

На правах рукописи

Крестов Павел Витальевич



**РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ
И ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЛИНИИ
СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

03.00.05 – ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Владивосток - 2006

Работа выполнена в лаборатории геоботаники Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, с.н.с. Кожевников Андрей Евгеньевич
доктор биологических наук, проф. Шлотгауэр Светлана Дмитриевна
доктор биологических наук, с.н.с. Назимова Дина Ивановна

Ведущая организация:

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН

Защита состоится **25 октября 2006 года в 10:00** в конференц-зале БПИ ДВО РАН на заседании диссертационного совета Д 005.003.02 при Биолого-почвенном институте ДВО РАН по адресу: 690022, Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159. Факс: (4232) 310193.

С диссертацией можно ознакомиться
в Центральной научной библиотеке ДВО РАН

Автореферат разослан 30 июля 2006 года

Ученый секретарь диссертационного совета

доктор биологических наук



В.Ю. Баркалов

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Исследование организации растительного покрова на больших пространствах – один из фундаментальных аспектов экологии и биогеографии и ключ к разгадке современных и исторических процессов во флоре и растительности. Для понимания организации и движущих сил развития растительного покрова важно выявление закономерностей распределения его основных подразделений и выяснение их связей как с факторами абиотической среды, так и с качеством биологической информации, аккумулированной в разные эпохи исторического развития.

Наиболее распространенным методическим приемом исследования современной организации биоты в фитогеографии является анализ и сравнение флор и растительных комплексов различных регионов. Традиционно к решению таких задач подходили с позиций ботанико-географического районирования. При всей операциональности и логичности разработанных в России широкомасштабных схем (Геоботаническое..., 1947; Колесников, 1961; Шумилова, 1962; Тахтаджян, 1978; см. также Огуреева, 1991), они являются в значительной степени субъективным взглядом на результат длительных и глубоких процессов, происходящих на уровне флор и растительных комплексов в определенных условиях абиотической среды. Основным методом их построения были экспертные выбор и оценка детерминирующих факторов, а основным методом анализа был дедуктивный метод. Следствием этого является множественность фитогеографических решений, проявляющаяся в несовпадении главных границ и различной интерпретации фитохорий. С появлением возможностей обрабатывать большие массивы данных появился инструмент, позволяющий сделать районирование более объективным.

Объективизация районирования необходима при решении ряда прикладных и фундаментальных задач. Взаимоотношение климата и растительного покрова – одна из комплексных современных проблем экологии и эволюции биоты. Решение данной проблемы дает важный, базовый компонент методологий многих дисциплин, объекты которых, так или иначе, связаны с растительным покровом. В течение последних десятилетий был предложен ряд сценариев развития биоты при прогнозируемых климатических трендах (Love, Henderson-Sellers, 1994; Tchebakova et al., 1995; Haxeltine, Prentice, 1996; Neilson, 1998, Walther et al., 2002 и др.). Однако выбор ограниченного числа объектов либо функциональных характеристик биоты, с одной стороны, и упрощенное представление о климатической зональности, с другой стороны, вкладывают значительную ошибку в разработанные сценарии. Прогнозные оценки растительного покрова и активно развивающаяся отрасль моделирования отношений биоты и среды требуют корректной формализации различно организованных компонентов биоты, одним из ключевых компонентов которых является растительный покров.

Объектом исследований является растительный покров северной Пацифики – части суши в пределах арктической и бореальной зон, а также северной

и средней подзон умеренной зоны к северу от 35°с.ш., находящейся под влиянием Тихого океана.

Цель работы: на основе современных флористических, экологических и фитосоциологических данных показать основные закономерности распределения растительного покрова северной Пацифики, обосновать основные фитогеографические рубежи.

Задачи:

- 1) проанализировать разнообразие региональных климатов северной Пацифики;
- 2) провести сравнение региональных флор;
- 3) разработать фитосоциологическую классификацию зональной растительности региона;
- 4) установить географические и биоклиматические ареалы фитосоциологических единиц и провести их сравнительный анализ;
- 5) обосновать наличие и значимость фитогеографических рубежей в северной Пацифике;
- 6) проанализировать историческую динамику фитогеографических линий.

Основные положения, выносимые на защиту:

- 1) классификация биоклиматов северной Пацифики;
- 2) система синтаксонов зональной растительности северной Пацифики;
- 3) синтаксоны растительности зональных местообитаний являются надежными индикаторами зональности, секторности и высотной поясности растительного покрова на региональном уровне;
- 4) основные рубежи фитогеографической зональности и секторности есть результирующие трех разновременных процессов: а) флорогенеза как функции исторических климатических смен и смен флористических комплексов; б) современной растительности как функции современного биоклимата, геоморфологии и современной флоры и в) уровня специализации флоро-ценотических комплексов, отражающих способность растительности переживать неблагоприятные климатические ситуации в рефугиумах.

Материалы. Научные достижения диссертации и выводы основываются на материалах, включающих около 3500 геоботанических описаний, выполненных лично автором в ходе полевых работ в Приморском (1991-2005) и Хабаровском (1996-2005) краях, в Еврейской автономной (2001-2004), Амурской (2004), Сахалинской (1999, 2001-2002), Камчатской (1995-2004), Магаданской (1999) областях, в республике Саха-Якутия (2005), а также на западе США и Канады (1997-1999), в Корее (2002) и Японии (2004-2006).

Научная новизна: 1) впервые для северо-восточной Азии разработана эколого-флористическая классификация зональных сообществ, проведен анализ ареалов типов растительных сообществ и сравнение зональных растительных комплексов для всей территории северной Пацифики; 2) впервые проведено сравнение североазиатских и западносевероамериканских региональных флор на основе полных видовых списков; 3) впервые проанализированы основные фитогеографические линии, полученные на основе флористического и

ценотического подходов, обоснован уровень значимости линий с позиций флористического и ценотического подходов.

Практическое значение работы. Результаты исследований могут быть использованы в оценках биоразнообразия сосудистых растений различных районов северной Пацифики, в прогнозном моделировании развития растительного покрова в изменяющемся климате, в чтении курсов лекций по геоботанике, сравнительной флористике, фитогеографии в университетах. Результаты исследований используются в различных областях природопользования: 1) разработаны (Крестов, Верхолат, 2003) и утверждены в качестве дополнения к существующим нормативам по выделению особо защитных участков леса "Методические указания по выделению особо защитных участков леса в местах обитания и распространения редких и охраняемых видов животных и растений, а также ценных промысловых животных в лесах юга Дальнего Востока" (совместно с сотрудниками ДальНИИЛХ, ТИГ ДВО РАН, WWF); 2) разработаны и используются министерством лесов Британской Колумбии модели роста (Chen et al., 2002; Nigh et al., 2002a, b) и основанные на эколого-климатических переменных прогнозные модели продуктивности насаждений осины и черной ели (Krestov et al., 2000a, b; Klinka et al., 2002).

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на XX Congress of IUFRO, Tampere, Finland (1995), 41st IAVS symposium, Nagano, Japan (2000), 2 международном симпозиуме по информационным и телекоммуникационным ресурсам в зоологии и ботанике, Санкт-Петербург, Россия (2001), 3 международном форуме по проблемам науки, техники и образования, Москва (2001), VIII Congress of INTECOL, Seoul, Rep. Korea (2002), международном симпозиуме по фитогеографии северо-восточной Азии, Владивосток (2003), 51 Annual Congress of Japan Ecological Society, Kushiro, Japan (2004), XVII International Botanical Congress, Vienna, Austria (2005), 2nd Congress of the East Asian Federation for Ecological Studies, Niigata, Japan (2006); на региональных конференциях и симпозиумах в Санкт-Петербурге, Москве, Новосибирске, Хабаровске, Владивостоке; на научных семинарах University of British Columbia (Vancouver, Canada, 1997-1999), Victoria University (Victoria, Canada, 1999), Utsunomiya University (Utsunomiya, Japan, 2005), Tokyo University of Agriculture (Tokyo, Japan, 2006), Ботанического института РАН (Санкт-Петербург, 2001, 2003), Биолого-почвенного института ДВО РАН (1995-2005); на Комаровских чтениях (2003) и на заседаниях Приморского отделения Русского Ботанического общества (1995-2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 63 работы.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы (глава 1), объектов и методов (глава 2), результатов и обсуждения (главы 3-7) и выводов. Материалы диссертации изложены на 424 страницах и проиллюстрированы 51 рисунком и 20 таблицами. Список литературы включает 616 источников, в т.ч. 328 – иностранных.

Благодарности. Исследования стали возможны, благодаря финансовой поддержке исследований Биолого-почвенным институтом ДВО РАН, РФФИ (гранты 01-04-48593, 01-04-63024, 02-04-63096, 03-04-58025, 03-04-63168, 04-

04-48523, 04-04-63071, 05-04-58551, 05-04-63043, 06-04-63005). Полевые работы на Камчатке и Курилах в 1995-1996, 1999-2001 годах стали возможны, благодаря участию в серии проектов РФФИ под руководством С.Ю. Гришина, в Канаде – благодаря проф. К. Klinka и финансовой поддержке отделения лесных наук университета Британской Колумбии; в Японии – благодаря проф. Y. Nakamura и финансовой поддержке Японско-Российского фонда обменов (JREX). За обсуждение самых разнообразных проблем, связанных с организацией растительного покрова северной Пацифики, за критику, за поддержку автор глубоко признателен В.Ю. Баркалову, А.В. Беликович, А.В. Галанину, Н.Б. Ермакову, А.Е. Кожевникову, А.Г. Крылову, Ю.И. Манько, С.В. Осипову, Н.С. Пробатовой, В.А. Розенбергу, И.Н. Сафроновой, С.С. Харкевичу, Б.А. Юрцеву, В.В. Якубову, Е.О. Вох, S.W. Breckle, K. Dierßen, K. Fujiwara, K. Klinka, J. Kolbek, A. Miyawaki, Y. Nakamura, K. Ohno, R. Pott, H. Qian, S. Rivas-Martínez, K. Sato, J.-S. Song.

1. Состояние флористических, фитосоциологических и фитогеографических исследований в северной Пацифике

Процесс изучения растительного покрова по обе стороны Пацифики, начатый в 18 веке, в настоящее время продолжается с большой интенсивностью. В главе приводится обзор основных направлений исследований. Анализ знаний о растительном покрове северной Пацифики показывает, что фитогеографические исследования в северо-восточной Азии в настоящее время развиваются в основном национальными школами на основе разных, подчас контрастных, подходов. В понимании закономерностей растительного покрова Азии и Северной Америки существуют очень большие разногласия, связанные с базированием на принципиально различных методологиях.

Прогресс в широкомасштабных исследованиях взаимодействий растительного покрова и климата северной Пацифики связан, прежде всего, с: 1) детализацией биоклиматического районирования; 2) разработкой единой сбалансированной иерархической системы синтаксонов растительности; 3) определением эколого-климатических ареалов единиц растительности; 4) интегрированием знаний о флоре и ее развитии и объяснением разнообразия растительности с позиций флорогенеза; 5) созданием концепции районирования, базирующегося на растительности как индикаторе текущих климатических условий, флоре как информационной составляющей растительного покрова и топографии как факторе локальных вариаций климата.

2. Районы исследования, материал и методы

В результате 15-летних полевых исследований в ключевых районах северной Пацифики (рис. 1) были получены оригинальные данные о растительном покрове. Все обобщения выполнялись на основе сопряженных баз данных по климату, флоре и растительности, включающих как оригинальный материал, так и опубликованные данные, полнота и возможность использования которых в фитогеографических сравнениях тщательно проверялись.

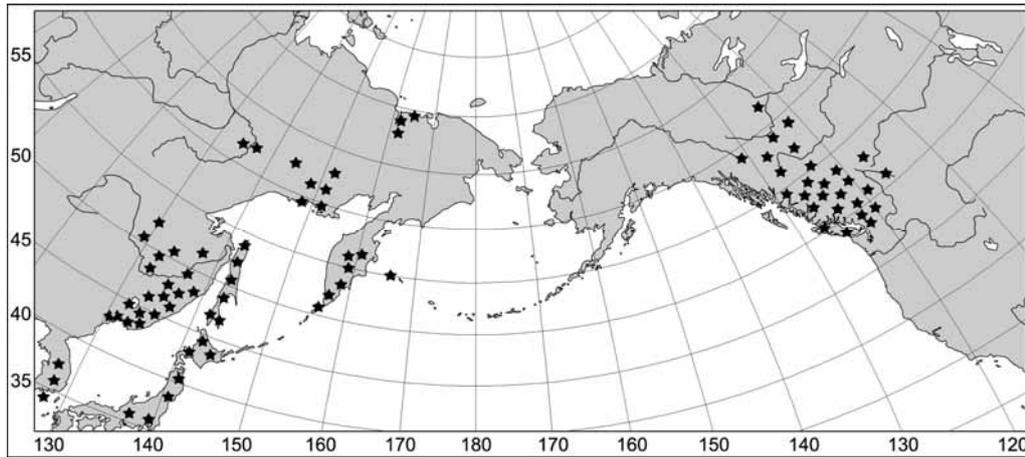


Рис. 1. Регион северная Пацифика и районы детальных геоботанических исследований автора.

Климатические данные и их анализ. Климатическая база данных сформирована на основе литературных источников и включает данные 1800 станций северной Пацифики по важнейшим составляющим климата: тепловому режиму и влагообеспеченности. Выявление разнообразия биоклиматов проводилось согласно подходов S. Rivas-Martínez et al. (1999). Биоклиматы определялись с использованием следующих параметров: среднегодовая и среднемесячная температура; средняя, средняя минимальная и максимальная температуры самого холодного и самого теплого месяца года; среднегодовое и среднемесячное количество осадков; суммы летних и зимних осадков; сумма среднемесячных положительных температур; сумма среднемесячных температур 3 летних месяцев; индекс континентальности; омбротермический индекс года, 2 самых теплых и 2 самых сухих летних месяцев; сумма осадков 4 самых теплых месяцев года, а также 4 предшествующих и последующих месяцев; индекс увлажнения и др. Приведенные параметры были рассчитаны для каждой из 780 климатических станций Азии и для 1020 станций запада Северной Америки.

Основу флористического блока работы составляет оригинальная база данных флоры северной Пацифики, включающая 41000 названий сосудистых растений и информацию по распространению и жизненным формам более 22000 таксонов видового и внутривидовых рангов. Основными источниками таксономической и географической информации стали "Флора СССР" (1935-1964), "Сосудистые растения советского Дальнего Востока" (1985-1996), "Флора Сибири" (1988-1997), "Сосудистые растения России и сопредельных государств" (Черепанов, 1995), "Flora Republicae Popularis Sinicae" (Anonymus, 1959-1998), "Flora of China" (Wu, Raven, 1994-2005), "Seed Plants of China" (Wu, Ding, 1999), "Clavis Plantarum Chinae Boreali-Orientalis" (Fu, 1995), "Flora of Xizangica" (Wu, 1983-1987), "Flora of Japan" (Iwatsuki et al., 1993-2006), "Checklist of Higher Plants in Hokkaido" (Ito, Hinoma, 1985), "Illustrated Flora of Korea" (Lee, 1980), "Dictionary of Plant Names" (Ri, Hoang, 1984), "Lineamenta Florae Koreae" (Lee, 1996), "Определитель сосудистых растений Монголии" (Грубов, 1982), "Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения)" (Губанов, 1996), "A synonymized checklist of the vascular flora of the United

States, Canada and Greenland" (Kartesz, 1994, 1999), "Flora of North America" (1993-2006), а также региональные определители Дальнего Востока, Аляски, Юкона, Британской Колумбии, Альберты. База также включает данные из большого числа источников, включая журнальные статьи, монографии, списки видов и региональные флоры, имеющие отношение к северной Пацифике. Для географической привязки видов использовались схемы флористического районирования. Вся территория северной Азии включает 70 районов, а северо-западной Северной Америки – 25 районов.

Фитосоциологические данные и их анализ. База данных сформирована в результате экспедиционных работ и включает более 3500 оригинальных геоботанических описаний и около 1500 описаний из опубликованных источников, фитоценариев отечественных и зарубежных организаций. Вовлеченные в анализ геоботанические описания отражают разнообразие основных типов растительности на территории северной Пацифики. В качестве операционной среды базы данных используется Turboveg 3.3 (Hennekens, Schamanee, 2001). Фитосоциологическая классификация осуществлена по методу J. Braun-Blanquet (1964). Диагностические таблицы построены с помощью программы JUICE 6.3 (Tychý, 2002). Для ординации выделенных единиц растительности на основе полной диагностической таблицы использовался ненаправленный корреспондентный анализ (DCA) (Hill, Gauch, 1980). Географический анализ ценофлор осуществлялся путем анализа распространения каждого вида ценофлоры по флористическим районам северной Азии и Северной Америки и построением градиентных аккумулятивных ареалов.

3. Основные понятия и подходы к исследованию

Особое место в многообразии фитогеографических задач занимают проблемы определения факторов, оказывающих решающее влияние на распределение растительного покрова и формирование его пространственной структуры (Назимова и др., 2003). Наиболее близкое нашим взглядам определение растительного покрова как совокупности особей растений на определенной территории, дано Б.А. Юрцевым (1987, 1988) и А.В. Галаниным (1989).

В отечественных науках о растительном покрове утвердилась традиция четкого разграничения флористического и геоботанического районирования (Огуреева, 1991). При всей последовательности изложения принципов выделения единиц районирования исключительно мало внимания уделялось как методам определения и обоснования границ между единицами районирования, так и исследованию их природы. При всей кажущейся безнадежности установления границ в континуальном растительном покрове, наиболее взвешенный подход к решению данной проблемы с 1930 годов использовался в японской биогеографической литературе (Miyabe, Tatewaki, 1937). Для выражения наиболее резкой части градиентов континуума эти авторы использовали понятие фитогеографической линии.

