

Концептуальная модель структурного биоразнообразия зональных классов лесных экосистем Северной Евразии

Д. И. НАЗИМОВА¹, Н. Б. ЕРМАКОВ², Н. М. АНДРЕЕВА, Н. В. СТЕПАНОВ⁴

^{1,3}*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50*

²*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 10*

⁴*Красноярский государственный университет
660041 Красноярск, просп. Свободный, 79*

АННОТАЦИЯ

Развивается концептуальная модель климатической обусловленности структурного биоразнообразия бореальных лесов Северной Евразии, для чего используется система координат континентальность-теплообеспеченность и ранее построенная в той же системе ординация зональных типов лесных массивов. Основу портретной ординационной модели составили фоновые (ландшафтозначимые) биоморфоциклы типов биогеоценозов, играющие ведущую роль в зональных комплексах типов леса. Показаны наиболее характерные черты долготно-секторных и широтно-зональных смен циклов и биоморфоциклов в пространстве двухмерной биоклиматической модели лесного покрова Северной Евразии.

ВВЕДЕНИЕ

Представление о секторно-зональной структуре ландшафтного покрова бореальной Евразии и биогеоценотического покрова как его части сформировалось в недрах отечественного почвоведения и ботанической географии [1-4]. Оно воспринято и в лесоведении, в тех его разделах, которые изучают географию лесных экосистем и анализируют связи между составом, продуктивностью лесов, характером возобновления и ходом сукцессий на широком географическом фоне. Все эти связи опираются на изучение количественных закономерностей изменения структурного биоразнообразия лесной (и не только лесной) растительности как основного живого компонента экосистем в пределах всего кон-

тинента Евразии. Однако долгое время оно не было подтверждено климатическими параметрами, поскольку до 60-х гг. прошлого века опубликованных данных по климату было недостаточно. За рубежом первые работы по анализу связей зональной растительности с климатом появились в начале 20-го в., а в 80-х гг. детальный обзор этих работ был дан С. Тукканеном [5]. Из отечественных работ следует особо выделить корреляционную карту эколого-фитоценологических комплексов, разработанную И. И. Букс и др. [6], систему ландшафтов мира А. Г. Исаченко [7], с представлением зональных типов ландшафтов в системе климатических координат теплообеспеченности-увлажнения, а также ряд монографий, в которых приводятся систематизированные данные по связям расти-

тельности с климатическими показателями в масштабах континента или его крупных регионов [8-13].

С 90-х гг. XX в. активизировались работы по моделированию биомов на основе созданной глобальной базы данных по климату, включившей более 6 тыс. точек станций ГМС. Эти работы, использующие современные компьютерные технологии, явились новым этапом в изучении биоклиматических связей, отразив высший уровень в иерархии биогеографических единств - зообиомов и их подразделений первого порядка [13-16], либо зональных типов растительности и слагающих их категорий [17-20].

Первые опыты моделирования зональных классов растительности в Сибири, предпринятые в 90-е годы, опирались на существенный задел по выявлению биоклиматических связей, основанный на эмпирических данных. С 1990 г. создано несколько вариантов модели сибирской растительности, и уже в 1992 г. в соавторстве с зарубежными коллегами построены первые компьютерные варианты мелкомасштабных карт [15].

Для бореальной области Евразии предложена концептуальная модель основных лесорастительных зон и коренных формаций с показом не только зональных, но также крупных интразональных типов лесных массивов в системе координат теплообеспеченность-континентальность [16-18]. В качестве системообразующих факторов, формирующих синузальную структуру зональных биогеоценозов, авторы рассматривают региональный состав биоты (отражающий в интегральной форме и палеогеографию, и более близкую историю трансформации покрова в период освоения человеком) и почвенно-климатические факторы. Ключевыми климатическими параметрами для зональных категорий биогеоценологического покрова выступают уровень тепло- и влагообеспеченности и степень континентальности климата. В настоящей работе сделан еще один шаг в сторону моделирования разнообразия бореальной растительности Северной Евразии - к упорядочиванию на градиентах климатических факторов крупных эколого-фитоценологических единиц лесов - циклов и биоморфоциклов типов леса, выявляемых на основе сходства состава и структуры подчиненных ярусов.

Объектом рассмотрения в данной работе служат таксоны эколого-фитоценологической классификации, образующие ряд вспомогательных единиц: циклы и биоморфоциклы, а также серии типов леса. Эти таксоны были предложены С. Я. Соколовым еще в начале 20-х гг. Позже они получили более детальную разработку у этого же автора [19]. Хотя термины "серия" и "цикл" имеют в наши дни неоднозначное толкование в геоботанике, найти им замену пока не представляется возможным.

В данной работе серия ассоциаций (и типов леса, типов биогеоценозов) [20] объединяет сообщества со сходным составом нижних ярусов при различном составе древесного яруса. Сходство нижних ярусов отражает известное сходство местообитаний по комплексу прямодействующих факторов среды [21, 22]. Серии выделяются в пределах одного лесорастительного региона (провинции), примером служат мелкотравно-вейниково-зеленомошная серия пихтовых, еловых и кедровых лесов с вейником тупоколосковым в южной тайге Западной Сибири, кислично-черничная, чернично-долгомошно-зеленомошная, чернично-зеленомошная серии ельников, сосняков в средней тайге Восточно-европейской провинции, рододендроново-бруснично-зеленомошная серия сосняков и лиственничников Прибайкальской провинции и т. д.

