
ЭВОЛЮЦИЯ ПРИРОДНЫХ СИСТЕМ

УДК 581. 40÷502.53:551.3

БИОКЛИМАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2018 г. Эрланд Г. Коломыц

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

E-mail: egk2000@mail.ru

Поступила в редакцию 21.11.2016 г.

Аннотация. Вскрыты механизмы известного географического явления островов внетропической Неопацифики – общего снижения границ высотных биоклиматических поясов и смещения природных зон на юг по сравнению с соседним материком. Важнейшей чертой биоклиматической системы на стадии островного ландшафтогенеза является прямое подчинение фитобиоты вертикальным гидротермическим градиентам и господство транспирационной составляющей теплового баланса, что способствует выживанию лесных экосистем бореальной Неопацифики в неблагоприятных для них условиях “холодной” океаничности. Показано, что новые типы экологических систем Южных Курил возникли еще в начале плейстоцена, когда здесь сформировался покров влажных таежных лесов с древними (эоплейстоценовыми) хорошо развитыми почвами, что и позволяет считать данный период началом эволюционных процессов в растительном покрове этих островов.

Ключевые слова: региональная биоклиматическая система, Неопацифика, вулканические острова, высотная поясность, гидротермические градиенты, тепловой баланс, транспирация, продуктивность.

DOI: 10.7868/S2587556618030093

BIOCLIMATIC SYSTEM OF KURIL ISLANDS

Erland G. Kolomyts

Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

E-mail: egk2000@mail.ru

Received November 21, 2016

Abstract. The causal mechanisms of the known geographical phenomenon of insular extratropical Neo-Pacific, i.e., the general descent of the boundaries of altitudinal bioclimatic zones and the southward shift of natural zones on islands compared to the neighboring continents, are discussed. The phenomenal feature of bioclimatic system at the stage of insular landscape formation is the direct subordination of phytobiota to vertical hydrothermal gradients. All the above is conditioned by the domination of transpiration part in thermal balance and ensures the survival of insular ecosystems of the boreal Neo-Pacific under unfavorable conditions of cold oceanicity. It is shown that new types of ecological systems of South Kuril Islands arose in the early Pleistocene, when the cover of the wet taiga forests with ancient (Eopleistocene) well-developed soil had been formed that allows us to consider this period the beginning of the evolutionary processes in the vegetation of these islands.

Keywords: regional bioclimatic system, Neo-Pacific, volcanic islands, altitudinal zonality, hydrothermal gradients, thermal balance, transpiration, productivity.

Введение. Под региональной биоклиматической системой нами понимается упорядоченная совокупность пространственных связей растительных формаций, а также их групп и классов [26], с ландшафтно-геофизическими факторами. Элементами системы являются климатические ниши

указанных фитоценологических единиц, распределенные по гидротермическим градиентам и представляющие собой пространственный согласно [5, 34], а также ресурсный [24] аспекты экологических ниш. Региональная биоклиматическая система определяет граничные условия формирования

фитоценологических единиц топологического уровня под воздействием местных геоморфологических и эдафических факторов. На Южных Курилах это, во-первых, омывающие их с северо-запада теплое (охотоморское — Соя) и с юго-востока холодное (тихоокеанское — Курильское) морские течения, а во-вторых, — муссонная циркуляция воздушных масс с резко выраженной розой ветров: северо-западных континентальных зимой и юго-восточных океанических летом. Через эту зону проходят основные траектории тропических циклонов, приносящих большое количество осадков. Муссонный характер климата, со сменой господствующих ветров, вызван сезонными смещениями (восток ↔ запад) траекторий циклонов [3]. Благодаря суперпозиции указанных факторов с горным вулканическим рельефом формируются достаточно контрастные климаты охотоморских и тихоокеанских побережий, а также примыкающие к ним горных склонов.

Для восточной окраины Азиатского материка, в том числе для островных и полуостровных территорий, вдающихся далеко в акваторию Тихого океана и его окраинных морей, проблема океаничности и континентальности разработана еще недостаточно. Например, остаются неясными причинные механизмы двух феноменальных географических явлений внутропической Неопацифики, по терминологии [27], — общего снижения на островах границ высотных климатических поясов и смещения природных зон на юг по сравнению с соседним материком [10, 16, 17, 23, и др.]. Не раскрыта также роль климатических параметров и самой структуры теплового баланса в создании резких биогеографических отличий островодужной Неопацифики от окраинно-материковой и материково-островной Субпацифики.

Настоящая статья имеет **целью** осветить наиболее существенные, на наш взгляд, особенности пространственной структуры региональной биоклиматической системы Курильской островной дуги (в границах бореального пояса), а также оценить созидательную роль этой системы на островодужном геологическом этапе эволюции континентальной биосферы.

Климатические условия островного вулканического ландшафта. Для анализа были использованы как региональные гидрометеорологические данные по Южно-Курильским островам, так и материалы нашей ландшафтно-экологической съемки, проведенной в августе 1985 г. на экспериментальном полигоне в центральной части о-ва Кунашир. Полигон расположен вблизи ст. Южно-Курильск и занимает низкогорный район вулкана Менделеева (высота до 860 м абс.) и его окружения. Распределение

средней месячной температуры самого теплого месяца августа t_{VIII} и годового количества осадков $r_{год}$ по абсолютной высоте для охотоморского и тихоокеанского секторов вулкана Менделеева рассчитано Л.С. Шарой на основе данных WorldClim [32] с помощью программы “Аналитическая ГИС Эко” [37]. Планетарные матрицы WorldClim формировались путем интерполяции метеоданных. Применялся алгоритм сплайна по методу сглаживающей тонкой пластины, который реализован в программном пакете ANUSPLIN [33]. В процедуре интерполяции для суши использовались широта, долгота и высота в качестве независимых переменных. Для Курильского региона матрицы WorldClim преобразовывались в проекцию Гаусса-Крюгера (зона 25) с разрешением 600 м, что вполне отвечает подробности данных WorldClim для широт о-ва Кунашир.

