

ПРОДУКТИВНОСТЬ И ТЕПЛОВОЙ БАЛАНС БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОКУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2018 Н.А. Сулова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 21.01.2018

На примере экспериментального полигона «Вулкан Менделеева» на о-ве Кунашир (Курильская островная дуга) проведено эмпирико-статистическое моделирование дискретных параметров биологического круговорота в островных бореальных лесах Северо-Западной Пацифики. Установлено, что темнохвойные и хвойно-широколиственные островодужные леса отличаются от своих внутриконтинентальных аналогов более резко выраженной стратегией создания максимальной биомассы, с высокой продуктивностью, сближающей их с субтропическими лесами. При этом исключительно большая доля зеленой массы в структуре продукционного процесса ведет к ускорению биологического круговорота, что способствует устойчивости лесных сообществ. Соответственно обеспечивается выживание островных лесов бореального пояса в неблагоприятных для них условиях «холодной» океаничности.

Ключевые слова: островные вулканические ландшафты, бореальные леса, фитомассы, продуктивность, биологический круговорот, тепловой баланс, эмпирико-статистические модели.

Surova N.A. Productivity and Heat Balance of Boreal Forests in South-Kuril Islands. – The empirical statistical models of the island-arc stage of continental biosphere development in the North-West Pacific have been created by the example of experimental testing area near the active Mendeleev Volcano on the Kunashir Island (the Kuril Insular Ridge). An exceptionally important backbone role of forest phytobiota in the establishment and development of young volcanic landscapes was demonstrated. The optimizing strategy program for the development of plant communities, which is aimed at the maximum biomass formation on forest island-arc landscapes, is much more marked compared to their zonal analogs on the neighboring continent. An exceptionally high percentage of green mass in the structure of production results in the acceleration of biological cycle as a factor of stability of forest community. All the above is conditioned by the domination of transpiration part in thermal balance and together with volcanic geotherms ensures the survival of insular "climatically unjustified" forests of the boreal Neo-Pacific under unfavorable conditions of "cold" oceanicity.

Key words: volcanic islands, forest island-arc ecosystems, productivity, productivity, biological cycle, heat balance, empirical-statistical modeling.

ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени уже накоплен достаточно обширный материал, характеризующий закономерности и условия формирования растительного покрова Курильских островов, а также соседних островных и окраинно-материковых территорий Северо-Западной Пацифики. Наряду с многочисленными описаниями даются общие аналитические оценки, направленные на познание глубинных процессов флоро- и фитогенеза в курильских бореальных лесах (Tatewaki, 1957; Воробьев, 1963; Бобров, 1980; Урусов, 1993; Pietsch et al., 2003;

Nakamura, Krestov, 2005; Крестов, 2006). Аналогичные геоботанические описания мы находим по другим экорегионам, в частности по о. Хоккайдо (Kato, 1952) и прибрежно-островным территориям Британской Колумбии (Pojar et al., 1987). При этом нередко используются количественные показатели организации растительных сообществ. Например, в работе (Kojima, 1991) даны климатические характеристики зоны сахалинской ели на о. Хоккайдо, установлено флористическое сходство основных типов леса, проведено их эдафотопическое ранжирование, получена схема взаимодействия лесных ценозов и почв.

Гораздо слабее изучена функциональная организация лесных сообществ островов в различных зональных условиях, в том числе продуктивность бореальных лесов. Функциональ-

Сулова Наталья Анатольевна, младший научный сотрудник лаборатории ландшафтной экологии, n_surova2014@mail.ru

ный анализ обычно ограничивается оценками аккумуляции питательных веществ в живой и мертвой фитомассе и их круговорота в различных зональных типах сообществ. В крупные обобщающих сводках (Базилевич, 1981, 1993; Базилевич, Титлянова, 2008) приведены отечественные и зарубежные данные по продуктивности наземных экосистем северного бореального пояса Тихоокеанского кольца. Характерны в частности примеры с пихтовыми, кедровыми и тсуговыми лесами о-ва Хоккайдо (Tsytsumi, 1971) и о-ва Ванкувер в Канаде (Keenan et al., 1993).

Однако все эти материалы характеризуют лишь крупные зонально-региональные черты функционирования лесного покрова островодужной Неопацифики, по терминологии (Сочава, 1980), и не дают достаточного представления о его структурно-функциональных связях. Последние могут быть вскрыты наиболее полно на *локальном (топологическом) уровне*, поскольку биогеоценозы как элементарные хорологические единицы биосферы составляют ее функциональное «ядро» и образуют истоки планетарных вещественно-энергетических круговоротов (Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов 1966; Сочава, 1974).

В настоящем сообщении представлен опыт изучения продуктивности и биологического круговорота бореальных лесных сообществ топологического уровня в островодужном секторе Азиатско-Тихоокеанского мегаэктона. Анализ проведен на примере стратовулкана Менделеева (абс. высота центрального конуса 850 м), расположенного в южной части о-ва Кунашир Курильской островной дуги и находящегося в состоянии пассивного вулканизма (геотермальной деятельности). Здесь на экспериментальном полигоне Менделеевского ландшафта в первой половине августа 1985 г. автором с сотрудниками была проведена крупномасштабная ландшафтно-экологическая съемка по методике, изложенной в (Коломыц, 2008), со сбором более чем 50 параметров структурно-функционального состояния лесных биогеоценозов на 32 пробных площадях.

ОБЪЕКТЫ

Остров Кунашир входит в Южно-Курильско-Хоккайдский округ и в Южно-Курильский район (Атлас Курильских..., 2009), с господством темнохвойно-широколиственных лесов, обогащенных южными восточноазиатскими элементами (*Magnolia hypoleuca*, *Quercus crispula*, *Q. Dentate*, *Acer tschonoskii*, *A. japonicum*, *Betula maximowicziana*, *Daphniphyllum humile*). В рай-

оне вулкана Менделеева сосредоточены весьма разнообразные во флористическом и ботанико-географическом отношении группировки растительности (Манько, Розенберг, 1970). На экспериментальном полигоне нами выделены следующие группы типов леса (рис. 1): 1) хвойно-широколиственные леса (XIII – $\uparrow\Phi$); 2) темнохвойные (елово-пихтовые) леса (ТХв –); 3) каменноберезово-еловые леса (КБЕ – $\uparrow\Phi$); 4) каменноберезовое криволесье с кедровым стлаником (КБКс – $\Psi\Phi$); 5) кедровый стланик, заросли (Кс – $\Psi\Psi$); 6) смешанные сообщества (каменная береза, ель, кедровый стланик) (БЕКс – $\Psi\Phi$).

Эти типологические единицы слагают достаточно хорошо выраженную высотную биоклиматическую поясность, несмотря на низкогорный характер вулканогенного рельефа. Самый нижний пояс вулкана и его окружения (до 200–250 м. абс.) образуют хвойно-широколиственные леса. Темнохвойные пихтово-еловые ассоциации занимают большую часть площади о-ва Кунашир, в том числе Менделеевского экорегиона. На вулкане они слагают следующий высотный пояс (до отметок 580–620 м), а в предгорьях нередко выходят к побережью, главным образом в тихоокеанском секторе ландшафта. Верхний лесной пояс представлен каменно-березовым криволесьем. Выше 670–700 м он сменяется подгольцовым поясом кедрового стланика.

Вторым исходным фактором дифференциации фитобиоты является циркуляционная макроэкспозиция склонов, создающая субмеридиональную биоклиматическую асимметрию Менделеевского ландшафта (и в целом островодужной системы Южных Курил). Асимметрия обусловлена влиянием теплого морского течения Соя на охотоморский макросклон и холодного Курильского течения – на макросклон тихоокеанский (Атлас Курильских..., 2009). В соответствии с этими климатическими контрастами проведено разделение Менделеевского ландшафта на два сектора – охотоморский (Ох, ЮЗ–З–СЗ–С экспозиции) и тихоокеанский (Т/о, СВ–В–ЮВ–Ю экспозиции). Первый сектор – более теплый и менее влажный, второй отличается повышенной «холодной» океаничностью. Суперпозиция двух отмеченных факторов создает высотно-экспозиционную зональность островодужной биоклиматической системы.

