

УДК551.583+581.584 + 581.526

**БОРЕАЛЬНЫЕ ЛЕСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ  
В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА  
(Ландшафтно-экологический прогноз)**

© 2017 Э.Г. Коломыц

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

Поступила 21.02.2016

Дается описание климатогенных механизмов эволюционных ландшафтно-экологических процессов в различных секторах Тихоокеанского мегаэктона Северной Евразии с помощью имитации этих процессов по ландшафтно-экологическим прогнозам. Проведено сравнение полученных прогнозных сценариев с аналогичными прогнозами по внутриконтинентальным регионам Восточной Европы. За основу взяты региональные климатические сценарии по глобальным прогнозным моделям E GISS и HadCM3 (версия A2) на предстоящие 50–200 лет для островодужной Неопацифики и окраинно-материковой Субпацифики. Эти модели дают два прогнозных климатических тренда – холодно-аридный и термоаридный. Менделеевскому островодужному ландшафту (о-в Кунашир) свойственна исключительно высокая скорость функционального поглощения ареалов почти всех базовых растительных сообществ экстразональными объектами, что характеризует уже региональные масштабы климатогенной трансформации биогеоэкологической структуры островодужного ландшафта. В окраинно-материковом низкогорном Нижнем Приамурье на фоне аналогичных, но гораздо более слабых, фитоэкологических трансформаций, широкого развития получают буферные лесные сообщества. Расчеты и оценки параметров устойчивости лесных сообществ позволили вскрыть определенные хронологические закономерности климатогенных фитоэкологических трансформаций в островодужном и окраинно-материковом секторах мегаэктона.

*Ключевые слова:* Северо-Западная Пацифика, бореальные леса, глобальные изменения климата, прогнозные экологические сценарии, устойчивость экосистем .

**Kolomyts E.G. Boreal Forests of North-West Pacific under Conditions of Global Climate Changes (Landscape Ecological Prognosis).** – The climatogenic mechanisms of evolutionary landscape-ecological processes in different sectors of the Pacific Ocean mega ecotone of Northern Eurasia have been described using the simulation of these processes by landscape-ecological predictions. The resulting prognostic scenarios were compared with analogical predictions for the intracontinental regions of Eastern Europe. The basis was the regional climatic scenarios of the global prediction models E GISS and HadCM3 (version A2) of insular-arc Neo-Pacific and marginal-continental sub-Pacific for the forthcoming 50–200 years. These models give two predictive climatic trends: cold-arid and thermoarid. The Mendeleev insular-arc landscape (the Kunashir Island) is characterized by the exceptionally high rate of functional absorption of the areals of almost all basal plant communities by extrazonal objects characterizing already the regional scales of climatogenic transformation of the biogeocoenological structure of insular-arc landscape. In the marginal-continental low-mountain Lower Priamurye, against the background of analogous but much weaker phytocoenological transformations, buffer forest communities will have the most development. The calculations and assessments of the parameters of stability of forest communities made it possible to reveal certain chronological regularities of climatogen-

ic phytocoenological transformations in insular-arc and marginal-continental sectors of the mega ecotone.

*Key-words:* North-West Pacific, boreal forests, global climate changes, predictive ecological scenarios, stability of ecosystems.

## ВВЕДЕНИЕ

Современный этап развития континентальной биосферы наиболее ярко выражен в пределах Тихоокеанского кольца – наиболее активного на планете подвижного тектонического пояса, который включает систему вулканических островных дуг и прилегающие материковые окраины, с проявлениями активной сейсмичности и вулканизма (Райс, 1980; Мещеряков, 1981; Герасимов, 1986). Частью этого подвижного пояса является Тихоокеанский оро-климатический мегаэктон Северной Евразии, охватывающий восточную тектонически активную окраину материка и островную сушу в пределах умеренного и субарктического биоклиматических поясов (Коломыц, 1987, 2015). Начиная с середины мезозоя Тихоокеанский подвижной пояс оказывается *одним из истоков формирования континентальной биосферы*. Установлено, что окраинно-материковые и островные территории его внетропической части послужили «генераторами» и «хранителями» континентальных и океанических элементов биоты на фоне пульсационного режима абиотической среды. 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 (Hulten, 1933; Hopkins, 1972; Юрцев, 1974; Крестов, 2004; Панфилов, 2005).

Важным направлением ландшафтно-экологического анализа является разработка проблемы *хроноорганизации*, по терминологии (Солнцев, 1981), природных комплексов Тихоокеанского мегаэктона, которая связана с внешней (в данном случае климатической) регуляцией их функциональных состояний. В данном сообщении рассмотрены климатогенные механизмы эволюционных преобразований лесных экосистем с помощью эмпирической имитации этой динамики по ландшафтно-экологическим прогнозам. Основная цель состояла в том, чтобы установить, как локальные гео(эко-)системы, принадлежащие различным структурным подразделениям мегаэктона, реагируют на вековые крупномасштабные изменения климата – ведущего экзогенного ландшафтообразующего фактора, т.е. каковы закономерности взаимодействия природно-территориальных структур разной возрастной генерации с климатической системой. Научный поиск в этом направлении, основанный на свойстве временного самоподобия операционной системы, был направлен на определение основных параметров структурно-функциональной организации и устойчивости экотонных систем локального уровня.

## 1. ОБЪЕКТЫ

Прогнозный экологический анализ проведен на примере двух регионов: 1) островодужного – территории и окрестностей действующего вулкана Менделеева на о-ве Кунашир Южно-Курильской гряды; 2) окраинно-материкового – Комсомольского заповедника в Нижнем Приамурье. По определению (Сочава, 1980), первый регион входит в Неопацифический сектор Тихоокеанского кольца, а второй – в сектор Субпацифики. В каждом из этих регионов на экспериментальных полигонах была проведена крупномасштабная ландшафтно-экологическая съемка, с

фиксацией более чем 40 параметров состояния лесных биогеоценозов по 35–50 пробным площадям.

Южные Курилы, и в особенности о-в Кунашир, представляют собой образец высокого разнообразия типов растительности умеренного пояса. По ботанико-географическому районированию (Атлас..., 2009) о-в Кунашир входит Южно-Курильско-Хоккайдский округ и в Южно-Курильский район, с господством темнохвойных и хвойно-широколиственных лесов, обогащенных южными восточно-азиатскими элементами, с присутствием вечнозеленых субтропических и реликтовых видов. Вулкану Менделеева свойственно также весьма четкое и достаточно полное проявление высотно-зональной биоклиматической поясности, несмотря на его относительно небольшую высоту. В районе вулкана Менделеева сосредоточены весьма разнообразные во флористическом и ботанико-географическом отношении группировки растительности (Манько, Розенберг, 1970). Нами выделены здесь шесть групп типов леса (в скобках даны условные обозначения и таксономические нормы абсолютных высот): 1) смешанные темнохвойно-широколиственные леса (♣♣ – ХШ; 184 м); 2) темнохвойные (елово-пихтовые) леса (♣♣ – ТХв; 379 м); 3) буферные каменноберезово-еловые леса (♣♣♣ – КБЕ; 575 м); 4) каменноберезовое криволесье с кедровым стлаником (♣♣♣ – БКс; 685 м); 5) заросли кедрового стланика (♣♣ – Кс; 718 м); 6) 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).

Для Менделеевского экспериментального полигона выделены также субрегиональные типологические единицы самостоятельного классификационного ранга – *группы микроландшафтов*. Каждая из этих групп представляет собой определенное парагенетическое звено мезомасштабных ландшафтных сопряжений – мезокактен (Полынов, 1956)). Группы микроландшафтов выделялись по сочетанию двух оро-климатических факторов: 1) вертикальной *ландшафтной микроярусности*, включающей в себя определенную ступень абсолютных высот и преобладающий тип мезоместоположения (МП), и 2) *макроэкспозиции* склонов вулкана Менделеева и окружающих его равнин. Выделены четыре типа мезоместоположений, по систематике (Глазовская, 1964): аккумулятивный (1 – А), трансаккумулятивный (2 – ТА), транзитный (3 – Т) и трансэлювиальный (4 – ТЭ). В соответствии с региональными климатическими контрастами, обусловленными циркуляционной экспозицией макросклонов вулкана Менделеева, нами проведено разделение первых трех ландшафтных ярусов на две части – охотоморскую (Ох, экспозиционный сектор ЮЗ–З–СЗ–С) и тихоокеанскую (Т/о, сектор СВ–В–ЮВ–Ю). Таким образом, на территории вулкана Менделеева выделено 7 субрегиональных геоморфологических единиц, которые в дальнейшем насыщались почвенно-фитоценотическими характеристиками и были уже обозначены как *группы микроландшафтов*. Перечислим выделенные группы (с указанием интервалов абс. высот): А – равнинно-предгорные Ох-1 (60–250 м) и Т/о-1 (60–180 м); ТА – низкогорные нижнеярусные Ох-2 (250–600 м.) и Т/о-2 (180–520 м); Т – низкогорные среднеярусные Ох-3 (600–720 м) и Т/о-3 (520–670 м); ТЭ – низкогорные верхнеярусные Ох–Т/о-4 (более 670–720 м).

Второй исследуемый регион входит в дальневосточную ветвь бореального биоклиматического экотона Евразии (Базилевича и др., 1986; Коломыш, 2005) и охва-

тывает подтаежные низкогорно-долинные комплексы Нижнего Приамурья, которые выделяются как буферные зональные экосистемы (Сочава, 1979). На территории Комсомольского заповедника сохранился один из крупных массивов темнохвойных и хвойно-широколиственных лесов. Согласно (Колесников, 1956), для Нижнеамурской Субпацифики были выделены четыре базовые флористические фратрии: маньчжурская мезофильная (Мм), маньчжурская ксерофильная (Мк), охотская (Ох) и ангаридская (Ан). Процесс миграции и региональной дифференциации третичной праманьчжурско-северояпонской формации (Сочава, 1946), приведший к обособлению вышеупомянутых флор, сопровождался также их интеграцией – определенным смешением в благоприятных для этого местообитаниях, с формированием устойчивых *буферных (переходных) фратрий*. Нами выделены две буферные фратрии – маньчжурско-охотская (МО) и маньчжурско-ангаридская (МА). Выделены также следующие группы типов леса: 1) широколиственная (☐ – Шл); 2) кедрово-широколиственная дубовая (☐ – КШд); 3) кедрово-широколиственные липовая (☐ – КШл); 4) елово-широколиственная (☐ – ЕШ); 5) пихтово-еловая (☐ – ПЕ); 6) лиственничная (☐ – Лист). Отдельно выделялась лесо-болотная группа (☐ – ЛБ), представленная лиственничными марями.

Микроландшафты в Комсомольском заповеднике выделялись по сочетанию двух геоморфологических признаков лесных биогеоценозов – типов их мезомасштабных местоположений и солярной экспозиции склонов (для транзитных типов МП). Эти объединения являются элементами сложной горно-долинной системы мезомасштабных ландшафтных сопряжений (мезокатен). Перечислим семь выделенных таких элементов – *групп микроландшафтов* (с указанием доминирующих абс. высот): 1) горные элювиально-трансэлювиальные Э–ТЭ (гор), сублитоморфные (450–680 м); 2) горные транзитные и трансаккумулятивные теневых склонов Т–ТА(г-тен), лито-гидроморфные (310–680 м); 3) горные транзитные солнцепечных и нейтральных склонов Т(г-с-н) литоморфные (190–450 м); 4) предгорные трансаккумулятивные солнцепечные и нейтральные ТА(п/г-с-н), сублитоморфные (110–310 м); 5) долинные элювиальные Э (д), сублитоморфные (40–110 м); 6) долинные аккумулятивные А(д) субгидроморфные (20–40 м); 7) супераккумулятивные СА, гидроморфные (20–40 м).

## 2. МЕТОДЫ

В экологическом прогнозировании ключевое значение имеют оценки состояний экосистем и их *наиболее вероятных динамических тенденций* через призму конкурентных отношений их экологических ниш. В основе этого подхода лежат известные представления об экологической нише объекта в виде некоторой области распределения его состояний в данном экологическом пространстве (Одум, 1975). Вероятностный ландшафтно-экологический прогноз осуществлялся с помощью операций с современными и предполагаемыми гидротермическими нишами экосистем (Коломыц, 2003, 2005, 2008). Для этого каждая такая ниша была представлена некоторым «размытым» (дескриптивным) множеством в виде вектора-строки (или вектора-столбца). Составляющими вектора служили нормированные частные коэффициенты связи  $C_{ij}$  градаций  $a_i$   $i$ -го явления  $A$  и  $b_j$   $j$ -го фактора  $B$ , по (Пузаченко, Скулкин, 1981), которые рассматривались как «весовые» коэффициенты. Каждый из этих коэффициентов является определенным эквивалентом вероятности

(встречаемости) того или иного объекта при данной градации геофизического параметра. Вероятность эта тем выше, чем больше частный коэффициент связи.

Ландшафтно-экологический прогноз состоит в оценках вероятностей и скоростей взаимных переходов в системе данных объектов (флористических фратрий, групп типов леса или групп микроландшафтов) согласно установленным трендам изменений того или иного набора климатических параметров. Вероятности ландшафтно-экологических переходов представлены в матрицах и на графо-аналитических моделях. Под переходом нами понимается такая смена функционального, а затем и структурного состояния данного объекта, при которой объект принимает (с той или иной долей вероятности) черты других объектов-прообразов благодаря тому, что его экологическая (в данном случае частная климатическая) ниша при своем изменении все более пересекается с нишами этих объектов.

Сама процедура прогнозирования уже излагалась нами достаточно подробно (Коломыц, 2003, 2008, Залиханов и др., 2010). Схематически ее можно представить следующим образом. По каждой паре объектов  $A$  (редуцента) и  $B$  (абсорбента) рассчитывались две прогнозные характеристики:  $P_{ii} \equiv K(A_0 \rightarrow A_1)$  – переход объекта-редуцента  $A$  самого в себя (вероятность его устойчивости) и  $P_{ij} \equiv K(A_0 \rightarrow B_0)$  – вероятность поглощения его другим объектом-абсорбентом  $B$  (здесь « $\equiv$ » – знак тождества). Эти характеристики выражались следующими мерами включения (« $\cap$ »):

$$K(A_0 \rightarrow A_1) = \frac{A_0 \cap A_1}{A_0} \quad K(A_0 \rightarrow B_0) = \frac{A_1 \cap B_0 - A_0 \cap B_0}{A_0}$$

С помощью последних находились: общая вероятность  $P_i$  преобразований объекта-редуцента, суммарные  $M_i$  и парциальные  $m_{ij}$  скорости его переходов во все  $j$ -е объекты-абсорбенты, а также время  $T(P_{ii})$  полной трансформации редуцента, выражаемое в числах шагов или в годах. Расчетные формулы указанных характеристик имеют вид, согласно (Харбух, Бонэм-Картер, 1974):

$$P_i = (1 - P_{ii}); \quad M_i = (1 - P_{ij})/d; \quad m_{ij} = P_{ij} / P_i; \quad T(P_{ii}) = 1 / M_i.$$

Здесь  $d$  – число шагов. В данном случае имеем три шага: 1990–2050 гг. и 2050–2100 гг. и 2100 – 2200 гг. Как известно (Изменение ..., 2003), начало современного глобального потепления приходится на середину-конец 80-х годов XX в.

По матрицам отношений включения того или иного объекта с другими объектами данного ряда (флористических фратрий, групп типов леса, либо микроландшафтов) рассчитывался *транзитный индекс*  $k$ -го объекта  $S_k$ . Для каждого объекта определялись число входных связей ( $n_i$ ) и число связей выходных ( $n_j$ ). Подсчитывалось также  $N$  – общее число связей в системе. Исходя из этого, транзитный индекс  $S_k$  объекта определялся как

$$S_k = P_i - P_j + 1,$$

где  $P_i = n_i / N$ ,  $P_j = n_j / N$ . Очевидно,  $0 \leq S_k \leq 2$ .

По параметру  $S_k$  группы лесных фитоценозов были подразделены на определенные *транзитные экотипы*, согласно (Одум, 1986). При  $S_k \gg 1$  объект входит в группу абсорбентов. Это субоптимальная категория – *субдоминант*, который в функциональном аспекте именуется как *субмакроболический экотип*. Если при этом  $n_j = 0$ , то объект входит в оптимальную категорию, становится *доминантом* – *макроболитом*. По мере снижения своего транзитного индекса объект становится сначала *рядовым (темпоральным) членом* данного геопространства, т.е. *мезоболическим экотипом*. Наконец, при  $S_k \ll 1$  он оказывается преимущественно редуцен-

том, поэтому переходит в субпессимальную и pessимальную категории *редуцированных экотипов* – *субмикрболитов* и *микрболитов*. В последнем случае на структурной схеме доминирования оно не имеют входных связей ( $n_i = 0$ ).

Отметим также две главные особенности проведенных прогнозных расчетов. Во-первых, в качестве предикторов использованы три климатических показателя: средняя температура самого теплого месяца ( $t_{VII-VIII}$ ), годовое количество осадков ( $r_{год}$ ) и коэффициент увлажнения Высоцкого-Иванова ( $K_{увл}$ ). Во-вторых, учитывается вероятность «остаточных» переходов того или иного объекта в другие прообразы-объекты, отсутствующие в данной операционной системе (выборке), т.е. в *экстразональные*, по определению (Спрыгин, 1986), или *вневыборочные*, объекты. Эти объекты могут относиться к другим зонально-региональным условиям, нередко весьма отдаленным от условий данной территории.

Для территории Нижнего Приамурья по данным метеостанций получена следующие линейные связи температур и осадков с абсолютной высотой ( $H_{абс}$ , в рамках долинно-низкогорного рельефа):

$$t_{VII} = 21.6 - 0.009 \cdot H_{абс}; \quad R = 0.918;$$

$$r_{год} = 1.187.3 + 0.489 \cdot H_{абс}; \quad R = 0.892.$$

С другой стороны, существуют вполне определенные закономерности базового высотного-поясного распределения фитоценологических и ландшафтных единиц по территории Комсомольского заповедника (табл. 1). Тем самым *предопределена достаточно высокая чувствительность этих единиц к изменениям фоновой биоклиматической системы, что должно существенно повысить репрезентативность прогнозных ландшафтно-экологических моделей.*

**Таблица 1.** Комсомольский заповедник. Нормированные частные коэффициенты связи флористических фратрий и групп типов леса с абсолютной высотой

Ступени абсолютных высот, м.	Флористические фратрии ( $K(A;B) = 0,126$ )						Группы типов леса ( $K(A;B) = 0,103$ )					
	Ан	Мм	Мк	МО	МА	ОК	☙☙	☙☐	☐☐	☐☐	☙☙	☙☙
20–40	<b>0.47</b>	<b>0.36</b>	0	0.11	0.21	0	<b>1.00</b>	<b>0.26</b>	0.18	0.15	0.09	0.06
40–110	0.12	0.24	<b>0.39</b>	0.21	0.21	0	0	0.17	<b>0.37</b>	<b>0.30</b>	0.09	0.06
110–190	0.17	0	0.18	<b>0.30</b>	0.15	0.17	0	0.17	0.18	<b>0.30</b>	0.36	0
190–310	0.24	0	0	0.21	<b>0.42</b>	0.12	0	0.14	0	0.25	<b>0.45</b>	0.09
310–450	0	<b>0.40</b>	<b>0.43</b>	0.18	0	0.10	0	<b>0.25</b>	0.26	0	0	0.24
450–680	0.16	0	<b>0</b>	0	0	<b>0.61</b>	0	0	0	0	0	<b>0.56</b>

Примечание.  $K(A;B)$  – нормированный коэффициент сопряженности признаков, по (Пузаченко, Скулкин, 1981). Значение  $K(A;B) \approx 0,19$  соответствует коэффициенту корреляции 0,7. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш. Остальные обозначения см. в тексте.