Цикл - более крупная единица, поскольку объединяет серии ассоциаций с господством или заметным участием одного и того же вида кустарничков, трав (специес-цикл), рода (генус-цикл). Этот термин использовала Л. В. Шумилова [23] в обобщенной классификации типов леса Сибири. Большая часть циклов на нашей схеме согласуется с этими единицами. Они также отражают сходство местообитаний, в первую очередь эдафотопов, но в более широком диапазоне, чем серии. Так, все три серии с господством или заметным участием черники (см. выше) объединяются в один цикл, однако чернично-сфагновая серия к нему уже не относится, т.к. экология ее заметно отличается от экологии зеленомошных серий.

Биоморфоцикл объединяет сообщества по сходству экобиоморф нижних ярусов при раз-

ном составе древесного яруса. Примером могут служить лишайниковый, кустарничковый, зелено- и долгомошный, разно- и крупнотравный биоморфоциклы.

Для отражения закономерностей распределения циклов и биоморфоциклов типов леса на градиентах ведущих климатических факторов использована построенная графическая модель зональных типов лесных массивов, отражающая смену основных зональных биомов лесных формаций на осях континентальности и теплообеспеченности (рис. 1). Ординация циклов и биоморфоциклов типов леса, как и зональных типов лесных массивов [17], построена с использованием базы данных по климату для 450 станций Сибири и 200 станций для остальной части России, а также соседних стран. Границы зон и подзон проведены на ней в соответствии с опубликованными картами и схемами районирования [24-26], а для юга Сибири - со схемой лесорастительного районирования [20, 27]. Методика проведения границ между зонами в данном климатическом пространстве не является строго формализованной процедурой и сводится к интерполяции линейных границ с учетом положения станций в пределах зональных комплексов типов леса. Для лесорастительных районов выявлен состав зональных формаций и фоновых типов леса по итогам лесотипологических и геоботанических исследований. Акцент сделан на коренные и условно-коренные сообщества [21, 22], под последними понимаются лесные сообщества в возрасте спелости, близкие по структуре к фазе климакса, т. е. устойчивые к внешним факторам дестабилизации лесов в данном регионе.

Для получения системного представления о лесотипологической структуре конкретного региона анализировались все эколого-фитоценотические ряды, т. е. практически все типы леса, которые в совокупности и формируют зональный комплекс. Исключение составили только крайние заключительные звенья рядов, которые развиваются в соответствии с локальными лимитирующими факторами. Их следует анализировать в системе иных координат, на моделях более детального (топологического) уровня.

Из 45 циклов типов леса, выделяемых на территории Сибири, в качестве фоновых и

зональных отобрано около 15, представляющих узловые (но не основные) таксоны эколого-физиономической классификации коренных лесных сообществ. Примером такого таксона выступает цикл *Ledosa* - багульниковый, в составе которого есть серии багульниково-бруснично-зеленомошная, багульниково-голубичная, багульниково-мшистая и другие близкие к ним, представленные лиственничниками, ельниками, кедровниками, произрастающими в сходных экотопах, на холодных или длительно-сезонно-мерзлых почвах с застойным временным переувлажнением.

Термин "биоморфоцикл" использован в работе А. Г. Крылова [28]. Им выделено 19 таксонов этого ранга, которые отчасти соответствуют выделяемым циклам Л. В. Шумиловой [23] по названиям, но по объему могут быть шире. А. Г. Крылов справедливо отмечает известную ограниченность классификационного подхода, базирующегося только на одном из признаков структуры сообществ, даже при том, что они коренные, т. е. с устоявшейся синузильной структурой.

Как таксоны эколого-фитоценотической классификации циклы, серии и биоморфоциклы выполняют свою диагностическую роль во многих региональных лесотипологических классификациях, построенных на физиономических признаках. Они выделены с учетом доминирующих видов нижних ярусов (ландшафтозначимых синузиль в понимании Б. А. Юрцева [29]), определяющих физиономию сообществ на стадии коренных или условно-коренных сообществ. Такие синузиль, как мелкотравно-зеленомошная, чернично-зеленомошная, осочково-разнотравная, багульниково-моховая и т. п., индицируют определенные экологические режимы местообитаний. Кроме того, они получают достоверное отражение и в фондовых материалах наземного лесоустройства, где региональные схемы типов леса составляются по признакам морфологической структуры и состава нижних ярусов - подлеска, травяно-кустарничкового яруса и мохово-лишайникового покрова. Велика их роль и в оценке природной пожарной опасности лесов по составу и запасам растительных горючих материалов. Циклы и серии типов леса, выделяемые по составу нижних ярусов сообществ, таким об-