МЕТОДЫ

Использованы следующие функциональные параметры лесных сообществ, измеренные во время ландшафтно-экологической съемки, либо

дополнительно рассчитанные по полученным эмпирическим данным: 1) BL – общая живая надземная фитомасса, т/га; 2) PD_k – продукция скелетной массы деревьев и кустарников, т/га·год; 3) $PV_{д-к}$ – продукция зеленой массы деревьев и кустарников; 4) PG – продукция зеленой массы напочвенного покрова; 5) PV – общая продукция зеленой массы леса; 6) PC – общая продукция лесного фитоценоза (надземная + подземная).

Основные закономерности функционирования лесных экосистем Менделеевского ландшафта охарактеризованы по таксономическим (средневзвешенным по территории) нормам метаболических параметров, а также по их моносистемным (теоретико-информационным) и полисистемным (теоретико-множественным) моделям. Методика построения таких моделей изложена в (Андреев, 1980; Пузачекко, Скулкин, 1981; Коломыц, 1998). Получены нормированные коэффициенты сопряженности $K(A;B)$ явления A с фактором B (в каждой паре признаков) и графические модели частных коэффициентов связи групп типов леса с запасами фитомасс и продуктивностью, а также графы мер их отношений сходства (изоморфизма) N_{ij} и орграфы мер отношений включения J_{ij} , по этим функциональным характеристикам лесов. На основе мер отношений включения построены структурные схемы доминирования рассматриваемых лесных образований.

Исходя из этих схем, путем дополнительных расчетов (Коломыц, 1998) получены два интегральных параметра полисистемного экологического пространства лесов: 1) метаболические индексы лесных сообществ S_k^m , по которым выделены их экотипы, согласно (Одум, 1975), которые характеризуют общий уровень их функциональной организации; 2) показатель значимости G_k данной группы типов леса в отображении высотно-поясного вулканогенного геопространства и приобретения ими соответствующего запаса гомеостатичности.

Аналогичным образом построены теоретико-множественные модели комплексных показателей функционирования лесных экосистем, характеризующие созидательную и частично детритную ветви малого биологического круговорота. Такими показателями являются (Одум, 1975; Перельман, 1975): 1) коэффициент оборота надземной фитомассы $KR = PV / BL$; 2) производный от него аллометрический коэффициент $KA = \log PV / \log BL$; 3) подстилочно-опадный индекс $KY = ML / PV$, где ML – масса лесной подстилки. Параметр KR является показателем эффективности автотрофного биогенеза, своего рода КПД лесного фитоценоза. Ал-

лометрический коэффициент как инвариантный параметр служит объективным критерием выделения коренных зональных типов биогеосистем, с фоновой нормой их метаболизма.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика продуктивности и биологического круговорота. Бореальные и суббореальные леса о-ва Кунашир, как и вся Южно-Курильская гряда, отличается от лесов внутриконтинентальных территорий более высокой био- продуктивностью и аномальным накоплением живого органического вещества (Базилевич, 1981; Базилевич, Титлянова, 2008). Наши эмпирические данные согласуются с этими представлениями (табл. 1; рис. 2). Хвойно-широколиственные леса низменных предгорий острова обладают такими запасами надземной живой фитомассы (таксономическая норма $BL \geq 340$ т/га), которые считаются максимальными для Северо-Западной Пацифики (около 300 т/га) и даже превышают данный максимум. В наиболее продуктивных сосново-дубово-липовых лесах Приокско-Террасного заповедника, находящегося на юге подтаежной зоны Русской равнины, таксономическая норма $BL = 376$ т/га, а в кедрово-широколиственных лесах бореального экотона Нижнего Приамурья она едва достигает 240 т/га (Коломыц, 2015). Кунаширские пихто-ельники нижнего высотного яруса (250–500 м) по параметру $BL = 215–230$ т/га не уступают темной хвойным лесам о. Хоккайдо, Сахалина и Приморья, где значения BL колеблются от 130–150 до 230–280 т/га (Tsutsumi, 1971; Базилевич, 1981).

Еще более значительно превышение по годовичному производству фитобиоты. Подчеркнем *в целом феноменально высокую продуктивность южнокунаширских хвойно-широколиственных и пихтово-еловых лесов.* Таксономическая норма $PC > 24–26$ т/га·год (см. табл. 1), с максимальными значениями, достигающими 35–40 т/га·год (см. рис. 1). Эта норма превышает производительность умеренных хвойных и смешанных лесов Приморья, Маньчжурии и Северо-Восточного Китая, где величина общей продукции находится в пределах 11–18 т/га·год, редко достигая 21–24 т/га·год. В южной тайге Западной и Восточной Сибири, она составляет от 2,5 до 7,1 т/га·год (Базилевич, Титлянова, 2008). В хвойно-широколиственных лесах Нижнего Приамурья средние значения $PC = 8,5–9$ т/га в год, а на бореальном экотоне Волжского бассейна – около 11–12 т/га·год. Близкие к Южному Кунаширу значения продуктивности (в среднем от 7–10 до 20–25 т/га·год) имеют только широколиствен-

ные и хвойные леса о-вов Хонсю и Хоккайдо (Kato, 1952; Tsutsumi, 1969).

Таким образом, «запрограммированность» стратегии развития растительных сообществ на создание максимальной биомассы (Сочава, 1978, с. 47) в лесных экосистемах островной Неопацифики выражена гораздо сильнее, неже-

ли в их зональных аналогах на соседнем материке. По особенностям структуры и функционирования наземные экосистемы Тихоокеанского кольца представляют «... особый класс совокупностей природных образований» (Базилевич, 1981, с. 208).

Таблица 1

Таксономические нормы фитомасс, продуктивности и комплексных параметров биологического круговорота (КПБК) в группах типов леса Менделеевского вулканического ландшафта

Фитомассы, продуктивность и КПБК	Группы типов леса (см. в тексте)					
	ШХ ↑↓	ТХв ↑↑	КбЕ ↗↑	БКс ↘↓	Кс ↘↘	КсбЕ ↗↘↑
<i>BL</i>	340.70	223.75	163.60	89.59	89.70	135.00
<i>PG</i>	11.16	14.95	11.75	8.62	4.18	14.19
<i>PD</i> _{д-к}	9.52	8.14	5.72	3.81	3.16	3.86
<i>PV</i> _{д-к}	3.99	3.21	2.41	1.83	1.62	1.94
<i>PD</i> _{д-к} + <i>PV</i> _{д-к}	13.51	11.35	8.13	5.64	4.78	5.80
<i>PV</i> _{об}	15.15	18.16	14.16	10.45	5.80	16.13
<i>PC</i>	24.67	26.30	19.88	14.26	8.96	19.99
<i>KR</i>	0.072	0.118	0.122	0.159	0.100	0.149
<i>KA</i>	0.467	0.536	0.520	0.523	0.488	0.566
<i>KY</i>	1.68	0.54	1.31	0.46	5.95	0.46

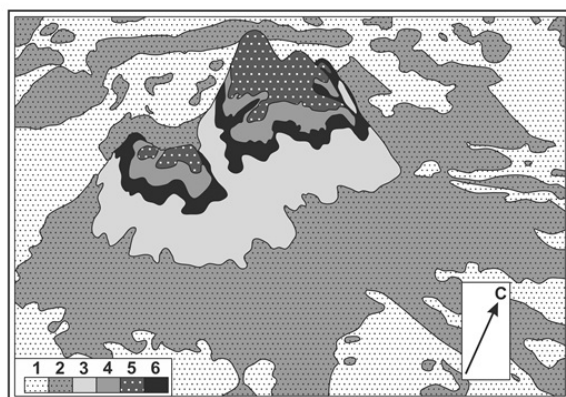


Рис. 1. Карта групп типов леса Менделеевского вулканического ландшафта. Рассчитана и составлена Л.С. Шарой