Фитогеографические линии – естественные рубежи экотонной природы, разделяющие регионы, историческое развитие растительного покрова которых

привело к его дифференциации в результате выработки биологических и ценологических адаптаций к различиям климатических режимов. В методологическом плане концепция фитогеографических линий представляется нам связующей для разработанных систем флористического и геоботанического районирования, сравнительной флористики, географии растительности и долговременной динамики растительного покрова.

Исследования биоклиматических закономерностей распределения растительности и проявляемых ей свойств показывают исключительно важную роль широкого спектра факторов, компенсирующих дефицит климатических ресурсов в неблагоприятных условиях. Поэтому использование растительности как индикатора биоклимата возможно только на местообитаниях, главным фактором, определяющим облик растительности которых, является климат, и при этом не выражены локально действующие факторы, удовлетворяющие физиологические потребности растений в условиях дефицита климатического ресурса. Данным требованиям соответствует концепция зональных местообитаний (Krajina, 1960; Pojar et al., 1991; Осипов, 2006), ведущая начало от понятия "плакор" (Высоцкий, 1909), получившего развитие в многочисленных фитогеографических работах. Главным методом установления положения климатически обусловленной фитогеографической линии является разделение территорий, растительность которых на зональных местообитаниях представлена разными одноуровневыми синтаксонами в смысле J. Braun-Blanquet (1964).

4. Биоклиматические единицы и их иерархия

На основе анализа климатических данных с использованием алгоритма S. Rivas-Martínez et al. (1999) для северной Пацифики разработана схема биоклиматического районирования (рис. 2). Североамериканская часть северной

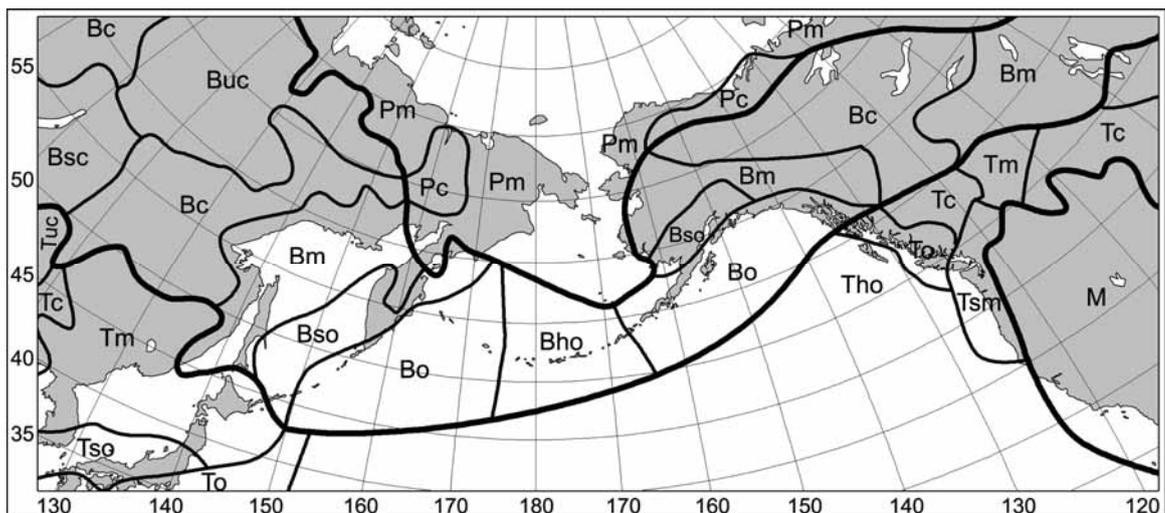


Рис. 2. Биоклиматическое районирование северной Пацифики. Названия биоклиматов складываются из названия макробиоклимата и спецификации по секторам континентальности. Макробиоклиматы: P – полярный, B – бореальный, T – умеренный, M – средиземноморский; сектора континентальности: ho – гиперокеанический, o – океанический, so – субокеанический, m – приморский, sm – субсредиземноморский, sc – субконтинентальный, c – континентальный, uc – ультраконтинентальный.

Пацифики, в сравнении с северо-восточной Азией, характеризуется бóльшим количеством осадков и значительно более резким градиентом континентальности. Высокие зимние температуры способствуют проникновению представителей Калифорнийской умеренной флоры далеко на север как в океанических (до южной Аляски), так и в континентальных районах.

Северо-восточная Азия характеризуется более широким градиентом континентальности с центром в районе Оймякона, более продолжительным периодом с негативными температурами, что препятствует миграционным процессам представителей умеренной флоры на север, а также выраженным периодом дефицита влаги на обширных пространствах.

5. Флористические соотношения в северной Пацифике

Сравнительный анализ флоры методом дифференцирующих родов (Крестов, 2005) позволил установить группы сходных районов, характеризующихся максимально возможным числом диагностических таксонов. Кластеризация методом J.H. Ward (рис. 3) отражает иерархическую систему фитохорологических единиц рангов флористических областей, подобластей и провинций. Ниже приводится список выделенных хорологических единиц. Символы означают: \neq – несоответствие, $=$ – соответствие, \sim – частичное соответствие единицам флористического районирования А.Л. Тахтаджяна (1978). Полученные фитохории уровня провинций и областей показаны на схеме (рис. 4).

В: Циркумбореальная область (\sim)

ВN: Северобореальная подобласть

В-SA: Аркто-бореальная провинция (\neq)

В-AB: Азиатская бореальная провинция (\neq)

В-SB: Канадская бореальная провинция (\sim)

В-ES: Евро-Сибирская провинция (\neq)

BS: Южнобореальная азиатская подобласть

В-AS: Горная Южносибирская провинция (\neq)

I: Ирано-Туранская область (\sim)

SM: Южномонгольская подобласть

I-SM: Южномонгольская провинция (\neq)

T: Восточно-Азиатская область (\sim)

T-EA: Маньчжуро-Хоккайдская провинция (\neq)

R: Область Скалистых гор ($=$)

R-S: Североамериканская притихоокеанская провинция (\sim)

R-T: Провинция Скалистых Гор ($=$)

K: Калифорнийская область ($=$ Мадреанская область)

K-G: Провинция Большого бассейна ($=$)

K-K: Калифорнийская провинция ($=$)

Изменение флоры в северной Пацифике носит постепенный характер, причем практически все более северные флоры на родовом уровне являются

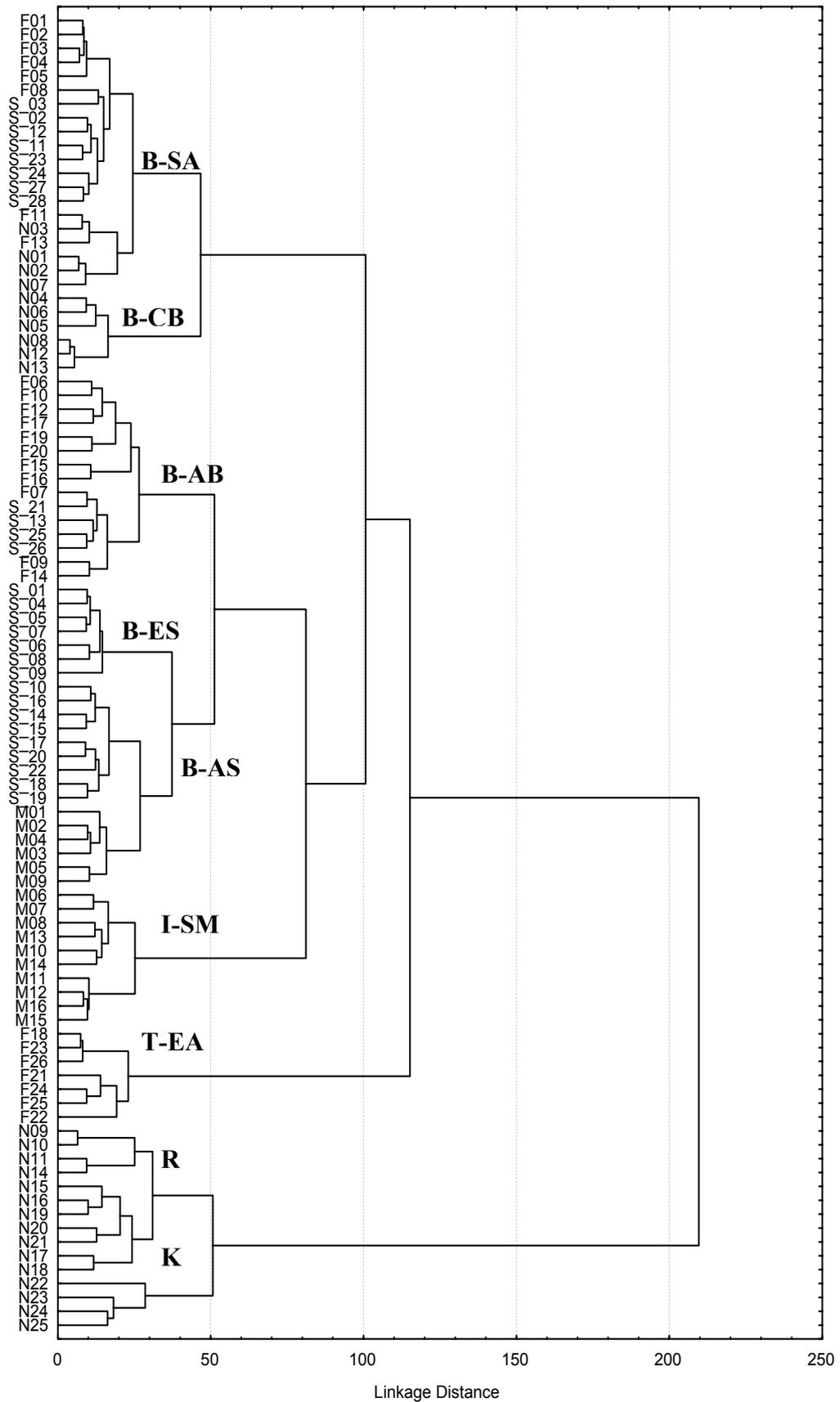


Рис. 3. Дендрограмма сходства 95 флористических районов северной Пацифики. Дистанции рассчитаны методом многомерного неметрического шкалирования (NMDS) на основе индексов сходства Сёренсена.

частями более южных флор. Анализ широтного флористического градиента в Восточной Азии между 10° и 75°с.ш. (Qian et al., 2003b; Крестов, 2005) показал, что более чем 75% родов в широтах севернее 60° встречаются также южнее 30°с.ш. Наиболее резкие изменения в градиенте происходят на широтах 35-40°с.ш., где из флоры выпадает большое число субтропических и тропических родов, а северные границы ареалов *Magnolia* и *Lindera* совпадают с данной границей (исключение – океанические районы). Севернее 40°с.ш. флора в значительной степени обедняется, а на смену субтропическим родам с относительно узкими ареалами приходят *Abies*, *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix* и подобные им роды, распространенные во всех долготных секторах умеренной и бореальной зон.

Сравнительный анализ современных флористических комплексов провинций с помощью мер включений (Семкин, 1987) в целом подтверждает мнение, что флорогенез в обеих частях северной Пацифики был сопряжен с вымиранием или смещением к югу неадаптированных к холоду таксонов в высоких широтах и освобождением ниш для холодоустойчивых видов бореотропичес-

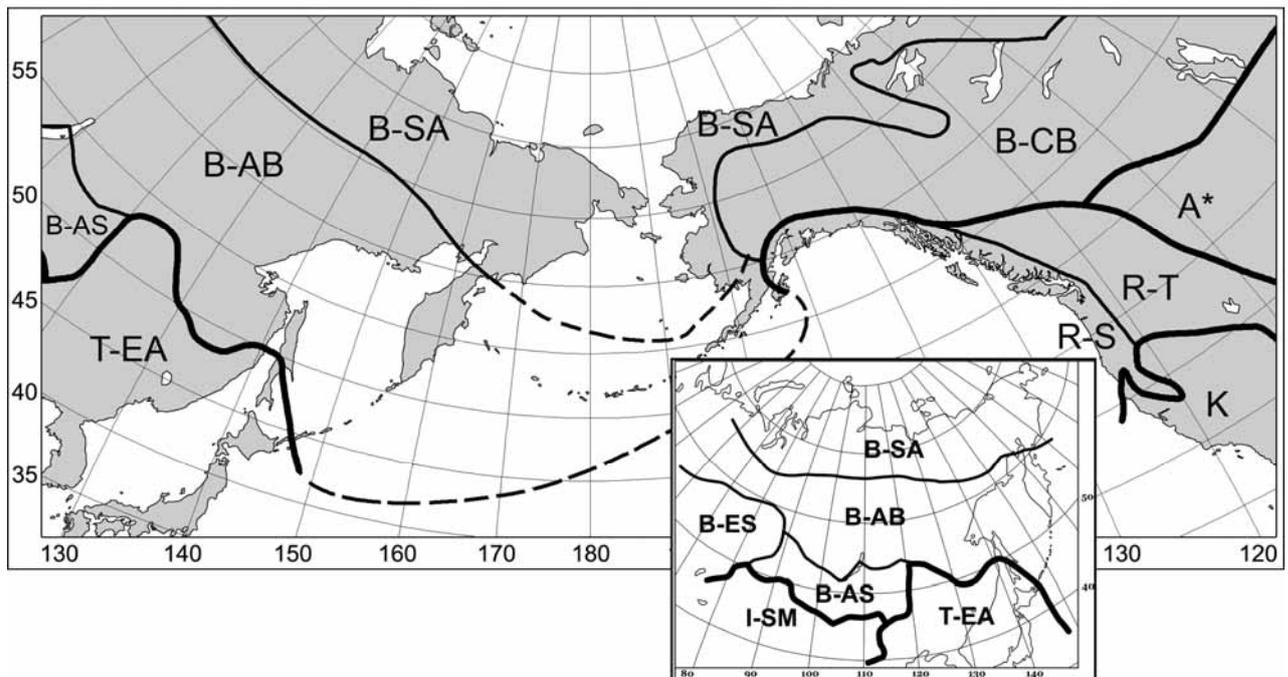


Рис. 4. Флористические провинции и области северо-восточной Азии (Крестов, 2005, см. врезку) и северо-западной Северной Америки (Тахтаджян, 1978). Обозначения в списке единиц флористического районирования на стр. 87. Границы областей – жирные линии, провинций – тонкие линии.

кой флоры и для новых видов (Leopold, MacGinitie, 1972; Wolfe, 1975; Tiffney, 1985; Xiang, Soltis, 2001) во время похолодания в третичном периоде. И в Азии, и в Северной Америке располагающиеся южнее провинции включают большую часть родов северных провинций (рис. 5А, Б). При относительно слабом сходстве провинциальных флор северной Азии и северо-западной Северной Америки на видовом уровне, имеет место существенное сходство на родо-

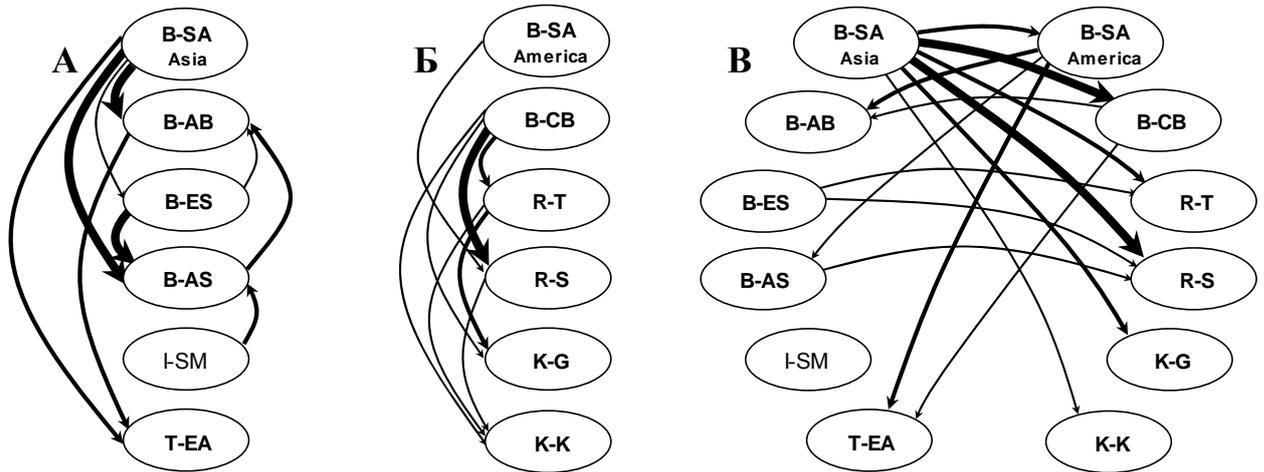


Рис. 5. Ориентированные графы мер включения родов провинциальных флор северо-восточной Азии (А) и северо-западной Северной Америки (Б), а также включения провинциальных флор северо-восточной Азии во флоры северо-западной Северной Америки и *vice versa* (В). Тонкие линии на рис. А и Б – меры включения больше 0.8, на рис. В – >0.6 ; средние линии на рис. А и Б – >0.85 , на рис. В – >0.65 ; толстые линии на рис. А и Б – >0.9 , на рис. В – >0.7 .

вом уровне, причем немалая роль принадлежит эндемичным дальневосточно-(восточноазиатско-) западносевероамериканским родам (рис. 5В).