Третий показатель является функцией первых двух и главным образом среднеиюльской температуры. Так, для территории Нижнего Приамурья по данным метеостанций получена следующая линейная связь:

$$K_{увл} = 4.37 - 0.138 \cdot t_{VII}; \quad R = 0.850.$$

Тем не менее, коэффициент атмосферного увлажнения играет самостоятельную системообразующую роль, что подчеркивается значениями его «весовых» коэффициентов (см. ниже табл. 3).

**Таблица 2.** Вулкан Менделеева. Нормированные частные коэффициенты связи флористических фратрий и групп типов леса с абсолютной высотой

Ступени абсолютных высот, м.	Флористические фратрии ( $K(A;B) = 0,322$ )					Группы типов леса ( $K(A;B) = 0,325$ )					
	МО	Ох	БК	Бер	БКО						
65–150	<b>0.62</b>	0	0	0	0	<b>0.57</b>	0	0	0	0	0
150–320	0.31	0.25	0	0	0	0,28	0.33	0	0	0	0
320–500	0.08	<b>0.40</b>	0	0.23	0	0,07	<b>0.50</b>	0	0	0	0
500–650	0	0.26	0.23	0	<b>1.00</b>	0	0.17	<b>1.00</b>	0.23	0	<b>1.00</b>
650–740	0.08	0.09	<b>0.77</b>	<b>0.77</b>	0	0,08	0	0	<b>0.77</b>	<b>0.77</b>	<b>0.77</b>

Примечание. См. в табл. 1.

В Южно-Кунаширском островодужном экорегионе чувствительность фито-биоты и микроландшафтов к изменениям климата должна быть выражена гораздо сильнее, нежели в регионе Нижнеамурском окраинно-материковом. На склонах вулкана Менделеева биоклиматическая высотная поясность находится в прямом подчинении вертикальным гидротермическим градиентам, о чем свидетельствуют весьма высокие значения коэффициента сопряженности  $K(A;B)$ . В пределах Южно-кунаширского низкогорья отчетливо выделяются четыре высотных биоклиматических пояса (табл. 2): 1) хвойно-широколиственный (маньчжур-ско-охотской фратрии); 2) темнохвойный пихтово-еловый (охотский); 3) елово-каменноберезовый и сложный елово-кедровостланиково-каменноберезовый (соответственно охотско-камчатской и охотско-камчатско-берингийской фратрий); 4) березово-кедровостланиковый (камчатско-берингийский). Как видно из табл. 3, в островодужном вулканическом ландшафте Неопацифики распределение фитоценологических и ландшафтных единиц гораздо теснее связано с фоновыми гидротермическими условиями, нежели в Субпацифическом окраинно-материковом ландшафте. Соответственно в первом случае следует ожидать более кардинальные функциональные изменения, а затем и структурные преобразования растительных сообществ и ландшафтных систем при сходных по интенсивности климатических сигналах. Результаты прогнозных расчетов подтвердили эти ожидания.

**Таблица 3.** Нормированные частные коэффициенты связей различных природно-территориальных единиц экспериментальных полигонов с климатическими характеристиками базового периода, а также их значения как «весовых» коэффициентов (даны в скобках)

а) Менделеевский островной вулканический ландшафт (о-в Кунашир)

Природно-территориальные единицы	Климатические характеристики		
	Средняя температура августа	Годовое количество осадков	Коэффициент атмосферного увлажнения
Флористические фратрии	0.405 (0.318)	0.543 (0.426)	0.327 (0.256)
Группы типов леса	0.308 (0.321)	0.381 (0.398)	0.296 (0.281)
Группы микроландшафтов	0.313 (0.294)	0.457 (0.428)	0.295 (0.278)

б) Комсомольский заповедник (Нижнее Приамурье)

Природно-территориальные единицы	Климатические характеристики		
	Средняя температура июля	Годовое количество осадков	Коэффициент атмосферного увлажнения
Флористические фратрии	0.088 (0.317)	0.106 (0.381)	0.084 (0.302)
Группы типов леса	0.118 (0.358)	0.115 (0.350)	0.096 (0.292)
Группы микроландшафтов	0.223 (0.350)	0.190 (0.299)	0.223 (0.351)

К излагаемому ниже ландшафтно-экологическому прогнозу необходимо предпослать следующее важное замечание. Предполагаемые функционально-структурные сдвиги гео(эко-)систем, которые могут быть обусловлены изменениями климата (в данном случае его антропогенными изменениями) с периодом колебаний 50 лет и более, характеризуют не столько сами будущие природные комплексы, сколько ландшафтно-экологические условия и соответственно тот предел экологического равновесия к которому будут стремиться реальные биогеосистемы в своих изменениях. Рассчитанное в количестве шагов  $\tau$ (ш) или в числах лет  $\tau$ (г) время достижения этого равновесия (см. табл. 7, 8 и др.) относятся только к функциональной релаксации, но не к полному периоду трансформации структуры. Последнее будет определяться не только интенсивностью внешнего воздействия, но и характерными временами различных природных признаков (см. Арманд, Таргульян, 1974). Для лесных ландшафтов, как известно, шаг прогнозирования, не превышающий продолжительности жизни одного поколения древостоев, позволяет определить потенциальные лесорастительные условия.

### 3. КЛИМАТОГЕННАЯ ДИНАМИКА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Прогнозируемые по глобальным климатическим трендам сценарии фитоценологических преобразований и соответствующих смен ландшафтных структур на Тихоокеанском мегаэктоне Северной Евразии описывает весьма специфичную и достаточно сложную систему ландшафтно-экологических переходов двух иерархических уровней – регионального и локального. Для того что бы ее оценить, коснемся сначала известных положений геоэкологии об иерархических закономерностях динамики гео(эко-)систем, с привлечением наших эмпирических материалов по другим экорегионам Северной Евразии. В таблице 4 приведены основные характеристики климатических прогнозов на рассматриваемые экорегионы по двум глобальным моделям – умеренной E GISS (Hansen et al., 2007) и экстремальной HadCM3, версия A2 (Pope et al., 2000).

#### 3.1. Внутриконтинентальные регионы Восточной Европы

На примере Центрального Кавказа (Залиханов и др, 2010) уже было установлено, что региональные внутриматериковые ландшафты испытывают в целом гораздо более слабые переходы друг в друга по сравнению с их внутренними видоизменениями, которые являются результате взаимных трансформаций составляющих их гео(эко-)систем топологической размерности. Как известно (Theurillat et al., 1998) региональные эффекты глобального потепления в горах прослеживаются главным образом по общему смещению границ растительных зон, а эффекты локальные – по динамике внутризональной структуры фитобиоты. Существенные

различия в скорости реакции региональных и локальных экосистем на одни и те же изменения климата обусловлены их неодинаковыми временами релаксации: «... чем выше рангом подразделение природной среды, тем больше его возраст» (Сочава, 1978, с. 196) и, продолжим, тем дольше оно сохраняет прежнюю систему ландшафтных связей при одном и том же внешнем воздействии, т. е. тем медленнее оно изменяется. Если рассматривать устойчивость гео(эко-)системы «... как отношение между изменчивостью в среде и изменчивостью в самой системе» (Риклефс, 1979, с. 378), то очевидно, что региональные природные комплексы должны быть более устойчивы, нежели локальные. Их внутренняя организация меньше зависит от состояния внешней среды, что снижает и скорость их реакции на одни и те же внешние воздействия. Таковы общие черты иерархической системы климатогенной динамики внутриконтинентальных гео(эко-)систем, прошедших значительную историю субэкринного развития.

**Таблица 4.** Сопоставление прогнозируемых изменений климатических параметров во внутри- и окраинно-материковых регионах Северной Евразии, а также в островодужной Неопацифике

Регион	Экспериментальный полигон (прогнозный срок, г.)	Отклонения климатических параметров от их базовых значений		
		$\Delta t_{VII-VIII}$ , °C	$\Delta r_{год}$ , мм	$\Delta K_{увл}$
а) согласно глобальной модели E GISS				
Среднее Поволжье	Заповедник «Керженский» (2050)	- 0.8	- 67	- 0.13
	Приокско-Террасный заповедник (2050)	- 1.9	- 67	- 0.02
Центральный Кавказ, Северное Приэль-брусье	Урочище «Жиласу», альпийский пояс (2100)	+1.1	- 24	- 0.21
Нижнее Приамурье	Заповедник «Комсомольский» (2100)	- 0.2	- 53	+0.16
Южный Кунашир	Вулкан Менделеева (2100)	- 0.6	- 160	- 0.33
б) согласно глобальной модели HadCM3				
Среднее Поволжье	Нижегородское Предволжье (2100)	+ 7.1	- 100	- 0.83
Центральный Кунашир	Вулкан Менделеева (2050)	- 4.9	- 314	+ 1.2

Покажем эту фундаментальную геоэкологическую закономерность на примере разномасштабных природных комплексов Большого Кавказа, сравнив климатогенную динамику региональных ландшафтов и слагающих их геосистем топологического уровня. В целом региональные ландшафтные системы данной горной страны обладают сравнительно высокой устойчивостью к рассматриваемым кли-

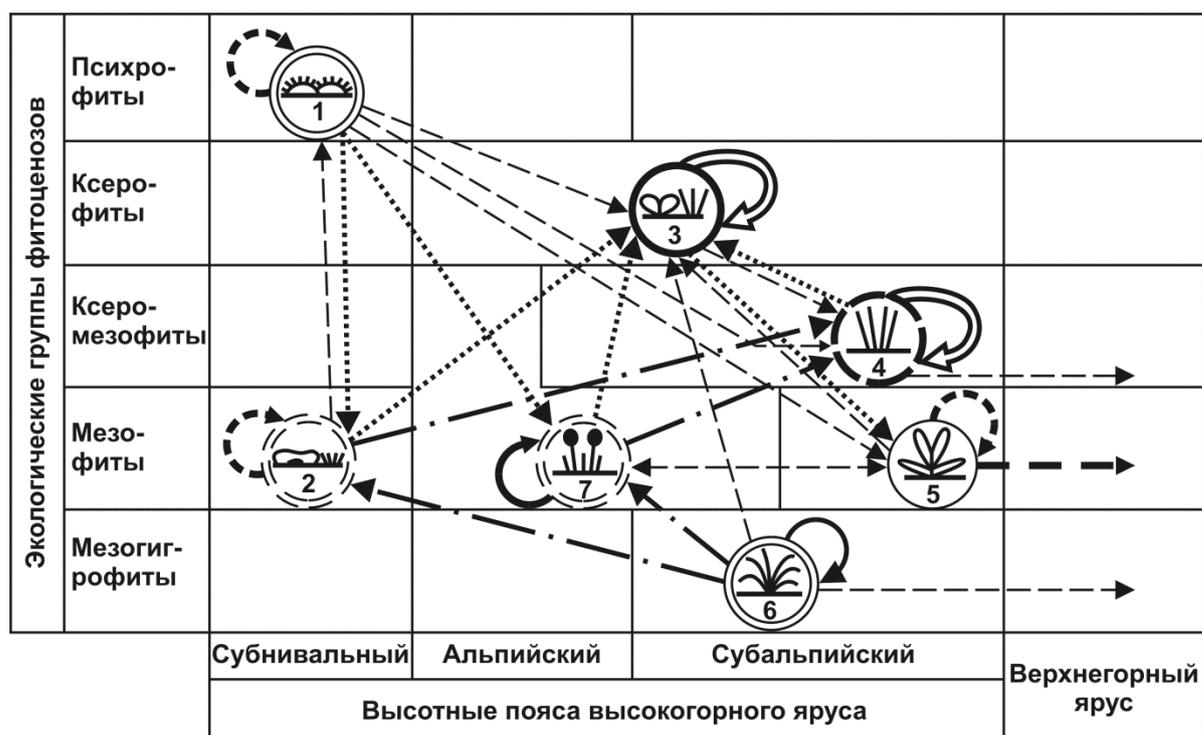
матическим изменениям (доминирующие значения  $P_{ii} \geq 55-75\%$ , см. табл. 5), в то время как относительные скорости их взаимных переходов весьма низки ( $P_{ij}(cp) \leq 0,15-0,30$ ). Очевидно, время релаксации региональных ландшафтов кавказских высокогорий существенно больше полупериода данных климатических колебаний. Согласно модели E GISS, даже к концу прогнозного периода (2100 г.) внутренняя перестройка высокогорных ландшафтов окажется еще недостаточной для того, чтобы они сколько-нибудь существенно потеряли свой облик и начали целиком трансформироваться в верхне- и среднегорные ландшафты.

Совершенно иная картина свойственна высокогорным экосистемам локального уровня, ярким примером чего служит полигон Жиласу в северном Приэльбрусье (рис. 1). Даже при том относительно слабом климатическом сигнале, который дает модель E GISS, мера стабилизации  $P_{ii}$  большинства высокогорно-луговых фитоценозов снижается до 35–50%, а вероятности их взаимных переходов оказываются в несколько раз выше, чем в целом у региональных высокогорных ландшафтов ( $P_{ij}(cp)$  колеблется от 0.05–0.10 до 0.20–0.25). Время релаксации топоекосистем гораздо более конформно полупериоду рассматриваемых климатических изменений, поэтому их чувствительность к гидротермическим сигналам должна быть сравнительно высокой. Так, пустошные луга и альпийские ковры субнивального пояса (группа БГЦ 1) будут трансформироваться не только в соседние альпийские луга (группу 2), но и в относительно удаленные травяные сообщества субальп. Сами же альпийские ковры к середине XXI в. будут на 20–28% замещаться более ксерофитными сообществами, аналогичными разнотравно-злаковым и, в меньшей степени, манжетковым субальпийским лугам (группами 3 и 4). И только бурьянистые разнотравно-чемерице-крапивные сообщества и осоковые луга субальп (группы БГЦ 5 и 6) могут переходить на 45–65% и 12–28% соответственно в свои экстразональные верхне- и среднегорные аналоги.

**Таблица 5.** Обобщенные характеристики вероятностей и скоростей функционально-структурных переходов для ландшафтных групп северного макросклона Большого Кавказа на прогнозный срок 2100 г, согласно термоаридному климатическому тренду по модели E GISS (см. Залиханов и др., 2010)

Высотные ярусы	Статистические параметры				
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}(cp)$	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)
Предгорный	0.33 – 0.92	0.08 – 0.45	0.13 – 0.33	3.0 – 25.3	327 – 2830
Нижне- и среднегорный	0.39 – 0.75	0.25 – 0.61	0.11 – 0.14	3.3 – 8.0	359 – 882
Верхнегорный	0.40 – 0.46	0.54 – 0.60	0.12 – 0.13	3.3 – 3.7	364 – 404
Высокогорный	0.55 – 0.91	0.09 – 0.45	0.07 – 0.14	4.4 – 22.7	488 – 2498

Примечание.  $P_{ii}$  – вероятность стабилизации  $i$ -го объекта;  $P_{ij}$  – вероятность его переходов в другой  $j$ -й объект;  $P_i$  – суммарная вероятность переходов  $i$ -го объекта во все другие объекты;  $\tau$  (ш) и  $\tau$  (г) – суммарное время пребывания объекта в состоянии  $P_{ii}$ , выраженные в числах шагов и в годах.



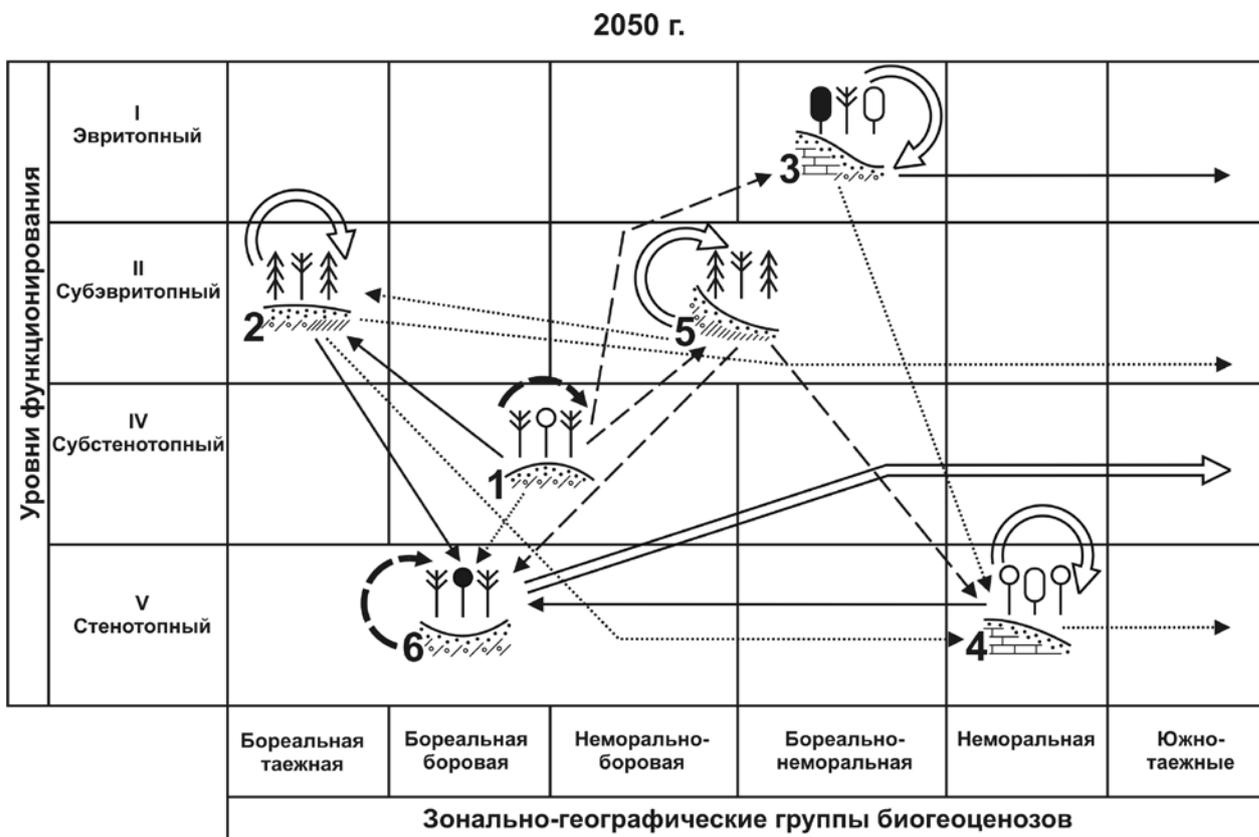
.....а -----б —————в - - - ->г —————д .....е ==>ж - - - ->и —————к

**Рис. 1.** Северное Приэльбрусье. Полигон Жиласу. Термоаридный климатический тренд. Орграфы структурно-функциональных переходов на срок 2100 г., согласно прогнозно-климатической модели E GISS, между различными ценотическими группами высокогорных лугов, находящимися в различных высотных поясах и в неодинаковых условиях эдафического увлажнения. Вероятности стабилизации  $P_{ii}$  и взаимных переходов  $P_{ij}$ : а – 0,01–0,10; б – 0,11–0,20; в – 0,21–0,30; г – 0,31–0,40; д – 0,41–0,50; е – 0,51–0,60; жс – 0,61–0,70; и – 0,71–0,80; к – 0,80–0,90.