Условные обозначения см. в тексте

Реализация принципа максимальной продуктивности, т.е. достижения наибольшего КПД фитоценоза, возможна лишь при благоприятных условиях абиотической среды. Уже сам этот факт противоречит представлению о том (Иванова, 2005), что зональные типы растительных формаций на островах Северо-Западной Пацифики существуют при весьма ограниченных теплоэнергетических ресурсах. Далее, для достижения максимальной продуктивности в растительном сообществе необходимо гармоничное сочетание функций фотосинтеза и дыхания (Тооминг, 1984). Правомер-

но допустить наличие такой достаточно оптимальной взаимосвязи в функционировании изучаемых лесных сообществ. Соответственно можно полагать достаточно высокую степень адаптации этих фитоценозов к условиям экстраординарной океанической среды. Это обеспечивает их выживание, а также повышает способность к эволюционным преобразованиям. Как известно (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), адаптация лежит в основе всех форм эволюции экосистем, и данный механизм неизменно срабатывал в критические эпохи истории биосферы (Будыко, 1984).

Выделяются две основные черты распределения в Менделеевском экорегионе запасов живой надземной фитомассы и продуктивности лесов (см. рис. 2): 1) общее снижение этих показателей с абсолютной высотой и 2) доминирование охотоморского сектора над тихоокеанским по высотно-поясным значениям *BL* и *PC*. Первое явление логично объясняется биоклиматической высотной поясностью. Во втором же явлении проявляются как циркуляционно-экспозиционная зональность, наиболее благоприятная для фитобиоты охотоморского сектора (см. выше), так и преобладающее в этом же секторе положительное воздействие вулканических геотерм на термоэдафотопы и соответствующее лесообразование (Коломыц, 2015 а).

Отличительные особенности бореальных лесов молодого вулканогенного ландшафта

Неопацифики состоят не только в общих величинах фитомасс и продуктивности, но и в самой *структурой продукционного процесса* (рис. 3). Особенно высока здесь продукция зеленой массы напочвенного покрова (*PG*), где значительную долю составляют крупнотравье (*Filipendula kamchatica*, *Senecio cannabinifolius*, *Petasites amplus*, *Cirsium weyrichii*, *Angelica ursine* и др.) и заросли курильского бамбука (*Sasa kurilensis*), образующие известное явление приокеанического травяного гигантизма. Для южнокунаширских хвойно-широколиственных лесов продукция зеленой массы травостоя *PG* в таксономической норме превышает 11,0 т/га·год, с максимумом до 28,0 т/га·год. Это составляет около 44% производимой общей надземной фитомассы, в то время как производство скелетной массы деревьев и кустарни-

ков (*PD*) не превышает 40%. Еще больший разрыв в данных параметрах (61% против 32%) имеют темнохвойные леса. В целом доля фотосинтезирующей зеленой массы в бореальных и суббореальных лесах Менделеевского экорегиона составляет 60–70% от общей надземной продуктивности. Между тем, средние и максимальные значения *PG* в окраинно-материковом Нижнем Приамурье находятся в пределах соответственно 0,5–1,3 и до 3,4 т/га·год, а во внутриконтинентальном Приокско-террасном заповеднике – 5,5–7,5 и до 10,5 т/га·год. При этом резко снижается доля общей зеленой массы, которая составляет в первом случае от 33–36% до 42–47%, а во втором – от 38–40% до 46–49% достигая 61% лишь в сосново-липово-дубовых лесах.

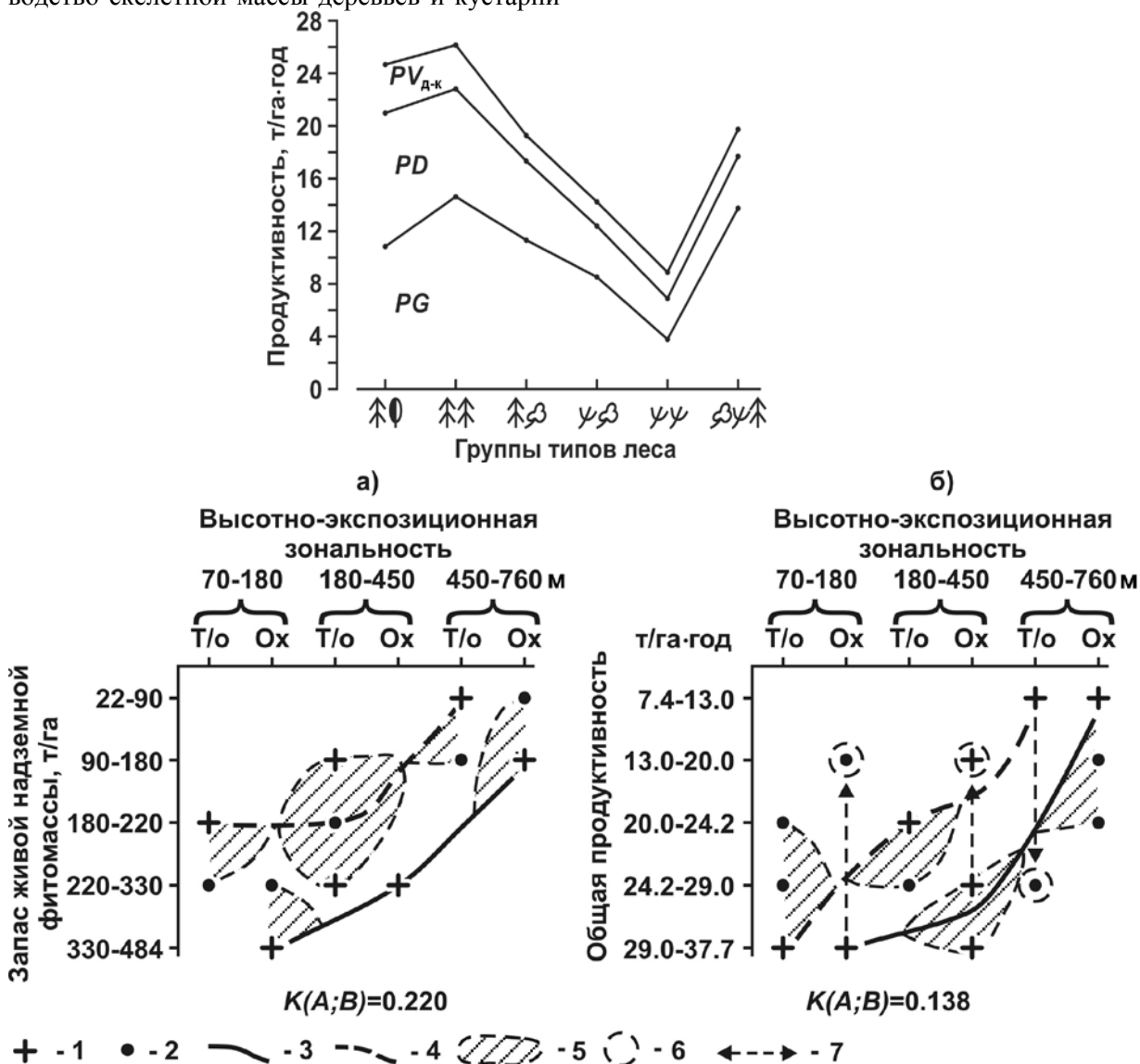


Рис. 2. Распределение запасов фитомасс и продуктивности лесов по трем ступеням абс. высот в охотоморском (Oх – 1) и тихоокеанском (T/o – 2) секторах Менделеевского экорегиона 1 – экологический доминант; 2 – «размытая» часть экологической ниши; 3 и 4 – траектории, соединяющие экологические доминанты соответственно для охотского и тихоокеанского секторов; 5 – пространство экологической ниши; 6 – анклав; 7 – высотный интервал дробления экологических доминантов

Как видим, в бореальных лесах островодужного сектора Неопацифики автотрофный биогенез направлен главным образом на производство фотосинтезирующей массы, идущей ежегодно в опад. Это дает толчок существенному ускорению биологического круговорота и соответствующему усилению функциональной устойчивости лесного биогеоценоза (Коломыц, 2008), что и подтверждается значениями комплексных параметров метаболизма (см. табл. 1). Южнокунаширские суббореальные и бореальные леса имеют достаточно высокие значения годичного оборота надземной органики (в норме $KR = 0,044-0,036$). В окраинноматериковом Нижнем Приамурье аналогичные лесные биогеоценозы имеют норму данного параметра $0,023-0,040$, а на бореальном экотоне Среднего Поволжья – только $0,017-0,030$.