Годовой коэффициент увлажнения Высоцкого—Иванова $K_{увл}$ рассчитывался из данных годового количества осадков и годовой испаряемости $E_0(год)$ по формуле: $K_{увл} = r_{год} / E_0(год)$. Для метеостанций Курильских островов годовая испаряемость определялась по известной формуле Н.Н. Иванова [18]. Было также установлено, что средняя за год месячная испаряемость (25 мм) на ст. Южно-Курильск близка к испаряемости августа (21 мм), и это позволило принять связь между $E_0(год)$ и t_{VIII} прямо пропорциональной. Исходя из значений t_{VIII} , была определена годовая испаряемость для каждой из 32 пробных площадей экспериментального полигона на вулкане Менделеева по формуле (с высоким коэффициентом корреляции R):

$$E_0(год) = 19.215 \cdot t_{VIII} - 0.057; R = 0.999.$$

Близкие результаты расчетов $E_0(год)$ получены также по данным 8 метеостанций Курильских островов:

$$E_0(год) = 20.74 \cdot t_{VIII} - 34.19; R = 0.971.$$

Значения $K_{увл}$ на территории Менделеевского вулканического ландшафта оказались в пределах 3.58–5.15, что существенно превышает известные показатели увлажнения для океанических равнинных подтаежных ландшафтов юга Дальнего Востока [19]. Аналогичный уровень атмосферного увлажнения свойствен “таежным высокогорьям”, по определению [25], — субконтинентальным среднегорным южнотаежным районам Восточной Сибири, например, хр. Хамар-Дабан (абс. высота 1442 м, $K_{увл} = 4.23$). Таким образом, бореальные лесные сообщества островодужной Неопацифики сформированы в таких высотно-зональных

гидротермических условиях, которые аналогичны внутриконтинентальным “таежным высокогорьям”. Этот факт согласуется с гипотезой о том [29], что первичным флористическим комплексом на Южно-Курильских островах являлся высокогорный, преобразованный в дальнейшем внедрением неморальных и ультранеморальных видов при трансгрессиях океана и соответствующих климатических изменениях.

Геоботанические и фенологические материалы показывают, что в вегетационный период северо-западный охотоморский сектор о-вов Кунашир и Итуруп оказывается более теплым и сухим, нежели юго-восточный тихоокеанский [11]. На вулкане Менделеева эти циркуляционно-экспозиционные гидротермические различия выражены вполне отчетливо (рис. 1), хотя и не столь резко, поскольку южная половина о-ва Кунашир омывается ветвями теплого течения Соя с обеих сторон [3]. При этом температурные контрасты наиболее резко выражены на приморских равнинах и в предгорьях и постепенно сглаживаются по мере подъема в горы, сходя на нет в подгольцовом поясе. Плювиометрические же секторные контрасты прослеживаются по всей высоте вулкана. Соответственно, сохраняются секторные различия и в коэффициенте увлажнения с некоторым, правда, уменьшением с высотой.

Структура биоклиматической системы. Известно, что чем мельче остров, достаточно удаленный от материка, тем больше его климат приближается к климату океана, поэтому основные биоклиматические, гидрологические и морфоскульптурные характеристики островов определяются их площадными размерами [16, 17]. С увеличением площади островной суши возрастает степень трансформации ею влажных океанических воздушных масс, повышается уровень конденсации влаги, с более высоких отметок начинается высотная биоклиматическая дифференциация ландшафтов

[15], наконец, происходит растяжение самих высотных поясов. Одновременно растут площади водосборных бассейнов и более устойчивым становится сток, поэтому усиливается эрозионно-аккумулятивная деятельность речной сети, создавая развитую флювиальную морфоскульптуру. Аналогичные закономерности выявляются и в более крупном пространственно-временном масштабе — при переходе субэкральных ландшафтов от островодужной (неопацифической) стадии развития к стадии окраинно-материковой (субпацифической). Ярким примером тому служит бинарная система “О-в Кунашир (вулкан Менделеева) — Средний Сихотэ-Алинь” (рис. 2, табл. 1).

Уже отмечалось четкое и полное проявление высотно-зональной биоклиматической поясности на вулкане Менделеева [22], несмотря на его относительно небольшую высоту. При этом его территория стоит в ряду закономерного снижения высоты зональных границ по мере роста общей океаничности климата и уменьшения высоты горных систем на Курильских островах [10].

В целом в охотоморском секторе растительные пояса поднимаются до более высоких отметок, чем в секторе тихоокеанском. В соответствии с основными положениями горной климатологии [2] можно полагать, что первый сектор обладает менее океаническим климатом с более четко выраженными межпоясными границами. На противоположном склоне вулкана в условиях большей океаничности геоботанические границы не только снижены (пояс елово-пихтовых лесов местами достигает побережья), но и гораздо более “размыты”. В этих условиях формируются обширные *фитоэкотоны* — *зачатки буферных лесных сообществ*. На склонах г. Мечникова нами обнаружены 4 таких экотона: один бинарный фитоэкотон, разделяющий пояса кедрового стланика и каменно-березового криволесья (абс. высота около 640 м), и два тернарных экотона с равноправным участием ели,

Таблица 1. Абс. отметки границ (м) между высотными растительными поясами вулкана Менделеева и окружающих его территорий

Высотные пояса	Секторы	
	Охотоморский	Тихоокеанский
Кедрового стланика	700–720	670–680
Каменноберезового криволесья		
Темнохвойных лесов	610–620 (местами снижается до 540)	520–580 (местами снижается до 480–500)
Хвойно-широколиственных лесов	230–250	90–150 (местами снижается до 70)

