

**РЕЛИКТОВЫЕ КОМПЛЕКСЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
СОВРЕМЕННЫХ РЕФУГИУМОВ
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ**

*П.В. Крестов¹, В.Ю. Баркалов¹, А.М. Омелько¹, В.В. Якубов¹,
Ю. Накамура², К. Сато³*

¹ *Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток*

² *Токийский аграрный университет, г. Токио, Япония*

³ *Университет Хоккай-Гакуен, г. Саппоро, Япония*

Relic vegetation complexes in the modern refugia of Northeast Asia

*P.V. Krestov¹, V.Yu. Barkalov¹, A.M. Omelko¹, V.V. Yakubov¹,
Yu. Nakamura², K. Sato³*

¹ *Institute of Biology and Soil Science, Vladivostok, Russia*

² *Tokyo University of Agriculture, Tokyo, Japan*

³ *Hokkai-Gakuen University, Sapporo, Japan*

ВВЕДЕНИЕ

В течение последних десятилетий был предложен ряд сценариев постплейстоценового развития биоты и сделан ряд попыток моделирования ее изменений при индицируемых и прогнозируемых климатических трендах. Однако выбор ограниченного числа объектов, их зависимость в большинстве случаев от растительного покрова и упрощенное представление о климатически обусловленной зональности вносят значительную ошибку в разработанные сценарии и делают прогнозное моделирование взаимодействия климата и биоты неточным. Как показывают результаты современных биогеографических исследований, существенная доля разнообразия биоты на региональном уровне приходится не на зональные местообитания, подчас занимающие обширные пространства, а на узколокализованные участки, представляющие собой некие геоморфологические, геохимические или локальноклиматические аномалии, такие как выходы известняковых пород, песчаные отложения, ультраосновные

породы, скальные выходы, океаничность и т.п. Биота таких участков, как правило, сильно отличается от фоновой региональной биоты и характеризуется высоким эндемизмом.

Исследования растительного покрова подобных участков принесли огромную пользу в познание флороценогенеза, в реконструкции растительного покрова климатически контрастных эпох (см., например, Тихомиров, 1941; Криштофович, 1946; Сочава, 1946; Васильев, 1958; Колесников, 1961; Величко, 1973, и др.). В ботанико-географической и флористической литературе реликтам традиционно уделяется большое внимание. Однако дальше перечня реликтовых видов с указанием (часто весьма умозрительным) времени их происхождения дело заходит редко. Пожалуй, исключением являются работы Б.А. Юрцева (1974, 1981) и А.П. Хохрякова (1989), сфокусированные на реликтовых комплексах северо-восточной Азии.

Следует констатировать, что до сих пор мы имеем крайне мало информации об адаптациях реликтовых комплексов к условиям среды, в которых вид или виды развивались в течение длительного времени. Вместе с тем комплексы адаптаций, присущие биоте рефугиумов, не позволяющие ей доминировать в настоящее время главным образом из-за сдерживающей роли зональной биоты, при изменении климата могут оказаться актуальными. Комплексы адаптаций биоты не только рефугиумов, но и, как справедливо отмечает Ю.И. Чернов (2004), зональных сообществ в экстремальных арктических условиях до сих пор остаются слабо исследованными, что существенно снижает значение прогнозного моделирования взаимоотношений растительности и климата, основанного на зональной растительности. Широчайшим полем деятельности для современных биогеографов является реконструкция оптимальных условий для развития реликтов и установление генетически родственных предков, их палеоареалов, основных миграционных путей и причин деградации ареалов, привязанных к хронологической шкале.

На фоне общей картины наших знаний о реликтах и рефугиумах, созданной в XX веке, выделяется ряд работ Е. Hultén (1937, 1958, 1972), где по сути была сформулирована теория о равнозначных центрах распространения растений, согласно которой виды эволюционируют по мере распространения из рефугиумных центров. Вопреки широко распространенному мнению о полной непригодности местообитаний зон распространения щитового ледника во время плейстоценового ледникового периода для растений, он первым предположил существование рефугиумов даже в самых экстре-

мальных условиях и обосновал это с фитогеографических позиций, что позже было подтверждено многочисленными палеофлористическими (Murray, 1981, 1995; Ritchie, Cwynar, 1982; Colinvaux, West, 1984; Ritchie, 1987, 1992; Anderson et al., 1989; Andersen, Bors, 1994; Elias et al., 1996; Edwards et al., 2000; Tarasov et al., 2000; Thompson, Anderson, 2000; Goetcheus, Birks, 2001; Bigelow et al., 2003) и филогеографическими (Abbott et al., 1995, 2000; Weider, Hobæk, 1997; Tremblay, Schoen, 1999; Alsos et al., 2001; Bronken et al., 2001; Abbott, Brochmann, 2003 и др.) исследованиями. Е. Hultén существенно развил понятие «Берингия», предложенное П.П. Сушкиным (1925) для обозначения одного из таких важнейших рефугиумов, что в значительной степени стимулировало историко-флористические исследования в контексте плейстоценовых и голоценовых событий по обе стороны Тихого океана. К сожалению, теоретическим разработкам Е. Hultén о рефугиумах не уделено должное внимание в российской литературе; на его работы 1937 и 1958 гг. практически нет ссылок.

Благодаря исследованиям в арктических и субарктических областях, мощным импульсом для которых, безусловно, послужила хультеновская концепция Берингии, проблема перигляциальных и гляциальных рефугиумов и реликтовых комплексов биоты объединила усилия многих географических и биологических дисциплин и привела к формированию мощных научных школ в Скандинавии, России и Северной Америке.

На этом фоне меньшее внимание в русскоязычной литературе уделяется бóльшим по значению рефугиумам южных регионов, флора и растительность которых формировалась в зонах взаимовлияния Циркумбореальной, Восточноазиатской и Ирано-Туранской флористических областей. Несмотря на серии работ с реконструкциями плейстоценовых и голоценовых растительных комплексов и палеоклимата (Верховская, Кундышев, 1993; Короткий и др., 1996; Мельникова, 2003, 2004), анализу реликтовых растительных комплексов в контексте рефугиумов посвящены лишь немногие труды (Урусов, Лауве, 1980; Удра, 1982; Урусов, 1988, 1996; и др.), содержащие противоречивую информацию.

Существенным вкладом в познание реликтовых растительных комплексов стали работы японских исследователей, посвященные растительности выходов известняков и ультраосновных пород (Sato, 1987, 1989, 2001, 2002 a, b, 2003), японской альпийской растительности (Tatewaki, 1967; Sato, 2007), а также растительности внутренних районов средней части острова Хонсю, характеризующейся от-

носителем континентальным климатом (Hoshino, 1998). Заслуживает внимания ряд палеофлористических (Miki, 1938, 1956; Igarashi, 1994, 1996) и филогеографических реконструкций голоценовых миграций *Pinus koraiensis*, *Larix cajanderi*, *Fagus crenata* и других знаковых видов по территории Японского архипелага, демонстрирующих океанизацию климата в голоцене.

Значимыми событиями в формировании биоты северо-восточной Азии в кайнозой были многократные осушения больших пространств морского шельфа, связанные главным образом с глобальными похолоданиями и оледенениями. Поэтому развитие растительного комплекса на данном участке территории в историческом плане следует рассматривать прежде всего в контексте климата, наличия путей и средств транспортировки зачатков растений из крупных центров флористического разнообразия, адаптационных возможностей растений переживать неблагоприятные условия и «рефугиумной емкости» территории (спектр локальных абиотических факторов должен быть достаточно широким, чтобы компенсировать климатически обусловленные дефициты основных ресурсов для успешного произрастания: тепло, влага и элементы минерального питания).

Цели работы – обзор основных этапов развития, обобщение информации о реликтовых комплексах и выяснение факторов, поддерживающих существование рефугиумов влагозависимой и засухо-выносливой растительности в аридных и гумидных районах северо-восточной Азии, а также анализ основных современных и исторических факторов воздействия на растительный покров и выяснение легко измеряемых биоклиматических характеристик, пригодных для индикации его наиболее существенных поясno-зональных перестроек на региональном уровне.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ, ПАЛЕОКЛИМАТЫ И ПАЛЕОРАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Воссозданные во множестве литературных источников палеоклиматические ситуации и картины изменений очертаний береговых линий материков, несмотря на существующие противоречия, позволяют объяснить многие биогеографические проблемы. Несомненно, особое значение здесь имеют сведения о существовании мостов суши, открывающих биоте различных регионов пути к расселению, взаимодействию, выработке новых адаптаций к условиям среды, а также данные об орогенных процессах, позволяющие оценить потенциальное разнообразие местообитаний регионов. И те и другие

процессы сопровождались (либо предварялись) существенными и разноаспектными изменениями климата, что приводило к сменам доминирующей биоты. Растительные остатки в виде микро- и макрофоссилий, в свою очередь, традиционно служат одним из основных, а подчас и единственным средством реконструкции палеосреды (Короткий, 1983).

Олигоцен

Существенные трансформации крупных массивов суши и бурный орогенез привели к значительным климатическим изменениям к концу олигоцена и послужили предвестниками перестроек в растительном покрове, следы которых мы наблюдаем в настоящее время и, возможно, не совсем корректно относим их к чрезвычайно комплексной группе явлений, обозначаемой термином «реликты третичного времени» (Сочава, 1946; Васильев, 1958; Колесников, 1961; Куренцова, 1968).

Суша северо-восточной Азии в целом приобрела современные очертания. Произошла дифференциация Камчатского полуострова, начали подниматься подводные горные хребты, впоследствии сформировавшие Алеутскую и Курильскую островные дуги. Остров Сахалин и Японский архипелаг к концу олигоцена не были отделены от материка, большая часть территории Японии была сушей, частью материка (рис. 1). северо-восточная Азия и Северная Америка были связаны мостом суши.

По скромным палеофлористическим данным разными авторами предложен ряд климатических реконструкций, которые сходятся в признании на территории северной Азии плавного климатического градиента: от холодно-умеренного климата Арктики до теплоумеренного климата на огромной территории вплоть до юго-восточной Азии. Для региона практически нет свидетельств сезонности климата. Обилие эвапоритов в литологическом составе поверхностей подразумевает широкое распространение аридных условий в теплоумеренной зоне Азии, а обилие пыльцы злаков в палиноспектрах свидетельствует о возможном широком распространении саванно-подобной растительности во внутренних областях континента.

Поступательное похолодание в течение олигоцена приводило к экспансии арктотретичной флоры теплоумеренного гумидного склада к югу, где она замещала тропическую флору. На всей территории северного полушария преобладал теплый гумидный климат (Tiffney, 1985), а растительный покров был сложен представителями

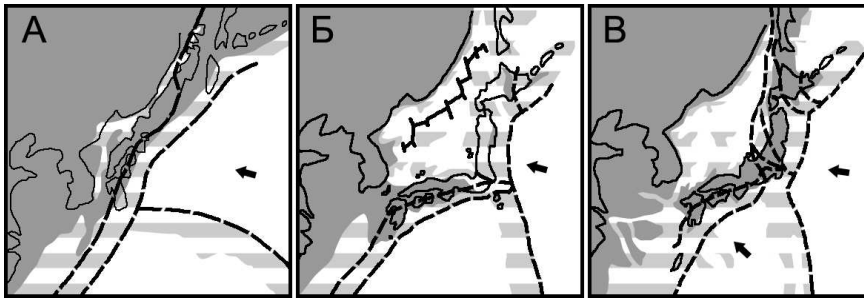


Рис. 1. Возможное положение материковых плит (оконтурено), суши (темно-серая заливка), шельфов (серо-белая заливка) и зон субдукций (прерывистая линия) Восточной Азии 25 млн (А), 14,5 млн (Б) и 18 тыс. (В) лет назад (по: Taira, 1990). Стрелками показано направление движения морской коры

Fig. 1. Probable position of continental plates (contoured by thin line), land (grey), shelf (grey strips) and subduction zones (dashed line) in the East Asia 25 Ma (A), 14,5 Ma (B) and 18 Ky (B) BP (after: Taira, 1990). Arrows show the directions of plate movements

однородной в своем огромном разнообразии арктотретичной, или «бореотропической» (Wolfe, 1975), флоры, покрывавшей большую часть Евразии и Северной Америки и простиравшейся до современной Арктики (Latham, Ricklefs, 1993). Растительность побережья Северного Ледовитого океана, свободного ото льда, развивалась в условиях умеренного климата с неконтрастной сезонностью и, по мнению А.И. Толмачёва и Б.А. Юрцева (1970), представляла аналог современных неморальных лиственных лесов.

Миоцен

Время формирования Японского моря (рис. 1) и дифференциации островов Японского архипелага и Сахалина (Плетнёв, 2004) маркирует серию важнейших для биогеографических реконструкций событий миоцена, к которым также относятся разрыв моста суши между Америкой и Азией 4,8-5,5 млн лет назад, формирование континентальных окраин, по очертаниям близких к современным, формирование системы морских течений и установление муссонного характера циркуляции воздушных масс. В связи с этим, по мнению многих авторов, в этот период климатическая ситуация в основном соответствовала современной, но было немного теплее.

При общей тенденции похолодания в среднем миоцене был отмечен период повышения температур, сопровождавшийся расселением теплолюбивой биоты (Аблаев, 1974, 1978). К этому времени, вероятно, относится сокращение площади аридных районов с засу-

хоустойчивой растительностью и формирование непрерывного широтного градиента лесной растительности, протянувшегося вдоль тихоокеанского побережья от Арктики до Малайского полуострова.

Период среднемиоценового оптимума сменился в конце миоцена значительным похолоданием, с которым связано происхождение широтного градиента растительного покрова в северной Азии. В этот период наметился широтный градиент по богатству флоры: неадаптированные к холоду таксоны в высоких широтах вымерли или сместились в более южные широты, дав возможность развития холодоустойчивым видам бореотропической флоры и новым видам, сформировавшимся в ходе эволюции в холодном климате (Васильев, 1958; Leopold, MacGinitie, 1972; Wolfe, 1975; Tiffney, 1985; Cerling et al., 1997; Xiang, Soltis, 2001).

С похолоданием зональная дифференциация усиливалась, и в позднем миоцене произошло обособление темнохвойных лесов в горах Восточной Сибири и Восточной Азии (Толмачёв, 1954), оформление восточноазиатских широколиственно-хвойных лесов как доминирующего биома (Короткий и др., 1996), а также впервые, по-видимому, в горных условиях, сформировались устойчивые нелесные типы растительности, такие как тундры, кустарниковые и стланиковые сообщества (Белова, 1985). В условиях отсутствия вечной мерзлоты океаническое побережье Арктики все еще было облесено (Толмачёв, Юрцев, 1970); тундры и другие холодоустойчивые типы растительности, вероятно, начали формироваться в высокогорьях в результате выработки растениями различных ценотических групп бореотропической флоры адаптаций к микротермным условиям (Толмачёв, 1962).

Исследования палиноспектров северного побережья Тихого океана на Камчатке (Скиба, 1975), Сахалине (Пьявченко, 1951), в Приморье (Короткий и др., 1996), Японии (Tsukada, 1984) и на западе Северной Америки (Richie, 1984) показывают, что растительные комплексы обоих регионов в течение длительного времени представляли некое целостное образование, предполагающее длительную историю существования в неразрывном единстве. Позднемиоценовое похолодание привело, прежде всего, к выпадению теплолюбивых таксонов, которое происходило синхронно на одних широтах по обе стороны Пацифики (Скиба, 1975). В составе флоры длительное время оставались *Tsuga*, *Taxodium*, *Ilex* и *Metasequoia*, индицирующие гипергумидный океанический климат. Вероятно, уже в конце миоцена приокеанические территории с менее контрастным океани-

ческим климатом, с безморозными зимами и отсутствием дефицита влаги представляли некую «консервирующую» среду для тепло- и влаголюбивых таксонов.

Плиоцен

Одним из ключевых факторов изменения климата на большой территории континентальной Азии стало формирование ледового покрова Северного океана. Хотя реалистичных геофизических моделей климата в условиях свободного ото льда Северного океана до сих пор не существует (Wigley et al., 1980), очевидно, что становление ледового покрова стало сильнейшим фактором, трансформировавшим климат на всей территории северного полушария (Clark, 1982), что нашло отражение в многочисленных опубликованных спорово-пыльцевых спектрах. По данным анализа донных отложений установлено, что до периода 3,5 млн лет назад океан оставался без постоянного ледового покрова (Harris, 2005). Оледенение океана началось в период 3,0-2,8 млн лет назад с формирования центров в районах Юкона-Аляски и Исландии.

Теплые континентальные воздушные массы, взаимодействуя с холодными океаническими, вызывали образование туманов и увеличение периода с зимними осадками. Климатическая ситуация побережья, скорее, характеризовалась не усилением континентальности, а сменой теплого океанического климата умеренного склада более холодным, по основным характеристикам близким к современному бореальному океаническому (Толмачёв, Юрцев, 1970). Листопадные широколиственные и хвойно-широколиственные леса умеренного склада в приокеанических районах трансформировались в листопадные кустарниковые сообщества, характеризующиеся устойчивостью к низким температурам короткого вегетационного периода (Гитерман, 1985).

Континентализация и похолодание во внутренних районах Азии в раннем плиоцене привели к практически полному исчезновению из растительного покрова теплолюбивых видов бореотропической флоры, все еще широко распространены влагозависимые представители родов *Abies*, *Carya*, *Fagus*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga* и др. (Белова, 1985). Существенные перестройки в растительном покрове произошли в позднем плиоцене, с началом первого глобального оледенения в Северном полушарии, начавшегося 2,8 млн лет назад (Shackleton, Opdyke, 1977). Влагозависимая растительность была замещена на холодо- и засухоустойчивую, существенная часть которой

представлена сосновыми и мелколиственным листопадными лесами (Белов и др., 2006). Впервые доминирующее положение в ландшафтах занимает лиственница, входившая в раннем плиоцене в состав гумидных хвойных и лиственных лесов (Томская, 1981).

В притихоокеанских районах темнохвойная тайга, в значительной степени обогащенная теплолюбивыми элементами (*Fagus*, *Juglans*, *Tsuga*, *Ulmus*, *Zelkova*), могла представлять зональное явление на Камчатке (Скиба, 1975), Сахалине и Хоккайдо (Igarashi, 1993), при этом материковая палеофлора демонстрирует большое сходство с островной (Короткий и др., 1996).

Таким образом, к началу плейстоцена на всей территории северной Азии произошла глубокая трансформация бореотропической флоры за счет выпадения теплолюбивых и влагозависимых видов, с одной стороны, и усиления ценотической роли холодостойких, а в континентальных районах – еще и засухоустойчивых представителей – с другой. Современные степевидные сообщества северо-восточной Азии, по-видимому, являются сильно трансформированными дериватами сообществ, занимавших большие пространства в засушливые периоды неогена (Юрцев, 1974). Огромное значение для сохранения гумидных термофильных растительных комплексов имели горные системы и морские побережья. Примерами термофильных реликтов, сохранившихся в горных лесах Южной Сибири, являются *Anemone baicalensis*, *Tilia cordata* и *Waldsteinia ternata* (Белова, 1985). В приокеанических районах Азии нашли убежища *Ilex rugosa* (широко распространен на островах и локально – на западном макросклоне Сихотэ-Алиня), *Rhododendron brachycarpum* (широко распространен на Хоккайдо, Южных Курилах и локально – в Корее и на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня). Подобным типом распространения характеризуются *Primula jesoana*, *Macropodium pterospermum*, *Vaccinium praestans*, *V. ovalifolium* и др.

