления лесостепная зона оказывается на линии нового ветрораздела. Поэтому климат лесостепных широт, особенно в Сибири, отличается максимальным разнообразием типов погод и высочайшей частотой их смены.

Суммируя вышеизложенное, необходимо отметить, что севернее и южнее лесостепной зоны географическая среда отличается доминированием одного или нескольких экологических факторов, лимитирующих жизнь. Лесостепные широты выделяются на этом негативном фоне как территория экологического равновесия с самыми комфортными для всего живого условиями существования и обладают особой привлекательностью для биоты (рис. 2).

Лесостепная зона – это не переходная территория с маргинальными свойствами, а своеобразная геосистема, априори достойная биоты с соответствующей организацией.

Как же реагирует биота на заманчивое предложение географической среды? На Русской равнине об этом судят на базе крошечных по площади единичных эталонов при-

родных экосистем, существующих в условиях масштабного и постоянного антропогенного пресса. Скорее всего, именно по этой причине максимум разнообразия и численности биоты там нередко смещают на юг лесной зоны, лучше сохранившейся и лучше обследованной [5]. Однако эта версия уже опровергается множеством новых данных. Например, максимальное число видов сосудистых растений (1100) зарегистрировано, по данным А. А. Тишкова [1], в лесостепной зоне, тогда как в лесной и степной их в 2 раза меньше. Многие таксоны беспозвоночных животных имеют максимум видового разнообразия, численности или биомассы в лесостепной зоне, а не в лесной [6].

Более убедительные данные в пользу лесостепной зоны получены на Западно-Сибирской равнине с ее идеально выраженной зональностью и гораздо лучшей сохранностью естественных ландшафтов. В результате анализа состава членистоногих, главным образом насекомых (более полусотни семейств), зоологами ИСиЭЖ установлено, что лесостепной энтомокомплекс отличается феноменально высоким среди других широтных зон умеренного пояса Земли уровнем родового и видового богатства. В результате системного фаунистического анализа здесь зарегистрировано следующее количество видов: более 1500 отряда жесткокрылых, 530 чешуекрылых, 500 двукрылых, 164 полужесткокрылых, 415 клещей, в том числе 288 панцирных и 95 гамазовых, более 90 ногохвосток, 400 пауков и др. Общий уровень зарегистрированного видового богатства членистоногих лесостепной зоны Западной Сибири достигает 4000 видов, что в 1,5–2 раза выше, чем в более северной лесной и более южной степной зонах [7] (рис. 3).

В лесной зоне плотность видового разнообразия членистоногих составляет всего 0,17 вида/км², в степной чуть выше – 0,25, а в лесостепной достигает беспрецедентных значений – 0,82 вида/км². Концентрация био-разнообразия, т. е. процентная доля видов, сосредоточенных в конкретной зоне, от общего для региона видового списка в лесной зоне Западно-Сибирской равнины составляет около 40 %, в степной — около 30, а в лесостепной поднимается до 70 % (у отдельных таксонов еще выше) [8].

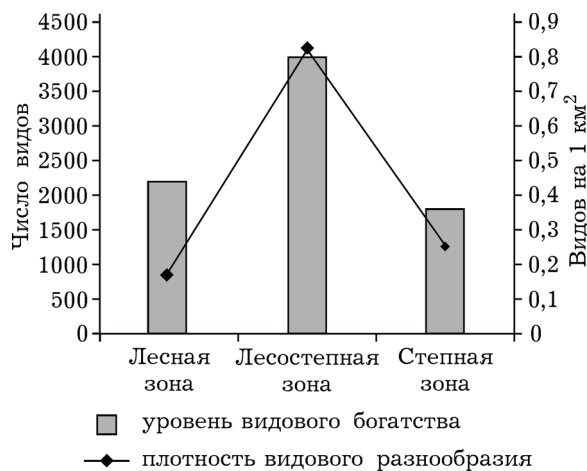


Рис. 3. Уровень видового богатства и плотность видообразия членистоногих Западно-Сибирской равнины