Приведем далее пример прогнозируемых ландшафтно-экологических последствий холодно-аридного климатического тренда (по модели E GISS) на юге подтаежной зоны Среднего Поволжья (в Приокско-Террасном заповеднике, рис. 21.2). Здесь к 2050 г. на фоне общей достаточно высокой устойчивости почти всех биогеоценозов (мера стабилизации составляет более 60%) намечается определенная тенденции (до 25%) трансформации ксероморфных трансэлювиальных песчаных зеленомошно-вейниковых сосновых боров (группа биогеоценозов 2) в соседние элювиальные мезо-гидроморфные моренные кислично-разнотравные ельники и елово-сосновые леса (группы 5 и 2). Последние же, в свою очередь, начнут преобразовываться с еще большей интенсивностью (около 30%) в гидроморфные элювиально-аккумулятивные хвойно-мелколиственные кустарничково-сфагновые сообщества междуречных понижений с супесчано-суглинистыми почвами (группу 6). В том же направлении изменятся (на 27%) и более дренированные мезоморфные трансэлювиальные и транзитные дубово-липово-березовые разнотравные и широколиственные леса, на известняково-суглинистом субстрате (группа БГЦ 4).

Возникнут также явные признаки трансгрессии в данный экорегион вневыборочных южнотаежных сообществ. Последние будут проникать главным образом по речным долинам и междуречным западинам, замещая более чем на 65% упомянутые выше переувлажненные леса. Вторая, менее интенсивная волна трансгрессии (до 30%) охватит умеренно дренированные водоразделы и склоны с мезоморфны-

ми сосново-липово-дубовыми широколиственными лесами на глееватых супесчаных почвах (группы БГЦ 3). Слабо выраженные южнотаежные признаки (до 6–9%) проявятся также и в остальных биогеоценологических группах лесов данного экорегиона.



**Рис. 2.** Среднее Поволжье. Прогнозно-климатическая модель E GISS на 2050 г. Экорегион Приокско-Террасного заповедника. Холодно-гумидный климатический тренд. Орграфы функциональных ландшафтно-экологических переходов между группами фаций (биогеоценозов), имеющих различную зональную принадлежность и находящихся на различных уровнях базового функционирования. Условные обозначения переходов те же, что и на рис. 1. Остальные обозначения см. в тексте.

Таким образом, даже относительно небольшой холодно-аридный климатический сигнал, со сменой годового коэффициента увлажнения с 1,52 до 1,78–1,79, способен вызвать определенный, хотя и достаточно локализованный, процесс распространения лесных и лесо-болотных ассоциаций южной тайги почти на всю территорию подтаежной зоны. Тем не менее, общая ландшафтная структура данного внутриконтинентального экорегиона остается мало измененной. Ее климатогенная динамика ограничивается преимущественно взаимными переходами между ее местными элементами, и сколько-нибудь существенного регионального сдвига не просматривается.

Во внутриконтинентальных регионах лишь исключительно сильные климатические сигналы способны трансформировать локальные ландшафтно-экологические переходы в региональные. Такие трансформации предполагает, например, известная экстремальная климатическая модель HadCM3, дающая в Среднем Поволжье к 2100 г. повышение средних январских и июльских темпера-

тур на 5–7<sup>0</sup>, при сравнительно небольшом увеличении количества осадков (см. Коломыщ, 2008; рис. 41). По нашим оценкам, в лесостепных районах Жигулей и Присурья произойдет вековое падение  $K_{увл}$  с 0,95–1,07 до 0,36–0,45, а в Заволжско-Керженском подтаежном районе – с 1,37 до 0,65, что будет означать резко выраженный термоаридный климатический тренд. Начнется прогрессирующее летнее иссушение почвы – всеобщее явление, ожидаемое при глобальном потеплении на юге умеренного пояса практически всеми прогнозно-климатическими моделями (Climate Change ..., 1996). В связи с этим по всему бореальному экотону Русской равнины ожидается достаточно резкий стартовый «скачок» преобразований лесных экосистем. Функциональная устойчивость бореальных и неморальных лесных сообществ может быть нарушена уже в первые десятилетия XXI в.

При экстремальной климатической термоаридизации в пределах отдельного экорегиона Среднего Поволжья с контрастными условиями рельефа прогнозируется устойчивая тенденция функциональных переходов лесных экосистем с эрозионных суглинистых возвышенностей на аккумулятивные зандровые низменности. При глобальном потеплении процесс аридизации широколиственных лесов должен прогрессивно ускоряться в следующем экодинамическом сукцессионном ряду: чистые и еловые дубравы → боровые сосняки и елово-сосновые субори → типичная хвойная и мелколиственная лесостепь → северная и средняя степь → южная (сухая) степь. Остепнение дубрав должно непременно идти через промежуточную стадию бореальных, главным образом боровых, лесных и редколесных ассоциаций.

Зона смешанных лесов Русской равнины отличается от неморальнолесной подзоны более высокой устойчивостью лесных биогеоценозов к глобальному потеплению. Общая климатическая термоаридизация вызовет местные переходы, направленные преимущественно снизу вверх по локальным катенам — от супераквальных и аккумулятивных местоположений к трансэлювиальным и элювиальным. В условиях низменных зандров аридизация хвойнолесных сообществ вызовет их переходы в состояния типичной и южной лесостепи. Остепнению подвергнутся в первую очередь ксероморфные и мезо-ксероморфные елово-сосновые леса верхних звеньев катен. Согласно модели HadCM3, уже к 2050 г. здесь будут развиваться сообщества северных и средних степей.

### **3.2. Островодужный вулканический ландшафт**

На начальном, островодужном геологическом этапе формирования континентальной биосферы реакция молодых вулканических и поствулканических ландшафтов на колебания глобальной климатической системы существенно отличается от описанной выше реакции, свойственной внутриконтинентальным равнинным и горным ландшафтам, прошедшим уже значительный и весьма сложный путь субаэрального развития. Эти отличия обусловлены двумя важнейшими чертами биоклиматической системы островодужной Неопацифики на юге бореального пояса. Сюда относятся: 1) одновременное снижение и сжатие (по сравнению с соседним материком) системы биоклиматической высотной поясности, почти полный спектр которой (от лесных поясов до подгольцового пояса) укладывается в пределах низкогогорного яруса макрорельефа; 2) охват локальными структурно-функциональными контрастами таксономических норм почвенно-биотических признаков целого ряда вышестоящих зонально-региональных единиц; такие геотопические контрасты на катенах вполне определенно имитируют высотно-поясную и циркуляционно-экспозиционную дифференциацию гидротермических условий.

Таким образом, в рамках низкогорного островодужного ландшафта формируется определенный *псевдорегиональный спектр высотных поясов*, который правомерно рассматривать как очаг зарождения региональной высотной биоклиматической поясности, свойственной горным странам материков.

Описываемая ниже реакция локальных гео(эко-)систем островодужной Неопацифики на колебания региональной климатической системы в полной мере отражает отмеченные закономерности первичного субаэрального ландшафтогенеза и служит одним из гидротермических механизмов этого процесса. Данную систему реакций будем называть *неопацифическим типом климатогенной динамики растительного покрова* на начальном, островодужном этапе формирования континентальной биосферы. Рассмотрим основные черты этого типа.

В первую очередь, в Менделеевском ландшафте отчетливо выделяются две главные особенности прогнозируемых климатогенных гео(эко-)системных трансформаций (рис. 4; табл. 7):

1) чрезвычайно низкая геотопическая устойчивость практически всех рассматриваемых флористических, фитоценологических и ландшафтных единиц даже при климатических сигналах слабой силы, когда тренд средних температур не превышает  $\pm 0,7-1,1^{\circ}$ , а годовой суммы осадков –  $\pm 15-20\%$  (см. табл. 4); это отображается весьма малыми значениями параметра  $P_{ij}$  (для флористических фратрий и групп микроландшафтов от 0 до 0,29, для групп типов леса – в пределах преимущественно 0,12–0,31);

2) в противоположность этому – исключительно высокая скорость функционального поглощения ареалов почти всех базовых растительных сообществ, а также флористических и ландшафтных комплексов *экстразональными (вневыборочными) объектами*, характеризующими уже *региональные масштабы климатогенной трансформации фитоценологической структуры бореального островодужного ландшафта* (величина  $P_{ij}$  (вневыб.)  $\geq 0,25-0,40$  и нередко достигает 0,70–0,80, а для групп микроландшафтов – 1,00).

Важнейшей чертой биоклиматической системы на стадии островного ландшафтогенеза является прямое подчинение фитобиоты вертикальным гидротермическим градиентам. Это формирует в рамках низкогорного островодужного ландшафта определенный спектр высотных поясов. Тесная связь фитобиоты с климатом в Менделеевском вулканическом ландшафте предопределяет и высокую интенсивность климатогенных преобразований островных растительных сообществ – гораздо более высокую, чем на соседнем материке.

Итак, климатогенные преобразования природно-территориальных структур Менделеевского вулканического ландшафта выходят на региональный уровень. Смещения высотно-зональных границ в пределах лишь одного, низкогорного, геоморфологического яруса приобретают масштабы гораздо более крупных, региональных изменений. Как мы уже видели, во внутриконтинентальных экорегионах при аналогичных климатических трендах эти структурно-функциональные изменения остаются преимущественно на топологическом уровне.

### 3.2.1. Региональное похолодание

Модель E GISS дает на весь прогнозный период возрастающий холодно-аридный климатический тренд – понижение температур (как в холодный, так и в теплый периоды года) и сокращение атмосферных осадков. Еще более резко выражен данный тренд по экстремальной модели HadCM3 на ближайший срок 2050 г.

(табл. 6) Будем рассматривать в основном первую, более умеренную, модель. Если на первом прогнозном шаге (до 2100 г.) зимнее и летнее понижение температуры одинаково (около  $0,6^{\circ}$ ), то на втором шаге (к 2200 г.) летнее похолодание почти на  $0,5^{\circ}$  больше зимнего. На этом фоне явную сезонную диспропорцию обнаружит количество осадков. Атмосферные осадки теплого периода уменьшатся всего на 3–6%, между тем в холодный период их сокращение составит 32% на первом шаге и 25% – на втором. В результате произойдет снижение коэффициента увлажнения. Уменьшение снежности зимы и усиления морозов должны вызвать более глубокое промерзания почвы, что весьма неблагоприятно скажется на произрастании теплолюбивых неморальных растений (особенно субтропических реликтов маньчжурской флоры) и будет способствовать их вытеснению видами бореальными охотской и камчатской флоры.

Согласно холодно-аридному тренду, на диаграмме климаареалов природных экосистем Северо-Западной Пацифики (рис. 3) широколиственно-темнохвойный экорегion центрального Кунашира с Менделеевским ландшафтом (ст. Южно-Курильск) сместится в северо-восточном направлении, в сторону соседнего о-ва Итуруп (ст. Курильск). Здесь прибрежно-равнинный и низкогорный биоклиматический фон создают каменно-березовые леса и криволесья, а также лиственничные леса и редколесья с каменной березой и кедровым стлаником; гольцы среднегогорий заняты вересковыми тундрами, верещатниками и субальпийскими лугами (Атлас ..., 2009).

Что могут представлять собой эти вневыборочные (экстразональные) фитоценотические объекты? Они, по-видимому, весьма разнообразны, и здесь можно наметить три обобщенные группы.

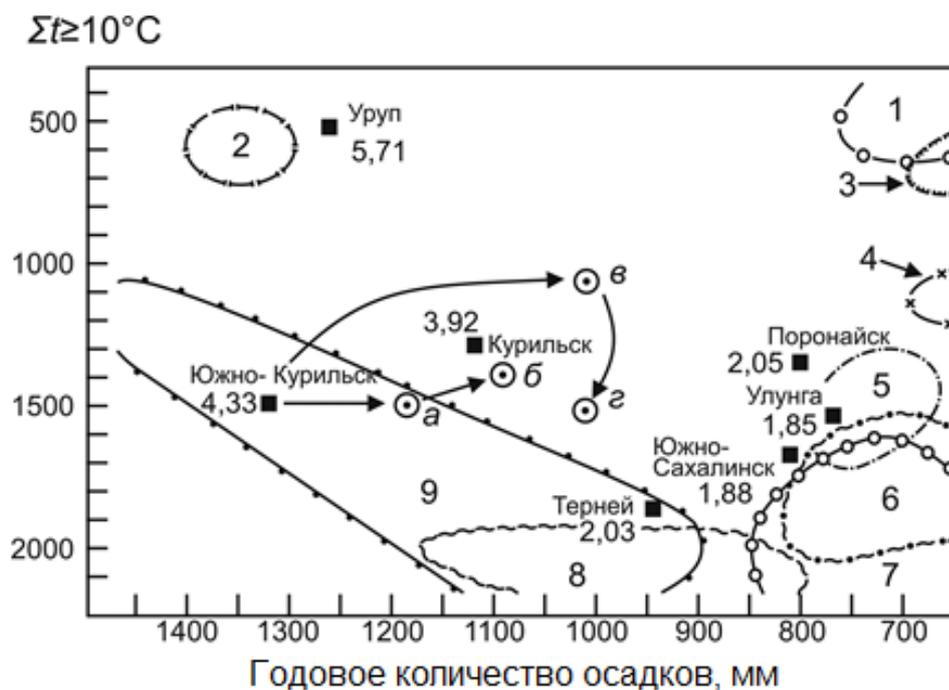
**Группа I.** Судя по тому, что в подгольцовом поясе и у верхней границы горно-лесного пояса кедровый стланик и березовое криволесье будут на 60–70% и более замещены ассоциациями вышележащих высотных поясов, можно считать такими объектами горные тундры, луга и кустарники, аналоги которых распространены, например, на абс. высотах более 1200–1300 м в привершинной полосе вулканического массива Руруй (северо-восток Кунашира). Этими сообществами являются (Атлас ..., 2009): верещатники (*Empetrum nigrum s.t.*, *Rhododendron aureum*, *Ledum macrophyllum*, *Vaccinium uliginosum*) в комплексе с разреженными стланиками (*Pinus pumila*, *Duschekia maximoviczii*) и фрагментами субальпийских лугов (*Solidago viga-aurea*, *Geranium erianthum*, *Pedicularis resupinata*, *Nilingia ajanensis*, *Parageum calihifolium*), а также и с бамбучниками (*Sasa spp.*).

**Группа II.** Пихто-ельники и березово-еловые сообщества горнолесного пояса Менделеевского ландшафта будут, по-видимому, преобразовываться (на 45–55%) в средне- и высокогорные ольховые стланики (*Duschekia maximoviczii*), в комплексе с кедровыми стланиками, лугами и верещатниками. Их аналоги широко представлены на отметках 800–1200 м в массиве Руруй.

**Группа III.** Наконец, в предгорные хвойно-широколиственные леса могут трансгрессировать каменно-березняки (*Betula ermanii*) с кедровым стлаником из верхней полосы лесного пояса Менделеевского вулкана, трансформируясь одновременно в криволесные травяные и стланиковые ассоциации. Аналогами последних могут служить распространенные ныне в высотной полосе 600–900 м вулкана Тятя ольховые стланики, высокотравные (*Filipendula kamischatica*, *Solidago spiraeifolia*, *Aruncus cliacus*, *Cacalia hastata*), папоротниковые (*Dryopteris spp.*) и вейниковые (*Calamagrostis langsdorfii*).

