

Э.Г. КОЛОМЫЦ

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
445003, Тольятти, ул. Комзина, 10, Россия, egk2000@mail.ru**ОЧАГОВЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ
ВУЛКАНИЧЕСКИХ ОСТРОВОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ**

По материалам крупномасштабной ландшафтно-экологической съемки, выполненной на экспериментальном полигоне в районе вулкана Менделеева (о. Кунашир, Южно-Курильская гряда), проведено эмпирико-статистическое моделирование лесных экосистем, характеризующих один из начальных этапов геологической истории формирования континентальной биосферы в Тихоокеанском подвижном поясе. Вскрыты причинные механизмы снижения границ высотных биоклиматических поясов и смещения природных зон на юг на островах внетропической Неопацифики по сравнению с соседним материком. Охарактеризовано эволюционное значение островодужной биоклиматической системы. Выявлены два феномена структурно-функциональной организации Менделеевского вулканического ландшафта. Во-первых, проявляется исключительно высокая системообразующая роль лесной фитобиоты в формировании и развитии молодых вулканических ландшафтов. Лесные сообщества островной Неопацифики на юге бореального пояса характеризуются таким годовым оборотом растительного вещества, который относится к категории интенсивного метаболизма и по зональным меркам свойствен лишь субтропическим лесам. Во-вторых, интенсивная годовая оборачиваемость надземной фитобиоты и высокая скорость всего биологического круговорота в южно-кунаширских ландшафтах служат главными факторами их устойчивости в условиях «холодной» океаничности и наряду с магматическими геотермами способствуют формированию суббореальных «климатически неоправданных» лесов. Проведен анализ энергетических основ продуктивности лесных сообществ островодужной Неопацифики как очага локального и регионального разнообразия наземных экосистем, которое получает дальнейшее развитие на материке. Вскрыты механизмы формирования на топологическом уровне новых внутризональных типов экологических систем, которые служат движущей силой эволюционных процессов. Показано, что эволюционные тенденции в растительном покрове зарождаются уже на первоначальной, вулканогенной стадии формирования континентальной биосферы.

Ключевые слова: биосфера, островные лесные экосистемы, структура, продуктивность, биологический круговорот, эмпирико-статистическое моделирование.

E.G. KOLOMYTS

Institute of Ecology of Volga Basin, Russian Academy of Sciences,
445003, Tolyatti, ul. Komzina, 10, Russia, egk2000@mail.ru**CENTRAL EVOLUTIONARY PROCESSES IN THE FOREST ECOSYSTEMS
OF VOLCANIC ISLANDS OF THE NORTHWESTERN PACIFIC**

Data of large-scale landscape-ecological survey performed on the test ground in the vicinity of the Mendeleev Volcano (Kunashir Island, South Kuril Ridge) were used for empirical-statistical modeling of forest ecosystems characterizing one of the initial stages of geological history of the continental biosphere formation in the Pacific Mobile Belt. The causal mechanisms for the lowering of the boundaries of altitudinal bioclimatic belts and the southward shift of natural zones on extratropical Neo-Pacific islands compared to the neighboring continent were revealed. The evolutionary significance of the insular-arc bioclimatic system is characterized. Two phenomena of structural-functional organization of the Mendeleev volcanic landscape have been revealed. First, there is an exceptionally high system-forming role of forest phytobiota in the formation and development of young volcanic landscapes. The forest communities of the insular Neo-Pacific in the south of the boreal belt are characterized by an annual turnover of plant matter falling into the category of intensive metabolism and being typical only of subtropical forests by the zonal standards. Second, the intense annual turnover of the above-ground phytobiota and the high rate of the entire biological cycle in the southern Kunashir landscapes are the main factors of their stability under the conditions of “cold” oceanicity and, together with magmatic geotherms, contribute to the formation of subboreal “climatically unjustified” forests. The energy bases of productivity of forest communities of the insular-arc Neo-Pacific have been analyzed as a focus of local and regional diversity of terrestrial ecosystems, which develops further on the continent. The mechanisms of formation (at the topological level) of new intrazonal types of ecological systems, which serve as the driving force of evolutionary processes, have been revealed. It is shown that evolutionary tendencies in plant cover emerge already at the initial, volcanogenic stage of formation of the continental biosphere.

Keywords: biosphere, insular forest ecosystems, structure, productivity, biological cycle, empirical-statistical modeling.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие континентальной биосферы наиболее ярко выражено в пределах подвижного Тихоокеанского кольца [1, 2]. Его часть — это Тихоокеанский оро-климатический мегаэктон Северной Евразии, охватывающий восточную тектонически активную окраину материка и островную сушу в пределах умеренного и субарктического биоклиматических поясов [3, 4]. Начиная с середины мезозоя, Северо-Западная Пацифика стала одним из истоков формирования континентальной биосферы. Установлено, что окраинно-материковые и островные территории ее внетропической части служили «генераторами» и «хранителями» континентальных и океанических элементов биоты на фоне пульсационного режима абиотической среды [5–7]. Здесь сосредоточены условия для развития очаговых биоценологических процессов и формирования таксонов растений и животных высокого систематического ранга, для появления в природно-территориальных структурах устойчивых новообразований. Первичные высотно-поясные группировки организмов и экосистем послужили основой формирования зональных типов географической среды на равнинах всех континентов [8].

В представленной работе на примере экспериментального полигона «Вулкан Менделеева» на о. Кунашир в Южно-Курильской гряде излагается опыт эмпирико-статистического моделирования островодужных лесных экосистем Северо-Западной Пацифики в целях выявления очаговых эволюционных биосферных процессов, формирующих зачатки материковых экосистем. Территориально район исследования входит, согласно [9], в сектор Неопацифики. Здесь автором в августе 1985 г. была проведена крупномасштабная ландшафтная съемка по специально разработанной методике [10] со снятием более чем 40 параметров состояния лесных биогеоценозов по 32 пробным площадям.

«Центр тяжести» исследования смещен на локальный (топологический) уровень, что позволило раскрыть достаточно глубинные механизмы эволюционных биосферных процессов. Как известно, сфера экосистем топологического уровня представляет собой функциональное «ядро» природной среды [11]. В структуре и функционировании топоэкосистем заложены истоки механизмов глобальных биосферных процессов и движущих сил эволюции биосферы [12, 13]. Эти истоки стали главным объектом проведенного нами эволюционного ландшафтно-экологического исследования.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Вулкан Менделеева (абс. выс. 890 м) входит в состав действующих одиночных вулканов и имеет наиболее типичное для Курильской островной дуги строение [14, 15]. Последнее (пирокластическое) извержение вулкана произошло в 1880 г. Вулкан состоит из двух разновозрастных сомм (кольцевых гребней) и центрального конуса возрастом около 4200 лет. Гребень наиболее молодой кальдеры сохранился в виде полукольцевого хребтика с вершиной гора Менделеева (наивысшая точка — 798 м). Положение этой кальдеры фиксируется четырьмя крупными сольфатарными — фумарольными полями. Тепловизионная съемка, проведенная на северо-восточном фумарольном поле вулкана, выявила наиболее прогретые участки с температурой парогазовых выходов и термальных вод до 90 °С, а поверхности озер — около 35 °С [16].