6. Растительность северной Пацифики

В результате классификации зональной и близкой к зональной растительности северной Пацифики, изложенной в серии наших работ (Krestov et al. 2000a, b; Krestov, Nakamura, 2002; Krestov, 2003; Крестов и др. 2003; Nakamura, Krestov, 2003, 2005; Крестов, 2004, Krestov et al., 2006a, b¹), сообщества распределены в 138 ассоциаций, 6 подсоюзов, 39 союзов, 19 порядков и 8 классов. Для кодирования ассоциаций в тексте и таблицах использована сквозная нумерация; единицы высших рангов кодируются как: I – класс, I-A – порядок, I-A-I – союз. Ниже приводится продромус синтаксонов северной Пацифики, звездочкой обозначены синтаксоны, не характеризующиеся в данной работе:

Класс

Порядок

Союз

Ассоциации

*I. Loiseleurio-Vaccinietea Egger 1952

*I-A. Arcterictalia Suzuki-Tokio et Umezu 1964

*II. Phyllodoco-Harrimanelletea Knapp 1954

¹ Синтаксоны лиственничных лесов описаны в работе "A phytosociological study of Larix gmelinii forests of Northeast Asia" (Krestov et al., 2006b), которая принята к печати редколлегией журнала "Folia Geobotanica", авторы синтаксонов указаны в соответствии с данной работой с пометкой "b" у года описания синтаксона.

- *II-A. Harrimanelletalia Knapp 1954
- *II-B. Geetalia pentapetali Miyawaki et al. 1968
- *III. Dicrocentro-Stellarietea nipponicae Ohba 1969
 - *III-A. Minuartietalia verna-japonicae Ohba 1968
 - *III-B. Saxifrago-Cardaminetalia nipponicae Ohba 1969
- *IV. Carici-Kobresietea bellardii Ohba 1974
 - *IV-A. Caricetalia tenuiformis Ohba 1968
 - *IV-B. Kobresio-Dryadetalia Ohba 1974
- V. Larici-Betuletea glanduloso-divaricatae prov.
 - V-A. Larici cajanderi-Betuletalia divaricatae Krestov 2006b
 - V-A-I. Larici gmelinii-Betulion divaricatae Krestov 2006b
 1. Flavocetrario cuculatae-Betuletum divaricatae Krestov 2006b; 2. Salici krylovii-Laricetum gmelinii Krestov 2006b; 3. Larici gmelinii-Pinetum pumilae Krestov 2006b; 4. Aconogonono ajanensi-Pinetum pumilae Krestov 2006b
 - V-B. Vaccinio-Pinetalia pumilae Suzuki-Tokio 1964
 - V-B-I. Vaccinio-Pinion pumilae Suzuki-Tokio 1964
 5. Vaccinio-Pinetum pumilae Maeda et Shimazaki 1951; 6. Ledo decumbentis-Pinetum pumilae Kobayashi 1971
 - V-C. Ledo decumbentis-Betuletalia glandulosae Rivas-Martínez et al. 1999
 - V-C-I. Salici pulchrae-Betulion glandulosae Rivas-Martínez et al. 1999
 7. Salici barclayi-Betuletum glandulosae Rivas-Martínez et al. 1999; 8. Vaccinio microphylli-Betuletum glandulosae Rivas-Martínez et al. 1999; 9. Salici pulchrae-Betuletum exilis Rivas-Martínez et al. 1999
- VI. Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939
 - VI-A. Lathyro humilis-Laricetalia cajanderi Ermakov et al. 2002
 - VI-A-I. Aulacomnio acuminati-Laricion cajanderi Ermakov et al. 2002
 10. Aquilegio parviflorae-Laricetum cajanderi Ermakov et al. 2002
 - VI-B. Ledo palustris-Laricetalia cajanderi Ermakov 2004
 - VI-B-I. Ledo palustris-Laricion cajanderi Ermakov 2004
 11. Chamaedaphno calyculatae-Laricetum gmelinii Krestov 2006b; 12. Ledo palustris-Laricetum cajanderi Ermakov et al. 2002
 - VI-B-II. Rhododendro aurei-Laricion dahuricae Krestov et al. 2006b
 13. Sanguisorbo stipulaceae-Laricetum dahuricae Krestov et Osipov 2006b; 14. Rhododendro aurei-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002
 - VI-C. Abieti-Piceetalia jezoensis Miyawaki, Ohba et Okuda 1968
 - VI-C-I. Pino pumilae-Piceion jezoensis Krestov et Nakamura 2002
 15. Vaccinio vitis-idaeae-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002; 16. Moneseto uniflorae-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002; 17. Saussureo amurensi-Laricetum gmelinii Krestov 2006b; 18. Duschekio fruticosae-Laricetum gmelinii Pestryakov ex Krestov 2006b; 19. Geranio erianthi-Laricetum gmelinii Krestov 2006b; 20. Junipero sibiricae-Laricetum gmelinii Krestov 2006b; 21. Goodyero repentis-Laricetum gmelinii Krestov 2006b; 22. Populi suaveolentis-Laricetum gmelinii Krestov 2006b
 - VI-C-II. Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis Song 1991
 23. Swido albae-Piceetum obovatae Krestov et Nakamura 2002; 24. Oplopanaco elati-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002; 25. Philadelpho tenuifolii-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002; 26. Aceri tegmentosae-Larice-

- tum gmelinii Krestov et al. 2006; **27.** Rhododendro mucronulati-Laricetum gmelinii Krestov 2006b; **28.** Filipendulo palmatae-Laricetum gmelinii Krestov 2006b
- VI-C-III. Piceion jezoensis Suzuki-Tokio ex Jinno et Suzuki 1973
- 29.** Anaphalido margaritaceae-Laricetum gmelinii Krestov 2006b; **30.** Piceo jezoensis-Abietetum sachalinensis Ohba ex Nakamura 1988; **31.** Asaro heterotropidis-Abietetum sachalinensis Krestov et Nakamura 2002; **32.** Weigelo middendorffianae-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002; **33.** Piceetum glehnii Suzuki-Tokio ex Nakamura 1988; **34.** Lysichito camtschatcense-Piceetum glehnii Krestov et Nakamura 2002; **35.** Vaccinio ovalifoliae-Laricetum gmelinii Krestov 2006b
- VI-C-IV. Abietion koreanae Song 1991
- 36.** Saso-Abietetum koreanae Song 1991; **37.** Betulo saitoanae-Abietetum koreanae Song 1991
- VI-C-V. Abietion mariesii Suzuki-Tokio 1954
- 38.** Abietetum veitchio-mariesii Maeda et Shimazaki 1951; **39.** Abietetum mariesii Horikawa ex Suzuki-Tokio 1954; **40.** Abietetum veitchii Yamanaka 1959
- VII. Betulo ermanii-Ranunculetea acris Suzuki-Tokio 1964
- VII-A. Betuletalia ermanii Krestov et al. prov.
- VII-A-I. Pino pumilae-Betulion ermanii Krestov et al. prov
- 41.** Salici arcticae-Betuletum ermanii Krestov et al. prov; **42.** Equiseto hyemali-Betuletum ermanii Krestov et al. prov; **43.** Geranio erianthi-Betuletum ermanii Krestov et al. prov; **44.** Corno suecici-Betuletum ermanii Krestov et al. prov
- VII-A-II. Artemisio opulentae-Betulion ermanii Krestov et al. prov
- 45.** Artemisio opulentae-Betuletum ermanii Krestov et al. prov; **46.** Lilio debili-Betuletum ermanii Krestov et al. prov
- VII-B. Streptopo-Alnetalia maximowiczii Ohba 1973
- VII-B-I. Athyrio brevifrontis-Weigelion middendorffianae Ohba 1973
- 47.** Weigelo middendorffii-Betuletum ermanii Nakamura 1988; **48.** Angelico kawakamii-Betuletum ermanii Ohba 1973
- * VII-C. Trollio-Ranunculetalia acris japonici Ohba 1973
- VIII. Linnaeo americanae-Piceetea marianae Rivas-Martínez et al. 1999
- VIII-A. Gaultherio-Piceetalia Br.-Bl., Sissingh et Vlieger ex Lavoie 1968
- VIII-A-I. Pinion banksianae Lavoie 1968
- 49.** Oryzopsio asperifoliae-Pinetum banksianae Looman ex Rivas-Martínez et al. 1999
- VIII-A-II. Gaultherio procumbentis-Piceion glaucae Peinado et al. 1998
- 50.** Mertensio paniculatae-Abietetum balsameae Rivas-Martínez et al. 1999
- VIII-A-III. Ledo decumbentis-Piceion marianae Peinado et al. 1998
- 51.** Rubo chamaemori-Piceetum marianae Peinado et al. 1998; **52.** Piceetum glauco-marianae Peinado et al. 1998; **53.** Hypno procerrimi-Piceetum glaucae Hoefs et al. ex Peinado et al. 1998; **54.** Pulsatillo multifidae-Pinetum latifoliae Lausi et Nimis in Peinado et al. 1998
- VIII-B. Betulo papyriferae-Populetalia tremuloidis Rivas-Martínez et al. 1999
- VIII-B-I. Betulo neoalaskanae-Populion tremuloidis Rivas-Martínez et al. 1999
- 55.** Roso sayi-Populetum tremuloidis Lausi & Nimis ex Peinado et al. 1998; **56.** Piceo glaucae-Betuletum neoalaskanae Peinado et al. 1998; **57.** Piceo glaucae-Betuletum kenaicae Peinado et al. 1998; **58.** Spiraeo lucidae-Populetum balsami-

- ferae Rivas-Martínez et al. 1999; **59.** *Symphoricarpo utahensis*-*Populetum tremuloidis* Rivas-Martínez et al. 1999
- IX. *Quercu mongolicae*-*Betuletea davuricae* Ermakov et Petelin 1997
- IX-A. *Quercu mongolicae*-*Betuletalia davuricae* Ermakov 1997
- IX-A-I. *Kitagawio terebinthaceae*-*Betulion davuricae* Ermakov 1997
- 60.** *Artemisio desertori*-*Betuletum davuricae* Ermakov 1997; **61.** *Geranio davuricae*-*Betuletum davuricae* Ermakov 1997; **62.** *Carici vanheurckii*-*Betuletum davuricae* Ermakov et Petelin 1997; **63.** *Galatello davuricae*-*Betuletum platyphyllae* Ermakov 2000; **64.** *Oxytropido myriophyllae*-*Pinetum sylvestris* Ermakov 2000; **65.** *Bromopsido pumpellianae*-*Pinetum sylvestris* Ermakov 2000
- IX-A-II. *Ligulario fischeri*-*Betulion davuricae* Ermakov et Petelin 1997
- 66.** *Veronicastro sibirici*-*Betuletum davuricae* Ermakov 1997; **67.** *Geranio vlassoviani*-*Laricetum gmelinii* Ermakov 1997; **68.** *Aquilegio parviflorae*-*Quercetum mongolicae* Ermakov et Petelin 1997
- IX-B. *Lespedezo bicoloris*-*Quercetalia mongolicae* Krestov et al. 2006
- IX-B-I. *Corylo heterophyllae*-*Quercion mongolicae* Krestov et al. 2006
- 69.** *Indigofero kirilowii*-*Quercetum mongolicae* Ban et al. 2006; **70.** *Meehani urticifoliae*-*Quercetum mongolicae* Ban et al. 2006; **71.** *Gypsophyllo pacificae*-*Quercetum mongolicae* Krestov et al. 2006; **72.** *Sophoro flavescens*-*Quercetum mongolicae* Krestov et al. 2006; **73.** *Lycopi lucidi*-*Quercetum mongolicae* Krestov et al. 2006
- IX-B-II. *Dictamno dasycarpi*-*Quercion mongolicae* Kim ex Krestov et al. 2006
- 74.** *Campanulo glomeratae*-*Quercetum mongolicae* Krestov et al. 2006; **75.** *Melico nutansi*-*Quercetum mongolicae* Krestov et al. 2006; **76.** *Melampyro setacei*-*Quercetum mongolicae* Krestov et al. 2006; **77.** *Lespedezo bicoloris*-*Quercetum mongolicae* Kim ex Krestov et al. 2006; **78.** *Quercu mongolicae*-*Laricetum gmelinii* Krestov 2006b; **79.** *Artemisio maximowichii*-*Laricetum gmelinii* Krestov 2006b
- X. *Quercetea mongolicae* Song ex Krestov et al. 2006
- X-A. *Tilio amurensis*-*Pinetalia koraiensis* Kim ex Krestov et al. 2006
- X-A-I. *Rhododendro daurici*-*Pinion koraiensis* Krestov et al. 2006
- 80.** *Carici callitrichoi*-*Pinetum koraiensis* Krestov et al. 2006; **81.** *Vaccinio vitisidaee*-*Pinetum koraiensis* Krestov et al. 2006
- X-A-II. *Abieti nephrolepidis*-*Pinion koraiensis* Gumarova ex Krestov et al. 2006
- 82.** *Diplazio sibirici*-*Abietetum nephrolepidis* Gumarova ex Krestov et al. 2006; **83.** *Lycopodio annotini*-*Abietetum nephrolepidis* Gumarova ex Krestov et al. 2006
- X-A-III. *Tilio amurensis*-*Pinion koraiensis* Kim ex Krestov et al. 2006
- 84.** *Spiraeo ussuriensis*-*Quercetum mongolicae* Kim ex Krestov et al. 2006; **85.** *Athyrio crenati*-*Pinetum koraiensis* Kim ex Krestov et al. 2006; **86.** *Tilio amurensis*-*Betuletum platyphyllae* Kim ex Krestov et al. 2006
- X-A-IV. *Phrymo asiaticae*-*Pinion koraiensis* Krestov et al. 2006
- 87.** *Carici falcatae*-*Pinetum koraiensis* Krestov et al. 2006; **88.** *Ulmo japonicae*-*Pinetum koraiensis* Krestov et al. 2006; **89.** *Arisaemo amurensi*-*Pinetum koraiensis* Krestov et al. 2006; **90.** *Ribesi maximowicziani*-*Pinetum koraiensis* Krestov et al. 2006
- X-A-V. *Jeffersonio dubiae*-*Quercion mongolicae* Kim ex Krestov et al. 2006

- 91.** *Abieti holophyllae-Quercetum mongolicae* Kim ex Krestov et al. 2006; **92.** *Polysticho subtripteron-Pinetum koraiensis* Gumarova et al. ex Krestov et al. 2006; **93.** *Fraxino mandshurici-Abietetum holophyllae* Gumarova et al. ex Krestov et al. 2006; **94.** *Taxo cuspidatae-Carpinetum cordatae* prov.
- X-B. *Aceri pseudosieboldiani-Quercetalia mongolicae* Song ex Takeda et al. 1994
- X-B-I. *Rhododendro schlippenbachii-Quercion mongolicae* Song ex Takeda et al. 1994
- 95.** *Lychno cognatae-Quercetum mongolicae* Kim 1990; **96.** *Veronico coreani-Quercetum mongolicae* Song et al. 1995; **97.** *Vaccinio koreani-Quercetum mongolicae* Kim 1990; **98.** *Partenocisso tricuspидati-Fraxinetum rhynchophyllae* Kolbek et al. 2003; **99.** *Dryopterido crassirhizomae-Quercetum mongolicae* Kim ex Krestov et al. 2006
- X-B-II. *Rhododendro mucronulati-Pinion densiflorae* Kim et Yim 1986
- 100.** *Festuco ovinae-Pinetum densiflorae* Song 1992; **101.** *Rhododendro mucronulati-Pinetum densiflorae* Kim et Yim 1986
- X-B-III. *Lindero obtusilobae-Quercion mongolicae* Kim 1990
- 102.** *Artemisio keiskeanae-Quercetum mongolicae* Kim 1990, **103.** *Saso borealis-Quercetum mongolicae* Kim 1990, **104.** *Lindero obtusilobae-Quercetum mongolicae* Song et al. 1995, **105.** *Staphyleo bumaldae-Quercetum serratae* Kim 1990, **106.** *Meliosmo myrianthae-Quercetum serratae* Kim 1990, **107.** *Lespedezo maximowiczii-Quercetum serratae* Takeda et al. 1994
- XI. *Fagetea crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964
- XI-A. *Saso-Fagetalia crenatae* Suzuki-Tokio 1966
- XI-A-I. *Saso-Fagion crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964
- 108.** *Saso kurilensis-Fagetum crenatae* Suzuki-Tokio 1949
- * XI-B. *Fraxino-Ulmetalia* Suz.-Tok. 1967
- * XI-B-I. *Ulmion davidianae* Suz.-Tok. 1954
- * XI-B-II. *Pterocarion rhoifoliae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964
- XI-C. *Quercetalia serrato-grosseserratae* Miyawaki et al. 1971
- XI-C-I. *Carpino-Quercion serratae* Miyawaki et al. 1971
- 109.** *Aceri glabri-Tilietum japonicae* Mochida et Tohiyama 1984
- XI-C-II. *Carpino-Quercion grosseserratae* Takeda, Uematsu et Nakanishi 1983
- 110.** *Carpino-Quercetum grosseserratae* Tohyama et Mochida 1978; **111.** *Skimmio-Quercetum grosseserratae* Takeda, Uemura et Nakanishi 1983; **112.** *Abietisachalinensis-Quercetum grosseserratae*
- * XI-C-III. *Quercion dentatae* Miyawaki et Yasushi Sasaki 1980
- * XI-D. *Pinetalia pentaphyllae* Hotta 1974
- * XI-D-I. *Chamaecyparidion obtusae* Hotta 1974
- XII. *Tsugo-Thujetea plicatae* Knapp 1957
- XII-A. *Tsugetalia mertensiano-heterophyllae* Rivas-Martínez et al. 1999
- XII-A-I. *Piceion sitchensis* Knapp 1957
- 113.** *Vaccinio ovati-Piceetum sitchensis* Rivas-Martínez et al. 1999; **114.** *Rubostellati-Piceetum sitchensis* Rivas-Martínez et al. 1999
- XII-A-II. *Tsugion heterophyllae* Rivas-Martínez et al. 1999
- 115.** *Tsugo heterophyllae-Sequoietum sempervirentis* Rivas-Martínez et al. 1999; **116.** *Gaultherio shallonis-Pseudotsugetum menziesii* Rivas-Martínez et al. 1999; **117.** *Abieti grandis-Pseudotsugetum menziesii* Rivas-Martínez et al. 1999;