Плейстоцен

Наиболее существенное значение для понимания состава современной флоры и распространения растительности в северо-восточной Азии имеет период плейстоценового похолодания, сопровождавшийся значительными колебаниями уровня моря и формированием мостов суши, прежде всего, Берингии, а также в разное время связывавших Японский архипелаг с материком через острова Окинава, Рюкю и Тайвань, через острова Сикоку и Кюсю и полуостров Корея и через Хоккайдо и Сахалин (Величко, 1973).

Начало похолодания в плейстоцене было связано с экспансией видов *Larix* и *Picea*, исчезновением из растительного покрова северной Азии сначала термофильных вечнозеленых широколиственных видов, а затем и более холодовыносливых *Abies* и *Alnus* и с формированием растительности субарктического типа в конце раннего плейстоцена (Igarashi, 1994). Пыльцевые спектры и фоссилии среднего и начала позднего плейстоцена указывают на чередование более теплых и более холодных, а также более сухих и более влажных периодов, сопровождавшихся расширением и сужением позиций умеренных и бореальных видов и формированием засухоустойчивых типов растительности (Igarashi, 1993).

Таким образом, дериваты арктических растительных комплексов северной Азии в плейстоцене были дифференцированы на контрастные биоклиматические типы, представлявшие наиболее полные спектры как по градиентам увлажнения (от пустынь до гипергумидных лесов на островах незамерзающей части Тихого океана), так и температур (от тундр и полярных пустынь до вечнозеленых широколиственных лесов юго-восточной Азии).

Ко времени эоплейстоцена многие авторы относят формирование на побережье Северного Ледовитого океана тундр, близких к современным (Муратова, 1973; Боярская, 1980, Гитерман, 1985). А.И. Толмачёв и Б.А. Юрцев (1970) рассматривают этот процесс как чрезвычайно сложный, сочетающий в себе отбор адаптированных к холоду видов из состава плиоценового древесно-кустарникового комплекса, миграции высокогорных видов из континентальных и приокеанических районов северо-восточной Азии, а также транс-океанические миграции между арктическими побережьями Азии и Северной Америки.

Пространственное распределение биоклиматических типов, помимо климатических, контролировалось и географическими факторами, мостами суши, регулирующими миграции. Оледенение и сопровождавшие его морские трансгрессии и регрессии, а также, возможно, активные тектонические процессы (Петров, 1976) приводили к осушению обширных шельфовых пространств и формированию мостов суши.

Наиболее изучены в настоящее время плейстоценовые события северной Пацифики, связанные с образованием Берингийского моста суши (Hopkins, 1967; Elias et al., 1997). Анализ морских осадков позволил получить достоверные данные о крупных трансгрессиях в Берингии 225 тыс. лет назад, периода 175-130 тыс. лет назад,

100 тыс. лет назад, 40-25 тыс. лет назад и последней трансгрессии периода с 14 тыс. лет назад по настоящее время (Петров, 1976). Однако, как отмечает Б.А. Юрцев (1974), вопрос с осушением азиатско-американского перешейка не столь ясен. Более или менее достоверно определено время образования двух последних соединений – 70 и 20 тыс. лет назад. Однако анализ возможных флористических (Юрцев, 1974) и фаунистических (Elias et al., 2006) обменов заставляет авторов предполагать существование многократных появлений моста суши в предшествующие периоды времени.

Плейстоценовые мосты суши между Японским архипелагом и материком также имели существенное значение для формирования современных растительных комплексов. С достаточной степенью достоверности установлено минимум два периода, когда Японское море становилось внутренним (Taiga, 1990). Регрессия, произошедшая около 300 тыс. лет назад (миндел), практически осушила Восточно-Китайское море, обеспечив миграции засухоустойчивых холодноумеренных видов с материка на Японский архипелаг по обширному мосту суши, связавшему материк с островами Хонсю, Сикоку и Кюсю (рис. 2). Тайвань и острова Рюкю в это время также были связаны с материком. Для архипелага Рюкю это было последнее соединение с материком в кайнозое. Регрессия, имевшая место 150 тыс. лет назад (рисс), привела к формированию мостов суши между Тайванем и материком, а также связала юг Японского архипелага с материком через Корею, а север – через Сахалин.

Согласно многочисленным реконструкциям климата сильное понижение температур, сопровождавшееся резким понижением уровня моря, имело место около 80 тыс. лет назад (рис. 3). Резко усиливающееся похолодание привело к выпадению мезотермных широколиственных пород из состава островных палеофлор и сопровождалось сокращением площадей темнохвойной тайги, которая сохранялась только на склонах гор, а также развитием березово-лиственной растительности с элементами тундр и лугов в равнинной части. Лиственница распространилась на освободившиеся от моря участки, сформировав сообщества лугово-тундрово-лесного типа (Igarashi, 1993). Альпийские тундры в ряде районов смыкались с прибрежными тундрами.

В позднем вюрме (25-15 тыс. лет назад) произошло еще более сильное похолодание и иссушение климата, сопровождавшееся деградациями растительного покрова, особенно ярко выраженного на равнинных континентальных территориях. Главным фактором де-

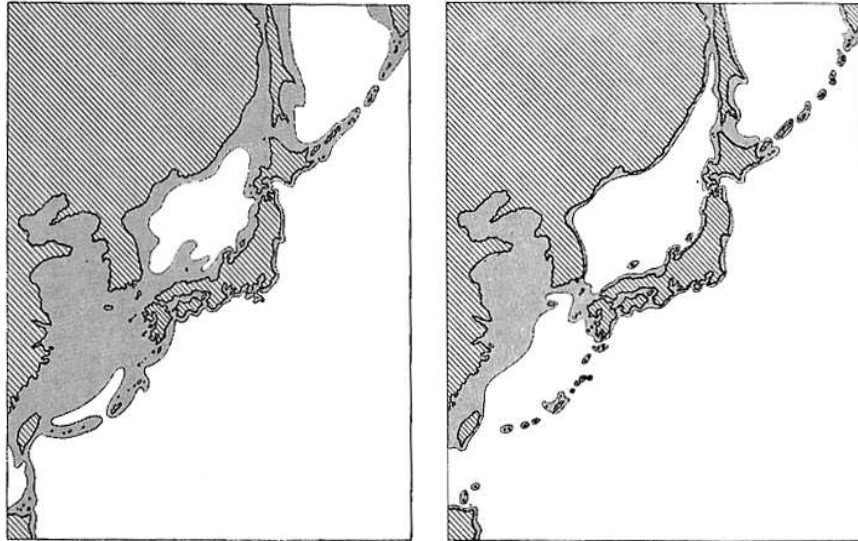


Рис. 2. Положение палео- (темно-серая заливка) и современной суши (косая штриховка) Восточной Азии в минделе (слева) и риссе (справа) (по: Minato, Ijiri, 1976)

Fig. 2. Position of paleo- (grey) and modern (contoured) land in East Asia in Mindel (left) and Riss (right) (after: Minato, Ijiri, 1976)

градации растительности в данный период была, скорее всего, аридизация климата, поскольку уровень температур плейстоценового максимума, приводимый для Дальнего Востока (Короткий и др., 1996), не достигает нижних пределов для большого числа современных лесообразователей, включая ель, лиственницу и мелколиственные породы, и, соответственно, ни зимние, ни летние температуры не могли быть лимитирующим фактором для распространения лесной растительности в плейстоцене. Сахалин, Хоккайдо, Кунашир и острова Малой Курильской гряды были соединены с материком мостом суши (Grichuk, 1984). Согласно реконструкции Y. Igarashi (1993) (рис. 4), лиственничные редколесья занимали освободившиеся в результате морской регрессии прибрежные районы на Сахалине, Хоккайдо и на севере Хонсю. Темнохвойные леса с березой, по-видимому, занимали обширные участки на горных склонах Сихотэ-Алиня, а их фрагменты сохранялись в горных рефугиумах Хоккайдо, Сахалина и Камчатки.

Очевидно, в это время островные флоры были существенно обогащены засухо- и холодоустойчивыми материковыми видами, та-

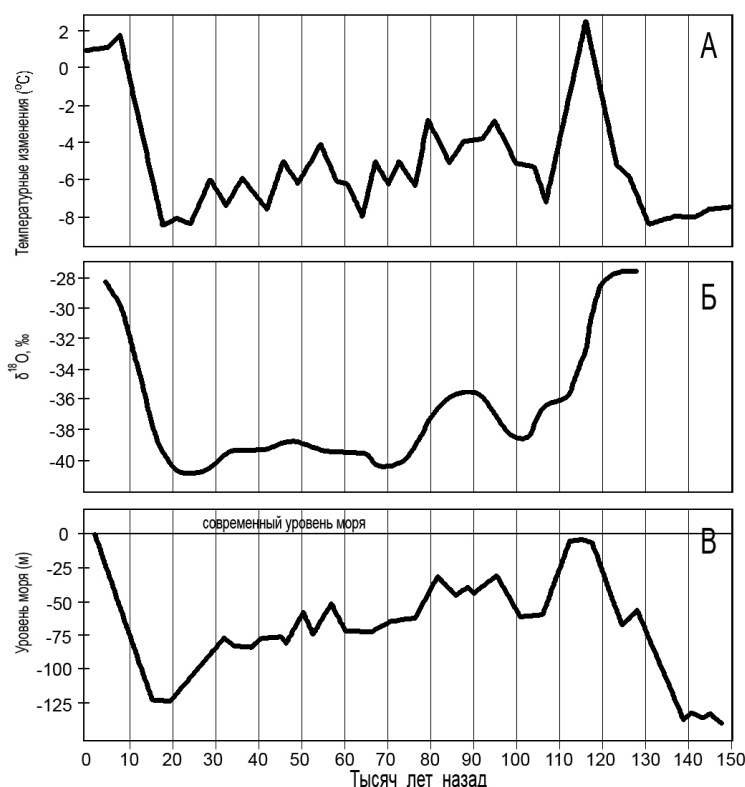


Рис. 3. Изменения температурного режима (А) (по: Barnola et al., 1987), содержания в ледовых толщах изотопа ^{18}O (Б) (по: Shackleton, 1988) и уровня моря (В) (по: Dansgaard et al., 1984) за последние 150 тыс. лет

Fig. 3. Changes in temperature regime (A) (after: Barnola et al., 1987), concentration of ^{18}O in the ice (Б) (after: Shackleton, 1988) and sea level (B) (after: Dansgaard et al., 1984) for the last 150 Ky

кими как *Carex lanceolata* и *Doellingeria scabra*. Судя по пыльцевым спектрам, усилились позиции *Pinus pumila* и представителей *Ericaceae*. Термофильные виды большей частью выпали из состава флор, однако следы пыльцы *Quercus* и *Ulmus* свидетельствуют о сохранении части неморальной флоры в горных рефугиумах. Острова Сикокку, Кюсю, а также северная часть островов Окинавы представляли в этот период важнейший рефугиум теплоумеренной вечнозеленой широколиственной лесной растительности, практически не затронутой аридизацией и сохранившей элементы арктиотретичной растительности (рис. 5).

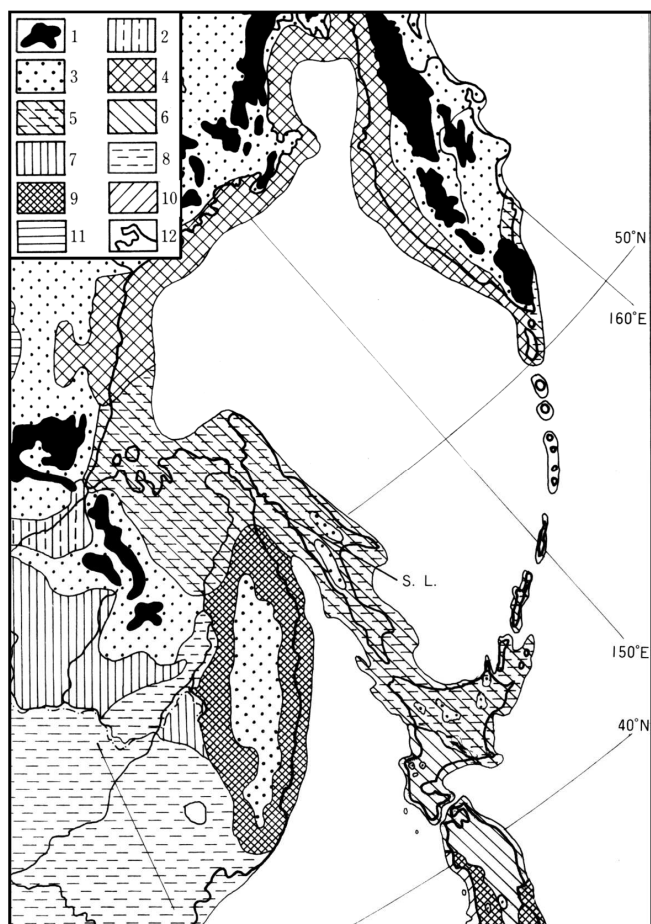


Рис. 4. Растительность северо-восточной Азии в период максимального похолодания в позднем плейстоцене (поздний вюрм, 18 тыс. лет назад) (по: Igarashi, 1993). 1 – покровное оледенение; 2 – комплекс тундр, степей и лиственных редколесий; 3 – субарктические пустыни, тундры, альпийские луга и нивальная растительность; 4 – тундры с участками редколесий лиственницы и березы; 5 – лугово-тундровый комплекс с участками лиственных редколесий; 6 – еловые и лиственные леса субарктического типа; 7 – горные лиственничники; 8 – луговые степи; 9 – горные темнохвойные и березовые леса; 10 – листопадные широколиственные леса; 11 – лесостепь у границы ледника; 12 – современная береговая линия

Fig. 4. Vegetation of Northeast Asia in Pleistocene maximum (18 Ky BP) (after: Igarashi, 1993). 1 – glacier; 2 – vegetation complex of tundra, steppe and forests; 3 – subarctic desert, tundra, and alpine meadows and snowbed vegetation; 4 – open larch-birch forests with tundra elements; 5 – open larch-pine forests with grasslands; 6 – subarctic larch and spruce forests; 7 – larch forests in montane area; 8 – arid grassland; 9 – dark coniferous and birch forests in mountains; 10 – deciduous broadleaved forests; 11 – forest-steppe in periglacial area; 12 – modern coastal line

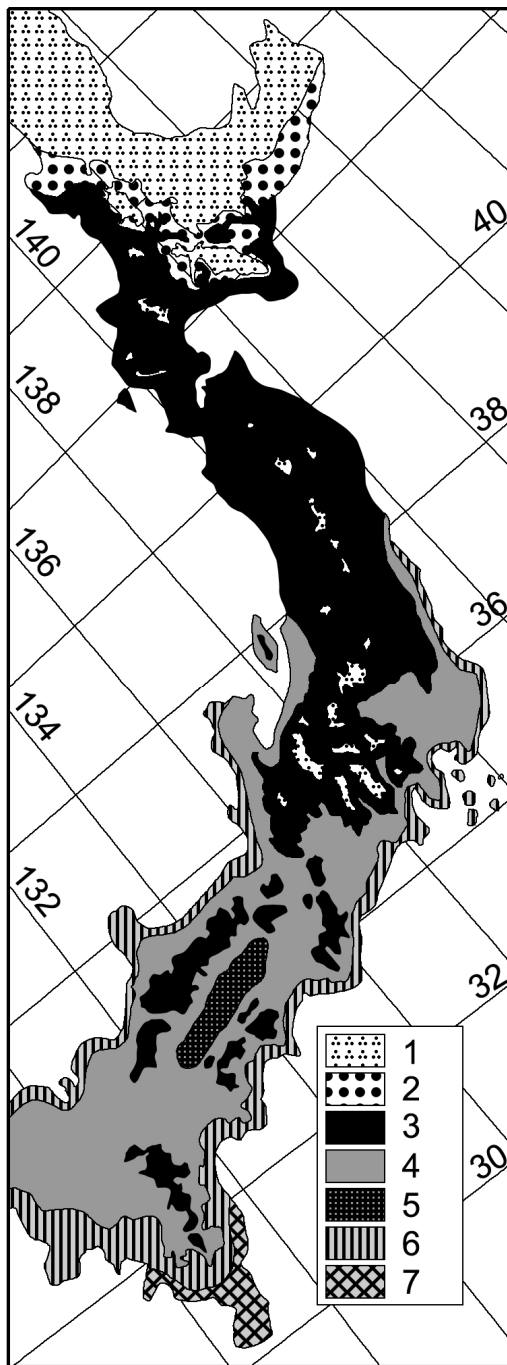


Рис. 5. Растительность Японского архипелага в период максимального похолодания в позднем плейстоцене (поздний вюрм, 20 тыс. лет назад) (по: Tsukada, 1984). 1 – лугово-тундровая растительность с фрагментами лиственничников и белоберезняков в рефугиумах и элементами оледенения в горных массивах; 2 – лиственничные редколесья с фрагментами тундр и сухих лугов; 3 – темнохвойные пихтово-еловые леса boreального типа; 4 – умеренные хвойные леса (*Tsuga sieboldii*, *Thuja standishii*, *Pseudotsuga*, *Cryptomeria japonica*, *Pinus koraiensis*); 5 – умеренные сосновые леса (*Pinus densiflora*) района с континентальным климатом; 6 – умеренные смешанные хвойно-широколиственные листопадные леса неморального типа с *Quercus*, *Fagus*, *Abies*, *Pinus*; 7 – теплоумеренные вечнозеленые широколиственные леса