Район вулкана Менделеева служит примером вулканогенных природных комплексов на этапе завершения активного вулканизма с его интенсивными эруптивными процессами и перехода к пассивному. Определяющим эндогенным фактором становятся энергоемкие глубинные флюидные системы, выходные каналы которых (фумаролы) формируют сольфатарные поля [17]. Однако даже для флюидного этапа наш объект имеет уже достаточно устойчивую биогеоценологическую структуру, с возрастом в 39 000–40 000 лет. Это именно тот период, в котором очередная порция континентальной биосферы формируется не только морфотектоникой и гидроклиматическим режимом, но и интенсивной «работой» почвенно-биотических компонентов.

В Менделеевском низкогорном ландшафте отчетливо выделяются четыре высотных яруса: предгорно-равнинный (ниже 230–250 м абс. выс.), а также нижний (230–550 м абс. выс.), средний (500–720 м абс. выс.) и верхний (выше 670–720 м абс. выс.) ярусы. Указанным ярусам соответствуют четыре типа мезоместоположений, согласно [18]: аккумулятивный (А), трансаккумулятивный (ТА), транзитный (Т) и трансэлювиальный (ТЭ).

На о. Кунашир господствуют темнохвойные и хвойно-широколиственные леса, обогащенные южными восточноазиатскими элементами, с присутствием вечнозеленых субтропических и реликтовых видов [19]. Вулкану Менделеева свойственно также достаточно полное проявление высотно-зональной биоклиматической поясности, несмотря на его относительно небольшую высоту. Здесь со-

средоточены весьма разнообразные группировки растительности [20]. Нами выделены шесть групп типов леса (в скобках даны условные обозначения и средневзвешенные нормы абсолютных высот): леса смешанные темнохвойно-широколиственные (ХШ; 184 м), темнохвойные (елово-пихтовые) (ТХв; 379 м), буферные каменноберезово-еловые (КБЕ; 575 м), каменноберезовое криволесье с кедровым стлаником (БКс; 685 м), заросли кедрового стланика (Кс; 718 м), буферные кедровостланиково-березово-еловые сообщества (КсБЕ; 575 м). Эти типы относятся к соответствующим флористическим фратриям: Маньчжурско-Охотской (МО), Охотской (Ох), Берингийско-Камчатской (БК), Берингийской (Бер) и Берингийско-Камчатско-Охотской (БКО).

Эмпирико-статистическое моделирование структуры и функционирование лесных экосистем состояло в построении моносистемных (теоретико-информационных) моделей. Краткое описание моделей с их новой содержательной интерпретацией дано в [4]. В настоящей работе приводятся: нормированные коэффициенты сопряженности $K(A;B)$ явления A_i (групп типов леса, флористических фратрий, а также параметров фитомасс и продуктивности) с абиотическим фактором B_j (в каждой паре признаков); графические модели частных коэффициентов связи C_{ij} градаций a_i i -го явления и b_j j -го фактора.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Региональная биоклиматическая система Южно-Курильских островов. Данная система формируется прежде всего муссонной циркуляцией воздушных масс с резко выраженной розой ветров: северо-западных континентальных зимой и юго-восточных океанических летом. Сказывается также влияние омывающих с северо-запада теплого морского (охотоморского — Соя) течения и с юго-востока — холодного (тихоокеанского — Курильского) течения [19]. Через эту зону проходят основные траектории тропических циклонов, приносящих большое количество осадков. В результате взаимодействия указанных факторов с горным вулканическим рельефом формируются достаточно контрастные климаты охотоморского и тихоокеанского секторов Южно-Курильских островов.

Известно, что чем меньше остров, достаточно удаленный от материка, тем ближе его климат к климату океана, поэтому основные биоклиматические характеристики островов определяются их площадными размерами [21, 22]. Аналогичные закономерности выявляются и в более крупном пространственно-временном масштабе — при переходе субаральных экосистем от островодужной (неопацифической) стадии развития к стадии окраинно-материковой (субпацифической, по [9]). Ярким примером тому служит бинарная система «Остров Кунашир (вулкан Менделеева) — Средний Сихотэ-Алинь» (рис. 1).

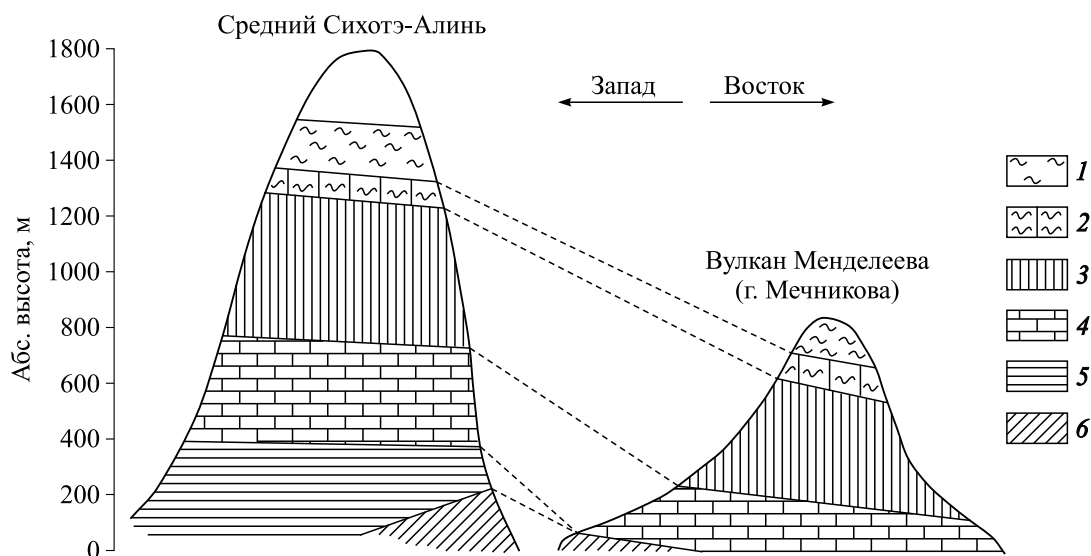


Рис. 1. Схемы высотной поясности Среднего Сихотэ-Алиня (по [23]) и вулкана Менделеева на о. Кунашир. Высотные биоклиматические пояса: 1 — подгольцовых стелящихся лесов (кедровый стланик), 2 — каменноберезового криволесья (нередко с кедровым стлаником в подлеске), 3 — темнохвойных пихтово-еловых лесов (на Среднем Сихотэ-Алине с примесью лиственницы), 4 — елово-широколиственных лесов, 5 — кедрово-широколиственных лесов (на Кунашире отсутствует), 6 — широколиственных лесов.