Каков механизм формирования столь высокого уровня видового богатства? Наиболее распространено мнение, что это результат простого суммирования в лесостепной зоне лесных и степных видов в отсутствие физических преград и при наличии соответствующих биотопов, т. е. за счет экспансии с севера и юга. Ареалогический анализ, казалось бы, подтверждает это, ибо не менее 80 % видов биоты лесостепи, прежде всего насекомых, имеют полизональные ареалы, захватывающие лесостепную и лесную, или лесостепную и степную зоны, или все три. Проблема в том, что оснований считать такие виды автохтонно лесостепными, проникающими на север и юг, не меньше, чем наоборот. Для решения этой дилеммы есть смысл заглянуть в предысторию и убедиться, что сегодняшняя лесостепная зона располагается на территории бывшей перигляциальной саванны, причем в ее оптимальной по экологическим условиям части, где не было вечной мерзлоты и соседства ледника. Это обстоятельство 12–15 тыс. лет назад создавало хорошие предпосылки формирования автохтонной, лесостепной фауны, ибо у подножия ледника плескалось обширное Мансийское море, а южнее царила страшная засуха.

Объективным критерием специфичности фауны служит наличие эндемиков. Вопреки еще одному мифу, они в лесостепной зоне имеются. Еще К. В. Арнольди [9], анализируя состав фауны жужелиц и ряда других

групп насекомых Восточно-Европейской лесостепи, отмечал десятки видов, эндемичных для нее. Степень эндемизма западно-сибирской лесостепной фауны по данным сибирских энтомологов у разных таксонов колеблется от 1–2 до 10–15 %. Тем не менее ареалогических аргументов недостаточно, чтобы считать набор насекомых лесостепной зоны оригинальной фауной, т. е. неповторимым, устойчивым во времени и пространстве сочетанием зоологических видов.

Обратимся за аргументами к экологическому спектру. Давно доказано, что помимо размеров и контура ареала имеет значение структура его “экологического кружева”. Этим термином обозначаются набор и структура местообитаний, которые и заселяют те или иные биологические виды. В этом случае учитываются еще количественные характеристики вида и его метапопуляционная архитектура [10].

По результатам системного анализа многолетних данных о количественном распространении более 200 видов жужелиц в сотне местообитаний Западно-Сибирской равнины относительно инсоляции и зависимого от нее тепла, увлажнения на 10 стандартных катенках разных широтных зон и типа растительного покрова с помощью кластерного анализа и по принципу количественной преференции видами определенных местообитаний построена иерархическая экологическая классификация видов [11]. Ее высшую категорию составляют классы экогрупп: крио-, психро- и термофилов, т. е. любящих холод, прохладу и жару. Внутри классов выделены подклассы гигро-, мезо- и ксерофилов, а среди них – любителей мохово-лишайниковой, древесной и травянистой растительности (рис. 4). Главный результат – наличие многовидового (94 вида) эколого-фаунистического комплекса видов-психрофилов, охватившего более 50 % набора жужелиц. Эти виды, имея полизональные ареалы, достигают максимальной численности в лесостепной зоне. Их популяции присутствуют там в самом широком диапазоне местообитаний катенной цепочки. Из этого следует, что они обладают свойством эврипотентности, т. е. отличаются выносливостью к широкому диапазону условий среды, вплоть до крайних значений важнейших факторов, их потенциальный экологический