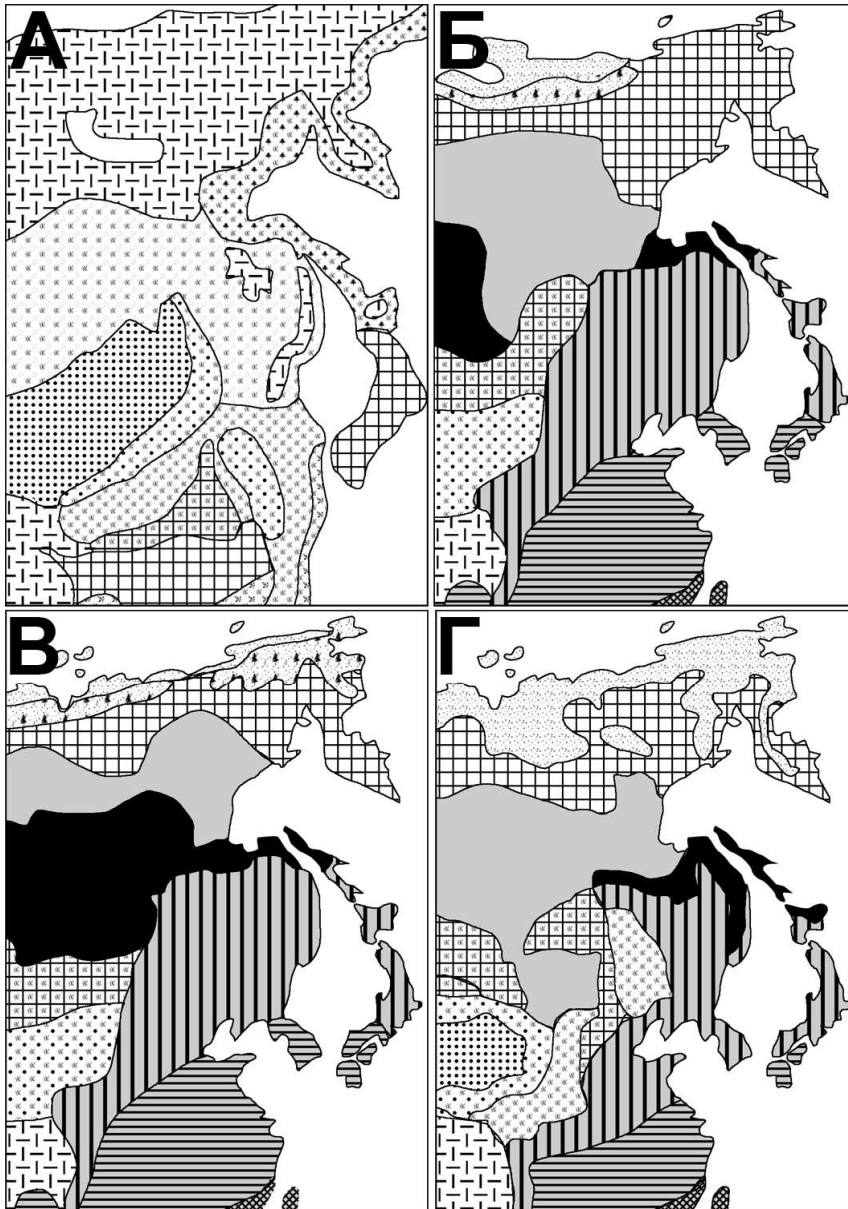
Fig. 5. Vegetation of Japanese archipelago during the Pleistocene maximum (20 Ky BP) (after: Tsukada, 1984). 1 – meadow-tundra vegetation with mountain glaciers; 2 – park tundra; 3 – boreal conifer forests; 4 – temperate conifer forests (*Tsuga sieboldii*, *Thuja standishii*, *Pseudotsuga*, *Cryptomeria japonica*, *Pinus koraiensis*); 5 – temperate pine forests (*Pinus densiflora*); 6 – temperate mixed coniferous and deciduous broadleaved forests with *Quercus*, *Fagus*, *Abies*, *Pinus*; 7 – warm-temperate evergreen broadleaved forests

Более развернуто палеосреду позднего плейстоцена на восточной окраине Азии рассматривает А.А. Назаренко (1982, 1990). Анализируя современные фауны дендрофильных птиц, привлекая обширные опубликованные палеоботанические данные, он приходит к выводу, что климатические ситуации до и после плейстоценового максимума способствовали развитию в прибрежных районах востока Азии лесных экосистем, поддерживающих миграции различных дендрофильных орнитофаунистических групп: птиц умеренных и горнотропических лесов до максимума и птиц светлых широколиственных лесов после максимума. В период 12-16 тыс. лет назад условий для миграций дендрофильных птиц на данной территории не было, что в целом подтверждает мнения разных авторов об отсутствии сомкнутого лесного покрова в прибрежных районах в период плейстоценового максимума.

Голоцен

Дальнейшее изменение климата характеризовалось общей тенденцией потепления, мезофитизации, сопровождалось повышением уровня моря и восстановлением мезотермной мезофитной растительности, многие значимые доминанты которой пережили плейстоценовую аридизацию в рефугиумах. Существующие схемы реконструкций распространения биомов в разные временные отрезки голоцена (Olson et al., 1983; Ager, 2003; Vigelow et al., 2003) указывают на глубочайшую трансформацию растительного покрова в эпоху плейстоценового максимума (рис. 6). Неблагоприятные термические условия в сочетании с аридизацией климата сделали невозможным существование близких к современным типов растительности. Голоценовое потепление и мезофитизация привели, опять же, к трансформации плейстоценового растительного покрова и формированию качественно новых лесных и редколесных биомов на территории северной Азии. В формировании новых биомов на данной территории принимали участие представители биоты, сложившейся в позднем плейстоцене, термофильные мезофиты, сохранившиеся в рефугиумах, восточноазиатские, южносибирские и центральноазиатские мигранты, адаптированные к условиям вечной мерзлоты и холодным зимам.

В притихоокеанских районах из-за более благоприятного климата и обилия плейстоценовых рефугиумов формирование растительного покрова шло значительно быстрее, при этом на островах он сохранял черты реликтовой доплейстоценовой растительности. Па-



- | | | | | | | | | | |
|----|--|----|--|----|--|----|--|---|--|
| 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | |
| 6 | | 7 | | 8 | | 9 | | | |
| 10 | | 11 | | 12 | | 13 | | | |
| 14 | | 15 | | 16 | | 17 | | | |

Рис. 6. ^{14}C реконструкция биомов северной Азии по микро- и макрофоссилиям позднего плейстоцена и голоцена: ^{14}C 18 тыс. лет назад (А), ^{14}C 8 тыс. лет назад (Б), ^{14}C 5 тыс. лет назад (В) и палинологическая реконструкция современной растительности (Г) (по: Adams, Faure, 1997, с дополнениями по: Olson et al., 1983; Bigelow et al., 2003). Биомы: 1 – сомкнутые тундровые сообщества; 2 – лесотундра (сомкнутые кустарниковые сообщества с фрагментами тундры и рединами лиственницы); 3 – редколесья из темнохвойных (*Picea obovata*), светлохвойных (*Larix cajanderi*, *L. gmelinii*) и / или лиственных деревьев (*Betula ermanii*, *B. platyphylla*); 4 – средняя тайга (слабо сомкнутые сообщества *Larix cajanderi*, *L. gmelinii* и *Betula platyphylla*); 5 – сплошное оледенение горного типа; 6 – темнохвойная тайга преимущественно из представителей *Picea* и *Abies*; 7 – холодно-умеренные (неморальные) смешанные хвойно-широколиственные леса; 8 – плейстоценовые тундры континентальных районов с элементами остепнения; 9 – лесостепь (степная растительность с кустарниками и лесными сообществами в рефугиумах); 10 – полупустыни умеренных областей (слабо сомкнутая травяная и / или кустарниковая растительность); 11 – пустыни умеренных областей; 12 – полярные и альпийские пустыни и полупустыни с низкорослыми растениями часто подушковидной формы; 13 – теплоумеренные и субтропические вечнозеленые леса; 14 – плейстоценовые тундростепи, вероятно включающие рефугиумы с кустарниковой растительностью; 15 – плейстоценовые умеренные степи с кустарниками, включающие рефугиумы древесной растительности; 16 – плейстоценовые широколиственные редколесья районов с умеренным полуаридным климатом; 17 – тропические вечнозеленые леса

Fig. 6. ^{14}C reconstruction of the biomes of Northeast Asia of the late Pleistocene and the Holocene: ^{14}C 18 Ky BP (A), ^{14}C 8 Ky BP (B), ^{14}C 5 Ky BP (B) and the modern vegetation reconstructed from pollen analysis (Г) (after: Adams, Faure, 1997, with additions from: Olson et al., 1983; Bigelow et al., 2003). Biomes: 1 – tundra; 2 – forest-tundra (closed shrub communities with fragments of tundras and open larch woodlands); 3 – open woodlands of dark coniferous (*Picea obovata*), deciduous coniferous (*Larix cajanderi*, *L. gmelinii*) and / or broadleaved (*Betula ermanii*, *B. platyphylla*); 4 – middle taiga (open forests of *Larix cajanderi*, *L. gmelinii* and *Betula platyphylla*); 5 – mountain glaciers; 6 – dark-coniferous forests of *Picea* and *Abies*; 7 – cold-temperate (nemoral) mixed coniferous-broadleaved forests; 8 – Pleistocene tundras of continental regions with fragments of steppe; 9 – forest-steppe (steppe vegetation with scrub and fragments of forests in refugia); 10 – temperate semideserts (open herb and shrub vegetation); 11 – temperate deserts; 12 – polar and alpine deserts and semideserts with dwarf of cushion plants; 13 – warm temperate and subtropical evergreen forests; 14 – Pleistocene tundra-steppe with refugia of shrub vegetation; 15 – Pleistocene temperate steppes with shrubs including refugia of forests; 16 – Pleistocene arid temperate broadleaved woodlands; 17 – tropical evergreen forests

леоботанические исследования на Сахалине и Хоккайдо показывают, что 7 тыс. лет назад из состава флоры Хоккайдо выпала *Larix cajanderi*, а в период 7-5,2 тыс. лет назад темнохвойные леса уступили место дубнякам из *Quercus crispula* (Igarashi, 1996). По сравнению с Хоккайдо постплейстоценовые изменения растительности на юге Сахалина носили не столь однонаправленный характер, а представляли собой поочередное усиление позиций засухо- и холодоустойчивых лиственничников, влагозависимых и холодоустойчивых ельников и теплолюбивых дубняков (Микишин, Гвоздева, 1996). В Японии наблюдались смены умеренной хвойной растительности листопадной, значительно к северу из рефугиумов юга архипелага продвинулись теплоумеренные вечнозеленые леса (Tsukada, 1983).

Флуктуации климата на Сахалине по данным спорово-пыльцевых анализов имели значительно более широкий диапазон, чем, например, на Камчатке (Хотинский, 1977). Теплые периоды способствовали миграциям с Хоккайдо: уже в первое значительное голоценовое потепление климата 10-12 тыс. лет назад на Сахалине в палиноспектрах впервые появляется *Abies sachalinensis*. В конце бореала (около 8100 лет назад) в палиноспектрах хорошо представлена пыльца *Osmundastrum asiaticum*. В атлантике (7800-5100 лет назад) и в суббореале (5100-2200 лет назад) на Сахалине присутствовали виды неморальной восточноазиатской флоры, впоследствии выпавшие из флоры острова: *Carpinus cordata*, *Pinus koraiensis*, *Pinus* секции *Diploxylon* и др. (Микишин, Гвоздева, 1996).

Те же закономерности в атлантике и суббореале наблюдались и в материковой притихоокеанской части Азии. Северные границы ареалов *Carpinus cordata*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Quercus mongolica* А.М. Коротким (2002) были индцированы по пыльцевым спектрам значительно севернее их современного положения. А.М. Короткий с соавторами. (1996) приводят доказательства значительного изменения положения горных растительных поясов в атлантике.

Последние данные по радиоуглеродным датировкам голоценовых отложений Камчатки (Dirksen, Dirksen, 2008) показали, что уже в начале голоцена климат полуострова формировался под сильным влиянием влажных воздушных масс, что уже 8 тыс. лет назад привело к расширению каменноберезовых лесов, достигших максимума к 5-4,5 тыс. лет назад. С формированием мощного сибирского антициклона, примерно с 6 по 4,5-3,5 тыс. лет назад, авторами отмечается возрастание континентальности климата. После этого на Камчатке устанавливается холодный и влажный климат, способствовавший вторичному расширению ареала каменноберезняков. Последующий период континентализации климата привел к дифференциации локальных климатических условий, в том числе к континентализации климата в центральной Камчатской депрессии. Благодаря увеличению летних температур 3,5-2 тыс. лет назад зарегистрировано первое широкое расселение ели и лиственницы в центральной Камчатке, достигшее максимума ~ 900 лет назад.

СОВРЕМЕННЫЕ БИОКЛИМАТЫ И ЗОНАЛЬНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Современное распространение основных биоклиматических параметров на территории северо-восточной Азии исключительно

неравномерно, что обусловлено сложнейшими взаимодействиями контролирующими климат факторов, таких как мощные барические центры, конфигурация океанических течений и обширные горные системы. Установление корреляций между распространением растительных комплексов и климатическими характеристиками – отнюдь не тривиальная задача. Широкие экологические амплитуды растительных комплексов и видов растений позволяют им выживать в неблагоприятных климатических условиях, используя компенсирующие свойства самого широкого спектра топографических факторов и свойства аazonальных местообитаний. Поэтому, как правило, такие расхождение характеристики климата, как среднегодовые температуры, годовое количество осадков и многие другие, не позволяют однозначно говорить о климатическом благоприятствовании или о климатических пределах.

Формализация характеристик растительного покрова для целей моделирования взаимодействий биоты и климата осуществлена, исходя из представлений о растительном покрове как об исторически сложившемся и распределенном в пространстве в соответствии с эколого-климатическими характеристиками феномене (Krestov, Nakamura, 2007; Nakamura et al., 2007). Данный подход позволяет избежать существующих штампов, базирующихся на традиционных схемах районирования и зонирования и представляющих ряд не вписывающихся в общие схемы фитогеографических закономерностей на границе океан–континент как исключение из правил. Из 22 биоклиматических индексов, предложенных S. Rivas-Martínez et al. (1999), путем тестирования были отобраны 5 наиболее скоррелированных с распространением растительных синтаксонов. Более того, эти тепловой и холодной индексы оказались менее надежными, чем термические индексы Т. Кира (1977). Распределение биоклиматических индексов по территории северной Азии отражено на рис. 7.

Анализ моделей взаимоотношений основных индексов с единицами растительности показывает принципиальную возможность индикации климатов с помощью зональных ассоциаций растительности (табл.).

Распространение теплового индекса Кира (WK) скоррелировано с широтой и высотой над уровнем моря во внутренних областях континента. Приближение к Пацифике делает также значимой корреляцию с долготой. WK уменьшается от 100 °С (вечнозеленые широколиственные леса *Cammelieta japonicae*) в южной части Японского архипелага и юго-восточном Китае и 75 °С (зона листопадных

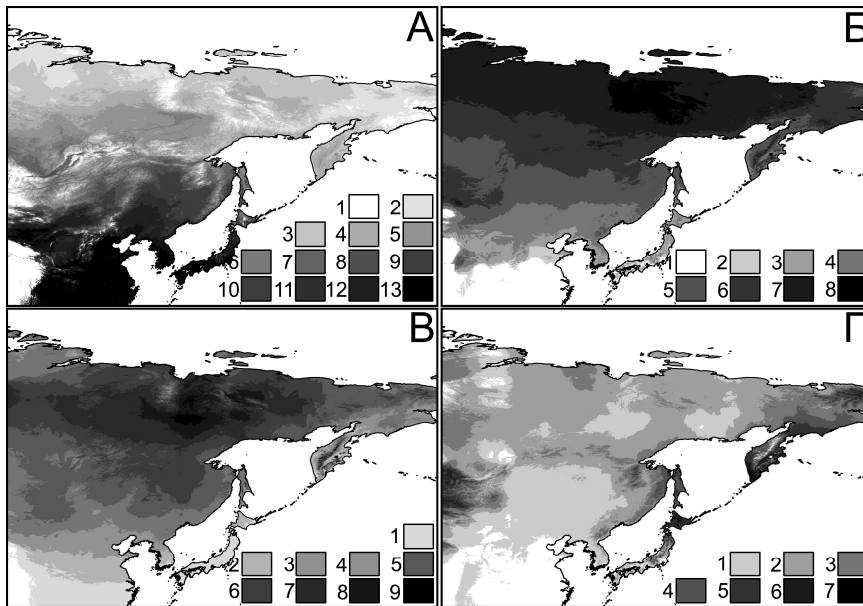


Рис. 7. Распространение биоклиматических индексов в северной Азии. А – тепловой индекс Кира (Kira, 1977): 1: 0-10; 2: 10-15; 3: 15-20; 4: 20-25; 5: 25-30; 6: 30-35; 7: 35-40; 8: 40-45; 9: 45-55; 10: 55-65; 11: 65-85; 12: 85-100; 13: >100. Б – холодовой индекс Кира (Kira, 1977): 1: > -10; 2: -10 – -20; 3: -20 – -50; 4: -50 – -100; 5: -100 – -150; 6: -150 – -200; 7: -200 – -250; 8: < -250. В – индекс континентальности (Rivas-Martínez et al., 1999): 1: < 25; 2: 25-30; 3: 30-35; 4: 35-40; 5: 40-45; 6: 45-50; 7: 50-55; 8: 55-60; 9: > 60. Г – сумма осадков в месяцы со среднемесячной температурой ниже 0 °С: 1: < 20; 2: 20-70; 3: 70-120; 4: 120-170; 5: 170-300; 6: 300-400; 7: > 400

Fig. 2. Distribution of selected bioclimatic indices in Kamchatka and Northeast Asia. А – Kira's warmth index (Kira, 1977): 1: 0-10; 2: 10-15; 3: 15-20; 4: 20-25; 5: 25-30; 6: 30-35; 7: 35-40; 8: 40-45; 9: 45-55; 10: 55-65; 11: 65-85; 12: 85-100; 13: >100. Б – Kira's coldness index (Kira, 1977): 1: > -10; 2: -10 – -20; 3: -20 – -50; 4: -50 – -100; 5: -100 – -150; 6: -150 – -200; 7: -200 – -250; 8: < -250. В – continentality index (Rivas-Martínez et al., 1999): 1: < 25; 2: 25-30; 3: 30-35; 4: 35-40; 5: 40-45; 6: 45-50; 7: 50-55; 8: 55-60; 9: < 25. Г – precipitation in months with mean temperature below 0 °C: 1: < 20; 2: 20-70; 3: 70-120; 4: 120-170; 5: 170-300; 6: 300-400; 7: > 400

широколиственных лесов *Saso-Fagetalia*, *Aceri-Quercetalia*) до значений меньше 15 °С в Арктике и Субарктике. Среди бореальных единиц растительности порядки класса *Betulo-Ranunculetea*, формирующиеся в условиях океанического климата с прохладным вегетационным сезоном, характеризуются наименьшими значениями WK.