Были проведены расчеты плювиометрической ступени путем сравнения данных южнокурильских метеостанций с данными равнинных и низкогорных станций Нижнего Приамурья и Среднего Сихотэ-Алиня. Оказалось, что снижение верхних границ хвойно-широколиственного и темнохвойно-лесного поясов на вулкане Менделеева по отношению к указанному окраинно-материковому региону-аналогу составляет соответственно 550 и 620 м (см. рис. 1), и это адекватно росту годовой суммы осадков в предгорьях на 400–650 мм. Аналогичным образом были выполнены расчеты термометрической ступени, исходя из средней температуры самого теплого месяца: для ст. Южно-Курильск (15,8 °С) и для уссурийско-нижеамурских равнин (около 20 °С, в среднем по восьми станциям). Наконец, были рассчитаны ступени комплексного гидротермического показателя — коэффициента увлажнения Высоцкого–Иванова. Для верхних границ хвойно-широколиственных и пихтово-еловых лесов термометрическая ступень равна соответственно 0,76 и 0,68 °С/100 м, а ступень коэффициента увлажнения — 0,405/100 м и 0,36/100 м.

Термометрическая ступень на о. Кунашир оказывается в два с лишним раза больше высотного температурного градиента, который составляет здесь около 0,35 °С/100 м и в целом близок к низкому температурному градиенту, характерному, согласно [22], для островных территорий. Большой размах термометрической ступени по сравнению с высотным температурным градиентом вызывает на островах снижение уровня конденсации [21]. По этой причине происходит смещение вниз всей системы высотно-зональных границ и сжатие самого спектра высотной зональности. Чем меньше площадь острова, тем более эффективно проявляется этот процесс. На Южно-Курильских островах весь спектр высотной поясности укладывается в пределах низкогорного яруса макрорельефа.

Климатически обусловленное сжатие высотной поясности на вулкане Менделеева, равно как и по всей Курильской гряде, смещает на локальный уровень региональные биоклиматические контрасты, которые обычно свойственны горам внутри материков и даже на их окраинах. Топологическая биоклиматическая система островов Неопацифики создает своего рода очаги («ядра») зарождения материковых (зональных, секторных и высотно-поясных) биогеографических структур. В дальнейшем по мере перехода к окраинно-материковому режиму повышается их иерархический уровень — с топологического на региональный, что проявляется в общем поднятии биоклиматических рубежей и в одновременном расширении самих высотных поясов. В этом и состоит эволюционное значение островодужной биоклиматической системы. Обрисованная нами картина вполне согласуется с одним из положений концепции эволюционной биогеографии [8] о том, что первичные высотно-поясные группировки организмов и экосистем на гористых островах Пацифики послужили основой формирования зональных типов географической среды на равнинах всех континентов.

«Климатически неоправданные» леса островной бореальной Неопацифики. Южнокурильские островодужные подтаежные экосистемы резко отличаются от своих материково-островных и континентальных аналогов как более низкими температурами вегетационного периода, так и особенно большим количеством осадков, что обуславливает в Неопацифическом секторе Тихоокеанского мегаэктона исключительно высокие коэффициенты атмосферного увлажнения, не сопоставимые с коэффициентами территорий, например, Приамурской Суб- и Палеопацифики [4]. Хвойно-широколиственные леса южного Кунашира со значительной примесью неморальных элементов и даже субтропических реликтов по суммам биологически активных температур ($\Sigma t \geq 10 \text{ }^\circ\text{C} = 1140\text{--}1610 \text{ }^\circ\text{C}$) находятся в условиях северной темнохвойной тайги Евразии, согласно климаареалам природных экосистем [24], т. е. должны располагаться у северной границы бореального пояса. На 1,5–2,5 °С холоднее летняя приземная атмосфера в низкогорных темнохвойных неморальнотравяных лесах Менделеевского экорегиона по сравнению с их среднегорными фитоценологическими аналогами на Буреинском и Баджальском хребтах по левобережью Среднего Амура. По суммам температур менделеевские пихтоельники (1000–1430 °С) также соответствуют климаареалам северотаежных ельников. Наконец, сообщества субальпийских кедровых стлаников в верхнем низкогорном ярусе вулкана Менделеева по $\Sigma t \geq 10 \text{ }^\circ\text{C} = 950\text{--}1070 \text{ }^\circ\text{C}$ сближаются с равнинной евразийской лесотундрой и находятся на более низком температурном уровне, нежели их высокогорные субальпийские аналоги в хр. Дуссе-Алинь, в верховьях р. Буреи ($\Sigma t \geq 10 \text{ }^\circ\text{C} = 1260 \text{ }^\circ\text{C}$).

С другой стороны, весьма высокие значения коэффициента увлажнения Высоцкого–Иванова ($K_{\text{увл}} = 3,43\text{--}5,02$) о. Кунашир существенно отличают его не только от упомянутых окраинно-материковых регионов с аналогичными лесными формациями ($K_{\text{увл}} = 1,40\text{--}1,80$), но и от соседних островных территорий — например, бореального Южного Сахалина и суббореального о. Хоккайдо (в Саппоро $K_{\text{увл}} = 1,44$). Близкий к Кунаширу уровень атмосферного увлажнения имеют южные субтропические острова Японии ($K_{\text{увл}} = 2,90\text{--}360$) и черноморские субтропики Закавказья (в Батуми $K_{\text{увл}} = 3,14$).

Таким образом, атмосферные гидротермические условия территории хвойно-широколиственных и темнохвойных лесов Менделеевского вулканического ландшафта не соответствуют 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.

Структурная организация лесных экосистем. Общая информационная модель описывает упорядоченную систему цепных реакций между характеристиками состояния бореальных экосистем экспериментального полигона (рис. 2). Межкомпонентные связи организованы в высокодетерминированную