**Таблица 6.** Изменения основных климатических параметров Менделеевского ландшафта (ст. Южно-Курильск), прогнозируемые по глобальным моделям E GISS и HadCM3

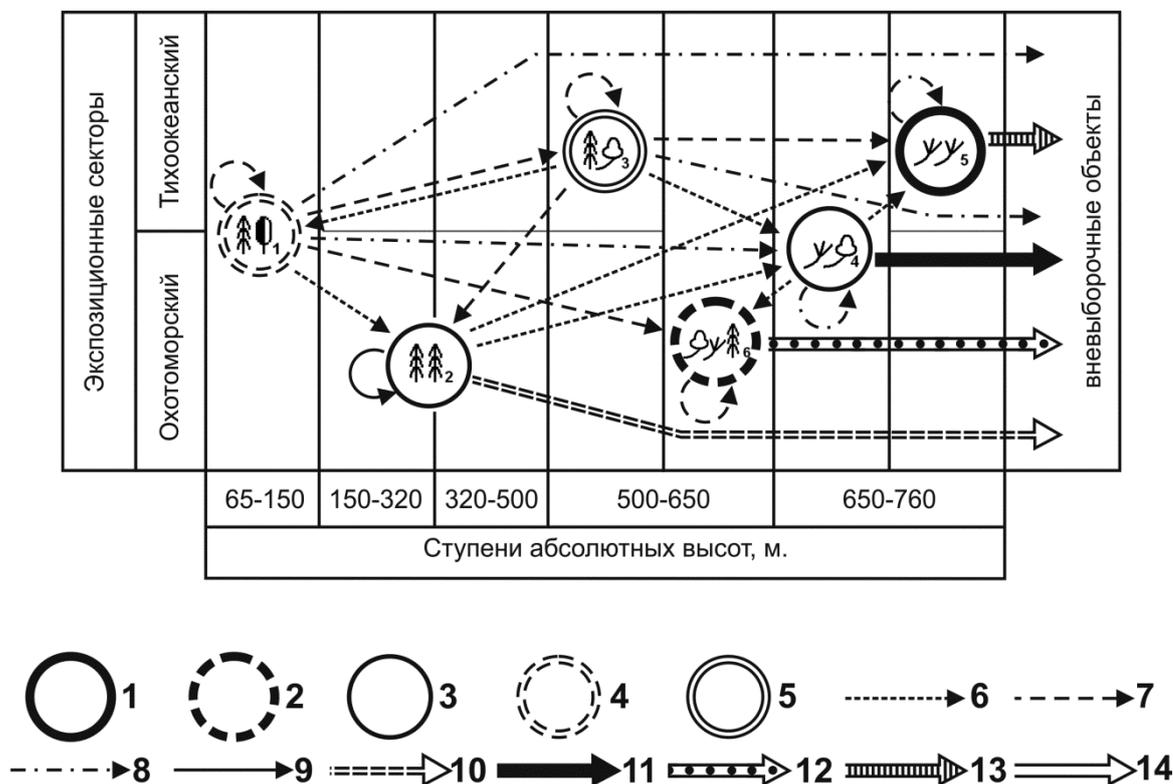
Временные сроки	Климатические параметры								
	Температура воздуха ( $t$ ), °C			Сумма активных температур ( $\sum t \geq 10^\circ$ ), °C	Годовая испаряемость ( $E_o$ ) мм	Атмосферные осадки, мм			Коэффициент увлажнения ( $K_{увл}$ )
	$t_{год}$	$t_{II}$	$t_{VII}$			$r_{год}$	$r_{хп}$	$r_{тп}$	
Базовый период	4.8	-6.0	15.8	1519	304	1319	410	909	4.33
Прогнозная климатическая модель E GISS									
2100 г.	4.3	-6.6	15.2	1459	292	1159	278	887	3.97
2200 г.	4.1	-6.8	14.7	1411	282	1069	231	852	3.79
Прогнозная климатическая модель HadCM3									
2050 г.	3.4	-3.2	10.9	1048	209	1005	458	432	4.81
2100 г.	6.3	-0.5	16.8	1615	323	1066	511	448	3.30



**Рис. 3.** Климатареалы некоторых природных экосистем умеренного пояса Евразии, по (Базилевич и др. 1986), с положением в них метеостанций Тихоокеанского мегаэктона, а также прогнозируемых гидротермических трендов Менделеевского экорегиона в южной части о-ва Кунашир. Климатареалы: 1 – тундры равнинные; 2 – то же горные; 3 – лесотундра; 4 - северотаежные леса; 5 – то же, темнохвойные леса; 6 – южнотаежные леса; 7 - подтаежные хвойно-широколиственные леса; 8 – буковые леса юга Восточной Европы; 9 – горные ельники юга Восточной Европы. 4.33, 5.71, 3.92, ... – коэффициенты увлажнения Высоцкого-Иванова (по метеостанциям). Прогнозируемые гидротермические тренды

(показаны стрелками), согласно глобальным климатическим моделям E GISS (*a* – на 2100 г.; *b* – на 2200 г.) и HadCM3 (*в* – на 2050 г.; *г* – на 2100 г.).

На самом же побережье широкое распространение получают, по-видимому, луговые сообщества – осоково-злаково-разнотравные луга с бамбучником и видами сухих местообитаний (*Artemisia*, *Cichorium*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*). Палеоаналоги подобных ассоциаций были развиты на приморских равнинах Кунашира при похолодании в первой половине позднего голоцена – 1700 – 1300 т.л.н. (Разжигаева и др., 2011).



**Рис. 4.** Менделеевский вулканический ландшафт. Орграфы структурно-функциональных переходов на срок 2100 г. согласно холодно-аридному тренду прогнозной климатической модели GISS между группами типов леса, расположенными в различных экспозиционных секторах о-ва Кунашир. Транзитные экотипы лесных сообществ: 1 – абсорбенты» 2 – суб-абсорбенты» 3 – мезотропы; 4 – субредуценты; 5 – редуценты. Вероятности стабилизации  $P_{ii}$  и взаимных переходов  $P_{ij}$ : 6 – 0,01–0,10; 7 – 0,11– 0,20; 8 – 0,21–0,30; 9 – 0,31–0,40; 10 – 0,41–0,50; 11 – 0,51–0,60; 12 – 0,61–0,70; 13 – 0,71–0,80; 14 – 0,80–0,90.

Сопоставление структурных схем фитоценологических переходов в 2100 и 2200 г.г. показывает, что по мере углубления холодно-аридного климатического тренда трансгрессия новых экстразональных объектов (верещатниково-стланиково-тундровых сообществ) из верхнего низкогорного яруса в средний и нижний ярусы будет приобретать все более обширный, тотальный характер. Их наступление приостановится только в предгорном ярусе Менделеевского ландшафта, где, как уже говорилось, коренные хвойно-широколист-венные леса маньчжурско-охотской флоры будут замещены преимущественно (на 40–50%) березово-еловыми лесами и березовыми криволесьями (с кедровым стлаником в подлеске), принадлежащих в

значительной мере берингийско-камчатской, охотской и берингийско-камчатско-охотской фратриям.

Судя по значениям параметра  $P_{ii} \approx 0,120$ , хвойно-широколиственные леса буферной маньчжурско-охотской флоры, а также березово-еловые сообщества берингийско-камчатско-охотской фратрии при холодно-аридном климатическом тренде будут обладать минимальной геотопической устойчивостью, переходя в вышележащие по склону группы леса с вероятностью от 11% до 30%, при одновременном поглощении их зарождающимися в верхнем ярусе верещатниками, а также ольховыми и кедровыми стланиками (табл. 7). Гораздо более устойчивыми в своих ареалах окажется группа пихтово-еловых лесов охотской флоры ( $P_{ii} = 0,32-0,38$ ). Однако и эти сообщества на 45–55% захлестнет трансгрессия новых экстразональных гольцово-тундровых сообществ. Данные сообщества на 60–80% и более охватят также ареалы современных подгольцовых кедровых стлаников и березовых криволесий. Тем не менее, последние будут проявлять определенную миграционную устойчивость, распространяясь в свою очередь на территории современных хвойно-широколиственных и березово-еловых лесов, что и придаст им качества местных абсорбентов и мезотропов.

**Таблица 7.** Обобщенные характеристики вероятностей и скоростей функционально-структурных переходов для растительных сообществ Менделеевского ландшафта на прогнозный срок 2100 г. согласно холодно-аридному климатическому тренду по модели E GISS

а) Группы типов леса

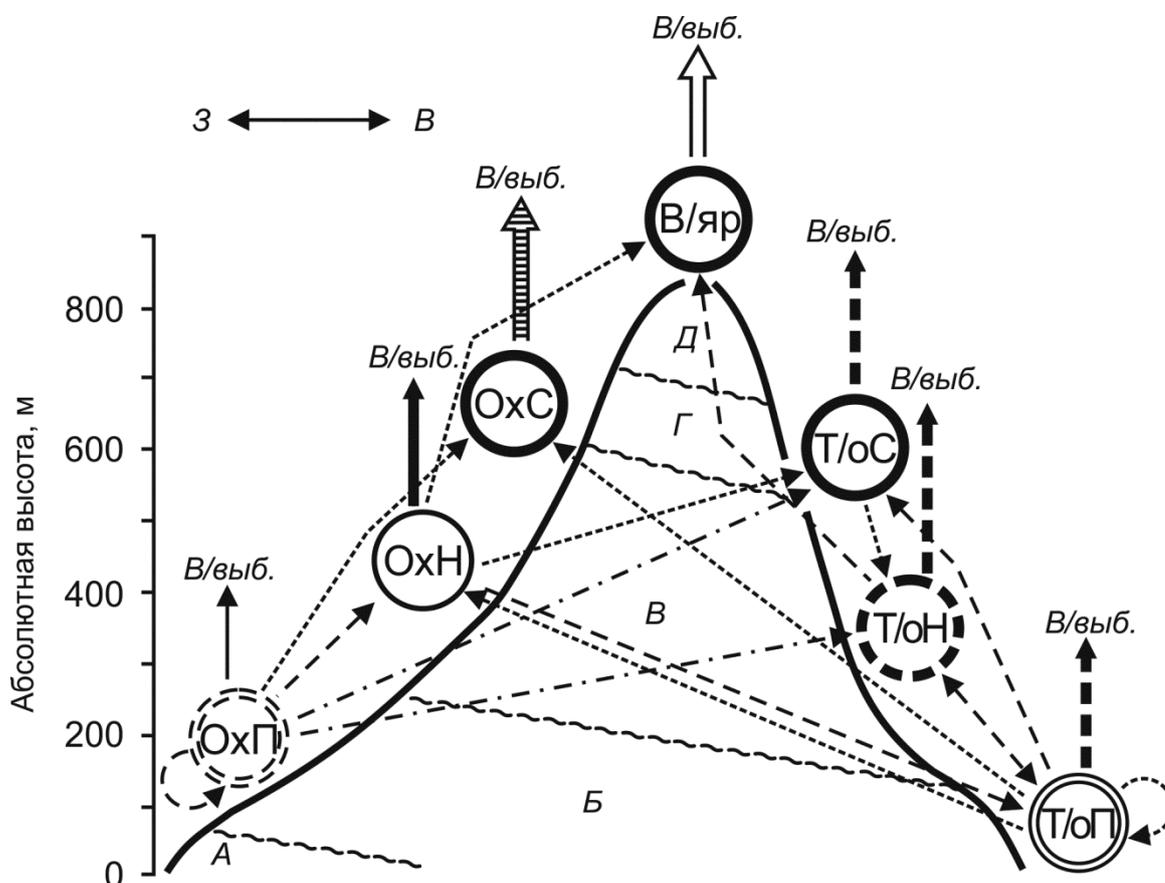
Группы типов леса	Статистические параметры					Транзитный индекс $S_k$
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}$ (экстразональные)	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)	
 1	0.121	0.879	0.255	1.14	131	1.15 СА
 2	0.376	0.624	0.439	1.60	184	0.86 СР
 3	0.163	0.837	0.287	1.19	137	1.42 А
 4	0.205	0.795	0.595	1.26	144	0.71 Р
 5	0.281	0.719	0.719	1.39	160	0.84 СР
 6	0.169	0.831	0.625	1.20	138	0.84 СР

б) Флористические фратрии

Флористические фратрии	Статистические параметры					Транзитный индекс $S_k$
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}$ (экстразональные)	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)	
МО	0.128	0.872	0.744	1.15	132	0.88 СР
Ох	0.288	0.717	0.457	1.39	160	0.62 Р
БК	0.221	0.779	0.641	1.28	148	1.13 СА
Бе	0.053	0.949	0.949	1.05	121	1.37 А

БКО	0.154	0.846	0.602	1.18	136	1.00 М
-----	-------	-------	-------	------	-----	--------

Примечание. Транзитные экотипы: А – абсорбенты; СА – субабсорбенты; М – мезотропы; СР – субредуценты; Р – редуценты.



**Рис. 5.** Высотно-секторная схема функционально-структурных переходов между микроландшафтами вулкана Менделеева, согласно холодно-аридному тренду климатической модели E GISS на срок 2100 г. А – Д – высотные биоклиматические пояса. Секторы: Ох – охотский; Т/о – тихоокеанский. Ярусы: П – предгорный; Н – нижний; С – средний; В – верхний. Обозначения вероятностей переходов те же, что и на рис. 4.

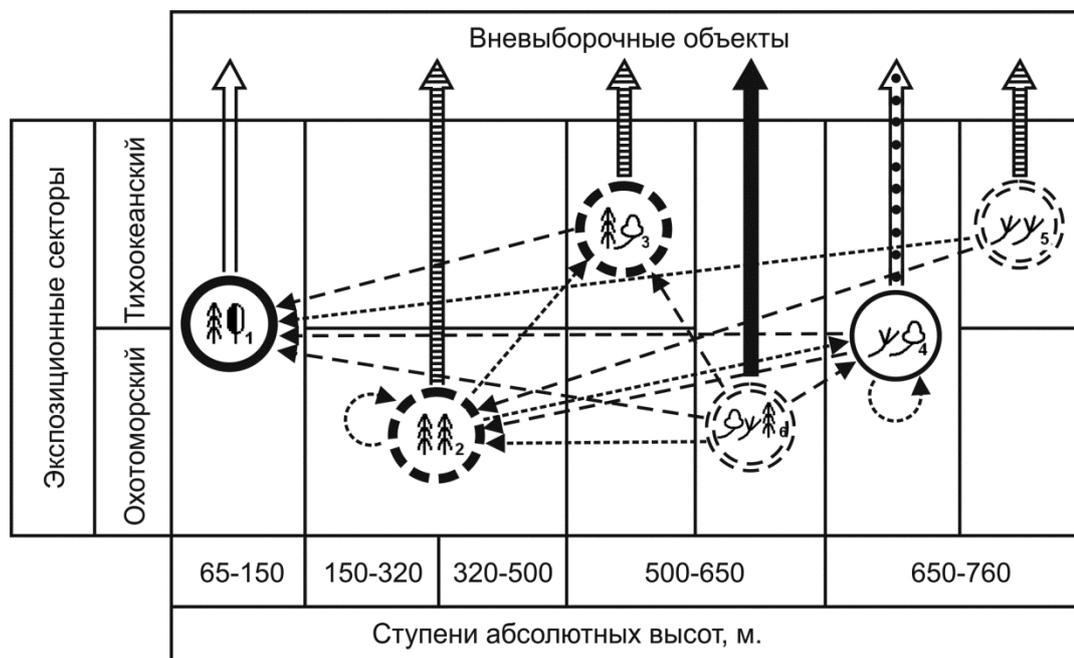
В соответствии с динамикой растительных сообществ существенные изменения произойдут в самой ландшафтной структуре вулкана Менделеева (рис. 8). Прежде всего, следует отметить общее ослабление региональной трансгрессии экстразональных (горнотундровых) объектов в направлении от вершины вулкана к его подножьям. Наиболее кардинальные и быстрые преобразования претерпит верхний микроландшафтный ярус с подгольцовой растительностью. В то же время по отношению к фитоценозам нижележащих ярусов стелящиеся леса кедрового стланика будут играть роль абсорбента – их нулевая геотопическая устойчивость будет сочетаться здесь с максимальной устойчивостью миграционной. Максимальную геотопическую устойчивость ( $P_{ii} = 26\text{--}29\%$ ) проявят каменноберезовые и темнохвойные микроландшафты среднего и нижнего ярусов охотоморского сектора вулкана.

Очевидно также, что региональная трансгрессия описанных выше горнотундровых, луговых и верещатниково-стланиковых сообществ вызовет на горных

склонах охотоморского сектора более резкую трансформацию микроландшафтов, нежели на склонах сектора тихоокеанского, который, будучи изначально более прохладным, окажется менее чувствительным к холодно-аридному сигналу. По этой же причине смешаннолесные микроландшафты охотоморских предгорий станут на 12–13% переходить в ландшафты пихто-ельников и каменноберезняков соответственно нижнего и среднего ярусов тихоокеанского сектора. Последнее будет означать определенное выравнивание известных биоклиматических контрастов между охотоморским и тихоокеанским секторами, с исчезновением в охотоморском секторе многих теплолюбивых форм и целых сообществ.

### 3.2.2. Региональное потепление

Ландшафтно-экологический прогноз для глобального потепления охарактеризован по климатической модели HadCM3 на срок 2100 г. Согласно данному сценарию, повышение температуры в рассматриваемом регионе Неопацифики будет сопровождаться сокращением атмосферных осадков (см. табл. 6), т.е. ожидается явный термоаридный климатический тренд. В островодужном вулканическом ландшафте этот тренд должен вызвать свои специфические фитоценологические перестройки, весьма отличные от тех, которые обусловлены описанным выше холодно-аридным трендом. Прежде всего, резко снизится, вплоть до нуля, параметр  $P_{ii}$  – показатель геотопической устойчивости локальных гео(эко)систем. Ослабнет также в целом интенсивность внутриландшафтных фитоценологических переходов и несоизмеримо возрастает трансгрессия экстразональных объектов – лесных ассоциаций из более южных природных зон.



**Рис. 6.** Менделеевский вулканический ландшафт. Орграфы структурно-функциональных переходов на срок 2100 г. согласно термоаридному тренду по прогнозной климатической модели HadCM3 между группами типов леса, расположенными в различных экспозиционных секторах о-ва Кунашир. Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

При термоаридном тренде кардинально меняются структурные схемы доминирования флористических фратрий, групп типов леса и групп микроландшафтов в их климатогенных взаимоотношениях (рис. 6 и 7; табл. 8). Предгорно-равнинные хвойно-широколиственные леса маньчжурско-охотской флоры, в отличие от их по-

ложения при холодно-аридном тренде, приобретают *максимальную миграционную устойчивость* и становятся *относительными абсорбентами*, поглощая до 12-17% площади горных березово-еловых лесов, каменноберезового криволесья и тернарных буферных сообществ, распространяясь даже в подгольцовый пояс кедрового стланика. Вторая местная трансгрессия намечается от среднеярусных пихтоельников субабсорбентов, которые двинутся вверх по склонам и захватят 11-12% площади каменноберезового криволесья и кедровых стлаников. Наконец, полностью исчезнут буферные стланиково-березово-еловые ассоциации берингийско-камчатско-охотской флоры у верхней границы горно-лесного пояса.

Однако все отмеченные фитоценологические переходы будут ничтожны по сравнению с феноменом внешней трансгрессии более южных растительных формаций. В течение 115–125 лет следует ожидать полную функционально-структурную трансформацию всегорастительного покрова Менделеевского островного ландшафта (см. табл. 8). Можно представить следующую последовательную картину такой трансформации.

На предгорные равнины начнут распространяться бамбуковые пихтошироко-лист-венные леса (*Abies sachalinensis*, *Quercus crispula*, *Acer mono var monoratum*, *Sasa kurile-nesis*) с соседнего острова Хоккайдо, обладающего по сравнению с Кунаширом гораздо более континентальным климатом.