Распределение холодового индекса Кира (СК) на территории Азии имеет концентрический характер с минимальными значениями во внутренних районах 60-х широт, включая северный полюс холода – Оймякон. От Оймякона значения СК резко возрастают к Тихооке-

Таблица – Table

Зональные ассоциации / типы сообществ (Krestov, Nakamura, 2002; Krestov et al., 2006, 2008), характеризующие биоклиматические регионы и высотные пояса северо-восточной Азии (по: Krestov, Nakamura, 2007)

Zonal associations / community types characteristic to bioclimatic regions and vertical belts of Northeast Asia

Макробиоклимат / высотный термотип		Сектор континентальности				
		Ультраконтинентальный	Континентальный	Приморский	Субокеанический	Океанический
Полярный	Супраполярный	--	--	<i>Cryptogam comm.</i>	<i>Carex comm.</i>	<i>Cassiope comm.</i>
	Мезополярный	--	<i>Betula exilis comm.</i>	<i>Eriophorum vaginatum comm.</i>	<i>Vaccinio-Empetretum nigrae</i>	<i>Vaccinio-Empetretum nigrae</i>
	Термополярный	<i>Flavocetrario-Betuletum divaricatae</i>	<i>Salici krylovii-Laricetum gmelinii</i>	<i>Ledo-Pinetum pumilae</i>	<i>Dryopterido-Alnetum fruticosae</i>	<i>Artemisio-Arnicaetum unalascensis</i>
Северный бореальный	Криоробореальный	<i>Kobresia spp. comm.</i>	<i>Dryas comm.</i>	<i>Dryas comm.</i>	<i>Carex comm.</i>	<i>Cassiope comm.</i>
	Оробо-реальный	<i>Flavocetrario-Betuletum divaricatae</i>	<i>Ledo-Pinetum pumilae</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	<i>Dryopterido-Alnetum fruticosae</i>	<i>Dryopterido-Alnetum fruticosae</i>
	Супра-реальный	<i>Flavocetrario-Betuletum divaricatae</i>	<i>Flavocetrario-Betuletum divaricatae</i>	<i>Salici krylovii-Laricetum gmelinii</i>	<i>Salici arcticae-Betuletum ermanii</i>	<i>Dryopterido-Alnetum fruticosae</i>
	Мезобореальный	<i>Ledo-Laricetum cajanderi</i>	<i>Ledo-Laricetum cajanderi</i>	<i>Saussureo-Laricetum gmelinii</i>	<i>Geranio erianthi-Betuletum ermanii</i>	<i>Dryopterido-Alnetum fruticosae</i>
	Термобореальный	<i>Lathyro-Laricetum cajanderi</i>	<i>Ledo-Laricetum cajanderi</i>	<i>Monoco-Piceetum jezoensis</i>	<i>Artemisio opulenta-Betuletum ermanii</i>	<i>Glycerio-Alnetum fruticosae</i>
Южный бореальный	Криоробореальный	<i>Kobresia spp. comm.</i>	<i>Dryas comm.</i>	<i>Dryas comm.</i>	<i>comm. of Loiseleurio-Vaccineta</i>	--
	Оробо-реальный	<i>Betula rotundifolia comm.</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	--
	Супра-реальный	<i>Larici-Pinetum pumilae</i>	<i>Larici-Pinetum pumilae</i>	<i>Sanguisorbo-Laricetum gmelinii</i>	<i>Weigelo-Betuletum ermanii</i>	--

Продолжение табл.

Макробиоклимат / высотный термотип		Секторы континентальности				
		Ультраконтинен- тальный	Континентальный	Приморский	Субокеанический	Океанический
Южный боре- альный	Мезоборе- альный	<i>Ledo-Laricetum ca- janderi</i>	<i>Ledo-Laricetum ca- janderi</i>	<i>Philadelpho-Piceetum jezoensis</i>	<i>Asaro-Abietetum sachalinensis</i>	–
	Термобо- реальный	<i>Lathyro-Laricetum cajanderi</i>	<i>Vaccinio-Piceetum jezoensis</i>	<i>Oplopanaco-Piceetum jezoensis</i>	<i>Piceo-Abietetum sachalinensis</i>	–
Северный умеренный	Криороуме- ренный	<i>Kobresia spp. comm.</i>	<i>Dryas comm.</i>	<i>Dryas comm.</i>	<i>Salici-Oxytropidetum yesoensis</i>	–
	Ороуме- ренный	Нет данных	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	–
	Супрауме- ренный	Нет данных	<i>Larici-Pinetum pumi- lae</i>	<i>Philadelpho-Piceetum jezoensis</i>	<i>Piceo jezoensis-Abie- tetum sachalinensis</i>	–
	Мезоуме- ренный	<i>Geranio-Betuletum davuricae</i>	<i>Licopi-Quercetum mongolicae</i>	<i>Ribesi-Pinetum koraensis</i>	<i>Dryopterido-Abietetum sachalinensis</i>	–
	Термоуме- ренный	<i>Leibnitzio-Filifolietum sibirici</i>	<i>Sophoro-Quercetum mongolicae</i>	<i>Polysticho-Pinetum koraensis</i>	<i>Abieti sach.-Querce- tum grosesserratae</i>	–
Средний умеренный	Криороуме- ренный	<i>Kobresia spp. comm.</i>	<i>Dryas comm.</i>	<i>Dryas comm.</i>	<i>Leontopodietum fauriei</i>	–
	Ороуме- ренный	Нет данных	Нет данных	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	–
	Супрауме- ренный	<i>Caragano-Cleistoge- netum squarrosae</i>	<i>Picea wilsonii & Pinus tabulaeformis comm.</i>	<i>Thujo-Abietetum nephrolepidis</i>	<i>Abietetum mariesii</i>	–
	Мезоуме- ренный	<i>Caragano-Cleistoge- netum squarrosae</i>	<i>Meehani-Quercetum mongolicae</i>	<i>Dryopterido-Quer- cetum mongolicae</i>	<i>Saso-Fagetum crena- tae</i>	–
	Термоуме- ренный	<i>Stipo-Convolvuletum ammanii</i>	Нет данных	<i>Lindero-Quercetum mongolicae</i>	<i>Aucubo-Fagetum crenatae</i>	–

О к о н ч а н и е т а б л .

Макробиоклимат / высотный термотип		Секторы континентальности				
		Ультраконтинентальный	Континентальный	Приморский	Субокеанический	Океанический
Южный умеренный	Криороумеренный	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Kobresio-Oxytropidetum japonicae</i>	<i>Kobresio-Oxytropidetum japonicae</i>
	Ороумеренный	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>
	Супраумеренный	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Abietetum mariesii</i>	<i>Abietetum veitchio-mariesii</i>
	Мезоумеренный	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Maiantho-Tsugetum diversifoliae</i>	<i>Maiantho-Tsugetum diversifoliae</i>
	Термоумеренный	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Нет данных</i>	<i>Aucubo-Fagetum crenatae</i>	<i>Sapio japonici-Fagetum crenatae</i>

Примечание. Прочерк (–) означает отсутствие данной секторно-зональной комбинации в северо-восточной Азии.

анскому побережью и постепенно увеличиваются к западу, варьируя от -25 до -250 °С. Характер распределения индекса не позволяет утверждать, что зимние холода являются существенным лимитирующим фактором распространения основных доминантов растительности, однако его тесная корреляция с распространением вечной мерзлоты позволяет определить ряд важных пределов для представителей неморальной флоры в бореальных экосистемах. Наиболее толерантны к экстремально холодным условиям зимнего времени бореальные порядки *Lathyro-Laricetalia* и *Ledo-Laricetalia*, представленные листопадными лиственничными лесами и редколесьями. Значения СК находятся в прямо пропорциональных отношениях с числом неморальных видов в бореальных сообществах.

Большую сопряженность с изменениями растительности вдоль градиента материк–океан демонстрирует индекс континентальности (СІ). Его максимальное значение – 65 °С – наблюдается в Оймяконе, по всем радиальным направлениям оно уменьшается, достигая минимума на тихоокеанских островах. Изменение растительности вдоль градиента континентальности выражается сменой ее зональных единиц в направлении от внутренних регионов к океану в пределах зон. В умеренной зоне минимальным значениям СІ соответствует порядок *Saso-Fagetalia*, с увеличением индекса его последовательно сменяют порядки классов *Quercetea mongolicae* и *Quercu-Betuletea*. В наиболее континентальных районах зональное положение занимают степи из *Cleistogenetea squarrosae*. В бореальной зоне с наименьшими показателями СІ сопряжен порядок *Betuletalia ernalii*, а с наивысшими – порядки бореальных листопадных сообществ *Lathyro-Laricetalia* и *Ledo-Laricetalia*. Растительность Арктики и Субарктики не показывает значительного изменения вдоль градиента континентальности, который в данном случае однонаправлен с тепловым градиентом благодаря смягчающему влиянию Северного Ледовитого океана.

Одним из наиболее значимых факторов распределения растительного покрова является увлажнение. Анализ существующих индексов влагообеспеченности позволил установить наиболее тесные корреляции растительного покрова с омбро-эвапотранспирационным индексом (IOE) Rivas-Martínez et al. (1999), поскольку он имеет критическое значение для лесной растительности, равное 1,0. Значения от 0,8 до 1,0 демонстрируют возможные периоды дефицита влаги, которые все еще могут быть пережиты лесными экосистемами за счет компенсационных эффектов (склоновый сток, водонепроницае-

мый горизонт и т.п.), значения $IOE < 0,8$ исключают развитие лесной растительности везде, кроме регионов с вечной мерзлотой. Неморальный порядок *Quercu-Betuletalia*, бореальные *Lathyro-Laricetalia* и *Ledo-Laricetalia*, а также частично субарктический порядок *Larici-Betuletalia divaricatae* формируются в критических условиях дефицита влаги, главным компенсатором которого в бореальной и субарктической зонах является вечная мерзлота.

Объяснение формирования ряда растительных формаций возможно исключительно благодаря анализу снежных осадков, которые определяют облик растительности в континентальных секторах умеренной и в субокеаническом и океаническом секторах бореальной зон. В первом случае отсутствие или малое количество снега приводит к жесточайшему дефициту влаги в важнейший для ростовых процессов весенний период. В условиях Камчатки, Курильских и Алеутских островов и Хоккайдо мощный снеговой покров задерживается далеко за время установления вегетационных температур, что приводит к сокращению вегетационного периода на 1-3 недели. Вдоль градиента снежных осадков при широком варьировании прочих условий располагаются сообщества *Betula ermanii*, *Duschekia fruticosa*, крупнотравья (*Filipendilion*) и специфические приокеанические тундры (Крестов, 2004).

ЗОНАЛЬНОСТЬ И СОВРЕМЕННЫЕ РЕФУГИУМЫ

По отношению к зонально-секторной структуре растительного покрова (рис. 8) восточноазиатские рефугиумы возможно подразделить на: 1) климатические: реликтовый биотический комплекс поддерживается главным образом факторами, сопряженными с климатом, такими как снеговой покров, океаничность; 2) геоморфологические: условия для существования реликтового комплекса создаются за счет топографических особенностей местности, изменяющих региональный климат, например, осаджение осадков горными хребтами, инверсии температур, дренаж и застой холодного воздуха, сильная инсоляция; 3) эдафические: условия существования реликтового комплекса создаются за счет особых свойств эдафотопы, таких как особые химические свойства (щелочные субстраты), сильный дренаж, песчаные субстраты, мерзлотные явления в почвах.

Это разделение носит условный характер, поскольку роль и эдафических, и геоморфологических факторов в поддержании реликтовых флористических комплексов велика в любых климатических ситуациях. Однако масштабы рефугиумов разнятся в зависимос-

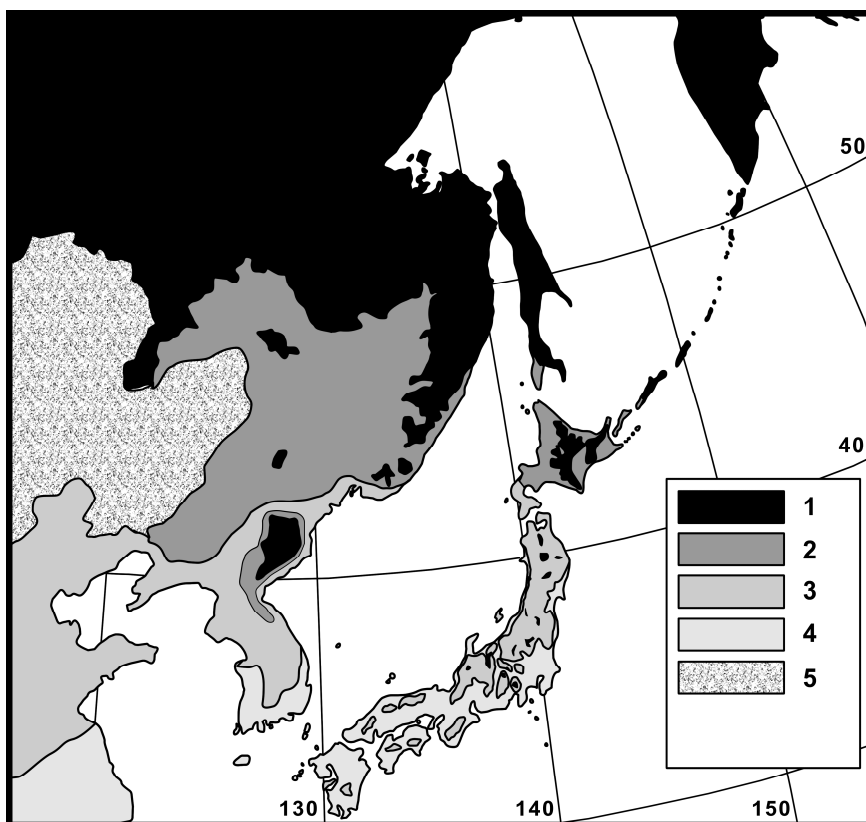


Рис. 8. Схема размещения основных растительных зон на территории Восточной Азии (по: Nakamura, Krestov, 2005). 1 – бореальная и оробореальная зоны; 2 – холодноумеренная зона; 3 – прохладноумеренная зона; 4 – теплоумеренная зона; 5 – умеренные степи и пустыни в континентальном секторе холодно- и прохладноумеренной зон

Fig. 8. Sketch of the main vegetation zones in temperate Eastern Asia (after: Nakamura, Krestov, 2005). 1 – boreal and oroboreal zones; 2 – cold temperate zone and mountain belt; 3 – cool temperate zone and mountain belt; 4 – warm temperate zone and mountain belt; 5 – temperate steppe and deserts in continental sector and cool temperate zone

ти от того, какие факторы создают благоприятные условия для существования реликтов. Здесь, бесспорно, климатические рефугиумы являются важнейшими, потому что распространяются на большие пространства, часто характеризующиеся полными геоморфологическими и эдафическими спектрами. В этой связи характеристику современных рефугиумов целесообразно упорядочить по растительным зонам. С другой стороны, эдафические рефугиумы, характеризующиеся специфическим набором факторов среды, например, при-

снежниковые сообщества в тундрах, сообщества инсолируемых склонов, скальные выходы, песчаные отложения и т.п., могут характеризоваться определенным типом сообществ, представляющим реликтовый комплекс. Такие рефугиумы описаны отдельно.

Субтропическая и теплоумеренная зоны

На широтах 22-25° в материковых районах Азии диптерокарповая и пальмовая флора (Whitmore, 1984) практически синхронно выпадает из растительного покрова, а тропическая растительность быстро сменяется на субтропическую, обогащенную умеренными видами, и далее – на теплоумеренную (Vox, Fujiwara, 2001). Сокращение пропорции тропических видов в материковой субтропической флоре происходит значительно быстрее, чем в островном секторе – на Тайване и архипелаге Рюкю (Hsieh, 2002) – главным образом из-за сезонной дифференциации климата как температурного, так и транспирационного характера.

В условиях океанического климата архипелага Рюкю зональное положение занимает теплоумеренная вечнозеленая растительность. Теплообеспеченные инсолированные местообитания представляют рефугиум для видов тропической флоры – пальмовых (*Satakentia liukiensis*, *Arenga tremula*) и ароидных (*Epiptremium pinatum* и *Alocasia odora*), отнесенных к *Satakentia*-типу реликтов. Другой тип рефугиумов – устья крупных рек – заняты мангровыми зарослями. Данный тип растительности широко распространен в пределах тропической зоны, а на Рюкю и Окинаве достигает своего северного предела. Будучи изолированным от материковой суши в периоды плейстоценовой аридизации, архипелаг практически не подвергся инвазии засухо- и холодоустойчивых флороценотических комплексов и сохранил арктотретичные флороценотические комплексы в зональном растительном покрове.

Остров Тайвань располагается на границе тропиков и субтропиков и, имея небольшие размеры, характеризуется большим высотным градиентом и выраженной высотной поясностью растительного покрова (Su, 1984 a, b), даже на высоте 3500 м над уровнем моря не достигающей климатической верхней границы леса. Не раз будучи частью материковой суши в плейстоцене, Тайвань подвергался воздействию сухого и аридного континентального климата, что выражается в современной биоте присутствием холодостойких плейстоценовых реликтов. Данные палеоботанических исследований показывают, что тропическая и субтропическая растительность острова

сформировалась в результате постплейстоценовых миграционных процессов (Liew, 1991). В плейстоценовых рефугиумах сохранился умеренно-хвойный реликтовый комплекс, включающий *Tsuga chinensis* var. *formosana*, *Taiwania cryptomerioides*, а также их многочисленную свиту, существенное место в которой занимают папоротники (Hsieh, 2002).

Результатом плейстоценовых миграций стал холодоустойчивый ценотический комплекс темнохвойных лесов из *Picea morissonicola* и *Abies kawakamii* с хорошо интегрированной свитой, в состав которой входят *Botrychium lunaria*, *Circaea alpina*, *Coeloglossum viride*, *Dryopteris alpestris*, *Gaultheria itoana*, *Gymnocarpium remotepinnatum*, *Lycopodium annotinum*, *L. obscurum*, *Moneses uniflora*, *Monotropa hypopitys*, *Peracarpa carnosus*, *Platanthera sachalinensis*, *Pyrola morrissonensis*, *Valeriana fauriei*. Темнохвойные леса формируют хорошо выраженный верхний пояс растительности, нижняя граница которого проходит на высоте 3000 м над уровнем моря (Lin et al., 2007).

Другим важнейшим плейстоценовым реликтом Тайваня являются сообщества *Fagus hayatae*, распространение которых на острове ограничено одним горным хребтом Хсуешань длиной 18 км и высотными пределами 1300-2000 м над уровнем моря. Бук здесь существенно изолирован от других представителей рода, ближайшие из которых, *Fagus japonica* и *F. crenata*, представляют зональную растительность в северной половине острова Хонсю. С буком тесно сопряжена его свита из систематически близких к японским видов *Acer palmatum*, *Dendropanax pellucidopunctata*, *Enkianthus perularis*, *Rhododendron formosanum*, *Symplocos sumuntia* и др.

Прохладноумеренная зона (средняя подзона умеренной зоны)

На широте ~35° происходит выпадение вечнозеленых широколиственных видов, что тесно связано с изотермой абсолютных отрицательных температур. Наиболее скоррелированным с северной границей теплоумеренной зоны биоклиматическим показателем является холодовой индекс Кира ≤ -10 °C (Вох, 1995). Зональные местообитания в прохладноумеренной зоне занимают сообщества класса *Fagetea crenatae* в Японии (Miyawaky, Nakamura, 1988) и порядка *Aceri-Quercetalia* класса *Quercetea mongolicae* на Корейском полуострове (Krestov et al., 2006). В островном секторе вечнозеленые представители родов *Cyclobanopsis* (вечнозеленые представители *Quercus*), *Castanopsis*, *Myrica* и др. (*Castanopsis* тип) достигают широты 38° (южное побережье острова Хонсю), где находятся в своеоб-

разном приокеаническом рефугиуме, в котором зональный дефицит тепла и существование периода отрицательных температур компенсируется смягчающим влиянием океанических воздушных масс.