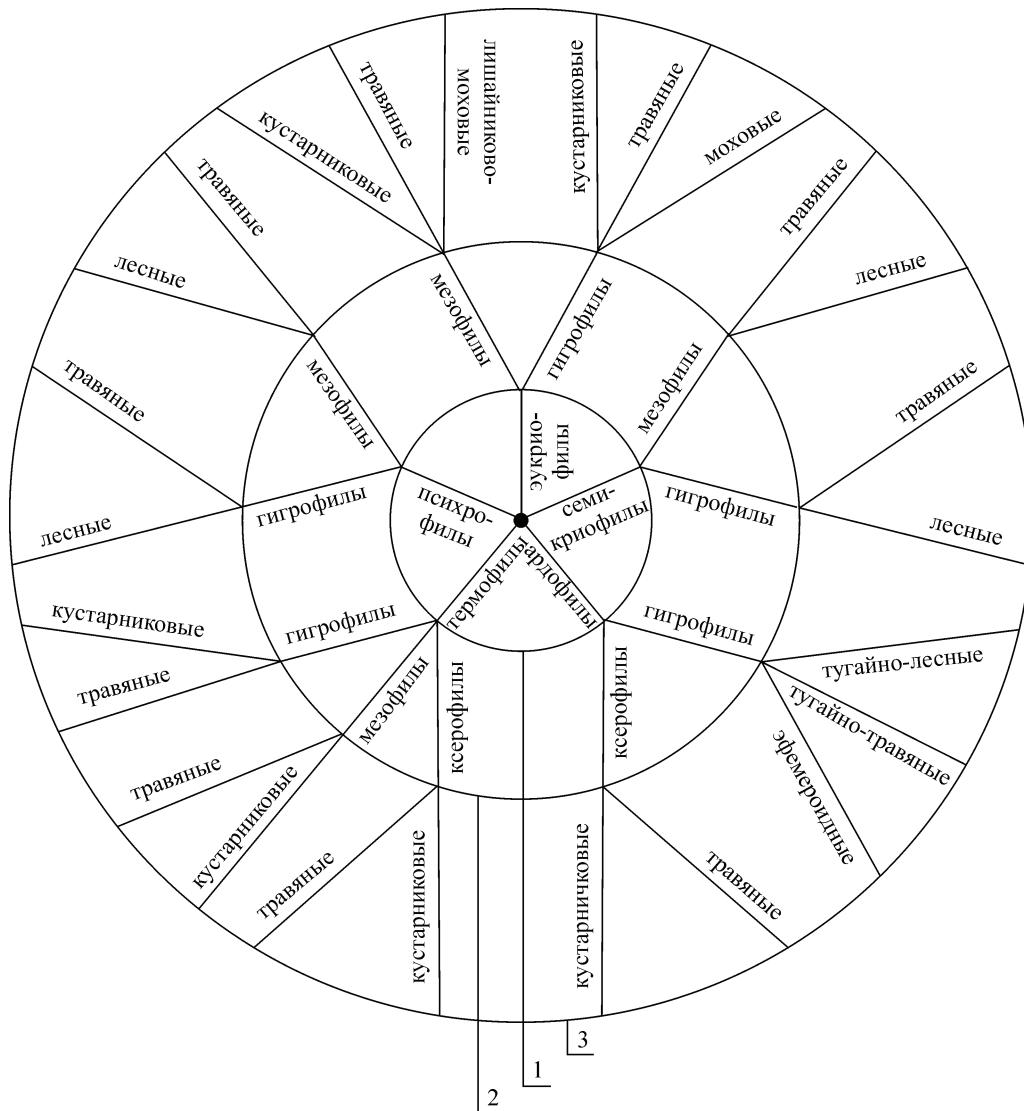


Рис. 4. Иерархическая классификация топоэкотипов жуков-жужелиц равнин Западной Сибири и Центрального Казахстана по отношению к инсоляции, общему увлажнению местообитаний и экобиоморфам растений, доминирующих в ценозе: 1 – предпочитаемый видами жуков уровень и ритм инсоляции; 2 – предпочитаемый уровень и режим увлажнения среды; 3 – предпочитаемые фитоценозы с доминирующей экобиоморфой растений

оптимум чаще всего шире реального. По терминологии Раменского эти виды называются пациенты, а по Грайму – S-стратеги (стресс-толеранты).

Эврипотентность предоставляет им наилучшие шансы для экспансии в соседние широтные зоны и дает основания считать их автохтонами лесостепи, унаследованными, возможно, от перигляциальной саванны.

Анализ спектров экогрупп в сообществах жужелиц показал, что в древостоях лесостепной зоны (парковых березняках и бере-

зово-осиновых колках) психрофилы составляют 80–90 % населения. Криофилы более северных зон достигают 30–40 % численности только в сообществах заболоченных колков, как правило за счет гигрофилов.