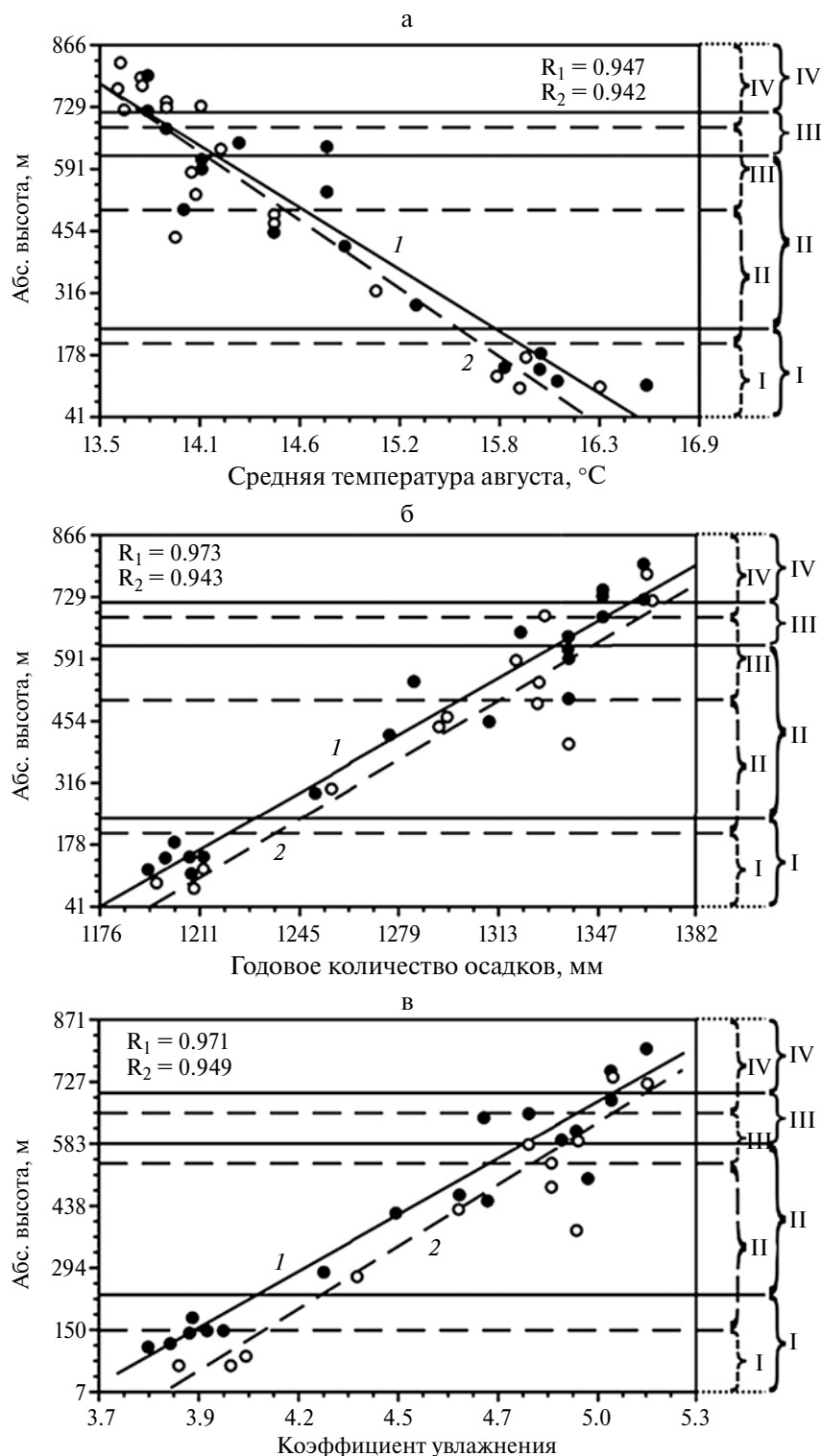


Рис. 1. Распределение средней августовской температуры воздуха (t_{VIII}), годового количества осадков ($r_{год}$) и коэффициента увлажнения Высоцкого–Иванова ($K_{увл}$) по абсолютной высоте ($H_{абс}$) Менделеевского вулканического ландшафта.

Осредненные уравнения линейной регрессии:

(а) $t_{VIII} = 0.162 - 0.00033 \cdot H_{абс}$; $R = 0.925$; (б) $r_{год} = 1187 + 0.2396 \cdot H_{абс}$; $R = 0.946$; (в) $K_{увл} = 3.77 + 0.0019 \cdot H_{абс}$; $R = 0.945$. Высотные пояса: I – хвойно-широколиственных лесов; II – темнохвойных лесов; III – каменноберезового криволесья; IV – кедрового стланика. Циркуляционно-экспозиционные сектора: 1 – охотоморский; 2 – тихоокеанский.

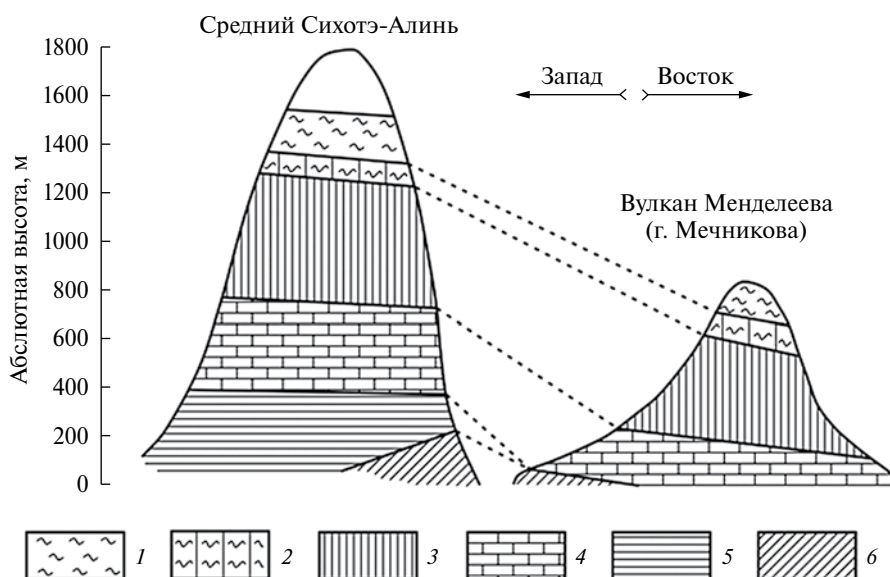


Рис. 2. Схемы высотной поясности Среднего Сихотэ-Алиня, по [21], и вулкана Менделеева на о-ве Кунашир.

каменной березы и кедрового стланика на верхней границе темнохвойнолесного пояса (высоты 580–590 м абс.). Наконец, вблизи тихоокеанского побережья на древней морской террасе, перекрытой пирокластическим материалом, отмечено буферное широколиственно-елово-пихтовое сообщество, оказавшееся на отметках около 70 м абс. в поясе смешанных лесов, где господствуют широколиственные породы. Последний пример свидетельствует о том, что уже на островодужной стадии развития субаэральных ландшафтов произошло массовое внедрение представителей маньчжурской неморальнолесной флоры во флору охотскую темнохвойнолесную с образованием буферных темнохвойно-широколиственных лесов.

Подмечена также определенная зависимость структуры высотной поясности от высоты самого низкого горного сооружения. Так, на хребте Докучаева о-ва Кунашир повышение верхней границы темнохвойных лесов от 400 м (г. Фрегат) до 630 м (г. Герасимова) почти прямо пропорционально увеличению высоты горы от 501 м до 906 м абс. [14].

Приведенные в табл. 1 высотно-зональные границы являются весьма обобщенными, абстрагированными от влияния других факторов, о которых много пишут в литературе по островной биогеографии. Конечно, эта высотно-зональная система не означает отсутствие тех или иных ассоциаций вне своих основных границ. Особенно эвритопны в этом отношении сообщества каменной березы и кедрового стланика, которые на Кунашире и Итурупке местами внедряются в пояс темнохвойной тайги и даже спускаются к самому берегу

моря, что свидетельствует о явлениях существенного локального преломления высотной зональности геоморфологическими, микроклиматическими и эдафическими факторами.

Общее снижение высотных поясов на Кунашире по сравнению со Средним Сихотэ-Алинем (см. рис. 2) обусловлено существенной разницей этих регионов по степени их океаничности—континентальности, что вписывается в общую картину этих изменений для горных стран. При этом решающее значение имеет уровень атмосферной увлажненности территории. Для европейского сектора Евразии наглядное представление дает, например, сравнение высотно-зональных биоклиматических условий Альп и Большого Кавказа, а также Западного и Центрального Кавказа [13].