Наиболее заметные плейстоценовые реликтовые комплексы, представляющие засухоустойчивую растительность, располагаются в центральной части острова Хонсю между массивными горными системами Японских Альп. Существование рефугиума возможно благодаря более континентальным климатическим условиям во внутренних областях острова. Растительность рефугиума представлена дубравным комплексом (*Betula davurica* тип), имеющим тесные связи с современными дубовыми лесами северо-восточного Китая и юга российского Дальнего Востока и включает в качестве доминантов *Quercus mongolica* s. str., *Betula davurica*, *B. schmidtii* и их свиту, известную по Сихотэ-Алиню (Добрынин, 2000), – *Artemisia keiskeana*, *A. stolonifera*, *Carex lanceolata*, *Doellingeria scabra*, *Lespedeza bicolor*, а также ряд видов, систематически близких к дальневосточным, например *Atractylodes japonica*.

Локальный климат средней части Хонсю также поддерживает ряд знаковых плейстоценовых реликтов, находящихся на значительном расстоянии от основного ареала, в субальпийском высотном поясе. К ним относятся *Pinus koraiensis*, *Picea jezoensis* var. *hondoensis*, а также *Larix kaempferi*, которая, в отличие от первых двух видов, произрастает только на нарушенных субстратах (главным образом вулканические отложения). Все перечисленные виды в настоящее время находятся на Японском архипелаге в крайне необычной для основной части их ареала ценоценотической среде, представляющей собой притихоокеанский умеренный хвойный комплекс, включающий *Pinus parviflora*, *Thuja standishii*, *Thujopsis dolabrata*, *Tsuga diversifolia* и *T. sieboldii* (Nakamura, Krestov, 2005). Эти виды пережили плейстоценовые похолодания в рефугиуме центральной части Хонсю (рис. 5), а в голоцене распространились по территории архипелага.

Интересным и важным с ботанико-географической точки зрения представляется остров Уллэндо у восточного побережья Корейского полуострова, являющийся современным рефугиумом для плейстоценового реликта *Fagus multinervis*, систематически близкого к *F. japonica*, пережившего здесь плейстоценовую аридизацию климата вместе со свитой неморальных видов с приокеаническим распространением (Kim et al., 1986).

Растительный покров Корейского полуострова претерпел существенную перестройку в плейстоцене и голоцене, сохранив аркто-

третичный комплекс в рефугиумах. В голоцене он сформировал растительный покров полуострова, относительно недавно (3 тыс. лет назад) отступив на юг полуострова и освободив пространство для листопадных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, поддерживаемых здесь региональным климатом. Одним из существенных современных рефугиумов Корейского полуострова являются районы с наиболее континентальным климатом, где, по-видимому, со времени плейстоцена, удерживают свои позиции сосняки из *Pinus densiflora*. Преимущественное распространение сосняков во внутренних горных районах Японского архипелага и Корейского полуострова и выход их на морские побережья на севере ареала (Kolbek et al., 2003) говорят, что эта сосна достаточно требовательна к температурам и режиму увлажнения, необходимую амплитуду которых в условиях экстратегумидного климата Кореи, гумидного климата юга российского Дальнего Востока и северо-восточного Китая обеспечивают геоморфологические рефугиумы.

Особое значение для понимания плейстоценовой истории современных гумидных районов прохладноумеренной зоны материковой Восточной Азии имеют остепненные сообщества, распространенные здесь очень ограниченно в небольших по размерам эдафических рефугиумах: крутые склоны южных экспозиций, песчаные отложения морских и озерных побережий и берегов рек. Такие сообщества упомянуты во многих источниках (Шишкин, 1927; Куренцова, 1962; Ярошенко, 1962), но их подробные описания опубликованы только П.В. Крестовым и В.П. Верхолат (2003). Существование остепненных сообществ до настоящего времени дает повод обсуждать наличие лесостепи по Г.Э. Куренцовой (1968), или прерии по П.Д. Ярошенко (1961), на территории юга РДВ. Однако анализ биоклиматов региона (Krestov, Nakamura, 2007), сопряженный с анализом растительности зональных местообитаний, указывает на отсутствие здесь безлесной зональной растительности. Остепненные сообщества поддерживаются главным образом своеобразными эдафотопами в сочетании с такой климатической особенностью, как поздневесенне-раннелетний период засухи. Региональный же климат поддерживает формирование на данной территории мезофитной, в определенной степени засухоустойчивой лесной растительности (Krestov et al., 2006).

Во внутренних районах северо-восточного Китая, в условиях аридного климата, зональный растительный покров, ныне в значительной степени разрушенный, представлен степями, происходящи-

ми от плейстоценовых холодных степей. Для них характерен специфический комплекс видов *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Caragana microphylla*, *C. pygmaea*, *Cleistogenes squarrosa*, *Festuca ovina*, *Iris tenuifolius*, *Koeleria cristata*, *Stipa grandis*, *S. krylovii* и др. (Qian et al., 2003), находящий отражение в рефугиумах гумидных районов, характеристика которых дана ниже. Дефицитным климатическим фактором здесь является влага, поэтому рефугиумами влагозависимых флороценологических комплексов служат местообитания, концентрирующие влагу, а также верхние горные пояса. В рефугиумах здесь развивается лесная растительность, в зависимости от теплового режима и условий увлажнения представляющая ряд от экспозиционных темнохвойных лесов из *Picea jezoensis* с темнохвойно-лесной свитой видов в верхних до опять же экспозиционных засухоустойчивых сообществ *Armeniaca sibirica*, *Platyclados orientalis*, *Ulmus macrocarpa*, *Vitex negundo* в нижних растительных поясах.

Холодноумеренная зона (северная подзона умеренной зоны)

На широтах 38-40° из умеренных азиатских материковых флор выпадают представители *Alangium*, *Celtis*, *Lindera*, *Magnolia*, *Toxicodendron* и др. Растительность в данной полосе представлена широколиственными лесами, а на зональных местообитаниях сообщества порядка *Aceri-Quercetalia mongolicae* меняются сообществами порядка *Tilio-Pinetalia*. В островном секторе Восточной Азии, в условиях океанического климата, аналогичные теплолюбивые представители умеренной флоры, включая *Cercidiphyllum*, *Magnolia*, *Toxicodendron* (*Magnolia obovata* тип), достигают широт 44-45°, внедряясь в сообщества бореального склада (*Piceion jezoensis*).

Положению острова Хоккайдо в пределах холодноумеренной зоны соответствует его зональный растительный покров, сформированный хвойно-широколиственными лесами из *Abies sachalinensis* и *Quercus crispula* со свитой мезофитов из японского флористического комплекса. Ограниченные площади в растительном покрове занимают дубняки из *Quercus crispula* с *Betula davurica* с комплексом ксеромезофитных дубравных видов, мигрировавших сюда в период плейстоценового максимума (в отличие от подобного комплекса центрального Хонсю, мигрировавшего в период осушения шельфа между Корейским полуостровом и Японией 150 тыс. лет назад).

Важный климатический рефугиум представляет восточный макросклон Сихотэ-Алиня, собирающий максимальное для южной части РДВ количество осадков и характеризующийся большим ко-

личеством дней с туманами. Несмотря на отсутствие выраженного ценотического реликтового комплекса, рефугиум характеризует комплекс видов, местонахождение которых здесь сильно изолировано от основных частей ареалов, находящихся на Японском архипелаге. К таковым здесь относятся *Rhododendron brachycarpum* и *Primula jezoana*. В более широком смысле *Rhododendron brachycarpum* тип реликтового комплекса включает и других неморальных представителей японской флоры на материке: *Oplopanax elatus* (систематически близок к *O. japonica*) и *Ilex rugosa*, по-видимому, переживших плейстоценовые события в составе темнохвойных комплексов рефугиумов плейстоцена и имеющих в настоящее время ограниченное распространение в отрыве от основного ареала.

Рефугиумы засухоустойчивых лесных сообществ с элементами остепнения (*Quercus mongolica* тип) распространены на Сихотэ-Алине в нижнем лесном поясе. Антропогенные воздействия на растительный покров здесь приводят к расширению ареала данного типа сообществ благодаря пирогенной трансформации гумусовых горизонтов почв, которые более не способны связывать влагу в периоды раннелетних засух. По мере нарастания континентальности климата засухоустойчивые ценотические комплексы все более контрастируют с гумидным зональным растительным покровом. *Quercus mongolica* тип переходит в *Armeniaca sibirica* тип, характеризующийся уже не восточноазиатским неморальным ксеромезофитным флористическим комплексом, а представителями ксерофитной степной монголо-даурской флоры. На территории РДВ рефугиумы данного типа распространены к западу от Суйфуно-Ханкайской депрессии, представляя собой крутые каменистые склоны световых экспозиций. Как и в прохладноумеренной зоне, в континентальном секторе холодноумеренной зоны рефугиумами влагозависимых флороценотических комплексов служат местообитания, концентрирующие влагу, а также верхние горные пояса, для которых характерны сообщества *Larix cajanderi* с комплексом центральноазиатских видов. Наиболее увлажняемые участки нижних поясов заняты редколесными сообществами *Armeniaca sibirica*, *Ulmus macrocarpa*.

Рассматривая в целом распространение современных рефугиумов в пределах умеренной зоны, следует отметить, что островные растительные комплексы по сравнению с материковыми содержат в своем составе намного больше видов, основной ареал которых находится в более южной зоне или подзоне. Существенный плейстоценовый климатический фильтр для тепло- и влагозависимых элемен-

тов флоры привел к значительным трансформациям растительного покрова в умеренной зоне Восточной Азии. Климатические реконструкции плейстоценового максимума и современности Harrison et al. (2001), построенные на основе моделей CLIMATE 2.2, NCAR CCM1 (Kutzbach, Wright, 1985) и BIOME 4 (Kaplan, 2001), показывают, что в современных границах средней и северной подзон умеренной зоны климат позднего плейстоцена не поддерживал существование лесной растительности, тогда как на Японском архипелаге подобные условия сохранялись благодаря свойствам океанического климата: влажности и высоким зимним температурам. Эти факторы являются существенным основанием для предположения, что третичные растительные комплексы имели значительно большие шансы пережить неблагоприятные условия плейстоцена на островах Японского архипелага, чем во внутренних районах материковой части Азии (рис. 9), на что указывают и палеоботанические данные (рис. 6).

Обратной стороной деградации арктиотретичной биоты во время плейстоценовых похолоданий и аридизаций была интенсификация миграционных процессов засухо- и холодоустойчивых представителей континентальных биот, остатки которых чаще в виде хорошо интегрированных ценологических комплексов вкраплены в современный мезофитный растительный покров по местообитаниям, непригодным для развития современной зональной растительности.

В континентальном секторе умеренных зон с нарастанием аридности климата лесная растительность после достаточно непродолжительного градиента переходит в степь и далее – в пустыню, климатические условия которых практически исключают сохранение мезофитной растительности. Поэтому континентальный биоклимат на протяжении всего четвертичного периода служил естественным фильтром, разделяющим два крупнейших мезофитных флористических комплекса Евразии: восточноазиатский и евро-сибирский. С другой стороны, аридный и холодный климат, распространявшийся в различные периоды формирования растительного покрова по территории северо-восточной Азии, подавляя ценологически интегрированную мезофитную растительность, способствовал расселению засухо- и холодоустойчивых элементов центральноазиатского (ирано-туранского) генезиса по обширной территории.

Южная подзона бореальной зоны

Смена растительности зональных местообитаний нижних горных поясов с умеренной на бореальную происходит в широтных

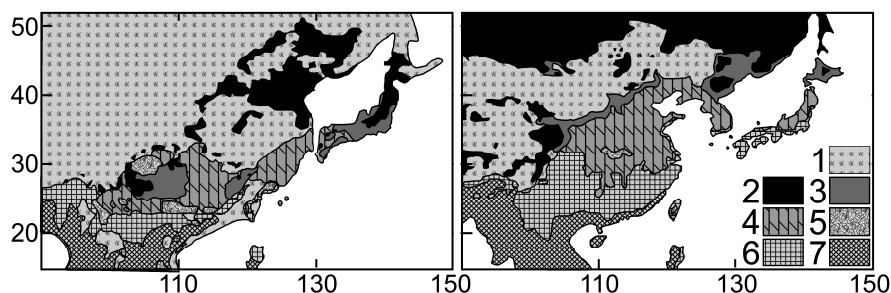


Рис. 9. Основные биомы позднего плейстоцена 18 тыс. ^{14}C лет назад (слева) и современности (справа), смоделированные на основе климатических и палеоботанических данных (по: Harrison et al., 2001). 1 – нелесные биомы (пустыни, степи, тундры); 2 – бореальные биомы (темнохвойная и светлохвойная тайга); 3 – борео-неморальные (холодноумеренные) широколиственно-хвойные леса; 4 – умеренные листопадные леса; 5 – умеренные хвойные леса; 6 – теплоумеренные и субтропические широколиственные вечнозеленые леса; 7 – тропические биомы

Fig. 9. Vegetation of east Asia during the Last Glacial Maximum 18 Ky ^{14}C BP (left) and today (right) simulated on the basis of climatic and paleobotanic data (after: Harrison et al., 2001). 1 – forestless vegetation (deserts, steppes, tundras); 2 – boreal biomes (dark coniferous and light taiga); 3 – boreo-nemoral (cold temperate) broadleaved-coniferous forests; 4 – temperate deciduous forests; 5 – temperate coniferous forests; 6 – warm temperate and subtropical broadleaved evergreen forests; 7 – tropical biomes

пределах $\sim 48\text{-}50^\circ$, однако умеренный флористический комплекс выражен и севернее данного рубежа. Его представители составляют значительную часть сообществ азональных местообитаний – долин рек, инсолированных склонов южных экспозиций, – а также входят в состав бореальных сообществ на зональных местообитаниях.

Для притихоокеанских районов южной подзоны бореальной зоны характерен приморский или субокеанический климат (Средние Курилы), поддерживающий соответственно темнохвойно-лесной и лугово-лиственно-лесной зональные типы растительности. Миграционные процессы в голоцене были существенны для формирования современного флороценотического комплекса региона, однако важнейшими факторами, определяющими его современный облик, были плейстоценовые рефугиумы умеренной и бореальной восточноазиатской по происхождению растительности на Сахалине и Курилах. Бореальная растительность Сахалина к югу от линии Шмидта в значительной степени обогащена умеренными видами японской и японско-маньчжурской флор, среди которых *Acer mayrii*, *Angelica ursina*, *Asarum heterotropoides*, *Vupleurum longiradiatum*, *Cerasus maximowiczii*, *Diphylleia grayana*, *Euonymus sachalinensis*, *Ilex rugosa*, *Macropodium pterospermum*, *Malus sachalinensis*, *Paeonia obovata*, *Quercus*

mongolica, *Sasa kurilensis*, *Schisandra chinensis*, *Symplocarpus renifolius*, *Taxus cuspidata*, *Ulmus japonica*, *U. laciniata* (Крестов и др., 2004), составляющих комплекс неморальных видов, связанных в регионе с союзом *Piceion jezoensis* (Krestov, Nakamura, 2002) (*Abies sachalinensis* тип). Данный комплекс поддерживается особым биоклиматом южного Сахалина, соответствующим по теплообеспеченности (тепловой индекс Кира < 45, рис. 7) бореальному макробиоклимату. Глубокий снег и непромерзающие почвы благоприятствуют выживанию неморальных элементов.

Важнейшим эдафическим рефугиумом является север острова, от северных предгорий Западно-Сахалинских и Восточно-Сахалинских гор до Охинского перешейка, где растительный покров развивается на мощных песчаных отложениях. На сухих и заболоченных местообитаниях в условиях южнобореального приморского биоклимата здесь господствуют лиственничники и заросли кедрового стланика с *Arctostaphylos uva-ursi*, *Juniperus sibirica*, *Salix saxatilis* и лишайниковым покровом. Данный реликтовый комплекс, по всей видимости, унаследовал некоторые черты плейстоценовой растительности Сахалино-Хоккайдского моста суши и отнесен к *Arctostaphylos* типу. Темнохвойные, зональные леса занимают ограниченные площади на более или менее дренированных участках с суглинистыми почвами. По сравнению с основной частью Сахалина и даже полуостровом Шмидта флора района имеет высокое сходство с флорами нижнего Амура и западной Охотии, о чем свидетельствует значительное число общих для этих территорий видов: *Arctostaphylos uva-ursi*, *Carex chordorrhiza*, *C. livida*, *Eriocaulon schischkinii*, *Filipendula palmata*, *Pedicularis grandiflora*, *Petasites tatewakianus*, *Ranunculus pallasii*, *Rumex ujskensis*, *Salix saxatilis* и др.

В материковых районах распространение неморального элемента в бореальных ценофлористических комплексах связывается с голоценовыми миграциями последних (Короткий, 2002), что подтверждается многочисленными палеоданными. Существенным фактором, ограничивающим проникновение неморальных элементов на север, является вечная мерзлота, поэтому их основные местообитания сосредоточены большей частью в местах с мощным активным горизонтом почвы: на склонах южных экспозиций, на мощных отложениях речного аллювия и т.п.

Особый интерес представляют неморальные ценофлористические комплексы районов максимального распространения умеренной растительности в период голоценового оптимума, которые за

последние 3-5 тыс. лет были замещены бореальной растительностью. Рефугиумы голоценовых неморальных реликтов являются геоморфологическими и индицируются по комплексу дубравных видов, составляющих *Quercus mongolica* тип, включающий *Artemisia stolonifera*, *Atractylodes ovata*, *Carex lanceolata*, *Doelingeria scabra*, *Lespedeza bicolor* и др.

Район северного Сихотэ-Алиня и нижняя часть бассейна Амура являются климатическим рефугиумом для представителей японской флоры, объединенной в *Vaccinium ovalifolium* тип, включающий представителей *Ericaceae* – *Vaccinium hirtum*, *V. ovalifolium*, *V. praestans* – и ряд других представителей сахалино-японской флоры.

В континентальном секторе южной подзоны бореальной зоны, в отличие от умеренной зоны, не происходит смены лесной растительности на степную благодаря вечной мерзлоте, компенсирующей дефицит влаги на зональных местообитаниях. Степные сообщества распространены на местообитаниях с глубоким залеганием мерзлотных горизонтов почвы (инсолируемые склоны южных экспозиций, песчаные отложения в широких прогреваемых долинах рек) и являются частью реликтовых степей северо-восточной Азии, рассматриваемых Б.А. Юрцевым (1974) как единый комплекс.

Северная подзона бореальной зоны

Современный зональный растительный покров континентальных районов северной подзоны бореальной зоны северной Азии был сформирован в голоцене в результате миграции бореального ценоотического комплекса из плейстоценовых рефугиумов горных районов Южной Сибири и Дальнего Востока. В обширной евроазиатской части ареала современная растительность бореальной зоны характеризуется таежно-болотным ценоотическим комплексом, включающим *Betula divaricata*, *Carex globularis*, *C. iljinii*, *C. pallida*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, а также мхами из родов *Aulacomnium*, *Ptilidium*, *Sphagnum* с циркумбореальным распространением (Ermakov et al., 2002). Выраженность этого флористического комплекса в лиственничниках позволила Н.Б. Ермакову (2003) объединить их в отдельный порядок *Ledo-Laricetalia*. Так как главным интегрирующим диагностический блок видов фактором являются условия эдафотопы, порядок имеет широчайший географический ареал, а его сообщества в различных частях ареала при общей сходной физиогномии обогащены представителями различных флористических комплексов.