- 118.** Abieti amabilis-Tsugetum heterophyllae Rivas-Martínez et al. 1999; **119.** Piceo engelmannii-Tsugetum heterophyllae Rivas-Martínez et al. 1999
 XII-A-III. Tsugion mertensianae Rivas-Martínez et al. 1999
120. Abieti amabilis-Tsugetum mertensianae Brooke et al. 1970; **121.** Abieti lasiocarpae-Tsugetum mertensianae Rivas-Martínez et al. 1999; **122.** Tsugo mertensianae-Abietetum procerae Rivas-Martínez et al. 1999; **123.** Tsugo mertensianae-Piceetum sitchensis Rivas-Martínez et al. 1999; **124.** Abieti lasiocarpae-Pinetum albicaulis Rivas-Martínez et al. 1999; **125.** Phyllodoco glanduliflorae-Laricetum lyallii Rivas-Martínez et al. 1999
 XII-B. Pseudotsugo glaucae-Abietetalia bifoliae Rivas-Martínez et al. 1999
 XII-B-I. Piceo engelmannii-Abietion bifoliae Rivas-Martínez et al. 1999
126. Vaccinio scoparii-Abietetum bifoliae Rivas-Martínez et al. 1999; **127.** Arcostaphylo patulae-Pinetum flexilis Rivas-Martínez et al. 1999; **128.** Menziesio ferrugineae-Abietetum bifoliae Rivas-Martínez et al. 1999; **129.** Empetro hermaphroditi-Abietetum bifoliae Rivas-Martínez et al. 1999; **130.** Piceetum engelmannio-albertianae Rivas-Martínez et al. 1999; **131.** Piceetum pungentis Rivas-Martínez et al. 1999; **132.** Penstemono whippleani-Pinetum aristatae Rivas-Martínez et al. 1999; **133.** Vaccinio scoparii-Pinetum latifoliae La Roi et Hnatiuk 1999; **134.** Vaccinio scoparii-Pinetum albicaulis Rivas-Martínez et al. 1999
 XII-B-II. Pino scopulorum-Pseudotsugion glaucae Rivas-Martínez et al. 1999
135. Larici occidentalis-Pseudotsugetum glaucae Rivas-Martínez et al. 1999; **136.** Shepherdio canadensis-Pseudotsugetum glaucae Rivas-Martínez et al. 1999; **137.** Rhoo trilobatae-Pinetum scopulorum Rivas-Martínez et al. 1999; **138.** Pseudotsugo glaucae-Pinetum flexilis Rivas-Martínez et al. 1999

Тундровая растительность. Тундры и тундроподобные сообщества классов *Loiseleurio-Vaccinietae*, *Phyllodoco-Harrimanelletea* и *Dicentro-Stellarietea*, распространенные на зональных местообитаниях в мезобореальном поясе островных дуг северо-восточной Азии, наибольшее сходство имеют с зональными тундровыми сообществами альпийского пояса южной Камчатки. В то же время выявляются существенные различия между арктическими тундрами Чукотки и Аляски и альпийскими тундрами Камчатки, Курильских и Алеутских островов, заключающиеся, прежде всего, в полном отсутствии на островах сообществ класса *Carici-Kobresietea* и в очень ограниченном распространении сообществ класса *Cetrario-Loiseleurietea*.

Субарктическая растительность. Субарктическая зона северной Пацифики характеризуется преобладанием растительных сообществ с доминированием кустарников, главным образом родов *Betula* и *Salix*, а также *Duschekia* и *Pinus*. В континентальных секторах по обе стороны Пацифики характерно присутствие разреженного древостоя, ценотическая роль которого, по сравнению с бореальной зоной, значительно ослаблена. В океаническом секторе деревья на зональных местообитаниях отсутствуют. Плавные градиенты переходов между бореальной лесной и лесотундровой редколесной растительностью значительно затрудняют поиск четких критериев для их разделения (Ермаков, Cherosov, 2006). Сравнительный анализ выделенных для американской и ази-

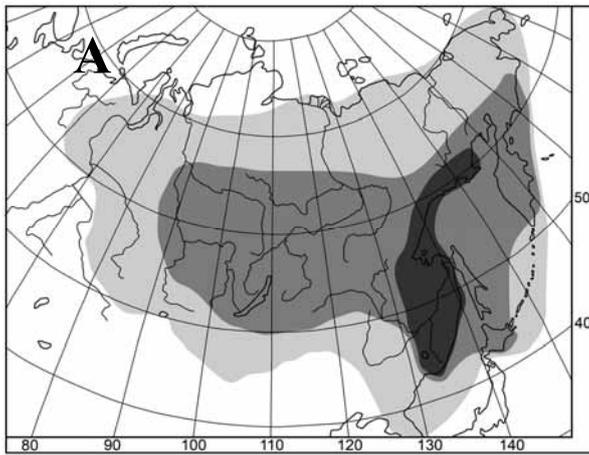
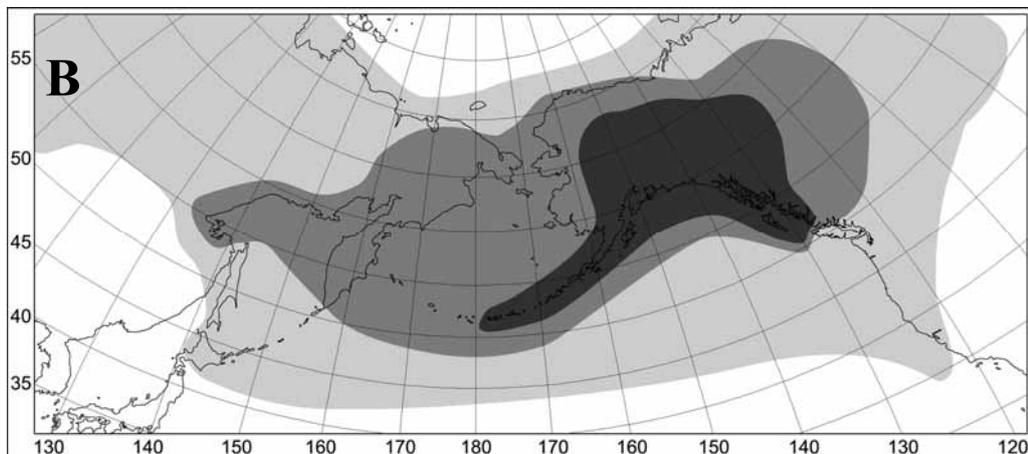
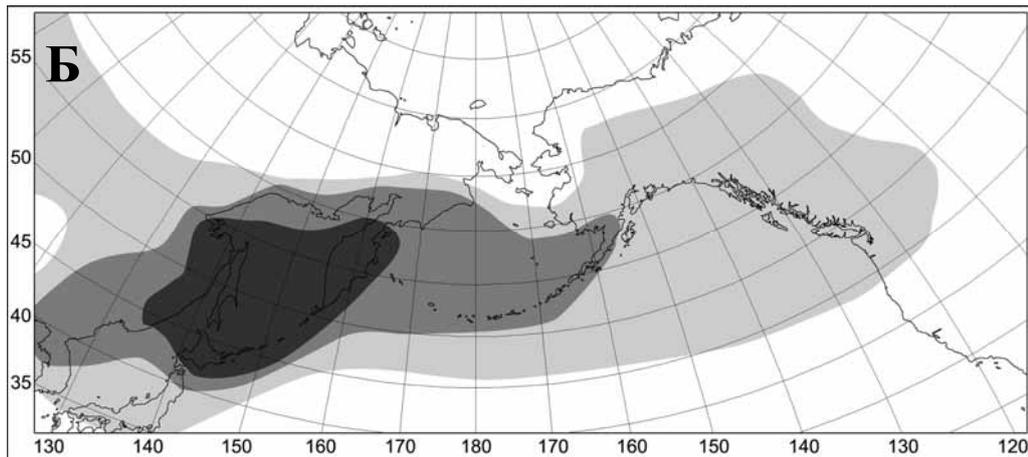


Рис. 6. Аккумулятивные ареалы видового состава порядков *Larici-Betulion divaricatae* (А), *Vaccinio-Pinion pumilae* (Б) и *Salici-Betulion glandulosae* (В). Темная заливка обозначает флористические районы, содержащие > 70 % видового состава порядка; средняя заливка – 50-70 %; светлая заливка – 30-50 %.



атской субарктики синтаксонов позволяет рассматривать их в рамках предварительного общего класса *Betuletea glanduloso-divaricatae*.

Сообщества порядка *Larici-Betuletalia divaricatae* распространены в континентальных районах субарктической зоны в условиях вечной мерзлоты в нижних горных поясах, а также формируют верхнюю границу леса в горных массивах бореальной и северной подзоны умеренной зон. Распространение большинства видов приурочено к приохотским горным районам (рис. 6А).

Распространение видов, формирующих сообщества *Vaccinio-Pinetalia pumilae* связано преимущественно с приокеаническими районами северо-востока Азии (рис. 6Б). Ценофлора североамериканского порядка *Ledo-Betuletalia glan-*

dulosae характеризуется распространением большей части слагающих сообщества видов в северо-западной горной части Северной Америки (рис. 6В).

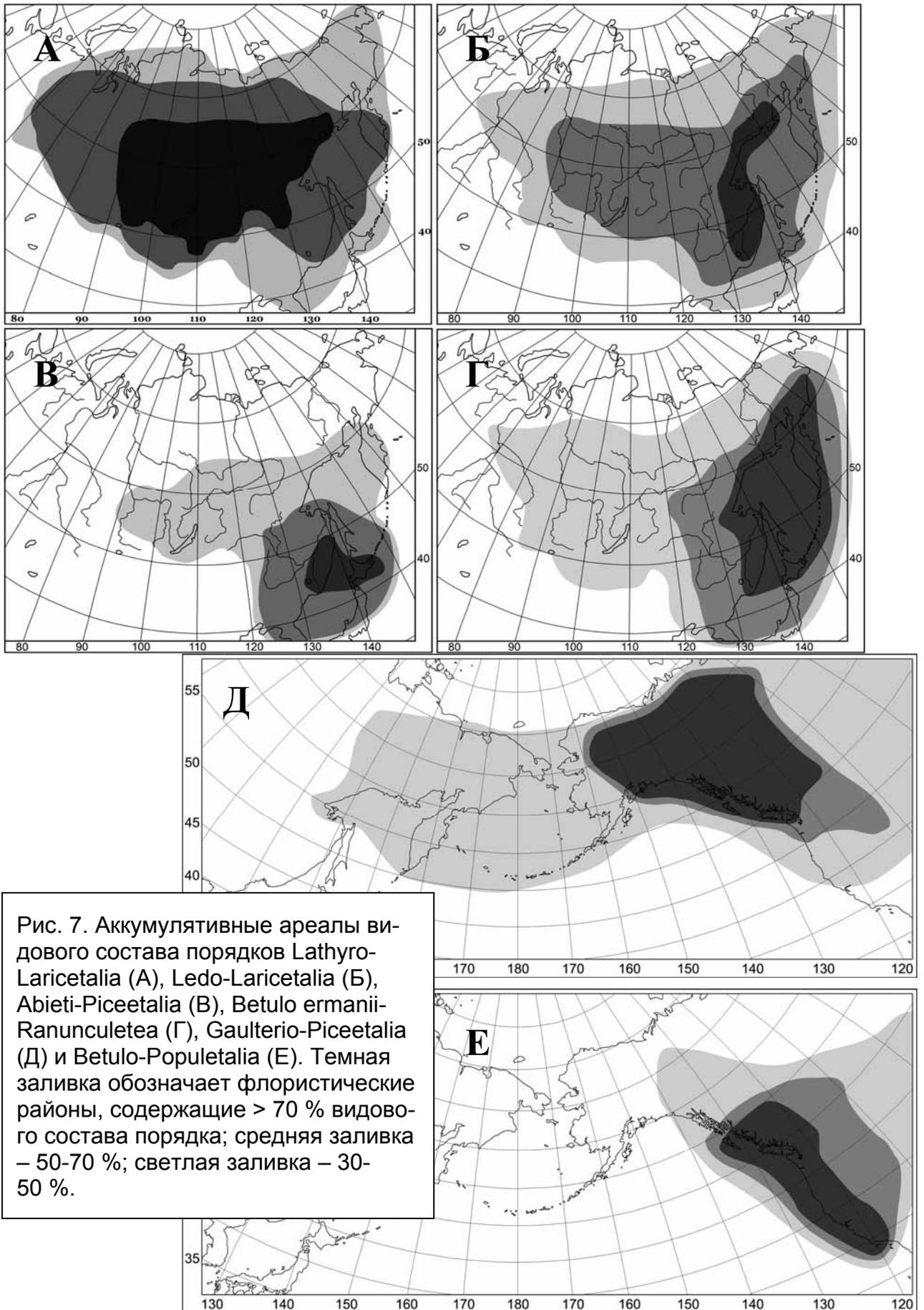
Бореальная растительность. Евросибирское и американское представления о бореальных лесах основывалось на исследованиях обширных равнинных пространств, растительность которых характеризуется бедным флористическим составом с комплексом циркумбореальных видов, небольшим числом потенциальных климаксных и серийных доминантов и относительно простыми эндо- и экзогенетическими сукцессионными последовательностями. Фитосоциологические и фитогеографические исследования, начавшиеся в 1950-х годах, показали, что особые топографические, эколого-климатические и исторические условия северной Пацифики способствовали формированию контрастной растительности в общем монотонном фоне циркумбореальной зоны.

Растительный покров обширных районов центральной Якутии представлен сообществами порядка Lathyro-Laricetalia, диагностический блок которого включает наиболее холодо- и засухоустойчивых представителей центрально-азиатского флористического комплекса, мигрировавших в континентальные районы северо-восточной Азии в периоды аридизации позднего плейстоцена (Величко, 1973; Ермаков, 2003). Флористическое ядро порядка расположено в ультраконтинентальных районах Восточной Сибири, достигая на востоке побережья Охотского моря (рис. 7А), и отражает главнейшие миграционные пути ксерофитных степных видов в период позднеплейстоценовой аридизации.

Заболоченные лиственничные леса и редколесья континентальной северо-восточной Азии объединены в порядок Ledo-Laricetalia (Ermakov, Alsynbayev, 2004). Отличительная особенность сообществ – простая ценотическая структура, слабая эдификаторная роль древесного яруса, монотонность видового состава и широкое распространение в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (Krestov, 2003; Krestov et al., 2006b). Максимальное разнообразие ценофлор характерно для сообществ Охотии, тогда как диагностический блок представлен видами с трансзиатским распространением (рис. 7Б).

Порядок Abieti-Piceetalia представляет сообщества, формирующиеся в условиях прохладного, гумидного климата, преимущественно в районах бореальной зоны, характеризующихся отсутствием вечной мерзлоты. Свыше 70 % видов ценофлоры распространено на Сихотэ-Алине и в горных системах Хоккайдо и южных Курил (рис. 7В). Сообщества приурочены к горным гумидным районам южной и средней подзон бореальной зоны, в то время как наиболее сложные и разнообразные сообщества распространены в верхних горных поясах северной подзоны умеренной зоны в приморском секторе. Восточноазиатский флористический центр оказал существенное влияние на формирование дальневосточных темнохвойных лесов в преплейстоценовое время, а плейстоценовые рефугиумы Сихотэ-Алиня и Хоккайдо во многом определили современные облик и распространение сообществ порядка.

Особое место в ряду бореальных растительных комплексов занимают самобытные леса *Betula ertmanii*, основной ареал которых охватывает Камчатку, где каменноберезняки формируют нижний лесной пояс, и лежащие к югу от -



Камчатки притихоокеанские районы, где каменноберезняки входят в состав субальпийских растительных комплексов (Krestov, 2003; Нешатаева, 2004, 2006). Сообщества *Betula ermanii* характеризуются хорошо выраженной флористической свитой, распространение которой связано преимущественно с притихоокеанскими районами северо-восточной Азии (рис. 7Г). Это позволяет рассматривать каменноберезняки Камчатки, приморских материковых районов и островных дуг в пределах класса *Betulo-Ranunculetea*, описанного с Японского архипелага.