Весьма показателен также подстилочноподный индекс KY , служащий, как известно (Одум, 1975), основным пропускным каналом метаболических процессов в лесной экосистеме. Островные бореальные и суббореальные леса существенно отличаются от своих внутриматериковых аналогов гораздо более оптимальным соотношением прихода и расхода мертвой органики в лесной подстилке, о чем свидетельствуют относительно низкие значения параметра KY (в таксономической норме $0,21-0,44$ до $1,68-2,08$ лет против $6,42-7,95$ лет, например, в Приокско-террасном заповеднике). Пропускная способность данного канала возрастает в суббореальных лесах в $1,7-2$ раза, а в бореальных – в $8-10$ раз.

Таким образом, экстразональные, т.е. выходящие за рамки внутриматериковых зональных норм, показатели продуктивности и биологического круговорота в бореальных лесах молодых островодужных ландшафтов свидетельствуют о *высокоэффективной работе их почвенно-биотического ядра*. Интенсификация метаболизма направлена на обеспечение функциональной устойчивости и структурного развития лесных сообществ в условиях крайне неблагоприятной для лесообразования холодной в целом океаничности климата Северо-Западной Пацифики. Это позволяет живой надземной фитомассе достичь значений, приближающихся к максимуму в западных внутриконтинентальных экорегионах. Такова, по-видимому, одна из важнейших закономерностей региональной функциональной организации лесного покрова в островодужном секторе Азиатско-Тихоокеанского мегаэктона.

Высотно-поясная структура функционального фитоценологического пространства. Наиболее общей чертой этого пространства

является его высокая дифференцированность, автономность метаболических процессов в различных группах типов леса. Орграфы отношения включения (рис. 4, б) представлены слабыми связями, при отсутствии связей толерантности, необходимых для формирования типологического ядра данной системы. Исключительно большое значение критического порога неразличимости ($Z_{\text{крит}} = 1$) означает весьма высокий нижний предел мер включения элементов системы, при котором еще сохраняется ее функциональное единство (Андреев, 1980). Для сравнения отметим, что в Нижнем Приамурье параметр $Z_{\text{крит}} = 0,975$, а лесах Волжского бассейна он снижается до $0,942-0,937$ (Коломыц, 2008, 2015). Функциональное фитоценологическое пространство молодого островодужного ландшафта остается еще весьма раздробленным, со слабо выраженными латеральными взаимодействиями между отдельными фрагментами природно-территориальной мозаики. Это свидетельствует о сравнительно низком уровне пространственной организации данной экосистемы, с отсутствием по существу ее типологического ядра, которое обеспечивало бы ей качественную определенность.

По запасам надземной фитомассы BL предгорно-равнинные хвойно-широколиственные леса резко отличаются от всех других лесных образований Менделеевского ландшафта (рис. 4, I а). Среднее значение их мер сходства $N_{ik} = 0,58$. Характерно также их слабо связанное положение субмакроболитов в структурных схемах доминирования не только по фитомассе, но и по общей продуктивности (рис. 4, II б; 4, III б), что свидетельствует об определенной уникальности этих суббореальных лесных образований, их функциональной обособленности от общего высотно-зонального биоклиматического пространства данного экорегиона. Хотя мера сходства хвойно-широколиственных лесов с соседними пихто-ельниками по BL и PC достигает соответственно $0,80$ и $0,94$, их взаимные отношения включения отсутствуют, т.е. они не выстраиваются в соподчиненный ряд автотрофного биогенеза.

При подъеме по склонам вулканического купола в соответствии со сменой климатических условий происходит общее снижение BL и PC , а также парциальных характеристик продуктивности: скелетной древесно-кустарниковой, зеленой общей и травянистого покрова (см. табл. 2). Тем не менее, по продуктивности бореальные лесные сообщества предгорий, нижнего и среднего ярусов низкогорий вулкана Менделеева имеют гораздо больше

сходства (рис. 3, II a), нежели по запасам фито- масс.

Таблица 2

Менделеевский экорегион. Меры гомеостатичности (G_k) и структурно-метаболические индексы (S^m_k) различных групп типов леса

Параметры		Группы типов леса					
		⌒⌒	⌒⌒⌒	⌒⌒⌒	⌒⌒⌒	⌒⌒⌒	⌒⌒⌒⌒
Живые фитомассы	G_k	0.324	0.343	0.250	0.180	<u>0.108</u>	0.254
	S^m_k	1.18	1.36	1.08	0.74	<u>0.55</u>	1.09
Продуктивность	G_k	0.327	0.333	0.218	0.167	<u>0.103</u>	0.249
	S^m_k	1.25	1.33	1.00	0.75	<u>0.582</u>	1.09
Биологический круговорот	G_k	<u>0.111</u>	0.155	0.231	0.275	<u>0.111</u>	0.347
	S^m_k	<u>0.70</u>	0.90	1.00	1.20	0.70	1.50

Примечание. Выделены метаболические экотипы лесных сообществ: 1) макроболиты и субмакроболиты – жирным шрифтом соответственно с подчеркиванием и без него; 2) микроболиты и субмикроболиты – курсивом соответственно с подчеркиванием и без него. Мезоболиты оставлены без выделения. Остальные обозначения см. в тексте.

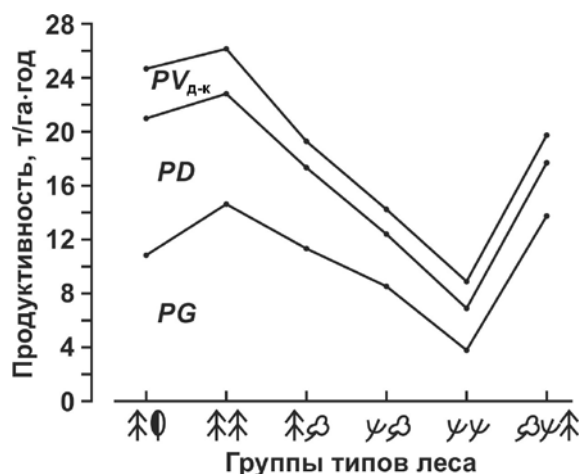


Рис. 3. Распределение продуктивности зеленой массы напочвенного покрова (PG), массы древесины (PD) и зеленой массы деревьев и кустарников ($PV_{д-к}$) в различных группах типов леса

Уступая существенно по запасам живой надземной органики и незначительно по производству древесно-кустарниковых фитомасс суббореальным лесам (см. табл. 1), темнохвойнолесные сообщества продуцируют наибольшее количество зеленой массы травостоя и в целом по суммарной продуктивности занимают лидирующее положение макроболитов. Судя по значениям метаболического индекса S^m_k и меры гомеостатичности G_k , они в наибольшей степени отображают высотно-зональное пространство Менделеевского экорегиона (рис. 4, I б; табл. 2) и их суммарный продукционный процесс обладает максимальной устойчивостью.