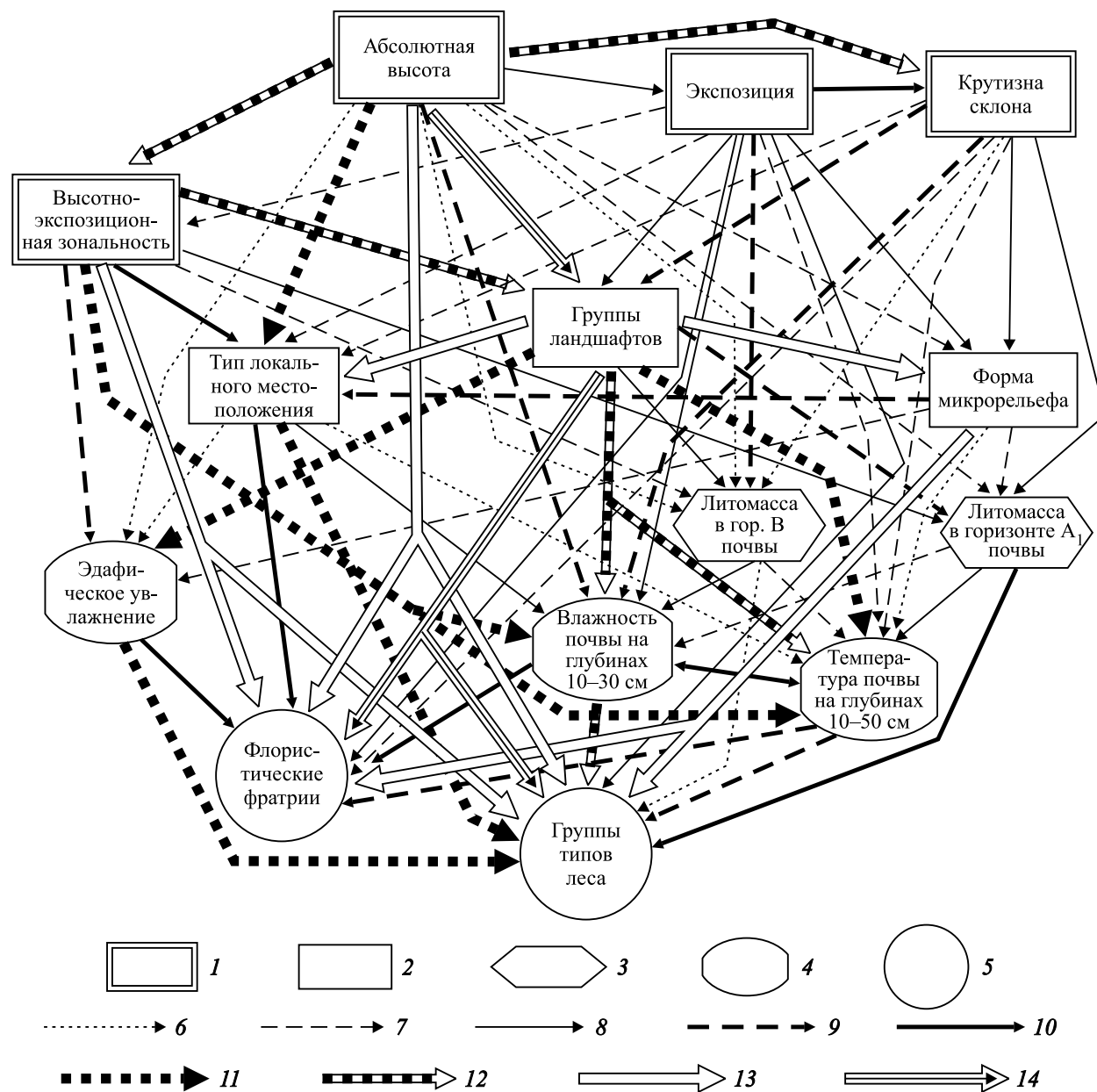


Рис. 2. Общая информационно-статистическая модель межкомпонентных связей в Менделеевском вулканогеоморфном ландшафте.

Геокомпонентные блоки: 1 — исходных абиотических факторов, 2 — вторичных абиотических факторов-ретрансляторов, 3 — литоэдафических факторов, 4 — гидро- и термоэдафических условий, 5 — структурных характеристик лесных сообществ. Нормированные коэффициенты сопряженности $K(A;B)$, по [25]: 6 — 0,071–1,100; 7 — 0,101–0,130; 8 — 0,131–0,160; 9 — 0,161–0,190; 10 — 0,191–0,220; 11 — 0,221–0,250; 12 — 0,251–0,300; 13 — 0,301–0,440; 14 — 0,440–0,720.

систему, стержень которой составляет безраздельно господствующий фактор абсолютной высоты ($K(A;B) \approx 0,325$). Он оказывает прямое и наиболее сильное воздействие на флоро- и фитоценогические структуры лесного покрова (рис. 3), очерчивая также литоэдафические и гидротермические граничные условия их дифференциации. Влияние макроклиматического фактора на растительный покров проявляется не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлении. Южные Курилы характеризуются исключительно резкими субмеридиональными сменами природных зон. На расстоянии немногим более 300 км (а по меридиану — около 170 км) в направлении от северной части о. Итуруп до южного Кунашира бореальное каменноберезовое редколесье с кедровым стлаником сменяется лиственничными и каменноберезово-темнохвойными лесами, которые затем переходят в неморальные пихто-ельники и темнохвойно-широколиственные леса с обилием теплолюбивых и вечнозеленых видов и лиан [19]. Таким образом, широтно-зональный спектр фитобиоты островной бореальной Неопацифики оказывается резко суженным, экотонизированным по всему трехмерному пространству — как по горизонтали, так и по вертикали. Соответственно повышаются фитоценологические градиенты, усиливается взаимодействие растительных сообществ различных флористических фратрий, происходит их взаимопроникновение в подходящих условиях местообитания с образованием смешанных (буферных) сообществ.