Континентальный флороценотический комплекс распространен на большой территории северо-восточной Азии, ситуация кардинально меняется только на Тихоокеанском побережье. На Алеутских островах, несмотря на высокую среднегодовую температуру, превышающую +2 °С и сравнимую с этим показателем в зоне широколиственно-хвойных лесов, растительность развивается в условиях дефицита тепла, обусловленного океаничностью климата. Тепловой биоклиматический индекс Кира (Kira, 1977) для островов Алеутской цепи варьируется между 9,9 при среднегодовой температуре +3,7 °С (остров Амчитка) и 17,2 при среднегодовой температуре +4,7 °С (остров Адак). Тепловые индексы Кира, рассчитанные для северной границы леса в Евразии (Hämelt-Ahti et al., 1974; Grishin, 1995) и для верхней границы леса в Японии (Kira, 1977), позволили установить критическое значение для древесной высокоствольной растительности, равное 15. Несмотря на малое количество осадков, растительный покров не испытывает дефицита влаги за счет компенсационного эффекта низких температур, снижающих эвапотранспирацию.

В условиях Алеут, как и в Арктике, низкая теплообеспеченность вегетационного сезона является основным лимитирующим фактором развития древесной прямоствольной растительности (Crawford, 2000, 2003, 2005). Главным биоклиматическим фактором, усиливающим физиологический стресс, является мощный снеговой покров, стаивающий много позже установления температур, достаточных для вегетации. При долговременном воздействии данный фактор может приводить к безлесию приокеанических территорий даже в районах, где индекс Кира превышает нижний порог древесной растительности. Таким образом, климатические условия формирования растительного покрова океанического сектора северной подзоны бореальной зоны чрезвычайно близки к таковым альпийских поясов гор приморского и субокеанического секторов северо-восточной Азии. Этим объясняется высокое сходство растительности зональных местообитаний Командор с альпийской растительностью Южной Камчатки и Северных Курил (Крестов, 2004). Сообщества ассоциации *Vaccinio uliginosae-Empetretum nigrae* широко распространены также в альпийских поясах гор острова Хоккайдо (Sato, 2007) и хребта Сихотэ-Алиня (Grishin et al., 1996). Одно из основных отличий растительности Алеут – это крайне ограниченное присутствие в геоморфологических рефугиумах дриадовых и кобрезиевых тундр классов *Carici-Kobresietea bellardii* и *Loiseleurio-Vaccinetea*, характерных для альпика и Арктики (Крестов, 2004).

Широчайшее распространение на зональных местообитаниях Командор и Алеут сообществ ассоциаций *Artemisia arcticae-Arnica-unalaschcensis* и *Vaccinio uliginosae-Empetretum nigrae* связано со специфическими эдафическими условиями, обусловленными коротким бесснежным периодом, высокой обводненностью и низкими температурами, способствующими торфообразованию. Это приводит к формированию солифлюкционных террасок и бугров, между которыми создаются защищенные местообитания для южнобореального реликтового комплекса, включающего столь контрастные тундрам виды орхидных *Corallorhiza trifida*, *Cypripedium macranthon*, *Listera cordata*, *Malaxis monophyllos*, *Platanthera camtschatica* и другие (Мочалова, Якубов, 2004), объединенные в *Platanthera* тип.

Благодаря сохранению гумидности в период позднеплейстоценовой аридизации климата океанический сектор северо-восточной Азии, очевидно, являлся важнейшим рефугиумом для представителей влаголюбивой флоры, сформировавшейся на этой территории в плиоцене. Анализ ареалов амфиокеанических видов (*Parageum calthifolium*, *Viola langsdorfii*, *Phyllodoce aleutica*, *Arnica unalaschcensis* и многих др.) говорит о деградации их бывшего ареала, главной причиной которой был дефицит влаги в период плейстоценового максимума. Насколько широк был прошлый ареал амфиокеанического комплекса, современные палеонтологические данные установить не позволяют, однако анализ ценофлор единиц растительности, имеющих современные континентальные ареалы, показывает, что наибольшим разнообразием континентальных синтаксонов характеризуются их приокеанические части (рис. 10). Таким образом, можно предположить, что плейстоценовые рефугиумы в океаническом секторе во многом предопределили главные направления развития континентальной растительности в голоцене. Более того, океанический сектор характеризуется наличием многочисленных современных рефугиумов, локальные эколого-климатические условия которых благоприятны для поддержания популяций видов, ныне находящихся в изоляции от основных частей ареала, таких как *Ilex rugosa* и *Rubia jezoensis* на Парамушире (Верхолат, Гришин, 1999).

Основные растительные комплексы Камчатского полуострова, климат которого характеризуется как бореальный субокеанический (Krestov et al., 2008), пережили плейстоценовый максимум в рефугиумах (Скиба, 1975) и сформировали самобытный растительный покров, одним из наиболее существенных факторов дифференциации которого является мощность снегового покрова. Помимо того что

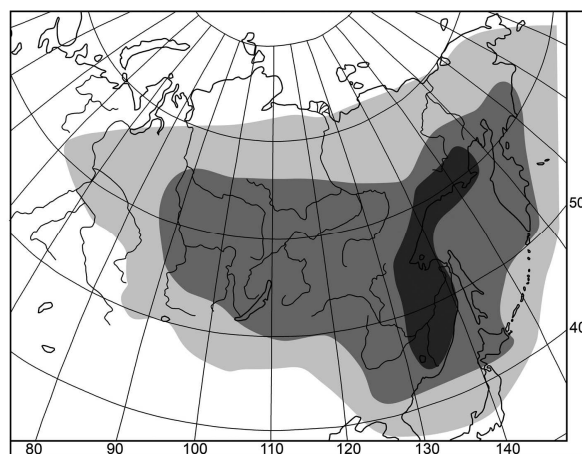


Рис. 10. Аккумулятивный ареал видового состава порядка Ledo-Laricetalia (багульниковые лиственничники), широко распространенного в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Фитогеографические сравнения ценофлор проведены путем анализа распространения каждого вида ценофлоры по 95 флористическим районам северной Азии и Северной Америки и построением градиентных аккумулятивных ареалов видовых составов единиц растительности с помощью индекса Simpson (1960) на основе фитосоциологической и флористической баз данных (Крестов, 2005). Темная заливка обозначает флористические районы, содержащие > 70 % видового состава порядка; средняя заливка – 50-70 %; светлая заливка – 30-50 %

Fig. 10. Occurrence of representatives of floristic complexes of *Ledo-Laricetalia* (larch forests) widely distributed in Eastern Siberia and in the Far East. Floristic relationships between the species composition of higher vegetation units and full species lists for each of the geographic districts of northern Asia were assessed by means of the Simpson's (1960) similarity index (Крестов, 2005), calculated for cenoflora and each of 95 floristic districts on Northern Asia and North America. Dark grey – floristic district includes over 70 % of total species composition of vegetation unit; medium grey – 50-70 %; weak grey – 30-50%

снег защищает почвы от промерзания, его важнейший эффект – сокращение вегетационного периода за счет времени, необходимого для его полного стаивания, которое происходит, когда температуры 1-3 недели держатся выше уровня вегетационных. Высокие температуры воздуха в сочетании с холодными почвами в раннелетнее время являются основным фактором, поддерживающим зональный лугово-лиственнолесной растительный комплекс (Krestov, Nakamura, 2007; Krestov et al., 2008).

Вместе с зональной растительностью Камчатки плейстоценовый максимум пережили знаковые темнохвойные лесообразователи: *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* (= *A. gracilis*). Прямых палеоботанических свидетельств нахождения этих видов в составе флоры Камчатки во время плейстоценового максимума нет, однако генети-

ческая гетерогенность популяций и генетические отличия от ближайших популяций этих видов на материке и островах свидетельствуют в пользу их ранней изоляции на полуострове (Potenko, 2007; Semerikova, Semerikov, 2007). Современное существование сообществ *Picea jezoensis* и *Larix cajanderi* в центральной части полуострова связано с климатической спецификой центральной Камчатской депрессии, что отмечалось многими авторами (Манько, Ворошилов, 1978; Нешатаева, 2006; Krestov et al., 2008). *Abies sachalinensis* формирует сообщества в Восточной Камчатке, в устье реки Семлячек (Нешатаева, Фет, 1994). Биоклиматических исследований местообитания данного вида на Камчатке не проводилось. Однако судя по эколого-биологическим свойствам пихты сахалинской в остальной части ареала (Nakamura, Krestov, 2005) можно предположить, что рефугиум характеризуется субокеаническим гипергумидным климатом с относительно ранним сходом снегового покрова.

После узкого, приуроченного к материковому побережью приморского сектора растительность быстро приобретает черты континентальности, чему способствует и близкое залегание вечной мерзлоты. С потеплением и гумидизацией климата в голоцене прибрежные районы северо-восточной Азии стали центром экспансии лиственницы и ассоциированного с ней комплекса видов (*Betula divaricata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*) на север и на запад, в континентальные районы (Crawford et al., 2003). В относительно короткий период времени между 10 и 6 тыс. лет назад лиственничные леса заняли огромные пространства северной Азии и достигли районов своего максимального распространения на севере Сибири и Дальнего Востока, практически достигнув побережья Северного Ледовитого океана, что отражено и пыльцевыми спектрами, и макрофоссилиями (Kremenetski et al., 1998). Флористический комплекс субальпийских и субарктических кустарников (*Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, *Duschekia fruticosa*) и ряда кустарниковых ив, переживший плейстоценовую аридизацию в притихоокеанских, более гумидных районах, к началу голоцена достиг Берингии (Юрцев, 1966).

Степеподобная растительность (тундростепь), господствовавшая в континентальных районах Азии в плейстоцене, после голоценовой экспансии лиственничников осталась в экспозиционных рефугиумах – на инсолированных крутых склонах южной экспозиции с глубоким активным почвенным горизонтом. Степной растительный комплекс в основном относится к классам *Cleistogenetea squarrosae* и *Carici-Kobresietea* (Kucherov, Daniels, 2005) и развивается в соот-

ветствии с аридным континентальным и ультраконтинентальным зональным климатом (Krestov, Nakamura, 2007). Исчерпывающий анализ реликтового степного комплекса дан в работе Б.А. Юрцева (1981). Географический анализ реликтового степного комплекса класса *Cleistogenetea squarrosae* показывает его флористические связи с континентальными районами северной и умеренной Азии (рис. 11), что подтверждает наличие реликтовых миграций, существенное участие в которых принимали центральноазиатские флористические комплексы.

Субарктическая и Арктическая зоны

Одним из наиболее противоречивых вопросов в оценке разнообразия растительного покрова Арктики и Субарктики остается синтаксономическая интерпретация обширного лесотундрового экотона между сомкнутыми (относительно сомкнутыми) бореальными лиственничниками и настоящими арктическими тундрами. В настоящее время существуют объяснения данного феномена с позиций фитогеографического (Hultén, 1963; Юрцев, 1974, 2006; Yurtsev, 1994; Chernov, Matveeva, 1997; Крестов, 2004), палеоэкологического (Blyukharchuk, Sulerzhitsky, 1999), экологического (Crawford, 2000, 2003) подходов, и даже в первом приближении заметно, что, несмотря на сходные физиогномические черты лесотундровых сообществ (редины лиственницы с густым кустарниковым покровом), одинаковые экологические характеристики и обилие видов с циркумполярными ареалами, происхождение и участие флористических комплексов в их формировании различно.

Аридизация и низкие температуры в период позднеплейстоценового максимума (Grichuk, 1984) практически на всей территории континентальной северной Азии поддерживали качественно иной комплексный тип растительности, представляющий мозаику сырых и сухих лугоподобных сообществ (Elias et al., 1997), скорее всего, не имеющий аналогов в настоящее время (Юрцев, 1981; Yurtsev, 1994). Согласно реконструкциям J.C. Ritchie (1987), поддерживаемым также данными Т.А. Агер (2003) и N.H. Vigelow et al. (2003), свободные ото льда пространства Аляски и западного Юкона были заняты травяными тундрами и сухими разреженными тундроподобными группировками по позитивным и пушицеиво-осоковыми и ивовыми сообществами по негативным элементам рельефа со слабым дренажем. Подобная растительность формировалась и в азиатской части Беринги, и, возможно, на Берингийском мосту суши.

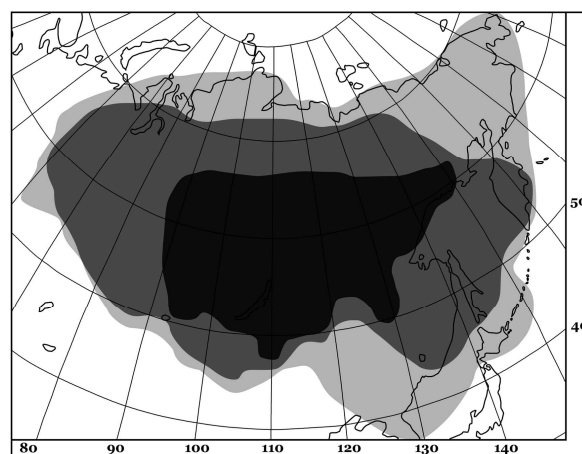


Рис. 11. Аккумулятивный ареал видового состава реликтовых степных сообществ класса *Cleistogenetea squarrosae*. Темная заливка обозначает флористические районы, содержащие > 70 % видового состава порядка; средняя заливка – 50-70 %; светлая заливка – 30-50 %

Fig. 11. Occurrence of representatives of floristic complexes of the relic steppe communities of the class *Cleistogenetea squarrosae* in floristic districts of Northern Asia. Dark grey – floristic district includes over 70 % of total species composition of vegetation unit; medium grey – 50-70 %; weak grey – 30-50%

В период между 10 и 6 тыс. лет назад лиственные леса достигли своего максимального распространения на севере Сибири и Дальнего Востока, достигнув побережья Северного Ледовитого океана. Флористический комплекс субальпийских и субарктических кустарников (*Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, *Duschekia fruticosa*) и ряда кустарниковых ив, переживший плейстоценовую аридизацию в притихоокеанских, более гумидных районах, к началу голоцена достиг Берингии (Юрцев, 1966). Сезонное освобождение Северного Ледовитого океана ото льда в период голоценового оптимума и последовавшее увеличение океаничности климата вызвали существенную трансформацию поверхностных горизонтов вечной мерзлоты и привели к заболачиванию огромных прибрежных пространств, с чем совпало отступление северной климатической границы лиственных лесов к югу на несколько десятков, а в ряде районов и сотен километров (MacDonald et al., 1993). Увеличение океаничности способствовало распространению влаголюбивых видов плейстоценового берингийского комплекса на запад вдоль океанского побережья; оно привело к широкому распространению болот и заболоченных

лесов и редколесий, сформированных *Larix gmelinii* и *L. cajanderi* на побережьях Тихого и Северного Ледовитого океанов, в районах распространения сплошной вечной мерзлоты (Stawford, 2000).

Хотя объем палеоданных с арктической и субарктической зон остается недостаточным для точной реконструкции событий голоцена, ряд исследований показывает, что современное положение северной границы лиственничных лесов является результатом ее отступления от крайнего северного положения, занимаемого около 6 тыс. лет назад (рис. 12) (Kremenetski et al., 1998; Ager, 2003; Bigelow et al., 2003).

Это объясняет присутствие большого числа бореально-лесных видов в субарктических кустарниковых и редколесных сообществах, предварительно рассматриваемых нами в рамках порядка *Larici-Betuletalia* (Крестов, 2006). Одним из дифференцирующих признаков порядка является присутствие комплекса берингийских видов (*Pinus pumila*, *Rhododendron aureum* и др.), распространение которых контролируется влажностью воздуха. Таким образом, современная западная граница порядка в бореальной и субарктической зонах определяется способностью данных видов выживать в условиях сильнейшей позднеплейстоценовой аридизации (Kremenetski et al., 1998).

В сообществах данного порядка, на благоприятных микроместобитаниях, также широко представлен и комплекс тундровых видов, характерных для класса *Loiseleurio-Vaccinetea*. Их роль в формировании субальпийских сообществ проанализирована Н.Б. Ермаковым и М.М. Черосовым (Ermakov, Cherosov, 2006). Современное распространение данных видов носит явно рефугиумный характер, а их расцвет связан, скорее всего, с широким распространением в этих районах тундровой растительности во время позднеплейстоценового максимума. В период наиболее интенсивной экспансии лиственничников на север между 10 и 5 тыс. лет назад, тундровый элемент претерпел существенное обеднение из-за изменившихся и ставших неблагоприятными ценологических условий. Последующее отступление северной границы леса к югу около 3,5 тыс. лет назад (Kremenetski et al., 1998) вызвало формирование качественно новых сообществ, доминантами которых являются виды кустарниковых ив и берез; лиственница, если присутствует, не является эдификатором сообществ, а тундровый комплекс представлен исключительно видами, пережившими голоценовую экспансию настоящих лиственничных лесов и распространенными на благоприятствующих, ослабляющих ценологический эффект кустарниковых эдификаторов экотопах.

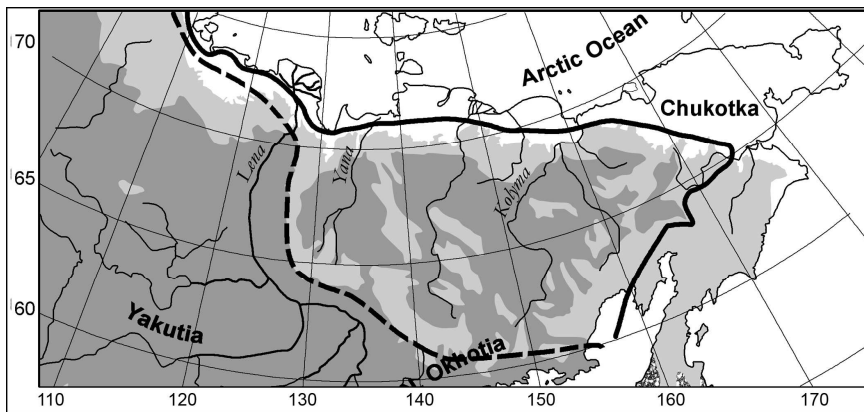


Рис. 12. Современное распространение лиственничных лесов (темно-серая заливка), субарктических / субальпийских кустарниково-редколесных сообществ (светло-серая заливка) и тундр (белая заливка) и лимиты распространения лиственницы (сплошная линия) и ели (пунктир) в среднем голоцене (по: Kremenetski et al., 1998)

Fig. 12. Current distribution of larch forests (dark-grey), subarctic / subalpine scrub and open forests (light grey) and tundras (white) and the limits of mid-Holocene distribution of larch (solid line) and spruce (dashed line) (after: Kremenetski et al., 1998)

Таким образом, современная субарктическая зона в северо-восточной Азии характеризуется высокой ценотической активностью гипоарктических видов кустарниковых и кустарничковых жизненных форм: *Betula exilis*, *B. divaricata*, *Ledum decumbens*, *Salix krylovii*, *S. lanata*. Виды, составляющие диагностический комплекс *Vaccinio-Piceetea* не типичны, но они могут присутствовать на дренированных, слабо задерненных, лишенных мохово-лишайникового покрова микроместообитаниях. Флористический комплекс данного порядка в целом ближе к флористическому комплексу бореальных лесов, нежели арктических тундр.