В табл. 2 представлены температурные параметры и годовые осадки, а также соотношения тепла и влаги по метеостанциям юга Российского Дальнего Востока, характеризующих различные зональные ландшафты материковой окраины, острова Сахалин и Курильских островов. Станции расположены в порядке снижения сумм биологически активных температур, что позволило разнести их по соответствующим типам/подтипам ландшафтов согласно [20]. По значениям сумм активных температур и годового количества осадков указанные метеостанции были размещены на упрощенной диаграмме климаареалов природных экосистем территории бывшего СССР [5], что позволило установить положение окраино-материковых, материково-островных и островодужных ландшафтов в гидротермическом поле

Таблица 2. Гидротермические характеристики лесных экорегионов бореального пояса на Тихоокеанском мегаэктоне Северной Евразии

Метеостанция (абс. высота, м)	Гидротермические характеристики*				
	$t_{VII-VIII}$	$\sum t \geq 10^\circ$	E_0 , мм	$r_{год}$, мм	$K_{увл}$
Суббореальные ландшафты					
Хабаровск (87)	21.1	2672	755	657	0.87
Комсомольск-на-Амуре (21)	20.0	2413	650	577	0.89
Журавлевка (215)	19.8	2366	633	879	1.39
Бореальные южнотаежные ландшафты					
Терней (27)	17.4	1802	463	939	2.03
Южно-Сахалинск (23)	17.3	1779	457	870	1.90
Южно-Курильск (23)	15.8	1426	390	1255	3.22
Бореальные среднетаежные ландшафты					
Улунга (763)	16.3	1544	409	759	1.85
Поронайск (3)	15.8	1426	390	1027	2.63
Курильск (38)	15.3	1309	373	1108	2.97
Субарктические ландшафты					
Уруп (73)	11.1	322	360	1230	3.42
Симушир (26)	10.4	157	379	1706	4.50

* $t_{VII-VIII}$ — средняя температура самого теплого месяца, °C;
 $\sum t \geq 10^\circ$ — сумма биологически активных температур, °C;
 E_0 — годовая испаряемость; $r_{год}$ — годовое количество осадков;
 $K_{увл}$ — коэффициент увлажнения Высоцкого–Иванова.

бореального пояса Тихоокеанского мегаэктона и уточнить их место в климатическом районировании Б.П. Алисова [1].

В пределах Неопацифики представлена широтно-зональная смена биоклиматических условий, которую интересно сопоставить с высотно-поясным гидротермическим полем на экспериментальном полигоне вулкана Менделеева (см. табл. 2). Станция Южно-Курильск дает значения $K_{увл} = 3.22$, достаточно близкие к коэффициенту для окружающих предгорно-равнинных хвойно-широколиственных лесов в. Менделеева (в среднем 3.43). Однако станции Уруп и Симушир, расположенные севернее в зонах соответственно березового криволесья и кедрово-стланиковых лесов, дают заниженные значения $K_{увл}$ (3.31 и 4.50) по сравнению с их высотно-поясными аналогами в. Менделеева (4.70 и 5.02). Как видим, в островодужном экорегионе высотно-поясное гидротермическое поле оказывается более контрастным, чем поле широтно-зональное, что обусловило и более резко выраженные фитоценологические различия на склонах вулканических гор и хребтов по сравнению

с переходами в биоклиматической системе широтной зональности.

Высотные биоклиматические ступени. По данным табл. 2 и [5] с нашими добавлениями были проведены расчеты плювиометрической ступени путем сравнения южнокурильских метеостанций с равнинными и низкогорными станциями Нижнего Приамурья и Среднего Сихотэ-Алиня. Оказалось, что снижение верхних границ хвойно-широколиственного и темнохвойнолесного поясов на в. Менделеева по отношению к указанному окраинно-материковому региону-аналогу составляет соответственно 550 и 620 м, и это адекватно росту годовой суммы осадков в предгорьях на 400–650 мм. Полученные средние значения плювиометрической ступени для верхней границы хвойно-широколиственных лесов и верхнего рубежа пояса пихто-ельников (табл. 3) несколько превышают ступень, вычисленную для субокеанических горных территорий юга Европы (см. выше), что вполне закономерно для муссонно-океанического региона и свидетельствует о реальности полученных для Кунашира соотношений высотной поясности с атмосферной увлажненностью.

Аналогичным образом были выполнены расчеты термометрической ступени, исходя из средней температуры самого теплого месяца: для станции Южно-Курильск (15.8°) и для уссурийско-нижеамурских равнин (около 20.0°, в среднем по восьми станциям). Наконец, были рассчитаны ступени комплексного гидротермического показателя — коэффициента увлажнения.

Термометрическая ступень на о-ве Кунашир оказывается в два с лишним раза больше высотного температурного градиента, который составляет здесь около 0.35°/100 м и в целом близок к низкому температурному градиенту, характерному, согласно [17], для островных территорий. По этой причине происходит смещение вниз всей системы высотно-зональных границ и *сжатие самого спектра высотной зональности*. Именно большой размах термометрической ступени по сравнению с высотным

Таблица 3. Высотные плювиометрическая (а), термометрическая (б) и гидротермическая (в) ступени, по которым происходит снижение зонально-поясных границ на юге острова Кунашир по сравнению со Средним Сихотэ-Алинем

Верхние высотно-поясные границы	Высотные ступени (n/100 м)		
	а	б	в
хвойно-широколиственных лесов	100 мм	0.76°	0.405
пихтово-еловых лесов	89 мм	0.68°	0.36

температурным градиентом отображает на островах снижение уровня конденсации, согласно постулату [15]. Этот процесс проявляется тем более эффективно, чем меньше площадь острова. Так, если на юге острова Кунашир пояс каменноберезового криволесья начинается с отметок 520–620 м, то на соседнем гораздо более мелком Шикотане он спускается до высот 30–40 м — почти так же, как на более северном крупном острове Итуруп [11].

Отметим, что группа метеостанций япономорского побережья материка, Сахалина, а также Южно-Курильских островов находятся в узком диапазоне сумм биологически активных температур, но существенно разнятся по атмосферному увлажнению, что и является главным климатическим фактором биогеографических отличий островодужной Неопацифики от Субпацифики окраинно-материковой и материково-островной.

Для сравнения приведем границы высотных поясов двух территорий юга Дальнего Востока, находящихся на одной широте с о-вом Кунашир — Южным Сахалином и южной частью Среднего Сихотэ-Алиня [21]. Горные хребты первого региона сформировались на рубеже мезозоя и кайнозоя, а второго — в эпоху мезозойской складчатости. На Сахалине пояс елово-пихтовых лесов поднимается до уровня около 700 м абс., каменноберезовых лесов и криволесий — до 900–1000 м, выше которых до 1100–1200 м абс. идет пояс кедровых стлаников. В Среднем Сихотэ-Алине указанные растительные пояса поднимаются еще выше. Даже на склонах хребта, обращенных к Японскому морю, где биоклиматические рубежи на 150–200 м снижены по сравнению с материковыми (западными) склонами, горный пояс елово-широколиственных лесов занимает интервал высот от 350–400 м до 650–700 м абс., а верхняя граница вышележащих темнохвойных лесов находится на отметках 1200–1250 м абс. Далее за сравнительно узкой полосой каменноберезового криволесья, с высоты 1300–1350 м, следует пояс лесов кедрового стланика, с верхней границей 1550–1600 м абс.