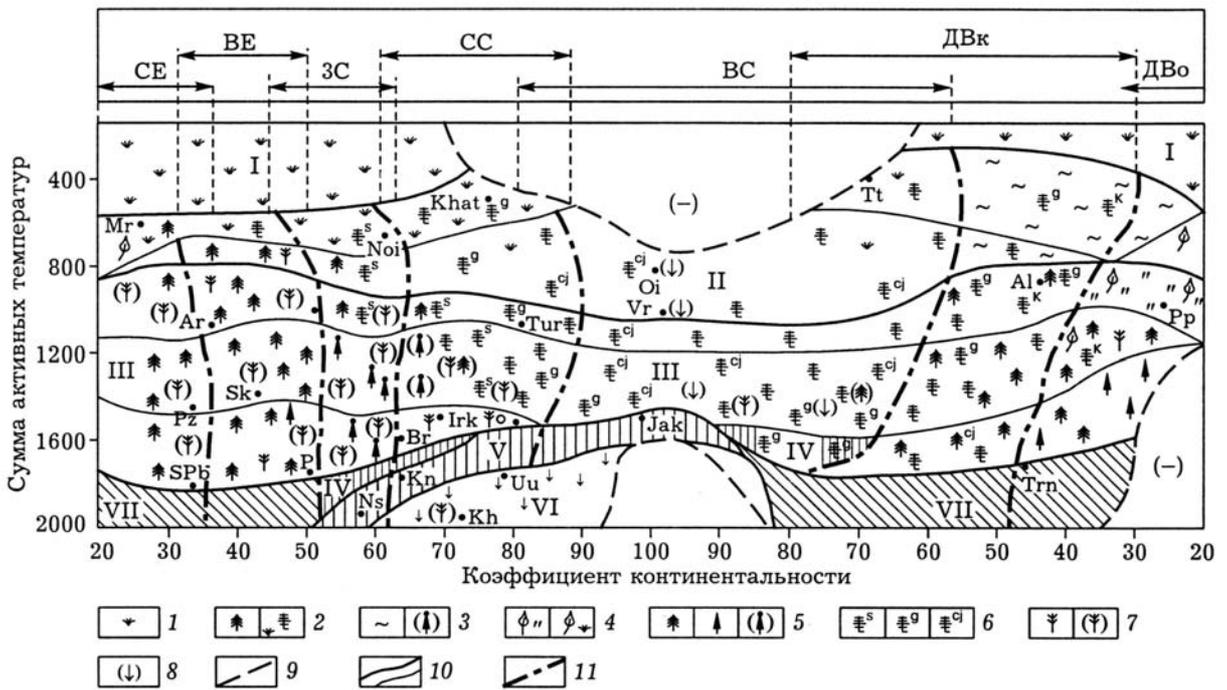


Рис. 1. Портретная модель основных биомов и зон Северной Евразии в системе климатических осей координат: континентальность и теплообеспеченность (по данным прямой ординации 650 тестируемых лесных территорий и соответствующих метеостанций на осях континентальности (значения коэффициента континентальности Конрада) и теплообеспеченности - суммы активных температур ($St > 10\text{ }^{\circ}\text{C}$)).

Лесорастительные зоны: I - тундра; II - северные редколесья, притундровые леса; III - тайга с подзонами северной, средней и южной тайги; IV - светлохвойно-мелколиственные леса, или подтайга; V, VI - лесостепи и степи умеренно-холодного климата; VII - смешанные хвойно-широколиственные леса.

Зонобиомы: I - тундра, III - тайга, VI - степь умеренно-холодного климата.

*Зоноэкотоны: II, IV, V, VII.

Секторы континентальности: CE - среднеевропейский, BE - восточно-европейский, ЗС - западно-сибирский, СС - среднесибирский, ВС - восточносибирско-монгольский, ДВк - дальневосточный резко континентальный и мусонно-континентальный, ДВо - дальневосточный муссонный и мусонно-океанический.

1-8 - преобладающие виды или группы видов зональных лесных формаций и зональные типы растительности: 1 - тундра, 2 - хвойное редколесье (с елью, с лиственницей), 3 - стланики (хвойные с *Pinus pumila*, лиственные с *Alnus* spp., *Duschekia fruticosa*, *Betula divaricata*), 4 - криволесья березовые (с *Betula divaricata*), 5 - темнохвойные леса: еловые (с *Picea excelsa*, *P. obovata*, *P. jezoensis*); пихтовые с *Abies sibirica*; смешанная темнохвойная тайга с *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Picea obovata*), 6 - светлохвойные летне-зеленые (с *Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *L. cajanderi*), 7 - сосновые леса с *Pinus sylvestris* (интразональные сосновые боры), 8 - интразональные степи.

9-11 - границы: 9 - реальных значений климатических параметров по данным метеостанций России и Прибалтики, 10 - зон (жирная линия) и подзон (тонкая линия); 11 - границы секторов.

Стрелками по верхнему краю схемы показано перекрытие географических секторов в данном климатическом пространстве.

Названия метеостанций на территории России по подзонам:

- притундровые леса и редколесья, островные массивы северной тайги: Oi, Vr, Mr, Nor, Khat - Оймякон, Верхоянск, Мурманск, Норильск, Хатанга;
- таежная зона: SPb, P, Ch, Br, Irk, Ol, Jak - Санкт-Петербург, Пермь, Братск, Иркутск, Олекминск, Якутск, Тура, Аян;
- лугово-лесная зона с каменной березой: Pp - Петропавловск-Камчатский;
- лесостепная зона Сибири: Ns, Krs, Kn - Новосибирск, Красноярск, Канск;
- степная зона Сибири: Uu, Kh - Улан-Удэ, Кяхта.

разом, представляют интерес как при научном исследовании структурного биоразнообразия лесного покрова, так и для практического использования.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 2 представлены фоновые (ландшафтозначимые) циклы и частично биоморфоциклы типов биогеоценозов, играющие заметную роль в зональных комплексах типов леса Северной Евразии. Предпочтение отдано коренным и условно коренным типам на местообитаниях, приближающихся к зональным. Кроме них для горных регионов Восточной Сибири, Дальнего Востока отмечены некоторые циклы, характерные для незональных местообитаний, подчеркивающие специфику биоклиматических секторов. Названия циклов сокращены, например, для всех зональных таежных темнохвойных лесов чернично-зеленомошных указано название *Myrtillosa*, для кисличников - *Oxalidosa*. Для лиственничной и сосновой сибирской тайги, в которой зеленомошный покров не всегда присутствует, зональный цикл брусничной может характеризоваться не только зеленомошным покровом, но и заметным участком мха *Aulacomnium palustre* на мерзлотных почвах, либо мха *Rhytidium rugosum* на почвах с периодическим недостатком увлажнения. Таким образом, моховой покров косвенно тоже индицирует степень континентальности климата, хотя в данной статье остается за пределами рассмотрения.