**Таблица 8.** Обобщенные характеристики вероятностей и скоростей функционально-структурных переходов для растительных сообществ Менделеевского ландшафта на прогнозный срок 2100 г., согласно термоаридному климатическому тренду по модели HadCM3

а) Группы типов леса

Группы типов леса	Статистические параметры					$S_k$
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}$ (экстра-зональные)	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)	
 1	0	1.000	1.000	1.00	115	1.36 А
 2	0.053	0.947	0.812	1.60	121	1.09 СА
 3	0	1.000	0.848	1.19	115	1.09 СА
 4	0.090	0.910	0.609	1.10	126	1.00
 5	0	1.000	0.809	1.00	115	0.82 СР
 6	0	1.000	0.519	1.00	115	0.64 Р

б) Флористические фратрии

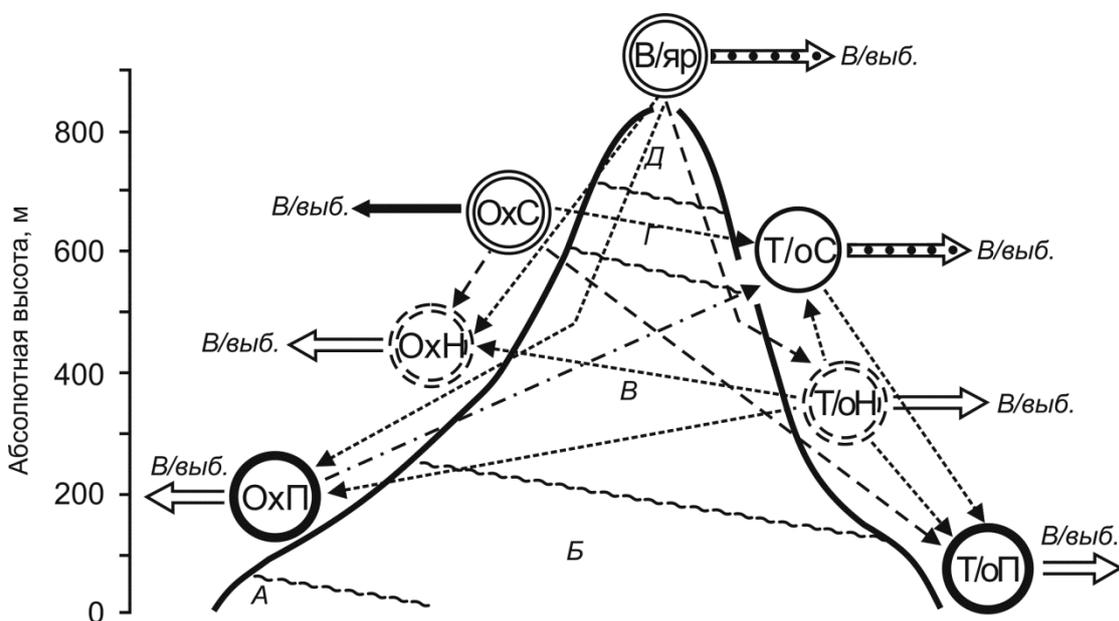
Флористические фратрии	Статистические параметры					$S_k$
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}$ (экстра-зональные)	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)	
МО	0	1.000	1.000	1.00	115	1.60 А
Ох	0.064	0.936	0.872	1.07	123	1.00 М
БК	0.082	0.918	0.836	1.10	125	1.00 М

Бе	0	1.000	1.000	1.00	115	1.00 М
БКО	0	1.000	0.772	1.00	115	0.40 Р

Примечание. Условные обозначения см. в Примечании к табл. 7.

Однако эти экстразональные абсорбенты будут мало чем отличаться от современных хвойно-широколиственных лесов побережий и предгорий Южного Кунашира. Важнее, по-видимому, будет дальнейшее наступление этих ассоциаций вверх по склонам вулкана вплоть до верхнего яруса, с поглощением пояса березового криволесья и с выходом местами в подгольцовый пояс кедрового стланика. Палинологические материалы показывают (Разжигаева и др., 2009), что в эпоху потепления в позднем голоцене (около 6100 – 2550 л.н.) на равнинах Кунашира господствовали темнохвойно-широколиственные леса с широким участием дуба.

В перспективе дальнейшего потепления вполне допустима трансгрессия в нижний и даже средний низкогорные ярусы вулкана Менделеева лесных ассоциаций из более южных и еще более континентальных регионов островной Неопацифики и окраинно-материковой Субпацифики. Таковыми могут оказаться, например, дубово-буковые сообщества о-ва Хоккайдо (*Fagus crenata*, *Quercus crispula*), смешанные и широколиственные леса, распространенные в настоящее время в Маньчжурии, Северо-Восточном Китае (*Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Q. dentata*, *Fagus crenata*, *Ilex pedunculosa*), широколиственные леса о-ва Хонсю. Не исключено также проникновение к подножьям вулкана субтропических хвойных лесов с о-ва Хонсю (*Chamaecyparis obtusa*).



**Рис. 7.** Высотно-секторная схема функционально-структурных переходов между микроландшафтами вулкана Менделеева, согласно термоаридному тренду по климатической модели HadCM3 на срок 2100 г. Условные обозначения те же, что и на рис. 5.

Наконец, по долинам рек и на древних морских террасах возможно появление ясенево-ильмовых сообществ (*Fraxinus mandshurica*, *Ulmus propinqua*) с о-ва Сахалин, а при дальнейшей трансгрессирующей термоаридизации – даже ксерофитных

лещинных дубняков (*Quercus mongolica*), аналогичных современным дубнякам Южного Приморья.

Описанные процессы термоаридного функционально-структурные преобразования растительного покрова будут проявляться, очевидно, в первую очередь и наиболее интенсивно в более континентальном охотоморском секторе Менделеевского ландшафта и в гораздо меньшей степени – в секторе тихоокеанском.

Современные аналоги ожидаемых при термоаридизации суббореальных лесов в нижнем и даже среднем ярусах Менделеевского ландшафта можно найти в окрестностях соседней кальдеры Головнина на юго-западной оконечности о-ва Кунашир. Здесь расположены экстрезивные купола, на периферии которых проявляется активная фумарольная деятельность. Температура термальных источников составляет около 100<sup>0</sup>, а воды в озере Кипящем – от 35–65<sup>0</sup> до 90<sup>0</sup>, с прогреванием обширных окружающих областей, охватывающих и достаточно удаленное оз. Горячее (Горшков, 1967; Козлов. Жариков, 2012). Интенсивный геотермальный прогрев почво-грунтов обусловил появление в этом районе на фоне господствующих пихтово-еловых лесов двух *ареалов-рефугиумов экстразональных широколиственных ассоциаций*. Меньший ареал расположен по северо-восточной окраине самой кальдеры Головнина, примыкающей к оз. Кипящее, а более крупного – у юго-западного подножья внешней соммы (Атлас ..., 2009). Это дубово-каменноберезово-кленовые сообщества (*Quercus crispula*, *Acer mayrii*) типа «колочных» лесов, обогащенные широколиственными породами (*Kolopanax septemlobus*, *Phellodendron sachalinense*, *Gerasus sachalinensis*, *C. maximoviczii*, *Ulmus laciniata*, *U. japonica*). Экстразональный (геотермальный) генезис этих суббореальных ассоциаций подчеркивается тем, что у побережья оз. Кипящего они лежат гипсометрически выше пояса бореальных пихто-ельников. Благодаря локальной геотермальной энергии эти широколиственные леса имитируют образец лесного покрова, который может сформироваться в Менделеевском ландшафте при термоаридном климатическом тренде.

### 3.3. Краинно-материковый низкогорный ландшафт

Оба рассматриваемых нами прогнозных ландшафтно-экологических сценария по модели E GISS на сроки 2050 г. и 2200 г. описывают аридизацию, однако в первом случае на фоне потепления, а во втором – похолодания (см. табл. 5). При этом к 2050 г. сокращение осадков предполагается в два с лишним раза большее, нежели к 2200 г., поэтому термоаридный тренд будет выражен гораздо сильнее по сравнению с трендом холодно-аридным. Соответственно в первом случае более интенсивными должны быть и процессы фитоценологических трансформаций, что и отражено на орграфах ландшафтно-экологических переходов.

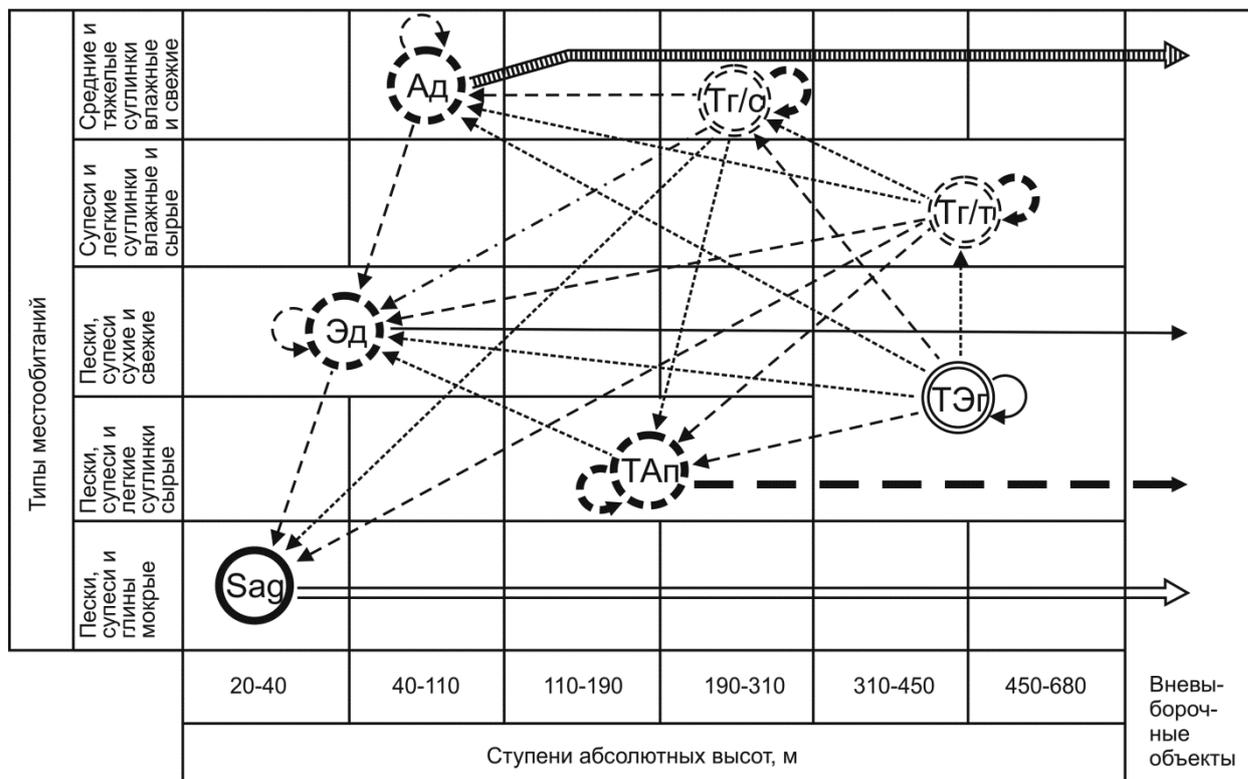
#### 3.3.1. Региональное потепление

При термоаридном тренде (по модели E GISS на срок 2050 г.) в Нижнем Приамурье, по-видимому, будет развиваться биоклиматическая ситуация, аналогичная той, которая имела здесь место во второй климатический оптимум голоцена – в суббореальный период (4,5–3,2 т.л.н.), по схеме Блитта-Сернандера, когда среднеиюльская температура была не менее чем на 1<sup>0</sup> выше современной, а количество осадков сократилось. Таковой была верхнеголоценовая фаза 5ж кедрово-широколиственных лесов в Амуро-Уссурийском регионе на широте 44–46<sup>0</sup> с. ш. (Короткий и др., 1999).

Основные смещения границ между микроландшафтами будут направлены снизу вверх по мезокатенам – от ТА, аккумулятивных, элювиальных и даже суперкавального звеньев к звеньям транзитным и трансэлювиальным горным. Намечается следующая наиболее четко выраженная цепочка ландшафтно-экологических переходов: ТЭг → Тг/с → Эд, с вероятностью 17–22% и с усилением процесса последовательного поглощения вниз по мезокатене.

Этот латеральный процесс будет сопровождаться существенной сменой типов местообитания (МО) для трансгрессирующих лесных сообществ. В настоящее время типы МО достаточно четко дифференцируются по группам микроландшафтов (табл. 9). Наиболее благоприятные эдафические лесорастительные условия (свежие и влажные средние и тяжелые суглинки и глины) складываются на солнцепечных и нейтральных горных склонах, а также в прибрежных аккумулятивных равнинах Амура, его притоков (Горина, Батурина, Улими) и в приустьевых участках малых рек (Ханкуки, Бол. Таландинки и др.). Леса долинных плакоров произрастают в условиях гораздо менее трофного субстрата (песков супесей) в сухом и свежем состоянии. Даже на теневых горных склонах местообитания имеют более высокий экологический статус, нежели плакоры.

На этом общем фоне достаточно разнообразно будут представлены внутривнутрирегиональные фитоценотические перестройки (рис. 9; табл. 10). Распространенные ныне в среднем и верхнем низкогорных ярусах (в интервале высот 350–650 м) бореальные пихто-ельники охотской флоры окажутся в состоянии редуцентов, с минимальной устойчивостью ( $S_k = 0,77$ ). Они будут замещаться мезоксерофильными дубо-липняками (с вероятностью около 0,21) и в меньшей степени – горными кедровниками и лиственничниками (соответственно на 18% и 14%). Эти два местных субабсорбента ( $S_k = 1,04–1,08$ ) проявят определенную устойчивость обоих типов – как геотопическую ( $P_{ii}$  (Шл) = 0,34;  $P_{ii}$  (Лист) = 0,56), так и миграционную.



**Рис. 8.** Комсомольский заповедник. Орграфы структурно-функциональных переходов между группами микроландшафтов на срок 2050 г. согласно термоаридному тренду по прогнозной модели E GISS. Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

В цепочке указанных ландшафтно-экологических переходов (рис. 8) условия местообитания лесов должны сначала улучшаться, а затем ухудшаться. Кроме того, ухудшение МО пойдет при трансформации сообществ теневых транзитных микроландшафтов в элювиальные долинные и супераквальные, а также при переходе лесов из состояния ТЭг местоположений в состояния ТА предгорные.

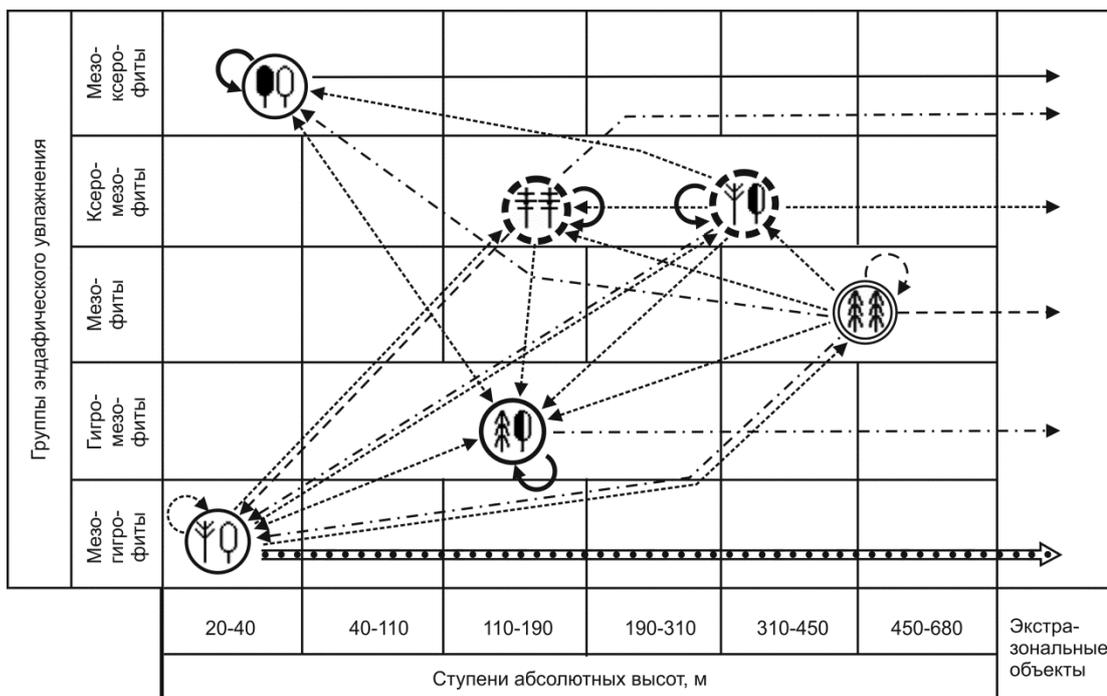
**Таблица 9.** Комсомольский заповедник. Распределение типов местообитаний (МО) по группам микроландшафтов (матрица нормированных частных коэффициентов связи)

$$K(A;B) = 0,220$$

Типы МО	Группы микроландшафтов						
	Saq	ТАп	ТЭг	Эд	Тг/т	Ад	Тг/с
A <sub>5</sub> B <sub>5</sub> C <sub>5</sub> D <sub>5</sub>	<b>1.00</b>	0	0	0	0	0	0
A <sub>4</sub> B <sub>4</sub> C <sub>4</sub>	0	<b>0.63</b>	<b>0.40</b>	0	0	0	0
A <sub>4</sub> A <sub>2</sub> B <sub>4</sub> B <sub>2</sub>	0	0.14	0.30	<b>0.43</b>	0.38	0.26	0.18
B <sub>3</sub> B <sub>4</sub> C <sub>4</sub>	0	0.23	0.30	0.27	<b>0.63</b>	0	0.15
C <sub>2</sub> C <sub>3</sub> D <sub>3</sub>	0	0	0	0.31	0	<b>0.74</b>	<b>0.68</b>

Примечание. Градации типов местообитаний, по П.С. Погребняку (1955): A<sub>5</sub>B<sub>5</sub>C<sub>5</sub>D<sub>5</sub> – пески, супеси и глины мокрые и сырые; A<sub>4</sub>B<sub>4</sub>C<sub>4</sub> – пески, супеси и легкие суглинки сырые; A<sub>4</sub>A<sub>2</sub>B<sub>4</sub>B<sub>2</sub> – пески и легкие супеси сухие и свежие; B<sub>3</sub>B<sub>4</sub>C<sub>4</sub> – супеси и легкие суглинки влажные и сырые; C<sub>2</sub>C<sub>3</sub>D<sub>3</sub> – средние и тяжелые суглинки и глины влажные и свежие.

Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.



1 - 1; 2 - 2; 3 - 3; 4 - 4; 5 - 5;

**Рис. 9.** Комсомольский заповедник. Орграфы структурно-функциональных переходов между группами типов леса на срок 2050 г. согласно термоаридному тренду по прогнозной климатической модели E GISS. Лесообразующие породы: 1 – дуб; 2 – липа; 3 – кедр; 4 – ель, пихта; 5 – лиственница. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

**Таблица 10.** Обобщенные характеристики вероятностей и скоростей функционально-структурных переходов для растительных сообществ Комсомольского заповедника на прогнозный срок 2050 г. согласно термоаридному климатическому тренду по модели E GISS

а) Группы типов леса

Группы типов леса	Статистические параметры					Транзитный индекс $S_k$
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}$ (экстразональные)	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)	
1 2	0.574	0.426	0.321	2.35	99	1.00 М
3 1	0.567	0.433	0.045	2.31	88	1.07 СА
3 2	0.064	0.936	0.703	1.07	41	1.00 М
4 1	0.604	0.396	0.295	2.23	85	1.14 А
5 1	0.184	0.816	0.151	1.23	47	0.71 Р
5 5	0.554	0.456	0.259	2.19	839	1.08 СА

б) Флористические фратрии

Флористические фратрии	Статистические параметры					Транзитный индекс $S_k$
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}$ (экстразональные)	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)	

Мм	0.282	0.718	0.483	1.39	53	1.06 СА
Мк	0.464	0.536	0.231	1.87	71	0.95 СР
МО	0.375	0.625	0.233	1.60	61	0.94 СР
Ох	0.367	0.633	0	1.58	60	0.94 СР
МА	0.373	0.627	0.434	1.59	60	0.94 СР
Ан	0.456	0.544	0.544	1.84	70	1.17 А

Примечание. Условные обозначения см. в Примечании к табл. 7.