В среднем и верхнем ярусах вулканического купола, где на абс. высотах 500–600 м происходит смена темнохвойных пород каменной березой с кедровым стлаником, живая надземная фитомасса имеет примерно такие же средние значения BL (90–110 т/га), что и в предгорном поясе Центральной Камчатки, находящегося у северной границы бореального пояса. Минимальными значениями надземной фитомассы и ее годичной продукции отличается пояс кедрового стланика (см. табл. 2). Исключительно высокая близость по запасам фитомассы каменноберезового криволесья и кедровых стлаников ($N_{ik} = 0,98$), а также их существенный отрыв от суббореальных и бореальных лесов по продуктивности (см. рис. 4, I a) свидетельствуют о функциональном единстве этих фитоценологических групп, образующих, как можно полагать, общую охотско-берингийскую биоклиматическую систему подгольцового пояса.

Оби эти фитоценологические группы имеют весьма слабое сходство с лежащими ниже горными пихто-ельниками ($N_{ik} = 0,52–0,58$), однако более высокая близость к ним каменноберезово-еловых лесов ($N_{ik} = 0,70–0,72$) указывает на буферный характер последних, переходный от темнохвойнолесного пояса к субальпийскому. Характерна при этом достаточно тесная связь этих бинарных буферных сообществ по запасам фитомассы с другой более сложной (тернарной) буферной группой – кедровостланиково-березово-еловой (см. рис. 4, I a; 4, II, a), которая так же формируется у верхней границы темнохвойного пояса.

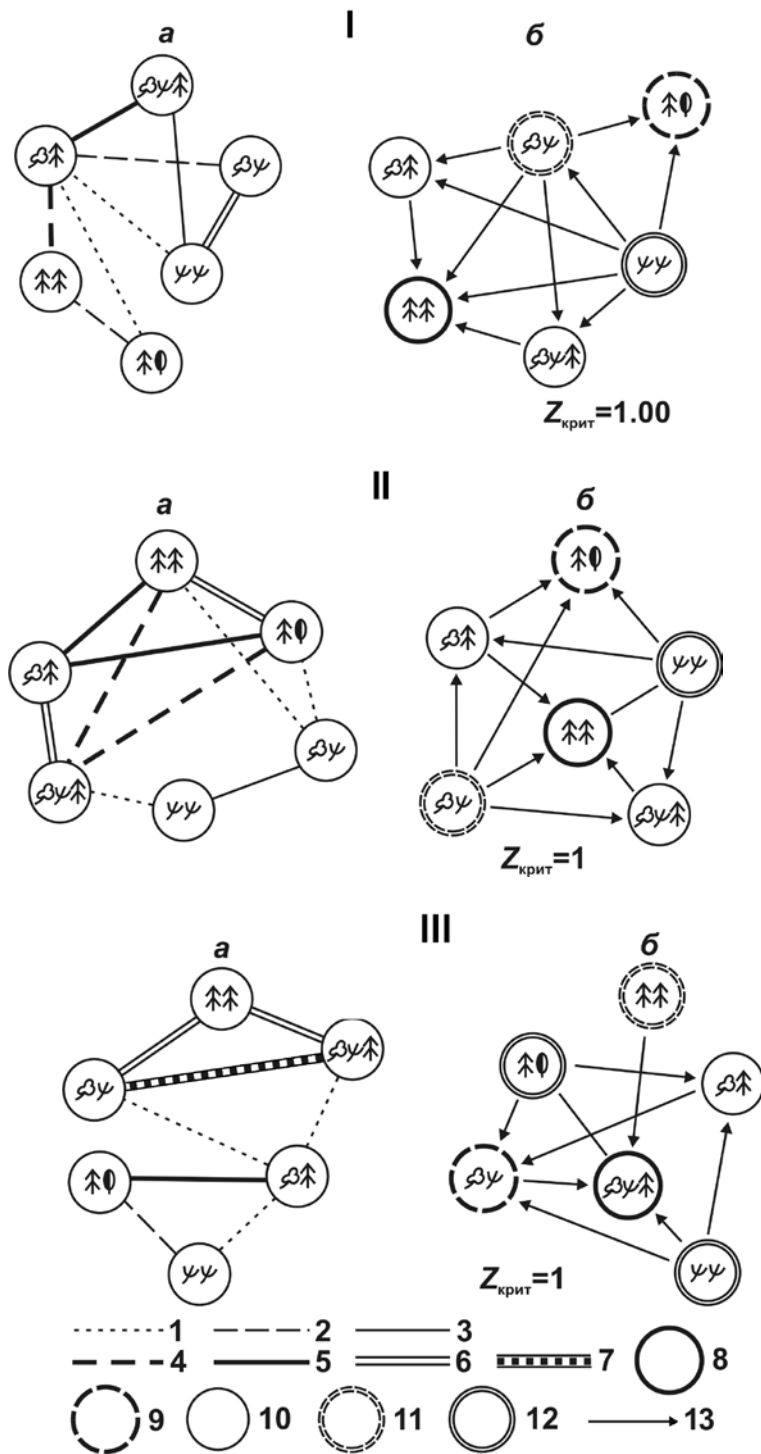


Рис. 4. Схемы нетранзитивных отношений между группами типов леса Менделеевского вулканического ландшафта по запасам фитомасс (I), годичной продуктивности (II) и биологическому круговороту (III): графы отношений сходства (а) и оргграфы отношений доминирования (б)

Меры сходства: 1 – 0,66–0,70; 2 – 0,71–0,75; 3 – 0,75–0,80; 4 – 0,81–0,85; 5 – 0,86–0,90; 6 – 0,91–0,95; 7 – 0,96–1,00. Экотипы лесных сообществ: 8 – макроболиты; 9 – субмакроболиты; 10 – мезоболиты; 11 – субмикроболиты; 12 – микроболиты. 13 – направление включения.
 $Z_{\text{крит}}$ – критический порог неразличимости объектов

В отличие от автотрофного биогенеза, который охарактеризован запасами фитомасс и продуктивностью, малый биологический круговорот имеет свои, существенно иные законо-

мерности отношений сходства (изоморфизма) и доминирования лесных фитоценозов. Прежде всего, отмечается гораздо более контрастное распределение метаболизма по группам типов

леса, о чем свидетельствует сильно разреженный граф мер сходства (рис. 4, III а). Параметр N_{ik} колеблется от 0,41 до 0,99, с основным диапазоном 0,56–0,92. Это говорит о резко выраженной неоднородности механизмов биологического круговорота. При этом хвойно-широколиственные и темнохвойные леса находятся на разных «полюсах» этой контрастности: их $N_{ik} = 0,62$ – ниже принятого нами уровня минимального сходства. В структурной схеме доминирования они так же, как и по продуктивности, имеют бинарные отношения ниже порога неразличимости $Z_{крит}$ (рис. 4, III б). Налицо явное расхождение в механизмах метаболизма этих двух фитоценологических групп, составляющих функциональное «ядро» Менделеевского вулканического ландшафта.

В противоположность сказанному привлекает внимание высокоизоморфная триада связей горных пихто-ельников, каменноберезового криволесья и наиболее сложных буферных кедровостланиково-березово-еловых сообществ ($N_{ik} = 0,92$). По нашим наблюдениям, тернарная буферная КсБЕ полоса возникла у верхней границы темнохвойнолесного пояса в результате трансгрессии ели и пихты в вышележащие по склону каменные березняки. По биологическому круговороту эти леса имеют весьма высокий изоморфизм с березовым криволесьем ($N_{ik} = 0,92$). Очевидно, приобретя уже определенные структурные черты темнохвойнолесного пояса, они еще сохранили функциональные свойства каменных криволесных березняков. Будучи мезоболитами по продуктивности, они выходят в доминанты-макроболиты по скорости биологического круговорота (см. рис. 4, III б). В данном спектре фитоценологических групп эти наиболее сложные буферные образования оказываются, по-видимому, прогрессивно развивающимися, что придает им, судя по значениям параметров S_k^m и G_k , максимальную функциональную устойчивость. Следуя положению о функциональных критериях эволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), можно полагать, что *буферные кедровостланиково-березово-еловые леса, обладающие наиболее интенсивным и устойчивым метаболизмом, стоят на передовом рубеже эволюционного прогресса* в лесном покрове Менделеевского экорегиона.