Сравнение спектров экогрупп таежной и лесостепной зон с помощью индекса Погожева с фиксированным интервалом от 0 до 1 показало, что по степени различия обособливаются три группы таксоценов жужелиц: климаксовой тайги с индексом различия между собой не более 0,2; лесостепных остров-

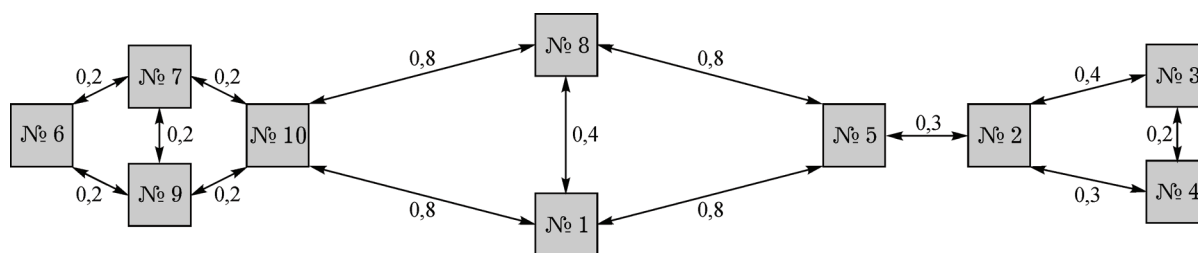


Рис. 5. Индекс различия Погожева таксоценов жужелиц древостоев лесной, лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины.

№ 1 – заболоченного березового колка в лощине стока; № 2 – полугидроморфного березового колка вершины увала в северной лесостепи; № 3 – полугидроморфного березового колка вершины увала в южной лесостепи; № 4 – полугидроморфного березового колка в зоне сухой степи; № 5 – паркового березняка в северной лесостепи; № 6 – таксоцены жужелиц западно-сибирской северной тайги; № 7 – таксоцены жужелиц западно-сибирской средней тайги; № 8 – таксоцены жужелиц западно-сибирской заболоченной средней тайги; № 9 – таксоцены жужелиц западно-сибирской южной тайги; № 10 – таксоцены жужелиц западно-сибирской приречной южной тайги; М: 1 см – 0,2 см значения индекса (ИП)

ных древостоев с индексом различия между собой от 0,2–0,5 и заболоченных таежных и лесостепных древостоев с индексом различия между собой 0,4. А вот индекс различия трех групп сообществ не ниже 0,8, что можно рассматривать как свидетельство их различного происхождения и последующего генезиса (рис. 5).

В сообществах жужелиц мезофитных и остепненных материковых лугов лесостепной зоны, как и в лесостепных древостоях, доминируют по составу и численности психрофилы (не менее 80 %). Криогигрофилы встречаются только в болотах и на влажных лугах, но и там их доля в спектре экотипов не превышает 30 %. Термомезофилы на мезофитных лугах составляют не более 5 % спектра экотипов, а термоксерофилы в луговых степях – не более 30 % (рис. 6).

Таким образом, представление о широкой экспансии лесных и степных видов и их равновесном сосуществовании в лесостепи, по крайней мере применительно к жужелицам, чернотелкам и ряду других групп насекомых, – еще один миф. Энтомосообщества древо- и травостоев лесостепной зоны вполне оригинальны и непохожи на сообщества ни более северной сибирской тайги, ни степной зоны. Зато по составу видов и спектру экогрупп они обнаруживают сходство (30–40 %) с сообществами лесостепи Южного Урала и Русской равнины [12].

Психрофилы лесостепи с их эврипотентностью в отличие от стенопотентных крио- и

термофилов при определенных условиях способны к широкой географической экспансии и даже колонизации новых местообитаний в лесной и степной зонах, находящихся на начальных и медиальных стадиях сукцессии, после пожаров, паводков, оползней, мерзлотных смещений грунта, рубок леса, распашки и других стрессов. Доля психрофилов в таких сообществах может достигать 70–80 %.