Однако внутренние функционально-структурные преобразования бореальных лесов данного экорегиона будут в значительной мере «подавлены» внешней фитоценологической экспансией. Наступление экстразональных объектов проявится наиболее эффективно в нижних Ад и Саq звеньях ландшафтных сопряжений. Резкой трансформации, с вероятностью 55–65%, подвергнутся мезо-гигрофильные кедрово-липовые леса на нижних надпойменных террасах Амура, а также в долинах рек Горин (с его притоками), Улими, Туйля, Батурина. Повышенный дренаж этих территорий будет способствовать внедрению сюда с юга полидоминантных широколиственных лесов с пихтой цельнолистной (*Abies holophylla*) и с возможным участием умеренно термофильных пород – дуба зубча того (*Quercus dendra*), бархата амурского (*Phellodendron amurensis*), ореха маньчжурского (*Juglans manshurica*), граба сердцелистного (*Carpinus cordata*). Последние два вида на равнинах Нижнего Приамурья в настоящее время не встречаются (Ахметьева, 1977). Лиственничные сфагновые мари в обширных западинах могут полностью исчезнуть, заменяясь гигро-мезофитными лесо-луговыми сообществами. Подобные широколиственные леса в суббореальный период господствовали в Южном Приморье (Родникова и др., 2012).

Трансгрессия полидоминантных широколиственных лесов на склоны низкогорий Нижнего Приамурья окажется, по-видимому, ограниченной по высоте и весьма выборочной. Эти внешние абсорбенты могут достичь абс. отметок не более 200–300 м и внедрятся максимально (на 29–33%) в ареалы маньчжурско-охотских елово-широколиственных лесов и ангаридских лиственничников. Гораздо слабее (на 16–17%) их трансгрессия коснется лесов маньчжурской флоры. Вышележащего пояса пихто-ельников (300–680 м. абс.) данная трансгрессия не достигнет вовсе.

Следует отметить, что при термоаридном климатическом тренде обогащение буферных маньчжурско-охотских лесов широколиственными породами происходит за счет главным образом их *внешней трансгрессии* (описанной выше), а не внутренней. Это подтверждает известный тезис (Криштофович, 1946; Васильев, 1946) о том, что *эволюционный климакс*, представленный в данном случае буферными елово-широколиственными лесами (см. главу 15), формируется за счет *региональных миграционных процессов* в растительном покрове.

### 3.3.2. Региональное похолодание

Палеогеографическим аналогом прогнозируемого холодно-аридного биоклиматического тренда (по модели E GISS на срок 2200 г.) может служить фаза 5з позднеголоценового похолодания на рубеже суббореал–субатлантика, в период

2200–1500 л.н. (Короткий и др., 1999). На равнинах Амуро-Уссурийском региона это была фаза хвойно-широколиственных лесов с широким распространением лиственничников и липняков (Родникова и др., 2012). Летние температуры были примерно на  $1^{\circ}$  ниже современных, а очередная морская регрессия снижала атмосферное увлажнение. Это в целом соответствует климатическому сценарию по модели E GISS на срок 2200 г.

Матрицы и орграфы флористических и фитоценологических трансформаций при холодно-аридном тренде (рис 10) демонстрируют господство взаимных (прямых и обратных) стрелок переходов в бинарных нетранзитивных отношениях объектов, (с близкими значениями их в общем невысокой вероятности – от 0,03–0,06 до 0,15–0,18). Множественность таких переходов свидетельствует о почти *повсеместных процессах смешения флор и усложнения лесных фитоценозов*, что и служит одним из механизмов формирования буферных экосистем в окраинно-материковой Субпацифике. Смешению флор при холодно-аридном тренде способствует более низкая, чем при термоаридизации, общая картина фитоценологических и микроландшафтных трансформаций, более спокойная климатогенная динамика гео(эко)систем, с доминированием  $P_{ij} \leq 0,10$ .

В низкогорном Нижнем Приамурье холодно-аридный тренд должен вызвать два основных потока внешней фитоценологической трансгрессии. Первый поток будет представлять собой 35–40%-ное поглощение верхнеярусных ТЭ пихтоельников охотской флоры возникающими и расширяющимися ареалами подгольцовых кедровых стлаников флоры берингийской. Очагом зарождения второго потока станет усиленное зимнее выхолаживание речных долин и западин, с развитием долинных лиственничников, лиственничных сфагновых марей и торфяных болот с длительно-сезонной мерзлотой. Трансгрессия долинных лиственничников в дубово-липовые и кедрово-елово-широколиственные леса соседних плакоров (с вероятностью до 25%) будет означать, что зимнее инверсионное выхолаживание охватит и Эд группы микроландшафтов, которые перейдут в разряд субредуцентов.



«... результат ее насыщенности до предела климатических возможностей», по образному выражению А.А. Криштофовича (цит. по: Колесников, 1969, с. 218).

**Таблица 11.** Обобщенные характеристики вероятностей и скоростей функционально-структурных переходов для растительных сообществ Комсомольского заповедника на прогнозный срок 2200 г. согласно холодно-аридному климатическому тренду по модели E GISS

а) Группы типов леса

Группы типов леса	Статистические параметры					$S_k$
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}$ (экстра-зональные)	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)	
☐ <sub>1</sub>	0.594	0.406	0.375	4.93	927	1.17 А
☐ <sub>2</sub>	0.594	0.406	0	4.93	927	1.00 М
☐ <sub>3</sub>	0.405	0.595	0.118	3.36	632	1.00 М
☐ <sub>4</sub>	0.497	0.503	0.389	3.98	748	0.91 СР
☐ <sub>5</sub>	0.137	0.863	0.512	2.31	434	0.92 СР
☐ <sub>6</sub>	0.747	0.253	0.156	7.94	149	1.00 М

б) Флористические фратрии

Флористические фратрии	Статистические параметры					$S_k$
	$P_{ii}$	$P_i$	$P_{ij}$ (экстра-зональные)	$\tau$ (ш)	$\tau$ (г)	
Мм	0.514	0.486	0	4.12	774	0.95 СР
Мк	0.497	0.503	0.171	3.97	746	1.00 М
МО	0.329	0.671	0.420	2.98	560	1.05 СА
Ох	0.302	0.698	0.439	2.87	539	1.05 СА
МА	0.584	0.416	0.039	4.81	904	0.91 СР
Ан	0.601	0.399	0.039	5.00	940	1.04 СА

Реакция лесов различных формаций в Нижнеамурском экорегионе на тот или иной климатический сигнал проявляется через призму сложных межвидовых отношений и многообразия лесообразовательных процессов, которые слагаются из возрастных, вековых и восстановительных смен лесных сообществ. Данному ландшафтно-экологическому прогнозу наиболее адекватны *возрастные смены древостоев*, проходящие, согласно (Колесников, 1956), по незамкнутой спиралевидной схеме продолжительностью не менее 2–2,5-векового периода и вызванные, как мы полагаем, суперпозицией (взаимным наложением) внешних климатических сигналов и автохтонной смены эдафических условий местопроизрастания.

При термоаридном климатическом тренде обогащение буферных маньчжурско-охотских лесов широколиственными породами происходит за счет главным образом их *внешней (экстразональной) трансгрессии*, а не внутренней. Это подтверждает известный тезис (Криштофович, 1946; Васильев, 1946) о том, что *эволю-*

*ционный климакс*, представленный в данном случае буферными елово-широколиственными лесами, формируется за счет *региональных миграционных процессов* в растительном покрове. Холодно-аридному же тренду будет отвечать множественность слабых фитоценологических переходов, что говорит о *повсеместных процессах смешения флор и усложнения лесных сообществ*. По-видимому, именно благодаря периодическим похолоданиям леса Нижнего Приамурья сформировались и продолжают формироваться «... как исключительно многоформенные и непостоянные по внешнему облику» (Колесников, 1956, с.136). При термоаридном тренде подобные процессы выражены гораздо слабее. Таким образом, холодно-аридный экологический сценарий детализирует гипотетическую картину формирования лесного покрова бореальной Субпацифики, которое шло «... путем прибоев волн с севера и северо-востока, с отложением продуктов ... флористического привноса» (Криштофович, 1946, с. 64).

#### **4. УСТОЙЧИВОСТЬ ГЕО(ЭКО-)СИСТЕМ И ЕЕ ХРОНООРГАНИЗУЮЩАЯ РОЛЬ В ИХ КЛИМАТОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ**

##### **4.1. Исходные положения и методы расчета**

Прогнозный ландшафтно-экологический анализ территории не может обойтись без оценок устойчивости рассматриваемых объектов к внешним воздействиям. Известный американский эколог Р.Е. Риклефс, подводя итог рассмотрению этой проблемы, заметил: «Устойчивость представляет собой кульминационную точку всех экологических зависимостей.... Значимость новых данных и важность новых идей, несомненно, будут оцениваться по их вкладу в понимание этого экологического синтеза – устойчивости природных систем» (1979, с. 394). Значение *устойчивости как экологического синтеза* определяется тем, что данное свойство природных комплексов является замыкающим звеном в сети межкомпонентных связей, определяющих функциональную организацию гео(эко-)систем. На параметрах устойчивости концентрируется наибольшее число значимых ландшафтно-экологических связей, что и определяет высокую индикаторную способность этих параметров (Коломыц, 2008).

Известные нам методы моделирования устойчивости экосистем (Margalef, 1958; Holling, 1973; Федоров, 1974; Логофет, Свирежев, 1983; Светлосанов, 1990; Thompson et al., 2009; Розенберг, Зинченко, 2014; и др.) разработаны достаточно глубоко, однако они до сих пор не нашли широкого применения к экосистемам ландшафтного уровня. В ландшафтной экологии исследователь имеет дело со сложными, многокомпонентными и дискретными объектами, состоящими из разнокачественных элементов, с различными характерными временами. Функционирование и устойчивость таких систем с «плохой структурой» определяются не численностью или динамикой биологических видов, а в первую очередь геохимическими циклами (Свирежев, 1983), и здесь гораздо больший эффект дает применение методов дискретной математики. Этот подход базируется на представлении об устойчивости как способности системы изменять свои структурные характеристики в целях сохранения начального уровня (способа) функционирования (Керженцев, 2006, 2010). Он позволил впервые рассчитать устойчивость непосредственно по дискретным параметрам биологического круговорота, т.е. по тем характеристикам геохимических циклов, которые, согласно Ю.М. Свирежеву (1983), составляют основу функционирования и устойчивости экосистем ландшафтного уровня.

В настоящей работе использованы методы количественной оценки *функциональной устойчивости природных экосистем как их наиболее фундаментальной характеристики* (Коломыц, 1995, 2008; Коломыц и др. 2015). Функциональная устойчивость повышает эффективность потока энергии и круговорота питательных веществ, совершенствуя способность сообщества выстоять при различного рода возмущениях (Риклефс, 1979). Формирование структуры экосистем направлено, прежде всего, на выполнение их основных биосферных функций – поддержание замкнутости круговорота веществ, обеспечивающей устойчивость самих экосистем (Герасимов, 1985; Тишков, 2005), и регулирование биотой окружающей среды по принципу Ле Шателье (Горшков, 1995). Высокая степень скоррелированности почвенно-фитоценологических компонентов коренных биогеоценозов достигается в ходе их длительной эволюции и обеспечивает в конечном итоге оптимизацию миграции вещества в биосфере (Добровольский, Никитин, 2006).

С понятием устойчивости тесно связано развиваемая нами *эволюционная ландшафтно-экологическая концепция*, касающаяся реакции наземных экосистем на климатические воздействия. В соответствии с двумя аспектами организации природных экосистем (структура и функционирование) логично рассматривать две категории их устойчивости – структурную и функциональную. Намечается три уровня анализа динамических свойств природных комплексов, объединенных общим понятием «устойчивость». Первый уровень имеет дело с двумя исходными альтернативными категориями *структурной устойчивости: ареальной* (геотопической) и *миграционной* (трансгрессивной), – которые характеризуют соответственно состояние устойчивого равновесия системы и ее вынужденное поведение как реакции на внешнее воздействие (см. далее). Это своего рода пространственный срез динамического состояния гео(эко-)системы. Второй уровень касается ее временного среза – состояния *функциональной устойчивости*, которое связано с характерными временами различных циклов биологического круговорота. Здесь выделяются *фитоценологическая (лабильная) и почвенно-биотическая (инерционная) устойчивость*. Наконец, на третьем уровне рассчитываются и картографируются *меры резистентной и упруго-пластичной (упругой) устойчивости*.

Резистентная, или инерционная, устойчивость понимается как ее способность не изменять под внешним воздействием параметров своего функционирования, в том числе не снижать сколько-нибудь существенно уровень продуктивности и не накапливать или, наоборот, не истощать запас мертвой фитомассы. Резистентная устойчивость характеризует степень чувствительности природного комплекса к первоначальным сигналам внешних воздействий. Система начинает трансформироваться, когда сигнал превышает определенный порог ее чувствительности.

Упругая же, или динамическая, устойчивость характеризует способность системы к полному или частичному восстановлению равновесия, нарушенного воздействием, т.е. к определенному возврату указанных характеристик метаболизма в прежнее состояние. Упругая устойчивость проявляется в динамике экогенетических (восстановительных) сукцессий, по В.Н. Сукачеву (1972), стремящихся привести систему в первоначальное состояние. Одни и те же гео(эко-)системы имеют разную степень устойчивости каждого из двух типов в зависимости от вида и интенсивности самого внешнего воздействия.

Для всех изучаемых объектов экспериментальных полигонов (групп типов леса, флористических фратрий и групп микроландшафтов) были рассчитаны норми-

рованные индексы фитоценотической (лабильной) резистентной ( $I_{рез}$ ) и упруго-пластичной ( $I_{упр}$ ) устойчивости по разработанной нами ранее и достаточно апробированной методической процедуре (Коломыц, 1995, 2008; Коломыц и др., 2015).

Лабильная устойчивость выражена двумя комплексными дискретными параметрами метаболизма, согласно (Базилевич, Родин, 1969; Крутько и др., 1982; Коломыц, 1995, 2008), – коэффициентом годового оборота надземной фитомассы ( $KR = PV / BL$ ) и подстилично-опадным индексом ( $KY = PV / ML$ ). Здесь  $PV$  – годовичная продукция зеленой массы,  $BL$  – общая живая надземная фитомасса,  $ML$  – масса лесной подстилки. Оба параметра служат мерами начальной обеспеченности продвижения органического вещества (и энергии) по все трофической цепи и, следовательно, характеризуют «работу» растительного вещества по устойчивому функционированию экосистемы. Расчетная формула для упруго-пластичной устойчивости имеет вид:

$$I_{упр} = 1 - [\sqrt{(\Delta KR)^2 + (\Delta KY)^2}] / \sqrt{2},$$

где

$$(\Delta KR) = (KR_{max} - KR_i) / (KR_{max} - KR_{min});$$

$$(\Delta KY) = (KY_i - KY_{min}) / (KY_{max} - KY_{min}).$$

Индекс устойчивости, таким образом, оценивался в безразмерных единицах. Если  $KR_i \rightarrow KR_{max}$  и  $KY_i \rightarrow 0$ , то  $I_{упр} \rightarrow 1$ . Аналогично вычислялся индекс потенциальной резистентной устойчивости  $I_{рез}$  гео(эко-)системы. В этом случае за оптимумы принимались минимальное значение  $KR$  и максимальное –  $KY$ . Индекс резистентной устойчивости стремиться к единице при  $KR_i \rightarrow KR_{min}$  и  $KY_i \rightarrow KY_{max}$ .

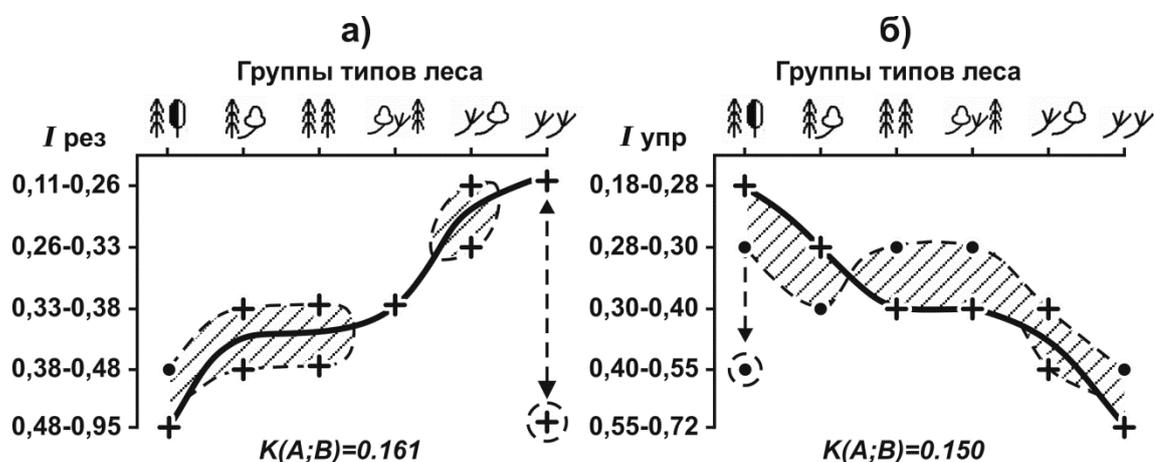
Анализ сочетаний  $I_{рез}$  и  $I_{упр}$  по каждому ряду объектов позволил вскрыть определенные *хронологические закономерности климатогенных фитоценологических трансформаций* в островодужном и окраинно-материковом ландшафтах, определенный временной порядок ландшафтно-экологических переходов. Экзогенная динамика функциональных и структурных параметров лесных экосистем региона отражает смену их первоначальной адаптивной стратегии в меняющемся климате на стратегию последующего устойчивого развития, стремящегося привести их в первоначальное состояние после «снятия» или даже ослабления климатических воздействий. В этом плане соотношение резистентной и упругой устойчивости гео(эко-)систем характеризует в определенной мере *хроноорганизацию* климатогенных преобразований природно-территориальной мозаики.

Главной особенностью соотношения параметров  $I_{рез}$  и  $I_{упр}$  является их *альтернативность*. Если гео(эко-)система слабо реагирует на первоначальное внешнее воздействие, т.е. обладает повышенной резистентной устойчивостью, то потенциал ее упругой устойчивости как способность системы нейтрализовать эффект последствия оказывается сравнительно низким. При минимальных же значениях  $I_{рез}$  параметр  $I_{упр}$  достигает максимума.