Альпийский реликтовый комплекс и его рефугиумы

Альпийские тундры, распространенные в горах бореальной и умеренной зон северо-восточной Азии, имеют огромное значение для понимания истории развития растительного покрова как горных областей, так и субарктической и арктической зон. В силу труднодоступности данного типа растительности в настоящее время информация о нем крайне ограничена. Полные описания сообществ приведены в небольшом числе работ по Камчатке (Нешатаев и др., 1994), Сихотэ-Алиню (Grishin et al., 1996) и Командорским островам (Крестов, 2004). В синтаксономическом отношении растительность

как арктических, так и высокогорных тундр северной Пацифики исследована слабо. Некоторый прогресс в этом отношении намерился в последние десятилетия, когда вышли работы V.Yu. Razzhivin (1994) по растительности нивальных местообитаний, Н.А. Синельниковой (2000, 2001) по сообществам кустарничковых ив и осоковых болот в зоне тундр, I.B. Kucherov и F. Daniels (2005) по остепненным тундрам (*Carici-Kobresietea*), Yu. Nakamura et al. (2003, 2006) и П.В. Крестова (2004) по альпийским тундрам (*Loiseleurio-Vaccinietea*, *Phyllodoco-Harrimanelletea*, *Dicentro-Stellarietea nipponicae*, *Carici rupestris-Kobresietea bellardii*). Фрагментарность существующей синтаксономической системы очевидна, и полноценную характеристику растительных сообществ тундровой зоны при современном уровне изученности дать крайне затруднительно.

В работе Yu. Nakamura и P.V. Krestov (2007) был дан краткий обзор сообществ горных тундр притихоокеанских регионов Азии и проведена их предварительная классификация, согласно которой горно-тундровая растительность была распределена в классы *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* Ohba 1974, *Loiseleurio-Vaccinietea* Egger 1952, *Phyllodoco-Harrimanelletea* Knapp 1954, *Dicentro-Stellarietea nipponicae* Ohba 1968, *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. et Tüxen 1943 и в предварительно выделенный *Salicetea arcticae*. Географический анализ ценофлор классов показывает, что их наибольшее разнообразие приходится на Чукотский полуостров и Камчатку (рис. 13), существенные флористические связи отмечаются с арктическими районами, а также с горными районами Южной Сибири.

Флорогенез на стыке азиатского и североамериканского континентов в эпоху плейстоценовых климатических флуктуаций происходил на фоне двух принципиально важных процессов: формирование мостов суши в фазы морских регрессий (Величко, 1973) и возрастающей вулканической активности Алеутской дуги (Wood, Kienle, 1990). Однако самая существенная перестройка флорогенеза и миграционных процессов в биоте произошла на рубеже главного минимума плейстоцена, который начал проявляться 30-35 тыс. лет назад как резкое понижение температуры и ксерофитизация климата, вызванная значительным оледенением океанов (Величко, 1973). В период главной холодной фазы (по: Величко, 1973) 25-17 тыс. лет назад покровное оледенение полностью охватило Южную Аляску, включая весь полуостров Аляска и самый восточный остров Алеутской гряды Унимак, а следы горного оледенения прослеживаются на большинстве островов Алеутской гряды. Более того, граница океа-

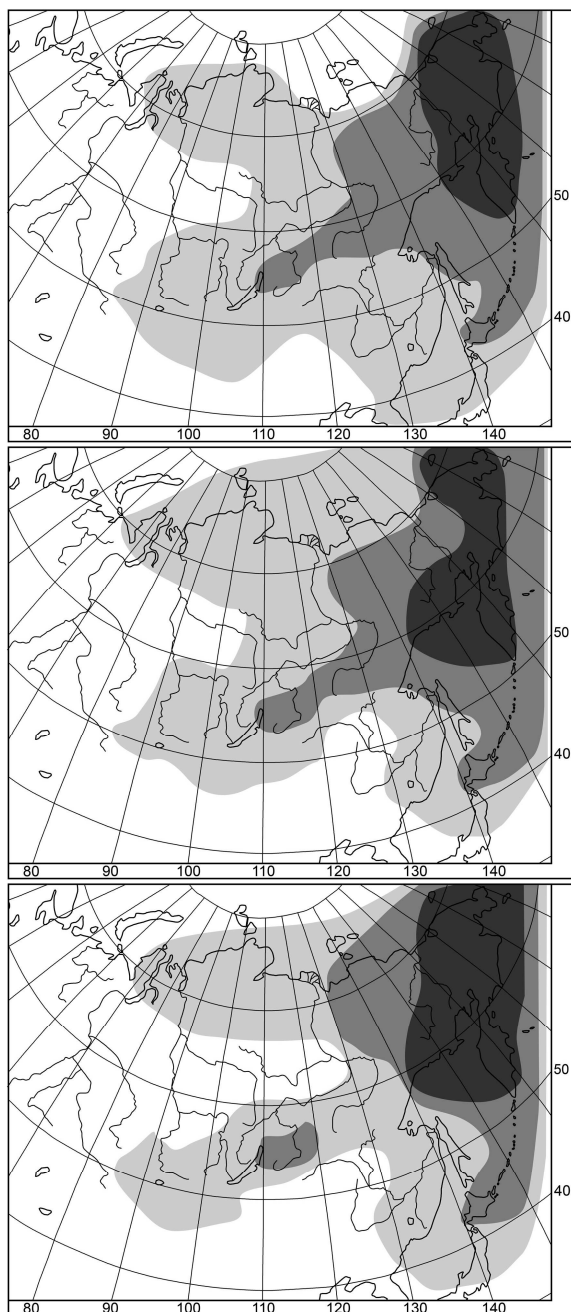


Рис. 13. Аккумулятивный ареал видового состава горно-тундровых сообществ классов *Carici-Kobresietea bellardii* (А), *Loiseleurio-Vaccinieta* (Б) и *Salicetea chamissonis* (В). Темная заливка обозначает флористические районы, содержащие > 70 % видового состава порядка; средняя заливка – 50-70 %; светлая заливка – 30-50 %.

Fig. 13. Occurrence of representatives of floristic complexes of the alpine tundra communities of the classes *Carici-Kobresietea bellardii* (A), *Loiseleurio-Vaccinieta* (B) and *Salicetea chamissonis* (B). Dark grey – floristic district includes over 70 % of total species composition of vegetation unit, medium grey – 50-70 %, weak grey – 30-50%

нических льдов простиралась на 1500-1800 км южнее современной (Heusser, 1983), достигая в западной части Тихого океана острова Хоккайдо, что создало как на Курильской, так и на Алеутской гряде исключительно жесткие климатические условия и предпосылки рефугиумного размещения растительности на островах.

В истории трансалеутского комплекса видов, по всей видимости, последовательно сменили друг друга периоды активной миграции, основными условиями которого должны были быть, судя по адаптациям представителей данного комплекса, умеренно-суровый резко-океанический климат и наличие моста суши, регрессии, обусловленные похолоданием, и вторичная активизация миграций при деградации ледника в условиях отсутствия моста суши.

Условия, соответствующие первому периоду миграций, сформировались в раннем вюрме 50-70 тыс. лет назад. Берингийский перешеек, существовавший в этот период, изолировал влияние Ледовитого океана и мог создать климатические условия, способствующие миграции видов комплекса и формированию амфиокеанской флоры в условиях прохладно-океанического климата на северной окраине Пацифики от Японии через Берингийский перешеек к северо-западному побережью Северной Америки. Параллельно этому процессу заселялись и островные дуги. Данный процесс прерывался и возобновлялся в соответствии с ритмом колебаний уровня океана и соединения-разрыва суши.

В верхнем плейстоцене с резким ужесточением климата большинство видов исчезло в северных частях Пацифики, а часть пережила суровые условия в рефугиумах, в том числе и на островах. В этот же период происходили активные миграции холодо- и засухоустойчивых представителей семейств *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae* и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из существенных факторов, определивших современный облик растительного покрова северной Азии были рефугиумы влагозависимых (мезофитных) флороценологических комплексов во время жесточайших периодов аридизации климата в плейстоцене. Очевидно, в истории становления современной растительности последовательно сменяли друг друга следующие периоды:

1) регрессия бореотропической флоры теплоумеренного склада, обусловленная похолоданием и завершившаяся формированием к началу плейстоцена гумидного бореального флороценологического

комплекса; материковая и островная растительность имели сходный состав и облик, ее наиболее близкий современный аналог – сообщества *Fagetea crenatae*, распространение которых в настоящее время связано с Японским архипелагом;

2) регрессия бореальной гумидной флоры и растительности в среднем и позднем плейстоцене, обусловленная продолжающимся похолоданием и, главное, ксерофитизацией климата, сопровождающаяся миграцией засухо- и холодоустойчивых элементов с континента на Сахалин и Японские острова через мосты суши; распространение бореальной и умеренной гумидной флоры было ограничено узколокальными рефугиумами; гумидные условия, поддерживающие развитие лесной растительности, скорее всего, имели место на островах и на побережье Охотского и Японского морей; одним из мощнейших рефугиумов с гумидным климатом был Сихотэ-Алинь. Это период дифференциации островной и материковой растительности.

3) расширение и интеграция локалитетов бореальной и умеренной гумидной флоры при регрессии засухо- и холодоустойчивой флоры, обусловленные общим потеплением и гумидизацией в раннем и среднем голоцене; чередование преобладаний умеренной и бореальной гумидных флор на фоне резких климатических флуктуаций; благоприятный период иммиграции представителей умеренной восточноазиатской флоры в северные районы;

4) отступление северной границы неморальных влаго- и теплолюбивых элементов в позднем голоцене, обусловленное общим понижением температурного фона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую признательность А.А. Назаренко на искренний интерес к данной работе, за помощь в подготовке рукописи и за обсуждение многих актуальных проблем биогеографии. Данное исследование было поддержано грантами ДВО РАН (06-III-A-06-147, 09-III-A-06-172, 09-I-III-01) и РФФИ (07-04-00654, 08-04-10053, 09-04-10047).

ЛИТЕРАТУРА

- Аблаев А.Г.** К вопросу о дубняках и ископаемых дубах Приморья // Комаровские чтения. Владивосток, 1974. Вып. 21. С. 51-58.
- Аблаев А.Г.** Геология и история флор побережий Японского моря (В позднемеловое и третичное время). М.: Наука, 1978. 192 с.

- Белов А.В., Безрукова Е.В., Соколова Л.П., Абзаева А.А., Легунова П.П., Фишер Е.Э., Орлова Л.А.** Растительность Прибайкалья как индикатор глобальных и региональных изменений природных условий северной Азии в позднем кайнозое // Геогр. и природ. ресурсы. 2006. № 3. С. 5-18.
- Белова В.А.** Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. 160 с.
- Боярская Т.Д.** Некоторые черты развития растительности Чукотки в неоген-плейстоцене // Новейшие отложения и палеогеография плейстоцена Чукотки. М.: Наука, 1980. С. 250-255.
- Васильев В.Н.** Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 361-457.
- Величко А.А.** Природный процесс в плейстоцене. М., 1973. 256 с.
- Верховская Н.Б., Кундышев А.С.** Природная среда южного Приморья в период неолита и раннего железного века // Вестн. ДВО РАН. 1993. № 1. С. 18-26.
- Верхолат В.П., Гришин С.Ю.** Находка *Ilex rugosa* (*Aquifoliaceae*) на северных Курилах (о-в Парамушир) // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 1. С. 133-135.
- Гитерман Р.Е.** История растительности северо-востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука, 1985. 96 с.
- Добрынин А.П.** Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение). Владивосток: Дальнаука, 2000. 260 с.
- Колесников Б.П.** Растительность // Дальний Восток: Физико-географическая характеристика. М.: Наука, 1961. С. 183-298.
- Короткий А.М.** Палео-геоморфологический анализ рельефа и осадков горных стран (на примере Дальнего Востока). М.: Наука, 1983. 248 с.
- Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С.** и др. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен). Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1996. 58 с.
- Крестов П.В.** Растительный покров Командорских островов // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 11. С. 52-74.
- Крестов П.В.** Предложения к флористическому районированию северной Азии на основе сравнительного анализа флор на родовом уровне // Комаровские чтения. 2005. Вып. 51. С. 15-56.
- Крестов П.В.** Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики: автореф. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2006. 42 с.
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Таран А.А.** Ботанико-географическое районирование острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 67-90.
- Крестов П.В., Верхолат В.П.** Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток: ДВО РАН, 2003. 200 с.

- Криштофович А.Н.** Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 21-86.
- Куренцова Г.Э.** Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 140 с.
- Куренцова Г.Э.** Реликтовые растения Приморья. Л.: Наука, 1968. 72 с.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П.** Еловые леса Камчатки. М.: Наука, 1978. 256 с.
- Мельникова Т.А.** Оптимальная фаза голоцена на Востоке России по палинологическим данным // Вестн. ТГЭУ. 2003. № 3. С. 140-142.
- Мельникова Т.А.** Аномальная пыльца рода *Pinus* L. как индикатор палеоклиматических флуктуаций в позднем голоцене // Вестн. ДВО РАН. 2004. № 3. С. 178-182.
- Микишин Ю.А., Гвоздева И.Г.** Развитие природы юго-восточной части острова Сахалин в голоцене. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 1996. 130 с.
- Мочалова О.А., Якубов В.В.** Флора Командорских островов. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2004. 120 с.
- Муратова М.В.** История развития растительности и климата юго-восточной Чукотки в неоген-плейстоцене. М.: Наука, 1973. 136 с.
- Назаренко А.А.** О фаунистических циклах (вымирание–расселение–вымирание...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43, № 6. С. 823-835.
- Назаренко А.А.** Орнитофаунистический обмен между южной и северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниково-межледниковый цикл // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, № 1. С. 89-105.
- Нешатаев Ю.Н., Храмцов В.Н.** Растительность тундрового пояса // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (восточная Камчатка). СПб., 1994. С. 119-149.
- Нешатаева В.Ю.** Растительность полуострова Камчатка: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2006. 62 с.
- Нешатаева В.Ю., Фет Г.Ю.** Формация пихты грациозной – *Abieteta gracilis* // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (восточная Камчатка). СПб., 1994. С. 13-18.
- Петров О.М.** Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое // Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 28-32.
- Плетнев С.П.** Историко-геологическое развитие острова Сахалин // Растительный и животный мир Сахалина (Материалы междунар. Сахалин. проекта). Владивосток: Дальнаука, 2004. Ч. 1. С. 11-22.
- Пьявченко Н.И.** Результаты пыльцевого анализа торфяников Северного Сахалина // Докл. АН СССР. 1954. Т. 99, № 1.
- Синельникова Н.В.** Синтаксономия осоковых болот Центральной Чукотки

- в бассейнах Омолона и Анадыря // Сиб. экол. журн. 2000. № 5. С. 626-634.
- Синельникова Н.В.** Классификация сообществ кустарниковых ив центральной и западной Чукотки (бассейны рек Анадырь, Амгуэма, Омолон) // Ботан. исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 50-69.
- Скиба Л.А.** История развития растительности Камчатки в позднем кайнозое. М.: Наука, 1975. 72 с.
- Сочава В.Б.** Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 283-320.
- Сушкин П.П.** Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1925. Вып. 34.
- Тихомиров Б.А.** О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 315-374.
- Толмачёв А.И.** К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
- Толмачёв А.И.** Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. VI. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 55-65.
- Толмачёв А.И., Юрцев Б.А.** История арктической флоры и ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в Кайнозое / под ред. А.И. Толмачёва. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. С. 87-100.
- Томская А.И.** Палинология кайнозоя Якутии. Новосибирск: Наука, 1981. 221 с.
- Удра И.Ф.** О причинах «совмещенности» флор и реликтовых черт растительности юга Дальнего Востока (по поводу статьи В.М. Урусова и Л.С. Лауве) // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 2. С. 155-165.
- Урусов В.М.** Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 356 с.
- Урусов В.М.** География биологического разнообразия Дальнего Востока (сосудистые растения). Владивосток: Дальнаука, 1996. 245 с.
- Урусов В.М., Лауве Л.С.** О высотных поясах растительности и формационных реликтах в Приморье в связи с изменением климата и морской трансгрессией // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 185-197.
- Хотинский Н.А.** Голоцен северной Евразии. М.: Наука, 1977. 199 с.
- Хохряков А.П.** Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 152 с.