На схеме (см. рис. 2), призванной отразить фитоклиматические связи зонального уровня, исключены те циклы, которые связаны с повышенной локальной гидро- и литоморфностью и затушевывают зональные и долготно-секторные закономерности в масштабах всей бореальной области. Их можно выявить при сравнительно-географическом анализе эдафифитоценологических рядов в специальном исследовании. Последнее весьма актуально для провинций и областей, где зональная растительность представлена незначительными по площади участками и фон образует интразональная (либо аazonальная) растительность (вся Западно-Сибирская низменность, Центральная Якутия).

Из анализа схемы на рис. 2 можно видеть, что в европейских секторах, куда входит и большая часть Скандинавии, с севера на юг сменяют друг друга водяниковый *Empetrosa* (северная тайга), черничный (северная и средняя тайга) и кисличный (южная тайга, подзона смешанных лесов) циклы типов леса. На южной окраине ареала кисличников зеленые мхи могут почти отсутствовать, здесь отмечается перекрытие кисличного цикла с неморально-травяными - волосистоосоковым, снытевым, щитовниковым, развитыми в еловых, а также в пихтовых и производных типах леса в Предуралье (см. также рис. 1).

За Уралом черничные серии (и весь черничный цикл) выражены слабее, но вместо них широко распространены ягодниково-зеленомошные типы сосняков, кедровников и производных березняков (в цикле *Vacciniosa*) с господством брусники, примесью черники и голубики. Эти климатически обусловленные сообщества на территории Западно-Сибирской равнины приурочены, главным образом, к хорошо дренированным участкам речных долин, в то время как обширные плоские водоразделы заняты незональной болотной растительностью. К северу, в условиях меньшей обеспеченности теплом, в составе таежных лесов начинают преобладать сообщества с участием багульника, лишайников (циклы *Ledosa* и *Lichenosa*), мха Шребера, водяники. Следует отметить в Западной Сибири слабую представленность не только серий черничного цикла, но и кисличных, которые замещаются в южной подзоне тайги мелкотравно-зеленомошными (с участием кислицы, таежного мелкотравья) и вейниковыми (с *Calamagrostis obtusata*) пихтарниками либо смешанными пихтово-кедрово-еловыми типами (см. рис. 1). Здесь же в силу высокой континентальности и низкой теплообеспеченности климата практически отсутствуют типы леса с господством неморальных видов, которые только в подтайге Западно-Сибирской равнины формируют локальные синузии. Участие представителей неморального широколиственного возраста в черневых мелколиственно-темнохвойных лесах северных и северо-западных низкогорий Алтае-Саянской горной области, но на схеме они не помещены, так как своим суще-

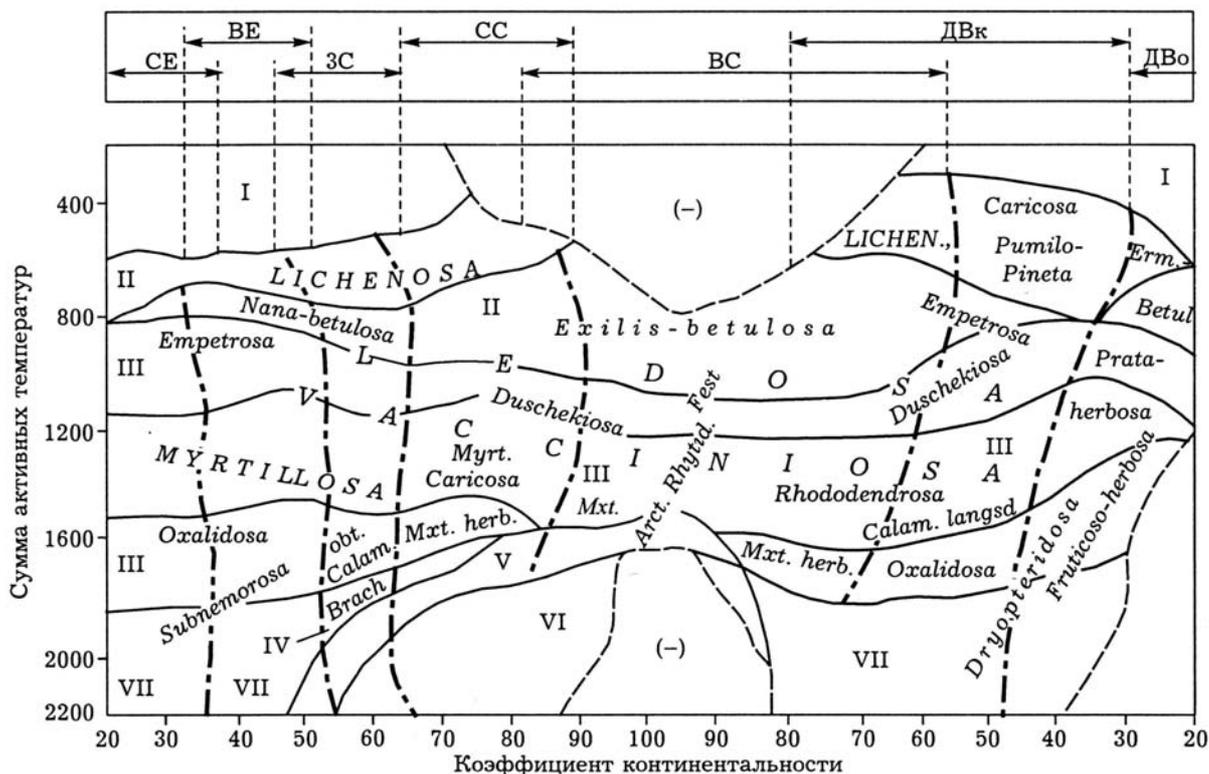


Рис. 2. Лесорастительные зоны и основные зональные циклы ассоциаций boreальной области Евразии в системе климатических градиентов: континентальность - теплообеспеченность.

Лесорастительные зоны и секторы континентальности: см. обозначения на рис. 1.