Таким образом, *в климатических условиях островной бореальной Неопацифики основной спектр высотной поясности* (от неморальных лесов до субальпийских криволесий и стлаников) *оказывается одновременно сниженным и сжатым*, если его сравнивать с аналогичными спектрами поясности крупных материковых островов и тем более континентальной окраины. На вулканических островах *данный спектр укладывается в пределах низкогорного яруса макрорельефа*. Это высотно-поясное фитоценоотическое сжатие рассматривается как явление экстразональности островной биотической

системы, сформированной маятниковой сменой формаций и даже типов растительного покрова в процессе смен четвертичных ледниковых эпох и межледниковий [30]. Следует отметить, что предельно сжатый в пространстве переход от хвойно-широколиственных лесов через тайгу к подгольцовым стланиковым лесам происходит вопреки уменьшению над островами вертикального температурного градиента.

Явление сжатия и общего снижения системы высотных биоклиматических поясов прослежено не только в суперрегиональном масштабе меридиональных секторов Тихоокеанского мегаэктона, но и на уровне отдельных ландшафтных округов самой Курильской гряды, например, в пределах острова Кунашир. Сравнительный анализ высотной поясности отдельных горных массивов острова, слагающих хр. Докучаева, показал, что повышение нижней границы березового криволесья с 400 м до 630 м абс. пропорционально увеличению высоты горы от 500 м до 915 м абс. [14]. Причина лежит, очевидно, в региональных ороклиматических закономерностях. Согласно [2] с увеличением массивности горного сооружения континентальность горного климата возрастает и верхние границы высотных поясов смещаются вверх.

Структура теплового баланса и продуктивность лесов. Общее снижение границ биоклиматических поясов и природных зон на юг в островной Неопацифике по сравнению с соседними материками, с одновременным меридиональным сжатием самих поясов и зон (см. выше), объясняется обычно недостатком на островах теплоэнергетических ресурсов [8, 16, 17, 23 и др.]. На самом деле, причина кроется в гораздо более сложных ландшафтно-геофизических процессах. Дело в том, что температуры вегетационного периода на островах снижаются больше, чем уменьшаются суммарная солнечная радиация и радиационный баланс (табл. 4). Так, по сравнению с южнотаежными и лесостепными районами Забайкалья на о-ве Кунашир сумма радиационного баланса за период май–сентябрь снижается на 4–11%, а температура самого теплого месяца — на 16–21%. В целом при одном и том же радиационном балансе вегетационного периода ($B_{\text{вп}}$) разница в средней температуре самого теплого месяца ($t_{\text{тм}}$) между внутри- и окраинно-материковым сектором (1) и сектором островным (2) в бореальной Евразии составляет около 3.0–3.5° (рис. 3). Эти различия выражаются следующими уравнениями линейной регрессии:

$$1) \ t_{\text{тм}} = 8.14 + 0.039 \cdot B_{\text{вп}} \ (R = 0.89);$$

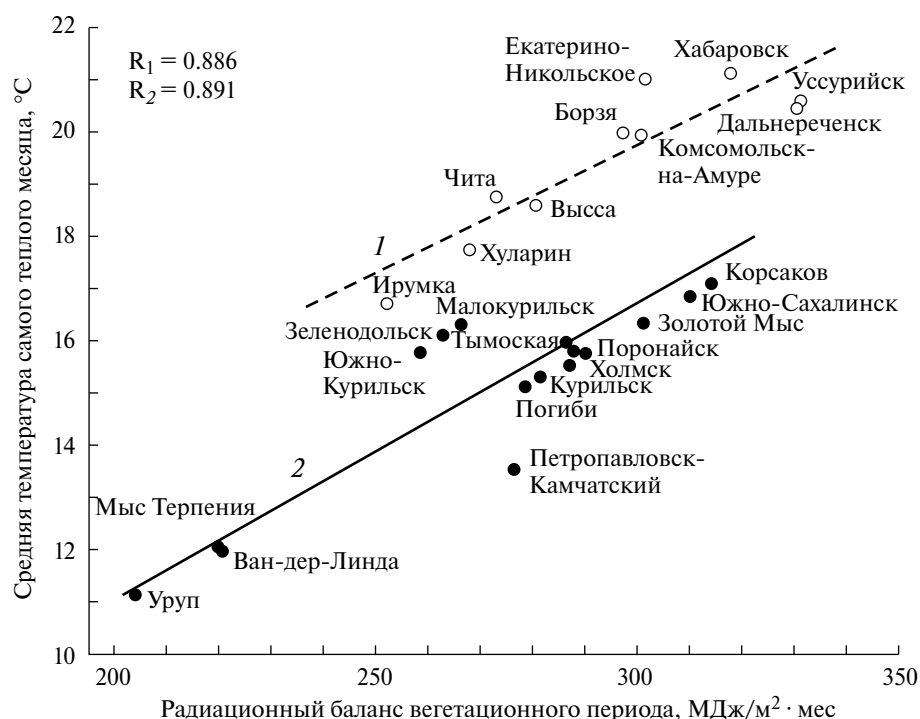


Рис. 3. Корреляционные связи средней температуры самого теплого месяца с радиационным балансом вегетационного периода.

Долготные секторы Тихоокеанского мегаэктона: 1 – окраинно-материковый (Субпацифика – Нижнее Приамурье, Приморье) и внутриконтинентальный (Палеопацифика – Центральное и Южное Забайкалье, Среднее Приамурье); 2 – островной и полуостровной (Неопацифика – Курильские острова, Южный Сахалин, Южная Камчатка). Приведены названия метеостанций.

$$2) t_{\text{тм}} = 0.21 + 0.056 \cdot B_{\text{вп}} \quad (R = 0.89).$$

Подобный контраст в соотношении радиационно- и термических параметров обусловлен секторными различиями в структуре расходной части теплового баланса – главным образом в затратах остаточной радиации на эвапотранспирацию и турбулентный теплообмен (последний как раз и определяет температуру приземного слоя воздуха). Как известно, при $K_{\text{увл}} > 1$ суммарное испарение с поверхности сомкнутого растительного покрова представлено главным образом транспирацией, которая является необходимым условием его продуктивности [7].

О-в Кунашир и вся Южно-Курильская гряда входят в Тихоокеанское окраинно-материковое и островодужное кольцо, отличающееся от внутриконтинентальных территорий в целом более высокими показателями биологической продуктивности и накопления живого органического вещества [4, 6]. Отметим феноменально высокую продуктивность кунаширских хвойно-широколиственных и пихтово-еловых лесов. Здесь таксономическая норма суммарной продукции $PC_{\text{об}}$ больше 24–26 т/га · год, с максимумом до 35–40 т/га · год. Это превышает

Таблица 4. Сопоставление радиационно-термических параметров внутриконтинентальных, окраинно-материковых и островных территорий Азиатского материка в южной части умеренного пояса

Регион (метеостанция)	Энергетические параметры, МДж/м² · мес. и °С		
	Q	B	$t_{\text{VII-VIII}}$
Южное Забайкалье (Борзя)	515	297	20.0
Центральное Забайкалье (Чита)	540	268	18.8
Среднее Приамурье (Хабаровск)	633	318	21.1
Сахалин (Южно-Сахалинск)	451	310	16.9
Кунашир (Южно-Курильск)	450	169	15.8

Примечание. Q и B – соответственно суммарная радиация и радиационный баланс. Эти параметры взяты для горизонтальной поверхности, при средних условий облачности; рассчитаны за период май–сентябрь; $t_{\text{VII-VIII}}$ – средняя температура самого теплого месяца (°С).