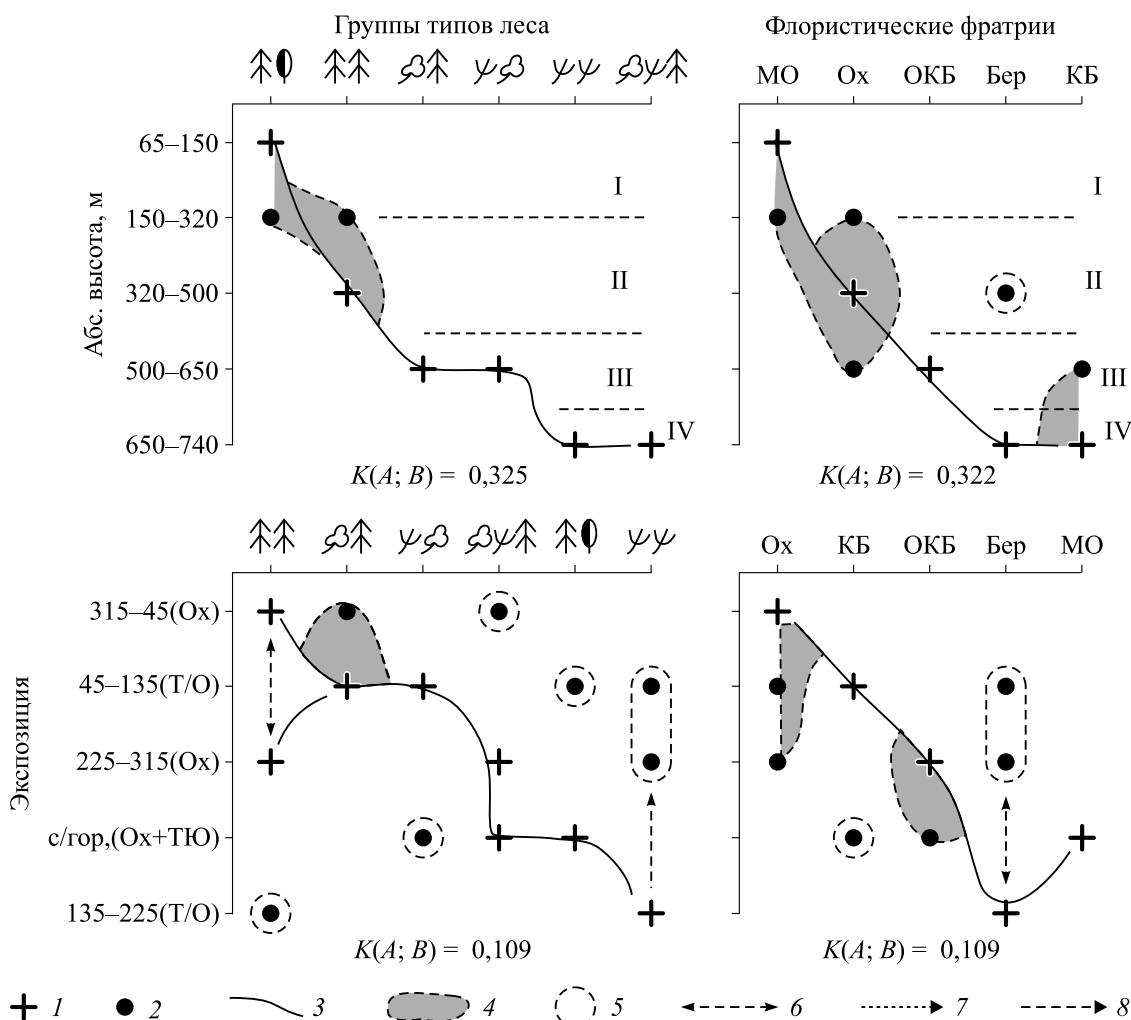


Рис. 3. Бинарная ординация групп типов леса и флористических фратрий по абсолютной высоте и соллярно-циркуляционной экспозиции.

1 — экологический доминант; 2 — «размытая» часть экологической ниши; 3 — траектория, соединяющая экологические доминанты; 4 — пространство экологической ниши; 5 — анклав; 6 — направление возможной трансгрессии данного явления от его экологического доминанта; 7 — область спорадического распространения явления в пределах данных градаций фактора; 8 — высотный интервал дробления экологических доминантов. I–IV — высотные биоклиматические пояса (см. текст). Сектора: Ох — охотский; Т/О — тихоокеанский. Группы леса — см. табл. 1.

Солярно-циркуляционная экспозиция (второй по значению канал связи) представлена наиболее четко двумя парами октантов, адекватных двум противоположным секторам: охотоморскому (315–45 и 225–315°) и тихоокеанскому (45–135 и 135–225°). Сила воздействия данного фактора на флоро- и фитоценологическую структуру вулканогенно-островной экосистемы в три с лишним раза слабее ($K(A;B) = 0,109$) по сравнению с фактором абсолютной высоты, однако отрицать его нельзя (см. рис. 3). Хвойно-широколиственные леса распространены главным образом на субгоризонтальных поверхностях предгорных равнин и морских террас. Гораздо реже они встречаются в нижнем ярусе на склонах СВ–В–ЮВ экспозиций. Пихто-ельники охотоморской флоры приурочены в 60 % к северным и западным четвертям горизонта, т. е. к охотоморскому сектору как более теплому и менее влажному. Склоны, обращенные к Тихому океану, — арена господства каменноберезовых криволесий.

На начальных этапах субазрального биогеогенеза (в состоянии молодых вулканических островов) типы локальных местоположений (геотопы) играют важную роль в становлении региональных природно-территориальных структур, создавая их локальные очаги (см. рис. 3). Наиболее общие морфологические характеристики почвы (мощности генетических горизонтов) и высокоранговые структурные характеристики лесного покрова (флористические фратрии и группы типов леса, флористическое и фитоценологическое разнообразие напочвенного покрова) дифференцируются локальным геоморфологическим фактором в не меньшей и даже в большей степени, чем их изменения, вызванные соразмерными с ними по территориальному масштабу высотно-поясными и экспозиционными предикторами (см. рис. 2 и 3). То же можно сказать относительно гидротермоэдафических характеристик и основных показателей функционирования лесных экосистем — общих запасов живой фитомассы, ее продуктивности и биологического круговорота.

Таким образом, в островодужном пионерном биогеогенезе локальные геоморфологические условия формируют очаги зарождения различных фитоценологических и почвенных структур более высокого (зонально-регионального) уровня. Первопричиной служат резко выраженные термо- и гидроэдафические контрасты, которые создаются на локальных catenaх. Эти контрасты вполне определенно имитируют высотно-поясную и экспозиционную дифференциацию биоклиматических условий.

Функциональная организация лесных экосистем. Менделеевский бореальный ландшафт отличается от своих внутриконтинентальных аналогов более высокими показателями биологической продуктивности и накопления живого органического вещества (табл. 1), что свойственно вообще Тихоокеан-

Таблица 1

Средневзвешенные нормы фитомасс, продуктивности и комплексных параметров биологического круговорота (КПБК) в лесных экосистемах Менделеевского вулканического экорегиона

Фитомассы, продуктивность и КПБК	Группы типов леса					
	ХШ ⌈⊖	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	11,36	8,13	5,64	4,78	5,00
<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	20,00
<i>KR</i>	0,044	0,036	0,087	0,117	0,065	0,119
<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

Примечание. *BL* — общая надземная масса, т/га. Продуктивность, т/(га·год): *PG* — зеленой массы напочвенного покрова, *PD*_{д-к} и *PV*_{д-к} — древесной и зеленой массы деревьев и кустарников, *PV*_{об} — общей зеленой массы, *PC* — общая надземная продукция, т/(га·год). Комплексные параметры биологического круговорота (см. [3]): *KR* — коэффициент годичного оборота надземной фитомассы, *KA* — аллометрический коэффициент, *KY* — подстильно-опадный индекс. Группы типов леса: ХШ ⌈⊖ — смешанные темнохвойно-широколиственные леса, ТХв ⌈⌈ — темнохвойные (елово-пихтовые) леса, КБЕ ⌈⌈ — буферные каменноберезово-еловые леса, БКс ⌈⌈ — каменноберезовое криволесье с кедровым стлаником, Кс ⌈⌈ — заросли кедрового стланика, КсБЕ ⌈⌈⌈ — буферные кедровостланиково-березово-еловые сообщества.

скому кольцу [26]. Предгорные хвойно-широколиственные леса обладают такими запасами надземной живой фитомассы BL , которые считаются максимальными для Северо-Западной Пацифики (около 300 т/га) и даже превышают данный максимум. В кедрово-широколиственных лесах Нижнего Приамурья они едва достигают 240 т/га. Пихто-ельники нижнего высотного яруса (250–500 м) по параметру $BL = 215–230$ т/га не уступают темнохвойным лесам островов Хоккайдо и Сахалина, а также Приморья, где значения BL колеблются от 130–150 до 230–280 т/га.

Еще более значительно превышение южнокунаширских бореальных лесов по годовичному производству фитобиоты (см. табл. 1), и это поистине феноменальное явление. Таксономическая норма PC с максимальными значениями, достигающими 35–40 т/(га·год), 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). В хвойно-широколиственных лесах Нижнего Приамурья средние значения $PC = 8,5–9$ т/(га·год), а на бореальном экотоне Волжского бассейна — около 11–12 т/(га·год). Близкие к южнокунаширским значения продуктивности (от 7–10 до 20–25 т/(га·год)) имеют только леса островов Хонсю и Хоккайдо. По данным [27, 28], в лесных экосистемах Японии продуктивность может достигать 10 т/(га·год) для хвойных пород и 16 т/(га·год) — для широколиственных. В целом «запрограммированность» стратегии развития растительных сообществ на создание максимальной биомассы [11] в лесных экосистемах островной Неопацифики выражена гораздо сильнее, нежели в их зональных аналогах на соседнем материке. Тем самым обеспечивается их выживание и повышается способность к эволюционным преобразованиям, согласно [29, 30].