Основные циклы и биоморфоциклы зональных комплексов типов леса и редколесий: *Lichenosa* - лишайниковый; *Nana-betulosa*, *Exilis-betulosa* - ерниковые с преобладанием кустарниковых берез; *Empetrosa* - водяниковый (шикшевый); *Ledosa* - багульниковый, голубичный на почвах мерзлотного яра; *Vacciniosa* - брусничный, ягодниково-кустарничковый с брусникой - *Vaccinium vitis-idaea*, черникой - *Vaccinium myrtillus*, реже голубикой *Vaccinium uliginosum*; *Myrtillosa* - черничный; *Caricosa* - осоковый (с таежными осоками *Carex globularis*, *C. iljinii*); *Oxalidosa* - кисличный либо мелкотравный (с кислицей - *Oxalis acetosella*, таежными папоротничками - *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, мелкотравьем - *Cerastium pauciflorum*, *Trientalis europaea*, *Goodyera repens*); *Calamagrostidosa* (*Calam.*) - вейниковый (с *Calamagrostis obtusata*). Перечисленные циклы характеризуются заметным обилием или господством зеленых мхов (циклы *Hylocomiosa*, *Pleuroziosa*) в зональных экотопах.

Subnemorosa - субнеморальный (с осокой волосистой - *Carex pilosa*, съезью - *Aegopodium podagraria* и другими неморальными видами); *Dryopteridosa* - папоротниковый; *Brachypodiosa* (*Brach.*) - коротконожковый; *Muxtoherbosa* (*Mxt.*, *Mxt.herb.*) - мезофильно-разнотравный, включая осочковый с *Carex macroura* в Западной и Средней Сибири и *Carex lanceolata*, *C. reventa* - в Приамурье; *Arctostaphyllosa* (*Arct.*) - толокнянковый; *Rhytidiosa* (*Rhytid.*) - ритидиевый с *Rhytidium rugosum*; *Festucosa* (*Fest.*) - злаковый, включая типчаковый с *Festuca ovina* и лимнасовый с *Limnas stelleri*; *Rhododendrosa* (*Rhododendron dauricum*) - рододендроновый; *Duschekiosa* - ольховниковый с *Duschekia fruticosa*; *Eriophori-Caricosa* - пушицевые, кочкарно-осоковые болота в комплексе тундролесья; *Pumilo-Pineta* - кедровостланиковые заросли и редколесья с *Larix cajanderi*; *Erm.-Betul.* - каменно-березовые редколесья и березовые криволесья на верхней границе лесного пояса; *Prata-herbosa* - лугово-разнотравный цикл в каменно-березняках с *Betula ermanii*; *Fruticoso-herbosa* - кустарниково-разнотравный цикл (с мезо- и гигрофильными видами).

Границы: см. условные обозначения 9-11 на рис. 1.

ствованием обязаны эффекту барьерного подножия в горных ландшафтах.

В Среднесибирском секторе и в еще большей степени - в Восточной Сибири цикл *Vacciniosa* становится господствующим во всех подзональных категориях светлохвойной (ли-

ственничной - *Larix sibirica*, *L. cajanderi*) и темнохвойной (*Pinus sibirica*, *Picea obovata*) тайги с участием лиственницы, а также сосновых (*Pinus sylvestris*) боров, перекрываясь в реальном географическом пространстве с циклами *Ledosa* (на мерзлотных), *Dusche-*

kiosa (на сезонно-мерзлотных с дополнительным проточным увлажнением) и *Rhododendrosa* (на менее холодных, но временно промерзающих каменистых почвах). Следует подчеркнуть роль термического режима почв в континентальном и ультраконтинентальном секторах, резко выраженную и играющую главную роль в мелкоконтурной структурной дифференциации напочвенного покрова. Цикл *Ledosa* - самый устойчивый на мерзлотных почвах, и поэтому ареал его сдвинут в сторону минимальной обеспеченности теплом. Цикл *Vacciniosa* перекрывается с ним, и с циклами *Arctostaphyllosa* (толокнянковым), *Festucosa* (типчаковым), *Limnosa* (лимнасовым), не имеющими заметного распространения, но весьма специфичными для ультраконтинентального климата Центральной Якутии. Их присутствие диагностирует специфические особенности фитоценотического разнообразия лиственничников Якутии и их эколого-ценотическую близость к лесам Монголии [30, 31]. Повсеместное распространение имеют циклы голубичный и багульниковый, последний также характеризуется присутствием голубики *Vaccinium uliginosa* в широком спектре местообитаний — от заболоченных моховых (с *Aulacomnium palustre*, *Ptilidium ciliare* и др. мхами) до ритидиевых (*Rhytidium rugosum*) и лишайниково-зеленомошных.

Перекрывание климатических и эдафических ареалов голубики, багульника и брусники и широкий диапазон условий их доминирования говорят в пользу того, что здесь эти виды хорошо адаптировались к недостатку тепла и влаги в воздухе, к контрастной сезонной гидротермике почв, к сезонным низовым пожарам. Одним из стресс-факторов может, по-видимому, выступать и избыток солнечной инсоляции в весеннее время, которого не выдерживают ни черника, ни таежное мелкотравье, ни теневые травы темнохвойной тайги, почти полностью исчезнувшие на территории Восточной Сибири.