производительность умеренных хвойных и смешанных лесов Приморья, Маньчжурии и Северо-Восточного Китая, где $PC_{06} = 11\text{--}18$ т/га · год, редко достигая $21\text{--}24$ т/га · год. В южной тайге Западной и Восточной Сибири она составляют $2.5\text{--}7.1$ т/га · год [6]. В смешанных лесах Нижнего Приамурья средняя $PC_{06} = 8.5\text{--}9$ т/га · год, а на бореальном экотоне Волжского бассейна — около $11\text{--}12$ т/га · год. Близкие к Южному Кунаширу значения продуктивности (в среднем от $7\text{--}10$ до $20\text{--}25$ т/га · год) имеют только леса о-вов Хонсю и Хоккайдо [4].

Островные ландшафты Неопацифики резко отличаются от своих зональных внутриконтинентальных аналогов также *структурой продуктивности*. На вулканических островах исключительно высока продукция зеленой массы напочвенного покрова (PG), где значительную долю занимают, как известно, крупнотравье и заросли курильского бамбука. В кунаширских хвойных и смешанных лесах PG составляет $45\text{--}60\%$ от общего прироста надземной фитомассы. В целом доля фотосинтезирующей зеленой массы в бореальных и суббореальных лесах Менделеевского ландшафта занимает $60\text{--}70\%$ от общей надземной продуктивности. Для сравнения отметим, что в Нижнем Приамурье и в Окско-Волжском бассейне доля зеленой массы в общей продуктивности смешанных и широколиственных лесов составляет в первом случае от $33\text{--}47\%$, а во втором — от $38\text{--}49\%$, редко достигая 61% .

Итак, на первоначальном, островодужном этапе субэарального ландшафтогенеза *продуктивность суббореальных и бореальных лесов направлена главным образом на производство зеленой фотосинтезирующей массы*, идущей ежегодно в опад и отпад. Это существенно ускоряет биологический круговорот, что служит важнейшим фактором функциональной устойчивости и развития лесных сообществ вулканических островов.

Естественно, более высокая продуктивность должна быть обеспечена более значительными затратами тепла на транспирацию. Нами проведены расчеты таких затрат для двух экорегионов: Нижнего Приамурья и юга о-ва Кунашир, по лесным сообществам-аналогам (хвойно-широколиственным и темнохвойным). При незначительной в общем разнице в радиационном балансе контрасты в затратах тепла на транспирацию оказались просто поразительными. В Нижнем Приамурье эти затраты на общую продукцию и производство суммарной зеленой массы в смешанных лесах составляют соответственно $26\text{--}28\%$ и $17\text{--}19\%$ от $B_{\text{вп}}$, а в пихтоельниках снижаются до 14% и 7% . По нашим данным,

в смешанных и хвойных лесах бореального экотона Волжского бассейна величина продуктивной транспирации составляет $260\text{--}300$ мм, с энергетическим эквивалентом $650\text{--}750$ МДж/м², что достаточно близко к Нижнему Приамурью.

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

При таких аномально высоких затратах остаточной радиационной энергии на транспирацию существенно уменьшается доля турбулентного теплообмена земной поверхности с атмосферой, что и вызывает понижение температуры вегетационного периода с соответствующими изменениями зональных гидротермических параметров в Неопацифическом секторе Тихоокеанского мегаэкотона и с упомянутым выше сдвигом зональных границ на юг. Однако расхожее представление о снижении широтно-зональных норм теплоэнергетических ресурсов в Северо-Западной Неопацифике, основанное на температурных показателях, по-видимому, нуждается в пересмотре с учетом структуры расходных статей теплового баланса. По этой структуре внутриконтинентальные и даже окраинно-материковые территории существенно отличаются от островных океанических. В противном случае невозможно объяснить кажущееся парадоксальное явление — аномально высокую продуктивность природных экосистем островной Неопацифики при относительно низкой температуре вегетационного периода, которая выдается за показатель “теплоэнергетических ресурсов”. Таким показателем следует считать, несомненно, сам радиационный баланс.

Заключение. Эволюционное значение островодужной биоклиматической системы. Климатически обусловленное сжатие высотной поясности на в. Менделеева, равно как и по всей Южно-Курильской гряде, *смещает на локальный уровень региональные биоклиматические контрасты*, которые обычно распространены в горах внутри материков и даже на их окраинах. Можно полагать, что *топологическая биоклиматическая система островодужной Неопацифики служит своего рода очагом (“ядром”) зарождения материковых (зональных, секторных и высотно-поясных) биогеографических и ландшафтных структур*.

По мере перехода к окраинно-материковому режиму повышается иерархический уровень этих структур — с топологического уровня на региональный, что проявляется в общем поднятии биоклиматических рубежей и в одновременном расширении самих высотных поясов.

Специальные геоботанические исследования в Ключевской группе вулканов Центральной Камчатки (у северной границы бореального пояса) показали [12], что на начальных стадиях субэзрального ценогенеза время, необходимое для формирования условно-коренных лесных сообществ, составляет: 1) для каменноберезовых криволесий и хвойных редколесий — не менее 150–200 лет; 2) для кедрового стланика с единичными древостоями — 250–300 лет; 3) для прямоствольных хвойных лесов — 2000–2500 лет. При этом развитие лесных сообществ на рыхлом пирокластическом субстрате проходит гораздо быстрее, нежели на плитах разновозрастных лав. В Южно-Кунаширском экорегионе, находящемся вблизи южной границы бореального пояса, указанные временные интервалы следует существенно уменьшить.

В истории развития органического мира на Земле появление новых жизненных форм (видов, популяций и сообществ) происходило в критические для биоты геологические и климатические эпохи — горообразование, активизации вулканической деятельности и глобального похолодания [9]. В эти эпохи на смену стабилизирующего отбора, господствовавшего в предшествующие теплые климатические периоды, выступал дизруптивный отбор, который создавал определенное многообразие видов и сообществ (аллогенез) с более высокой специализацией, т.е. приспособленных к более узким условиям существования [28, 35]. При этом скорость отбора повышалась при сокращении численности популяций [31]. Срабатывал фактор давления популяционных волн [28]. Этот процесс можно рассматривать как "... гомеостатическую эволюционную реакцию популяции" [36, р. 213]. Новые типы экологических систем в умеренных широтах возникали в эпоху последнего оледенения [8]. На Южных Курилах с начала плейстоцена уже существовали влажные таежные леса с древними (эоплейстоценовыми) хорошо развитыми почвами [30], что и позволяет считать данный период началом эволюционных процессов в растительном покрове этих островов.