Ценофлора обоих бореальных североамериканских порядков, *Gaulterio-Piceetalia* и *Betulo-Populetalia*, – флористически самобытна; ареалы большинства видов находятся в пределах континента. Порядок *Gaulterio-Piceetalia* представляет настоящую бореальную растительность, в которой доминируют темнохвойные и светлохвойные деревья родов *Picea*, *Abies*, *Pinus*, *Larix*. В лесных сообществах выражен диагностический блок видов *Linnaeo-Piceetea*, имеющих транссевероамериканское распространение. Ценофлора порядка существенно обогащена западносевероамериканскими элементами (рис. 7Д). 30-50 % видов ценофлоры распространены также в северо-восточной Азии. Сообщества *Betula papyrifera* s.l. и *Populus tremuloides* сопряжены с бореальной зоной или с верхним ороумеренным поясом умеренной зоны (Perala, 1990). Хотя диагностический блок видов класса *Linnaeo-Piceetea* в сообществах хорошо выражен (Krestov et al., 2000), видовой состав темнохвойных пихтово-еловых и сосновых сообществ и длительно производных и коренных осинников и белоберезняков сильно отличается, что обусловлено лимитирующим влиянием периода дефицита влаги в районах широкого распространения осинников (Krestov et al., 2000; Qian et al., 2003). Флористический состав сообществ значительно обогащен засухоустойчивыми видами Калифорнийского умеренного флористического комплекса (рис. 7Е). В отличие от порядка *Gaulterio-Piceetalia*, в видовом составе порядка *Betulo-Populetalia* значительно меньше видов, распространенных в северо-восточной Азии.

Результаты ординации бореальных ассоциаций азиатской части Пацифики с помощью DCA (рис. 8) демонстрируют высокую корреляцию первой ординационной оси с термическим режимом, а второй – с континентальностью климата. Вдоль первой оси последовательно сменяют друг друга ассоциации *Abieti-Piceetalia* (самые южные в бореальной зоне), *Ledo-Laricetalia* и *Lathyro-Laricetalia*, а крайнее положение занимают *Betulo-Ranunculetea* и *Larici-Betuletalia* (субарктические лиственничные редколесья). Растительность отражающая крайние варианты континентальности представлена ассоциациями *Lathyro-Laricetalia* в ультраконтинентальных и *Betulo-Ranunculetea* – в субокеанических районах.

Сравнительный анализ североамериканской и азиатской бореальной растительности показывает, что при существенном эколобиоморфном сходстве сообществ притихоокеанской части бореальной зоны ценофлоры лесных ассоциаций значительно отличаются. Выделяющиеся при кластерном анализе (рис. 9) группы ценофлор отражают не только климатическую изменчивость, но и участие различных флористических комплексов в формировании ценофлор.

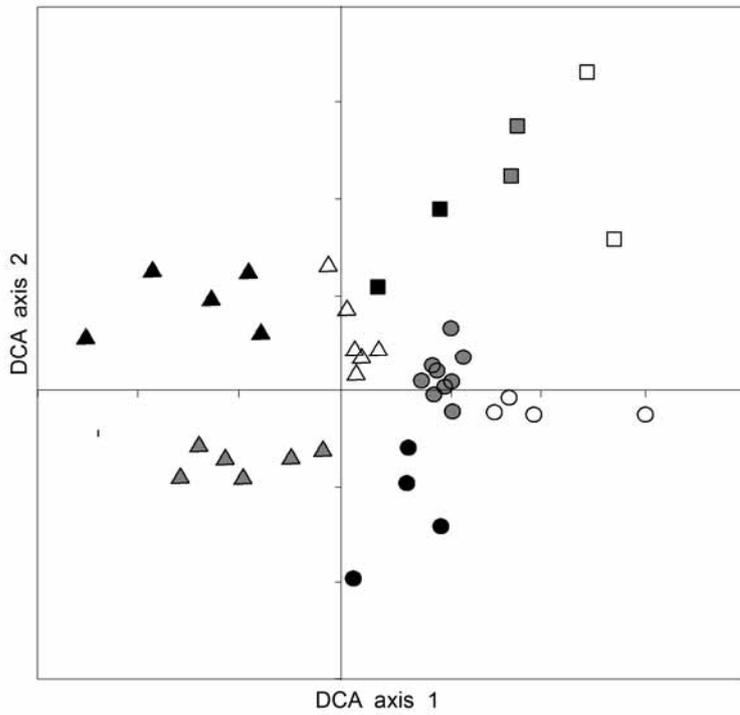


Рис. 8. Ординация ассоциаций бореальных сообществ в пространстве, заданном первыми двумя осями DCA. Треугольники – Abieti-Piceetalia: черные – Pino-Piceion, серые – Abieti-Piceion, белые – Piceion. Квадраты – Betuletalia: черные – Pino-Betulion, серые – Artemisio-Betulion, белые – Alnion. Круги черные – Lathyro-Laricetalia; серые – Ledo-Laricetalia; белые – Larici-Betuletalia.

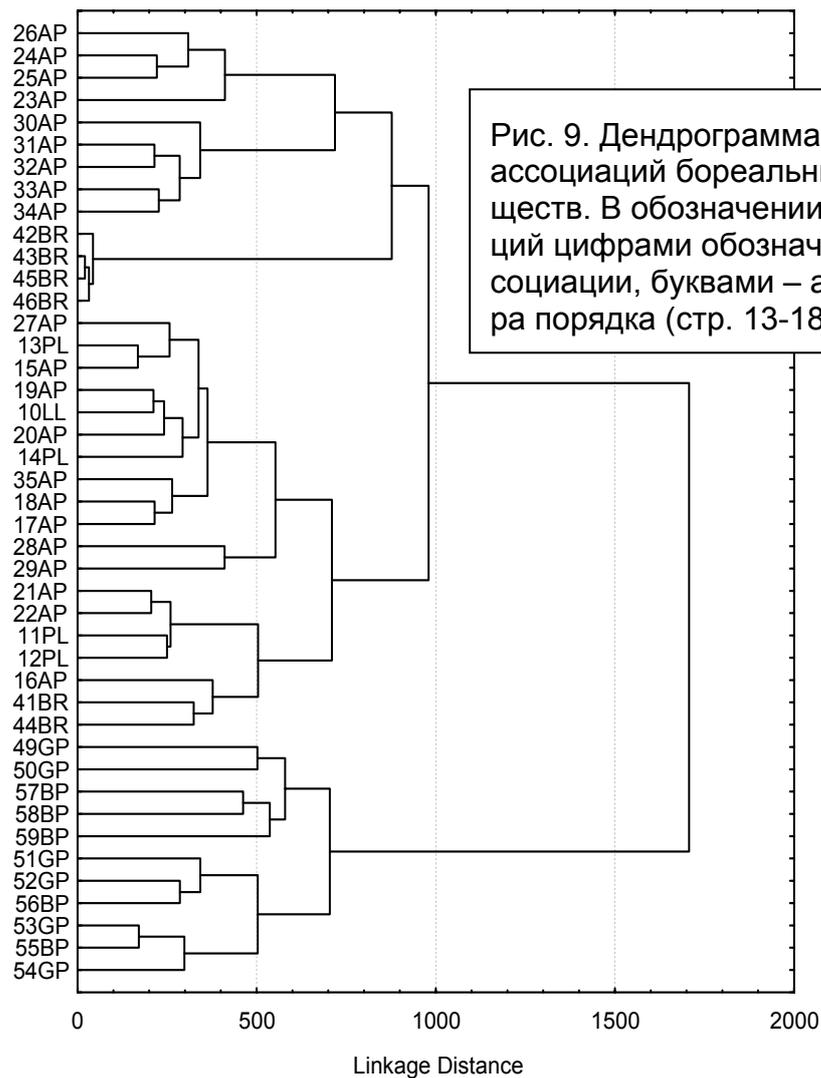


Рис. 9. Дендрограмма сходства ассоциаций бореальных сообществ. В обозначении ассоциаций цифрами обозначен код ассоциации, буквами – аббревиатура порядка (стр. 13-18).

Умеренная растительность. С улучшением влагообеспеченности по градиенту континентальности в Восточной Азии при приближении к побережью последовательно сменяют друг друга лесостепь с доминированием тырсовых ковылей на степных, и *Quercus wutaishanica* и *Ulmus macrocarpa* – на лесных участках (Qian et al., 2003d), мезоксерофильные дубовые редколесья, ксеромезофильные дубняки, мезофильные полидоминантные листопадные леса, смешанные с хвойными. На Японском архипелаге в условиях гипергумидного климата развиваются листопадные буковые леса.

Ценофлоры порядков класса Quercu-Betuletea (рис. 10А и Б) включают значительное число видов, распространенных во внутренних северо-западных районах Восточноазиатской и северо-восточных районах Ирано-Туранской флористических областей в условиях континентального и ультраконтинентального климатов. Более 70 % видов порядка Tilio-Pinetalia koraiensis распространено в горных системах Сихотэ-Алинь, Чанбайшань, а также на острове Хоккайдо и в северной Корее (рис. 10В), а 50-70 % видового состава ценофлоры приурочено к горным массивам юга Восточной Сибири. Большая часть видового состава порядка Aceri-Quercetalia mongolicae имеет ареалы на территории Корейского полуострова и острова Хонсю (рис. 10Г). Ценофлора характеризуется ничтожно малой долей видов, распространенных в засушливых районах континентальной Азии, что говорит о длительном развитии ценофлоры порядка в условиях гумидного климата. Ценофлоры порядков класса Fagetea crenatae характеризуются большим числом узколокализированных японских эндемиков. Хоккайдские сообщества порядка Quercetalia serrato-grosseserratae сформировались в условиях более континентального (приморского) климата и включили в себя большое число видов, распространенных в материковой части Восточной Азии (рис. 10Д). Ценофлора порядка Saso-Fagetalia (рис. 10Е) тесно связана с Японско-Корейской флористической провинцией, имеющей длительную историю развития в условиях теплого гумидного климата.

Для ценофлор умеренной растительности северо-запада Северной Америки характерно ничтожно малое участие слагающих их видов во флорах северо-восточной Азии и американской части Арктики (рис. 11А, Б). Ядро ценофлоры порядка Tsugetalia mertensiano-heterophyllae представлено видами, имеющими ареалы в гипергумидных притихоокеанских районах (рис. 11А). Ядро ценофлоры порядка Pseudotsugo glaucae-Abietetalia bifoliae занимает континентальные районы североамериканской умеренной зоны (рис. 11Б), располагаясь на территориях провинции Большого Бассейна и включая северо-западные районы Сонорской провинции, что свидетельствует о существенном влиянии аридных флор на формирование сообществ порядка.

Сравнительный анализ флористических комплексов единиц умеренной растительности на уровне порядков выявил значительные различия между североамериканской и восточноазиатской частями умеренной зоны (рис. 12), что связано с их долговременной изоляцией.

Ординация ассоциаций восточноазиатской умеренной растительности методами ДСА показывает наличие двух хорошо выраженных градиентов (рис. 13). С первой осью скоррелирован градиент континентальности климата, вто-

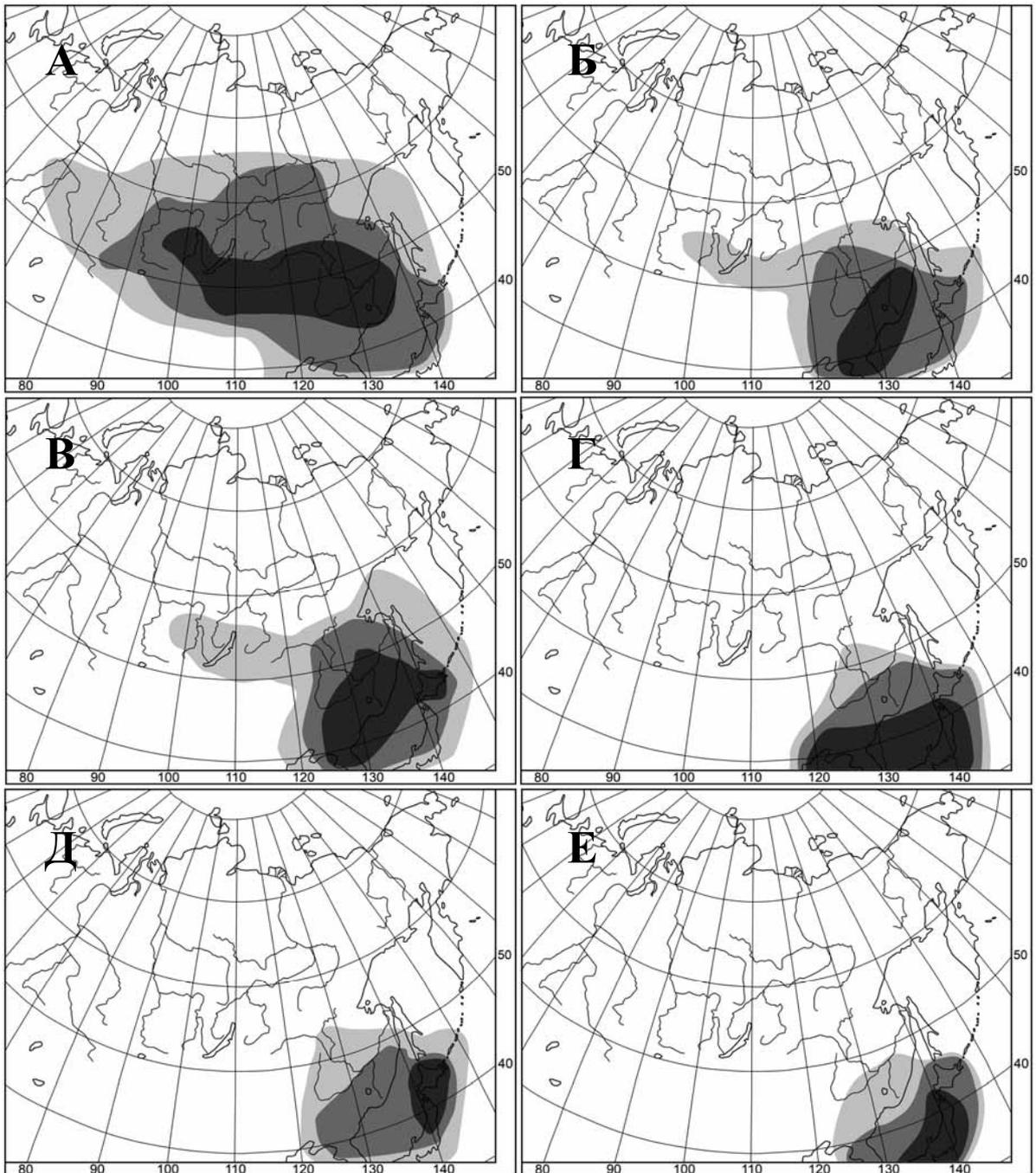


Рис. 10. Аккумулятивные ареалы видового состава порядков *Quercus-Betuletalia* (А) и *Lespedezo-Quercetalia* (Б), *Tilio-Pinetalia* (В), *Aceri-Quercetalia* (Г), *Quercetalia grosse-serratae* (Д), *Quercetalia serratae* (Е). Темная заливка обозначает флористические районы, содержащие > 70 % видового состава порядка; средняя заливка – 50-70 %; светлая заливка – 30-50 %.

рая ось в меньшей степени, но достоверно связана с теплообеспеченностью. Наиболее амплитудные изменения по фактору теплообеспеченности в умеренной зоне происходят в океаническом секторе, поэтому наибольший вклад в вариации вдоль 2 оси DCA вносят японские растительные комплексы.

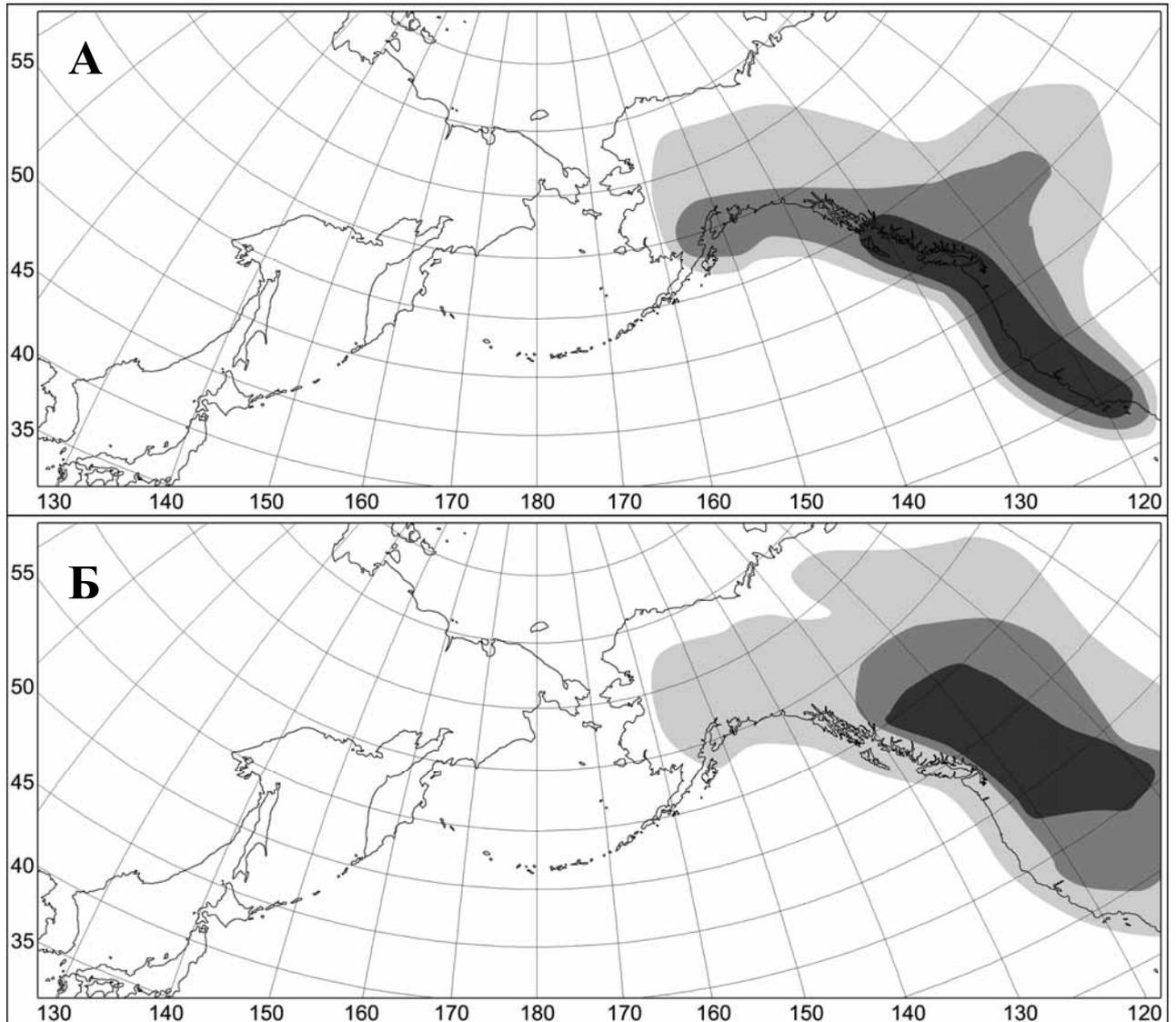


Рис. 11. Аккумулятивные ареалы ценофлор порядков *Tsugetalia mertensiano-heterophyllae* (А) и *Pseudotsugo glaucae-Abietetalia bifoliae* (Б). Темная заливка обозначает флористические районы, содержащие > 70 % видового состава порядка; средняя заливка – 50-70 %; светлая заливка – 30-50 %.