Бруснично-разнотравные гемибореальные сосняки, лиственничники и березняки (*Vaccinioso-мухтоherbosa*) с господством мезофильного разнотравья, брусники, костяники *Rubus saxatilis*, осочки *Carex macroura* и злаков (вейника - *Calamagrostis arundinacea*, коротконожки - *Brachypodium pinnatum*) до-

минируют как в южной тайге Средней Сибири, так и в подтаежно-лесостепном комплексе низкогорных сосновых и лиственничных лесов на юге Забайкалья. С приближением к лесостепям теряют свою роль багульник болотный, голубика, таежные травы и кустарнички, мезофильные мхи, усиливается роль борово-лесостепного разнотравья (биоморфоцикл *Мухтоherbosa*, с осочками *Carex amguensis*, *C. lanceolata* и разнотравьем - *Vicia unijuga*, *Saussurea controversa*, *Lupinaster pentaphyllus*), с которыми заметно перекрывается ареал рододендрона даурского. Следует отметить, что в горах Монголии на высотах более 1600 м можно встретить все тот же состав фоновых синузий, дающих основание для выделения циклов брусничного, ритидиевого, багульникового, рододендронного, осочкового и ряда других менее распространенных [30].

Дальний Восток отличается прежде всего тем, что здесь секторы континентальности крайне быстро сменяются в направлении от океана к побережью и далее в глубь суши. В последнее время предложено деление на четыре сектора континентальности [32], различающиеся по спектрам зон и составу растительности. Признавая верность концепции в принципе и самой идеи подчинения зон секторам, мы сохраняем здесь деление на два сектора как более приемлемый для обзорных целей вариант: слишком сложна география региона и велико переплетение биоклиматических закономерностей со всеми иными, обусловленными в том числе и постоянными экзогенными нарушениями. Поэтому неизбежна схематичность отражения зональных закономерностей в данном параметрическом пространстве и различные проявления их в конкретной ландшафтной обстановке.

Для океанического сектора Дальнего Востока характерна специфическая зона каменноберезовых лесов и редколесий в сочетании с лугами в широком интервале значений теплообеспеченности. С ней связано распространение кустарниково-разнотравной группы типов леса (с *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea* sp., *Sambucus* sp., *Rhododendron aureum*, *Rh. kamtchaticum*). В травяном ярусе могут доминировать в разных ассоциациях: *Filipendula camtchatica*,

Veratrum albiflorum, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris* spp., *Matteuccia struthiopteris*, *Calamagrostis langsdorffii*, а также другие виды. Таким образом, данная группа весьма пестрая по своей экологии и представлена широким набором ассоциаций. Ю. Н. Нешатаев с соавторами [33] выделили на территории Кроноцкого заповедника шесть групп и 14 ассоциаций каменно-березовых лесов. В. А. Шамшин [34], анализируя данные лесоустройства, объединил ассоциации в четыре группы типов леса более крупного объема: высокотравные (*Altoherbosa*) кустарниково-разнотравные, низкотравные (*Parviherbosa*) и низкотравные в комплексе со стланиками (ольховым и кедровым). Зональной группой считается кустарниково-разнотравная, тогда как высокотравная интразональна и занимает всего 5-7 % площади каменноберезняков. Темнохвойные и лиственничная формации в океаническом секторе имеют ограниченное распространение. Верхнюю полосу на переходе к горной тундре формируют ольховые заросли и кедровый стланик.

Юг бореальной области в океаническом секторе Дальнего Востока также имеет выраженные секторные отличия, хотя территориально занимает небольшие площади.

В континентальном секторе Дальнего Востока (см. рис. 1, 2) представлены еловые (с елью аянской в менее континентальном климате) и лиственничные леса (в более континентальном). С лиственничными редколесьями в горах сочетается формация кедрового стланика *Pinus pumila*, представленная как в виде подлеска в лиственничных и еловых редколесьях (цикл *Pumila pinosa*), так и в виде стелющихся хвойных лесов (формация *Pumilo-pineta*). Намечается и широтная субарктическая зона с господством *Pinus pumila* в зональных позициях ландшафтов [23, 32]. Фоновое распространение имеют циклы *Vacciniosa*, *Ledosa*, *Duschekiosa*. На заболоченных равнинах Приамурской низменности - лангсдорфовой циклограммы (с *Calamagrostis langsdorffii*) в лиственничных марях, ерниковый с *Betula divaricata*, а на склонах в низкогорных лиственничниках и сосняках - рододендроновый (с *Rhododendron daurica*).

Особое место на юге бореальной зоны Северной Евразии занимает подзона гемибореальных лесов (или подтаежная подзона) [35].

Анализ опубликованных работ и новых оригинальных данных показывает, что в настоящее время все гемибореальные леса Северной Евразии могут быть отнесены к нескольким крупным секторно-зональным подразделениям. Ареалы этих подразделений демонстрируют пример секторной дифференциации трансконтинентального зонального типа растительности и образуют два ряда корреспондирующих единиц. Ряды характеризуются наличием физиономически близких пар типов сообществ и сходной последовательностью замещения последних по мере удаления от Тихого и Атлантического океанов в направлении центра континента. Первую пару корреспондирующих типов представляют хвойно-широколиственные и темнохвойные (с участием широколиственных видов) гемибореальные леса европейско-западносибирского субатлантического и восточноазиатского субпацифического секторов. Они представлены субнеморальным циклом с участием *Carex pilosa* в европейской части, высокотравно-папоротниковым циклом - черневые леса в Западной Сибири, папоротниковым - *Dryopteridosa* в дальневосточном секторе. Во внутренних континентальных районах Евразии, испытывающих остаточное воздействие океанов, гемибореальные леса представлены особой парой корреспондирующих единиц: а) мелколиственно-светлохвойных (*Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*) континентальных амфиатлантических, распространенных на обширной территории от восточного макросклона Южного Урала до Байкала (циклы *Brachypodiosa* (*Brach.*) - коротконожковый; *Myxtoherbosa* (*Mxt.*, *Mxt. herb.*) - мезофильно-разнотравный, включая осочковый с *Carex macroura*); б) ксеромезофильных лиственных (*Betula davurica*, *B. platyphylla*, *Quercus mongolica*) континентальных амфипацифических гемибореальных лесов (циклы - леспедециевый (*Lespedeza bicolor*), *Myxtoherbosa* (*Mxt.*, *Mxt. herb.*) - мезофильно-разнотравный, включая осочковый с *Carex lanceolata*, *C. reventa*). В регионах Восточной Сибири и Монголии, не испытывающих сколько-нибудь существенного воздействия океанов, циклы типов амфиатлантических и амфипацифических гемибореальных лесов замещаются ультраконтинентальными светлохвойными (преимущественно светло-