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

Acknowledgments. This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project no. 14-05-00032-a.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 128 с.
2. Алисов Б.П., Полтораус Б.В. Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
3. Атлас Курильских островов / Российская академия наук. Институт географии РАН. Тихоокеанский институт географии РАН / под ред. В.М. Котлякова, П.Я. Бакланова, Н.Н. Комедчикова, А.Н. Бушнев, С.С. Ганзея, А.Н. Качура, Ю.Н. Кульчина / отв. ред. Е.Я. Федорова. М.; Владивосток: ИПЦ "ДИК", 2009. 516 с.
4. Базилевич Н.И. Продуктивность, энергетика и биогеохимия наземных экосистем Тихоокеанского кольца // Вопросы географии. Сб. 117. М.: Мысль, 1981. С. 146–208.
5. Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
6. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биологический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 380 с.
7. Будыко М.И. Климат и жизнь. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 437 с.
8. Будыко М.И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1975. 327 с.
9. Будыко М.И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 488 с.
10. Васильев Н.Г., Розенберг В.А. Высотные пределы распространения древесной растительности на Курильских островах // Проблемы ботаники. XIII. Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование. Баку: "ЭЛМ", 1977. С. 69–77.
11. Воробьев Д.П. Растительность Курильских островов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 92 с.
12. Вяткина М.П., Гимельбрет Д.Е., Головнева Л.Б., Дулин М.В., Корблев А.П., Кузнецова Е.С., Кузьмина Е.Ю., Нешатаев В.Ю., Степанчикова И.С., Чернядьева И.В., Якубов В.В. Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки (Ключевская группа вулканов). М.: КМК, 2014. 461 с.
13. Герасимов И.П., Бравар И., Дреш Ж. Альпы–Кавказ. Современные проблемы конструктивной географии горных стран. М.: Наука, 1980. 325 с.
14. Грабков В.К., Алексеева Л.М., Капустян А.Л. Высотное распределение растительности на хребте Докучаева (горы Морозова, Герасимова и Фрегат) острова Кунашир // Бот. журнал. 1986. Т. 71, № 10. С. 1389–1397.
15. Дьяконов К.Н., Пузаченко Ю.Г. Теоретические вопросы островного ландшафтоведения // Горизонты географии. К 100-летию К.К. Маркова. М.: Географический ф-т МГУ, 2005. С. 14–17.

16. Иванов А.Н. Ландшафтные особенности островов Северо-Западной Пацифики // Изв. РГО. 2005. Т. 137. Вып. 4. С. 48–54.
17. Иванов А.Н. Проблемы островного ландшафтоведения // Вопросы ландшафтоведения. Вып. 138. Горизонты ландшафтоведения. М.: “Кодекс”, 2014. С. 138–158.
18. Иванов Н.И. Атмосферное увлажнение тропических и сопредельных стран Земного Шара // Записки геогр. общ-ва Союза ССР. Т. 18. Новая серия. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 311 с.
19. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 320 с.
20. Исаченко А.Г. Система ландшафтов и содержание ландшафтной карты Мира // Изв. Всесоюз. геогр. общ-ва. 1988. Т. 120, Вып. 6. С. 489–501.
21. Колесников Б.П. Растительность // Дальний Восток. Физико-географическая характеристика. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 183–245.
22. Манько Ю.И., Розенберг В.А. Высотная поясность растительности на вулкане Менделеева // Биол. ресурсы о. Сахалин и Курильских островов. Владивосток: Биолого-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР, 1970. С. 65–71.
23. Марков К.К. Физическая география Мирового Океана. Л.: Наука, 1980. 362 с.
24. Свирижев Ю.М. Математические модели в экологии // Число и мысль. Вып. 5. М.: Знание, 1982. С. 16–55.
25. Сочава В.Б. Определение некоторых понятий и терминов физической географии // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. Вып. 3. Иркутск, 1963. С. 50–59.
26. Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с.
27. Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.
28. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
29. Урусов В.М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИГ ДВО АН СССР, 1988. 356 с.
30. Урусов В.М., Чипизубова, М.Н. Общие закономерности географического распределения формаций и типов растительности. Генезис растительности // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX–XXI веков. Том I. Природные геосистемы и их компоненты. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 203–220.
31. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 223 с.
32. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.J., and Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // Int. J. of Climatology, 2005. Vol. 25, N 15. P. 1965–1978.
33. Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1957. Vol. 22. P. 415–427.
34. Odum E.P. Fundamentals of Ecology. Third edition. Philadelphia–London–Toronto: W.B. Saunders Company, 1971. 740 p.
35. Pianka E.R. Evolutionary Ecology. N.Y.: Harper and Row, Publishers, 1978. 400 p.
36. Ricklefs R.E. The Economy of Nature. A textbook in Basic Ecology. Portland, Oregon (USA): Chiron Press, 1976. 425 p.
37. Wood J. Overview of software packages used in geomorphometry / Hengl T., Reuter H.I. (Ed.). Geomorphometry: Concepts, Software, Applications. Developments in Soil Science. Vol. 33. Amsterdam, etc.: Elsevier, 2009. Chap. 10. P. 257–267.

REFERENCES

1. Alisov B.P. *Klimat SSSR* [Climate of USSR]. Moscow: Moscow State Univ., 1956. 128 p.
2. Alisov B.P., Poltoraus B.V. *Klimatologiya* [Klimatology]. Moscow: Moscow Univ., 1974. 300 p.
3. *Atlas Kuril'skikh ostrovov* [Atlas of Kuril Islands], Kotlyakov V.M., Basklanov P. Ya., Komedchikov N.N., Eds. Vladivostok: DIK Publ., 2009. 516 p.
4. Basilevich N.I. Productivity, energy and biogeochemistry of terrestrial ecosystems in Pacific Ocean Ring. In *Voprosy geografii. Sb. 117* [Problems of Geography, vol. 117]. Moscow: Mysl' Publ., 1981, pp. 146–208 (In Russ.).
5. Bazilevich N.I., Grebenshchikov O.S., Tishkov A.A. *Geograficheskie zakonomernosti struktury i funktsionirovaniya ekosistem* [Geographical Conformities to Natural Laws of Ecosystem Structure and Functioning]. Moscow: Nauka Publ., 1986. 297 p.
6. Bazilevich N.I., Titltanova A.A. *Biologicheskii krugovorot na pyati kontinentakh: asot i zol'nye elementy v prirodnykh ekosistemakh* [Biotic Turnover on Five Continents: Elements Exchange Processes in Terrestrial Natural Ecosystems]. Novosibirsk: Nauka Publ., 2008. 380 p.
7. Budyko M.I. *Klimat i zhizn'* [Climate and Life]. Leningrad: Hydrometeo-Publ., 1971. 427 p.
8. Budyko M.I. *Global'naya ekologiya* [Global ecology]. Moscow: Mysl' Publ., 1977. 327 p.
9. Budyko M.I. *Evolutsiya biosfery* [Evolution of Biosphere]. Leningrad: Hydrometeo-Publ., 1984. 488 p.
10. Vasil'ev N.G., Rozenberg V.A. Latitude limits of wood vegetation spreading on Kuril islands. In *Problemy botaniki. XII. Flora i rastitelnost' vysokogory SSSR i ikh khozyaystvennoe ispol'zovanie* [Botanical Problems]. Baku: ELM Publ., pp. 69–77. (In Russ.).
11. Vorob'ev L.P. *Rastitel'nost Kuril'skikh ostrovov* [Vegetation of Kuril Islands]. Moscow–Leningrad: AN USSR Publ., 1963. 92 p.
12. Vyatkina M.P., Gimel'brat D.E., Golovneva L.B., et al. *Rastitel'nyi pokrov vulkanicheskikh plato Tsentral'noi*