Таким образом, автотрофный биогеоз и малый биологический круговорот представляют собой два качественно различных аспекта функционирования островных лесных экосистем, со своими метаболическими параметрами, которые дополняют друг друга, давая более полное представление о сложной системе

функциональной организации лесного покрова молодого вулканического ландшафта.

Вулканогенный ландшафт с «климатически неоправданными» лесами. Находясь на юге бореального пояса, Менделеевский вулканический ландшафт, равно как и все ландшафты Южных Курил, принадлежит к подтаежному (переходному к суббореальному) типу и дальневосточному подтипу (Исаченко, 1985). Аналогии менделеевских хвойно-широколиственных и темнохвойных лесов широко распространены на Сахалине, в Нижнем и Среднем Приамурье, а также в Северном и Среднем Сихотэ-Алине. Однако южнокурильские островодужные подтаежные ландшафты резко отличаются от своих материково-островных и континентальных аналогов как более низкими температурами вегетационного периода, так и особенно большим количеством осадков, что создает в Пацифическом секторе Тихоокеанского мегаэктона исключительно высокие коэффициенты атмосферного увлажнения, по существу несопоставимые с коэффициентами территорий Приамурской Субпацифики (табл. 3).

Общая высокая океаничность климата Курильских островов смещает далеко на юг южную границу бореального пояса на их равнинных участках (Марков, 1980), а также снижает границы высотных поясов в горах, о чем у же подробно говорилось.

Обратим внимание, прежде всего, на существенную разницу в температурах вегетационного периода – главном критерии, по которому определяется принадлежность данной растительной формации к тому или иному биоклиматическому поясу. На равнинных и в предгорных широколиственных и хвойно-широколиственных крупнотравных лесах бассейнов Среднего Амура и Уссури средняя температура воздуха самого теплого месяца составляет 19,5–21,0° (ст. Дальнереченск, Неран, Журавлевка, Картун и др.), что на 3,5–5,0° выше, чем в аналогичных формациях в равнинно-предгорном ярусе вулкана Менделеева (см. табл. 3). Подтаежные леса южного Кунашира, имеющие значительную примесь неморальных элементов и даже субтропических реликтов, по суммам биологически активных температур (1140–1610°) находятся в условиях северной темнохвойной тайги Евразии, согласно климатическим ареалам природных экосистем (Базилевич и др., 1986), т.е. должны располагаться по существу у северной границы бореального пояса. На 1,5–2,5° холоднее летняя приземная атмосфера в низкогорных темнохвойных неморальнотравяных лесах Менделеевского ландшафта по сравнению с их среднегорными фитоценологи-

ческими аналогами в Буреинском и Баджалском хребтах по левобережью Среднего Амура (ст. Улунга, Ирумка, см. табл. 3).

Таблица 3
Гидротермические характеристики лесных экорегионов бореального пояса на Тихоокеанском мегаэктоне Северной Евразии

Метеостанция (абс. высота, м)	Гидротермические характеристики *)				
	$t_{VII-VIII}$	$\sum t \geq 10^\circ$	E_0 , мм	$r_{год}$, мм	$K_{увл}$, л
Суббореальные ландшафты					
Хабаровск (87)	21.1	2672	755	657	0.87
Комсомольск-на-Амуре (21)	20.0	2413	650	577	0.89
Журавлевка (215)	19.8	2366	633	879	1.39
Бореальные южнотаежные ландшафты					
Терней (27)	17.4	1802	463	939	2.03
Южно-Сахалинск (23)	17.3	1779	457	870	1.90
Южно-Курильск (23)	15.8	1426	390	1255	3.22
Бореальные среднетаежные ландшафты					
Улунга (763)	16.3	1544	409	759	1.85
Поронайск (3)	15.8	1426	390	1027	2.63
Курильск (38)	15.3	1309	373	1108	2.97
Суббореальные ландшафты					
Уруп (73)	11.1	322	360	1230	3.42
Симушир (26)	10.4	157	379	1706	4.50

*) $t_{VII-VIII}$ – средняя температура самого теплого месяца, °С;
 $\sum t \geq 10^\circ$ – сумма биологически активных температур, °С; E_0 – годовая испаряемость; $r_{год}$ – годовое количество осадков; $K_{увл}$ – коэффициент увлажнения Высоцкого-Иванова.

Суммы температур (1000–1430°) также отбрасывают менделеевские пихто-ельники в климаареалы северотаежных ельников. Наконец, сообщества субальпийских кедровых стлаников в верхнем низкогорном ярусе вулкана Менделеева по $\sum t \geq 10^\circ = 950-1070^\circ$ сближа-

ются с равнинной евразийской лесотундрой, однако находятся на более низком теплоэнергетическом уровне, нежели их высокогорные субальпийские аналоги в хр. Дуссе-Алинь, в верховьях р. Буреи ($\sum t \geq 10^\circ = 1260^\circ$, ст. Софийский Прииск).

С другой стороны, своими весьма высокими значениями коэффициента увлажнения (см. табл. 3) о. Кунашир существенно отличается не только от упомянутых окраинно-материковых регионов с аналогичными лесными формациями, но и от соседних островных территорий – например, бореального Южного Сахалина и суббореального о. Хоккайдо (в Саппоро $K_{увл} = 1,44$). Близкий к нему уровень атмосферного увлажнения имеют южные субтропические острова Японии ($K_{увл} = 2,90-360$) и черноморские субтропики Закавказья (в Батуми $K_{увл} = 3,14$).

Итак, атмосферные гидротермические условия территории хвойно-широколиственных и темнохвойных лесов Менделеевского вулканического ландшафта не соответствует климатическим нормам, свойственным их окраинно-материковым формациям-аналогам. Эти типы лесных сообществ являются как бы *климатически неоправданными*, экстразональными, пришедшими из более южных природных зон с более высоким теплоэнергетическим уровнем и более низкими коэффициентами увлажнения.

Структура теплового баланса бореальных лесов островодужной Неопацифики. Как известно, одной из характерных географических закономерностей Северо-Западной Пацифики является общее снижение границ климатических поясов и природных зон на юг по сравнению с соседними материками, с одновременным меридиональным растяжением самих поясов и зон, что объясняется в первую очередь недостатком теплоэнергетических ресурсов, которые оцениваются, как правило, по температуре вегетационного периода (Будыко, 1977; Марков, 1980; Иванов, 2005). Приведенные в табл. 3 и 4 цифры как будто подтверждают данное положение, однако причины этого кроются в гораздо более сложных ландшафтно-геофизических процессах. Дело в том, что снижение температуры вегетационного периода на островах оказывается значительно большим, чем уменьшение суммарной солнечной радиации и радиационного баланса (B). Так, по сравнению с южнотаежными и лесостепными районами Забайкалья на о-ве Кунашир величина B за период май–сентябрь снижается на 4–11%, а температура самого теплого месяца – на 16–21%. На Южном Сахалине радиационный баланс почти такой же, как и в Среднем При-

амуре и значительно выше, чем в Центральном и Южном Забайкалье, тем не менее летняя температура на острове снижается по сравнению с этими регионами соответственно на 4,2° и 3,1°. В целом при одном и том же радиационном балансе вегетационного периода разница в

средней температуре самого теплого месяца между окраинно-материковым, а также внутриконтинентальным секторами и сектором островным Азиатско-Тихоокеанского мегаэктона составляет около 3,0–3,5° (рис. 5).