Суббореальные и бореальные леса молодого вулканогенного ландшафта Неопацифики отличаются от своих материковых аналогов также структурой продукционного процесса. Особенно высока на вулканических островах продукция зеленой массы напочвенного покрова (PG), где значительную долю составляют, как известно, крупнотравье и заросли курильского бамбука. Для южнокунаширских хвойно-широколиственных лесов величина PG достигает 28,0 т/(га·год). Даже в средневзвешенной норме это составляет около 44 % производимой общей надземной фитомассы, в то время как производство скелетной массы деревьев и кустарников (PD) не превышает 40 %. Еще больший разрыв в этих параметрах (61 против 32 %) имеют темнохвойные леса. В целом доля фотосинтезирующей массы в бореальных и суббореальных лесах центральной части Кунашира составляет 60–70 % от общей надземной продуктивности (против 35–50 % на материке). Мощное производство зеленой массы, идущей ежегодно в опад, дает толчок существенному ускорению биологического круговорота, что и подтверждается комплексными параметрами метаболизма (KR , KA , KR , см. табл. 1).

Указанные показатели продуктивности и биологического круговорота в суббореальных и бореальных лесах молодых островодужных экосистем свидетельствуют о высокоэффективной работе их почвенно-биотического ядра. Интенсификация метаболизма направлена на обеспечение функциональной устойчивости и структурного развития лесных сообществ. Это позволяет живой надземной фитомассе достичь значений, приближающихся к максимуму во внутриконтинентальных экорегионах и даже превышающих его.

Структура теплового баланса островодужных лесов. Общее снижение границ биоклиматических поясов и природных зон на юг в островной Неопацифике по сравнению с соседними материками, с одновременным меридиональным сжатием самих поясов и зон, традиционно объясняется обычно недостатком на островах теплоэнергетических ресурсов [23, 31, 32]. Однако причина «искажения природной зональности» в пределах северо-западных островов Тихого океана была найдена нами в гораздо более сложных ландшафтно-геофизических процессах. Температуры вегетационного периода на островах снижаются больше, чем уменьшаются суммарная солнечная радиация и радиационный баланс. Так, по сравнению с южнотаежными и лесостепными районами Забайкалья на о. Кунашир сумма радиационного баланса за период май–сентябрь снижается на 4–11 %, а температура самого теплого месяца — на 16–21 %. В целом при одном и том же радиационном балансе вегетационного периода ($B_{вп}$) разность средних температур самого теплого месяца ($t_{тм}$) для внутри- и окраинно-материкового сектора и островного сектора в бореальной Евразии составляет 3–3,5 °С.

Отмеченная выше исключительно высокая продуктивность островодужных лесов должна быть обеспечена более значительными затратами тепла на транспирацию (последняя, как известно, преобладает в суммарном испарении с сомкнутого растительного покрова при $K_{увл} > 1$). Нами проведены расчеты таких затрат для двух экорегионов: Нижнего Приамурья и юга о. Кунашир. Анализ осуществлялся по лесным сообществам-аналогам (хвойно-широколиственному и темнохвойному). Суммы

месячных значений радиационного баланса за вегетационный период $B_{вп}$ составляют соответственно 2357–2422 и 2031–2077 МДж/м², т. е. разнятся незначительно. Между тем контрасты в затратах тепла на транспирацию (на производство суммарной фитомассы) просто поразительны. В Нижнем Приамурье на общую продукцию и производство зеленой массы в смешанных лесах тратится, соответственно, 26–28 и 17–19 % от $B_{вп}$, а в пихто-ельниках — до 14 и 7 %. В смешанных и хвойных лесах Волжского бассейна величина продуктивной транспирации составляет 260–300 мм с энергетическим эквивалентом 650–750 МДж/м², что достаточно близко к Нижнему Приамурью.

В Менделеевском же островном ландшафте для аналогичных групп бореальных лесов транспирационная доля расходов $B_{вп}$ достигает 71–73 % по общей продукции и 52–58 % по зеленой массе. Еще более высоки контрасты в затратах тепла на производство зеленой массы напочвенного покрова (33–42 против 1–2 %), что и объясняет известное явление гигантизма в травостое островных и прибрежно-морских экосистем Неопацифики. На о. Кунашир на развитие бамбучников и крупнотравья расходуется не менее одной трети теплового баланса вегетационного периода.

При таких аномально высоких затратах остаточной 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 Тихоокеанского мегаэктона и с упомянутым выше сдвигом зональных границ на юг. Несомненно, показателем теплоэнергетических ресурсов экосистем следует считать сам радиационный баланс.

С другой стороны, в результате сокращения на островах Северо-Западной Пацифики расходов остаточной радиации на турбулентный теплообмен возрастает структурное и функциональное разнообразие региональных и локальных растительных сообществ в рамках одних и тех же фоновых (зональных) условий. Абиотическая среда становится территориально более контрастной. В локальных местоположениях снижение температуры идет вплоть до уровня, критического для данной зональной растительной формации. Именно в таких критических условиях возникают новые внутризональные типы экологических систем [30]. В этом, по-видимому, состоят энергетические основы изначальной роли островодужной Неопацифики как очага локального и регионального разнообразия наземных экосистем, которое получает дальнейшее развитие на материке.

Экологическая роль геотермической энергии в лесообразовании. По результатам температурной съемки почв в районе вулкана Менделеева впервые проведены количественные оценки вклада геотерм (парогидротерм) в теплоэнергетическую базу формирования и развития островодужных лесных сообществ. Речь идет о разгрузке магматической энергии подводными каналами флюидных систем [15, 17]. Сопреженный анализ структур термических ниш почвы на разных глубинах позволил получить общее представление о распространении и интерференции в почвенной толще тепловых волн, идущих от двух альтернативных источников — солнечной радиации и магматических геотерм [4].

Общее понижение температуры почвы с высотой происходит в нижнем ярусе низкогогорья (выше 150 м), где начинается высотный пояс темнохвойных лесов. Переход к среднему ярусу знаменуется столь же резким повышением температуры почвы на всех измеренных глубинах (вплоть до 70 см). Почва здесь имеет такую же и даже более высокую температуру, чем в предгорных смешанных лесах. По всему эллипсу разломов, охватывающему средний и верхний высотные ярусы вулкана Менделеева, прослеживаются близко расположенные к дневной поверхности подводящие каналы магматических геотерм, которые и вызывают феноменальное явление на склонах и у подножий вулкана — аномальное повышение температуры коренных пород и почвы. В целом вырисовывается инверсионное высотно-поясное распределение летней температуры почвы. Наиболее холодными оказываются почвы равнинно-предгорных хвойно-широколиственных лесов ($t_{40} = 10,5–13,5$ °С), а наиболее теплыми ($t_{40} = 16–18$ °С) — почвы горного пихто-елового пояса (спорадически вплоть до его границы с буферными кедровостланиково-березово-еловыми сообществами). Охотоморский сектор отличается от тихоокеанского не только более высокими температурами почв в предгорном ярусе, но и более резко выраженным влиянием гидротерм на почвенную температуру в нижнем и среднем низкогогорном ярусе вулканического массива.