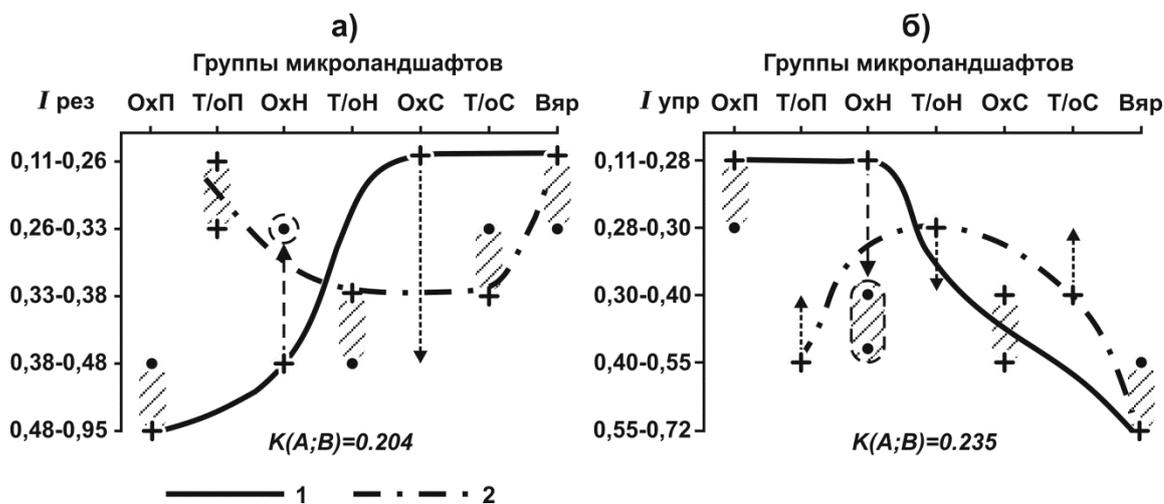
## 4.2. Менделеевский островодужный ландшафт

Растительные сообщества островного вулканического ландшафта характеризуются весьма широким диапазоном индексов резистентной и упругой устойчивости – от 0,15–0,25 до 0,70–0,95 (рис. 11, 12; табл. 12, 13). При этом наблюдается четкая дифференциация данных показателей не только по флористическим фратриям и группам типов леса, но и по группам микроландшафтов. Средние значения параметров  $I_{рез}$  и  $I_{упр}$  по всем пробным площадям Менделеевского эксперимен-

тального полигона равны соответственно 0,316 и 0,456. Это означает, что молодой вулканогенный ландшафт еще весьма чувствителен к первоначальным гидротермическим сигналам, но обладает определенными механизмами восстановительных (экогенетических) сукцессий, олицетворяющих их упруго-пластичную устойчивость. В целом по направлению сверху вниз по ландшафтному профилю вулкана Менделеева индексы резистентной устойчивости лесных сообществ увеличиваются, а индексы упруго-пластичной – снижаются (рис. 11 и 12). Следовательно, сообщества верхнего и среднего ярусов низкогорья (кедровые стланики и березовое криволесье) окажутся пионерами в реакции на климатические сигналы, однако общий процесс их трансформации будет затруднен и в определенной мере обратим, так как они быстрее способны восстановить свое прежнее состояние после «снятия» воздействия. Предгорные же хвойно-широколиственные леса проявят определенную первоначальную инерцию, но в последующем – более интенсивную сукцессионную динамику, поэтому их климатогенная трансформация может оказаться необратимой в наибольшей степени.



**Рис. 11.** Менделеевский ландшафт. Экологические ниши групп типов леса в пространстве резистентной и упругой фитоценотической устойчивости.



**Рис. 12.** Менделеевский ландшафт. Экологические ниши групп микроландшафтов в пространстве резистентной и упругой фитоценотической устойчивости в охотоморском (1) и тихоокеанском (2) секторах.

Весьма показательны параболические кривые зависимостей индексов устойчивости от абсолютной высоты с соответствующими доминирующими областями групп типов леса (см. рис. 12). Прежде всего, эти кривые подтверждают, что биоклиматический высот-

но-зональный фактор в молодом островодужном ландшафте является главным не только его в структурной организации, но и в функционировании его фитобиоты. Очевидно также, что по соотношению индексов  $I_{рез}$  и  $I_{упр}$  хвойно-широколиственные леса предгорных равнин Менделеевского ландшафта несколько приближаются к березовым криволесям и кедровым стланикам среднего яруса, с их не только высокой чувствительностью к климатическим сигналам, но и значительной упруго-пластичной устойчивостью. Горные пихто-ельники, занимающие основной и весьма обширный диапазон высот вулканического купола, отличаются, как уже было показано, максимальной продуктивностью и наиболее интенсивным биологическим круговоротом. Эти функциональные свойства позволяют им сохранять относительно высокую первоначальную (резистентную) устойчивость. Однако сукцессионно-восстановительный потенциал в них развит слабо ( $I_{упр} \approx I_{рез} = 0,25-0,35$ ), поэтому их климатогенные трансформации могут оказаться максимально необратимыми. Именно *горные темнохвойные леса являются наиболее слабым биотическим звеном островного вулканогенного ландшафта в его противостоянии вековым и сверхвековым колебаниям климата.*

**Таблица 12.** Распределение индексов устойчивости по флористическим фратриям Менделеевского ландшафта (матрицы нормированных частных коэффициентов связи)

а) Резистентная устойчивость

Значения индекса	Флористические фратрии				
	МО	Ох	БК	Бер	БКО
0.11–0.26	0.17	0	<b>0.41</b>	<b>0.44</b>	0
0.26–0.33	0.17	0.25	<b>0.41</b>	0.11	0
0.33–0.38	0.08	<b>0.37</b>	0	0	<b>1.00</b>
0.38–0.48	0.23	<b>0.37</b>	0.18	0	0
0.48–0.95	<b>0.35</b>	0	0	0.44	0

б) Упруго-пластичная устойчивость

Значения индекса	Флористические фратрии				
	МО	Ох	БК	Бер	БКО
0.18–0.28	<b>0.44</b>	0.22	0	0	0
0.28–0.30	0.25	<b>0.33</b>	0	0	0.47
0.30–0.40	0.05	<b>0.33</b>	0.52	0.06	<b>0.53</b>
0.40–0.55	0.26	0.13	<b>0.48</b>	0.16	0
0.55–0.72	0	0	0	<b>0.79</b>	0

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Хроноорганизация климатогенных фитоценологических трансформаций вскрывается при анализе  $I_{рез}$  и  $I_{упр}$  для всего ряда типов леса (равно как и для ряда флористических фратрий). Первую ощутимую реакцию на возмущающие климатические сигналы (как потепления, так и похолодания) следует ожидать в верхнем ТЭ ярусе вулкана, в подгольцовом поясе кедрового стланика, а также в нижележащей полосе березового криволеся берингийской и берингийско-камчатской флор, где резистентная устойчивость минимальна ( $I_{рез} \leq 0,15-0,30$ ). При холодно-аридном климатическим сигнале именно в эти сообщества начнется описанная выше тотальная трансгрессия экстразональных объектов – верещатников и горных тундр. Термоаридный же сигнал даст начало функциональной, а затем и структурной перестройке подгольцовых стелящихся лесов и криволесий путем с низу пихто-

ельников, с вероятностью 11–13% (см. рис. 6), а в последующем – появлению смешанных и даже широколиственных лесов. Однако в обоих случаях развитие экстразональных объектов в подгольцовом поясе и на верхней границе темнохвойных лесов будет существенно затруднено и потому замедлено ввиду достаточно высокого сукцессионно-восстановительного потенциала сообществ кедровых стлаников и березовых криволесий ( $I_{упр} \geq 0,50-0,70$ ).

В противоположной ситуации окажутся хвойно-широколиственные леса предгорного яруса. Как при похолодании, так и при потеплении они начнут трансформироваться в последнюю очередь, ибо обладают наибольшей резистентной устойчивостью (60%-ный доминант  $I_{упр} \approx 0,40-0,60$ , с максимумом до 0,95). Однако когда климатический сигнал превысит предел их толерантности, начнется весьма интенсивная трансформация этих лесов ввиду их слабого сукцессионно-восстановительного потенциала ( $I_{упр} \leq 0,20-0,30$ ).

Описанные ситуации касаются главным образом более континентального охотоморского сектора Менделеевского ландшафта (рис. 12, 1). В более океаническом тихоокеанском секторе хвойно-широколиственные леса, обладающие повышенной чувствительностью к первичным климатическим сигналам ( $I_{рез} \leq 0,25-0,35$ ), начнут трансформироваться гораздо раньше, однако с меньшей скоростью, поскольку обладают значительным запасом упруго-пластичной устойчивости. Их изменения будут тормозиться постоянным возрождением лесовосстановительных сукцессий.

При похолодании предгорные смешанные леса маньчжурско-охотской флоры, будучи субредуцентами, окажутся на 60% и более оккупированными спускающими с гор пихто-ельниками и каменноберезняками с кедровым стлаником. Трансгрессивная доля вневыборочных объектов (верещатниковых и горно-тундровых сообществ) по модели E GISS к 2100 г. составит здесь не более 25%, а к 2200 г. – снизится до нуля. По сценарию же термоаридизации (модель HadCM3 на срок 2100 г.) хвойно-широколиственные леса предгорного яруса после определенной инерции начнут весьма интенсивно замещаться пришедшими с юга полидоминантными неморальнолесными сообществами с теплолюбивыми видами (см. выше). В течение 50–75 лет в своих первоначальных геотопах они на все 100% могут преобразоваться в эти вневыборочные объекты. Однако, обладая высокой миграционной устойчивостью, смешанные леса сами станут абсорбентами для местных высотно-зональных сообществ вулкана Менделеева и начнут столь же активно перемещаться в горные пихто-ельники, каменноберезняки и даже в кедровые стланики (см. рис. 6). Данный процесс будет облегчен сравнительно низкой упругой устойчивостью этих сообществ редуцентов и субредуцентов (см. рис. 11 б).

Горнолесные сообщества, занимающие промежуточное положение между двумя рассмотренными «полюсами» мезокатены на вулканическом куполе: пихто-ельники, березово-еловые леса и буферные стланиково-березово-еловые сообщества, – имеют почти до 100% умеренные значения как резистентной, так и упругой устойчивости (интервалы индексов – от 0,25–0,30 до 0,40–0,45). Тем не менее, горные леса охотоморского сектора обладают несколько более высоким восстановительным потенциалом (см. рис. 12 б) и потому будут трансформироваться, по видимому, меньшими темпами по сравнению со своими аналогами в секторе тихоокеанском. Здесь картина будет обратная той, которая отмечена для предгорного яруса.

#### 4.3. Камсомольский заповедник

Лесные сообщества и микроландшафты окраинно-материковой Субпацифики существенно отличаются от островодужной Неопацифики гораздо более слабой детерминированностью параметров функциональной устойчивости в своих структурных подразделениях. Коэффициенты сопряженности  $K(A;B)$  флористических фратрий и групп типов леса с  $I_{упр}$  и  $I_{рез}$  низки, близки к уровню незначимости (табл. 13, рис. 13 и 14). Экологические доминанты обычно не превышают 35–55% вероятности, а сами экологические ниши «размыты» и, что самое главное, имеют многочисленные и достаточно весомые 20–30%-ные анклавов. Последнее обусловлено пространственной дифференциацией лесообразовательного процесса в данном экорегионе не только преобладающим высотно-зональным фактором, но и осложняющим влиянием циркуляционно-соляной экспозиции, литологии коренных пород, глубины залегания грунтовых вод, мехсостава и влажности почво-грунтов. В результате происходит существенное «растекание» большинства фитоценологических структур по группам микроландшафтов, с созданием анклавов и областей их спорадического распространения (рис.15), которые обладают функциональными параметрами (в том числе показателями устойчивости), отличными от параметров основной экологической ниши. При этом анклавов как  $I_{рез}$ , так и  $I_{упр}$  располагаются в обоих направлениях от своих экологических доминантов, что указывает на увеличение общего размаха обоих типов устойчивости.

**Таблица 13.** Распределение индексов устойчивости по флористическим фратриям Комсомольского заповедника (матрицы нормированных частных коэффициентов связи)

а) Резистентная устойчивость  $K(A;B) = 0.095$

Значения индекса	Флористические фратрии					
	Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан
0.08–0.26	0	0.29	0	0	<b>0.40</b>	0.10
0.26–0.31	<b>0.41</b>	0.15	<b>0.45</b>	0.09	0.05	0.10
0.31–0.38	0.24	0.05	0.23	<b>0.43</b>	0.14	0.10
0.38–0.55	0.35	0.07	0.32	<b>0.49</b>	0	0.11
0.55–0.75	0	<b>0.43</b>	0	0	0.40	0
0.75–1.00	0	0	0	0	0	<b>0.59</b>

б) Уруго-пластичная устойчивость  $K(A;B) = 0.083$

Значения индекса	Флористические фратрии					
	Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан
0.04–0.15	0	0	0	0	0	<b>0.51</b>
0.15–0.33	0.10	0.26	0.39	0.33	0.07	0.08
0.33–0.42	0.28	0.12	<b>0.48</b>	0.30	0.07	0.04
0.42–0.50	<b>0.43</b>	0.22	0	<b>0.37</b>	0.06	0.07
0.50–0.65	0.20	<b>0.39</b>	0.13	0	0.22	0.13
0.65–0.88	0	0	0	0	<b>0.58</b>	0.17

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

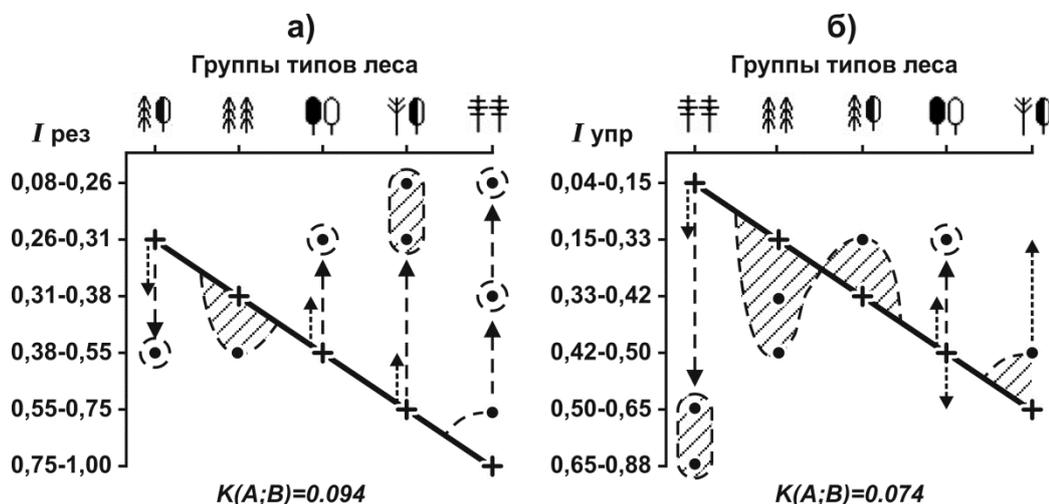
Таков, по-видимому, один из механизмов возникновения известного (Колесников, 1956; Урусов, 1988; Nakamura, Krestov, 2005) флористического богатства, видовой насыщенности и «многоформности» фитоценологических систем Приамурской Субпацифики. Этим механизмом создан и достаточно широкий диапазон параметров функциональной устойчивости для многих структурных частей этих

систем. Соответствующее много-образие параметров устойчивости присуще и низкогорным микроландшафтам Нижнего Приамурья, хотя коэффициенты сопряженности здесь более высокие (рис. 14).

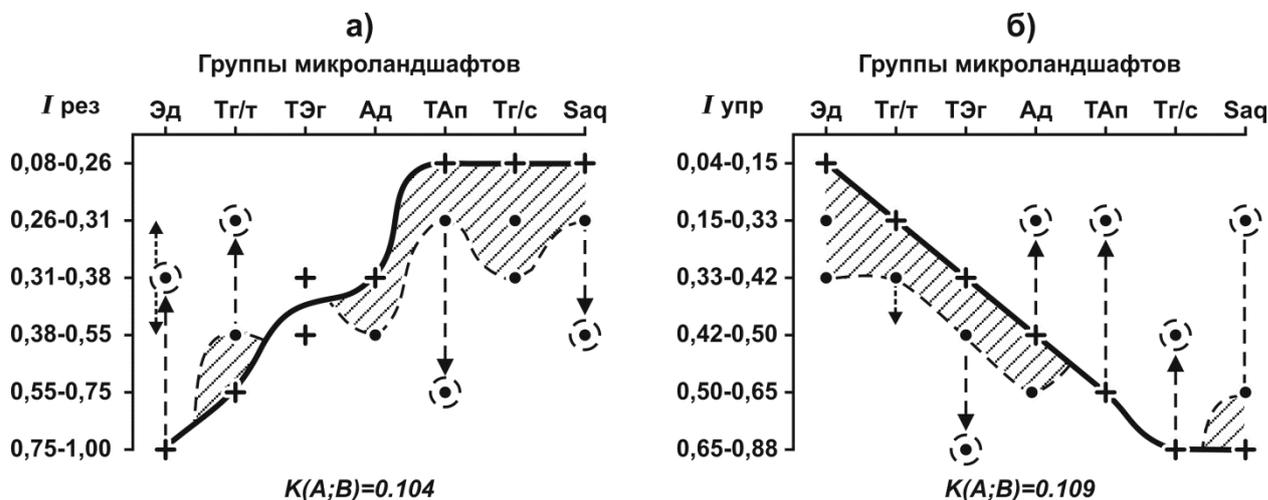
Приведем два примера. Кедрово-широколиственные леса, будучи доминантами в Эди и Тап микроландшафтах, спорадически распространены по всем вышележащим горным склонам, вплоть до водоразделов (см. рис. 15). Соответственно им свойствен весьма широкий диапазон параметров устойчивости (см. рис. 13): от максимальных доминирующих значений ( $I_{рез} = 0,55-0,75$ ;  $I_{упр} = 0,50-0,65$ ) до минимальных в анклавах и спорадических областях ( $I_{рез} = 0,08-0,26$ ;  $I_{упр} = 0,15-0,33$ ). Пихто-ельники, имеющие слабо выраженную область доминирования (38%) на трансэлювиальных горных водоразделах, образуют свой достаточно крупный анклав (с вероятностью 31%) на долинных плакорах и второй менее выраженный – на солнцепечных горных склонах. По этой причине резистентная устойчивость лесов имеет весьма широкий разброс, а упругая устойчивость – сильно «размытую» экологическую нишу.