Ординация умеренных, бореальных и субарктических сообществ северо-запада Северной Америки методами ДСА показывает распределение ассоциаций главным образом вдоль двух первых осей (рис. 14). Первая ось имеет наибольшую корреляцию с индексом теплообеспеченности, а вторая – с индексом континентальности.

Таким образом, анализ ценофлор умеренной растительности северной Пацифики показывает, что: 1) на территориях Азии и Северной Америки умеренные сообщества формировались на основе абсолютно различных, исторически сложившихся флористических комплексов, соответственно, Восточноазиатской области с небольшим влиянием флоры Ирано-Туранской области и области Скалистых Гор с существенным влиянием флоры Калифорнийской области; 2) ценофлоры азиатской и североамериканской умеренной растительно-

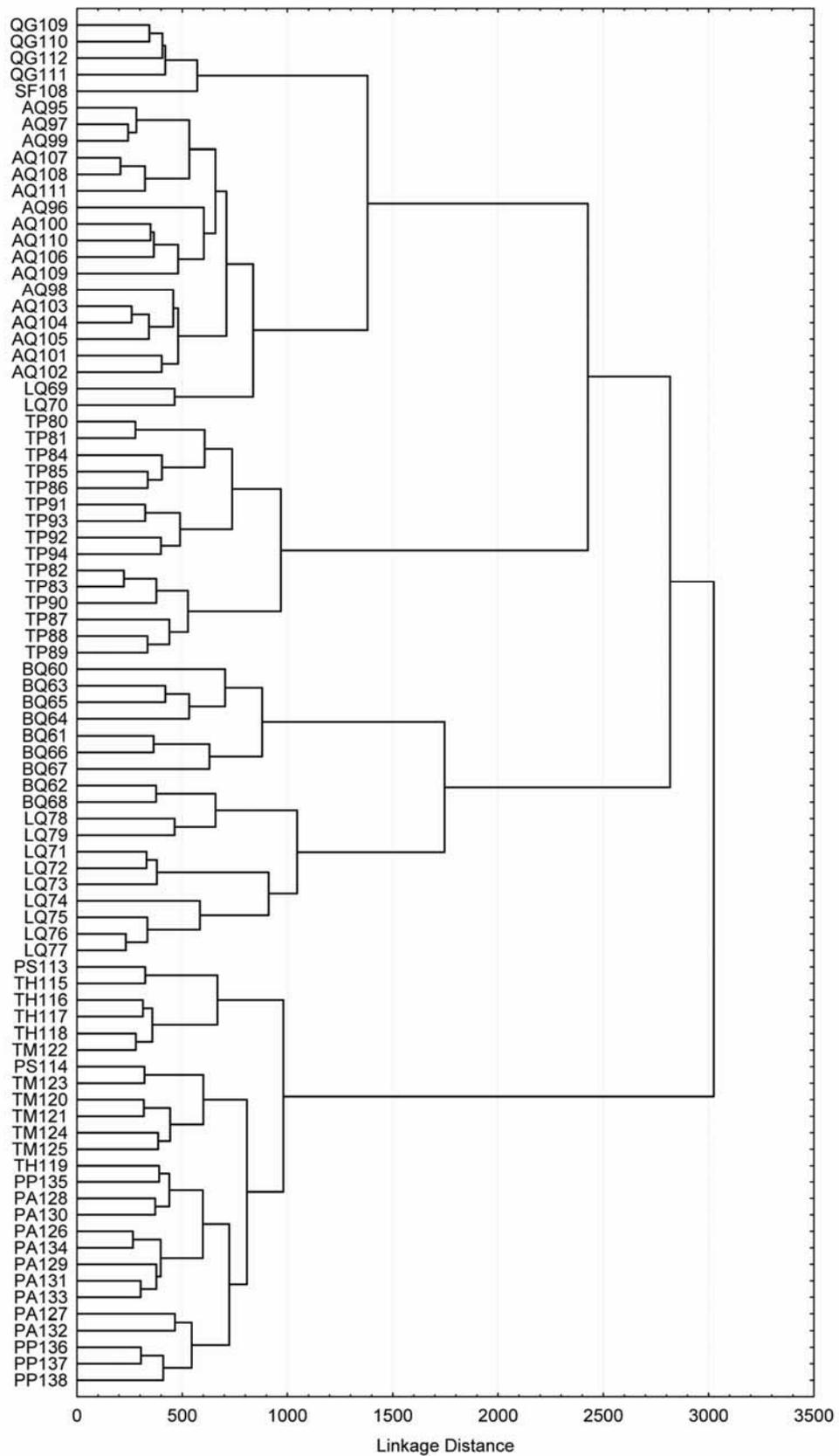


Рис. 12. Дендрограмма сходства ассоциаций умеренных азиатских и североамериканских сообществ. В обозначении ассоциаций цифрами обозначен код ассоциации, буквами – аббревиатура порядка (стр. 13-18).

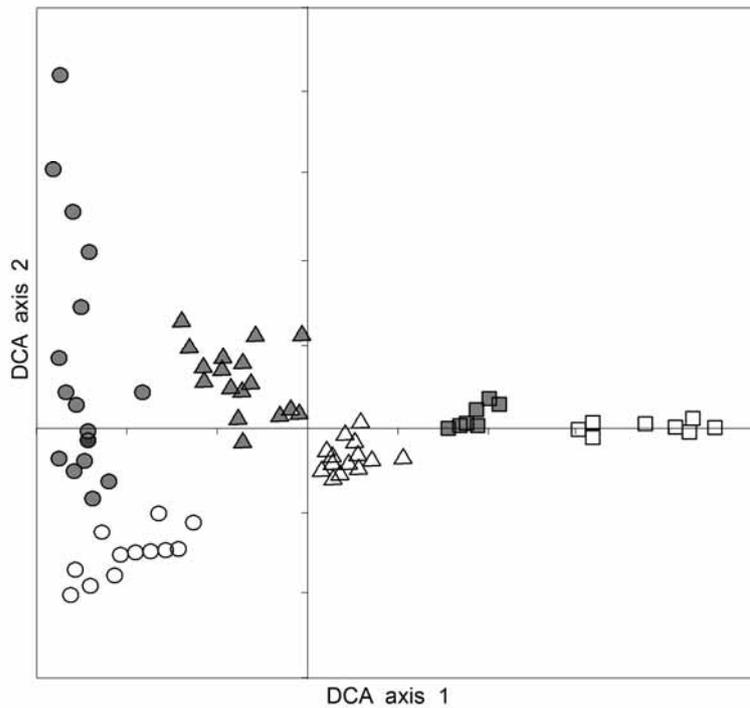


Рис. 13. Ординация ассоциаций северо-восточноазиатских умеренных сообществ в пространстве, заданном первыми двумя осями DCA. Квадраты – *Quercus-Betuletea*: белые – *Quercus-Betuletalia*; серые – *Lespedeza-Quercetalia*. Треугольники – *Quercetea*: белые – *Tilio-Pinetalia*; серые – *Aceri-Quercetalia*. Круги – *Fagetea crenatae*: серые – *Saso-Fagetalia*; белые – *Quercetalia serrato-grosseserratae*.

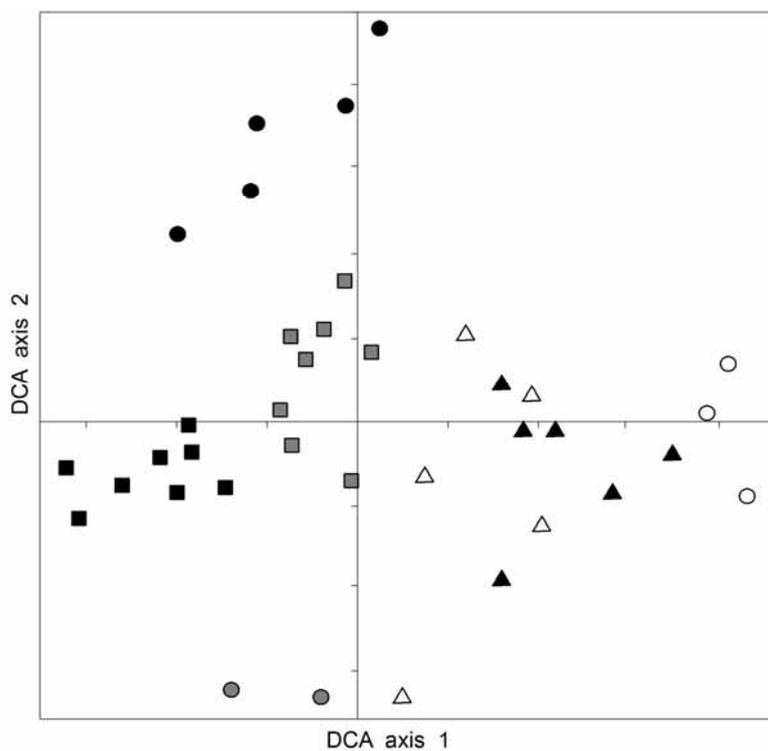


Рис. 14. Ординация ассоциаций северозападноамериканских умеренных и бореальных сообществ в пространстве, заданном первыми двумя осями DCA. Квадраты – *Tsugetalia mertensiano-heterophyllae*: черные – *Tsugion heterophyllae*; серые – *Tsugion mertensiana*. Круги серые – *Piceion sitchensis*; черные – *Pseudotsugo glaucae-Abietetalia bifoliae*; белые – *Ledo-Betuletalia*. Треугольники – *Linnaeo-Piceetea*: белые – *Betulo-Populetalia*; серые – *Gaultherio-Picetalia*.

сти в значительной степени изолированы друг от друга, что выражается в отсутствии общих видов умеренного (неморального) ценофлорного комплекса; 3) среди немногочисленных видов, общих для двух ценофлор, преобладают виды бореального ценофлорного комплекса и амфиокеанские виды.

Различия растительности северо-восточной Азии и западной Северной Америки в значительной степени определяются четвертичной историей становления флористических комплексов. Влияние восточноазиатского и кали-

форнийского флористических центров привело к формированию контрастных сообществ в сходных для двух континентов эколого-климатических условиях.

Сравнительный анализ климатических ареалов порядков (рис. 15) показывает, что при сходстве показателей теплообеспеченности, растительность по обе стороны северной Пацифики формируется в различных диапазонах континентальности климата. Различия диапазонов теплообеспеченности азиатских и американских порядков показывает, что длительная непрерывная история развития растительности северо-восточной Азии в различных климатических условиях привела к формированию на тихоокеанском побережье Азии интегрированных ценотических комплексов, характеризующих единицы растительности уровня порядка, в то время как флористические комплексы северных типов растительности западной Северной Америки сформировались преимущественно за счет мигрантов из мощного калифорнийского флористического центра и, в меньшей степени, – Берингии.

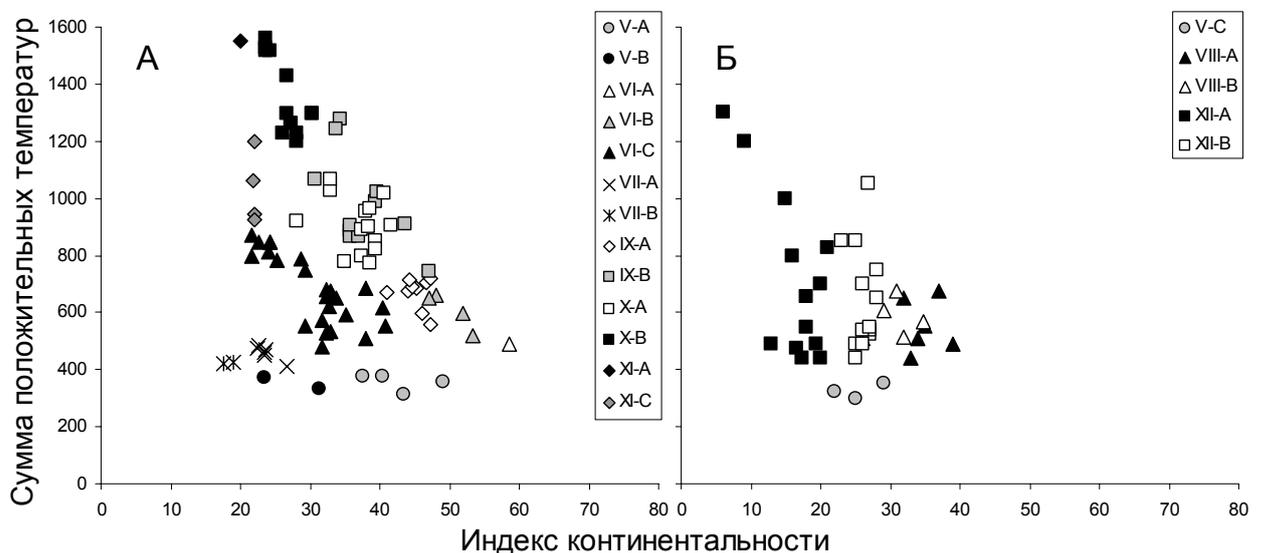


Рис. 15. Ординация ассоциаций азиатских (А) и североамериканских (Б) сообществ в пространстве, заданном значениями индекса континентальности и суммы положительных температур. Обозначения порядков см. на стр. 13-18.

7. Фитогеографические линии, зональность и секторность растительного покрова северной Пацифики

Концептуальная схема зональности. Необходимым этапом исследования растительной зональности является установление связи между подразделениями трехмерной "фитогеографической решетки", которую задают биоклиматические зоны, сектора континентальности и высотные пояса, с единицами фитосоциологической классификации, которые в этом случае используются как фитогеографические индикаторы. Важное значение при индикации фитогеографических позиций придается местообитанию. Только единица растительности зонального местообитания может достоверно индицировать зону, сектор и пояс, поскольку в этом случае роль климата в определении структуры

и состава растительных сообществ наиболее выражена (Krajina, 1965; Pojar et al., 1987, 1991; Klinka et al., 1989; Осипов, 2002, 2006). Важным источником информации об истории формирования растительных комплексов является растительность аazonальных местообитаний, зачастую представляющих современные рефугиумы. В таблицах 1 и 2 приведены союзы, индицирующие на зональных местообитаниях положение в двухмерной фитогеографической решетке, определяемой термообеспеченностью и уровнем континентальности климата в азиатской и североамериканской частях северной Пацифики.

Фитогеографические линии. Современное положение фитогеографических линий в северной Пацифике, помимо климата, определяется следующими факторами: 1) флористические комплексы современных, занимающих огромные пространства типов растительности не имеют автохтонных ядер и представлены видами с широкими географическими и экологическими ареалами, мигрировавшими на территорию современного распространения из разных флористических центров в различных климатических ситуациях, начиная с раннего плейстоцена; 2) холодные и сырые почвы, а также интенсивно развивающийся в условиях близких мерзлотных горизонтов моховой покров являются мощнейшими факторами, препятствующими развитию автохтонных растительных группировок, сформировавшихся здесь при еще более сухом и холодном типично аридном климате позднего плейстоцена; 3) катастрофические нарушения растительного покрова в зонах контактов умеренной и бореальной, приморской и континентальной растительности приводят к развитию вторичных сообществ, физиогномически сходных с зональной растительностью континентальных бореальных районов и обогащенных видами с широкими ареалами, в результате чего становится значительно менее определенным главный критерий и геоботанического, и флористического районирования – физиогномия растительного покрова; 4) климатическая граница леса, служащая одним из главнейших критериев практически всех схем районирования, на самом деле представляет достаточно протяженный градиент, вдоль которого сменяют друг друга лесные, редколесные, низколесные, кустарниковые и тундровые сообщества, а территориальные единицы в пределах данного градиента практически всегда комплексны.

Современное положение широтных фитогеографических линий (рис. 16) помимо современных температурных градиентов отражает ряд важных палеособытий, таких как: 1) поздне третичная регрессия борео-тропической флоры теплоумеренного склада в Азии и Америке, обусловленная похолоданием и завершившаяся формированием к началу плейстоцена гумидного бореального флоро-ценотического комплекса; 2) раннеголоценовая интеграция локалитетов бореальной и умеренной гумидной флоры, обусловленная общим потеплением и гумидизацией климата и сопровождавшаяся миграциями представителей умеренных флор в северные районы; 3) среднеголоценовое усиление океаничности климата в приокеанических районах, сопровождавшееся распростране-

Таблица 1.