По специально разработанной методической процедуре [4, 10] были проведены расчеты виртуальной (климатически обусловленной) среднеавгустовской температуры почвы на глубинах 30, 40, 50 и 70 см (рис. 4). Затем сделано их сравнение с реальными почвенными температурами и на основе пропорциональных соотношений последних с реальной же температурой воздуха получены так называемые эквивалентные среднеавгустовские температуры воздуха. Они отображают суммарное воздействие климатического и геотермического факторов в предположении, что геотермический фактор полностью заменен климатическим (табл. 2). Мера воздействия парогазовых геотерм на теплоэнерге-

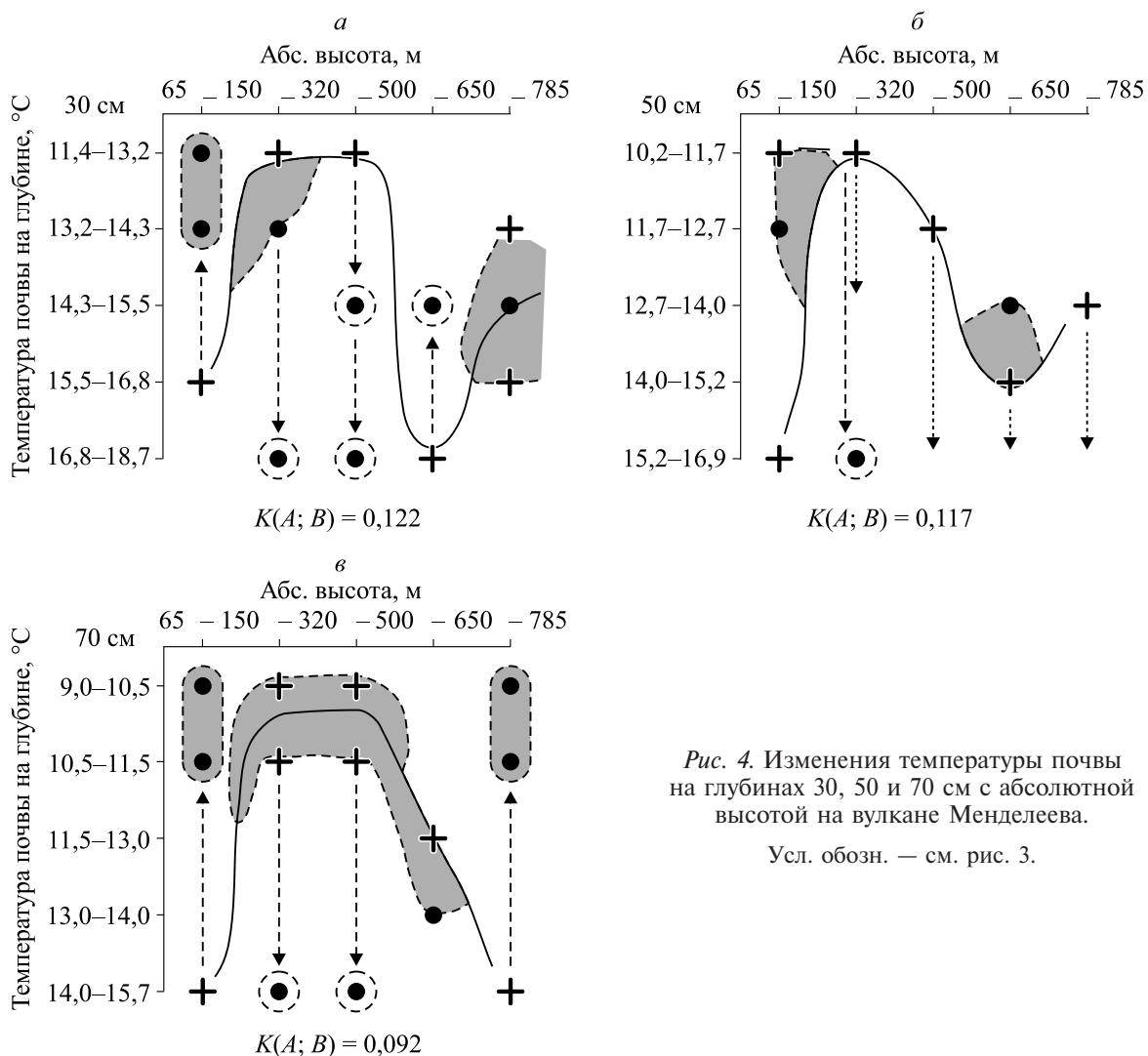


Рис. 4. Изменения температуры почвы на глубинах 30, 50 и 70 см с абсолютной высотой на вулкане Менделеева. Усл. обозн. — см. рис. 3.

Таблица 2

Таксономические нормы температурных аномалий (°С) в почве для различных групп типов леса Менделеевского вулканического ландшафта и соответствующие этим аномалиям эквивалентные значения средней августовской температуры воздуха (°С), а также ее прирост

Группы типов леса	Средняя августовская температура воздуха	Температурные аномалии в почве на глубинах, см					Эквивалентная средняя августовская температура воздуха и ее прирост	
		30	40	50	70	среднее	температура	прирост
⌈⊙ ₁	16,1	2,5	2	2,4	2,4	2,3	19,2	3,1
⌈⌈ ₂	14,9	3,8	3,5	3,1	3	3,4	19,7	4,8
⌈⌈ ₃	14,4	1,7	2,3	3	3,3	2,6	18,3	3,9
⌈⌈ ₄	14,3	3,7	3	2,9	2,1	2,9	18,9	4,6
⌈⌈ ₅	13,9	3,1	3	2,3	2,1	2,6	18,1	4,2
⌈⌈⌈ ₆	14,4	4,5	4	4	3,6	4	19	4,6

Примечание. Группы типов леса — см. табл. 1.

тический уровень вулканических ландшафтов оказалась достаточно существенной. Она достигала максимума (4,6–4,8 °С, прирост с 14,3–14,9 до 19–19,7 °С) в поясе горных темнохвойных лесов и в полосе их перехода в каменноберезовое криволесье, где проявляется наибольшая активность геотерм. У подножий вулкана и на предгорных равнинах, где влияние геотерм ослаблено, эквивалентные температуры понижены, хотя повышение температур превышает 3 °С.