- Чернов Ю.И.** Направления, состояние и перспективы отечественных исследований биологического разнообразия Арктики // Вестн. РФФИ. 2004. № 1.
- Шишкин И.К.** Типы лугов Приханкайского района и их хозяйственная ценность // Производительные силы Дальнего Востока. Хабаровск; Владивосток, 1927.
- Юрцев Б.А.** Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 19. 62 с.
- Юрцев Б.А.** Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 169 с.
- Юрцев Б.А.** Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
- Юрцев Б.А.** Использование индексов региональной встречаемости и региональной активности для ботанико-географического анализа растительного покрова // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 3. С. 375-392.
- Ярошенко П.Д.** Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 474 с.
- Ярошенко П.Д.** Сенокосы и пастбища Приморского края. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 192 с.
- Abbott R.J., Brochmann C.** History and evolution of the Arctic flora: in the footsteps of Eric Hultén // Mol. Ecol. 2003. Vol. 12. P. 299-313.
- Abbott R.J., Chapman H.M., Crawford R.M.M., Forbes D.J.** Molecular diversity and derivations of populations of *Silene acaulis* and *Saxifraga oppositifolia* from the high Arctic and more southerly latitudes // Mol. Ecol. 1995. Vol. 4. P. 199-207.
- Abbott R.J., Smith L.C., Milne R.I., Crawford R.M.M., Wolff K., Balfour J.** Molecular analysis of plant migration and refugia in the Arctic // Science. 2000. Vol. 289. P. 1343-1346.
- Ager T.A.** Late Quaternary vegetation and climate history of the central Bering land bridge from St. Michael Island, western Alaska // Quatern. Res. 2003. Vol. 60. P. 19-32.
- Andersen B.G., Bors H.W. Jr** The Ice Age world: an introduction to Quaternary history and research with emphasis on North America and Northern Europe during the last 2.5 million years. Oslo: Scand. Univ. Press, 1994. 208 p.
- Anderson P.M., Bartlein P.J., Brubaker L.B., Cajewsky K., Ritchie J.C.** Modern analogues of late-Quaternary pollen spectra from the western interior of North America // J. Biogeogr. 1989. Vol. 16. P. 573-596.
- Barnola J.M., Raynaud D., Korotkevich Yu.S., Lorius C.** Vostok ice core provides 160,000 year record of atmospheric CO₂ // Nature. 1987. Vol. 329. P. 408-414.
- Bigelow N.H., Brubaker L.B., Edwards M.E., Harrison S.P., Prentice I.C., Anderson P.M., Andreev A.A., Bartlein P.J., Christensen T.R., Cra-**

- mer W., Kaplan J.O., Lozhkin A.V., Matveyeva N.V., Murray D.F., McGuire A.D., Razzhivin V.Yu., Ritchie J.C., Smith B., Walker D.A., Gajewski K., Wolf V., Holmqvist B.H., Igarashi Y., Kremenetskii K., Paus A., Pisaric M.F.J., Volkova V.S. Climate change and Arctic ecosystems: 1. Vegetation changes north of 55° N between the last glacial maximum, mid-Holocene, and present // *J. Geophys. Res.* 2003. Vol. 108. P. 1-25.
- Blyakharchuk T.A., Sulerzhitsky L.D.** Holocene vegetational and climatic changes in the forest zone of Western Siberia according to pollen records from the extrazonal palsa bog Bugristoye // *Holocene.* 1999. Vol. 9. P. 621-628.
- Box E.O.** Climatic relations of the forests of East and South-East Asia // E.O. Box et al. (eds.) *Vegetation science in forestry.* Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers, 1995. P. 23-55.
- Box E.O., Fujiwara K.** Asia, ecosystems of // *Encyclopedia of biodiversity.* N.Y. Academic Press, 2001. P. 261-291.
- Bronken P., Taberlet P., Gielly L., Brochmann C.** Chloroplast and nuclear DNA variation on a circumpolar scale: migration history of the clonal *Saxifraga cernua* // *Bauhinia.* 2001. Vol. 15. P. 75.
- Cerling T.E., Harris J.M., MacFadden B.J., Leakey M.G., Quade J., Eisenmann V., Ehleringer J.R.** Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary // *Nature.* 1997. Vol. 389, N 11. P. 153-158.
- Chernov Y.I., Matveeva N.V.** Arctic ecosystems in Russia // *Polar and alpine tundra* / ed. Wiegolasky F.E. Amsterdam: Elsevier, 1997. P. 361-507.
- Clark D.L.** The Arctic ocean and post-jurassic paleoclimatology // *Climate in Earth history.* Washington, D.C.: National Acad. press, 1982. P. 133-138.
- Colinvaux P.A., West F.H.** The Beringian ecosystem // *Quaternary Review of Archeology.* 1984. Vol. 5. P. 10-16.
- Crawford R.M.M.** Ecological hazards of oceanic environments // *New Phytologist.* 2000. Vol. 147. P. 257-281.
- Crawford R.M.M.** Peripheral plant population survival in polar regions // *Mountain ecosystems: studies in treeline ecology* / eds. Broll G., Keplin B. Berlin; Heidelberg: Springer, 2005a. P. 43-76.
- Crawford R.M.M., Jeffree C.E., Rees W.G.** Paludification and forest retreat in northern oceanic environment // *Ann. Bot.* 2003. Vol. 91. P. 213-226.
- Dansgaard W., Johnsen S.J., Clausen B., Dahl-Jensen D., Gundestrup N., Hammer C.U., Oeschger H.** North Atlantic climatic oscillations revealed by deep Greenland ice cores // *Climate Processes and Climate Sensitivity* / eds. Hansen J.E., Takahashi T. Washington D.C.: Amer. Geophys. Union, 1984. P. 288-298.
- Dirksen V., Dirksen O.** Late Pleistocene to Holocene climate changes on Kamchatka, Russian Far East, inferred from pollen records // *Geophysical Research Abstracts.* EGU2008-A-10287. 2008. Vol. 10. SRef-ID: 1607-7962/gra/EGU2008-A-10287

- Edwards M.E., Anderson P.M., Brubaker L.B., Ager T.A., Andreev A.A., Bigelow N.H., Cwynar L.C., Eisner W.R., Harrison S.P., Hu F.S., Jolly D., Lozhkin A.V., MacDonald G.M., Mock C.J., Ritchie J.C., Sher A.V., Spear R.W., Williams J.W., Yu G.** Pollen-based biomes for Beringia 18000, 6000 and 0 14C yr BR // *J. Biogeogr.* 2000. Vol. 27. P. 521-554.
- Elias S.A., Short S.K., Nelson C.H., Birks H.H.** Life and times of the Bering land bridge // *Nature.* 1996. Vol. 382. P. 60-63.
- Elias S.A., Short S.K., Birks H.H.** Late Wisconsin environments of the Bering Land Bridge // *Palaeo.* 1997. Vol. 136. P. 293-308.
- Ermakov N., Cherosov M.** Differentiation of the *Vaccinio-Piceetalia* and *Loiseleurio-Vaccinietea* in mountains of Yakutia // *Annali di Botanica, nuova ser.* 2006. Vol. 5. P. 15-28.
- Ermakov N., Cherosov M., Gogoleva P.** Classification of ultracontinental boreal forests in central Yakutia // *Folia Geobot.* 2002. Vol. 37. P. 419-440.
- Goetcheus V.G., Birks H.H.** Full-glacial upland tundra vegetation preserved under tephra in the Beringia National Park, Seward Peninsula, Alaska // *Quatern. Sci. Rev.* 2001. Vol. 20. P. 135-147.
- Grichuk V.P.** Late Pleistocene Vegetation History // *Late Quaternary Environments of the Soviet Union* / ed. Velichko A.A. Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1984. P. 155-178.
- Grishin S.Yu., Krestov P., Okitsu S.** The subalpine vegetation of Mt. Vysokaja, central Sikhote-Alin // *Vegetatio.* 1996. Vol. 127. P. 155-172.
- Harris S.A.** Thermal history of the Arctic Ocean environs adjacent to North America during the last 3.5 Ma and a possible mechanism for the cause of the cold events (major glaciations and permafrost events) // *Progress in Phys. Geogr.* 2005. Vol. 29, N 2. P. 218-237.
- Harrison S.P., Yu G., Takahara H., Ptrentice I.C.** Diversity of temperate plants in East Asia // *Nature.* 2001. Vol. 413. P. 129-130.
- Heusser C.J.** Vegetational history of the northwestern United States including Alaska // *Late-Quaternary Environments of the United States.* / ed. Porter S.C. Vol. 1. The Late Pleistocene Minneapolis, 1983. P. 239-258.
- Hopkins D.M.** The Bering land bridge. Stanford: Stanford Univ. Press, 1967. 495 p.
- Hoshino Y.** Phytosociological studies of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* forests in Japan // *Bull. Fac. Agric. Tokyo Univ. Agric. & Techn.* 1998. Vol. 32. P. 1-99. (In Japanese).
- Hsieh C.F.** Composition, endemism and phytogeographical affinities of the Taiwan flora // *Taiwania.* 2002. Vol. 47. P. 298-310.
- Hultén E.** Outline of history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. N.Y.: Lehre J. Cramer, 1937.
- Hultén E.** The amphi-Atlantic plants and their phytogeographical connections // *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Fjärde Serien.* 1958. Vol. 13. P. 1-340.

- Hultén E.** The distributional conditions of the flora of Beringia // Pacific Basin Biogeography / ed. Gressitt J.L. Honolulu: Bishop Museum Press, 1963. P. 7-22.
- Hultén E.** Outline of history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. N.Y.: Verlag, 1972. 168 p.
- Igarashi Y.** History of Environmental Change in Hokkaido from the Viewpoint of Palynological Research // Biodiversity and Ecology in the Northernmost Japan. Sapporo: Hokkaido Univ. Press, 1993. P. 1-19.
- Igarashi Y.** Quaternary forest and climate history of Hokkaido, Japan, from marine sediments // Quatern. Sci. Rev. 1994. Vol. 13. P. 335-344.
- Igarashi Y.** A lateral climatic reversion in Hokkaido, Northeast Asia, inferred from the *Larix* pollen record // Quatern. Sci. Rev. 1996. Vol. 15. P. 989-995.
- Kaplan J.O.** Geophysical applications of vegetation modelling. PhD Thesis. Lund: Univ. Lund Press, 2001. 386 p.
- Kim S.-D., Kimura M., Yim Y.-J.** Phytosociological studies on the beech (*Fagus multinervis* Nakai) forest and the pine (*Pinus parviflora* S. et Z.) forest of Ulreung Island // Kor. J. Bot. 1986. Vol. 29, N 1. P. 53-65.
- Kira T.A.** Climatological interpretation of Japanese vegetation zones // Vegetation science and environmental protection / eds. Miyawaki A., Tüxen R. Tokyo: Maruzen, 1977. P. 21-30.
- Kolbek J., Jarolímek I., Valachovič M.** Forest vegetation of the Northern Korean peninsula // Forest vegetation of Northeast Asia / eds. Kolbek J. et al. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publishers, 2003. P. 263-361.
- Kremenetski C.V., Sulerzhitsky L.D., Hantemirove R.** Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia // Arct. Alp. Res. 1998. Vol. 30. P. 317-333.
- Krestov P.V., Nakamura Yu.** A phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // Folia Geobot. 2002. Vol. 37, N 4. P. 441-473.
- Krestov P.V., Nakamura Yu.** Climatic controls of forest vegetation distribution in Northeast Asia // Berichte der Reinhold-Tuxen-Gesellschaft. 2007. Vol. 19. P. 131-145.
- Krestov P.V., Nakamura Yu., Omelko A.M.** Vegetation and natural habitats of Kamchatka // Berichte der Reinhold-Tuxen-Gesellschaft. 2008. Vol. 20. P. 195-218.
- Krestov P.V., Song J.-S., Nakamura Yu., Verkholat V.P.** A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia // Phytocoenologia. 2006. Vol. 36, N 1. P. 77-150.
- Kucherov I.B., Daniels F.J.A.** Vegetation of the classes Carici-Kobresietea and Cleistogenetia squarrosae in Central Chukotka // Phytocoenologia. 2005. Vol. 35, N 4. P. 1019-1066.
- Kutzbach J.E., Wright H.E.** Simulation of the climate of 18,000 years BP: Results for the North American/North Atlantic/European sector and comparison with the geologic record of North America // Quatern. Sci. Rev.

1985. Vol. 4. P. 147-187.
- Latham R.E., Ricklefs R.E.** Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* / eds. Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: University of Chicago Press, 1993. P. 294–314.
- Leopold E.B., MacGinitie H.D.** Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains // *Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America* / ed. Graham A. Amsterdam: Elsevier, 1972. P. 147-200.
- Liew P.-M.** Pleistocene cool stages and geological changes in western Taiwan based on palynological study // *Acta Geologica Taiwan*. 1991. Vol. 29. P. 21-32.
- Lin C.-J., Lin Y.-Y., Lin S.-F., Hsieh C.-F., Chiou C.-R.** Preliminary analysis of vegetation diversity in Taiwan – study of altitudinal zones of woody plant communities // *Vegetation mapping series*. 2007. Vol. 9. P. 67-86.
- MacDonald G.M., Edwards T., Moser K., Pienitz R.** Rapid response of treeline vegetation and lakes to past climate warming // *Nature*. 1993. Vol. 361. P. 243-246.
- Miki S.** On the change of flora of Japan since the Upper Pliocene and the floral composition on the present // *J. of Botany*. 1938. Vol. 9, N 2. P. 58-71.
- Miki S.** Remains of *Pinus koraiensis* S. et Z. and associated remains in Japan // *Bot. Mag. Tokyo*. 1956. Vol. 69, N 820. P. 447-454.
- Minato M., Ijiri S.** Japanese Archipelago. Tokyo: Iwanami-shinsho, 1976. 209 p. (In Japanese).
- Miyawaki A., Nakamura Yu.** Überblick über die japanische Vegetation und Flora in der nemoralen und borealen Zone // *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel*. 1988. Bd. 98. S. 100-128.
- Murray D.F.** The role of Arctic refugia in the evolution of the vascular arctic flora – a Beringian perspective // *Evolution Today* / eds. Scudder G.E., Reveal J.L. Pittsburg: Hunt institute, 1981. P. 11-20.
- Murray D.F.** Causes of Arctic plant diversity: origin and evolution // *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences* / eds. Chapin F.S., Körner C. Heidelberg: Springer, 1995. P. 21-32.
- Nakamura Yu., Krestov P.V.** Coniferous forests of the temperate zone of Asia // *Coniferous forests (Ecosystems of the World, 6)* / ed. Andersson F. N.Y.; Paris; London; Brussels et al.: Elsevier Academic Press, 2005. P. 165-220.
- Nakamura Yu., Krestov P.V., Omelko A.M.** Bioclimates and vegetation complexes in the Eastern Asia // *Phytocoenologia*. 2007. Vol. 37. P. 433-460.
- Nakamura Yu., Krestov P.V., Sato K.** Classification of alpine vegetation and its attribute in northern Asia // *The second scientific congress of EAFES «Global Environmental Change and Ecosystems in East Asia»*. Niigata, Japan, 25-28 March 2006. Niigata, 2006. P. 194.
- Nakamura Yu., Yakubov V.V., Krestov P.V.** A phytosociological study of alpine vegetation of Japan and Kamchatka // *Abstracts of the symposium*

- «Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21st century», July 21-25, 2003, Vladivostok, Russia. Vladivostok, 2003. P. 59.
- Olson J.S., Watts J.A., Allinson L.J.** Carbon in Live Vegetation in Major World Ecosystems. Oak Ridge: Oak Ridge National Laboratory, Environmental Sciences Division, 1983. N 1997. 215 p.
- Qian H., Yuan X.-Y., Chou Y.-L.** Forest vegetation of Northeast China // Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht: Kluwer, 2003. P. 181-230.
- Razzhivin V.Yu.** Snowbed vegetation of far northeast Asia // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5, N 6. P. 829-842.
- Ritchie J.C.** Postglacial Vegetation of Canada. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987. 178 p.
- Ritchie J.C.** Aspects of floristic history of Canada // Acta Botanica Fennica. 1992. Vol. 144. P. 81-91.
- Ritchie J.C., Cwynar L.C.** The late-Quaternary vegetation of the north Yukon // Paleocology of Beringia N.Y.: Academic Press, 1982. P. 113-126.
- Rivas-Martínez S., Sánchez-Mata D., Costa M.** North American boreal and western temperate forest vegetation // Itinera Geobotanica. 1999. Vol. 12. P. 5-316.
- Sato K.** Limestone vegetation of the Ohirayama Nature Conservation Area and adjacent area, Southwest Hokkaido – phytosociological study of limestone vegetation of Hokkaido // Conservation reports of the Ohirayama Nature Conservation Area. Sapporo: Env. Agency of Japan, 1987. P. 133-171. (In Japanese).
- Sato K.** Supplementary report on the limestone flora of Mt. Kirigishi, Pref. Sorachi, Hokkaido // J. Hokkai-Gakuen Univ. 1989. N 64. P. 103-109. (In Japanese).
- Sato K.** The vegetation on ultrabasic rock sites of the Apoi mountains, Hokkaido, Japan (I) A history of botanical researches and the present conditions of vegetation in the years of 2001-2002 // J. Hokkai-Gakuen Univ. 2002 a. N 114. P. 53-87. (In Japanese).
- Sato K.** The limestone vegetation of Mt. Kirigishi, Hokkaido, Japan (II) Present condition in the years of 2000 and 2001 // J. Hokkai-Gakuen Univ. 2002 b. N 111. P. 1-39. (In Japanese).
- Sato K.** The vegetation on ultrabasic rock sites of Mt. Horomandake, Hokkaido // J. Hokkai-Gakuen Univ. 2003. N 115. P. 15-43. (In Japanese).
- Sato K.** Geobotanical study on the alpine vegetation of Hokkaido, Japan. Tokyo, 2007. 690 p.
- Semerikova S.A., Semerikov V.L.** The diversity of chloroplast microsatellite loci in Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) and two Far East fir species *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim. and *A. sachalinensis* Fr. Schmidt // Russian J. of Genetics. 2007. Vol. 43, N 12. P. 1373–1381.
- Shackleton N.J.** Oxygen isotopes, ice volume and sea level // Quat. Sci. Rev. 1988. Vol. 6. P. 183-190.
- Shackleton N.J., Opdyke N.D.** Oxygen isotope and paleomagnetic evidence for

- early northern hemisphere glaciation // *Nature*. 1977. Vol. 270. P. 216-219.
- Su H.J.** Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (I): analysis of the variations in climatic factors // *Q. J. Chin. For.* 1984 a. Vol. 17. P. 1-14.
- Su H.J.** Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (II): altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient // *Q. J. Chin. For.* 1984 b. Vol. 17. P. 57-73.
- Taira A.** Formation of Japanese Archipelago. Tokyo: Iwanami-shinsho, 1990. 72 p.
- Tarasov P.E., Volkova V.S., Webb III T., Guiot J., Andreev A.A., Bezusko L.G., Bezusko T.V., Bykova G.V., Dorofeyuk N.I., Kvavadze E.V., Osipova I.M., Panova N.K., Sevastyanov D.V.** Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia // *J. Biogeogr.* 2000. Vol. 27. P. 609-620.
- Tatewaki M.** Distribution of alpine plants in Northern Japan // *Arctic and alpine environment* Bloomington: Indiana Univ. Press, 1967. P. 119-136.
- Thompson R.S., Anderson K.H.** Biomes of western North America at 18,000, 6000 and 0 ¹⁴C yr BP reconstructed from pollen and packrat midden data // *J. Biogeogr.* 2000. Vol. 27. P. 555-584.
- Tiffney B.H.** Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America // *J. Arnold Arb.* 1985. Vol. 66. P. 73-94.
- Tremblay N.O., Schoen D.J.** Molecular phylogeography of *Dryas integrifolia*: glacial refugia and postglacial recolonization // *Mol. Ecol.* 1999. Vol. 8. P. 1187-1198.
- Tsukada M.** Late-Quaternary spruce decline and rise in Japan and Sakhalin // *Bot. Mag. Tokyo.* 1983. Vol. 96. P. 127-133.
- Tsukada M.** A vegetation map of the Japanese Archipelago approximately 20000 years BP // *Jap. J. Ecol.* 1984. Vol. 34. P. 203-208.
- Weider L.J., Hobæk A.** Postglacial dispersal, glacial refugia and clonal structure of Russian/Siberian populations of the arctic *Daphnia pulex* complex // *Heredity.* 1997. Vol. 78. P. 363-372.
- Wigley T.M.L., Jones P.D., Kelly P.M.** Scenario for a warm, high CO₂ world // *Nature.* 1980. Vol. 283. P. 17-21.
- Wolfe J.A.** Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1975. Vol. 62. P. 264-279.
- Wood C.A., Kienle J.** Volcanoes of North America – United States and Canada. N.Y., 1990. 354 p.
- Xiang Q.-Y., Soltis D.E.** Dispersal-vicariance analyses of intercontinental disjuncts: historical biogeographical implications for angiosperms in the Northern Hemisphere // *Int. J. Plant Sci.* 2001. Vol. 162. P. 26-39.
- Yurtsev B.A.** Floristic division of the Arctic // *J. Veget. Sci.* 1994. Vol. 5, N 6. P. 765-776.