- Kamchatki (Klyuchevskaya gruppa vulkanov)*. [Vegetation Cover of Volcanic Plateau in Central Kamchatka (Klyuchevskaya groups of volcanoes)]. Moscow: KMK Publ., 2014. 461 p.
13. Gerasimov I.P., Bravar I., Dresh Zh. *Alpy–Kavkaz. Sovremennye problemy konstruktivnoi geografii gornyykh stran* [Alpes–Caucase. Problemes Actuels de la Geographie Constructive des Pays de Montagne]. Gerasimov I.P., Bravar I., Dresh Zh., Eds. Moscow: Nauka Publ., 1980. 325 p.
 14. Grabkov V.K., Alekseeva K.V., Kapustyan A.L. Altitudinal contribution of vegetation on Dokuchaev range (Morosov, Gerasimov and Fregat mountains) in the Kunashir island. *Bot. J.*, 1986, vol. 71, no. 10, pp. 1389–1397. (In Russ.).
 15. D'yakonov K.N., Puzachenko Yu.G. Theoretical issues of insular landscape studies. In *Gorizonty geografii. K 100-letiyu K.K. Markova* [Horizons of Geography]. Moscow: Department of geography, MGU Publ., 2005, pp. 14–17. (In Russ.).
 16. Ivanov A.N. Landscape features of islands in North-West Pacific. *Izv. RGO*, 2005, vol. 137, no. 4, pp. 48–54. (In Russ.).
 17. Ivanov A.N. Problems of insular landscape studies. In *Voprosy Landshaftovedeniya. Vyp. 138. Gorizonty landshaftovedeniya* [Problems of Landscape Studies]. Moscow: Kodeks Publ., 2014, pp. 138–158. (In Russ.).
 18. Ivanov N.I. Atmospheric humidification of tropical and next countries of the Earth. *Zap. Geogr. Ob-va Soyuz SSSR. Vol. 18, Novaya seriya*. Moscow–Leningrad: AN USSR Publ., 1958, 311 p. (In Russ.).
 19. Isachenko A.G. *Landshafty SSSR* [Landscapes of USSR]. Leningrad: Izd-vo LGU, 1985. 320 p.
 20. Isachenko A.G. System of landscapes and contents of world landscape map. *Izv. Vsesoyuz. Geogr. Ob-va*, 1988, vol. 120, no. 6, pp. 489–501. (In Russ.).
 21. Kolesnikov B.P. Vegetation. In *Dal'ny Vostok. Fiziko-geograficheskaya kharakteristika*. Moscow: Izd. AN SSSR, 1961, pp. 183–245. (In Russ.).
 22. Man'ko Yu.I., Rozenberg V.A. Altitudinal zonation of vegetation on the Mendeleev volcano. In *Biolog. resursy o-va Sakhalin i Kurilskih ostrovov* [Biological Resources of Sakhalin island and Kuril islands]. Vladivostok: Biologopochv. in-t DVNTS AN SSSR, 1970, pp. 65–71. (In Russ.).
 23. Markov K.K. *Fizicheskaya geografiya mirovogo okeana* [Physical geography of world ocean]. Leningrad: Nauka Publ., 1980, 362 p.
 24. Svirezhev Yu.M. Mathematical models in ecology. In *Chislo i mysl'*. Moscow: Znaniye Publ., 1982, vyp. 5, pp. 16–55. (In Russ.).
 25. Sochava V.B. Determination of any notion and terms of physical geography. In *Dokl. In-ta Geografii Sibiri i Dal'nego Vostoka*, vyp. 3. Irkutsk, 1963. pp. 50–59. (In Russ.).
 26. Sochava V.B. *Rastitel'nyi pokrov na geobotanicheskikh kartakh* [Vegetation Cover on the Thematic Maps]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1979. 189 p.
 27. Sochava V.B. *Geograficheskie aspekty sibirskoi taigi* [Geographical aspects of Siberia taiga]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1980. 256 p.
 28. Timopheev-Resovsky N.V., Vorontsov N.N., Yablokov A.V. *Kratkii ocherk teorii evolyutsii* [Brief Essay of Evolutionary Theory]. Moscow: Nauka Publ., 1969. 407 p.
 29. Urusov V.M. *Genезis rastitelnosti i ratsionalnoye prirodopol'zovanie na Dal'nem Vostoke* [Genesis of Vegetation and Rational Environmental Management on the Far East]. Vladivostok: TIG DVO AN SSSR, 1988. 356 p.
 30. Urusov V.M., Chipizubova M.N. Common conformities to natural laws of geographical distribution of formations and vegetation types. Genesis of vegetation. In *Geosistemy Dal'nego Vostoka Rossii na rubezhe XX–XXI vekov, vol. I. Prirodnye geosistemy i ikh komponenty* [Geosystems of the Far East at the turn of the 21 century]. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2008, pp. 203–220. (In Russ.).
 31. Shmalgauzen I.I. *Kiberneticheskie voprosy biologii* [Cybernetic issues of Biology]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1968. 223 p.
 32. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.J., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climat.*, 2005, 25 (15), pp. 1965–1978.
 33. Hutchinson G.E. Concluding remarks. In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1957, vol. 22, pp. 415–427.
 34. Odum, Eu.P. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia–London–Toronto, W.B. Saunders Company, 1971. 740 p.
 35. Pianka E.R. *Evolutionary Ecology*. New York: Harper and Row Publ., 1978. 400 p.
 36. Ricklefs R.E. *The Economy of Nature. A textbook in Basic Ecology*. Portland, Oregon (USA): Chiron Press, 1976. 425 p.
 37. Wood J. Overview of software packages used in geomorphometry. In *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications. Developments in Soil Science*. Vol. 33. T. Hengl, H.I. Reuter, Eds. Elsevier, 2009. Chap. 10, pp. 257–267.