Таким образом, лесные сообщества Менделеевского ландшафта сформировались и функционируют в таких же теплоэнергетических условиях, как и их окраинно-материковые аналоги. Получая дополнительное тепло от геотерм, они достигают своей зональной и высотно-поясной гидротермической нормы. Действующий вулкан восполняет им недостаток климатического ресурса, обеспечивая тем самым устойчивое функционирование и структурное оформление этих «климатически не оправданных» лесов. Геотермы вулкана Менделеева способствовали трансгрессии в данный бореальной экорегион более южных видов и целых сообществ. Вулкан Менделеева — не единственный образец геотермального воздействия на почвы и растительность вулканических островов. Яркие аномалии лесообразующих процессов наблюдаются у подножья действующего вулкана Тятя на крайнем северо-востоке Кунашира, а также вдоль цепочки вулканов хр. Грозного на о. Итуруп [4].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Островодужный сектор Азиатско-Тихоокеанского мегаэктона служит моделью первичного этапа субаэрального биогеогеоэнеза с зарождением определенных спектров флористических и фитоценологических структур, свойственных активной зоне перехода от континента к океану. Здесь сосредоточены истоки природно-территориальной организации материков. Аномально высокая продуктивность фитобиоты и интенсивный биологический круговорот в островных бореальных экосистемах представляют собой главные факторы их устойчивости и наряду с магматическими геотермами способствуют формированию суббореальных «климатически не оправданных» лесов. Подтверждается известное положение эволюционной теории биосферы [13] о том, что повышение интенсивности работы биогеоценозов и совершенствование биологических круговоротов лежат в основе эволюционного прогресса и составляют ее суть. Такие эволюционные тенденции в растительном покрове зарождаются уже на первоначальной, вулканогенной стадии формирования континентальной биосферы.

Подводя итоги научного поиска, автор рассматривает его результаты как определенный шаг на пути решения очерченных В.С. Залетаевым актуальных теоретических проблем географических экотонных систем в раскрытии места экотонных систем в глобальных биосферных процессах, в познании их роли в «...структуре биогеоценозического покрова планеты, в их значении в процессе эволюции органического мира» [33, с. 8]. Хотелось бы также надеяться, что проведенное исследование заложит теоретические и научно-методические основы эволюционного ландшафтоведения как нового направления комплексной физической географии, предметом которого должны служить биогеоценозические и ландшафтообразующие процессы и явления в тектонически и климатически активной зоне контакта материка и океана.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (14–05–00032–а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Райс Р.Дж. Основы геоморфологии: Пер. с англ. — М.: Прогресс, 1980. — 574 с.
2. Герасимов И.П. Проблемы глобальной геоморфологии. — М.: Наука, 1986. — 207 с.
3. Коломыц Э.Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах. — М.: Наука, 1987. — 117 с.
4. Коломыц Э.Г. Тихоокеанский мегаэктон Северной Евразии. Эволюционная модель континентальной биосферы. — М.: ГЕОС, 2017. — 495 с.
5. Бобров У.Г. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смена растительного покрова // Бот. журн. — 1972. — Т. 57, № 8. — С. 865–879.
6. Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. — Л.: Наука, 1974. — 159 с.
7. Brigham-Grette J. New perspectives on Beringian Quaternary paleogeography, stratigraphy, and glacial history // Quaternary Sci. Rev. — 2000. — Vol. 20. — P. 15–24.
8. Панфилов В.Д. Центры эволюции и исторические миграции биоты Земного шара. Научный дневник. — М.: Изд-во Ин-та географии РАН, 2005. — 448 с.

9. **Сочава В.Б.** Географические аспекты сибирской тайги. — Новосибирск: Наука, 1980. — 256 с.
10. **Коломыц Э.Г.** Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. — М.: Наука, 2008. — 427 с.
11. **Сочава В.Б.** Введение в учение о геосистемах. — Новосибирск: Наука, 1978. — 319 с.
12. **Тимофеев-Ресовский Н.В.** Структурные уровни биологических систем // Системные исследования: Ежегодник. — М.: Наука, 1970. — С. 80–113.
13. **Шварц С.С.** Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. — М.: Наука, 1973. — С. 213–228.
14. **Горшков Г.С.** Вулканизм Курильской островной дуги. — М.: Наука, 1967. — 288 с.
15. **Злобин Т.К., Абдурахманов Л.И., Злобина Л.М.** Глубинные сейсмические исследования вулкана Менделеева на Южных Курилах // Тихоокеан. геология. — 1997. — Т. 16, № 4. — С. 79–87.
16. **Козлов Д.Н., Жариков Р.В.** Тепловизионная съемка активных вулканов Курильских островов в 2009–2011 гг. // Вестн. Камчат. регион. ассоциации «Учебно-научный центр». Науки о Земле. — 2012. — № 1, вып. 19. — С. 1–7.
17. **Летников Ф.А.** Флюидный режим эндогенных процессов в континентальной литосфере и проблемы металлогении // Проблемы глобальной геодинамики. — М.: ГЕОС, 2000. — С. 204–224.
18. **Глазовская М.А.** Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. — 230 с.
19. **Атлас Курильских островов** / Гл. ред. Н.Н. Комедчиков. — М.; Владивосток: Изд.-продюс. центр «ДИК», 2009. — 516 с.
20. **Манько Ю.И., Розенберг В.А.** Высотная поясность растительности на вулкане Менделеева // Биологические ресурсы о. Сахалин и Курильских островов. — Владивосток: Изд-во Биолого-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1970. — С. 65–71.
21. **Дьяконов К.Н., Пузаченко Ю.Г.** Теоретические вопросы островного ландшафтоведения // Горизонты географии. К 100-летию К.К. Маркова. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. — С. 14–17.
22. **Иванов А.Н.** Проблемы островного ландшафтоведения // Вопросы ландшафтоведения. Вып. 138: Горизонты ландшафтоведения. — М.: Кодекс, 2014. — С. 138–158.
23. **Колесников Б.П.** Растительность // Дальний Восток. Физико-географическая характеристика. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — С. 183–245.
24. **Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А.** Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. — М.: Наука, 1986. — 297 с.
25. **Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.** Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. — М.: Наука, 1981. — 275 с.
26. **Базилевич Н.И.** Продуктивность, энергетика и биогеохимия наземных экосистем Тихоокеанского кольца // Вопросы географии. — 1981. — Сб. 117. — С. 146–208.
27. **Kosugi Y., Tanaka H., Takanashi S., Matsuo N., Ohte N., Shibata S., Tani M.** Three years of carbon and energy fluxes from Japanese evergreen broad-leaved forest // Agricultural and Forest Meteorology. — 2005. — Vol. 132. — P. 329–343.
28. **Takanashi S., Kosugi Y., Tanaka Y., Yano M., Katayama T., Tanaka H., Tani M.** CO₂ exchange in a temperate Japanese cypress forest compared with that in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest // Ecological Research. — 2005. — Vol. 20. — P. 313–324.
29. **Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.** Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1969. — 407 с.
30. **Будыко М.И.** Эволюция биосферы. — Л.: Гидрометеиздат, 1984. — 488 с.
31. **Физическая география Мирового океана** / Ред. К.К. Марков. — Л.: Наука, 1980. — 362 с.
32. **Ганзей К.С.** Ландшафтная типология Курильских островов // Вестн. ДВО РАН. — 2009. — № 4 (146). — С. 153–159.
33. **Залетаев А.С.** Актуальные проблемы изучения экотонных // Экотоны в биосфере. — М.: Изд-во Ин-та водных проблем РАН, 1977. — С. 5–9.

Поступила в редакцию 16 февраля 2017 г.