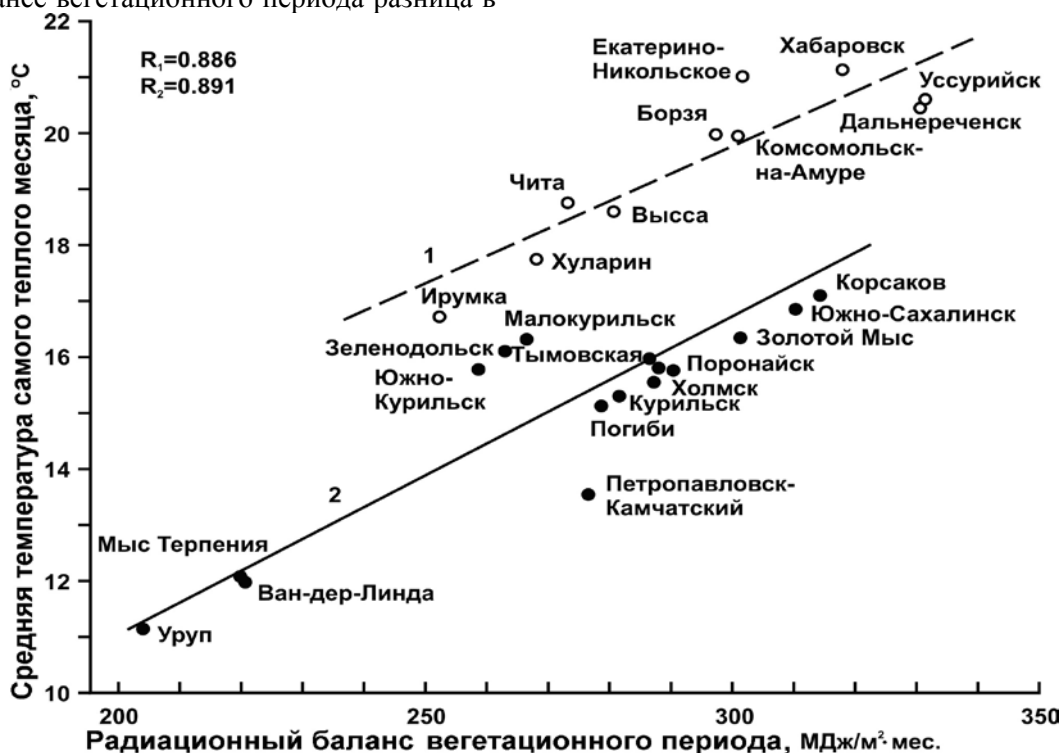


Рис. 5. Корреляционные связи средней температуры самого теплого месяца с радиационным балансом вегетационного периода

Долготные секторы Азиатско-Тихоокеанского мегаэктона: 1 – окраинно-материковый (Субпацифика – Нижнее Приамурье, Приморье) и внутриконтинентальный (Палеопацифика – Центральное и Южное Забайкалье, Среднее Приамурье); 2 – островной и полуостровной (Неопацифика – Курильские острова, Южный Сахалин, Южная Камчатка). Приведены названия метеостанций

Таблица 4

Сопоставление радиационно-термических параметров внутренних, окраинных и островных территорий Азиатского материка в южной части умеренного пояса

Регион (метеостанция)	Энергетические параметры, МДж/м ² ·мес. и °С		
	Q	B	t _{VII-VIII}
Южное Забайкалье (Борзя)	515	297	20.0
Центральное Забайкалье (Чита)	540	268	18.8
Среднее Приамурье (Хабаровск)	633	318	21.1
Сахалин (Южно-Сахалинск)	451	310	16.9
Кунашир (Южно-Курильск)	450	169	15.8

Примечание. Q и B – соответственно суммарная радиация и радиационный баланс. Эти параметры взяты для горизонтальной поверхности при средних условий облачности; рассчитаны за период май–сентябрь. t_{VII-VIII} – средняя температура самого теплого месяца (°С).

Подобный контраст в соотношении радиационного и термического параметров обусловлена секторными различиями в структуре расходной части теплового баланса – главным об-

разом в затратах остаточной радиации на эвапотранспирацию и турбулентный теплообмен (последний как раз и определяет температуру приземного слоя воздуха). Как известно, при

достаточном и избыточном атмосферном увлажнении суммарное испарение с поверхности сомкнутого растительного покрова представлено на 65–70% и более транспирацией

(Будаговский, 1964; Раунер, 1972), которая является необходимым условием накопления биомассы (Сочава, 1978).

Таблица 5

Затраты радиационной энергии в лесных сообществах окраинно-материкового и островодужного экорегионов на транспирацию в процессе создания массы травостоя, общей зеленой массы и суммарной годичной продукции

Энергетические параметры, МДж / м ²		Экорегионы (экспериментальные полигоны) и группы типов леса				
		Нижнее Приамурье (Комсомольский заповедник)			О-в Кунашир (Вулкан Менделеева)	
		Кедрово-широколиственная	Елово-широколиственная	Пихтово-еловая	Темнохвойно-широколиственная	Пихтово-еловая
Суммы месячных значений баланса за вегетационный период		2357	2357	2422	2031	2077
Затраты энергии на создание	массы травостоя	34	42	53	672	864
	общей зеленой массы	447	404	269	1184	1095
	общей фитомассы	670	610	348	1440	1520

Примечание. При расчетах использованы данные актинометрических наблюдений на метеостанциях Хабаровск и Южно-Курильск, переводные коэффициенты радиационного баланса при переходе от поля (площадки метеостанции) к лесу (Раунер, 1972), а также транспирационные коэффициенты для различных древесных пород (Руднев, 1984).

Отмеченная выше экстремально высокая продуктивность бореальных лесов островодужного ландшафта должна быть обеспечена повышенными затратами тепла на транспирацию. В табл. 5 представлены результаты расчетов таких затрат для двух экорегионов (Нижнего Приамурья и юга о. Кунашир) по сопоставимым лесным равнинно-предгорным сообществам. При незначительной в общем разнице в радиационном балансе контрасты в затратах тепла на транспирацию между сообществами-аналогами и в целом между экорегионами оказались просто поразительными. В Нижнем Приамурье эти затраты для кедрово- и елово-широколиственных лесов составляют соответственно 26–28% и 17–19% от радиационного баланса вегетационного периода, а для пихтоельников снижается до 14% и 7%. В смешанных и хвойных лесах бореального экотона Волжского бассейна величина продуктивной транспирации составляет 260–300 мм (Коломыц, 2005), с энергетическим эквивалентом 650–750 МДж/м², что достаточно близко к Нижнему Приамурью (см. табл. 5). В островодужном же экорегионе для темнохвойных и смешанных лесов транспирационная доля расходов остаточной радиации достигает 71–73% по общей продукции и 52–58% по зеленой массе. Еще более высоки контрасты в затратах тепла на производство зеленой массы напоч-

венного покрова (33–42% против 1–2%), что и создает явление гигантизма в травостое наземных экосистем островной Неопацифики.

При таких аномально высоких затратах радиационной энергии на транспирацию существенно уменьшается доля турбулентного теплообмена земной поверхности с атмосферой, что и вызывает понижение температуры вегетационного периода, с соответствующими изменениями зональных гидротермических параметров в Неопацифическом секторе и с упомянутым выше сдвигом зональных границ на юг. Однако расхожее представление о снижении широтно-зональных норм теплоэнергетических ресурсов в Северо-Западной Неопацифике, основанное на температурных показателях, по видимому, нуждается в корректировке, с учетом структуры расходных статей теплового баланса. По этой структуре внутриконтинентальные и даже окраинно-материковые территории существенно отличаются от территорий островных океанических. В противном случае невозможно объяснить кажущееся парадоксальное явление – аномально высокую продуктивность природных экосистем островной Неопацифики при относительно низкой температуре вегетационного периода, которая выдается за показатель «теплоэнергетических ресурсов». Таким показателем следует считать, несомненно, сам радиационный баланс.