хвойными летне-зелеными - лиственничными) криомезоксерофильными лесами (циклы *Rhytidiosa (Rhytid.)* - ритидиевый со мхом *Rhytidium rugosum*; *Festucosa (Fest.)* - злаковый, включая типчаковый с *Festuca ovina*). Пары корреспондирующих типов лесных сообществ сходны физиономически по составу древесных ярусов, но существенно различаются особенностями экологии, флористическими составами и некоторыми важными фитоценоотическими характеристиками почвенного покрова. Физиономическое сходство этих корреспондирующих единиц обусловлено наличием общих зональных адаптивных характеристик доминирующих древесных видов и близких черт фитоценоотической структуры сообществ, имеющих место вследствие усиления континентальности и аридности климата по направлению от двух мировых океанов к центру континента. К ним следует отнести:

1. Обеднение видового состава древесного яруса и упрощение его структуры: от сложных многовидовых широколиственно-хвойных до монодоминантных светлохвойных лесов.

2. Усиление ксероморфизма у доминирующих видов древесного яруса: широколиственные виды → мелколиственные и светлохвойные вечнозеленые виды → светлохвойные летне-зеленые виды.

3. Увеличение освещенности древесного яруса: от сомкнутых субокеанических сообществ до светлых лиственничных континентальных лесов.

Важными признаками, отражающими общие закономерности проявления фактора океаничности-континентальности, выступают также некоторые параллельные изменения в экологических спектрах ценофлор "западных" и "восточных" корреспондирующих единиц:

1. Увеличение роли ксеро- и криофильных видов в травяном ярусе и уменьшение роли термо- и умеренно-термофильных мезофитов в сообществах зональных гемибореальных лесов, замещающих друг друга по направлению к центру континента.

2. Возрастание способности к сосуществованию в одном и том же сообществе видов различной экологии (ксеро- и мезофитов, умеренных термо- и криофитов) в результате переменного режима увлажнения-тепло-

обеспеченности местообитаний в течение вегетационного периода, возникающего как следствие усиления континентальности климата.

Общие эколого-физиономические черты обуславливают относительное внешнее сходство корреспондирующих типов на фоне главных принципиальных различий, которые заключаются в том, что они сформированы под влиянием существенно различных режимов климата, создаваемых, с одной стороны, западным (атлантическим) переносом влаги, а с другой - влиянием тихоокеанского муссона на континент, а также на базе различных флор - евросибирской и восточно-азиатской.

В отношении температурного климатического диапазона циклов типов леса созданная портретная модель (см. рис. 1) менее информативна, чем для градиента океаничности-континентальности, однако уже сейчас можно сделать вывод о широком диапазоне большей части этих единиц на градиенте теплообеспеченности, особенно в условиях континентального климата, где решающим фактором является температурный режим почв, а не воздуха.

Выявленные зонально-секторные подразделения бореальных лесов на уровне зональных формаций, циклов и биоморфоциклов типов леса показывают важные закономерности структурной организации лесного покрова как целостной системы в масштабах всей Северной Евразии. Они полезны для построения легенд обзорных геоботанических и эколого-фитоценоотических карт, для оценки разнообразия лесной растительности, как первые количественные данные параметров зональных категорий по показателям континентальности климата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Система климатических координат "континентальность - теплообеспеченность" позволяет отразить основные фитоклиматические закономерности структурного разнообразия растительного покрова на уровне не только зональных формаций, но и фоновых циклов и биоморфоциклов типов леса. Эта задача не могла быть решена в системе других координат, так как особенности палеогеографии и региональный характер биокли-

матических связей этому препятствуют. Поместив максимальные значения континентальности в центр схемы, мы получили возможность увидеть то, что не видно на карте - симметрию ареалов некоторых экобиоморф и синузий, играющих роль при идентификации типов лесных биогеоценозов. Эта симметрия не может быть полной в силу особенностей палеогеографии, разного состава популяций хвойных лесообразователей, а также специфики таких видов-эдикаторов, как кедровый стланик, каменная береза на востоке континента. Тем не менее черты симметрии имеются, что очевидно и неслучайно связано с влиянием Атлантики, с одной стороны, и муссонной циркуляции со стороны Тихого океана - с другой.

Косвенно степень континентальности говорит и об увлажнении, хотя эта связь имеет особый вид для районов муссонного климата. Поэтому следующий шаг в исследовании биоклиматических связей может состоять в решении задачи многомерного анализа и построении трехмерной модели. Вместе с тем есть все основания считать, что ось континентальности в силу интегрального содержания - сама по себе комплексный градиент эколого-географических факторов: с континентальностью в большой степени связаны такие важные характеристики природных режимов, как суровость, мало- и многоснежность зим, промерзание и оттаивание почв, экстремальные уровни инсоляции, засушливости, заморозки и т. п.

Поскольку на обширных пространствах Сибири биоклиматические закономерности выдерживаются, это позволяет давать географический прогноз растительности - зональных групп формаций и зональных циклов типов леса - по интегральным климатическим параметрам и физико-химическим характеристикам почв.