Распространение видов доминантов, положение геоботанических провинций (Геоботаническое..., 1947) и союзы зональной растительности в схеме секторности-зональности растительного покрова северо-восточной Азии (Krestov, Nakamura, 2002; Krestov, 2003; Крестов, 2005; Krestov et al., 2006 a, b).

Подзона		Сектор				
		ультраконтинентальный	континентальный	приморский	субокеанический	океанический
Субарктическая	доминанты	--	<i>Betula divaricata</i> , <i>Larix cajanderi</i> , <i>Salix krylovii</i> , <i>S. lanata</i>	<i>Pinus pumila</i>	<i>Dusckehia fruticosa</i>	<i>Empetrum nigrum</i> , <i>Phyllodoce aleutica</i> , <i>Arnica spp.</i> , <i>Erigeron spp.</i>
	провинция	--	Восточно-Сибирская лиственничных лесов	Берингийская кедрового стланика	Берингийская кедрового стланика	Берингийская тундровая
	союз	--	Larici-Betulion divaricatae	Vaccinio-Pinion pumilae	Alnion fruticosae	Loiseleurio-Vaccinion
Северная бореальная	доминанты	<i>Betula divaricata</i> , <i>Larix cajanderi</i> , lichens	<i>Larix cajanderi</i>	<i>Larix gmelinii</i>	<i>Betula ermanii</i>	<i>Dusckehia fruticosa</i> , <i>Empetrum nigrum</i>
	провинция	Восточно-Сибирская лиственничных лесов	Восточно-Сибирская лиственничных лесов	Североохотская светлохвойных лесов	Восточно-Охотская лугово-лиственнолесная	Восточно-Охотская лугово-лиственнолесная
	союз	Cladonio-Laricion cajanderi	Ledo palustris-Laricion cajanderi	Pino pumilae-Piceion jezoensis	Betulion ermanii	Alnion fruticosae
Средняя бореальная	доминанты	<i>Larix gmelinii</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Larix gmelinii</i>	<i>Picea jezoensis</i>	<i>Betula ermanii</i>	<i>Dusckehia fruticosa</i>
	провинция	Восточно-Сибирская лиственничных лесов	Восточно-Сибирская лиственничных лесов	Охотская темнохвойных лесов	Восточно-Охотская лугово-лиственнолесная	Восточно-Охотская лугово-лиственнолесная
	союз	Lathyro humilis-Laricion cajanderi, Festuco altaicae-Laricion sibiricae	Lathyro humilis-Laricion cajanderi	Pino pumilae-Piceion jezoensis	Betulion ermanii	Alnion fruticosae
Южная бореальная	доминанты	<i>Larix gmelinii</i> , <i>Larix sibirica</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	<i>Larix gmelinii</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	<i>Abies nephrolepis</i> , <i>Picea jezoensis</i>	<i>Abies sachalinensis</i> , <i>Picea jezoensis</i>	--
	провинция	Восточно-Сибирская лиственничных лесов	Восточно-Сибирская лиственничных лесов	Охотская темнохвойных лесов	Охотская темнохвойных лесов	--
	союз	Festuco altaicae-Laricion sibiricae, Carici pediformis-Laricion sibiricae	Festuco altaicae-Laricion sibiricae, Lathyro humilis-Laricion cajanderi	Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis	Piceion jezoensis	--

Подзона		Сектор				
		ультраконтинентальный	континентальный	приморский	субокеанический	океанический
Северная умеренная	доминанты	<i>Betula davurica</i> , <i>Ulmus macrocarpa</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Cleistogenes</i> spp., <i>Stipa</i> spp.	<i>Quercus mongolica</i> , <i>Q. liaotungensis</i> , <i>Betula davurica</i>	<i>Pinus koraiensis</i> , <i>Fraxinus</i> spp., <i>Tilia</i> spp., <i>Quercus mongolica</i>	<i>Quercus crispula</i> , <i>Abies sachalinensis</i> , <i>Kalopanax septemlobus</i>	--
	провинция	Даурская лесостепная	Маньчжурская широколиственнолесная	Маньчжурская широколиственнолесная	Сахалино-Хоккайдская широколиственнолесная	--
	союз	Kitagawio terebinthaceae-Betulion davuricae, Cleistogenetea squarrosae	Dictamno dasycarpi-Quercion mongolicae	Abieti nephrolepidis-Pinion koraiensis (север), Phrymo-Pinion koraiensis (центр), Jeffersonio-Quercion mongolicae (юг)	Carpino-Quercion grosseserratae	--
Средняя умеренная	доминанты	<i>Caragana microphylla</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Stipa grandis</i> , <i>S. krylovii</i> , <i>Thymus dahuricus</i> ,	<i>Caragana microphylla</i> , <i>Ostryopsis davidiana</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Ulmus macrocarpa</i> , <i>Vitex negundo</i> ,	<i>Abies holophylla</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Q. acutissima</i> , <i>Q. aliena</i> , <i>Q. dentata</i> , <i>Q. serrata</i>	<i>Fagus crenata</i> , <i>F. japonica</i> , <i>Quercus serrata</i>	<i>Fagus crenata</i> , <i>Castanea crenata</i>
	провинция	Монгольская степная	Маньчжурская широколиственнолесная	Маньчжурская широколиственнолесная	Японская широколиственнолесная	Японская широколиственнолесная
	союз	неизвестен	неизвестен	Pino koraiensis-Quercion mongolicae (north), Lindero-Quercion (south)	Saso kurilensis-Fagion crenatae, Tsugion sieboldii	Sasamorpho-Fagion crenatae

Таблица 2.

Распространение видов доминантов, положение биогеоклиматических (бгк) зон* (Pojar et al., 1991) и союзы зональной растительности в схеме секторности-зональности растительного покрова северо-западной Северной Америки.

Подзона		Сектор				
		ультраконтинентальный	континентальный	приморский	субокеанический	океанический
Субарктическая	доминанты	--	<i>Betula glandulosa</i> , <i>Ledum groenlandicum</i> , <i>Salix barklayi</i> ,	<i>Betula glandulosa</i> , <i>Ledum groenlandicum</i> , <i>Salix barklayi</i> ,	--	<i>Empetrum nigrum</i> , <i>Arnica spp.</i> , <i>Erigeron spp.</i>
	бгк зона	--	SWB	SWB	--	SWB
	союз	--	Salici pulchrae-Betulion glandulosae	Salici pulchrae-Betulion glandulosae		Loiseleurio-Vaccinetea
Северная бореальная	доминанты	--	<i>Picea glauca</i> , <i>P. mariana</i> , <i>Larix laricina</i>	<i>Picea glauca</i> , <i>P. mariana</i> , <i>Betula papyrifera</i>	<i>Picea glauca</i> , <i>P. mariana</i> , <i>Betula neoalaskana</i>	<i>Duschekia fruticosa</i> , <i>Salix pulchra</i>
	бгк зона	--	BWBS	BWBS	BWBS	SWB
	союз	--	Ledo decumbentis-Piceion marianae	Ledo decumbentis-Piceion marianae	Ledo decumbentis-Piceion marianae	Salici pulchrae-Betulion glandulosae, Alnion fruticosae
Средняя бореальная	доминанты	--	<i>Pinus banksiana</i> , <i>Picea glauca</i>	<i>Picea glauca</i> , <i>P. mariana</i> , <i>Abies lasiocarpa</i> , <i>Pinus contorta</i> var. <i>latifolia</i>	<i>Picea glauca</i> , <i>P. mariana</i> , <i>Abies lasiocarpa</i> , <i>Pinus contorta</i> var. <i>latifolia</i>	<i>Pinus contorta</i> var. <i>contorta</i> , <i>Juniperus communis</i> var. <i>depressa</i>
	бгк зона	--	BWBS	BWBS	BWBS	SWH
	союз	--	Pinion banksianae	Gaultherio-Piceion glaucae, Betulo neoalaskanae-Populion tremuloidis	Gaultherio-Piceion glaucae, Piceion sitchensis	Piceion sitchensis
Южная бореальная	доминанты	--	<i>Pinus banksiana</i> , <i>Pinus contorta</i> var. <i>latifolia</i> , <i>Populus tremuloides</i>	<i>Picea glauca</i> , <i>Abies lasiocarpa</i> , <i>Pinus contorta</i> var. <i>latifolia</i>	--	<i>Picea sitchensis</i> , <i>Pinus contorta</i> var. <i>contorta</i> , <i>Tsuga mertensiana</i> , <i>Chamaecyparis nootkensis</i>
	бгк зона	--	SBPS	SBS	--	SWH

Подзона	Сектор					
	ультраконтинентальный	континентальный	приморский	субокеанический	океанический	
СОЮЗ	--	Pinion banksianae	Gaultherio-Piceion glaucae, Betulo neoalaskanae-Populion tremuloidis	--	Piceion sitchensis, Tsugion heterophyllae	
Северная умеренная	ДОМИНАНТЫ	--	<i>Pinus ponderosa</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i>	<i>Tsuga heterophylla</i> , <i>Thuja plicata</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>menziesii</i>	--	<i>Picea sitchensis</i> , <i>Tsuga heterophylla</i> , <i>Pinus contorta</i> var. <i>contorta</i> , <i>Chamaecyparis nootkatisis</i> , <i>Thuja plicata</i>
	бгк зона	--	PP	IDF	--	SWH
	СОЮЗ	--	Pino scopulorum-Pseudotsugion glaucae	Tsugion heterophyllae	--	Tsugion heterophyllae
Средняя умеренная	ДОМИНАНТЫ	--	<i>Pinus ponderosa</i> , <i>Purshia tridentata</i> , <i>Festuca spicata</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>menziesii</i> , <i>Sequojadendron giganteum</i>	--	<i>Sequojadendron giganteum</i> , <i>Sequoja sempervirens</i>
	бгк зона		BG	IDF		CDF
	СОЮЗ		Pino scopulorum-Pseudotsugion glaucae, степные синтаксоны	Tsugion heterophyllae		Tsugion heterophyllae

* Обозначения биогеоклиматических зон (по Pojar et al., 1991): SWB – Spruce-Willow-Birch, BWBS – Boreal White and Black Spruce, SBPS – Subboreal Pine-Spruce, SBS – Subboreal Spruce, BG – Bunchgrass, PP – Ponderosa Pine, IDF – Interior Douglas Fir, CDF – Coastal Douglas Fir, ICH – Interior Cedar-Hemlock, CWH – Coastal Western Hemlock.

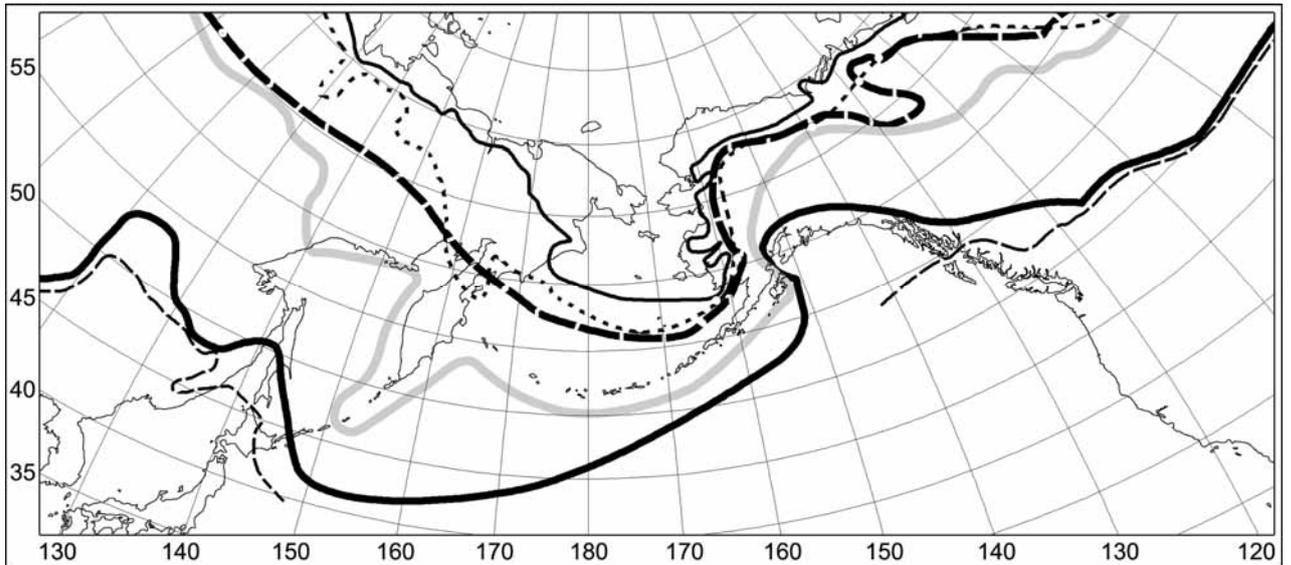


Рис. 16. Широтные фитогеографические линии северной Пацифики. Жирные черные линии: флористические линии между умеренными и бореальными (сплошная) и между бореальными и субарктическими-арктическими (пунктирная) флорами. Тонкие черные линии: линии между умеренными и бореальными (длинноштриховой пунктир), между бореальными и субарктическими (короткоштриховой пунктир) и между субарктическими и арктическими (сплошная) растительными комплексами. Серая линия: южная граница гипоарктического пояса по Б.А. Юрцеву (1966).

нием болот и заболоченных лесов и редколесий лиственницы в Азии (Crawford, 2000) и *Picea mariana* – в Северной Америке (Ritchie, 1984) в районах сплошной вечной мерзлоты, а также отступлением к югу северной границы леса и рубежа между умеренной и бореальной растительностью.

Долготные фитогеографические линии (рис. 17) разделяют регионы с различным уровнем и характером увлажнения и различным годовым диапазоном температур. Как правило, растительный покров долготных полос формируется за счет различных флористических центров. Низкая увлажненность и дефицит влаги является мощным селективным фильтром, ограничивающим распространение влагозависимых флоро-ценотических комплексов и тем самым снижающим лимитирующее влияние ценотических факторов на миграцию светолюбивых засухоустойчивых видов. Распределение флористических комплексов в долготных полосах с широким годовым диапазоном температур (теплое лето, холодная зима) сильнее связано с ценотическими комплексами (флористические рубежи ближе к геоботаническим), чем в долготных полосах с узким диапазоном. Холодное и прохладное лето в районах с океаническим климатом является лимитирующим фактором для ценотической активности многих эдификаторов, в то время как теплые зимы способствуют выживанию теплолюбивых элементов флоры много севернее их континентальных зональных аналогов. Флористические рубежи в океанических районах, как правило, находятся на значительном расстоянии от геоботанических рубежей.

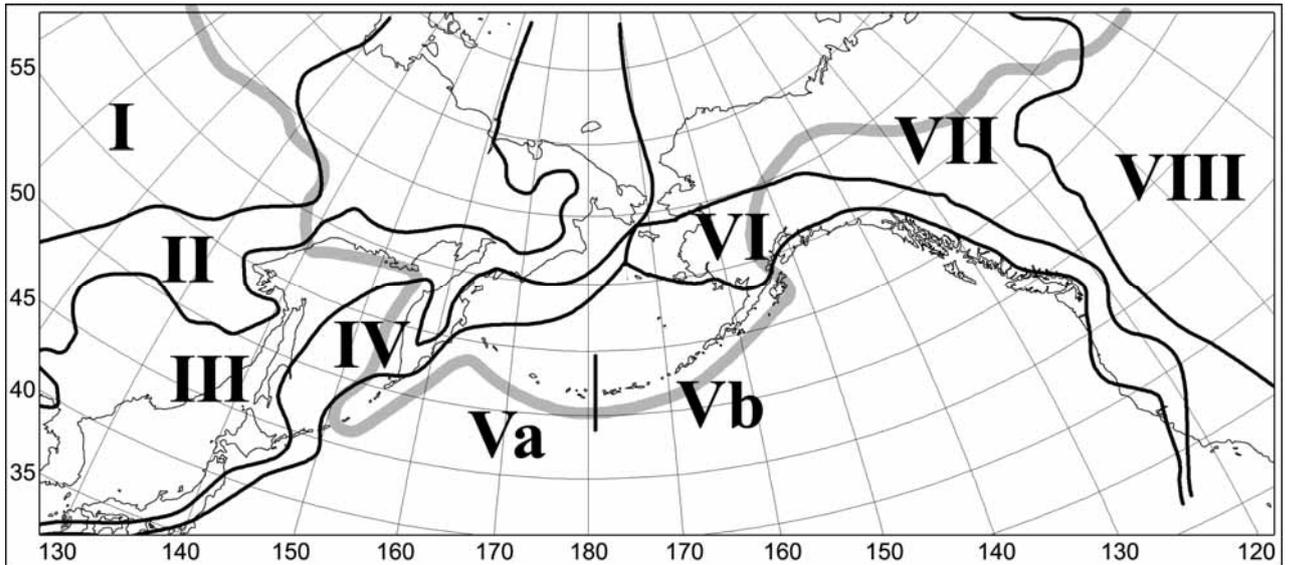


Рис. 17. Долготные фитогеографические линии северной Пацифики. Полосы: I – Восточная Сибирь, II – континентальный Дальний Восток, III – Дальний Восток, IV – субокеанический Дальний Восток, V – Хультения (а – западная, b – восточная), VI – кордильерская, VII – западноамериканская, VIII – восточноамериканская. Серая линия: южная граница гипоарктического пояса по Б.А. Юрцеву (1966).