Итак, можно выделить два основных мегатипа структуры теплового баланса наземных экосистем – материковый и океанический. Эти типы достаточно резко различаются соотношениями двух основных составляющих расходной части баланса, а именно эвапотранспирации и турбулентного теплообмена. Контрастное сочетание условий радиационного и термического режимов влечет за собой важные экологические следствия. Существенное сокращение на островах Северо-Западной Пацифики доли остаточной радиации на турбулентный теплообмен приводит к снижению температур деятельной поверхности и приземного слоя воздуха, на фоне чего возникают критические термоэдафотопы для тех или иных растительных сообществ (Будыко, 1977). Абиотическая среда становится территориально более контрастной. Соответственно формируется определенное структурное и функциональное разнообразие региональных и локальных гео(эко-)систем в рамках одних и тех же фоновых (зональных) условий. Подобное биогеоценотическое разнообразие определяется тем, что местные геоморфологические и эдафические факторы в различной степени преломляют структуру расходной части теплового баланса: уменьшают расходы тепла на турбулентный теплообмен и увеличивают их на испарение (и частично на прогревание почвы). Соответственно снижаются летние температуры воздуха. В локализованных типах местоположений это снижение идет вплоть до уровня, критического для данной зональной растительной формации. Именно в таких критических условиях возникают новые внутризональные типы экологических систем (Будыко, 1977). В этом, по-видимому, состоят энергетические основы роли островодужной Неопацифики как очага возникновения локального и регионального разнообразия наземных экосистем, которое получает дальнейшее развитие на материке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Установлена важная системоформирующая роль лесной фитобиоты в становлении и развитии молодых вулканических ландшафтов. Экстразональные, т.е. выходящие за рамки внутриматериковых зональных норм, показатели продуктивности и биологического круговорота в суббореальных и бореальных лесах молодых островодужных ландшафтов свидетель-

ствуют о высокоэффективной «работе» их почвенно-биотического ядра. По зональным меркам интенсивности метаболизма бореальные леса Северо-Западной Пацифики сближаются с восточноазиатскими субтропическими лесами.

2. «Запрограммированность» стратегии развития растительных сообществ на создание максимальной биомассы, с исключительно большой долей зеленой массы в структуре продукционного процесса, ведет к ускорению биологического круговорота, что способствует, во-первых, выживанию островных экосистем бореального пояса в неблагоприятных для них условиях «холодной» океаничности, а во-вторых, – зарождению прогрессирующих эволюционных тенденций в буферных лесных образованиях, столь характерных для Азиатско-Тихоокеанского мегаэктона.

3. Выделено два мегатипа структуры теплового баланса наземных экосистем – материковый и океанический. Эти типы существенно различаются соотношениями двух основных составляющих расходной части баланса – эвапотранспирации и турбулентного теплообмена. Высокий уровень автотрофного биогенеза в лесных островных сообществах обусловлен господством транспирационной составляющей теплового баланса океанического типа. Это обеспечивает их устойчивое развитие в условиях относительно низких температур вегетационного периода и наряду с вулканическими геотермами способствуют трансгрессии южных видов и целых сообществ, с формированием суббореальных «климатически неоправданных» лесов. В этом видится один из главных феноменов организации лесных экосистем на начальном, островодужном этапе субаэрально-биогеогенеза.

4. Эмпирически подтверждено известное положение глобальной эволюционной теории о том, что повышение интенсивности работы биогеоценозов и совершенствование биологических круговоротов лежат в основе эволюционного прогресса и составляют главное содержание эволюции. Такие эволюционные тенденции в наземном растительном покрове зарождаются уже на первоначальной, вулканогенной стадии формирования континентальной биосферы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 14-05-00032-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л.** Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с.
- Атлас Курильских островов** / Редкол.: Котляков В.М., Бакланов П.Я., Комедчиков Н.Н. (гл. ред.) и др. М.; Владивосток: ИПЦ «ДИК», 2009. 516 с.
- Базилевич Н.И.** Продуктивность, энергетика и биогеохимия наземных экосистем Тихоокеанского кольца // Вопросы географии. Сб. 117. М.: Мысль, 1981. С. 146-208.
- Базилевич Н.И.** Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А.** Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
- Базилевич Н.И., Тиглянова А.А.** Биологический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 380 с.
- Бобров Е.Г.** Некоторые черты новейшей истории флоры и растительности Южной части Дальнего Востока // Бот. журнал. 1980, Т. 65, № 2. С. 172-183.
- Будаговский А.И.** Испарение почвенной влаги. М.: Наука, 1964. 244 с.
- Будыко М.И.** Глобальная экология. М.: Высш. шк., 1977. 327 с.
- Будыко М.И.** Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеоздат, 1984. 488 с.
- Воробьев Д.П.** Растительность Курильских островов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 92 с.
- Иванов А.Н.** Ландшафтные особенности островов Северо-Западной Пацифики // Изв. РГО. 2005. Т. 137, вып. 4. С. 48-54.
- Исаченко А.Г.** Ландшафты СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 320 с.
- Коломыц Э.Г.** Полиморфизм ландшафтно-зональных систем. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1998. 311 с.
- Коломыц Э.Г.** Бореальный экотон и географическая зональность: Атлас-монография. М.: Наука, 2005. 390 с.
- Коломыц Э.Г.** Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
- Коломыц Э.Г.** Тихоокеанский мегаэкотон Северной Евразии. Часть I. Эволюционная экология бореальных лесов. Raleigh, North Carolina, USA: Lulu Press, 2015. 248 с.
- Крестов П.В.** Растительный покров и фитогеографические линии Северной Пацифики. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток: Биолого-почв. ин-т ДВО РАН, 2006. 42 с.
- Манько Ю.И., Розенберг В.А.** Высотная поясность растительности на вулкане Менделеева // Биол. ресурсы о. Сахалин и Курильских островов. Владивосток: Биолого-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР, 1970. С. 65-71.
- Марков К.К.**, ред. Физическая география Мирового Океана. Л.: Наука, 1980. 362 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Перельман А.И.** Геохимия ландшафта. М.: Высш. шк., 1975. 341 с.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.** Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.
- Раунер Ю.Л.** Тепловой баланс растительного покрова. М.: Наука, 1972. 210 с.
- Руднев Н.И.** Радиационный и тепловой баланс фитоценозов. М.: Наука, 1984. 111 с.
- Сочава В.Б.** Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3-86.
- Сочава В.Б.** Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
- Сочава В.Б.** Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н.** Об элементарных биоохорологических подразделениях биосферы // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. 1966. Т. LXXI, вып. 1. С. 123-132.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.** Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Тооминг Х.Г.** Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоздат, 1984. 264 с.
- Урусов В.М.** Структура разнообразия и происхождение флоры и растительности юга Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 1993. 129 с.
- Kato R.** Hokkaido Enshuurin no shinrin shokusei (Vegetation of Hokkaido Experimental Forest) // Res. Rep. Tokyo Univ. Exp. Forest. 1952. V. 43. P. 1-18.
- Keenan, R., Prescott, C., Kimmis, J.** Mass and nutrient content of woody debris and forest floor in western red cedar and hemlock forest on Northern Vancouver Island // Can. J. Forest Res. 1993. V. 23. P. 1052-1059.
- Nakamura Y., Krestov P.V.** Coniferous forests of the temperate zone of Asia. In Coniferous forests. Ser. Ecosystems of the World. 2005. V. 6. P. 163-220.
- Pietsch1 T.W., Bogatov V.V., Amaoka K. et al.** Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago // Journ. of Biogeogr. 2003. V. 30. P. 1297-1310.
- Pojar J., Klinka K., Meidiger D.V.** Bioclimatic ecosystem classification in British Columbia // For. Ecol. Manage. 1987. V. 22. P. 119-154.
- Tatewaki M.** Geobotanic studies on the Kurile island // Acta Horti Gotoburgensis. 1957. V. 21, No 2. P. 43-123.
- Tsutsumi T.** Accumulation and circulation of nutrient elements in forest ecosystems // Productivity of forest ecosystems. Proceedings of the Brussels symposium, 1969. UNESCO. Paris, 1971. P. 543-552.