Рассмотренные схемы, по нашему представлению, могут выполнить роль концептуальных графических моделей (портретов) зональных классов экосистем и стать основой для целой серии других моделей субконтинентального уровня, поскольку дают количественные характеристики для климатареалов зональных таксонов лесного покрова.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (03-04-

49746, 03-04-96025, 03-07-96837) и Интеграционного проекта СО РАН № 145.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Л. Комаров, Дневник 1-го Всерос. съезда русских ботаников в Петрограде, Пг., 1921, 3, 27-28.
2. И. П. Герасимов, О почвенно-климатических фациях равнин СССР и прилегающих стран, Л., Изд-во АН СССР, 1933, 1-38.
3. А. Г. Исаченко, А. А. Шляпников, Ландшафты, М., Мысль, 1989.
4. А. Г. Исаченко, *Изв. ПГО*, 1996, **128**: 5, 12-24.
5. S. Tuhkanen, *Acta Botanica Fennica*, 1984, 127.
6. И. И. Букс, В. Н., Байбородин, Л. С. Тиримбаева, Эколого-фитоценоотические комплексы Азиатской России. Карта масштаба 1 : 7 500 000, Иркутск, Изд-во Ин-та географии, 1977.
7. А. Г. Исаченко, *Изв. ВГО*, 1988, **120**: 6, 489-501.
8. Ю. П. Пармузин, Тундролесье СССР, М., Мысль, 1979.
9. Н. И. Базилевич, О. С. Гребенщиков, А. А. Тишков, Географические закономерности структуры и функционирования экосистем, М., Наука, 1986.
10. Н. П. Поликарпов, Н. М. Чебакова, Д. И. Назимова, Климат и горные леса Южной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
11. Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород СССР, М., Лесн. пром-сть, 1982.
12. H. Walter and E. Vox, *Vegetatio*, 1976, 32, 75-81.
13. A. M. Solomon, I. C. Prentice, R. Leemans, and W.P.Cramer, *Water, Air, and Soil pollution*, 1993, 70, 595-614.
14. L. Hämet-Ahti, *Fennia*, 1981, **159**: 1, 69-75.
15. N. M. Tchebakova, R. A. Monserud, R. Leemans, D. I. Nazimova, The Impact of Climate Change on Ecosystems and Species: Terrestrial Ecosystems. Eds. J. Pernetta, R. Leemans, D. Elder and S. Humphrey, IUCN, Print. Sadag, France, 1995, 67-83.
16. Д. И. Назимова, Ботанические исследования в Сибири, Красноярск, 1994, 2, 61-72.
17. Д. И. Назимова, *Лесоведение*, 1995, 4, 63-73.
18. D. I. Nazimova, N. M. Andreeva, N. B. Ermakov, V. G. Tsaregorodtsev, Phytogeography of Northeast Asia. Tasks for 21st century. Abstracts of the symposium July 21-25, Vladivostok, Russia, 2003, 61.
19. С. Я. Соколов, Проблемы ботаники, М. - Л., 1962, 110-123.
20. В. Н. Смагин, С. А. Ильинская, Д. И. Назимова и др., Типы лесов гор Южной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб отд-ние, 1980.
21. В. Н. Сукачев, Дендрология с основами геоботаники, М., 1938.
22. В. Д. Александрова, Классификация растительности, Л., 1969.
23. Л. В. Шумилова, Ботаническая география Сибири, Томск, 1962.
24. Б. П. Колесников, *Инф. биол. научн. совета по освоению таежных территорий*, Иркутск, 1969, 2, 9-39.
25. С. Ф. Курнаев, Лесорастительное районирование СССР, М., Наука, 1973.
26. А. Г. Исаченко, А. А. Шляпников, О. В. Робозерова, Ландшафтная карта СССР, Масштаб 1 : 4 000 000, М., ГУГК, 1988.

27. В. Н. Смагин, С. А. Ильинская, И. А. Коротков и др., Первое Всесоюзное совещание по районированию лесного фонда СССР, Красноярск, 1977, 8-11.
28. А. Г. Крылов, Жизненные формы лесных фитоценозов, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1984.
29. Б. А. Юрцев, Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1981.
30. И.А. Коротков, Леса МНР, М., 1978, 36-121.
31. N. Ermakov, M. Cherosov, P. Gogoleva, *Folia Geobotanica*, 2002, 37.
32. P. V. Krestov, Forest vegetation of the Russian Far East. In: Kolbek and Srutek (eds.). Forest-vegetation in the Northeast Asia, Kluwer, Dordrecht., 2002 (In press).
33. В. Ю. Нешатаев, В. Ю. Нешатаева, Растительность Кроноцкого государственного заповедника. Тр. Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, СПб., 1994.
34. В. А. Шамшин, Каменно-березовые леса Камчатки. Биология, экология, строение древостоев. М., Геос, 1999.
35. Н. Б. Ермаков, *Изв. АН. Сер. географическая*, 2001, 5, 82-90.

Conceptual Model of Structural Biodiversity of the Zonal Classes of Forest Ecosystems of Northern Eurasia

D. I. NAZIMOVA, N. B. ERMAKOV, N. M. ANDREEVA, N. V. STEPANOV

A conceptual model of the climatic dependence of structural biodiversity of boreal forests of Northern Eurasia is developed; the coordinates "continentality - warmth" are used, along with the ordination of zonal types of forest lands plotted in the same system previously. The basis of the portrait ordination model was composed of the landscape-important biomorphocycles of biocenosis types, which play a leading part in zonal complexes of forest types. The most characteristic features of longitudinal sector and latitudinal zonal changes of cycles and biomorphocycles in the space of two-dimensional bioclimatic model of the forests of Northern Eurasia are shown.

The investigation was supported by RFBR (03-04-49746, 03-04-96025, 03-07-96837) and Integration Project of SB RAS No. 145.