Если судить по низким значениям индекса Менхиника [13], сообщества лесостепных древостоев по сравнению с населением типичной тайги перманентно находятся на одной из пионерных стадий сукцессионного развития, а значит, способны к быстрому прогрессу в случае внезапной перемены экологической обстановки, например климата. То же можно сказать о сообществах травяных экосистем лесостепи. Сукцессия в каждом местообитании идет не самостоятельно, а в системе других местообитаний, связанных в катену. Несмотря на разный облик в конкретный момент времени, все сообщества катены, но в разном порядке и ритме проходят один и тот же набор состояний [14]. Поэтому в лесостепной зоне нет такого колка или паркового леса, которому на том же самом месте 200–100, а то и 50 лет назад не предшествовал бы суходольный разнотравный луг, а то и луговая степь; такого мезо- и даже галофитного луга, который гарантирован от остепнения или вторжения деревьев; такого солончака, который не рассолится и не обратится в луг с богатым травосто-

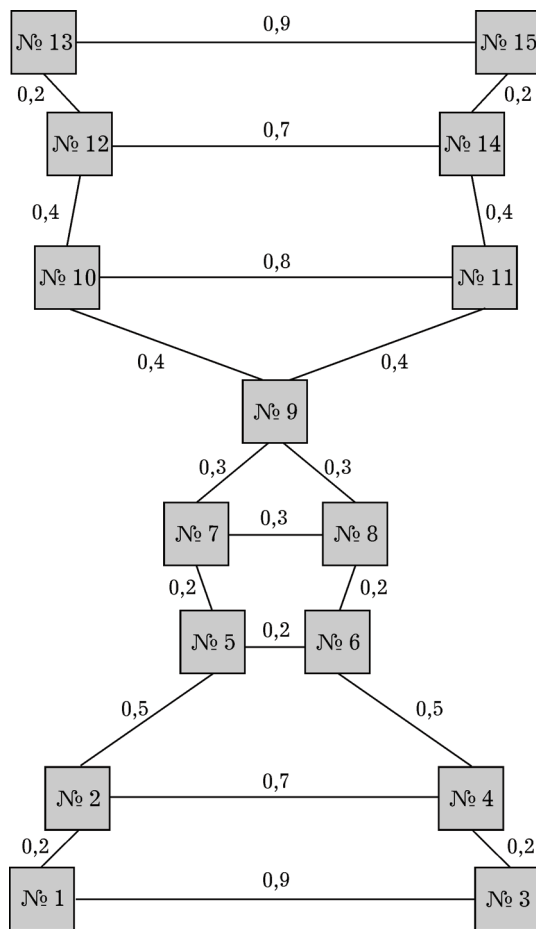


Рис 6. Индекс различия (ρ) спектра экотипов населения жужелиц в травяных биотопах на равнинах Западной Сибири и Центрального Казахстана.

Население жужелиц: № 1 – сухой степи на каштановых почвах Ц. Казахстана, № 2 – засушливой степи на южном черноземе Ц. Казахстана, № 3 – солонцеватой степи на корковом солонце в зоне засушливой степи Ц. Казахстана, № 4 – солонцеватой степи на корковом солонце в зоне сухих степей Ц. Казахстана, № 5 – луговой степи на обыкновенном черноземе в зоне южной лесостепи Барабы, № 6 – солонцеватого луга на корковом солонце в зоне южной лесостепи Барабы, № 7 – остепненного луга на лугово-черноземной почве в зоне южной лесостепи Барабы, № 8 – остепненного луга на среднем солонце в зоне южной лесостепи Барабы, № 9 – мезофитного луга на черноземно-луговой солонцеватой-солончаковатой почве в зоне южной лесостепи Барабы, № 10 – приколочного мезофитного луга на луговой осолоделой почве в зоне южной лесостепи Барабы, № 11 – влажного солончакового луга на луговой осолоделой почве в зоне южной лесостепи Барабы, № 12 – опушка колка на дерновой солоди в зоне южной лесостепи Барабы, № 13 – березово-осинового колка на дерновой солоди в зоне южной лесостепи Барабы, № 14 – опушки паркового леса на серой лесной почве в зоне северной лесостепи Барабы, № 15 – паркового леса на серой лесной почве в зоне северной лесостепи Барабы

ем и наоборот. Поскольку все существующие сегодня сообщества копируют друг друга, хоть и в разном ритме и порядке, но пользуясь одним и тем же резервом изменчивости, нет никаких оснований считать их независимыми – луговыми или лесными, болотными, солончаковыми или степными. Можно лишь говорить о луговом, лесном, болотном, степном состоянии одного и того же ценоза в каждом конкретном месте. Такая гибкая, но целостная экосистема, безусловно, имеет ранг биома, который не может быть разложен на независимые части, ибо в этом случае теряет свою сущность по аналогии с радугой на небе. Аналогичным свойством обладают некоторые другие амбивалентные биомы Земли: морская супралитораль, а на суше – саванны. По-видимому, лесостепь тоже имеет право именоваться саванной, но не тропической, а бореальной – возможно, наследницей саванны перигляциальной.