Благодаря сохранению гумидности в период позднеплейстоценовой аридизации климата, океанический сектор северо-восточной Азии очевидно являлся и до сих пор является важнейшим рефугиумом для представителей влаголюбивой флоры, сформировавшейся на этой территории в плиоцене. Анализ ареалов амфиокеанических видов говорит о деградации их бывшего ареала, главной причиной которой был дефицит влаги в период плейстоценового максимума. Плейстоценовые рефугиумы в океаническом секторе оказали значительное влияние и во многом предопределили главные направления развития континентальной растительности в голоцене.

Выводы

1. Растительный покров северной Пацифики формируется под влиянием полярного, бореального, умеренного и средиземноморского макробиоклиматов. Главные внутризональные вариации растительного покрова связаны с градиентом континентальности и сопряженным с ним годовым ходом температур и осадков, определяющими в северной Пацифике 7 основных типов биоклимата. Североамериканская часть региона, в сравнении с северо-восточной Азией, характеризуется значительно бóльшим количеством осадков в области бореального макробиоклимата; значительно более резким градиентом континентальности и более высокой теплообеспеченностью. Северо-восточная Азия характеризуется более протяженным концентрическим градиентом континентальности, более продолжительным периодом с негативными температурами и выраженным периодом дефицита влаги на обширных пространствах.

2. Флористическое районирование методом дифференцирующих групп родов в целом подтверждает флористическое районирование А.Л. Тахтаджяна для североамериканской части северной Пацифики и имеет небольшое расхождение с ним на уровне флористических провинций азиатской части. В отличие от районирования А.Л. Тахтаджяна, в северной Азии, в пределах Циркумбореальной области выделяются Субарктическая, Азиатская бореальная, Евро-сибирская бореальная и Горная южносибирская бореальная провинции, а в Восточноазиатской (Китайско-Японской) области на территории северной Пацифики – северная Маньчжуро-Хоккайдская и южная Японо-Корейская провинции.

3. Сравнительный анализ провинциальных флор на уровне родового состава выявил следующие закономерности: 1) флоры южных и прибрежных провинций в основном определяют состав северных флор на обоих континентах; 2) сходство провинциальных флор, находящихся на одном континенте значительно выше уровня сходства между азиатскими и североамериканскими зональными аналогами; 3) влияние горных провинциальных флор (Горной южносибирской и обеих провинций области Скалистых Гор) на формирование флоры Субарктической провинции значительно, чем равнинных провинциальных флор.

4. В результате эколого-флористической классификации зональной и близкой к зональной растительности северной Пацифики, сообщества, распределены в 138 ассоциаций, 6 подсоюзов, 39 союзов, 19 порядков и 8 классов. Зональная субарктическая растительность представлена 9 ассоциациями 3 союзов, 3 порядков, 1 класса; бореальная – 50 ассоциациями 16 союзов, 7 порядков, 3 классов; умеренная – 79 ассоциациями 20 союзов 9 порядков 4 классов.

5. Зональная субарктическая растительность северной Пацифики представлена сообществами одного, предварительно выделяемого класса – *Betuletea glanduloso-divaricatae* – и сложена флористическими комплексами, имеющими тесные связи с флорами притихоокеанских горных районов.

6. Зональная бореальная растительность северной Пацифики представлена классами: *Vaccinio-Piceetea* – в азиатских континентальном и приморском секторах, *Betulo-Ranunculetea* – в азиатском субокеаническом секторе и *Linnaeo-Piceetea mariana* – в североамериканском континентальном секторе. Различия между классами определяются как региональными климатами, так и флористическими центрами, обособившимися в северной Пацифике в преплейстоценовое время. При существенном экобиоморфологическом сходстве сообществ притихоокеанской части циркумбореальной зоны ценофлоры лесных ассоциаций значительно отличаются, что подтверждает правомерность их отнесения S. Rivas-Martínez к новому бореальному классу – *Linnaeo americanae-Piceetea mariana*.

7. Зональная умеренная растительность северной Пацифики представлена классами: *Querco-Betuletea davuricae*, *Quercetea mongolicae* и *Fagetea crenatae* в Азии и *Tsugo-Thujetea* в Северной Америке. Установлено, что: 1) на территориях Азии и Северной Америки умеренные сообщества формировались на ос-

нове абсолютно различных, исторически сложившихся флористических комплексов, соответственно Восточноазиатской флористической области с небольшим влиянием Ирано-Туранской области и области Скалистых Гор с существенным влиянием Калифорнийской области; 2) ценофлоры азиатской и североамериканской умеренной растительности в значительной степени изолированы друг от друга, что выражается в отсутствии общих видов умеренных (неморальных) ценофлор; 3) среди немногочисленных видов, общих для двух ценофлор, преобладают виды бореального ценофлорного комплекса и амфиокеанские виды.

8. Наибольший вклад в определение современного положения фитогеографических линий в северной Пацифике вносят климатические факторы, главным образом теплообеспеченность, продолжительность вегетационного периода и влагообеспеченность в вегетационный сезон. Существенные особенности границ между субарктической, бореальной и умеренной зонами в азиатской и североамериканской частях северной Пацифики, а также границ между субдолготными секторами растительного покрова обусловлены рядом плейстоценовых и голоценовых событий, таких как: регрессия борео-тропической флоры тепло-умеренного склада, обусловленная похолоданием и завершившаяся формированием к началу плейстоцена гумидного бореального флоро-ценофлорного комплекса в пределах северных широт в северной Пацифике; регрессия бореальной гумидной флоры и растительности в среднем и позднем плейстоцене в Азии, обусловленная ксерофитизацией климата, сопровождающаяся миграцией засухо- и холодоустойчивых элементов с континента в прибрежные районы и на острова; расширение и интеграция локалитетов бореальной и умеренной гумидной флоры, обусловленные общим потеплением и гумидизацией в раннем голоцене в Азии; усиление океаничности климата в прибрежных районах в период голоценового оптимума, приведшее к широкому распространению болот и заболоченных лесов и редколесий и отступлению северной границы леса.

Основные работы по теме диссертации

Монографии:

1. Krestov P.V., Klinka K., Chourmouzis C., Hanel C. Classification of trembling aspen ecosystems in British Columbia. Vancouver: UBC, Forest Sci. Dept., 2000. 112 p.
2. Krestov P.V., Klinka K., Chourmouzis C., Kayahara G. 2000. Classification of mid-seral black spruce ecosystems of northern British Columbia. Vancouver: UBC, Forest Sci. Dept., 2000. 88 p.
3. Крестов П.В., Верхолат В.П. Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2003. 200 с.

Статьи в ведущих российских рецензируемых научных изданиях:

4. Верхолат В.П., Крестов П.В., Осипов С.В. Новое местонахождение *Dimeria neglecta* Tzvel. (Poaceae) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 90-91.

5. Крестов П.В. Редкие растительные сообщества в широколиственно-хвойном поясе бассейна реки Большая Уссурка (Средний Сихотэ-Алинь) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 107-115.
6. Крестов П.В. Эколого-фитоценотическая характеристика лесов широколиственно-хвойного пояса среднего течения реки Большая Уссурка (Приморский край) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 116-122.
7. Гришин С.Ю., Крестов П.В., Якубов В.В., дел Морал Р. О восстановлении растительности в районе катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 92-103.
8. Крестов П.В., Накамура Ю., Верхолат В.П. Синтаксономическое разнообразие лесов из *Picea glehnii* - редких экосистем островного сектора Восточной Азии // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 12-26.
9. Крестов П.В. Растительный покров Командорских островов // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 11. С. 1740-1762.
10. Богатов В.В., Питч Т.У., Стороженко С.Ю., Баркалов В.Ю., Лелей А.С., Холин С.К., Крестов П.В., Костенко В.А., Макаренченко Е.А., Прозорова Л.А., Шедько С.В. Особенности формирования наземной и пресноводной биоты острова Сахалин // Вестник ДВО РАН. 2006. Вып. 2. С. 32-47.

Статьи в ведущих международных рецензируемых научных изданиях:

11. Grishin S.Y., Krestov P.V., Okitsu S. Subalpine vegetation of Mt. Vysokaya (Middle Sikhote-Alin) // *Vegetatio*. 1996. Vol. 127. P. 155-172.
12. Klinka K., Chen H.Y.H., Fons J., Krestov P.V. Characterization of nutrient regimes in some continental subalpine boreal forest soils // *Can. J. Soil Sci.* 1998. Vol. 78. P. 467-475.
13. Ishikawa Y., Krestov P.V., Namikawa K. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East // *J. Veget. Sci.* 1999. Vol. 10. P. 439-448.
14. Chen H.Y.H., Krestov P.V., Klinka K. Trembling aspen site index in relation to environmental measures of site quality at two spatial scales // *Can. J. For. Res.* 2002. Vol. 32. P. 112-119.
15. Klinka K., Krestov P.V., Chourmouzis C. Classification and ecology of the mid-seral *Picea mariana* forests of British Columbia // *Appl. Veget. Sci.* 2002. Vol. 5. No. 2. P. 227-236.
16. Krestov P.V., Nakamura Y. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // *Folia Geobotanica*. 2002. Vol. 37, No. 4. P. 441-474.
17. Nigh G.D., Krestov P.V., Klinka K. Height growth of black spruce in British Columbia // *The Forestry Chronicle*. 2002. Vol. 78. No. 2. P. 306-313.
18. Nigh G.D., Krestov P.V., Klinka K. Trembling aspen height-age models for British Columbia // *Northwest Science*. 2002. Vol. 76. No. 3. P. 202-212.
19. Košťák M., Krestov P.V., Okitsu S. Basic Geomorphological and Geological Characteristics of Northeast Asia // Kolbek J. et al. (eds.) *Forest vegetation of Northeast Asia*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2003. P. 33-49.
20. Krestov P.V. Forest vegetation of Easternmost Russia (Russian Far East) // J. Kolbek et al. (eds.) *Forest vegetation of Northeast Asia*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2003. P. 93-180.

21. Qian H., Klinka K., Økland R.H., Krestov P., Kayahara G.J. Understorey vegetation in boreal *Picea mariana* and *Populus tremuloides* stands in British Columbia // *J. Veget. Sci.* 2003. Vol. 14. P. 173-184.
22. Qian H., Krestov P., Fu P.-Y., Wang Q.-L., Song J.-S., Chourmouzis C. Phytogeography of Northeast Asia // Kolbek J. et al. (eds.) *Forest vegetation of Northeast Asia*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2003. P. 51-91.
23. Qian H., Song J.-S., Krestov P., Guo Q., Wu Z., Shen X., Guo X. Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients // *J. Biogeogr.* 2003. Vol. 30. P. 129-141.
24. Krestov P.V. Symposium "Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21st century" // *News of Vegetation Science*. 2004. No. 3. P. 12-16.
25. Krestov P.V., Song J.-S., Nakamura Y., Verkholat V.P. A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia // *Phytocoenologia*. 2006. Vol. 36. No. 1. P. 77-150.
26. Nakamura Y., Krestov P.V. Coniferous forests of the temperate zone of Asia // *Coniferous forests (Ecosystems of the World, Vol. 6)*. Paris et al.: Elsevier Academic Publishing, 2005. P. 163-220.

Статьи в региональных изданиях:

27. Крестов П.В. Редкие растительные сообщества Приморского края // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 1996. Вып. 1. С. 88-115.
28. Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Левус А.П. Влияние катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка, 1907 г.) на лесную растительность // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 1997. Вып. 43. С. 210-244.
29. Крестов П.В. Основные черты фитоценоотического разнообразия широколиственно-кедровых лесов среднего Сихотэ-Алиня // Комаровские чтения. 1997. Вып. 44. С. 108-126.
30. Klinka K., Fons J., Krestov P.V. Towards a taxonomic classification of humus forms: third approximation // *Scientia Silvana*. 1997. No. 9. P. 1-4.
31. Крестов П.В. Ценофлора широколиственно-кедровых лесов среднего Сихотэ-Алиня // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 1998. Вып. 3. С. 51-68.
32. Krestov P.V. Relationships between site index of major tree species in the ESSF zone and ecological measures of site quality // *Scientia Silvana*. 1998. No. 23. P. 1-3.
33. Крестов П.В. Флористические аспекты высотно-поясной растительности среднего Сихотэ-Алиня // Ботанические исследования на российском Дальнем Востоке. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 193-200.
34. Dobry J., Splechtna B., Krestov P.V. Climate - Radial Growth Relationships in Some Major Tree Species of British Columbia // *Scientia Silvana*. 1999. No. 13. P. 1-4.
35. Nigh G.D., Krestov P.V. Site index Conversion Equations for Mixed Black Spruce – Lodgepole Pine Stands // Ministry of Forests of British Columbia. Extension Note. 1999. No 39. P. 1-3.
36. Галанин А.В., Крестов П.В. Основные разрушающие факторы // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. С. 100-102.

37. Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Якубов В.В. 2000. Восстановление растительности на вулкане Шивелуч после катастрофы 1964 г. // Комаровские чтения. Выпуск 46. Владивосток. С. 73-103.
38. Крестов П.В. Сосудистые растения // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. С. 31-47.
39. Крестов П.В. Зональные подразделения и высотные пояса растительности // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. С. 27-31.
40. Крестов П.В., Галанин А.В. Классификация растительности Сихотэ-Алинского заповедника // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. С. 83-96.
41. Крестов П.В., Ишикава Ю. Естественная динамика широколиственно-кедровых фитоценозов в Сихотэ-Алинском заповеднике // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. С. 208-218.
42. Якубов В.В., Крестов П.В. *Saxifraga tolmiei* Torr. et Gray. – новый вид для флоры России с вулкана Ключевская сопка (Центральная Камчатка). // *Turczaninovia*. 2000. Т. 3, Вып. 3. С. 64-66.
43. Киселев А.Н., Крестов П.В., Скирина И.Ф. К созданию национального природного парка "Ливадийский хребет" // Ландшафтно-растительная поясность Ливадийского хребта. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 29-46.
44. Крестов П.В. Растительность хребта Ливадийский // Ландшафтно-растительная поясность Ливадийского хребта. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 7-28.
45. Kayahara G., Klinka K., Krestov P.V., Qian H. Vegetation and soil nutrient properties of Black Spruce and Trembling Aspen ecosystems in the Boreal Black and White Spruce Zone // *Scientia Silvic*a. 2001. No. 31. P. 1-4.
46. Krestov P.V., Chen H.Y.H., Klinka K., Collins B. Trembling Aspen Site Index in Relation to Environmental Measures of Site Quality // *Scientia Silvic*a. 2001. No. 43. P. 1-4.
47. Qian H., Klinka K., Krestov P.V. Species Diversity and Floristic Relationships of the Understory Vegetation in Black Spruce and Trembling Aspen Stands in the Boreal Forest of British Columbia // *Scientia Silvic*a. 2001. No. 32. P. 1-4.
48. Крестов П.В. Особенности мониторинга растительных сообществ различного статуса в шкале "редкость-обычность" // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003. С. 16-27.
49. Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Таран А.А. Ботанико-географическое районирование острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2004. Ч. 1. С. 67-90.
50. Крестов П.В. Предложения к флористическому районированию северной Азии на основе сравнительного анализа региональных флор на родовом уровне // Комаровские чтения. 2005. Вып. 51. С. 15-56.

Работы в материалах конференций, симпозиумов, конгрессов:

51. Krestov P.V. The botabico-geographical relations in the Russian Far East: an attempt of integrated view // 43 symposium of the international association for vegetation science. Nagano, 2000. С. 42.
52. Крестов П.В. Использование флористической базы данных для фитогеографических сравнений на Дальнем Востоке Азии // Информационные и телекоммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике. Санкт-Петербург, 2001. С. 32.
53. Крестов П.В. Фитогеографические линии дальневосточной Азии // Труды международного форума по проблемам науки, техники и образования. Москва, 2001. Т. 3. С. 54-55.
54. Krestov P.V., Grishin S.Y., Verkholat V.P., del Moral R. A Comparison of Pioneer Vegetation on Kamchatka Volcanoes and Volcano St. Helens // Plants and Volcanoes. Abstracts of the Kamchatka Field Symposium. Vladivostok, 2001. P. 20.
55. Krestov P.V. Broad-based comparative reality of vegetation of Asian part of Russia // VIII International Congress of Ecology. Seoul, 2002. P. 147.
56. Крестов П.В. Особенности мониторинга растительных сообществ различного статуса в шкале "редкость-обычность" // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток, 2003. С. 16-27.
57. Krestov P.V. The plant cover of the Russian Far East: phytogeographical lines and gradients // Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21 st century. Vladivostok, 2003. P. 46.
58. Nakamura Y., Yakubov V.V., Krestov P.V. A phytosociological study of alpine vegetation of Japan and Kamchatka // Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21 st century. Vladivostok, 2003. P. 59.
59. Qian H., Krestov P.V., Song J.-S., Fu P., Wang Q. Larch-scale phytogeographical patterns in Northeast Asia // Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21st century. Vladivostok, 2003. P. 75.
60. Крестов П.В., Беляев Е.А. К методике выделения особо защитных участков леса в местах распространения редких лесных сообществ при проведении лесоустройства // Материалы 7 Дальневосточной конференции по заповедному делу. Биробиджан, 2005. С. 149-153.
61. Krestov P.V., Song J.-S. Bioclimatic and historical aspects of biodiversity in the broad-leaved forests of mainland Northeast Asia // XVII International Botanical Congress. Vienna, 2005. P. 19.
62. Krestov P.V. Phytogeographical lines 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. 193.
63. Nakamura Y., 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.