Таким образом, можно, полагать, что эволюция субаэральных ландшафтов при переходе от островной Неопацифики в окраинно-материковой Субпацифике сопровождается определенной бифуркацией параметров их биотического функционирования и соответствующим «размножением» значений устойчивости. Коротко говоря, рост биоразнообразия фитоценологических структур оплачивается снижением уровня их конформности параметрам функциональной устойчивости, переходом от достаточно детерминированных связей к связям гораздо более вероятностным. Одновременно происходит общее

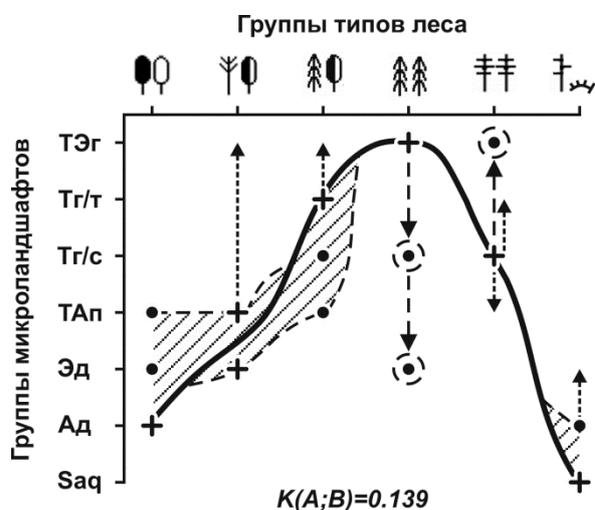
снижение и выравнивание таксономических (средневзвешенных) норм обоих типов устойчивости до диапазона 0,35–0,45 (табл. 14). Соответственно более многозначной и менее определенной становится реакция рассматриваемых гео(эко)систем на одни и те же климатические сигналы.



**Рис. 13.** Комсомольский заповедник. Экологические ниши групп типов леса в пространстве резистентной и упругой фитоценотической устойчивости.



**Рис. 14.** Комсомольский заповедник. Экологические ниши групп микроландшафтов в пространстве резистентной и упругой фитоценотической устойчивости.



**Рис. 15.** Комсомольский заповедник. Экологические ниши групп типов леса в пространстве групп микроландшафтов.

Рассмотрим характеристики устойчивости отдельных групп типов леса. При сигналах как потепления, так и похолодания первоочередную реакцию следует ожидать в маньчжурско-охотских елово-широколиственных лесах преимущественно теневых горных склонов. Доминант их  $I_{рез} = 0,26-0,31$  с вероятностью 51%, а максимальные значения индекса не превышают 0,50. Высокая функционально-структурная организация этих буферных сообществ оборачивается их столь же высокой чувствительностью к климатическим колебаниям. В то же время, механизмы упруго-пластичной устойчивости в них развиты недостаточно ( $I_{упр} = 0,15-0,42$ , с вероятностью 75%), поэтому, будучи нарушенными, они весьма слабо проявят свою сукцессионно-восстановительную динамику, и произошедшие нарушения могут быть длительно устойчивыми.

По сравнению с елово-широколиственными лесами пихто-ельники охотской флоры на трансэлювиальных горных водоразделах и долинных плакорах обладают несколько меньшей чувствительностью к первичным климатическим сигналам ( $I_{рез} = 0,31-0,55$ , с вероятностью 90%). Однако их восстановительный потенциал выражен так же слабо, поэтому могут быть подвержены необратимой климатогенной трансформации. Этот процесс способен привести к сравнительно быстрому исчезновению пихтово-еловых лесов как при потеплении, так и при похолодании, поскольку оба типа климатического тренда будут характеризоваться неблагоприятным для охотской флоры снижением атмосферного увлажнения (см. табл. 4). В ре-

зультате пихто-ельники окажутся в положении редуцентов и субредуцентов (см. рис. 9 и 10) и способны сохранить самоподобие ( $P_{ii}$ ) не более чем на 30%, а при похолодании они на одну треть будут замещаться экстразональными пришельцами – подгольцовыми стелящимися лесами.

**Таблица 14.** Таксономические нормы индексов резистентной и упругой устойчивости флористических фратрий и групп типов леса в Комсомольском заповеднике

Фитоценологические комплексы			Индексы устойчивости	
			резистентной	упругой
Флористические фратрии	Маньчжурская мезофильная	Мм	0.36	0.44
	Маньчжурская ксерофильная	Мк	0.42	0.43
	Маньчжурско-Охотская	МО	0.35	0.35
	Охотская	Ох	0.40	0.36
	Маньчжурско-Ангари́дская	МА	0.39	0.64
	Ангари́дская	Ан	0.64	0.32
Группы типов леса	Широколиственная		0.38	0.40
	Кедрово-широколиственная		0.43	0.43
	Елово-широколиственная		0.35	0.37
	Пихтово-еловая		0.39	0.35
	Лиственничная		0.61	0.39
	Лесо-болотная матревая		0.29	0.58

Маньчжурские широколиственные леса долинных аккумулятивных, ТАп и плакорных местоположений и подножий склонов обладают слабыми и умеренным индексами как резистентной, так и упругой устойчивости (в диапазоне 0,15–0,55, с вероятностью 70–80%), что должно свидетельствовать об определенных пространственных контрастах их климатогенной динамики в зависимости от типа мезоместоположений.

Наименее чувствительны к первичным климатическим сигналам лиственничники ангаридской флоры на солнцепечных горных склонах, имеющие доминант  $I_{рез} = 0,75–1,00$  с вероятностью 45%. Первоначальная их устойчивость подтверждается значениями параметра  $P_{ii}$  (56% при потеплении и более 75% при похолодании) Правда, на горных водоразделах лиственничники гораздо чувствительнее к первичным гидротермическим сигналам (22%-ный анклав  $I_{рез} = 0,08–0,26$ ). Упругая же устойчивость лиственничных лесов в равной мере может быть как максимальной, так и близкой к минимуму ( $I_{упр}$  имеет 47–48%-ные доминанты 0,50–0,88 и 0,04–0,15). Это отвечает их положению субабсорбентов и мезотрофов в системе внутренних ландшафтно-экологических переходов (см. рис. 9 и 10). Они наиболее

устойчивы также к внешней фитоценотической экспансии при холодно-аридном тренде, что соответствует эколого-физиологическим характеристикам пород ангаридской флоры. При термоаридизации же лиственничники менее устойчивы и могут на 33% поглощаться экстразональными объектами (суббореальными широколиственными лесами с теплолюбивыми видами).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги анализа, необходимо коснуться вопроса соотношений внутри-региональных переходов лесных экосистем и внешних (экстразональных) трансгрессий. Транзитные экотипы отображают суммарный эффект взаимных переходов только внутри данной статистической выборки и не касаются преобразований их во вневыборочные объекты, т.е. в те высотно-зональные экосистемы, которые изначально отсутствуют на территории экспериментального полигона. В данных экотипах растительных сообществ отображается пространственная дифференциация и соотношение двух категорий устойчивости сообществ – ареальной (геотопической) и миграционной (трансгрессивной). Однако эта устойчивость относится только к элементам местной фитоценологической мозаики. Транзитные геоботанические лидеры (абсорбенты и субабсорбенты), поглощая редуцированные ассоциации, проявляют, таким образом, локальную миграционную устойчивость. Между тем в своих базовых ареалах они еще в большей степени могут замещаться внешними сообществами – экстразональными пришельцами. Это означает, что они изначально занимают маргинальное положение в рассматриваемых гидротермических полях и не имеют для себя в изучаемой выборке объектов-прообразов, если климатический тренд выводит их за пределы этих полей. Возникают «остаточные» переходы данного объекта в другие объекты-прообразы, отсутствующие в данной операционной системе (выборке), и эти переходы могут оказаться весьма интенсивными и подавлять всю систему внутривыборочных преобразований гео(эко)систем..

Например, на территории Комсомольского заповедника в условиях термоаридизации таковыми будут мезо-гигрофильные кедрово-широколиственные леса на надпойменных террасах Амура и в долинах малых рек (см. рис. 9). Это долинные представители северных кедровников (Колесников, 1956), находящиеся в маргинальных гидротермических условиях – наиболее высоких летних температур и избыточного эдафического увлажнения. Будучи местным абсорбентом и трансгрессируя в вышележащие по склонам ареалы кедровников мезо-ксерофитов и пихтоельников мезофитов с вероятностью до 10–15%, они сами более чем на 65% исчезнут со своих базовых геотопов. Здесь их вытеснят пришельцы из более южных районов Среднего Сихотэ-Алиня – грабовые лиановые кедрово-широколиственные леса (Колесников, 1969), обогащенные теплолюбивыми и влаголюбивыми видами маньчжурской флоры.

В Менделеевском вулканическом ландшафте по холодно-аридному климатическому сценарию модели E GISS в аналогичной ситуации могут оказаться верхнеярусные подгольцовые сообщества кедрового стланика, а также буферные стлаников-березово-еловые ассоциации у верхней границы среднего яруса. Данная ситуация обусловлена маргинальным положением указанных экосистем в высотнo-зональном гидротермическом пространстве Менделеевского вулканического низкогорья. В качестве экстразональных геоботанических объектов здесь могут выступать среднегорные тундры, верещатники и кедрово-ольховые стланики. В то же

время сообщества–редуценты и субредуценты, находящиеся еще на значительном удалении от маргинальной полосы, поглощаются преимущественно местными абсорбентами и субабсорбентами. Трансгрессия экстразональных прищельцев в их ареалы существенно ограничена, либо не проявляется вовсе. К таким ассоциациям относятся предгорные и нижнеярусные хвойно-широколиственные леса, а также среднеярусные каменноберезово-еловые сообщества.

При термоаридном климатическом тренде, согласно сценарию HadCM3 на срок 2100 г., когда в роли экстразональных объектов окажутся более континентальные и более термофильные неморальнолесные сообщества, картина будет прямо противоположная.

– « » –

Разработанные прогнозные экологические сценарии для бореальных лесных экосистем Тихоокеанского мегаэктона Северной Евразии пока не имеют каких-либо подобных аналогов ни в отечественной, ни в зарубежной литературе.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Арманд Д.Л., Таргульян В.О.** Некоторые принципиальные ограничения эксперимента и моделирования в географии // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1974., № 4. С. 129–138. – **Атлас Курильских островов** / Российская академия наук. Институт географии РАН. Тихоокеанский институт географии РАН / Редкол.: Котляков В.М., Бакланов П.Я., Комедчиков Н.Н. (гл. ред.) и др. Отв. ред. картограф Федорова Е.Я. М.– Владивосток: ИПЦ «ДИК», 2009. 516 с. – **Ахметьева Н.П.** Палеогеография Нижнего Приамурья. М. Наука, 1977. 11 с.

**Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А.** Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с. – **Базилевич Н.И., Родин Л.Е.** Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л.: Наука, 1969. С. 24–33.

**Васильев В.Н.** Закономерности процесса смен растительности // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1946. Вып. II. С. 365–403.

**Герасимов И.П.** Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии Мира. М.: Наука, 1985. 247 с. – **Герасимов И.П.** Проблемы глобальной геоморфологии. М.: Наука, 1986. 207 с. – **Глазовская М.А.** Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с. – **Горшков В.Г.** Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. 470 с. – **Горшков Г.С.** Вулканизм Курильской островной дуги. М.: Наука, 1967. 288 с.

**Добровольский Г.В., Никитин Е.Д.** Функции почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука, 1990. 261 с.

**Залиханов М.Ч., Коломыц Э.Г., Шарая Л.С., Цепкова Н.Л., Сурова Н.А.** Высокогорная геоэкология в моделях. М.: Наука, 2010. 487 с.

**Изменение климата, 2001 г.** Обобщенный доклад МГЭИК / Д.Л. Албриттон, Т.Баркер, И. Башмаков и др. / Под ред. Р.Т. Уотсона. Geneva: World Meteorological Organization, 2003. 220 p.

**Керженцев А.С.** Флуктуации, метаморфозы и эволюция почв // Экология и почвы. Избранные лекции X Всероссийской школы, октябрь 2001 г. Т. IV. Пушкино: Пушкинский научный центр РАН, 2001. С. 18 – 24. – **Керженцев А.С.** Функциональная экология. М.: Наука, 2006. 259 с. – **Козлов Д.Н., Жариков Р.В.** Тепловизионная съемка активных вулканов Курильских островов в 2009–2011 гг. // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. 2012. № 1, Вып. 19. С. 1–7. – **Колесников Б.П.** Кедровые леса Дальнего Востока. Труды Дальне-

вост. фил. АН СССР. Т.2 (4). М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 263 с. – **Колесников Б.П.** Растительность // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969 б. С. 206–250. – **Коломыц Э.Г.** Ландшафтные исследования в переходных зонах. М.: Наука, 1987. 117 с. – **Коломыц Э.Г.** Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на бореальном экотоне Русской равнины // Изв. РАН. Сер. географич. 1995. № 3. С. 37–51. – **Коломыц Э.Г.** Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003. 371 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 как эволюционная модель континентальной биосферы // Известия. РАН. Серия геогр. 2015, № 6. С. 24–37. – **Коломыц Э.Г., Керженцев А.С., Шарая Л.С.** Аналитические и картографические модели функциональной устойчивости лесных экосистем // Успехи соврем. биологии. 2015. Т. 135, № 1. С. 127–149. – **Короткий А.М., Волков В.Г., Гребенникова Т.А.,** и др. Дальний Восток // Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет. М.: ГЕОС, 1999. С. 146–164. – **Крестов П.В.** Растительный покров Командорских островов // Бот. журнал. 2004. Т. 89. № 11. С. 1740–1762. – **Криштофович А.Н.** Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1946. Вып. II. С. 21–87. – **Крутько В.Н., Пегов С.А., Хомяков Д.М., Хомяков П.М.** Формализация оценки качества компонентов окружающей среды. М.: ВНИИ системных исследований, 1982. Препринт. 36 с.

**Логофет Д.О., Свирежев Ю.М.** Концепция устойчивости биологических систем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. VI. Л.: Гидрометеоздат, 1983. С. 159–171.

**Манько Ю.И., Розенберг В.А.** Высотная поясность растительности на вулкане Менделеева // Биол. ресурсы о. Сахалин и Курильских островов. Владивосток: Биологопочв. ин-т ДВНЦ АН СССР, 1970. С. 65–71. – **Мещеряков Ю.А.** Избранные труды. Рельеф и современная геодинамика. М.: Наука, 1981. 277 с.

**Одум Ю.** Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с. – **Одум Ю.** Экология. В 2-х т. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. С. 328, 376.

**Панфилов В.Д.** Центры эволюции и исторические миграции биоты Земного шара. Научный дневник. М.: Ин-т географии РАН, 2005. 448 с. – **Погребняк П.С.** Основы лесной типологии. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 452 с. – **Полынов Б.Б.** Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 751 с. – **Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.** Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.

**Разжигаева Н.Г., Ганзей Л.А., Гребенникова Т.А.,** и др. Эволюция и рубежи перестройки ландшафтов Курильских островов в голоцене // География и геоэкология на современном этапе взаимодействия природы и общества. С.– Пб: СПбГУ, факультет географии и геоэкологии, 2009. С. 727 – 733. – **Разжигаева Н.Г., Ганзей Л.А., Мохова Л.М., Пшеничникова Н.Ф.** Луговые ландшафты Южных Курил: происхождение, возраст и развитие // География и природные ресурсы. 2011, № 3. С. 96–104. – **Райс Р. Дж.** Основы геоморфологии. Пер. с англ. М.: Прогресс, 1980. 574 с. – **Риклефс Р. Э.** Основы общей экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1979. 424 с. – **Родникова И.М., Лящевская М.С., Киселева А.Г., Пшеничникова Н.Ф.** Состояние и динамика почвенно-растительного покрова малых островов Залива Петра Великого (Японское море) // География и природные ресурсы. 2012. № 1. С.96–103. – **Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.** Устойчивость гидросистем: обзор проблемы // Аридные экосистемы. 2014. Т. 20, № 4. С. 11–23.

**Светлосанов В.А.** Устойчивость и стабильность природных экосистем (модельный аспект). ВИНТИ, Итоги науки и техники. Т. 8. М., 1990. 200 с. – **Свирежев Ю.М.** Устойчивость и сложность в математической экологии // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 41–50. – **Солнцев В.Н.** Хроноорганизация географических явлений // Вопросы географии. Сб. 117. Геофизика ландшафта. М.: Мысль, 1981. С. 40–68. – **Сочава**

- В.Б.** Вопросы флорогенеза и фитоценологии маньчжурского смешанного леса // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 1946. Вып. II. С. 283–302. – **Сочава В.Б.** Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с. – **Сочава В.Б.** Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с. – **Сочава В.Б.** Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с. – **Спрыгин И.И.** Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья // Научное наследие. Т. 11. М.: Наука, 1986. 512 с. – **Сукачев В.Н.** Избранные труды. Т. 1-й. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.
- Тишков А.А.** Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 310 с.
- Урусов В.М.** Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИГ ДВО АН СССР, 1988. 356 с.
- Федоров В.Д.** Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. С. 402–415.
- Харбух Дж., Бонэм-Картер Г.** Моделирование на ЭВМ в геологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1974. 319 с.
- Юрцев Б.А.** Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.
- Climate Change 1995.** The Science of Climatic Change / J.T. Houghton, L.G. Meira Filho, B.A. Callander et al. (eds). The Cambridge Univ. Press: Cambridge, UK, 1996. 572 p.
- Hansen J., Sato M., Ruedy R., et al.** Climate simulations for 1880–2003 with GISS model E // *Climate Dynamics*, 2007 a. Vol. 29. P. 661–696. – **Holling C.S.** Resilience and stability of ecosystems // *Ann. Rev. Ecol.* 1973. V. 4. P. 1–23. – **Hopkins D.M.** The paleogeography and climatic history of Beringia during late Cenozoic Time // *Inter-Nord.* 1972. Vol. 12. – **Hulten E.** Studies on the origin and distribution of the flora in Kurile Island // *Bot. Not. Lund.* 1933. P. 325–343.
- Margalef R.** Information theory in ecology // *Gen. Syst.* 1958, Vol. 3. P. 36–71.
- Nakamura Y., Krestov P.V.** Coniferous forests of the temperate zone of Asia. In *Coniferous forests. Ser. Ecosystems of the World.* 2005. Vol. 6. P. 163–220.
- Pope V.D., Gallani M.L., Rowntree P.R., and Stratton R.A.** The impact of new physical parametrizations in Hadley Centre climate model – HadCM3 // *Climate Dynamics.* 2000. Vol. 16. P. 123–146.
- Theurillat J.-P. et al.** Sensitivity of plant and soil ecosystems of the Alps to climate change / J.-P. Theurillat, J.-P., F. Felber, P. Geissler, J.-M. Gobat, M. Fierz, A. Fischlin, P. Küpfer, A. Schüssel, C. Velluti, G.-F. Zaho & J. Williams, J. // *Views from the Alps: regional perspectives on climate change.* Cambridge, Massachusetts, USA: MIT Press, 1998. P. 225–308. – **Thompson C.C., McGuire A.D., Clien J.S., Chapin F.S., Beringer J.** Net carbon exchange across the Arctic tundra-boreal forest transition in Alaska 1981–2000 // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change.* 2005. Vol. 11. P. 805–827.