В свете вышеизложенных данных система широтной зональности в Евразии предстает вовсе не последовательным градиентом экологических условий, а более сложной системой, во главе которой находится биом лесостепи (= бореальная саванна), организующий весь ряд остальных биомов умеренных широт в целостную экосистему еще более высокого ранга сложности. В случае грядущих изменений климата экологические коллизии в лесостепи могут оказаться главной движущей силой трансформации биоразнообразия всего Западно-Сибирского региона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Тишков А. А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 309 с.
2. Камышев Н. С. К географии, фитоценологии и эволюции лесостепного комплекса европейской части России // Труды Центр. черноз. гос. заповедника им. проф. Алехина. 1965. Вып. VIII. С. 107–122.
3. Гор А. Неудобная правда: глобальные изменения. Как остановить планетарную катастрофу? СПб.: Амфора, 2007. 320 с.
4. Мильков Ф. И. Природные зоны СССР. М. Мысль, 1964. 325 с.
5. Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
6. Сохранение биологического разнообразия в России. М., 1997. 170 с.
7. Мордкович В. Г., Баркалов А. В., Василенко С. В., Гришина Л. Г., Дубатовов В. В., Дудко Р. Ю., Зинченко В. К., Золотаренко Г. С., Легалов А. А., Мар-

- ченко И. И., Чернышёв С. Э. Видовое богатство членистоногих Западно-Сибирской равнины // Евразийский энтомологический журнал. 2002. Т. 1, вып. 1. С. 3–20.
8. Мордкович В. Г. Особенности структурной организации и биогеографический статус энтомокомплекса западно-сибирского лесостепья // Там же. 2006. Т. 5, вып. 3. С. 181–189.
 9. Арнольди К. В. Лесостепь Русской равнины и попытки ее зоогеографической и ценоценотической характеристики на основании изучения насекомых // Тр. ЦГИЗ. 1965. Т. 8. С. 138–166.
 10. Хански И. Ускользящий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК, 2010. 340 с.
 11. Мордкович В. Г., Любечанский И. И. Экологические группы видов жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae): сущность, принципы выделения, состав и востребованность // Евразийский энтомологический журнал. 2010. Т. 9, вып. 2. С. 195–202.
 12. Мордкович В. Г. Много ли типичных лесных видов жуков-жужелиц в древостоях Западно-Сибирской лесостепи? // Там же. 2010. Т. 9, вып. 4. С. 607–613.
 13. Мэгаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
 14. Мордкович В. Г. Порядок доминирования экологических групп герпетобия в ходе сезонного развития сообществ на различных почвах Барабинской лесостепи // Зоол. журн. 1973. Т. LII, вып. 10. С. 1430–1497.

West Siberian Forest-Steppe as an Agglomeration of Biodiversity, Universal Biom and Reserve of Forthcoming Biogeographical Rearrangements

V. G. MORDKOVICH

*Siberian Zoological Museum,
Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: mu4@eco.nsc.ru*

Forest-steppe is usually characterized as a mosaic marginal complex of biota at the junction of forest and steppe. Meanwhile, in the gradient of ecological conditions from the equator to the North Pole, the forest-steppe latitudes represent a band of ecological comfort for the biota. As a result, the maximum of the species diversity occurs here in the sequence of latitudinal zones. It is demonstrated that the fraction of insects in forest-steppe does not exceed 30 % as a total. The overwhelming majority of forest-steppe inhabitants are psychromesophiles with stress-tolerant vital strategy, able to penetrate the forest and steppe zones from the forest-steppe along the biotopes of transient positions.

Modern forest-steppe can be considered not as a faceless mix but a self-consistent biome that has, due to its universal properties, the decisive importance in maintaining the zonal order at the West Siberian Plain.

Key words: forest-steppe, biodiversity, community, landscape ecology, population structure.